

03085



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES

UNIDAD ACADÉMICA DE LOS
CICLOS PROFESIONAL Y DE POSGRADO

PROYECTO ACADÉMICO DE ESPECIALIZACIÓN,
MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS DEL MAR

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

ANÁLISIS DE LA EDAD, DEL CRECIMIENTO, DE LA DIETA, DE
LAS TASAS DE DIGESTIÓN Y DE LAS PREFERENCIAS
TRÓFICAS DE LA ANCHOVETA HAWAIANA *Encrasicholina*
purpurea FOWLER (PISCES: ENGRAULIDAE)

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS DEL MAR
(OCEANOGRAFÍA BIOLÓGICA Y PESQUERA)

P R E S E N T A

FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA

1993

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Índice General

Agradecimientos	v
Resumen	vii
Abstract	viii
Índice de Figuras	ix
Introducción	1
Importancia de los estudios sobre la edad y el crecimiento.	3
Importancia del estudio de las preferencias alimentarias.	3
Importancia de la determinación de las tasas de alimentación y de evacuación gástrica.	6
Antecedentes	9
Determinación de las preferencias alimentarias.	9
Índice de selectividad de Ivlev, E (1961).	12
Índice de selectividad de Jacobs, L (1974).	13
Volumen aparente de búsqueda, ASV (Clarke, 1978).	14
Índice de selectividad de Gabriel, D (1979).	14
Índice de selectividad de Chesson, α (1978).	14
Tasas alimentarias y ración diaria.	15
Especie y Área Estudiada	17
Posición taxonómica de <i>Encrasicholina purpurea</i>	17
Supragenérica.	17
Genérica.	17
Específica.	18
Distribución y hábitat.	18
Ciclo de vida de <i>E. purpurea</i>	19
Reproducción.	21

Edad y crecimiento.	21
Especies competidoras.	22
Especies depredadoras.	22
Enfermedades y parásitos.	23
Características del área de estudio.	23
Sistema de corrientes.	24
Efecto de los vientos sobre la circulación.	25
Temperatura.	26
Plancton.	27
Material y Métodos	29
Actividades de campo	29
Actividades de laboratorio	30
Análisis de la información	32
Edad-crecimiento	32
Régimen alimentario	32
Tasas de alimentación y de evacuación gástrica	33
Resultados y Discusión	35
Estudio de la edad-crecimiento.	35
Determinación de la edad.	35
Descripción de la <i>sagitta</i>	35
Desarrollo del otolito.	37
Anillos de crecimiento.	38
Estimación del tiempo de formación de la primera banda del crecimiento diario.	41
Relación entre el crecimiento del otolito y el crecimiento del pez.	44
Relación edad-longitud.	45
Crecimiento en longitud.	46
Determinación de las constantes del crecimiento.	46
Aplicación de los métodos de Ford, Walford y Gulland.	47
Aplicación del método de Tomlinson y Abramson.	48
Aplicación del método de Allen.	49
Aplicación del método de Beverton.	49
Selección y valoración de los coeficientes del crecimiento.	50
Obtención de la longevidad y de la tasa de mortalidad natural.	52
Crecimiento según el sexo.	53
Diferencias del crecimiento entre sexos.	54
Diferencias estacionales en el crecimiento.	55
Crecimiento en peso.	56
Crecimiento compensatorio.	60
Estudio de la alimentación.	61
Régimen alimentario de las larvas.	61
Preferencias alimentarias.	68
Derivación de la distancia al vecino más cercano.	71

Tiempos de residencia del alimento en el estómago.	73
Tasas de digestión del alimento.	74
Ración diaria y balance de energía de las larvas.	75
Régimen alimentario de los adultos.	80
Preferencias alimentarias.	88
Variaciones de la dieta en términos de la biomasa ingerida.	97
Aporte de carbono a la dieta.	100
Tasas de alimentación y de evacuación gástrica.	102
Hábitos alimentarios de <i>E. purpurea</i>.	108
Desarrollo del telencéfalo.	109
Desarrollo del mesencéfalo.	110
Desarrollo de las lentes oculares.	111
Recepción olfatoria y visual.	112
Desarrollo del metencéfalo.	113
Desarrollo de las aletas pectorales.	114
Desarrollo de la boca.	116
Arcos branquiales y branquiespinas.	117
Búsqueda del alimento.	117
Ingestión del alimento.	120
Digestión del zooplancton.	120
Alimentación y desarrollo.	121
Conclusiones generales	127
Estudio de la edad-crecimiento	127
Análisis de la alimentación	129
Régimen alimentario de las larvas	129
Régimen alimentario de los adultos	131
Hábitos alimentarios	132
Alimentación y desarrollo	133
Literatura Citada	135

Resumen

En este trabajo, se realizó un estudio sobre el desarrollo de los otolitos *sagittae* de la anchoveta *Encrasicholina purpurea* y, mediante la enumeración de las bandas del crecimiento diario depositadas en estas estructuras, se determinaron ocho grupos de edad. Asimismo, se calcularon las constantes del crecimiento de la ecuación de Brody-von Bertalanffy y el crecimiento ponderal. Los parámetros del crecimiento obtenidos son los siguientes: $L_{\infty} = 49.70$ mm, $W_{\infty} = 8.36$ g, $k = 0.42$, $t_0 = -0.11$. La longevidad ($A_{0.95}$) es de 7.1 meses y la mortalidad natural (M), es 0.42. Existen diferencias en el crecimiento entre los sexos. Los machos de esta especie, en relación a las hembras, alcanzan en menos tiempo una talla cercana a L_{∞} , muestran una longevidad menor y una tasa de mortalidad natural mayor. El crecimiento en longitud de esta especie es muy rápido durante las primeras fases del desarrollo y, en general, es mayor durante la primavera y el verano, presentándose un crecimiento compensatorio a partir del quinto mes de vida. Por otra parte, se estudiaron la alimentación y los hábitos alimentarios de *E. purpurea* a lo largo de todas las etapas de su desarrollo. Los resultados obtenidos muestran que esta especie es un depredador selectivo, cuya alimentación durante los estadios larvarios es intensa durante el día, mientras que en la etapa adulta lo es durante la noche. La boca de *E. purpurea* se desarrolla funcionalmente a partir de los tres mm de longitud (L_t), permitiendo que el número de organismos y la diversidad de la dieta aumenten en relación con la edad. Las larvas menores a 8.5 mm L_t , muestran preferencias tróficas por los nauplios de los copépodos, mientras que los organismos más grandes, seleccionan activamente a los copepódidos y a las larvas de los moluscos. La dieta de las larvas presenta variaciones estacionales, relacionadas con la disponibilidad del alimento. La ración diaria del alimento requerido por las larvas, se encuentra comprendida en el intervalo de 14% a 27% del peso seco del pez. Los principales componentes alimentarios de los individuos adultos son los quetognatos y los crustáceos. Se presentaron variaciones temporales en la dieta y en las preferencias tróficas, que están relacionadas con la intensidad de la penetración de la luz. Los períodos de alimentación más intensa, así como los valores más bajos del índice del factor de condición, ocurren durante la primavera y el verano, épocas en que se llevan a cabo los desoves masivos. *Encrasicholina purpurea* se alimenta de un conjunto de presas cuyo aspecto es opaco, por medio del ataque directo. El alimento seleccionado presentó un intervalo de 1.60 mm a 7.37 mm de longitud. No se encontraron diferencias locales en la diversidad de la dieta y el canibalismo no ocurre. Los crustáceos proporcionan la mayor cantidad de biomasa y el aporte de carbono de las presas a la dieta es de $3.2 \text{ mg C día}^{-1}$. La ración diaria de los adultos se encuentra en el intervalo de 9% a 12% del peso seco del pez. Durante el ciclo de vida de esta especie, existen cambios en el desarrollo de las diferentes partes del encéfalo y órganos de los sentidos, en relación con las variaciones en la dieta. La percepción visual de las presas tiene mayor importancia que la olfativa. El alcance visual de esta especie es de 32 mm en el eje horizontal. El metencéfalo se presenta bien desarrollado, indicando la gran actividad motora de *E. purpurea*.

Abstract

In this study, an analysis on the development of *sagittae* of *Encrasicholina purpurea* was accomplished. Aging by daily growth increments provided the means to establish eight age-groups, and a general growth curve based upon the Brody-von Bertalanffy equation. The following results were found: $L_{\infty} = 49.70$ mm, $W_{\infty} = 8.36$ g, $k = 0.42$, $t_0 = -0.11$. Longevity ($A_{0.95}$) is 7.1 months, and natural mortality (M) is 0.42. Growth curves between sexes are different. Males grow faster than females, presenting a lower $A_{0.95}$ and a higher M . The species presents a strong length increase during the first stages of development, compensatory growth being exhibited during the fifth month of life. Growth is consistently higher during spring and summer. Changes in feeding and feeding habits during the life history of *E. purpurea* were also studied. Results show that organisms are selective predators. Larvae feed only during the daylight hours, while from the late larval stages onward organisms feed exclusively at night. When 3 mm in length (L_t) are reached, functional development of the mouth is achieved allowing the number of prey items and dietary diversity to increase with age. Larvae smaller than 8.5 mm L_t displayed trophic preferences for copepod nauplii, whereas older organisms actively select copepodites and mollusk larvae. Diet of larval anchovies presented seasonal variations related to food availability. Daily ration of food is 14% to 27% of fish dry weight. Chaetognaths and crustaceans were major by-number contributors to the diet. Temporal variations in stomach contents composition and trophic preferences are related with light penetration intensity. Spawning and feeding are intense during spring and summer, while low values in the condition index occur. *Encrasicholina purpurea* fed upon opaque prey with a length range of 1.60-7.37 mm, striking individual items. Local differences in diet and cannibalism were not found. Crustaceans provide the majority of the biomass to the diet. Carbon contribution of the dietary items is $3.2 \text{ mg C day}^{-1}$. Adults daily ration is 9% to 12% of fish dry weight. There are changes in the encephalon and sense organs development related with growth and dietary composition. Visual perception is more important than olfactory sense and sight distance is 32 mm in the horizontal axis. The metencephalon is well developed, indicating the great motion activity of *E. purpurea*.

Índice de figuras

Figura 1. Diagrama conceptual de las hipótesis de trabajo.	4
Figura 2. Localización del área de estudio.	24
Figura 3. Patrón básico de circulación durante el flujo de la marea.	25
Figura 4. Patrón básico de circulación durante el reflujo de la marea.	26
Figura 5. Frecuencias porcentuales de la ocurrencia de la rapidez y la dirección del viento (A = verano; B = invierno).	27
Figura 6. Diagrama del otolito <i>sagitta</i> de <i>E. purpurea</i>	36
Figura 7. Dimensiones de longitud total y ancho de las <i>sagittae</i> de <i>E. purpurea</i>	38
Figura 8. Diámetro del núcleo de los otolitos en función de la longitud postrostral.	39
Figura 9. Tasas promedio de crecimiento (mm día^{-1}) de la <i>sagitta</i> de <i>E. purpurea</i> . Las líneas verticales indican la desviación estándar de las estimaciones.	41
Figura 10. Medianas del número de las bandas de crecimiento diario en las <i>sagittae</i> de <i>E. purpurea</i>	42
Figura 11. <i>E. purpurea</i> perteneciente al grupo de edad "0".	43
Figura 12. <i>E. purpurea</i> perteneciente al grupo de edad "1".	44
Figura 13. <i>E. purpurea</i> perteneciente al grupo de edad "2".	44
Figura 14. Longitud total y longitud postrostral del otolito en función de la longitud estándar de <i>E. purpurea</i>	45
Figura 15. Diagramas de caja en paralelo de las longitudes estándar a cada edad (meses) de la anchoveta <i>Encrasicholina purpurea</i>	47
Figura 16. Curva teórica del crecimiento en longitud de <i>Encrasicholina purpurea</i>	53
Figura 17. Curvas del crecimiento y valores de la longitud observada de los machos y de las hembras de <i>E. purpurea</i>	55
Figura 18. Relación entre el peso (fresco y seco, mg) y la longitud estándar (mm) de <i>E. purpurea</i>	57
Figura 19. Curva teórica del crecimiento en peso de <i>Encrasicholina purpurea</i>	59
Figura 20. Diagramas de caja en paralelo del peso seco de los ejemplares de <i>E. purpurea</i> en relación a los grupos de edad.	60

Figura 21. Porcentajes numéricos de los componentes de la dieta de la anchoveta <i>E. purpurea</i> (A: Nauplios de copépodos; B: Copepódidos; C: Tintínidos; D: <i>Oikopleura longicauda</i> ; E: fragmentos de <i>O. longicauda</i> ; F: larvas de gasterópodos; G: larvas de bivalvos).	64
Figura 22. Frecuencias porcentuales de la ocurrencia de las presas de la anchoveta <i>E. purpurea</i> (A: Nauplios de copépodos; B: Copepódidos; C: Tintínidos; D: <i>Oikopleura longicauda</i> ; E: fragmentos de <i>O. longicauda</i> ; F: larvas de gasterópodos; G: larvas de bivalvos).	65
Figura 23. Función de la distancia al vecino más cercano, para una distribución agregada en tres dimensiones.	74
Figura 24. Tiempo de tránsito del alimento, en función del número de presas presentes en el contenido estomacal.	76
Figura 25. Tiempos de tránsito del alimento, en función del número promedio de intentos de captura de las presas.	76
Figura 26. Relaciones entre algunas estructuras resistentes a los procesos digestivos y la longitud total de las presas de la anchoveta <i>E. purpurea</i>	95
Figura 27. Relaciones entre algunas estructuras resistentes a los procesos digestivos y la longitud total de las presas de la anchoveta <i>E. purpurea</i>	95
Figura 28. Relaciones entre algunas estructuras resistentes a los procesos digestivos y la longitud total de las presas de la anchoveta <i>E. purpurea</i>	96
Figura 29. Transparencia de la columna de agua, expresada como los coeficientes de extinción de la luz (k'), en función del ciclo anual.	98
Figura 30. Peso seco del contenido estomacal de la anchoveta <i>E. purpurea</i> , a lo largo de un ciclo anual.	99
Figura 31. Concentraciones de clorofila a, herbívoros y peso del contenido estomacal.	100
Figura 32. Representación diagramática de los cambios en el contenido estomacal. F = tasa de alimentación; S = llenado estomacal; $-K$ = tasa de evacuación gástrica.	103
Figura 33. Temperatura superficial, en grados centígrados, durante un ciclo diario entre el 23 y el 24 de agosto de 1991.	104
Figura 34. Temperatura superficial, en grados centígrados, durante un ciclo diario entre el 2 y el 3 de febrero de 1992.	105
Figura 35. Diagramas de caja en paralelo de los porcentajes de repleción gástrica de <i>E. purpurea</i> , durante el mes de agosto.	106
Figura 36. Diagramas de caja en paralelo de los porcentajes de repleción gástrica de <i>E. purpurea</i> , durante el mes de febrero.	106
Figura 37. Longitud del telencéfalo (mm) en función de la longitud estándar (mm) de <i>E. purpurea</i>	110
Figura 38. Longitud del mesencéfalo (mm) en función de la longitud estándar (mm) de <i>E. purpurea</i>	111
Figura 39. Diámetro de las lentes oculares (mm) en función de la longitud estándar (mm) de <i>E. purpurea</i>	112
Figura 40. Longitud del metencéfalo (mm) en función de la longitud estándar (mm) de <i>E. purpurea</i>	114
Figura 41. Longitud de las aletas pectorales (mm) en función de la longitud estándar (mm) de <i>E. purpurea</i>	115
Figura 42. Diámetro de la boca (mm) en función de la longitud estándar (mm) de <i>E. purpurea</i>	116
Figura 43. Longitud de los arcos branquiales (mm) en función de la longitud estándar de <i>E. purpurea</i>	118

Figura 44. Número de branquiespinas presentes en los arcos branquiales, en función de la longitud estándar de <i>E. purpurea</i>	118
Figura 45. Distancias interespinales (mm), en función de la longitud estándar de <i>E. purpurea</i>	119
Figura 46. Cono de visión de la anchoveta <i>E. purpurea</i> para la búsqueda del alimento.	120
Figura 47. Valores del factor de condición calculados para los distintos grupos de edad de <i>E. purpurea</i> , en cuatro épocas.	122
Figura 48. Porcentajes de frecuencia de los estadios de madurez gonádica, en función de tres meses del año.	123

Introducción

Las relaciones tróficas que existen entre los peces planctívoros de talla pequeña y los organismos del zooplancton que constituyen sus presas, son parte importante de los aspectos dinámicos de cualquier sistema biológico. De particular interés en este ámbito, están los fenómenos relacionados con la selección de los diferentes tipos alimentarios en función de las variaciones ambientales y del crecimiento individual de los depredadores.

En el ambiente pelágico, los peces planctívoros han sido considerados como los principales consumidores del plancton, y se ha establecido que dichos organismos pueden actuar como importantes agentes para la estructuración de esas comunidades (Brooks & Dodson, 1965; Lynch, 1979; Kitchell y Carpenter, 1987).

Lasker (1970), basado en algunos datos fisiológicos, estimó que las poblaciones de la sardina que no están sujetas a la explotación pesquera en el sistema de la corriente de California, consumen la gran mayoría de la producción del zooplancton. A este respecto, es importante notar que, en general, las estimaciones del consumo del alimento en condiciones naturales, se han realizado solamente de manera indirecta.

Exceptuando los casos particulares de algunas especies mesopelágicas (Baird *et al.*, 1975; Clarke, 1978), no existen estimaciones directas del consumo del alimento en el campo. Consecuentemente, no es posible estimar con precisión el impacto que los peces planctófagos tienen sobre el zooplancton. De la misma manera, tampoco es posible determinar bajo cuales circunstancias ambientales las tasas alimentarias son suficientes para satisfacer los requerimientos para el metabolismo, el crecimiento y la reproducción.

Para un depredador dado, los varios tipos de presas están disponibles de forma diferencial, y por lo tanto el consumo de un organismo en particular, puede ser selectivo. Así, considerando el conjunto de las presas consumidas, los depredadores selectivos pueden reducir las abundancias de los organismos que son preferidos como alimento. De esta manera, los filtradores obligados como *Brevoortia*

tyrannus, exhiben diferentes tasas de búsqueda y de alimentación para diversos tamaños y tipos de presas (Durbin y Durbin, 1975).

Los filtradores facultativos pueden también cambiar la modalidad de la alimentación, dependiendo del tipo de presa que esté disponible en un momento dado. Por ejemplo, este grupo de especies, puede alimentarse atacando directamente a las presas grandes, o bien alimentarse por filtración cuando el alimento disponible es más chico (Leong y O'Connell, 1969; O'Connell, 1972; O'Connell y Zweifel, 1972; Janssen, 1976; Crowder y Binkowski, 1983; Talbot y Baird, 1985; Angelescu y Anganuzzi, 1986; James, 1987; Gallardo-Cabello, *et al.*, 1991). De la misma manera, los resultados que presentan Johnson *et al.* (1990), indican que *Anchoa mitchilli*, siendo un organismo que sólo se alimenta por medio de ataques discretos a presas individuales, presenta también marcadas preferencias alimentarias hacia las presas más grandes.

En los estudios mencionados, así como en un gran número de reportes sobre la dieta de varios clupeiformes (James, 1988), se concluye que estos organismos seleccionan presas más grandes, o al menos visualmente más aparentes. Los cambios en la preferencia por diversos tipos de presas, son consecuencias de los cambios en el comportamiento alimentario del pez y a la disponibilidad de las presas. Crowder (1985) mostró que dichas variaciones en el modo de forrajeo pueden ser predichas en términos de la teoría del forrajeo óptimo, como una función de las diferentes densidades de las presas disponibles.

Sin embargo, los estudios sobre las preferencias tróficas del alimento, normalmente carecen de descripciones adecuadas de la dieta y, generalmente, la determinación de la abundancia de las presas disponibles no se realiza en la misma escala de tiempo y de espacio. Asimismo, la mayoría de los estudios carecen de la suficiente precisión en lo referente a lo apropiado del índice de selectividad o del tipo de análisis utilizados para establecer las preferencias alimentarias. Más aún, la mayoría de los estudios de este tipo se limitan a indicar diferencias interespecíficas bajo las mismas condiciones ambientales.

Las estimaciones de la selectividad del alimento en los peces planctívoros tropicales, han sido restringidas (Hiatt, 1951; Johnson *et al.*, 1990). Así, las variaciones en las preferencias por cierto tipo de alimento y en el comportamiento alimentario, como consecuencias de los cambios ontogenéticos de un organismo o de la variabilidad en la disponibilidad ambiental de las presas, han sido poco estudiadas. Sin conocer el impacto que tiene el consumo de los peces sobre el plancton en las áreas tropicales, la comprensión del rol ecológico que juegan los peces planctívoros pelágicos que en ellas habitan, es limitada.

En el presente trabajo se emplearon los contenidos estomacales de la anchoveta hawaiana *Encrasi-cholina purpurea* para determinar la dieta alimentaria, las preferencias tróficas, las tasas de alimentación y las de evacuación gástrica de esta especie. Asimismo, se realizó un análisis sobre las características de los hábitos y del régimen alimentario de *E. purpurea* para cada uno de los períodos de su ciclo de vida, por medio de la obtención de las relaciones entre la edad y la longitud.

De acuerdo con lo anterior, se utilizaron los otolitos *sagittæ* para determinar la edad de la anchoveta hawaiana, enumerando los *annuli* del crecimiento que se depositan en estas estructuras. En el análisis del crecimiento se aplicó la ecuación de Brody (1927) y von Bertalanffy (1938). La obtención de los parámetros de dicha ecuación se realizó aplicando las técnicas de Ford (1933) y Walford (1946), Beverton (1954), Gulland (1965), Tomlinson y Abramson (1961) y Allen (1966). Estos métodos fueron desarrollados y comparados con el fin de obtener el mejor ajuste en las ecuaciones del crecimiento en relación a los datos observados.

Los resultados obtenidos en este trabajo ejemplifican la aplicación de una serie de métodos que pueden ser utilizados en los estudios del crecimiento y de la alimentación de cualquier especie pelágica planctotrófica.

Importancia de los estudios sobre la edad y el crecimiento

En este trabajo se presenta, por primera vez, un estudio completo sobre la edad y el crecimiento de *E. purpurea*. El análisis del desarrollo de los otolitos a lo largo del ciclo de vida del pez, permitió relacionar los cambios morfométricos que presentan estas estructuras con los períodos de la maduración sexual y con las etapas de mayor alimentación.

Las observaciones del desarrollo ontogenético de diversas estructuras anatómicas durante los primeros tres días del desarrollo de las larvas de *E. purpurea*, permitieron establecer el momento en el que se forma la primera banda del crecimiento con una periodicidad diaria, alrededor del núcleo de las *sagittæ*.

De esta manera, fue posible establecer la edad de los individuos de esta especie, contando el número de anillos del crecimiento diario depositados en los otolitos. A partir de estas observaciones fue posible determinar la longitud de los peces a cada edad y desarrollar las ecuaciones del crecimiento.

Se detectaron diferencias en el crecimiento entre los sexos y con respecto a la periodicidad estacional, que fueron relacionadas con la intensidad de la actividad reproductora y de la disponibilidad del alimento.

Importancia del estudio de las preferencias alimentarias

El conocimiento de las variaciones de la dieta y de las preferencias alimentarias de *E. purpurea*, en respuesta a las variaciones espaciales y temporales en la composición y en la abundancia de las presas disponibles, permitió completar un hueco importante en la información sobre las relaciones ecológicas de los peces planctotróficos tropicales.

La información generada, ha permitido identificar y cuantificar las rutas de la transferencia de la energía a través de la cadena trófica pelágica, en el área de estudio. Más aún, el entendimiento de las preferencias alimentarias permite predecir la dieta de esta especie en función de ciertas características de la comunidad de las presas. Asimismo, fue posible determinar la magnitud del impacto trófico de esta especie, sobre los florecimientos estacionales de organismos específicos en la comunidad de plancton.

El conjunto de las predicciones mencionadas (Figura 1), está basado en la variación o constancia temporal que puede presentar la dieta, así como en los cambios en la selectividad por cierto tipo de alimento. Las predicciones mencionadas son de utilidad para modelar los balances de la energía de la anchoveta hawaiana, una vez que se han relacionado con el crecimiento y la reproducción.

Los cambios en la dieta de *E. purpurea* pueden deberse, por una parte, a las modificaciones en el comportamiento alimentario de estos depredadores, mismas que les permiten consumir presas más abundantes en un momento dado. En este caso, los valores de la selectividad por dichas presas muestran incrementos en relación directa con su densidad ambiental. La cantidad del alimento consumido mostró también variaciones. Esta serie de eventos, indicaron que los peces tienen la

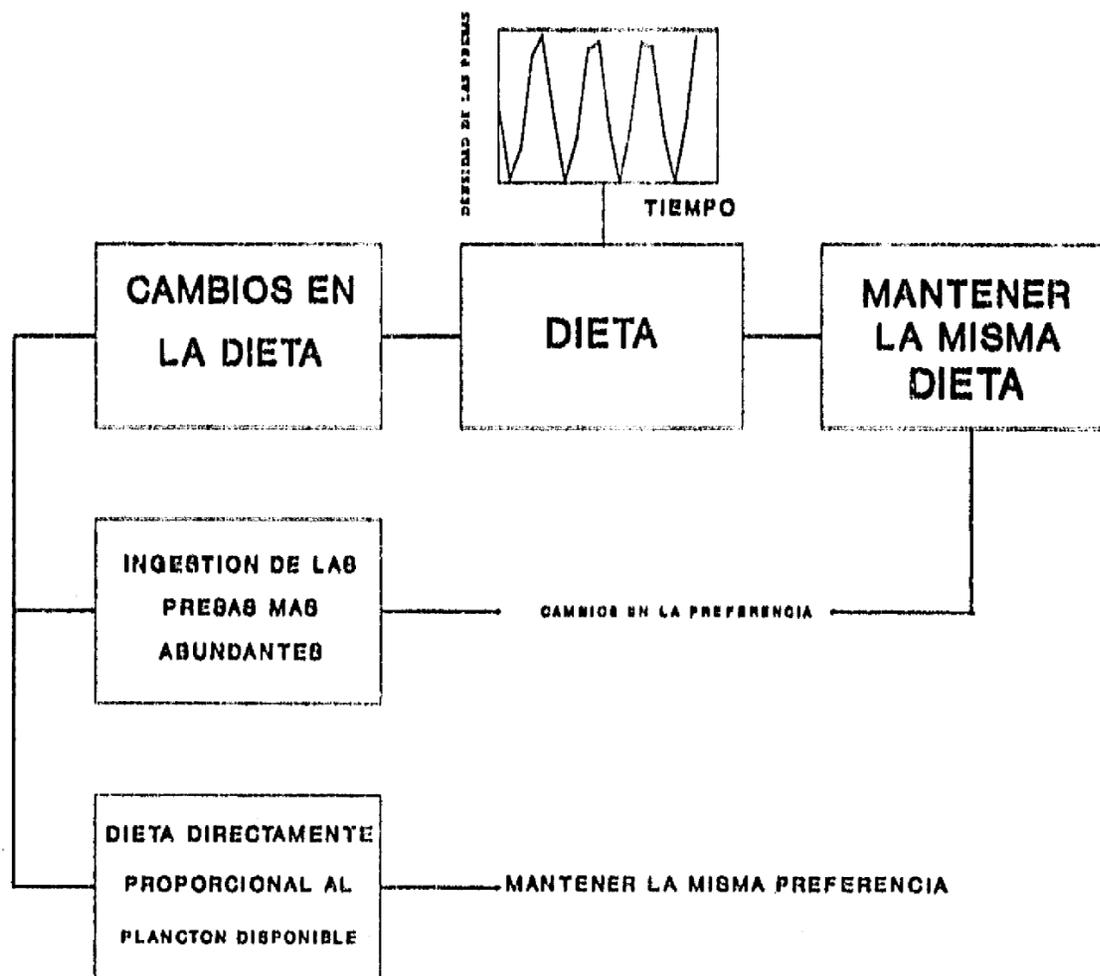


Figura 1. Diagrama conceptual de las hipótesis de trabajo.

habilidad de alterar diferentes poblaciones de presas, conforme éstas florecen en el ambiente, constituyendo un mecanismo de control de retroalimentación negativa de la abundancia de esas poblaciones.

Por otra parte, la dieta de estos organismos presentó variaciones temporales aún cuando los peces mantuvieron el mismo comportamiento alimentario. Al mantenerse constantes los valores de la selectividad por ciertos organismos, los cambios en la cantidad y en la composición del alimento consumido, se mantuvieron proporcionales a las variaciones ambientales en la composición y en la abundancia de las presas.

Cuando los individuos de *E. purpurea* mantienen la misma composición dietética, independientemente de los cambios ambientales en las concentraciones de los varios tipos de presas, las preferencias tróficas por los organismos consumidos cambiaron inversamente con las abundancias relativas o absolutas de las presas en el medio. Así, tanto el tiempo como el espacio de búsqueda del alimento, variarán drásticamente, incrementándose cuando el ítem preferido no está disponible.

Es importante considerar que la interpretación de las preferencias alimentarias obtenidas en este trabajo es limitada, pues la selectividad *per se* sólo puede considerarse como un tipo de respuesta a los cambios en la composición y en la abundancia del conjunto de presas. Los índices disponibles en la literatura, no permiten evidenciar directamente cuál de los mecanismos que intervienen en una secuencia trófica determinada es el responsable de la preferencia por cierto grupo de presas. Muchos factores, tantos biológicos como físicos, afectan el comportamiento selectivo del pez.

Sin embargo, en este estudio fue posible inferir la importancia adaptativa así como algunos mecanismos involucrados en la preferencias alimentarias. En las situaciones en que las densidades de las varias presas no difieren significativamente, se puede esperar que los peces muestren preferencia por las formas más grandes y distinguibles, y no por las presas pequeñas y translúcidas.

La presencia de este comportamiento indicó que las diferencias en los estímulos visuales que cada presa produce, constituyen uno de los factores determinantes en la selección del alimento. En este caso, se observó que las preferencias alimentarias por diversos tipos de presas cambian en relación a las variaciones en los diversos factores ambientales que alteran la cantidad y la calidad de la luz que penetra a la columna de agua (como las fases lunares, nubosidad y transparencia) y que afectan el campo visual y la habilidad de los peces para localizar a sus presas.

En ocasiones, los valores del índice de selectividad por cierto tipo de presas permanecieron constantes, aún cuando la alimentación se llevó a cabo bajo regímenes diferentes de iluminación. En este caso, se podría resaltar la importancia de otras variables que influyen en la detección de las presas, como son las percepciones hidrodinámicas debidas a las perturbaciones en el agua causados por los movimientos de las presas, o bien a ciertas respuestas táctiles u olfatorias.

Las preferencias alimentarias presentadas por los crustáceos, directamente relacionadas con las variaciones en las densidades ambientales de estos organismos, permitieron indicar que *E. purpurea*

tiende a maximizar el uso de las presas más redituables en términos de energía. De esta manera, la anchoveta hawaiana puede mantener una dieta energéticamente eficiente, en una variedad de situaciones ambientales, como lo explica la teoría del forrajeo óptimo.

La interpretación de la información obtenida *in situ* está acompañada por ciertas fuentes de error. En este caso, los datos involucrados en los cálculos de los índices de selectividad, estuvieron influenciados por los procedimientos y por las escalas de los muestreos.

Los peces planctívoros pueden ser considerados como muestreadores del plancton en una micro escala, siendo capaces de aprovechar las pequeñas agregaciones de los organismos. Sería ventajoso poder muestrear el alimento disponible en una escala similar, pero esto es difícil, ya que la mayoría de los métodos de muestreo integran las densidades de los organismos en un gran volumen de agua. Estas diferencias en las escalas de los "muestreos", conlleva errores en la estimación de las preferencias tróficas calculadas.

Asimismo, la ingestión accidental de ciertas presas es otro problema, ya que otros organismos del plancton, dentro del volumen de agua inhalado durante un ataque a las presas localizadas visualmente, están también sujetos a ser ingeridos. La ingestión de presas pequeñas tiende a ser mayor cuando las densidades de éstas son altas, aún sin ser el objetivo del ataque. Para minimizar estos efectos en los cálculos, en este estudio se efectuó una fuerte coordinación temporal y espacial entre las recolecciones del plancton y las de los peces.

Importancia de las tasas de alimentación y de evacuación gástrica obtenidas

Los estudios experimentales de la evacuación gástrica realizados *in situ*, proveyeron estimaciones de las tasas de alimentación y del vaciado estomacal para los individuos de *E. purpurea* alimentándose de presas naturales.

Estos estudios permitieron también determinar el efecto del grado inicial de digestión del alimento sobre dichas tasas. Las estimaciones aquí realizadas, a partir de aquellos organismos capturados cuando sus estómagos contenían una mezcla de comida fresca y semidigerida, tienen cierto grado de error, ya que no se permitió que los peces ingiriesen alimento fresco durante el período en el que se midió la disminución en la repleción gástrica.

Asumiendo que las tasas de evacuación gástrica son mayores cuando no se permite la continua ingestión de alimento fresco, los estudios de "retención y sacrificio" realizados pueden sobrestimar las tasas alimentarias, cuando los datos obtenidos se ajustan por medio de los modelos de Elliott y Persson (1978).

Estos análisis, sin embargo, proveyeron las primeras estimaciones directas de las tasas alimentarias y de las raciones diarias para clupeiformes marinos alimentándose en condiciones naturales. Dado que

las raciones obtenidas son del orden del 10% del peso corporal por día, es posible decir que dichas tasas son mayores que aquella predichas o asumidas para especies similares que viven a latitudes mayores, y están conmensuradas con las necesidades estimadas para la reproducción.

En este estudio no fue posible estudiar los efectos de las diferencias en la temperatura y duración de la noche sobre la ración diaria. Sin embargo, fue posible relacionar la magnitud del esfuerzo reproductivo con las raciones estimadas para el verano y el invierno, y a las diferencias en la temperatura superficial del agua.

Dado que las capturas realizadas con la red de cerco utilizadas en los muestreos de este estudio proveen estimaciones mínimas de las densidades de *E. purpurea* en aguas abiertas durante la noche (Clarke, 1983), fue posible inferir el gran impacto que la población de la anchoveta hawaiana tiene sobre el zooplancton de la bahía de Kaneohe. Con los datos obtenidos, fue posible estimar cuantitativamente el papel trófico de este pez planctívoro en el ecosistema.

Antecedentes

Los estudios sobre la dinámica trófica son parte del conocimiento global de la estructura y funcionamiento de una población (Chiappa-Carrara, 1988). De especial interés en este ámbito, se encuentran los estudios que se refieren a las preferencias tróficas de una especie (Clarke, 1978; James, 1987; 1988; Johnson *et al.*, 1990), que pueden definirse como las desviaciones entre las proporciones del alimento ingerido y del disponible. Este tipo de alimentación selectiva es el resultado de varios factores que intervienen en la actividad trófica como son las diferencias en la detección de las presas, las respuestas de escape de las presas y la palatabilidad, entre otras.

Los índices de selectividad son una medida de la utilización de los diferentes tipos de alimento en relación a su abundancia o disponibilidad en el ambiente. Las presas que constituyen una porción de la dieta mayor a la disponible, pueden ser consideradas como "preferidas". Inversamente, aquellas cuya proporción está sub-representada en la dieta, pueden llamarse "evadidas". Los tipos alimentarios que se consumen aleatoriamente, son aquellos cuya proporción en la dieta no difiere de la que presentan en el ambiente.

La cuantificación de las preferencias alimentarias representa una problemática de gran importancia en dos áreas de la ecología, comprendidas dentro de la teoría del forrajeo óptimo y de las descripciones cuantitativas de la ecología trófica. La teoría del forrajeo óptimo, ha intentado predecir la selección del alimento como una función de la calidad del alimento (Pyke *et al.*, 1977), mientras que en los estudios tróficos se intentan cuantificar las preferencias alimentarias o la selectividad de un organismo con respecto al conjunto de las presas disponibles en el ambiente. Ambos puntos de vista forman parte de los requisitos necesarios para obtener una visión completa en los estudios de las interacciones entre depredadores y presas.

Determinación de las preferencias alimentarias

Para cualquier conjunto de presas, es posible calcular un índice de selectividad, basado en los datos de la composición de la dieta y del plancton.

La actividad alimentaria de un organismo depredador está constituida por la detección, la persecución, la captura y la retención e ingestión de las presas. Dichas etapas están afectadas por varios factores, tanto ambientales como biológicos, resultando en diferencias en las preferencias alimentarias de los individuos.

Si la detección de las presas es el factor limitante en la adquisición del alimento, es de esperarse que un depredador busque aquellas categorías alimentarias que le permitan minimizar el esfuerzo de búsqueda exitosamente, de manera que pueda maximizar la ingestión por unidad de tiempo o de energía invertida. La habilidad de las presas para escapar, una vez detectadas y atacadas, incrementa el tiempo de la actividad alimentaria. Asimismo, las agregaciones espaciales de las presas afectan los tiempos de búsqueda.

Dentro de los parámetros ambientales más importantes que pueden modificar la actividad alimentaria, está la temperatura. Esta variable, entre otras, afecta la velocidad natatoria tanto de los peces como la de las presas. Cualquier factor ambiental que altere la calidad y cantidad de luz que penetra en la columna de agua, como lo es la transparencia del agua o la nubosidad, modifica el campo visual de los peces. Más aún, diferentes condiciones de iluminación pueden hacer que las presas sean más o menos visibles, modificando así la habilidad de los organismos planctívoros para localizarlas. La luz puede también afectar la disponibilidad de las presas, influenciando los patrones de migración vertical, tanto de las presas como los de los depredadores.

Por otra parte, la talla de un organismo está comprendida dentro del conjunto de los factores biológicos que influyen la habilidad para localizar y, finalmente, ingerir determinadas presas del zooplankton. El número de presas encontradas en un tiempo determinado, es el producto del campo visual del depredador y de su velocidad natatoria durante la búsqueda. Asimismo, el volumen de agua inhalada por unidad de tiempo, depende del tamaño de la boca y de la velocidad de persecución, y las funciones de retención e ingestión de las presas están determinadas por las aperturas de los espacios interbranquiales.

El tamaño de las presas que pueden consumir los peces planctívoros, está comprendido dentro de un intervalo definido. Dentro de estos límites, manteniendo las condiciones ambientales y el volumen buscado iguales, las presas más grandes y visualmente más aparentes serán más fácilmente detectadas en relación a las presas más chicas.

Así, la preferencia por cierto tipo de organismos, puede ser una función de la fuerza de las señales visuales, táctiles e hidrodinámicas que emiten las presas. Diferencias en la visibilidad debidas a la pigmentación, contraste o movimiento, combinadas con las respuestas diferenciales de escape de las presas, determinan el éxito de la persecución y de la captura.

Para la correcta interpretación de las estimaciones de las preferencias alimentarias, se requiere que las relaciones entre la cuantificación de la disponibilidad de las presas y los resultados de los análisis dietéticos, sean realizadas en escalas de tiempo y espacio equivalentes. De esta manera, los muestreos adecuados del plancton son necesarios para asegurar que todas las tallas de las presas sean capturadas

y que las estimaciones de la abundancia no estén influenciadas por los fenómenos de la selectividad de la red. Las réplicas de los muestreos son necesarias para estimar la variabilidad espacial de las presas. La enumeración de los ítemes en la dieta debe asegurar que todos los tipos de presas son considerados, sin importar las pérdidas debidas a tasas diferenciales de digestión (Gannon, 1976).

Existe toda una familia de índices de selectividad, ramificados del propuesto por Ivlev (1961). Sin embargo, se diferencian en el algoritmo particular usado para calcular el valor de la selectividad, basado en algún valor de r y p (donde r es la densidad ambiental del alimento y p es la cantidad de presas presentes en el contenido estomacal).

En la literatura científica, se han desarrollado diversos índices de selectividad, pero no todos son apropiados, ya que algunos de ellos

- i. son afectados por la preferencia, positiva o negativa, hacia otros tipos de presas, así como por la duración de la actividad alimentaria y por la cantidad de presas ingeridas
- ii. son afectados por la abundancia y la composición de las presas disponibles
- iii. carecen de propiedades estadísticas, así las comparaciones pueden ser hechas sólo en un nivel cualitativo

Las siguientes características, deseables en cualquier índice de selectividad, proveen una base para su comparación y evaluación (Lechowicz, 1982).

- i. Modelo aleatorio; $f(r,p) = 0$ si y sólo si $r=p$.
Un índice de selectividad deberá tener valores de cero si el alimento es ingerido en proporción a su abundancia.
- ii. Simetría; si $r=p$, entonces $|f((r+c),p)| = |f((r-c),p)|$, donde c es una constante.
Una desviación particular de la alimentación al azar, deberá resultar en la misma magnitud en el cambio del valor del índice, positiva o negativamente.
- iii. Intervalo; para cada p , $\text{MAX } f(r,p) \equiv f(1,p)$, y $\text{MIN } f(r,p) \equiv f(0,p)$.
Cierta tipo de alimento es preferido totalmente cuando todo lo disponible es utilizado. Inversamente, es totalmente evadido cuando no es utilizado, sin importar su abundancia. (Nota: en la situación extrema de un solo tipo de alimento, es lógicamente imposible satisfacer los criterios 1 y 3. Sin embargo, el concepto de selectividad no necesita aplicarse en dicha situación).

- iv. Linealidad. $[f(r,p) - f((r+a),p)] = b$, para cada r,p donde a y b son constantes.
Cualquier unidad de cambio en el alimento disponible o en la utilización de cierto tipo de alimento, debe tener el mismo efecto en el índice, sin importar los niveles de disponibilidad o de alimentación.
- v. Resistencia.
El índice no debe de ser particularmente sensible a los errores de muestreo, especialmente para ítemes raros o poco utilizados.
- vi. Prueba. El índice debe permitir la comparación estadística entre diversas condiciones.

Con el fin de analizar estas características y determinar cual es el mejor índice, en este trabajo se analizaron los valores que los diversos índices adquieren bajo todas las posibilidades de r y p , en la situación en que existen sólo dos tipos de presas. En la tabla 1, se presentan los algoritmos que se usaron para obtener los valores de los índices de Ivlev (1961), Jacobs (1974), Clarke (1978), Gabriel (1979) y Chesson (1978).

Índice de selectividad de Ivlev, E (1961)

El valor de este índice cuando la alimentación es al azar, es de cero y se desvía simétricamente del cero en los valores positivos si un ítem es preferido, o negativos si es evadido, lo cual representa ciertas ventajas. Sin embargo, la gran desventaja de este índice es que no produce valores extremos cuando r o p tienen valores intermedios. Por ejemplo, un tipo de presa con una abundancia del 10% del total de presas posibles, da un valor de selectividad de 0.82, aún constituyendo el 100% de la dieta.

En este índice, las desviaciones del modelo aleatorio, si bien son simétricas, no son lineales. Las unidades de cambio en el alimento disponible o en la dieta producen variaciones muy grandes en los valores del índice, especialmente para las magnitudes de r o de p menores al 20%. Dado que los errores de muestreo en la estimación de los valores de ese orden son muy posibles, los sesgos en las estimaciones de E serán muy grandes. Strauss (1979) señaló que dado que este índice es un cociente, el valor esperado de E bajo condiciones de alimentación al azar, no será de cero para todos los valores de r y p . Asimismo, señaló que las desviaciones no pueden ser comparadas estadísticamente utilizando las varianzas de las estimaciones. Ésto refuerza lo inapropiado de E para su aplicación en aquellas muestras que contienen presas raras.

Jacobs (1974) señaló que los valores de E son inestables bajo cambios en las abundancias relativas del alimento disponible. Ésto se debe a que el intervalo de los valores de E no es $\leq 1 \leq E \leq 1$, para todos los valores de r y p . La evaluación correcta en las comparaciones de la selectividad del alimento, en este caso, sólo será válida si el alimento disponible siempre tiene la misma abundancia, suceso poco probable en las condiciones naturales.

TABLA 1
VARIOS ÍNDICES DE PREFERENCIAS ALIMENTARIAS, BASADOS EN LAS PROPORCIONES DE LOS TIPOS i DEL ALIMENTO EN EL AMBIENTE (p_i) Y EN LA DIETA (r_i)

Algoritmo	Autor
$E_i = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}$	Ivlev (1961)
$D_i = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i - 2 r_i p_i}$	Jacobs (1974)
$ASV_i = \frac{r_i}{p_i}$	Clarke (1978)
$L_i = \frac{r_i (1 - p_i)}{p_i (1 - r_i)}$	Gabriel (1979)
$\alpha_i = \frac{r_i / p_i}{\sum_j r_j / p_j}$	Chesson (1978)

Índice de selectividad de Jacobs, D (1974)

Jacobs (1974) desarrolló una modificación del índice de Ivlev (1961), para tratar de eliminar del resultado, el efecto de la abundancia relativa de las especies alimento. Este índice, adquiere valores de cero cuando la alimentación es aleatoria, y se desvía simétricamente entre más y menos uno, para el alimento preferido y evadido, respectivamente. Cuando sólo están presentes dos tipos de alimento, D puede estar representado por cualesquier valores dentro del intervalo $-1 \leq D \leq 1$. Esta propiedad es deseable, sin embargo, no se mantiene cuando el número de presas disponibles se incrementa (Vanderploeg y Scavia, 1979a). D es poco menos sensible que E a los errores de muestreo cuando existen especies raras. Así, Strauss (1979) afirma que D tiene prácticamente los mismos problemas que E .

Volumen aparente de búsqueda, ASV (Clarke, 1978)

El número de cada tipo de presa ingerida, dividido entre la densidad ambiental de esos organismos, definen las dimensiones del ASV como el volumen mínimo de búsqueda de un depredador, para obtener el número o el peso con el que cada ítem en particular ocurre en el estómago (James, 1987). Mientras mayor sea la magnitud del ASV, mayor será también la preferencia por ese tipo de alimento. El valor de este índice, cuando la alimentación es al azar, es de uno, y para $p \neq r$, los valores se desvían asimétricamente de la unidad. El intervalo para el alimento seleccionado es de $1 \leq ASV \leq \infty$, mientras que los valores menores a uno, reflejan evasión. Como el índice *E* de Ivlev (1961), el ASV no puede tomar valores máximos cuando r o p son menores al 20%. La sensibilidad a los errores de muestreo para los tipos de alimento poco utilizados permanece, así como la baja probabilidad de que las estimaciones estadísticas sean correctas cuando los valores de p son bajos ($p \leq 10\%$; Strauss, 1979). Similarmente, las comparaciones entre los casos en los que las abundancias relativas de los diferentes grupos de alimento varían, son inválidas. James (1987) menciona que la mayor ventaja que tiene este índice es que, al tener unidades, permite obtener una indicación de esfuerzo invertido por un depredador para obtener el alimento.

Índice de selectividad de Gabriel, L (1979)

Gabriel (1979) recomienda el uso del logaritmo natural de *L*, resultando idéntico a la razón de forrajeo de Jacobs (1974). Esencialmente, *L* posee las mismas ventajas y desventajas que *D*. *L* es también sensitivo a los errores del muestreo, cuando r o p son menores al 10%. Este índice, sin embargo, varía dentro del intervalo de menos a más infinito y puede potencialmente asumir los valores máximos de preferencia o de evasión para cualquier combinación de p y r , sólo en el caso de dos presas disponibles.

Índice de selectividad de Chesson, α (1978)

Varios autores han propuesto este tipo de índices para superar el problema de la variación con los cambios en la abundancia relativa de otras presas en el medio (Chesson, 1978; Paloheimo, 1979; Vanderploeg y Scavia, 1979b). El índice es básicamente el de Ivlev (1961), normalizado de tal manera que la suma de todos los cocientes en la muestra, sean iguales a uno. De esta manera, este índice puede verse como la representación que un depredador da al valor de un ítem, en relación tanto a su abundancia como a otros tipos de presas disponibles en el ambiente. Los valores de este índice fluctúan entre cero y uno, mientras que el modelo aleatorio está dado por el inverso del número de presas disponibles ($1/n$). Las características de la distribución estadística de este índice han sido previamente descritas (Manly, 1973; 1974; Chesson, 1978; 1983), por lo que es más fácil utilizarlo en las comparaciones entre situaciones distintas. Asimismo, este índice tiene la ventaja de que no es afectado por la abundancia relativa de los diferentes grupos de presas, a menos que el comportamiento

alimentario del depredador también cambie. Es, entonces, una medida útil para detectar cambios en el comportamiento alimentario (Murdock, 1969), dado que la preferencia por un grupo alimenticio se incrementa, conforme su densidad también aumenta. Por lo tanto, este índice es útil al realizar comparaciones.

Asumiendo que la depredación no altera significativamente la densidad de las presas, la relación de este índice con la probabilidad de que cualquier tipo de presa sea ingerida, está dada por:

$$P_i = \frac{\alpha_i n_i}{\sum_j \alpha_j n_j}; \quad n = \text{número de presas disponibles}$$

El conjunto de los valores particulares de estos índices, puede alcanzar una magnitud asintótica, debido a que otros factores, además de la abundancia de las presas, se vuelven limitantes de la actividad trófica. De esta manera, mayores incrementos o decrementos de los valores de cada índice no son posibles debido a las restricciones en el comportamiento o a impedimentos energéticos. En la interpretación de cada índice de selectividad hay que tener en mente las otras limitantes que intervienen en el proceso alimentario, como son la duración del período de la alimentación y la cantidad de presas capturadas por unidad de tiempo. Estas limitantes, a su vez, están relacionadas con otros factores, como la temperatura y la longitud de cada organismo, que afectan la velocidad natatoria durante la alimentación y el volumen de agua inhalada.

La "razón normalizada de forrajeo", α , es el mejor índice para estimar las preferencias alimentarias y para comparar los cambios en la preferencia, conforme la composición y la abundancia de las presas también cambia (Chesson, 1978; 1983). De esta manera, el índice mencionado ha sido utilizado en este trabajo con el fin de determinar las preferencias tróficas de la especie en estudio.

Tasas alimentarias y ración diaria

Las tasas alimentarias y las raciones diarias fueron estimadas en el campo, utilizando los valores del llenado de los estómagos y de las estimaciones de las tasas de evacuación gástrica.

El modelo utilizado por Elliott y Persson (1978) asume que la tasa de alimentación es constante entre cada intervalo de los muestreos, y que la tasa de evacuación gástrica es una función exponencial de la cantidad de alimento presente en el estómago.

La tasa instantánea de evacuación gástrica (constante) es normalmente estimada empíricamente utilizando los datos de la disminución de los valores de la repleción gástrica en los contenidos estomacales, con respecto al tiempo, para un grupo de organismos que se sacrifican secuencialmente, y cuyo grado de llenado estomacal al inicio del experimento era conocido.

Las suposiciones de este modelo parecen ser apropiadas para la mayoría de los peces planctófagos, ya que ellos parecen alimentarse más o menos continuamente durante al menos una parte del ciclo diurno e ingieren relativamente grandes números de presas pequeñas. Otras funciones, a parte de la exponencial, han sido propuestas para la estimación de las tasas de evacuación estomacal (Jobling, 1986), así como otros modelos para la estimación de las tasas de alimentación y ración diaria (Olson y Mullen, 1986; Boisclair y Leggett, 1988).

Los datos sobre los cambios durante el día en el llenado estomacal y en el estado de digestión de las presas, permitieron determinar la tasa de alimentación de *E. purpurea*, así como sus variaciones durante los períodos de la alimentación intensa.

Especie y Área estudiada

Posición taxonómica de *Encrasicholina purpurea*

Supragenérica

A continuación se presenta la clasificación taxonómica de la anchoveta hawaiana. Para las categorías taxonómicas comprendidas entre Phylum y Superorden, se empleó la clasificación propuesta por McNeill (1975). Para las siguientes categorías, la de Greenwood *et al.* (1966) y la de Nelson (1983).

PHYLUM	Chordata
SUBPHYLUM	Vertebrata
CLASE	Osteichthyes
INFRACLASE	Teleostei
SUBCLASE	Actinopterygii
SUPERORDEN	Clupeomorpha
ORDEN	Clupeiformes
SUBORDEN	Clupeoidei
FAMILIA	Engraulidæ
GÉNERO	<i>Encrasicholina</i>
ESPECIE	<i>E. purpurea</i> (Fowler)

Genérica

Stolephorus, Fowler, *Acad. Nat. Sci. Phila., Proc.*, 1900, p. 497, y en Gosline, *Pac. Sci.*, 5, p. 272.
Encrasicholina, Nelson, *Copeia*, 1983, p. 51.

En la literatura ictiológica existen controversias acerca de la nomenclatura de este género. Lacépède propuso el nombre *Stolephorus* y en él incluyó especies pertenecientes a dos familias, sin designar el genotipo. La Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (Opinión 93) designó a *Stolephorus commersonianus* como el genotipo de *Stolephorus*.

En las aguas hawaianas existe otra especie de anchoveta, *Encrasicholina punctifer*, que fue descrita por primera vez por Strasburg (1960) como *Stolephorus buccaneri*. Wongratana (1983) mostró que esta especie es idéntica a *E. punctifer*, una de las cinco especies que Nelson (1983) incluyó en el género *Encrasicholina*. Las descripciones de Strasburg (1960) contribuyeron a demostrar que *E. purpurea* y *E. punctifer* podían ser diferenciadas utilizando varias características morfométricas. Sin embargo, Matsui (1963) indicó que algunos parámetros, como son la longitud relativa de la cabeza de *E. purpurea*, son extremadamente variables y pueden ser confundidos con los de *E. punctifer*. El mejor criterio para diferenciar a los individuos adultos de las dos especies, es la longitud relativa de las aletas pectorales, que son mucho más cortas en *E. punctifer*. Con respecto a la identificación de las larvas, pueden seguirse las características propuestas por Miller *et al.* (1979).

Específica

Encrasicholina purpurea Fowler, en Nelson, *Copeia*, 1983, p. 51.

Stolephorus purpureus, Fowler, *Acad. Nat. Sci. Phila., Proc.*, 1900, p. 497, y en Gosline, *Pac. Sci.*, 5, p. 272.

La anchoveta hawaiana pertenece a la Familia Engraulidae, y fue originalmente descrita por Fowler (1900). Posteriormente fue asignada a los géneros *Anchovia*, *Anchoviella* (Jordan y Seale, 1926. *Mus. Comp. Zool., Bull.*, 67, p. 403), *Engraulis* y *Scutengraulis*. Fue de nuevo incluida en el género Indo-Pacífico *Stolephorus* por Gosline (1951). Sin embargo Nelson (1983), colocó ésta y otras cuatro especies de *Stolephorus* en el nuevo género *Encrasicholina*.

La descripción de Miller *et al.* (1979) establece: D. 12-14; A. 15-17; P. 13-15; V. 7; C. 19; vértebras 41-44. La anchoveta hawaiana es la especie pelágica dominante en áreas semi-estuarinas o encerradas en el estado de Hawai. Es la fuente principal de carnada viva para la industria atunera de Hawai y su disponibilidad es uno de los principales factores limitantes de esta pesquería (Comitini, 1977).

Distribución y hábitat

Encrasicholina purpurea es una especie endémica de las islas hawaianas. Las bahías de Kaneohe y Pearl Harbor, en la isla de Oahu, constituyen dos de las principales áreas en las que esta especie adquiere abundancias significativas. Los individuos de esta especie se encuentran restringidos en áreas semi-encerradas y semi-estuarinas durante la mayor parte de los estadios del desarrollo.

El desove, así como las primeras fases del desarrollo larval, ocurren principalmente en las dos zonas de distribución mencionadas. Sin embargo, es posible que este proceso también ocurra en otras áreas con las mismas características (Tester y Yamashita, 1950). Miller *et al.* (1979) reportaron capturas de larvas de *E. purpurea* en zonas costeras, pero siempre cerca de las áreas semi-encerradas. Ésto puede ser el resultado de desoves ocasionales en aguas abiertas, o bien deberse a fenómenos de dispersión de las larvas provenientes de otras zonas.

Los datos de las capturas comerciales y científicas evidencian que esta especie presenta movimientos ocasionales hacia aguas abiertas, una vez que la metamorfosis se ha completado. Los estudios merísticos y morfométricos de Tester y Hiatt (1952) y de Matsui (1963), no mostraron la existencia de diferencias significativas entre los diversos parámetros de las poblaciones provenientes de diferentes áreas, indicando así la posibilidad de que existen intercambios regulares entre los organismos. Clarke (1987) indicó que en la bahía de Kaneohe existen cambios abruptos en la abundancia de los huevecillos de *E. purpurea*, así como en la composición por tallas de los adultos desovantes. Dichas variaciones no tienen una periodicidad estacional, aunque pueden estar relacionadas con los movimientos de los individuos postmetamórficos hacia aguas abiertas, y su subsecuente regreso a la bahía para el desove.

Durante el día, los estadios larvales avanzados, los juveniles y los adultos de esta especie están distribuidos en aguas someras (1-3 m), cercanas a las desembocaduras de varios arroyos. Los sedimentos en estas zonas están constituidos por una mezcla de lodo con pedacera de coral, y el agua es usualmente turbia (0.5-1.0 m de transparencia). Los adultos se encuentran presentes, ocasionalmente, en áreas arrecifales, más transparentes. En la noche, las anchovetas hawaianas se dispersan hacia aguas más profundas, en las que se alimentan.

Ciclo de vida de E. purpurea

En varios estudios se ha demostrado que el desove de *E. purpurea* ocurre a lo largo de todo el año. Sin embargo, Tester (1955) concluyó que el período máximo del desove, en la bahía de Kaneohe, ocurre durante el verano. Watson y Leis (1974) notaron diferentes picos en el pulso anual del desove y propusieron un ciclo con densidades máximas cada 56 semanas. En ambos estudios, los muestreos se realizaron en la superficie. El trabajo de Clarke (1987), mostró que más del 90% de los huevos de *E. purpurea* ocurren por debajo de la isóbata de los 5 m, denotando que las densidades reportadas en los trabajos de Tester (1955) y de Watson y Leis (1974) pueden estar subestimadas y los picos aparentes pueden deberse a una mayor mezcla vertical de la columna de agua, o bien atribuirse a excursiones ocasionales de las redes hacia mayores profundidades, durante los muestreos.

Si bien los resultados de Clarke (1987) reafirman que el período de mayor desove es durante el verano (con mínimos durante febrero a abril), existe una gran variabilidad interanual en este patrón. La tendencia general de los datos reportados por los autores mencionados, concuerda en términos generales, con las observaciones sobre la condición reproductiva de las hembras de esta especie (Leary *et al.*, 1975). En ninguno de los estudios mencionados existen correlaciones significativas entre la

intensidad del desove con ciertas variables ambientales, como la temperatura, la salinidad, la duración del día o la precipitación. Asimismo, no hay evidencia para indicar que el desove se realice de forma sincrónica con fenómenos periódicos, como las fases lunares.

En la bahía de Kaneohe existen dos áreas principales en las que se llevan a cabo los desoves masivos de *E. purpurea* -una en la parte sureste de la cuenca, y otra en la sección media de la bahía.

Yamashita (1951) concluyó que el desove de la anchoveta hawaiana se lleva a cabo en horas cercanas a la medianoche. Sin embargo, Clarke (1989) mostró que el desove ocurre durante un período de aproximadamente una hora, poco después del anochecer. El retraso después del ocaso es mayor en el verano que en el invierno.

Los huevecillos de *E. purpurea* son elípticos, siendo la longitud del eje mayor 2.2 veces la del menor. El espacio previtelino es mayor en las extremidades que a lo largo de los lados y carecen del glóbulo oleoso. El tamaño de los huevos varía estacionalmente, siendo un 25% más voluminosos y pesados durante el invierno que el verano. El peso seco de los huevecillos no está correlacionado con la talla de las hembras maduras (Clarke, 1989). Yamashita (1951) estimó que el tiempo total de la incubación de los huevos es de ca. 24 horas, variando inversamente con la temperatura del agua. Clarke (1989) concluyó que el tiempo de la incubación fluctúa desde 22 horas (con la temperatura del agua en el intervalo de 26.5 a 27.5 °C, en los meses del verano) hasta 35 horas (cuando la temperatura del agua es de 22 °C, en marzo).

Las larvas de esta especie son relativamente alargadas. En el momento de la eclosión miden aproximadamente 2.5 mm, el notocordio se encuentra flexionado anteriormente y el saco vitelino es aún aparente. Al alcanzar el momento de la primera alimentación, las larvas se enderezan, midiendo unos 3 mm. El saco vitelino ya no está presente, las espinas de las aletas pectorales son evidentes, la pigmentación de los ojos se empieza a desarrollar, la boca es ahora funcional y el aparato digestivo se encuentra diferenciado en sus partes anterior y posterior. La flexión caudal ocurre entre los 7 y 8 mm, aproximadamente, y a partir de este momento las larvas asumen gradualmente la morfología adulta, hasta el evento de la metamorfosis, que sucede cuando la longitud es de unos 30 mm.

En la bahía de Kaneohe, las larvas permanecen por debajo de la isóbata de los 5 m hasta que alcanzan una longitud de 10 mm (Watson, 1974). Durante este período, *E. purpurea* se alimenta durante el día (Burdick, 1969; Johnson, 1982) de una dieta compuesta principalmente de los nauplios de varias especies de copépodos. Posteriormente, el grupo dominante en los contenidos estomacales de las larvas de 4 a 5 mm de longitud está constituido por los estadios de copepódicos, que reemplazan a los nauplios conforme la longitud de las larvas se incrementa (Burdick, 1969).

Al alcanzar una longitud de ca. 20 mm, el período de más intensa alimentación cambia. A partir de esta longitud, *E. purpurea* se alimenta durante la noche (Burdick, 1969). Entre los 20 y 25 mm de longitud, los juveniles comienzan a presentar migraciones hacia aguas abiertas, similares a las de los adultos.

Hiatt (1951) examinó la dieta de los individuos de *E. purpurea* provenientes de varias localidades. Esos ejemplares fueron capturados durante el día, o bien utilizando una luz nocturna para atraerlos. Las presas más frecuentes que Hiatt (1951) encontró en los contenidos estomacales, fueron varios crustáceos planctónicos relativamente grandes. Sin embargo, las luces que se utilizaron durante los muestreos nocturnos, pueden haber influenciado la agregación de cierto tipo de presas. Asimismo, los resultados obtenidos de los individuos capturados en los muestreos diurnos, pueden estar afectados por la presencia de algunas presas más reconocibles y menos digeribles en los contenidos estomacales. Consiguientemente, en este estudio se puede haber sobrestimado la importancia de los crustáceos en la dieta de *E. purpurea*.

Reproducción

Las hembras de esta especie alcanzan la madurez sexual poco después de la metamorfosis. La talla de la primera maduración es de ca. 35 mm (Leary *et al.*, 1975; Clarke, 1987). No se han realizado estudios cuantitativos sobre la maduración de los machos.

La fecundidad de *E. purpurea* varía desde unos 100 huevos por desove, en hembras de 35 mm de longitud, hasta alcanzar más de 1600, en los individuos de 58 mm (Clarke, 1987). En comparación a los meses invernales, los valores de la fecundidad se duplican durante el verano. La fecundidad relativa durante el verano se encuentra en un intervalo que comprende desde 433 hasta 4100 huevos por gramo de peso seco. En el invierno, estas cifras disminuyen, alcanzando desde 496 hasta 2763. La fecundidad relativa se incrementa conforme aumenta la talla (Clarke, 1987).

Clarke (1987) encontró que en las hembras con los ovocitos de gran tamaño, el cociente entre el peso gonadal y el somático fue de 6.3% durante el verano, y de 4.8% en el invierno. Si bien el tamaño de los huevecillos es mayor durante el invierno, el incremento en la talla no está compensado por las menores cantidades en los productos del desove. Así, el esfuerzo reproductivo es mayor durante el verano.

Edad y crecimiento

Struhsaker y Uchiyama (1976) encontraron que el período de mayor crecimiento ocurre durante los primeros veinte días después de la eclosión, cuando las larvas de *E. purpurea* alcanzan una longitud de unos 20 mm. Estos autores concluyeron que, a partir de esta talla, los incrementos en longitud disminuyen conforme la edad aumenta, y el crecimiento se expresa línealmente.

E. purpurea no es una especie longeva. La edad máxima reportada para esta especie es de 190 días. No existen estudios previos al presente trabajo en los que se haya investigado la existencia de diferencias estacionales o regionales en el crecimiento.

Especies competidoras

En las áreas semi-estuarinas de las islas de Hawai, co-ocurren rutinariamente con *E. purpurea* otras dos especies zooplanctófagas. De manera ocasional, durante el día y en aguas someras, el atherínido *Atherinomorus* (= *Pranesus*) *insularum* se encuentra mezclado o adyacente a los cardúmenes de la anchoveta hawaiana. Sin embargo, esta especie se distribuye preferentemente sobre los arrecifes, en aguas más límpidas que aquellas frecuentadas por *E. purpurea*.

El arenque *Herklotsichthys quadrimaculatus* (Clupeidæ), de reciente introducción en Hawai, parece no estar restringido a aguas semi-encerradas. Sin embargo, aparece en estas áreas esporádicamente y en gran abundancia, particularmente durante el verano y el otoño (Williams y Clarke, 1983). Aunque esta especie prefiere también aguas más transparentes que las habitadas por *E. purpurea*, sus dietas se sobrepone substancialmente. Ambas especies parecen alimentarse de los mismos organismos del zooplancton.

Especies depredadoras

Durante los estadios de huevo y las primeras fases larvales, *E. purpurea* está sujeta a la depredación por parte del zooplancton carnívoro y otros peces planctófagos. Dentro de los organismos del zooplancton más abundantes en la bahía de Kaneohe, y en las áreas semi-encerradas de Hawai, están el quetognato *Sagitta enflata* y el sergéstido *Lucifer chachei*. Otras larvas de decápodos, ctenóforos, hidromedusas y otros tipos de organismos carnívoros, pueden florecer ocasionalmente en estas áreas, contribuyendo a la mortalidad de huevos y larvas de la anchoveta hawaiana.

Los juveniles y los adultos de esta especie, están sujetos a diferentes tipos de depredadores durante el día y la noche. Durante el día, en los hábitats someros, *Saurida* spp., *Elops hawaiiensis* y *Sphyræna barracuda* se alimentan de esta especie. En áreas menos turbias, en las cercanías de los arrecifes de coral, *Caranx sexfasciatus*, *C. melampygyus* y *C. ignobilis* han sido considerados como los principales depredadores de *E. purpurea* (Major, 1978). Durante el día, otras especies que se alimentan de la anchoveta hawaiana son la golondrina *Anous stolidus pileatus* y varios cangrejos.

En aguas abiertas, durante la noche, el principal depredador de *E. purpurea* es *Elops hawaiiensis*. Los individuos de esta especie, particularmente aquellos de 30 a 60 cm de longitud, muestran el mismo comportamiento migratorio de la anchoveta hawaiana. Clarke (1983) concluyó que, posiblemente, ésta es la principal especie depredadora, debido a la ocurrencia regular de *E. purpurea* en los contenidos estomacales de *Elops hawaiiensis*, así como por la abundancia de estos organismos en el medio.

Otros carángidos pelágicos, como son *Atule mate*, *Selar crumenophthalmus* y *Decapterus* spp., e individuos de las familias Bellonidæ, Hemirhamphidæ y Scombridæ son los principales consumidores de la anchoveta hawaiana en aguas abiertas. Sin embargo, se desconoce si este fenómeno constituye depredación sobre los organismos de *E. purpurea* que ocurren naturalmente, o sobre los capturados como carnada viva liberada posteriormente.

Enfermedades y parásitos

Struhsaker *et al.* (1975) encontraron que durante los meses más cálidos, la anchoveta hawaiana es infectada frecuentemente por el protozoario *Cryptocaryon* spp. Dichas infecciones se evidenciaron como quistes en las agallas. Clarke (1987), reporta que los nemátodos se encuentran presentes con cierta frecuencia en las hembras utilizadas para los estudios de fecundidad. Sin embargo, la presencia de estos ectoparásitos no tiene efectos significativos sobre la fecundidad. Otros parásitos, como los isópodos de la familia Cymothoidæ, han sido encontrados en *E. purpurea* aunque con baja frecuencia (Struhsaker *et al.*, 1975).

Características del área de estudio

La bahía de Kaneohe es una cuenca parcialmente encerrada que se encuentra localizada en la costa noreste de la isla de Oahu, Hawai. Se sitúa entre los 21°25' y los 21°31' latitud norte, y entre los 157°46' y los 157°51' longitud oeste. La bahía tiene aproximadamente 12.7 Km de longitud, paralelamente a la línea de la costa, y unos 4.3 Km de anchura máxima, medida ortogonalmente a la costa, siendo el área total de 46 Km², aproximadamente (Figura 2).

Tester (1951) dividió la bahía en dos partes geográficas, consistentes en las secciones sur y norte. La sección sur es una cuenca de unos 2 km de diámetro, bordeada por tierra en tres lados y separada del resto de la bahía por Coconut Island (Mokuolue) y varios grupos de arrecifes de coral. Existen dos canales que conectan esta cuenca con el resto de la bahía, a través del arrecife. Las profundidades máximas registradas en esta zona, al igual que en los canales, son de 12 a 15 m, y los sedimentos son predominantemente lodosos (Bathen, 1968). Los contornos batimétricos de esta sección muestran una depresión cercana a la parte este de Coconut Island. Dado que las profundidades de los canales son aproximadamente las mismas que las registradas en la sección sur de la bahía, puede esperarse que el agua de esta zona tenga intercambios continuos con el resto de la bahía.

La sección norte de la bahía consiste de un área de aproximadamente 4 por 1 Km de aguas más profundas (ca. 20 m), separadas del océano por un arrecife somero, que llega a tener profundidades menores a 1 m, exceptuando un canal de 2 a 3 m de profundidad que lo atraviesa en la parte sureste. En la sección norte del arrecife existe otro canal de unos 10 m de profundidad que fue dragado para conectar la bahía con el océano.

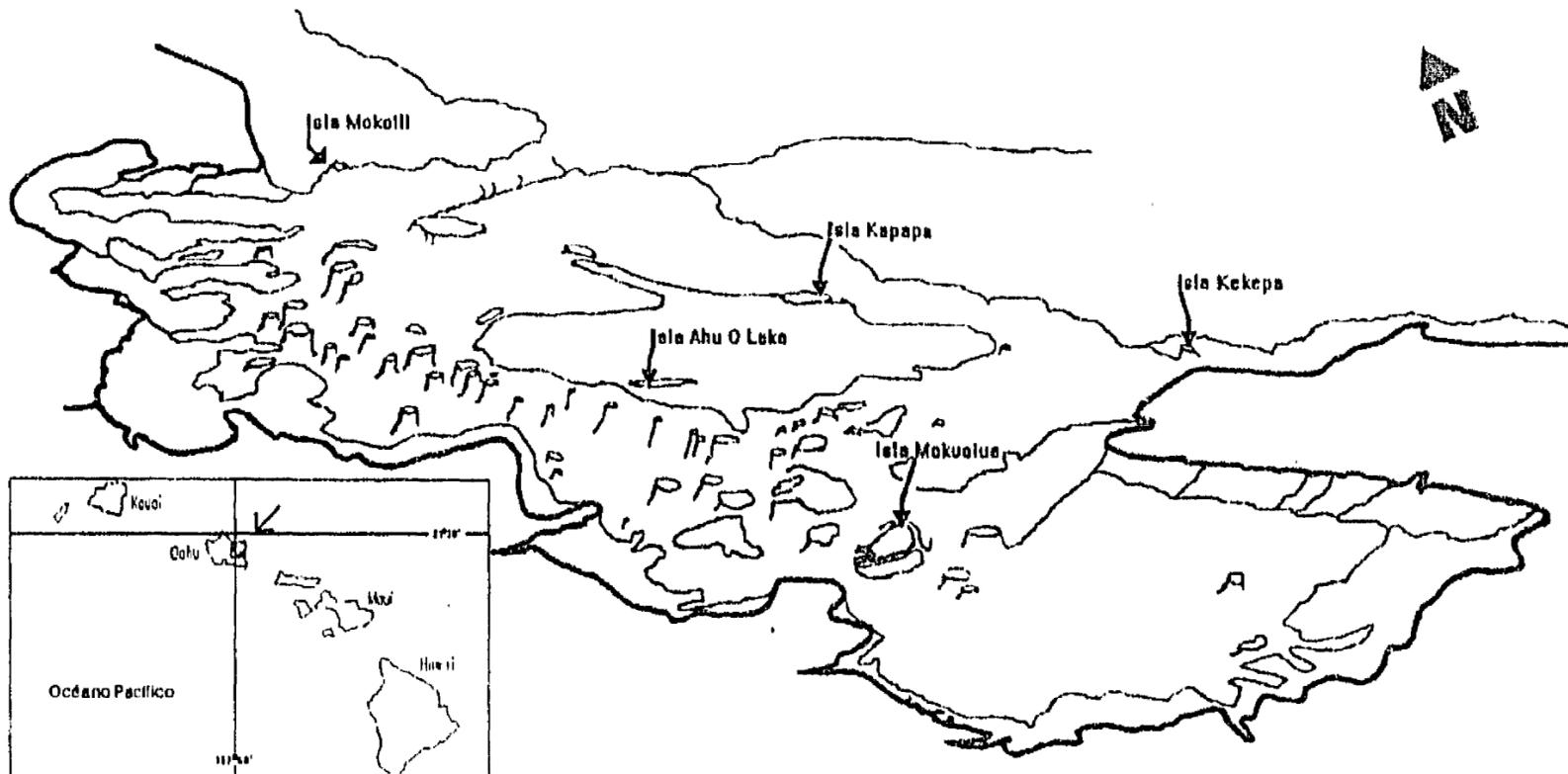


Figura 2. Localización del área de estudio.

Sistema de corrientes

El patrón básico de circulación en la bahía está determinado por las mareas y los vientos dominantes (Bathen, 1968). Durante el influjo de la marea, el agua superficial procede hacia el interior de la bahía bajo la influencia de una corriente costera que corre en dirección sureste-noroeste, y de los vientos dominantes, provenientes de los 010° - 070° , con magnitudes de 7 a 12 nudos. Esta masa de agua entra a la bahía por encima del arrecife central, situado a lo largo de la línea de entrada, a profundidades de 0 a 1.5 m (Figura 3). El agua oceánica más profunda, al acercarse al arrecife central, se desvía hacia el norte y entra a la bahía por el extremo noroeste, entre los 2 y 7 m de profundidad. Por debajo de los 7 m, la corriente en este canal fluye hacia afuera de la bahía. Este flujo hacia afuera, durante la marea creciente, se debe probablemente a una acumulación de agua en la parte noroeste de la bahía.

El agua que entra a la bahía por encima del arrecife central, se desplaza hacia la porción oriental. El influjo a través del canal al sur del arrecife central, se dirige hacia la sección sur, para luego entrar a la cuenca sureste a través de la apertura situada al sur de Coconut Island. Esta corriente refuerza un giro ciclónico (en contra de las manecillas del reloj) centrado en esta cuenca, y es la principal proveedora de agua a esta parte de la bahía. Por otra parte, el flujo que entra a esta sección por el

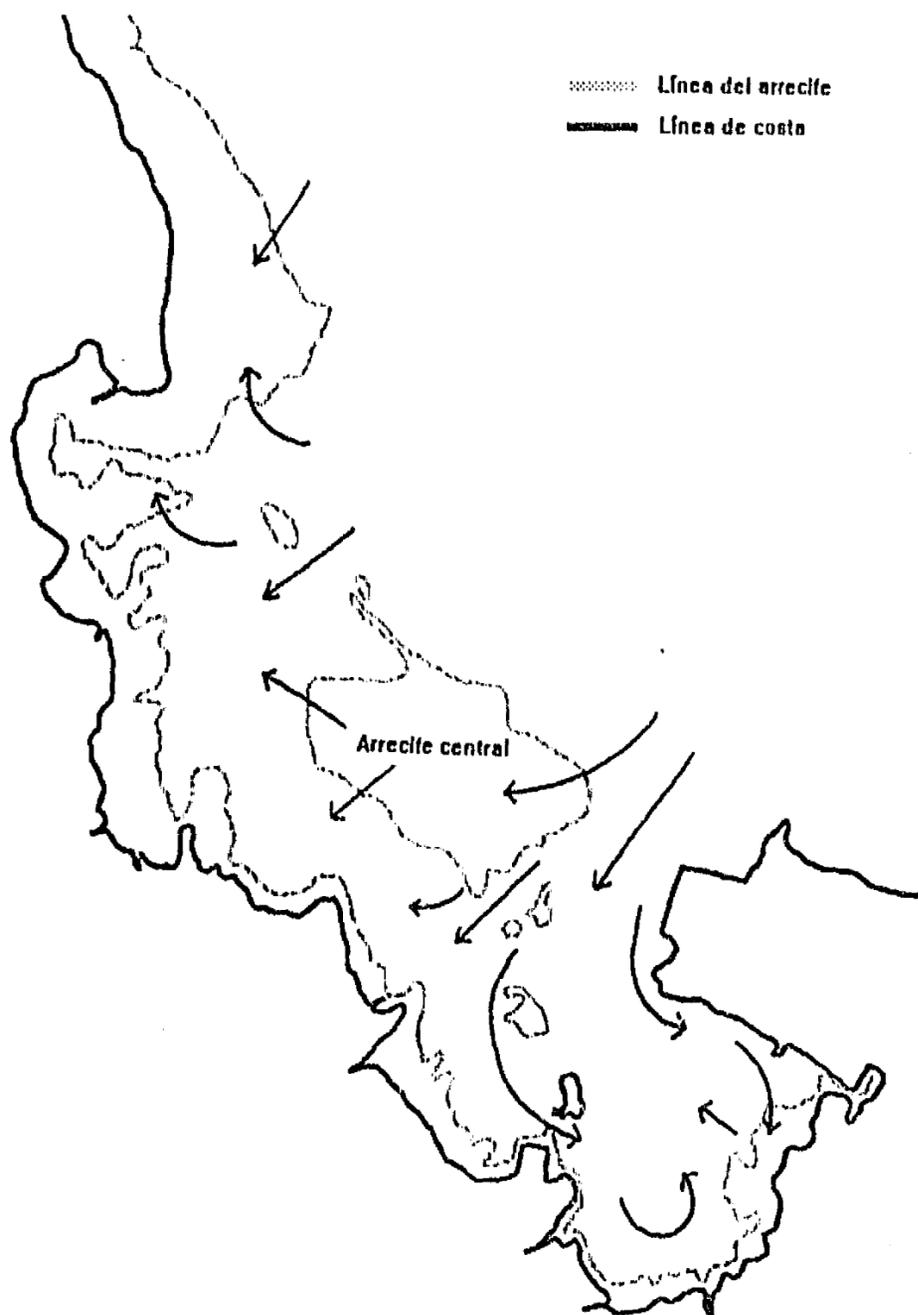


Figura 3. Patrón básico de circulación durante el flujo de la marea.

canal existente al norte de la isla, se encuentra retardado debido a la presencia del flujo opuesto, dirigido hacia el oeste, causado por el giro ciclónico.

Por otra parte, la circulación general que se presenta durante el reflujó, se invierte y el agua de la superficie, principalmente, se dirige hacia el océano (Figura 4). Por debajo de los 7 m, el sistema de corrientes sufre cambios menos abruptos, siendo parecido al descrito durante el influjo de la marea. Sin embargo, existen diferencias que se presentan en el flujo a través de los canales. En éstos, la circulación durante este período presenta una fuerte componente hacia afuera de la bahía.

El agua que fluye hacia la bahía, por los efectos de los vientos y de las olas, aún durante el reflujó de la marea, diverge hacia el noroeste o sureste. Estas masas de agua se juntan con el agua que fluye por los canales hacia afuera, formando giros en las entradas de la bahía (Figura 4).

Efecto de los vientos sobre la circulación

En la figura 5 se muestran las frecuencias de ocurrencia estacional de la rapidez y de la dirección de los vientos, estimadas a partir de los datos diarios recavados por el Hawaii Institute of Marine Biology.

Se puede apreciar que los vientos provenientes de los 010° a 070° predominan durante gran parte del año. La rapidez de los vientos se encuentra comprendida, generalmente, entre los 7 y los 12 nudos.

Durante los períodos en los que ocurren estos vientos dominantes, la circulación en los tres primeros metros de la columna de agua se incrementa, y aumenta también el flujo a profundidades mayores. El incremento en el flujo en la superficie es más aparente cerca del arrecife central y en la porción noroeste de la bahía (Bathen, 1968).

Durante el período en que los vientos provienen de 190° - 240° (noviembre a abril), la magnitud de la circulación decrece, aunque la dirección de la corriente permanece inalterada. La naturaleza poco sostenida de estos vientos, aparentemente no permite influenciar substancialmente los patrones de la circulación establecidos por las mareas y los vientos dominantes (Bathen, 1968).

Temperatura

Las temperaturas superficiales del agua en la bahía de Kaneohe fueron registradas durante este estudio. Las fluctuaciones estacionales de la temperatura se apreciaron a lo largo del ciclo anual. En los meses de la primavera, la temperatura varió de 23.5°C a 26.0°C , durante el verano, la temperatura se encontró en un intervalo que comprende desde 26.0°C hasta 28.0°C , mientras que en el otoño, fluctuó de 25.5°C a 28.0°C . En el invierno, las variaciones fueron de 23.0°C a 25.0°C .



Figura 4. Patrón básico de circulación durante el reflujó de la marea.

Existen también fluctuaciones diurnas en las temperaturas que se registraron durante dos muestreos de 24 horas. Los patrones de las curvas de la temperatura fueron muy similares, ya que en ambas ocasiones, el agua de la bahía alcanzó su temperatura máxima cerca de las 14:00 hrs, aproximadamente. Sin embargo, las diferencias entre las máximas y las mínimas registradas variaron estacionalmente.

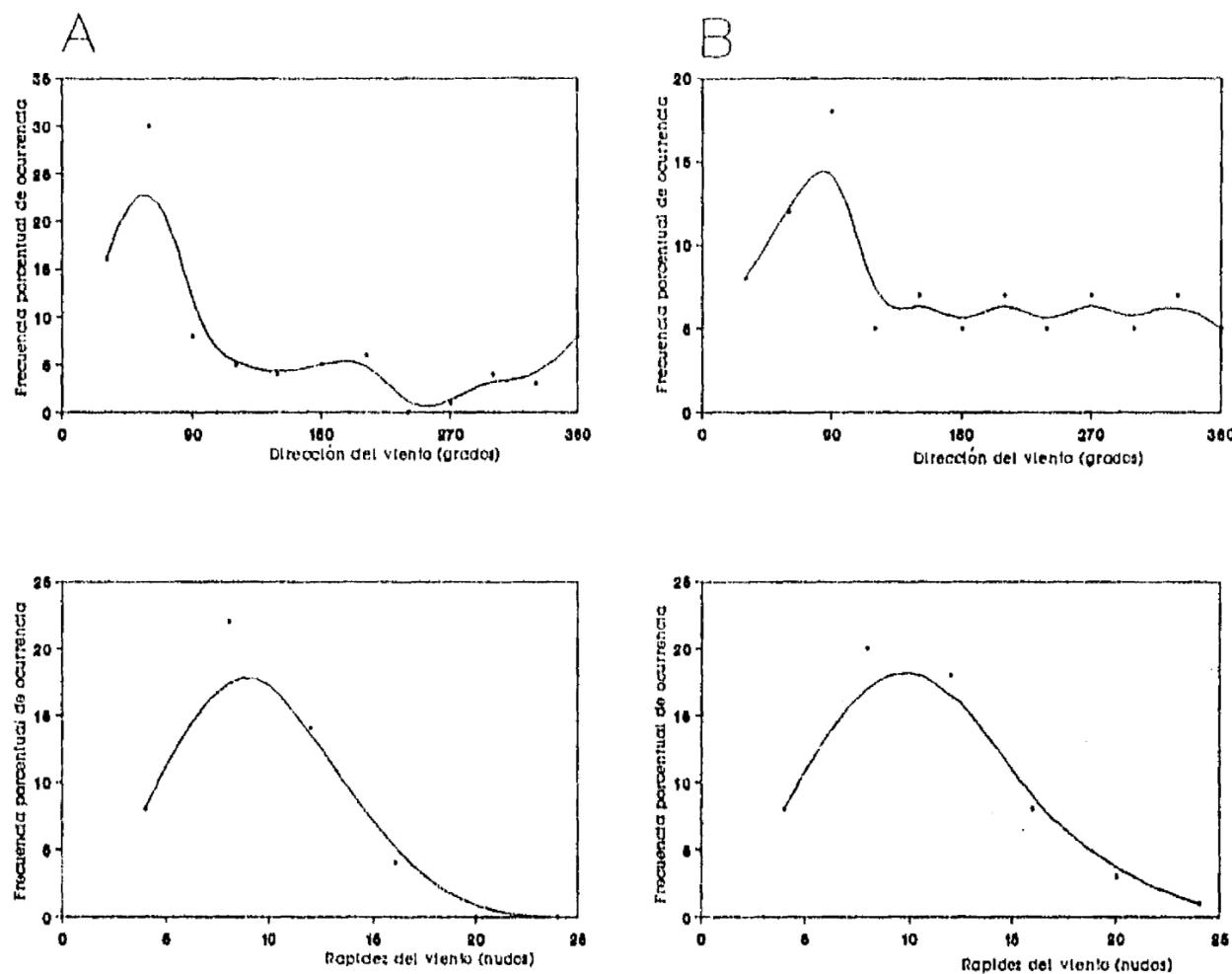


Figura 5. Frecuencias porcentuales de ocurrencia de la rapidez y la dirección del viento (A= verano; B= invierno).

Plancton

La comunidad del macrozooplancton en la bahía de Kaneohe, está dominada por algunas especies de holoplancton y por un conjunto variable de meroplancton (Tabla 2). En la mayor parte de la bahía, el quetognato *Sagitta enflata* es normalmente el principal componente numérico, y las densidades de este organismo exceden normalmente los 1000 organismos por metro cúbico (Hirota y Szyper, 1976). Los copépodos más abundantes que residen en la bahía son: *Acartia hamata*, *Labidocera* spp., *Pseudocalanus* spp., y *Oithona* spp. Existen otras especies pertenecientes al holoplancton que se presentan en esta zona, como el decápodo pelágico *Lucifer chachei* (Bowman), el tunicado *Oikopleura*

longicauda (Vogt) y varias especies de anfípodos. Otros crustáceos, si bien presentes, son relativamente raros durante todo el año.

TABLA 2
ORGANISMOS RESIDENTES MÁS ABUNDANTES EN LA BAHÍA DE KANEOHE, POR CATEGORÍAS

Copépodos	<i>Acartia hamata</i> , <i>Labidocera</i> spp., <i>Pseudocalanus</i> spp., <i>Oithona</i> spp.
Carnívoros holoplanctónicos	<i>Sagitta inflata</i> , <i>Lucifer chachei</i>
Herbívoros holoplanctónicos	<i>Oikopleura longicauda</i> y los estadios protozoa de <i>L. chachei</i> .
Meroplancton	zoeas, nauplios y cypris de balanos, véliger de gasterópodos.

La abundancia de los organismos del meroplancton exhibe grandes variaciones, que les permite constituir desde el mayor hasta el menor componente. Asimismo, su composición varía grandemente y, con frecuencia, abruptamente. Este fenómeno está probablemente relacionado con los ciclos reproductivos de los invertebrados bentónicos. Con respecto a este grupo, los estadios zoea de varios decápodos, los nauplios, los balanos, los véliger de bivalvos y gasterópodos son usualmente los organismos dominantes. Las observaciones de Hirota y Szyper (1976) indican que la dominancia de los quetognatos y del meroplancton es menor en el norte de la bahía, con respecto a la cuenca sureste.

Es importante recalcar que en la bahía de Kaneohe, las abundancias absolutas y relativas de todos los componentes del zooplancton sufren cambios significativos en escalas muy cortas, comprendidas en pocas semanas, o aún días, durante cualquier estación del año.

Material y Métodos

En esta sección se presenta una descripción generalizada de la metodología empleada en el presente estudio. La explicación detallada de cada una de las técnicas empleadas aparece en las secciones correspondientes. Se considera que de esta manera se facilita la lectura y comprensión de cada uno de los capítulos que constituyen este trabajo.

Actividades de campo

Los ejemplares de *E. purpurea* provienen de los muestreos realizados en la bahía de Kaneohe, en la isla de Oahu, Hawái. El intervalo de tiempo que abarcan los muestreos de todos los estadios del ciclo de vida de esta especie, está comprendido desde noviembre de 1990 hasta febrero de 1992. Simultáneamente a las capturas de los organismos, se realizaron mediciones de algunos parámetros físicos, como son: la temperatura superficial -utilizando un termómetro de cubeta y la penetración de la luz -por medio de un disco de Secchi. La velocidad del viento se calculó a partir de los datos diarios recavados por el Marine Corps and Air Station. Las concentraciones de clorofila *a* se determinaron siguiendo la metodología propuesta por Strickland y Parsons (1972).

Las recolecciones de las muestras de plancton para los estudios dietéticos de los estadios larvales de esta especie, se realizaron durante el día utilizando una red de plancton de 1 m de diámetro, 5 m de longitud y con una luz de malla de 335 μm .

Por otra parte, los individuos adultos se capturaron poco después del ocaso, utilizando una red de cerco de ca. 60 x 12 m, con una abertura de malla de 5 mm. Asimismo, se efectuaron recolecciones simultáneas del plancton, utilizando una red con las características antes mencionadas.

Dado que *E. purpurea* ocurre principalmente por debajo de los 5 m de la superficie (Clarke, 1987), se realizaron los muestreos verticales de la columna de agua, desde una profundidad de 5 m hasta el fondo, con el fin de estandarizar lo más posible las muestras de plancton con las de los contenidos

estomacales. Se obtuvieron 4 o 5 réplicas para considerar la variabilidad espacial de las especies del plancton.

Tanto las muestras del plancton como las de los peces, fueron preservadas en una solución de formaldehído al 4% neutralizada con agua de mar, inmediatamente después de la captura. Este procedimiento asegura que la identificación y enumeración de las presas en los contenidos estomacales es mínimamente afectada por las tasas de digestión diferencial (Gannon, 1976).

Las muestras de los adultos de *E. purpurea* utilizadas para la determinación de la cronología alimentaria y la ración diaria, fueron tomadas con intervalos de 4 horas, con la misma red de cerco mencionada anteriormente.

Con el objeto de analizar las variaciones de la repleción gástrica en relación a las distintas horas de la noche, se capturaron organismos poco después del ocaso (cuando los estómagos contienen principalmente ítems recién ingeridos), cerca de la medianoche (cuando los contenidos estomacales están formados de una mezcla de material en varios estadios de digestión) y al alba (cuando la mayoría de las presas están totalmente digeridas).

Para cada conjunto de organismos se obtuvo una fracción de la captura que fue preservada inmediatamente y el remanente se mantuvo en un área encerrada, libre del plancton, rodeada por una malla de 0.335 mm.

Subsecuentemente, los peces que se encontraron en estas redes libres de plancton fueron muestreados a intervalos de ca. 4 horas. Las observaciones de *E. purpurea* en cautiverio (Clarke, 1987) indican que mientras los individuos sean cuidadosamente arreados desde la red de cerco a la red libre de plancton, los estudios de evacuación gástrica no serán fuertemente influenciados por efectos de los traumas debidos a la captura y a la retención.

Actividades de laboratorio

Las características morfométricas, ponderales y biológicas obtenidas para cada uno de los ejemplares, se detallan a continuación.

Para obtener las mediciones, se empleó un ictiómetro, colocando el ejemplar sobre su costado derecho para determinar su longitud. Para obtener los pesos frescos, se recurrió a una balanza.

Los datos obtenidos fueron los siguientes:

Longitud estándar. Se midió a la décima de milímetro más próxima, desde la punta de hocico hasta el punto de bifurcación de la aleta caudal.

Peso. Se determinó el peso total de cada ejemplar, con una aproximación de 0.10 mg.

Sexo. Al efectuar un corte longitudinal desde el orificio anal hasta los arcos branquiales y separando las vísceras, quedan al descubierto las gónadas, pudiéndose determinar *in visu* el sexo. Las fases de maduración sexual de las hembras fueron asignadas siguiendo los criterios propuestos por Clarke (1987).

Por otra parte, se extrajeron los otolitos *sagittae*. Se cortó el basioccipital por su parte superior. Levantándolo, quedan al descubierto las cápsulas óticas. Los otolitos fueron limpiados con agua y guardados en portaobjetos, sumergiéndolos en el medio de contraste Euparal™. En cada portaobjetos constaba el número del ejemplar y los datos sobre su captura.

En el laboratorio, los individuos que presentaron signos de regurgitación de los contenidos estomacales fueron eliminados de todos los análisis. Los estómagos fueron extraídos y enjuagados en agua destilada, antes de su disección.

Aquellos individuos que presentaron estómagos vacíos (o que contenían sólo fluidos estomacales) o bien material digerido en el esófago o en las branquiespinas, fueron también descartados para los análisis cuantitativos.

De cada espécimen recolectado, solamente se analizó el contenido estomacal presente en la sección comprendida entre la terminación anterior del esófago y la constricción pilórica. Asimismo, se registraron los estadios de repleción gástrica, clasificando a los estómagos de acuerdo a cuatro criterios, que van desde "vacío" a "lleno". Se obtuvo el coeficiente de repleción gástrica, expresado como el porcentaje del número de estómagos vacíos, con respecto al total de estómagos. Asimismo, se establecieron los grados de digestión del contenido estomacal, siguiendo los criterios de Carranza (1969). Las presas se identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible, se contaron, midieron y pesaron.

La descripción taxonómica y la enumeración del plancton, se realizaron por medio de alícuotas. Los organismos fueron contados y medidos de la siguiente manera: copépodos -longitud del prosoma. Ostrácodos -longitud máxima de las valvas. Malacostracos -punto anterior del rostrum hasta el final del telson. Larvas de peces -longitud estándar. Organismos aproximadamente esféricos, diámetro máximo. Y para el resto de las presas, se obtuvo la longitud total.

Dado que las la tasas de digestión diferencial afectan la calidad de los contenidos estomacales y producen una sobrestimación de las presas menos lábiles, se tuvieron que considerar también las estructuras más resistentes a los procesos digestivos de aquellas presas con los cuerpos más maltratados. Dichas estructuras resistentes, fueron relacionadas con la longitud total de las presas, utilizando métodos de regresión estadística.

Además de medir el tamaño de las presas, las muestras del zooplancton fueron examinadas cualitativamente para notar si los tipos de presas son opacos, translúcidos y presentan pigmentación.

El peso de los contenidos estomacales se obtuvo separando las presas del resto del estómago. Estas fueron enjuagadas en un receptáculo de peso conocido y secadas por 24 horas, a una temperatura de 60 °C. Los pesos de los contenidos estomacales se obtuvieron en una microbalanza y los pesos de los peces, en una semi-microbalanza. Los valores de la repleción gástrica fueron expresados como porcentajes del peso seco del pez.

La longitud de las diferentes partes del encéfalo se obtuvo practicando una incisión transversal en la cabeza del pez, cortando y separando la parte superior de la bóveda craneana. De esta manera queda al descubierto el encéfalo, pudiéndose obtener por medio de un vernier graduado la longitud del telencéfalo, mesencéfalo y metencéfalo, con una aproximación de 0.001 mm. La longitud de las aletas pectorales se midió desde el extremo superior, a nivel de su implantación, hasta el extremo final. El diámetro de las lentes oculares, se midió con un vernier graduado.

Para el estudio del aparato branquial, se obtuvieron las longitudes del primer arco branquial izquierdo y se contó el número de branquiespinas en el mismo arco. El cociente entre estos valores, indica la distancia promedio entre las branquiespinas.

Análisis de la información

Edad-crecimiento

La determinación de la edad se realizó mediante la enumeración de las bandas de crecimiento diario, depositadas en los otolitos. Posteriormente, se aplicó la ecuación de Brody (1927) y von Bertalanffy (1938). Para ello se calcularon las constantes de dicha ecuación por medio de los métodos propuestos por Ford (1933) y Walford (1946), Gulland (1965), Tomlinson y Abramson (1961), Allen (1966) y Beverton (1954).

Régimen alimentario

A partir del conteo de los diferentes componentes dietéticos, se calculó el índice de la frecuencia de ocurrencia de cada grupo, expresado como el porcentaje de estómagos que contienen dicho componente (Hynes, 1950). Asimismo, se calcularon los porcentajes numéricos de los componentes alimentarios (Windell y Bowen, 1978).

Los datos numéricos de los análisis de la dieta y del plancton, fueron expresados como pesos secos por medio de la relación longitud - peso seco. Las preferencias alimentarias fueron calculadas tanto en términos de número como de pesos de las presas y del plancton, utilizando los índices propuestos por Clarke (1978) y James (1987), así como el de Chesson (1978, 1982). Los aportes de carbono de

las presas a la dieta de *E. purpurea*, se realizaron tomando en cuenta las relaciones entre el peso molecular del carbono y el peso de las presas, propuestas por James (1987).

Tasas de alimentación y de evacuación gástrica

Para la determinación de las tasas de alimentación y de evacuación gástrica, se registraron las disminuciones en el peso de los contenidos estomacales de los peces mantenidos en las redes libres de plancton. Posteriormente, se calcularon dichas tasas, determinando el grado de sesgo que producen las diferencias en el grado de digestión de los diferentes tipos de presas.

Con los datos biométricos obtenidos, se determinó la relación entre la alimentación, el crecimiento y la nutrición, utilizando el índice del factor de condición de Fulton (1902). La expresión matemática de este índice es:

$$K = \frac{P}{L^3}$$

donde K es el factor de condición, P es el peso del organismo y L es la longitud del pez.

El cálculo del campo de búsqueda del alimento se realizó con base en el trabajo de Hunter (1972) realizado en condiciones experimentales para los estadios larvales de la anchoveta *Engraulis mordax*.

Resultados y Discusión

Estudio de la edad y el crecimiento

Determinación de la edad

El estudio de los otolitos es importante, ya que forman parte del sistema de regulación del tono muscular, de la recepción de los estímulos debidos a la aceleración angular, a la gravedad y al sonido. Asimismo, en los otolitos se registran, de manera permanente, los cambios fisiológicos y metabólicos que ocurren durante el ciclo de vida de un pez (Gallardo-Cabello, 1979).

Varios autores han reportado que estas estructuras calcificadas presentan incrementos de crecimiento diarios. Pannella (1971; 1974) fue el primero en demostrar este hecho, y en otros trabajos se sustenta y se extiende este fenómeno para una gran cantidad de especies que viven en ambientes templados y tropicales, tanto en sistemas marinos como dulceacuícolas (Struhsaker y Uchiyama, 1976).

Otros estudios han revelado la existencia de incrementos subdiarios (Taubert y Coble, 1977; Brothers, 1978; Pannella, 1980; Wilson y Larkin, 1980; Campana y Nelson, 1982), mismos que complican la interpretación de la periodicidad de los incrementos. De esta manera, es necesario validar el tiempo de formación de los *annuli* para poder realizar las estimaciones de la edad de cualquier especie.

Descripción de la sagitta

En *E. purpurea*, las *sagittæ* son alargadas, la longitud máxima está contenida, en promedio, 53.75 veces en la longitud estándar del organismo. En la figura 6, se presenta el diagrama del otolito, resaltando

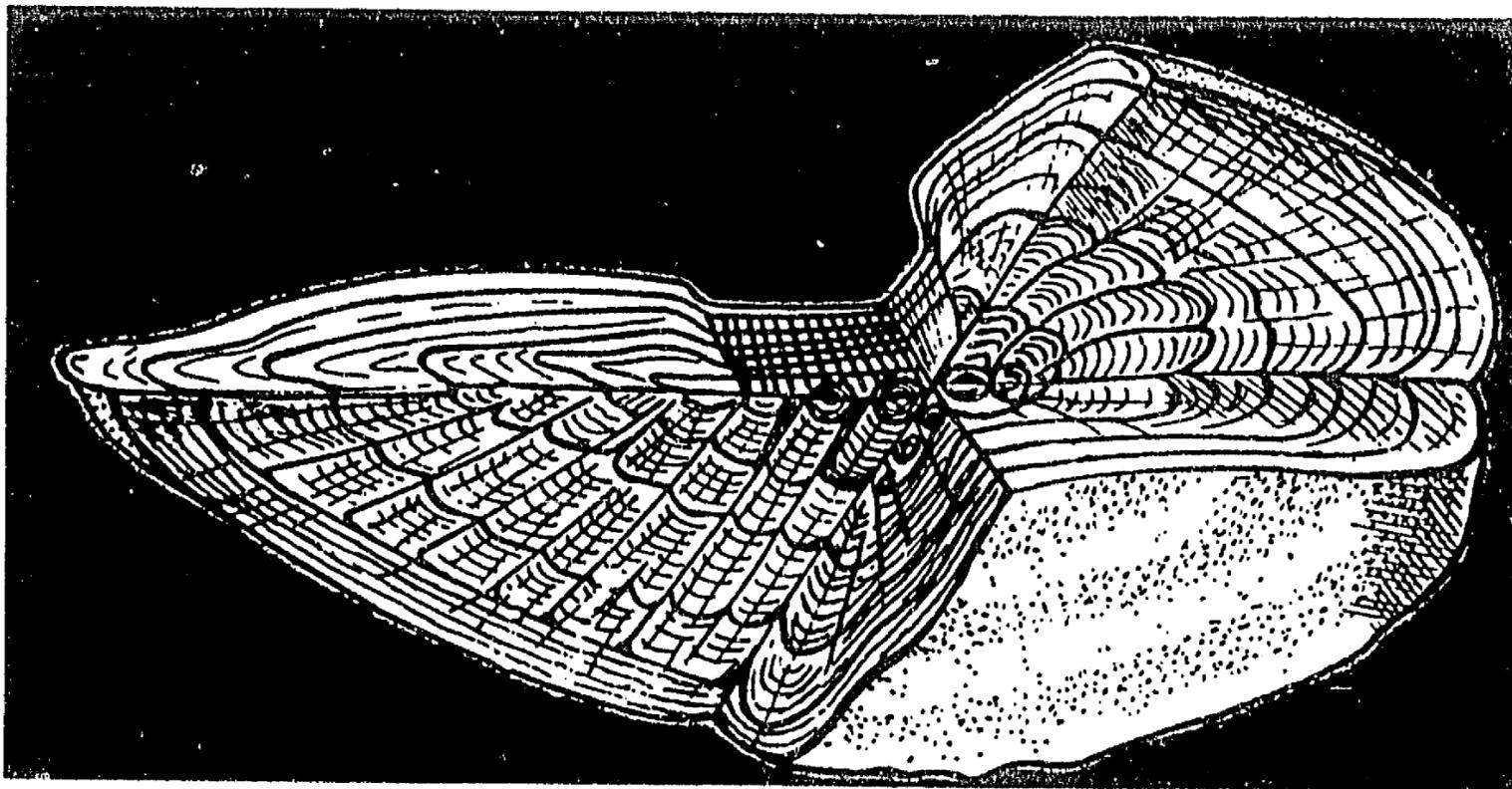


Figura 6. Diagrama del otolito sagitta de *E. purpurea*.

las principales partes. Se observa que el borde anterior presenta un *rostrum* saliente, con pequeñas denticiones.

La *excisura mayor* es pronunciada y el *antirostrum* está bien desarrollado. El borde dorsal es ascendente, desde el *rostrum* hasta el centro del otolito y desciende hasta el borde posterior. El borde dorsal presenta de 3 a 5 denticiones, que tienden a hacerse muy irregulares en los individuos adultos, de 35 mm de longitud estándar en adelante.

El borde posterior, presenta un *postrostrum* agudo y bien desarrollado. La *excisura menor*, el *pararostrium* y el *postrostrum* están bien definidos.

El borde ventral es ligeramente curvo desde el *rostrum* hasta el centro del otolito y plano desde este punto, hasta el borde posterior. En esta parte, presenta denticiones que tienden a hacerse más irregulares conforme aumenta la edad.

La cara interna del otolito es ligeramente cóncava y presenta una superficie plana que se encuentra recorrida por el *sulcus* que es poco profundo y, en general, uniforme.

La cara externa es ligeramente convexa y, en los organismos adultos, está recorrida por numerosas papilas o granulaciones de tamaño muy pequeño. El borde dorsal presenta una disminución en el espesor en el sentido longitudinal.

Gallardo-Cabello (1985) describió las *sagittæ* de la anchoveta *Engraulis mordax*, encontrando características similares a las señaladas anteriormente. Sin embargo, el tamaño de estas estructuras es mayor en *E. mordax* que el de los otolitos de *E. purpurea*.

Desarrollo del otolito

Los peces presentan, durante su desarrollo, cambios morfológicos externos e internos que están en estrecha relación con variaciones ambientales y fisiológicas. El estudio de estos fenómenos alométricos es importante para conocer el ciclo de vida de una especie determinada. De esta manera, es importante relacionar el desarrollo de los otolitos, que forman parte de un sistema esencial en la recepción y registro de varios impulsos vitales, con respecto al desarrollo relativo de otras partes o funciones de un organismo.

En este estudio, los otolitos fueron observados en un porta objetos, por medio de un microscopio óptico, provisto de un ocular graduado. De cada uno de ellos, se registró el largo total, el ancho total y la longitud del *postrostrum* al centro del otolito (longitud "postrostral").

Se examinaron un total de 550 otolitos, extraídos del lado derecho e izquierdo de la cavidad craneana. No se encontraron diferencias significativas ($t = 3.45$, $p < 0.001$) en los datos morfométricos provenientes de las *sagittæ* derechas o izquierdas, por lo que los resultados presentados en este trabajo se refieren a los otolitos derechos.

En la figura 7 se muestra la relación entre las dimensiones del largo total y del ancho de las *sagittæ*. Esta relación presenta ciertas inflexiones, mismas que indican que el crecimiento del otolito es diferencial con respecto a estos dos planos longitudinales. De esta manera, para cada sección de la curva, se presentan las relaciones alométricas obtenidas. El primer punto de inflexión, corresponde a individuos de 15 a 18 mm de longitud estándar, que corresponde a un período del desarrollo cercano a la metamorfosis. El índice alométrico, hasta este punto es de 0.9419, que no difiere significativamente de la isometría ($F = 0.893$, $p < 0.05$). Por lo tanto, durante este período, la forma geométrica de las *sagittæ* es parecida a un disco.

El siguiente punto de inflexión, ocurre cuando la longitud de los organismos es de 27 a 32 mm de longitud. En esta etapa, se presenta la maduración sexual, por lo que cierta parte de la energía es canalizada a la maduración de las gónadas. En este caso, el índice alométrico es de 0.2646, indicando una relación alométrica negativa. Durante esta etapa, los otolitos toman la forma que presentan en las etapas adultas, creciendo en longitud, más que en anchura.

A partir de la segunda inflexión, el índice alométrico se mantiene menor a la unidad, con un valor de 0.6961, hasta que los organismos alcanzan una longitud de unos 40 mm. De esta longitud en adelante, el crecimiento regresa a valores próximos a la isometría, presentando un valor de 0.9594.

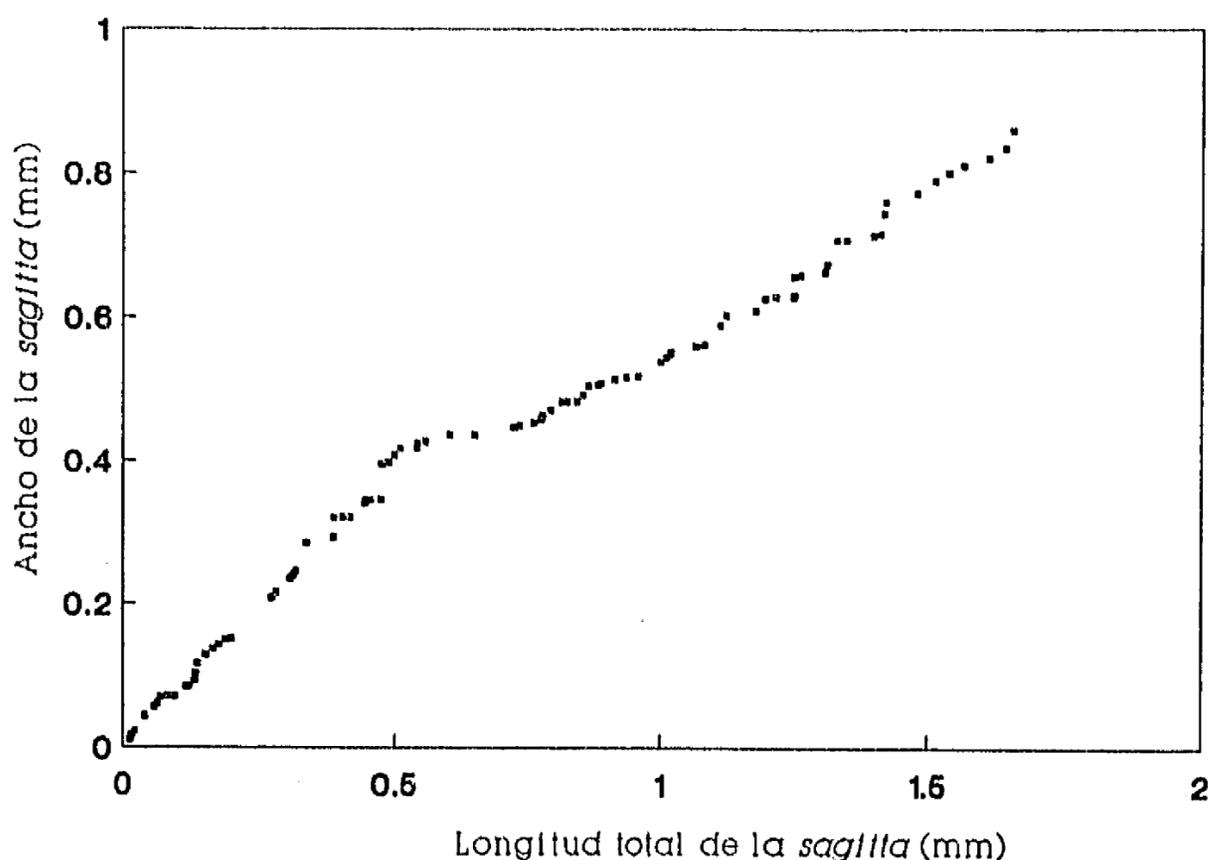


Figura 7. Dimensiones de longitud total y ancho de las sagittæ de *E. purpurea*.

Anillos de crecimiento

En los otolitos, se forman dos marcas diarias, o anillos, alrededor del núcleo. Uno corresponde al período de crecimiento lento, y otro al de crecimiento rápido. Estas diferencias se evidencian en el aspecto de las bandas, que pueden ser opacas o hialinas, dependiendo del cociente en las tasas de depositación, y por lo tanto en las concentraciones, del carbonato de calcio y de la proteína *otolina* (Degens *et al.*, 1969)

Para el estudio de los anillos del crecimiento presentes en las *sagittæ*, éstas fueron observadas por medio de un microscopio óptico, sumergidas en el medio Euparal™, que permite una diferenciación visual más acentuada entre las bandas del crecimiento rápido y lento. Debido a que en *E. purpurea* los otolitos son relativamente pequeños y delgados, es posible identificar los anillos de crecimiento con relativa facilidad. Por lo tanto, la determinación de la edad de *E. purpurea* se basó en la formación regular de una banda de crecimiento rápido y otra de crecimiento lento, en torno al núcleo.

El diámetro del núcleo, no es constante en relación al crecimiento en longitud del otolito debido a que las depositaciones sucesivas de los *annuli* se fusionan con el núcleo. En la figura 8, se presenta la gráfica entre el diámetro del núcleo de los otolitos, agrupados por clases de longitud "postrostral". Las

Las dimensiones del núcleo varían de 0.0190 mm, en otolitos de 0.05 mm de longitud, a 0.0263 mm en aquellos cuya longitud del otolito es de 0.80 mm. En la gráfica mencionada, se observan dos puntos de inflexión, correspondientes a las longitudes "postrostrales" de 0.1 y 0.5 mm, respectivamente. El exponente alométrico de la primera parte de la gráfica tiene un valor de 0.0668. A partir de la longitud "postrostral" de 0.1 mm, existe un cambio brusco en la pendiente. De esta manera, el coeficiente alométrico obtenido fue de 0.0374. En cambio, desde el valor de 0.5 mm de longitud "postrostral", el exponente aumenta en un orden de magnitud, situándose en 0.3953.

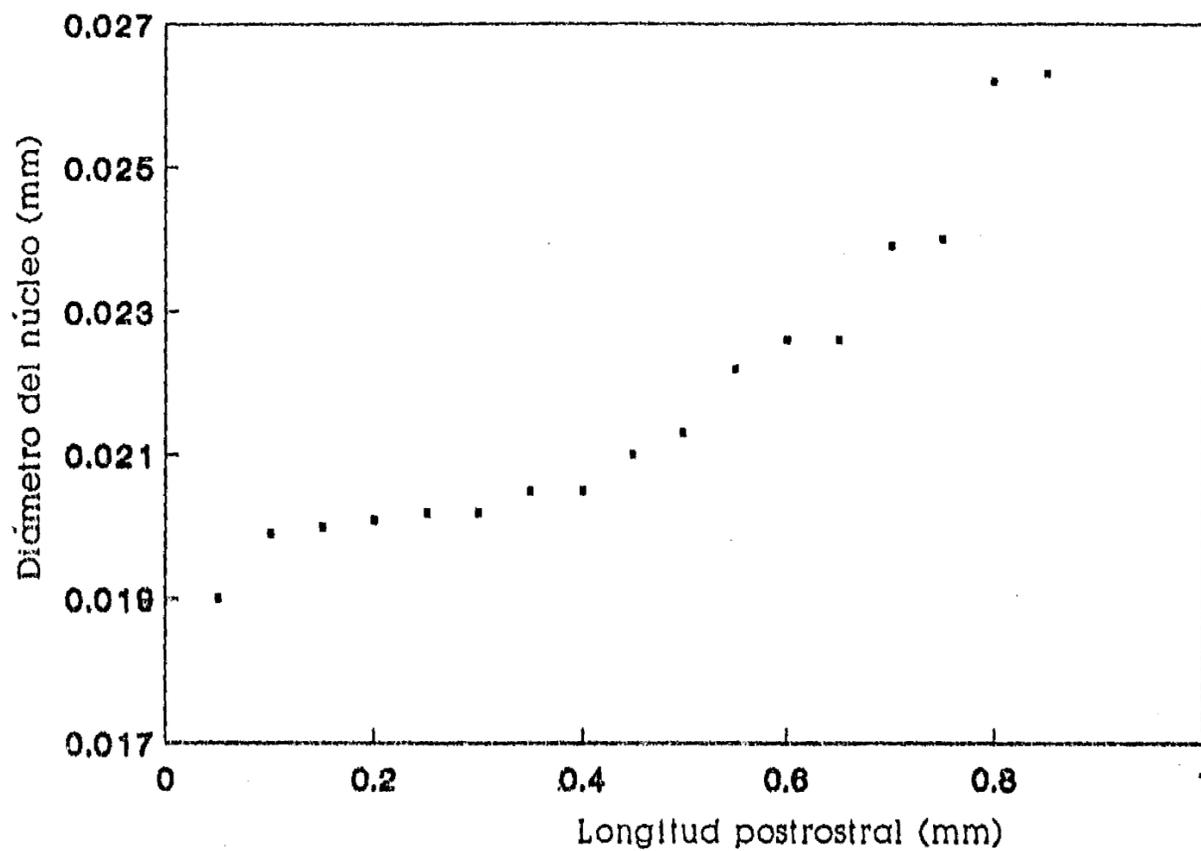


Figura 8. Diámetro del núcleo de los otolitos en función de la longitud postrostral.

Dados los pocos puntos con los que se contó en la realización del gráfico ($n = 17$), en la primera sección de la curva, es posible decir que el núcleo de las *sagittæ* presenta, por lo menos, dos fases de desarrollo. En las primeras etapas, los incrementos en el diámetro del núcleo son poco significativos, y la pendiente de la relación no es significativamente diferente de cero ($t = 2.67$, $p < 0.001$). Sin embargo, a partir de la maduración sexual, que ocurre en los organismos correspondientes a la segunda sección de la curva, el núcleo incrementa sus dimensiones por lo que la diferenciación de las primeras bandas del crecimiento es difícil.

En este trabajo se han considerado las amplitudes promedio de las bandas concéntricas que se forman alrededor del núcleo. En la Tabla 3, se presenta la magnitud de los anillos del crecimiento diario, en función de las clases de talla de longitud "postrostral" de las *sagittæ*. Asimismo, se muestran las tallas promedio de los peces y las tasas medias del crecimiento de los otolitos, expresadas como milímetros por día. Es importante notar que, conforme aumentan tanto la longitud del organismo como la del

otolito, la tasa de crecimiento de estas estructuras disminuye. Asimismo, una vez que se ha formado el núcleo del otolito, la tasa de acumulación del material nuevo, disminuye conforme el pez crece. Dado que la depositación del nuevo material no es uniforme, y las bandas concéntricas varían en amplitud, las primeras bandas de crecimiento tienen un ancho mayor, con respecto a los anillos que se depositan en etapas posteriores.

Como se ha explicado anteriormente, en los otolitos, se presenta depositación diferencial del material nuevo alrededor del núcleo, en los dos planos longitudinales. De esta manera, el crecimiento de la parte "rostral" es mayor que el de la "postrostral", y el de la parte ventral, mayor que la dorsal. Por lo tanto, en los otolitos de *E. purpurea*, se observa que el núcleo es excéntrico en cada plano del otolito. En la figura 9 se presentan las tasas de crecimiento promedio de los otolitos, expresadas en milímetros por día, en relación a la longitud "postrostral" de la *sagitta*.

Con los resultados obtenidos, se construyó la figura 10, en la que se presentan los diagramas de caja del número de bandas de crecimiento diario, en función de la longitud del pez.

TABLA 3
NÚMERO PROMEDIO DE BANDAS DEL CRECIMIENTO (RÁPIDA + LENTA), TASA DE CRECIMIENTO DEL OTOLITO, DESVIACIÓN ESTÁNDAR DE LA TASA DE CRECIMIENTO, LONGITUD PROMEDIO DEL PEZ EN FUNCIÓN DE LAS CLASES DE TALLA DE LA LONGITUD POSTROSTRAL DEL OTOLITO

Clases de talla de los otolitos mm	Longitud promedio del pez mm	Número promedio de bandas de crecimiento	Amplitud de las bandas mm	Tasa de crecimiento del otolito mm día ⁻¹	Desviación estándar
0.05	4.49	2.47	0.020	0.0066	0.0017
0.10	8.75	7.33	0.014	0.0069	0.0007
0.15	10.45	10.42	0.014	0.0059	0.0005
0.20	13.14	15.24	0.013	0.0048	0.0004
0.25	16.13	22.34	0.011	0.0046	0.0004
0.30	19.50	31.41	0.010	0.0043	0.0002
0.35	20.75	34.26	0.010	0.0042	0.0001
0.40	23.50	44.56	0.009	0.0041	0.0002
0.45	27.64	62.36	0.007	0.0041	0.0001
0.50	30.50	73.34	0.007	0.0040	0.0001
0.55	33.25	87.98	0.006	0.0039	0.0001
0.60	36.63	105.36	0.006	0.0039	0.0001
0.65	39.10	118.88	0.005	0.0038	0.0002
0.70	42.00	136.20	0.005	0.0037	0.0000
0.75	44.50	154.91	0.005	0.0037	0.0001
0.80	47.00	179.79	0.004	0.0036	0.0000
0.85	48.50	198.97	0.004	0.0035	0.0001

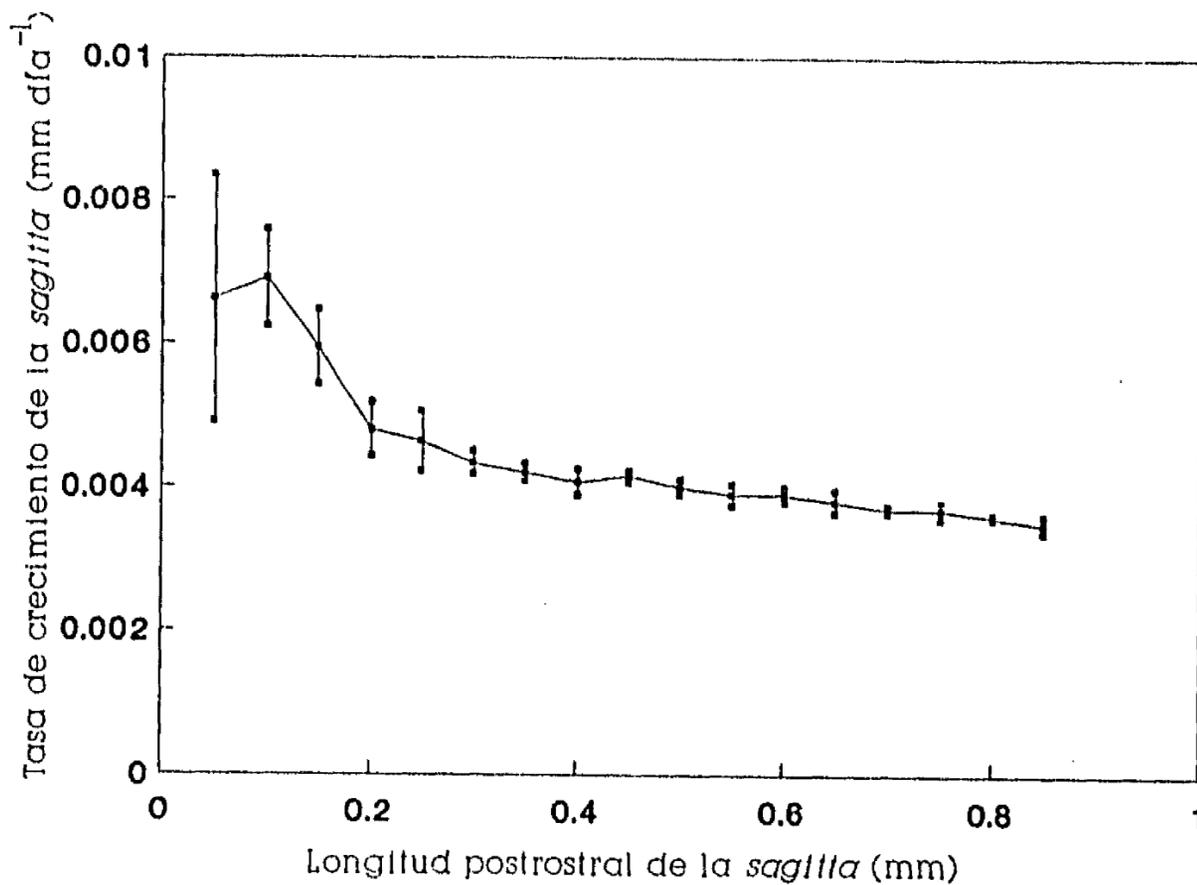


Figura 9. Tasas promedio de crecimiento (mm día^{-1}) de la sagitta de *E. purpurea*. Las líneas verticales indican la desviación estándar de las estimaciones.

Estimación del tiempo de formación de la primera banda del crecimiento diario

Las larvas cuya longitud notocordal es menor a 4 mm, pueden separarse en tres grupos de edad, con base en la observación de ciertas características morfológicas, como lo son la presencia o ausencia del saco vitelino, de la implantación y desarrollo de las aletas pectorales y de los radios de estas aletas, así como de la pigmentación del ojo, principalmente.

Dentro del intervalo de tiempo que existe entre la aparición de las bases de las aletas pectorales y el desarrollo de los radios de estas aletas, es posible realizar una discriminación más fina de los grupos de edad, mediante el análisis del diámetro de las bases semicirculares de las aletas pectorales en relación al diámetro de la pupila o de la órbita del ojo. Ninguna de estas dos medidas se incrementa significativamente después de la aparición de las bases de las aletas pectorales.

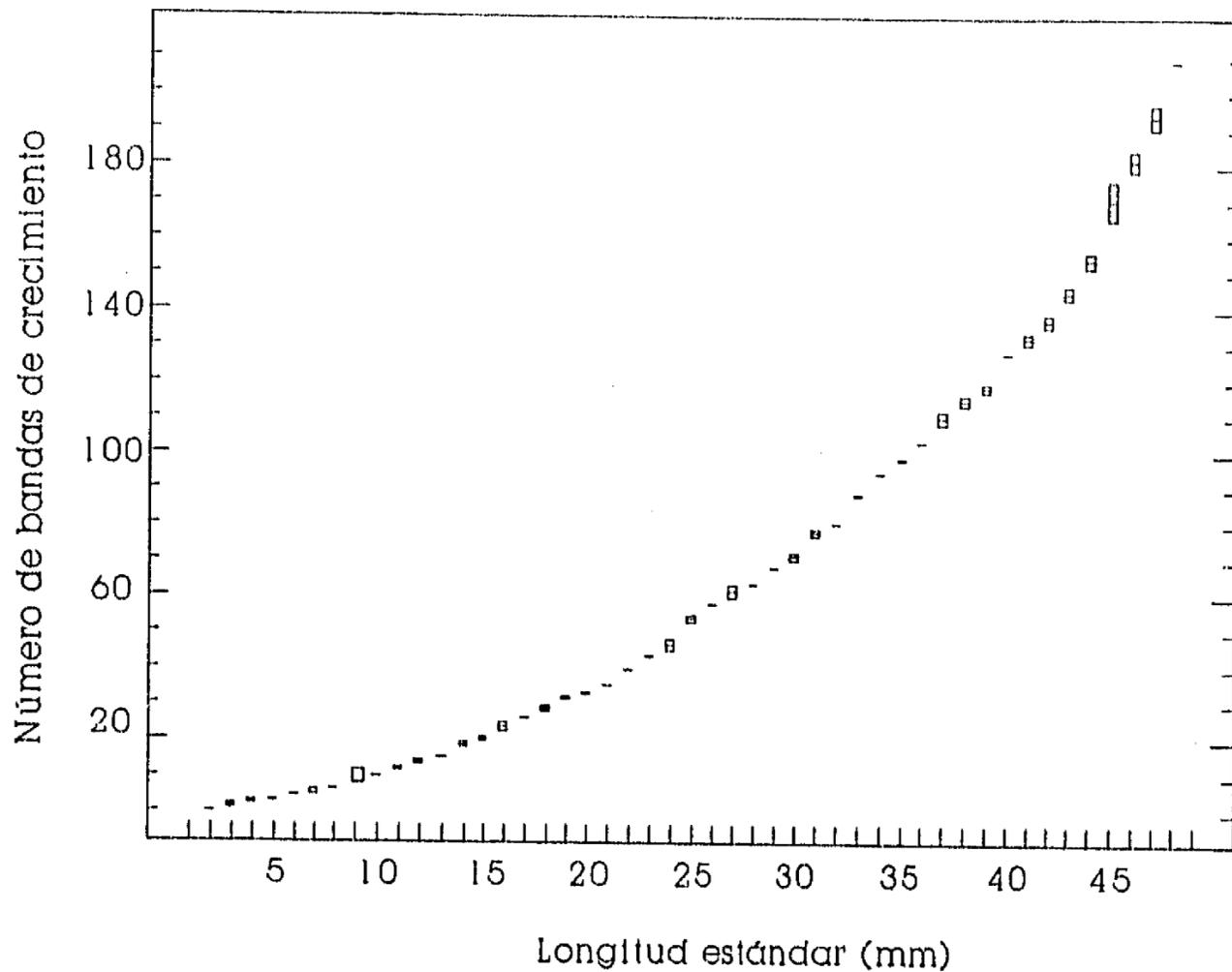


Figura 10. Medianas del número de las bandas de crecimiento diario en las sagittae de *E. purpurea*.

Otras características, como el desarrollo de la boca o del tracto digestivo, también fueron relacionadas con las características principales arriba mencionadas, pero los resultados no fueron significativos.

No se presentaron dificultades en la separación de las larvas menores a los 4 mm en grupos de edad basados en el desarrollo de las estructuras arriba señaladas. Las larvas pertenecientes a un grupo determinado fueron similares entre si, y no hubieron categorías intermedias. Sin embargo, las larvas con una longitud notocordal mayor a la señalada, no pudieron ser asignadas a grupos de edad, con base en las características del desarrollo morfológico o del tamaño.

Las características del desarrollo establecidas en este trabajo para las larvas de *E. purpurea* se muestran en las Tablas 4, 5 y 6.

TABLA 4
 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DEL PRIMER ESTADIO DEL DESARROLLO DE *E. purpurea*

Grupo de edad "0"	*	**		
Saco vitelino	PRESENTE	PRESENTE	TRAZAS	AUSENTE
Aleta pectoral	AUSENTE	AUSENTE	BASE VISIBLE	1*
Pigmentación del ojo	AUSENTE	AUSENTE	AUSENTE	AUSENTE

* Larvas recién eclosionadas y dobladas anteriormente
 ** Larvas desdobladas

1* El diámetro de las bases de las aletas pectorales, aproximadamente igual al de las pupilas.

En el momento de cumplir las primeras 12 horas de vida, el saco vitelino de las larvas ha desaparecido, y las bases de las aletas pectorales alcanzan un diámetro similar al del ojo (Figura 11). En los otolitos *sagittæ* de las larvas pertenecientes a este grupo de edad, aún no se forma la primera banda del crecimiento, presentándose solamente el núcleo, cuyo diámetro es de 0.0202 mm.

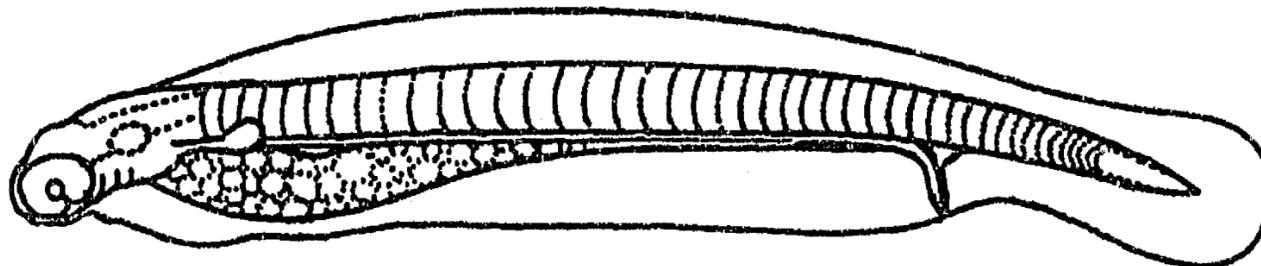


Figura 11. *E. purpurea* perteneciente al grupo de edad "0".

Las larvas pertenecientes al grupo de edad "1" (Figura 12), presentan alimento en el tracto digestivo. Asimismo, durante el primer día de vida, se forma la primera banda del crecimiento, haciendo posibles las estimaciones de la edad por el método de la lectura del número de los anillos del crecimiento diario. Las características morfológicas utilizadas para la separación de este estadio del desarrollo, se presentan en la Tabla 5.

TABLA 5
 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DEL SEGUNDO ESTADIO DEL DESARROLLO DE *E. purpurea*

Grupo de edad "1"			
Saco vitelino	AUSENTE	AUSENTE	AUSENTE
Aleta pectoral	1*	1*	2*
Pigmentación del ojo	AUSENTE	TRAZAS	PRESENTE

1* El diámetro de las bases de las aletas pectorales, aproximadamente igual al de las pupilas.
 2* Radios de las aletas pectorales visibles.

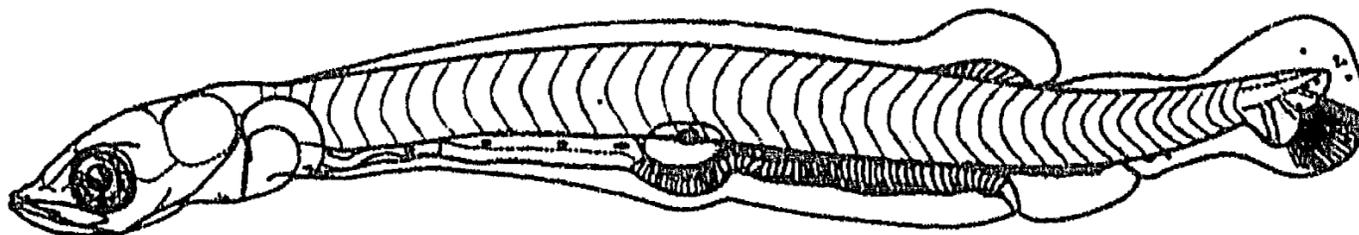


Figura 12. *E. purpurea* perteneciente al grupo de edad "1".

En las larvas del grupo de edad "2", la boca aparece casi completamente desarrollada. En los otolitos *sagittæ* aparecen dos bandas de crecimiento diario (Figura 13). En la Tabla 6, se presentan las características morfológicas que presentan los organismos pertenecientes a este grupo de edad.

TABLA 6
CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DEL TERCER ESTADIO DEL DESARROLLO DE *E. purpurea*

Grupo de edad "2"	
Saco vitelino	AUSENTE
Aleta pectoral	2*
Pigmentación del ojo	PRESENTE

2* Radios de las aletas pectorales visibles.

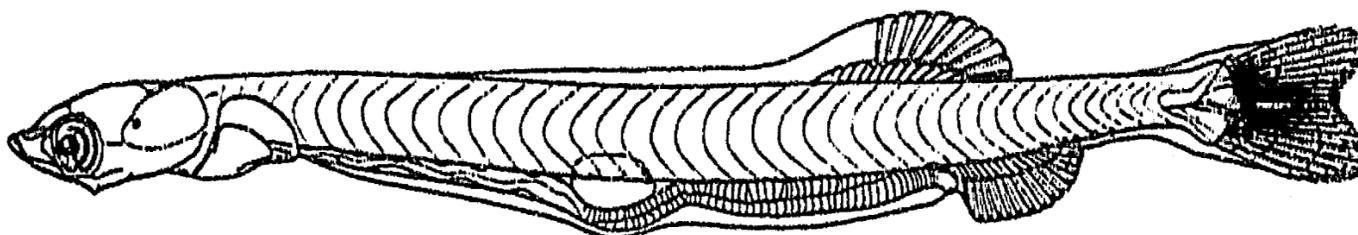


Figura 13. *E. purpurea* perteneciente al grupo de edad "2".

Strauhsaker y Uchiyama (1976) realizaron experimentos de captura y sacrificio periódico de *E. purpurea* y concluyeron que existe una buena correlación entre el incremento medio en el número de anillos y los días transcurridos entre los experimentos sucesivos. Este hecho, aunado a las observaciones realizadas en el presente trabajo, confirman la existencia de los incrementos de crecimiento con una periodicidad diaria, en esta especie.

Relación entre el crecimiento del otolito y el crecimiento del pez

En la figura 14 se presenta la relación entre la longitud total del otolito y la longitud "postrostral", en relación a la longitud estándar de los organismos. En dicha gráfica, se observa que la longitud total

del otolito presenta dos puntos de inflexión importantes, correspondientes a las longitudes de 20 mm y de 30 mm de longitud del organismo. En estas etapas del desarrollo, se presentan la metamorfosis y la maduración sexual, respectivamente. Por lo que es posible que existan diferencias en las tasas de la depositación del carbonato de calcio y de la proteína *otolina* en la *sagitta*, relacionadas con dichos fenómenos. Strauhsaker y Uchiyama (1976) encontraron que la longitud total del otolito de esta misma especie presenta variaciones similares.

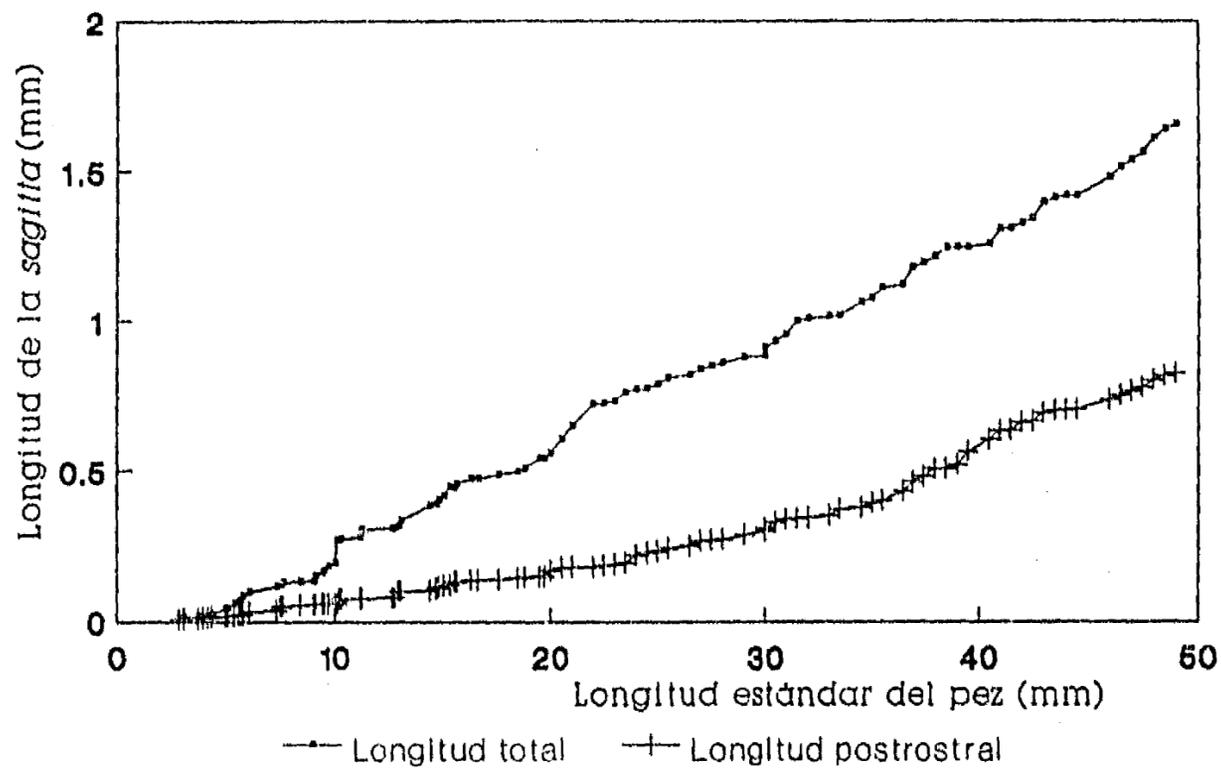


Figura 14. Longitud total y longitud postrostral del otolito en función de la longitud estándar de *E. purpurea*.

Por otra parte, la longitud "postrostral", presenta una curva de desarrollo más "suave", presentando un sólo punto de inflexión, correspondiente a una longitud del pez de 35 mm. Es por este motivo que las tasas de crecimiento del otolito están basadas en las dimensiones de la longitud "postrostral".

Relación edad-longitud

A partir de los resultados obtenidos en el análisis de los anillos de crecimiento diarios de los otolitos *sagittæ*, se han determinado las longitudes promedio de *Encrasicholina purpurea* a cada edad (Tabla 7).

La edad de los ejemplares estudiados se estableció contando el número de anillos que rodean al núcleo. Si bien el número de anillos no mostró diferencias significativas entre las *sagittæ* provenientes

de la cavidad derecha o de la izquierda ($t = 1.76, p < 0.05$), las bandas de crecimiento diario fueron contadas en los otolitos derechos.

TABLA 7
RELACIÓN EDAD-LONGITUD DE *Encrasicholina purpurea*

Grupo de edad (meses)	Longitud promedio (mm)
0	2.178
1	18.163
2	29.925
3	36.043
4	40.198
5	43.355
6	45.670
7	47.785

Todos los otolitos examinados pudieron ser asignados a algún grupo de edad durante el primer conteo de los *annuli*. Sin embargo, el 2% de las *sagittæ* fueron descartadas dado que, en un segundo examen, las diferencias en el número de anillos encontrados fueron mayores al 5%.

En la figura 15, se presentan los diagramas de caja en paralelo (Salgado-Ugarte, 1992) de los valores de la longitud de cada grupo de edad.

Crecimiento en longitud

Determinación de las constantes del crecimiento

Brody (1927) y von Bertalanffy (1938) dedujeron un modelo para describir el crecimiento de un organismo, basándose en ciertas hipótesis fisiológicas. Dicho modelo tiene la siguiente forma:

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

donde: L_t es la longitud correspondiente al tiempo t ,
 L_{∞} es la talla máxima que puede alcanzar un organismo
 k es el coeficiente de incorporación de biomasa
 t_0 es la edad teórica de un organismo, cuando su longitud es cero.
 Este parámetro, por consecuencia, no tiene un significado biológico.

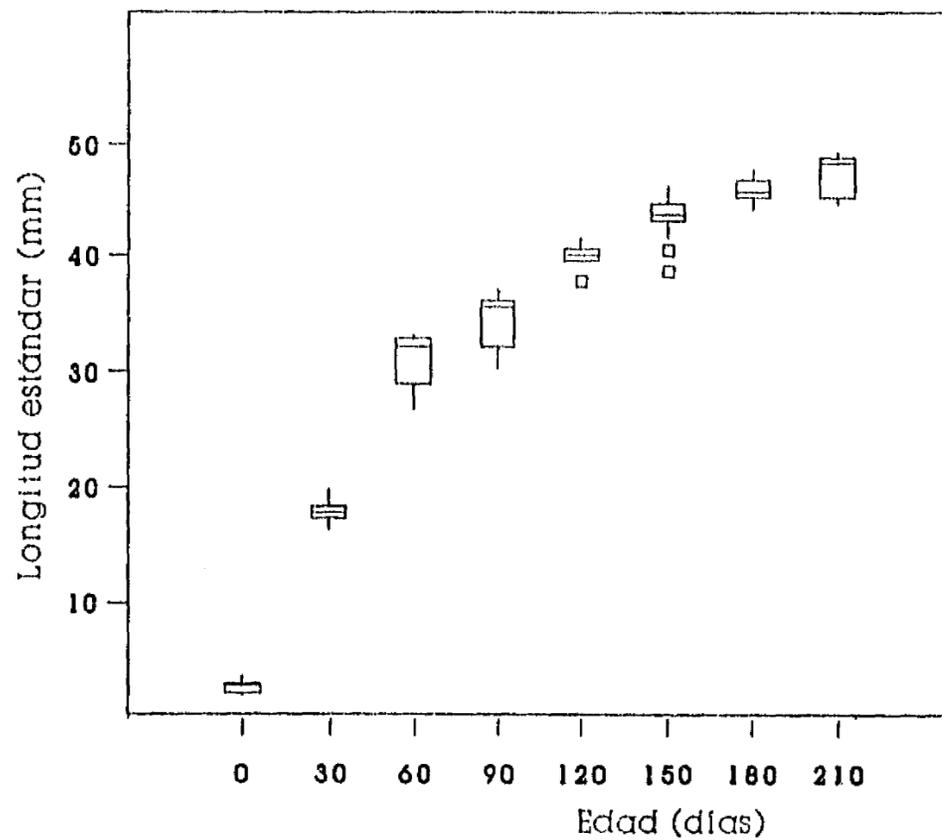


Figura 15. Diagramas de caja en paralelo de las longitudes estándar a cada edad (meses) de la anchoveta *Encrasicholina purpurea*.

Para el cálculo de los parámetros del modelo de Brody (1927) y von Bertalanffy (1938), se emplearon los métodos propuestos por Ford (1933), Walford (1946), Gulland (1965), Tomlinson y Abramson (1961), Allen (1966), así como Beverton (1954).

Aplicación de los métodos de Ford (1933), Walford (1946) y Gulland (1965)

Utilizando los datos obtenidos a partir de la lectura de los otolitos, se obtienen las siguientes longitudes de L_t y de L_{t+1} .

L_t	L_{t+1}
2.178	18.163
18.163	29.925
29.925	36.045
36.045	40.198
40.198	43.355
43.355	45.670
45.670	47.785

El valor para t_0 obtenido por el método de Gulland (1965) fue -0.0875.

La ecuación de Brody (1927) y von Bertalanffy (1938) obtenida a partir de la aplicación de estos métodos es:

$$L_t = 50.03503 [1 - e^{-0.41332(t + 0.08748)}]$$

Aplicación del método de Tomlinson y Abramson (1961)

La resolución de esta técnica, derivada de la aplicación del método de Pimentel-Gomes y Malavolta (1949), está basada en una matriz de los coeficientes de las ecuaciones normales propuestas por dichos autores, como una función de un valor desconocido, $z = e^{-kq}$. Se obtuvo el valor de z a partir de las tablas de polinomiales que Tomlinson y Abramson (1961) dan en su trabajo, para $J_{8j}(z)$ y de la fórmula:

$$T_1 J_{p1}(z) + \dots + T_j J_{pj}(z) + \dots + T_p J_{pp}(z) = 0$$

El valor de z obtenido es de 0.65894:

En el método de Tomlinson y Abramson (1961), el primer grupo de edad, t_1 , corresponde a la edad 1, por lo que el valor de la constante del crecimiento t_0 , se ajusta al modelo de Brody (1927) y von Bertalanffy (1938) de la siguiente manera:

$$L_{t'} = L_{\infty} [1 - e^{-k(t' - t_0)}]$$

De esta forma, es necesario restar la unidad a cada valor de t_p , obteniéndose:

$$t'_j = t_j - 1, y$$

$$t'_0 = t_0 - 1$$

La ecuación de Brody (1927) y von Bertalanffy (1938) resultante es:

$$L_t = 49.69421 [1 - e^{-0.41712(t + 0.10977)}]$$

Aplicación del método de Allen (1966)

Allen (1966) propone un método para el ajuste de la curva del crecimiento, por medio de la minimización de los cuadrados de las distancias entre los datos observados y aquellos producidos por el modelo, a partir de las técnicas desarrolladas por Stevens (1951) y por Pimentel-Gomes (1953). Allen (1966) transforma el modelo de crecimiento de Brody (1927) y von Bertalanffy (1938) como:

$$L_t = L_\infty [L_\infty e^{kt_0} e^{-kt}]$$

Este método presenta ciertas ventajas con respecto al método propuesto por Tomlinson y Abramson (1961), ya que no se requiere que la magnitud de los intervalos de clase sea igual, ni que los tamaños de las muestras para cada grupo de edad sean iguales.

La ecuación del crecimiento, en este caso, resulta

$$L_t = 49.69796 [1 - e^{-0.41701(t + 0.80012)}]$$

Aplicación del método de Beverton (1954)

Beverton (1954) propone un método para el ajuste de los parámetros del crecimiento, por medio de la resolución de la expresión logarítmica

$$\ln(L_{\infty} - L_t) = (\ln L_{\infty} + kt_0) - kt$$

por medio del análisis de regresión del $\ln(L_{\infty} - L_t)$ vs. t . Para resolver esta ecuación, es necesario contar con un valor conocido de L_{∞} . La pendiente de la recta ajustada por el análisis de regresión es una estimación de k , y la ordenada al origen de t_0

$$t_0 = \frac{\beta_0 - \ln L_{\infty}}{k}$$

En la resolución de esta ecuación, se utilizaron los valores de L_{∞} obtenidos por medio de la aplicación de los métodos de Ford (1933), Walford (1946), Tomlinson y Abramson (1961) y Allen (1966). Los resultados obtenidos se observan en la Tabla 8.

TABLA 8
VALORES DE LOS PARÁMETROS k Y t_0 OBTENIDOS POR EL MÉTODO DE BEVERTON (1954)

Método empleado para la obtención de L_{∞}	Valor de L_{∞}	Valores de k y t_0 obtenidos por el método de Beverton (1954)	
		k	t_0
Ford-Walford	50.03503	0.41667	-0.05863
Tomlinson y Abramson	49.69421	0.43535	-0.00305
Allen	49.69796	0.43512	-0.00369

Selección y valoración de los coeficientes del crecimiento

Las estimaciones para cada parámetro del crecimiento, realizadas mediante los métodos propuestos por diversos autores, se presentan de manera conjunta en la Tabla 9.

TABLA 9
ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DEL CRECIMIENTO DE *E. purpurea* POR DIFERENTES MÉTODOS

Método aplicado	L_{∞}	k	t_0
Ford-Walford y Gulland	50.035	0.413	-0.087
Ford-Walford y Beverton	50.035	0.416	-0.059
Tomlinson y Abramson	49.694	0.417	-0.109
Tomlinson-Abramson y Beverton	49.694	0.435	-0.003
Allen	49.698	0.417	-0.109
Allen y Beverton	49.698	0.435	-0.004

De acuerdo con los valores obtenidos para cada parámetro, se han desarrollado las curvas del crecimiento de la anchoveta hawaiana y obtenido las diferencias de los valores calculados de las tallas para cada edad, con respecto a las longitudes observadas (Tabla 10).

TABLA 10
SUMAS DE LAS DIFERENCIAS AL CUADRADO ENTRE LOS VALORES DE LA LONGITUD A CADA EDAD OBSERVADOS POR MEDIO DE LA LECTURA DE LOS OTOLITOS, Y LOS CALCULADOS CON LOS PARÁMETROS OBTENIDOS CON DIFERENTES MÉTODOS

Método aplicado	Sumas de las diferencias al cuadrado
Ford-Walford y Gulland	2.13967
Ford-Walford y Beverton	3.29381
Tomlinson-Abramson	1.71816
Tomlinson-Abramson y Beverton	7.34281
Allen	1.71814
Allen y Beverton	7.27549

El método que mejor ajustó los datos, proporcionando las sumas de las diferencias al cuadrado más bajas fue el de Allen (1966). Sin embargo, el ajuste obtenido por medio del Método de Tomlinson y Abramson (1961) no difiere de manera significativa ($F = 0.256$, $p < 0.001$) de aquel obtenido por medio de la técnica propuesta por Allen (1966).

Lo anterior se debe a los supuestos que cada método tiene para su aplicación. Por ejemplo, la metodología propuesta por Tomlinson y Abramson (1961), requiere que el tamaño de las muestras sea igual para cada grupo de edad. Asimismo, es necesario que las varianzas de cada grupo tiendan a ser homoscedásticas, como lo requiere la aproximación de Stevens (1951). En este estudio, las varianzas de cada grupo de edad cumplen con dicho supuesto, proporcionando un buen ajuste de los datos a la ecuación del crecimiento.

El método de Allen (1966) no requiere que las muestras estén dispuestas en intervalos regulares de tiempo, ni que sean del mismo tamaño. Asimismo, las varianzas de los conjuntos de datos observados no tienen que cumplir con el supuesto de la homoscedasticidad.

El método de Ford (1933) y Walford (1946), no presentó un buen ajuste, debido a que en el desarrollo de la ecuación de Brody (1927) y von Bertalanffy (1938) se empleó el valor de t_0 obtenido por medio de la técnica desarrollada por Gulland (1965). Puede decirse que este valor está sesgado por los grupos de las edades más jóvenes, a pesar de que existe una buena representación de todos los grupos de edad. Aún siguiendo las recomendaciones que Gulland (1965) propone en su trabajo, el desarrollo de la curva de Brody (1927) y von Bertalanffy (1938), no presentó un ajuste mejor.

La aplicación de la ecuación de Beverton (1954) a los métodos anteriormente citados, no proporcionó, en ningún caso, un mejor ajuste.

En la Tabla 11 se presentan las longitudes teóricas para cada edad y, en la figura 16, el desarrollo de la curva calculada.

TABLA 11
LONGITUDES TEÓRICAS A CADA EDAD DE LA ANCHOVETA HAWAIANA *E. purpurea*

Grupo de edad (meses)	Longitud estándar (mm)
0	2.226
1	18.413
2	29.081
3	36.111
4	40.744
5	43.796
6	45.809
7	47.173

Obtención de la longevidad y de la tasa de mortalidad natural

Para la obtención de la edad límite o longevidad ($A_{0.95}$) y la determinación de las tasas de mortalidad natural (M), se empleó el método de Taylor (1958a, 1958b, 1959, 1960, 1962).

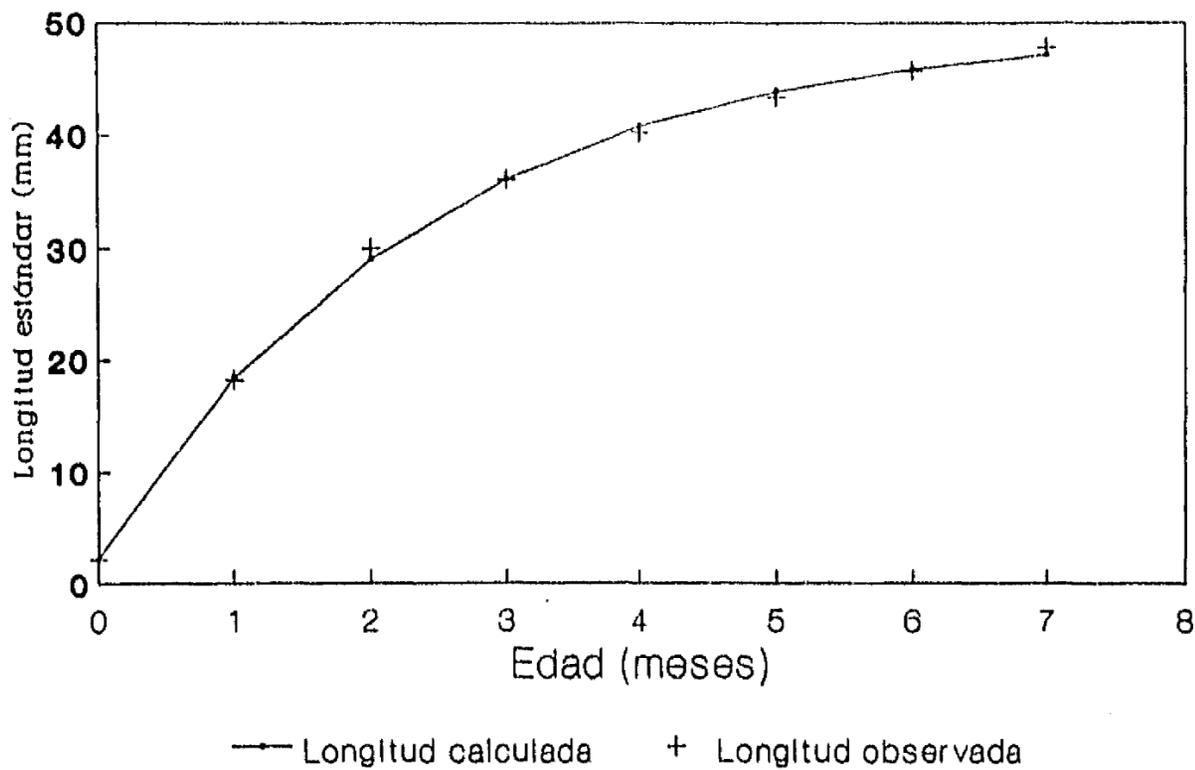


Figura 16. Curva teórica del crecimiento en longitud de *Encrasicholina purpurea*.

La edad límite encontrada para *E. purpurea* es de 7.1 meses y la tasa de mortalidad natural es de 0.4220.

Crecimiento según el sexo

En la determinación de las constantes de la ecuación de Brody-von Bertalanffy, para el estudio del crecimiento entre sexos, se aplicó el método de Allen (1966), ya que ésta fue la técnica que presentó un mejor ajuste en el cálculo de la curva general del crecimiento de *Encrasicholina purpurea*.

Utilizando los datos obtenidos por medio de la lectura de los otolitos, se obtuvieron los valores de las constantes del crecimiento. A continuación se muestran los resultados obtenidos, así como la suma de las diferencias al cuadrado (SD^2) entre los valores observados y los calculados, para los machos de *E. purpurea*.

k	=	0.452224
L_{∞}	=	48.628330
t_0	=	0.4955870
$A_{0.95}$	=	7.07
M	=	0.4237600
SD^2	=	0.081577

Las longitudes promedio a cada edad, así como las longitudes teóricas son:

Grupo de edad (meses)	Longitud observada (mm)	Longitud calculada (mm)
2	24.0	24.00
3	33.0	32.96
4	38.5	38.66
5	42.5	42.29
6	44.5	44.59

En el caso de las hembras de la anchoveta hawaiana, los valores de los coeficientes del crecimiento son:

k	= 0.367702
L_{∞}	= 53.579610
t_0	= 0.2179972
$A_{0.95}$	= 8.36
M	= 0.35837

La suma de las diferencias al cuadrado, entre los valores calculados y los observados es:

$$SD^2 = 0.86663$$

Las longitudes promedio a cada edad, así como las longitudes teóricas para las hembras de esta especie son:

Grupo de edad (meses)	Longitud observada (mm)	Longitud calculada (mm)
2	25.5	25.75
3	35.0	34.32
4	40.0	40.24
5	44.0	44.35
6	47.0	47.19
7	49.5	49.15

Diferencias del crecimiento entre sexos

Las diferencias en los parámetros del crecimiento entre los sexos, se presentan frecuentemente entre los miembros de la familia Engraulidæ. En este caso, se observa que el valor de k es más elevado en los machos, por lo que éstos alcanzan en menos tiempo una talla cercana a L_{∞} , produciéndose una curva de crecimiento más convexa (Figura 17).

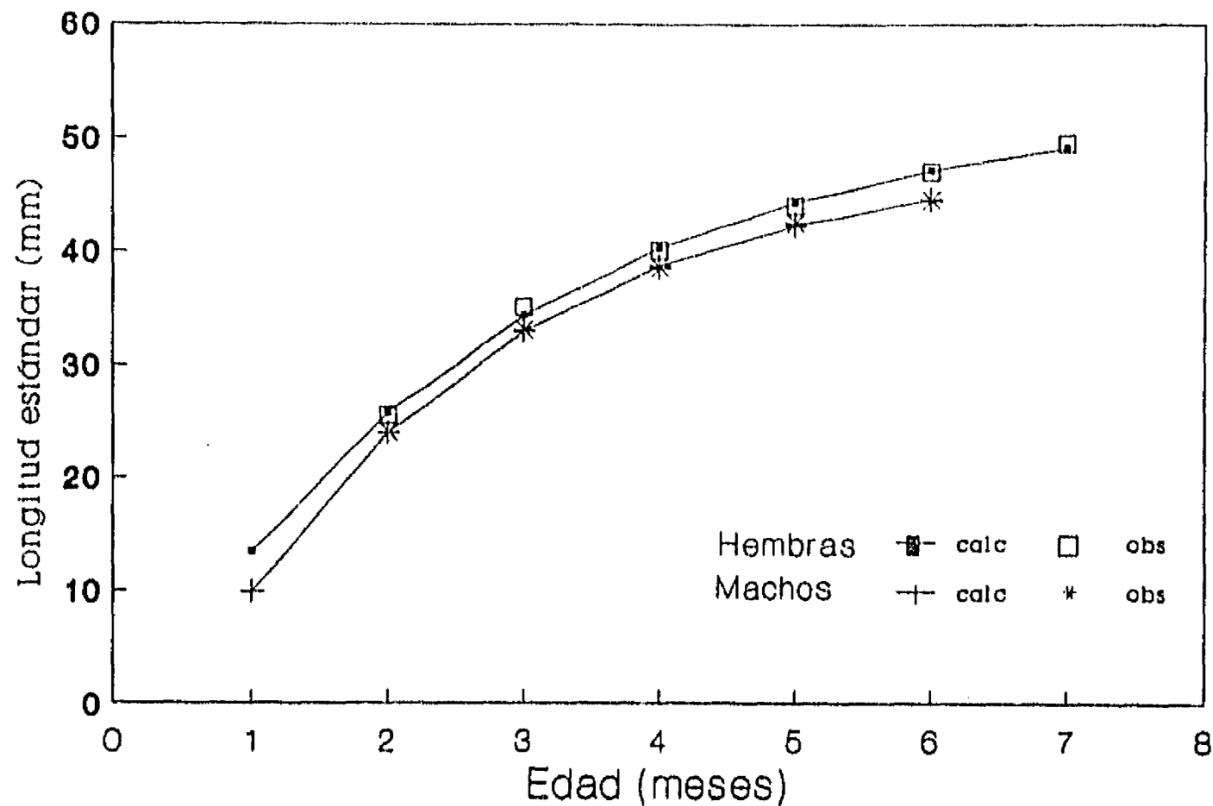


Figura 17. Curvas del crecimiento y valores de la longitud observada de los machos y de las hembras de *E. purpurea*.

Durante el segundo y el tercer mes de vida, la velocidad del crecimiento varía entre los sexos. Los incrementos en longitud son de 9.0 mm en los machos y 9.5 mm en las hembras, en el segundo mes. En el tercero, éstos son de 5.5 mm y 5.0 mm, respectivamente. Esta disminución brusca en las tasas de crecimiento de las hembras, está relacionada con la edad de la primera maduración sexual. En el cuarto mes, la velocidad del crecimiento se mantiene igual, con incrementos de 4.0 mm, mientras que en el quinto mes, las hembras crecen más rápidamente, con incrementos de 3.0 mm, en comparación a los de los machos, que sólo crecen 2.0 mm. Es importante notar que en los muestreos, sólo aparecieron hembras del grupo de edad "7", con una talla mayor a la que presentan los machos más longevos.

Diferencias estacionales en el crecimiento

Con el objeto de detectar las posibles diferencias en el crecimiento de las poblaciones de *E. purpurea* residentes en la Bahía de Kaneohe, en relación a las distintas épocas del año, se realizaron cuatro muestreos estacionales, correspondientes a los meses de noviembre de 1990, y marzo, julio y noviembre de 1991.

Para la determinación de las constantes de la ecuación de Brody-von Bertalanffy, se aplicó el método de Allen (1966), ya que ésta fue la técnica que presentó un mejor ajuste en el cálculo de la curva general de crecimiento de *Encrasicholina purpurea*. Se utilizaron los datos obtenidos por medio de la

lectura de los otolitos para calcular los valores de las constantes del crecimiento de esta especie, en los meses mencionados anteriormente.

En la Tabla 12, se presentan los valores de las constantes del crecimiento, de acuerdo a los cuatro meses de muestreo. En dicha tabla se observa que los valores del parámetro k , varían, siendo los más altos aquellos calculados con los individuos capturados en los meses de noviembre, tanto de 1990 como de 1991. Ésto se debe a que la vida de estos organismos ha transcurrido principalmente durante los meses de la primavera y del verano. En estas épocas, la temperatura del agua es mayor, y existe una mayor disponibilidad del alimento.

TABLA 12
VALORES DE LAS CONSTANTES DEL CRECIMIENTO DE LA ECUACIÓN DE
BRODY-VON BERTALANFFY, CALCULADOS PARA LOS ORGANISMOS PROVENIENTES
DE CUATRO MUESTREOS MENSUALES

	1990		1991	
	Nov	Mar	Jul	Nov
k	0.4606	0.3503	0.4462	0.4892
L_{∞}	47.0510	54.5544	47.1636	47.7576
t_0	-0.0937	-0.0895	-0.1359	-0.0848

Por otra parte, el valor de k obtenido para los organismos provenientes del muestreo realizado en marzo, es el más bajo. En este caso, la vida de los organismos se ha desarrollado principalmente en el otoño e invierno, meses en los que el agua presenta las menores temperaturas anuales, y el alimento no es tan abundante.

Crecimiento en peso

La expresión matemática del crecimiento teórico en peso, se obtuvo sustituyendo L_t y L_{∞} , en la ecuación del crecimiento en longitud de Brody-von Bertalanffy, por W_t y W_{∞} . Este último valor, así como el del exponente, se obtuvo de acuerdo a las relaciones peso longitud, calculadas a partir del modelo

$$W_i = a L_i^b$$

En la figura 18, se presentan los datos observados. Las ecuaciones que describen las relaciones peso longitud obtenidas a partir de dichas observaciones, son las siguientes:

$$W_i = 1.490 \times 10^{-3} L_i^{3.3840}$$

para el peso fresco (mg) versus la longitud estándar (mm), y

$$W_i = 3.199 \times 10^{-4} L_i^{3.3967}$$

considerando el peso seco (mg).

En la literatura, han sido reportadas otras relaciones, mismas que se presentan en la Tabla 13.

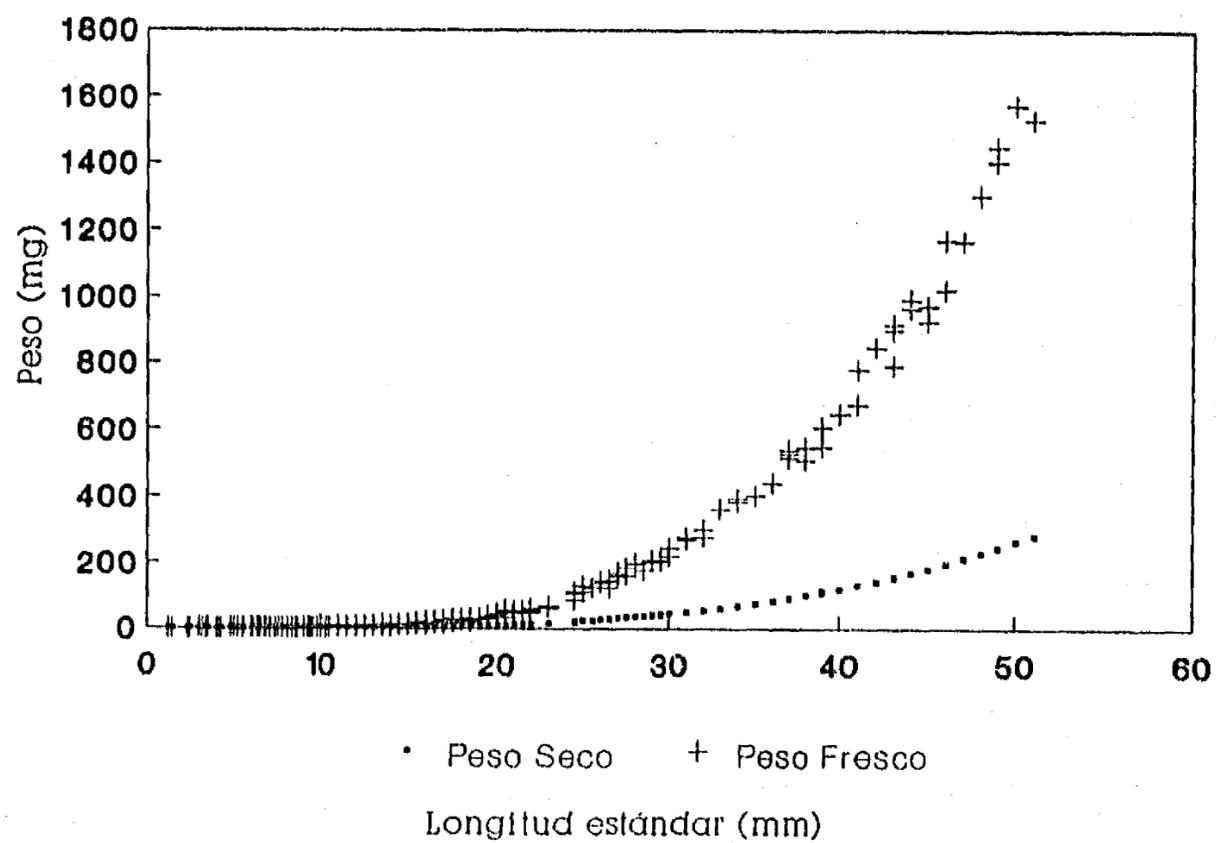


Figura 18. Relación entre el peso (fresco y seco, mg) y la longitud estándar (mm) de *E. purpurea*.

TABLA 13
RELACIONES PESO-LONGITUD, REPORTADAS PARA *E. purpurea* POR DIVERSOS AUTORES

1	Parámetros	2	Autores	Observaciones
6.53×10^{-6}		3.109	a	PF, N
2.72×10^{-6}		3.366	a	PF, D
2.25×10^{-7}		3.606	a	PS, N
2.69×10^{-7}		3.584	a	PS, D
3.97×10^{-7}		3.470	Clarke (1987)	Ps, I
8.87×10^{-7}		3.250	Clarke (1987)	Ps, V

1 = Preexponente	PF = Peso Fresco (g)
2 = Exponente	PS = Peso Seco (g)
a = Struhsaker <i>et al.</i> , 1975	Ps = Peso somático (g)
N = Noche	D = Día
I = Invierno	V = Verano

A continuación se presenta la ecuación que describe el crecimiento teórico en el peso fresco de *E. purpurea*

$$W_t = 8360.88 [1 - e^{-0.41701 (t+0.89012)}]^{3.3841}$$

y

$$W_t = 1880.78 [1 - e^{-0.41701 (t+0.89012)}]^{3.3967}$$

para el peso seco.

En la Tabla 14, se muestran los pesos teóricos a cada edad, así como los valores del incremento instantáneo en peso, que viene expresado por la ecuación

$$\frac{dw}{dt} = kw$$

Integrando esta expresión, es posible despejar k, resultando:

$$k = \frac{\ln w_{t+1} - \ln w_t}{t}$$

En la figura 19, se presenta el desarrollo gráfico de la curva del crecimiento en peso.

TABLA 14
PESOS TEÓRICOS A CADA EDAD Y CRECIMIENTO RELATIVO EN PESO (k) DE LA ANCHOVETA
HAWAIANA, *E. purpurea*.

Grupo de edad (meses)	Peso seco (mg)	k
0	30.54	
1	240.07	2.06
2	560.31	0.85
3	890.42	0.46
4	1170.57	0.27
5	1390.22	0.17
6	1540.93	0.11
7	1650.94	0.07

A partir de los resultados presentados en la Tabla 14, es posible apreciar que el coeficiente de crecimiento relativo, k , disminuye conforme aumenta la edad.

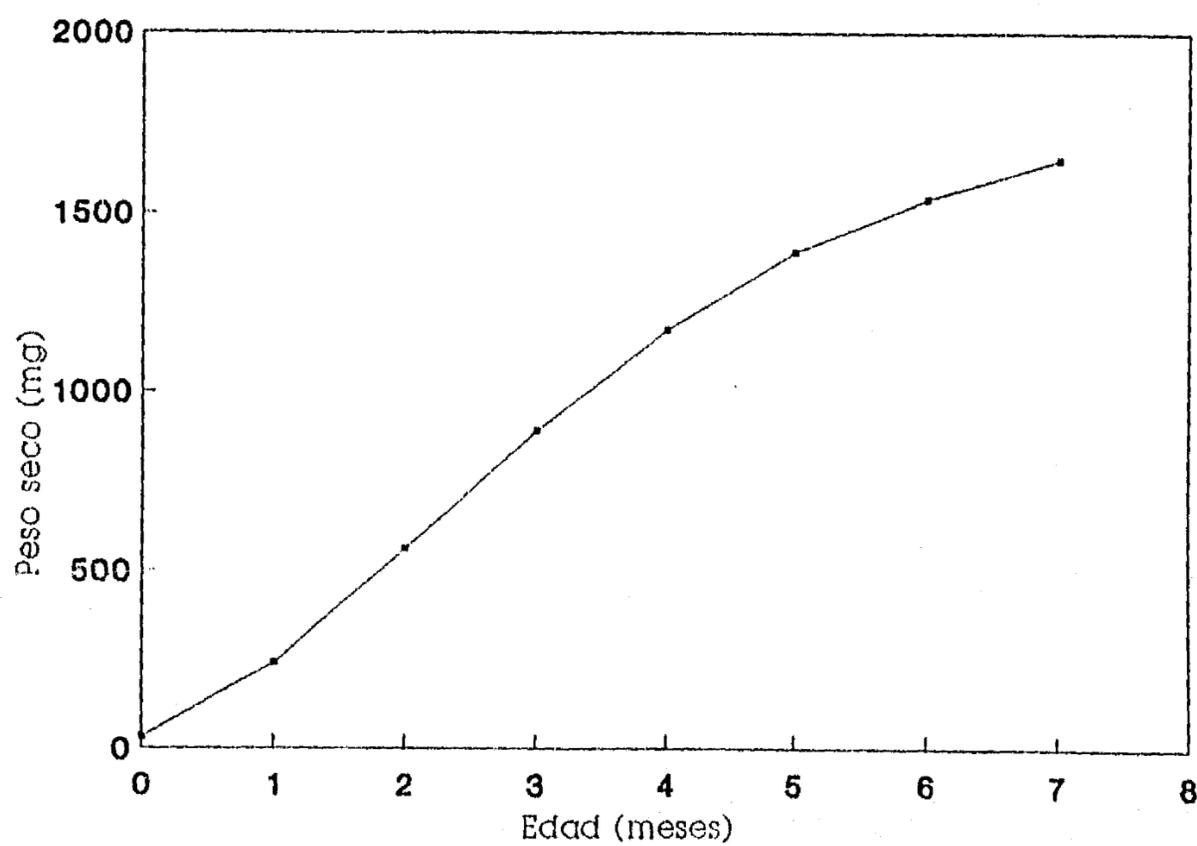


Figura 19. Curva teórica del crecimiento en peso de *Encrasicholina purpurea*.

Crecimiento compensatorio

El crecimiento compensatorio, ha sido definido como el fenómeno que permite que aquellos peces que durante las primeras fases del crecimiento, han alcanzado longitudes o pesos relativamente bajos, tiendan posteriormente a presentar un crecimiento mayor al "normal" (Sund, 1911; Gilbert, 1914; Watkin, 1927; Ford, 1933; Scott, 1949; Ricker, 1969; Gallardo-Cabello, 1979). De esta manera, la mayoría de los organismos tenderán a alcanzar tallas o pesos similares, produciendo una reducción en la dispersión de las clases, al incrementarse la edad.

En la figura 20 se muestran los diagramas de caja del peso seco de *E. purpurea* en función de la edad.

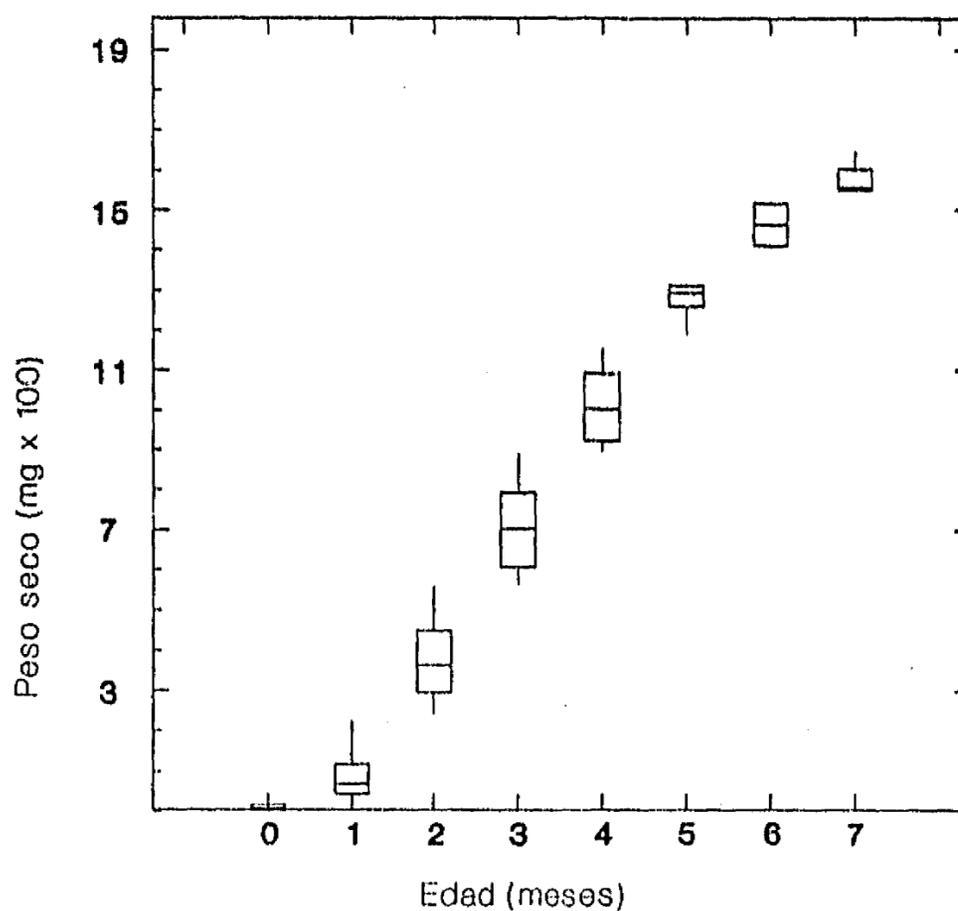


Figura 20. Diagramas de caja en paralelo del peso seco de los ejemplares de *E. purpurea* en relación a los grupos de edad.

En dicha figura se observa que la dispersión de los datos es mayor en los grupos de edad "2", "3" y "4", disminuyendo considerablemente en las edades mayores. En este caso, el crecimiento compensatorio

se presenta a partir del quinto mes, edad en la que se observa el punto de inflexión en la relación entre la longitud y la edad.

Estudio de la alimentación

Régimen alimentario de las larvas

En este estudio se analizaron un total de 480 individuos, provenientes de dos muestreos, realizados en agosto de 1991 y febrero de 1992. Los organismos se encuentran dentro del intervalo de longitud de 3.0 mm a 25.5 mm de longitud notocordal o estándar, según el caso. No se consideraron individuos de tallas menores a los 3 mm, dado que ésta es la longitud promedio a la que se desarrolla la boca como estructura funcional. Los resultados obtenidos, en cuanto a los porcentajes numéricos, índices de frecuencia de ocurrencia e índices de preferencia, permitieron agrupar a las larvas en 8 clases de talla. De esta manera, los resultados que a continuación se presentan, están referidos a cada una de estas clases en las dos épocas de muestreo.

El número de presas presentes en el contenido estomacal, aumenta conforme se incrementa la talla. En la Tabla 15, se presentan los promedios generales. De esta manera, el número de presas en los organismos pertenecientes a la clase de talla de < 3.4 mm fue de 1.72 en agosto, y 1.51 en febrero, hasta alcanzar 5.23 y 5.89, presas, respectivamente, en las larvas de *E. purpurea* correspondientes a la clase de 20.5 a 25.4 mm de longitud estándar. De la misma manera, las dimensiones del tamaño de las presas, se incrementan conforme aumenta la talla de los peces. En la Tabla 16, se presentan dichas dimensiones, en función de las clases de talla consideradas.

TABLA 15
 NÚMERO PROMEDIO DE PRESAS ENCONTRADAS EN LOS CONTENIDOS ESTOMACALES DE LAS
 LARVAS DE LA ANCHOVETA *E. purpurea*.

Agosto	Clases de talla (mm)	Número medio de presas	Desviación estándar
	< 3.4	1.72	1.19
	3.5 - 4.4	1.45	0.55
	4.5 - 6.4	1.43	0.59
	6.5 - 8.4	1.88	0.82
	8.5 - 12.4	4.58	0.65
	12.5 - 16.4	4.33	0.71
	16.5 - 20.4	5.23	1.39
	20.5 - 25.4	5.23	1.45
Febrero	< 3.4	1.51	1.02
	3.5 - 4.4	1.38	0.68
	4.5 - 6.4	1.71	0.61
	6.5 - 8.4	2.87	0.19
	8.5 - 12.4	3.04	0.29
	12.5 - 16.4	4.84	1.01
	16.5 - 20.4	4.56	0.50
	20.5 - 25.4	5.89	1.72

TABLA 16
DIMENSIONES PROMEDIO (μ) DE LAS PRESAS DE LAS LARVAS DE *E. purpurea*.

Clase de Talla (mm)	Dimensión de las presas (μ)	Desviación estándar
< 3.4	58	11.4
3.5 - 4.4	66	12.5
4.5 - 6.4	72	22.5
6.5 - 8.4	80	20.5
8.5 - 12.4	130	38.0
12.5 - 16.4	159	35.3
16.5 - 20.4	220	38.9
20.5 - 25.4	350	42.1

El incremento que presentan las desviaciones estándar de las estimaciones, indica que conforme las larvas de la anchoveta hawaiana crecen, los organismos son menos susceptibles a alimentarse de un tamaño específico del alimento.

En las figuras 21 y 22 se presentan los porcentajes numéricos y las frecuencias porcentuales de ocurrencia de los diferentes grupos alimentarios encontrados en los contenidos estomacales de las larvas de la anchoveta hawaiana.

Durante las primeras etapas larvales, es decir, hasta los 5 mm de longitud notocordal, los individuos de la anchoveta *E. purpurea*, consumen principalmente los estadios de nauplio de los copépodos ciclopoideos *Oithona* sp. y calanoides *Acrocalanus* sp. Así, en esta etapa del desarrollo de las larvas de la anchoveta hawaiana, tanto los números, los porcentajes numéricos y las frecuencias de ocurrencia de los nauplios de los copépodos en los contenidos estomacales, indican que son las presas mayormente consumidas (Tablas 17 y 18).

Las presas descritas en las Tablas 17, 18 y 19 como material no identificado, están constituidas por restos de diatomeas, dinoflagelados, foraminíferos y restos no identificados de crustáceos y huevecillos de los mismos. El conteo de partes individuales de este material no fue posible. Al parecer, las diatomeas y algunos dinoflagelados, podrían provenir del contenido estomacal de los crustáceos. Las concentraciones ambientales de los nauplios, en la bahía de Kaneohe, durante los muestreos de la alimentación de las larvas, fueron de 94 organismos por l en agosto, y de 47 organismos por l en febrero, considerando tanto a *Oithona* sp., como *Acrocalanus* sp. Las diferencias son significativas ($P < 0.005$, prueba de Wilcoxon). Asimismo, la composición numérica porcentual de los contenidos estomacales de las larvas de *E. purpurea*, presentó ciertas diferencias significativas en los dos períodos de muestreo.

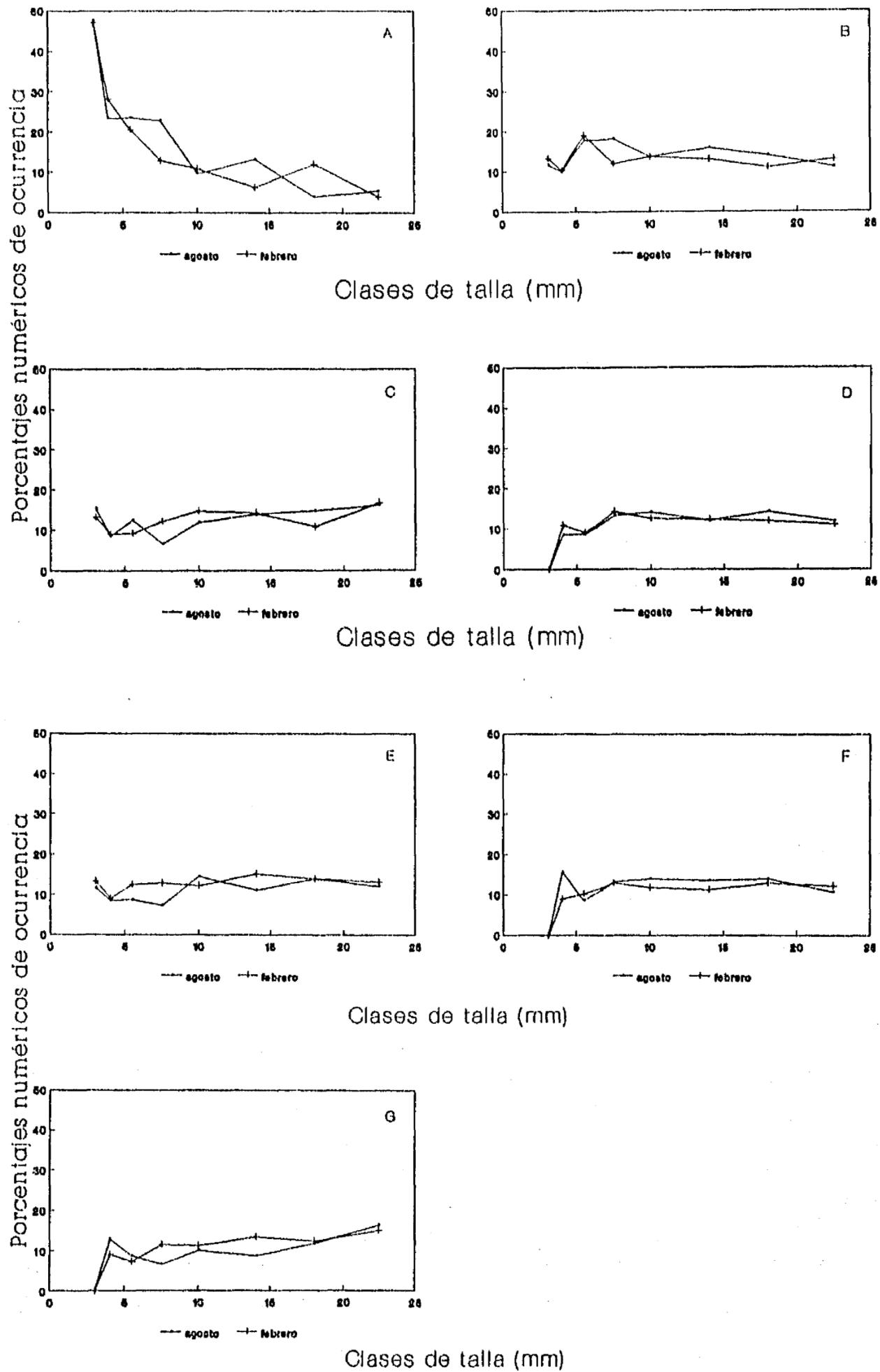


Figura 21. Porcentajes numéricos de los componentes de la dieta de la anchoveta *E. purpurea* (A: Nauplios de copépodos; B: Copepódidos; C: Tintínidos; D: *Oikopleura longicauda*; E: fragmentos de *O. longicauda*; F: larvas de gasterópodos; G: larvas de bivalvos).

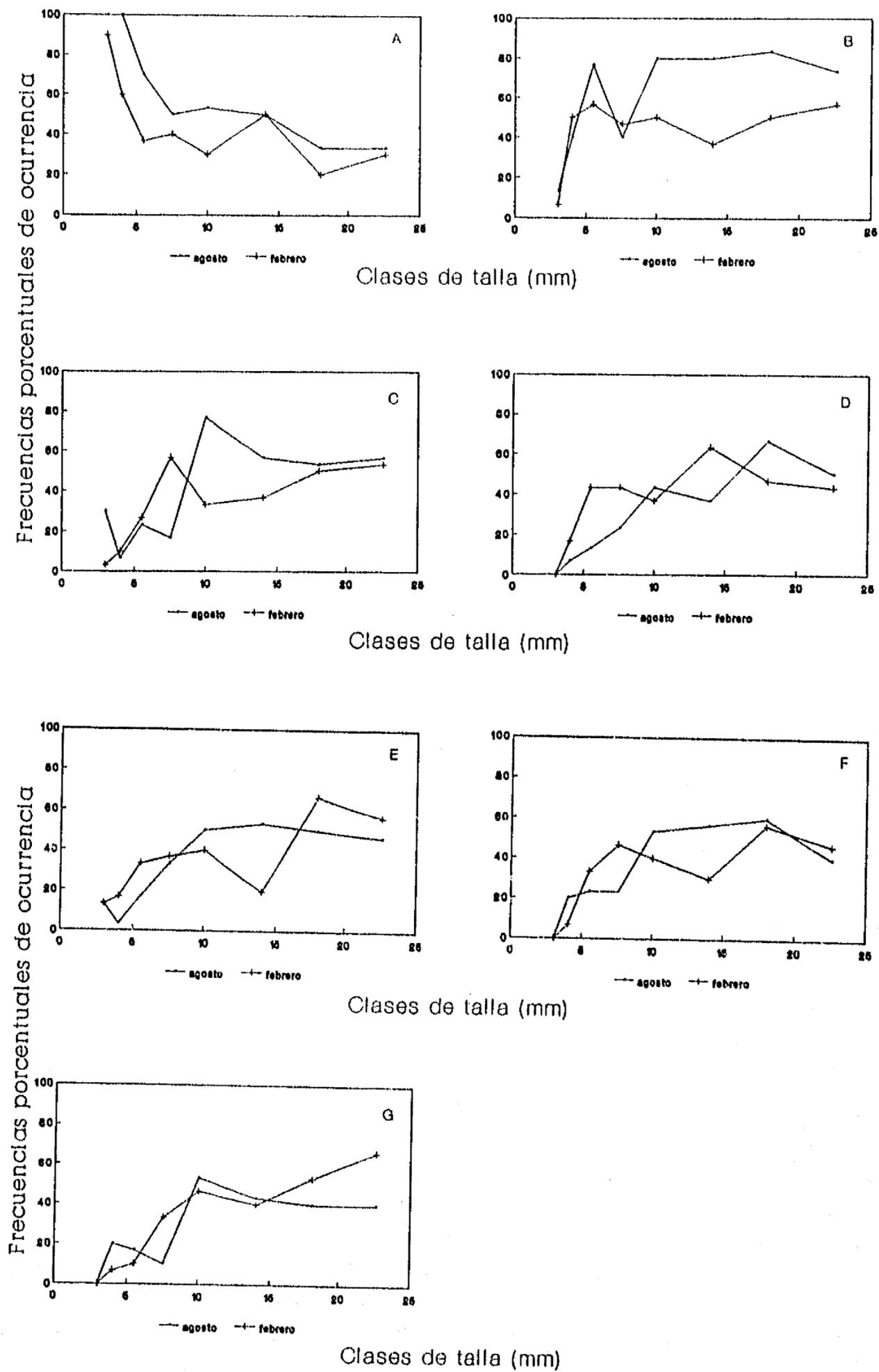


Figura 22. Frecuencias porcentuales de la ocurrencia de las presas de la anchoveta *E. purpurea* (A: Nauplios de copépodos; B: Copepódidos; C: Tintínidos; D: *Oikopleura longicauda*; E: fragmentos de *O. longicauda*; F: larvas de gasterópodos; G: larvas de bivalvos).

TABLA 17
 PORCENTAJES NUMÉRICOS DE LAS PRESAS DE LA ANCHOVETA HAWAIANA *E. purpurea*.

Clase de talla (mm)	1	2	3	4	5	6	7	8
Agosto								
< 3.4	47.6	11.6	15.4	11.6	0.0	0.0	0.0	13.9
3.5 - 4.4	23.4	10.8	6.0	8.6	8.6	15.7	12.9	12.2
4.5 - 6.4	23.6	17.7	12.4	8.7	8.7	8.7	8.7	11.6
6.5 - 8.4	22.9	18.2	6.6	7.3	13.2	13.2	6.6	11.9
8.5 - 12.4	9.6	13.7	11.9	14.4	14.1	14.1	10.0	12.1
12.5 - 16.4	13.3	15.8	14.0	11.1	12.0	13.7	8.6	11.5
16.5 - 20.4	4.0	13.9	14.7	13.9	14.1	14.1	11.8	13.4
20.5 - 25.4	5.4	11.1	16.1	12.1	11.9	10.8	16.4	16.2
Febrero								
< 3.4	47.1	13.2	13.2	13.2	0.0	0.0	0.0	13.2
3.5 - 4.4	28.2	10.3	9.1	9.1	10.9	9.1	9.1	14.5
4.5 - 6.4	20.6	18.9	9.1	12.4	9.0	10.2	7.3	12.4
6.5 - 8.4	2.8	11.9	12.2	12.9	14.2	12.9	11.5	11.6
8.5 - 12.4	10.8	13.6	14.8	12.1	12.6	12.0	11.2	12.9
12.5 - 16.4	6.2	13.0	14.2	15.1	12.2	11.4	13.4	14.4
16.5 - 20.4	12.1	10.9	10.8	13.9	11.8	13.0	12.4	15.1
20.5 - 25.4	3.9	13.0	16.6	13.1	11.1	12.3	15.0	15.0

1. Nauplios de copépodos
2. Estadios copepódicos
3. Tintínidos
4. Fragmentos de *Oikopleura longicauda*
5. Cuerpos de *Oikopleura longicauda*
6. Larvas de gasterópodos
7. Larvas de bivalvos
8. Material no identificado

De la misma manera, los valores del índice de preferencia, indican que durante este intervalo de longitud, estos organismos sólo seleccionan a los nauplios, como presa (Tabla 19). En esta clase de talla, el 75.3% y el 79.5% de la preferencia se centra sobre este grupo de presas, en los meses de agosto y febrero, respectivamente, a pesar de las grandes diferencias en las concentraciones ambientales de los nauplios.

TABLA 18
 FRECUENCIAS PORCENTUALES DE OCURRENCIA DE LAS PRESAS DE LA ANCHOVETA HAWAIANA
E. purpurea.

Clase de talla (mm)	1	2	3	4	5	6	7	8
Agosto								
< 3.4	100.0	13.3	30.0	13.3	0.0	0.0	0.0	33.3
3.5 - 4.4	100.0	40.0	6.7	3.3	6.7	20.0	20.0	23.3
4.5 - 6.4	70.0	76.7	23.3	16.7	13.3	23.3	16.7	40.0
6.5 - 8.4	50.0	40.0	16.7	33.3	23.3	23.3	10.0	33.3
8.5 - 12.4	53.3	80.0	76.7	50.0	43.3	53.3	53.3	33.3
12.5 - 16.4	50.0	80.0	56.7	53.3	36.7	56.7	43.3	53.3
16.5 - 20.4	33.3	83.3	53.3	50.0	66.7	60.0	40.0	46.7
20.5 - 25.4	33.3	73.3	56.7	46.7	50.0	40.0	40.0	53.3
Febrero								
< 3.4	90.0	6.7	3.3	13.33	0.0	0.0	0.0	33.3
3.5 - 4.4	60.0	50.0	10.0	6.7	16.7	6.7	6.7	33.3
4.5 - 6.4	36.7	56.7	26.7	33.3	43.3	33.3	10.0	43.3
6.5 - 8.4	40.0	46.7	56.7	36.7	43.3	46.7	33.3	46.7
8.5 - 12.4	30.0	50.0	33.3	40.0	36.7	40.0	46.7	50.0
12.5 - 16.4	50.0	36.7	36.7	19.5	63.3	30.0	40.0	33.3
16.5 - 20.4	20.0	50.0	50.0	66.7	46.7	56.7	53.3	43.3
20.5 - 25.4	30.0	56.7	53.3	56.7	43.3	46.7	66.7	43.3

1. Nauplios de copépodos
2. Estadios copepódicos
3. Tintfnidos
4. Fragmentos de *Oikopleura longicauda*
5. Cuerpos de *Oikopleura longicauda*
6. Larvas de gasterópodos
7. Larvas de bivalvos
8. Material no identificado

Se observa que, tanto en agosto como en febrero, los nauplios de los copépodos, constituyen un alimento consuetudinario en la dieta. El porcentaje numérico relativo de los nauplios, disminuye conforme aumenta la talla, mientras que el de los estadios copepódicos de los copépodos, se incrementa. Este suceso, se repite con respecto a las frecuencias porcentuales de la ocurrencia de estos componentes alimentarios. En términos generales, este comportamiento se repite con los demás grupos de presas.

Preferencias alimentarias

Con respecto a los nauplios de los copépodos, el índice de preferencia α , indica que las larvas de *E. purpurea* seleccionan activamente a estos organismos, durante los primeros estadios del desarrollo. De esta manera, los valores de α para los individuos menores a 3.4 mm de longitud (es decir, aquellos que tienen menos de tres días de haber eclosionado) son de 0.753 en agosto, y 0.795 en febrero.

TABLA 19
VALORES DEL ÍNDICE DE PREFERENCIA α , PARA LOS DIFERENTES GRUPOS DE PRESAS DE LA ANCHOVETA HAWAIANA *E. purpurea*.

Clase de talla (mm)	1	2	3	4	5	6	7	8
Agosto								
< 3.4	0.75	0.05	0.02	0.11	0.00	0.00	0.00	0.07
3.5 - 4.4	0.40	0.15	0.01	0.03	0.04	0.16	0.14	0.08
4.5 - 6.4	0.15	0.28	0.05	0.11	0.08	0.14	0.01	0.01
6.5 - 8.4	0.13	0.15	0.03	0.21	0.21	0.14	0.06	0.06
8.5 - 12.4	0.01	0.13	0.01	0.23	0.22	0.22	0.13	0.04
12.5 - 16.4	0.04	0.13	0.07	0.24	0.18	0.27	0.10	0.04
16.5 - 20.4	0.00	0.13	0.01	0.19	0.33	0.22	0.10	0.02
20.5 - 25.4	0.01	0.13	0.01	0.23	0.23	0.17	0.15	0.07
Febrero								
< 3.4	0.79	0.02	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.01
3.5 - 4.4	0.38	0.25	0.04	0.07	0.11	0.02	0.03	0.11
4.5 - 6.4	0.14	0.30	0.01	0.15	0.17	0.01	0.03	0.10
6.5 - 8.4	0.01	0.18	0.01	0.13	0.18	0.16	0.10	0.12
8.5 - 12.4	0.05	0.20	0.01	0.12	0.12	0.14	0.23	0.10
12.5 - 16.4	0.04	0.14	0.01	0.24	0.22	0.01	0.16	0.06
16.5 - 20.4	0.02	0.14	0.01	0.26	0.14	0.17	0.19	0.07
20.5 - 25.4	0.02	0.17	0.02	0.17	0.13	0.15	0.25	0.01

1. Nauplios de copépodos
2. Estadios copepódicos
3. Tintínidos
4. Fragmentos de *Oikopleura longicauda*
5. Cuerpos de *Oikopleura longicauda*
6. Larvas de gasterópodos
7. Larvas de bivalvos
8. Material no identificado

En referencia al siguiente intervalo de longitud considerado (larvas de 3.5 a 4.4 mm de longitud, correspondiente a las edades comprendidas entre 2 y 7 días), los valores de α indican que las larvas aún prefieren a los nauplios, aunque estos valores sean menores, en relación a los calculados para el intervalo anterior, siendo de 0.399 en agosto y 0.377 en febrero. Es importante notar que en los organismos correspondientes a este grupo de edad, la dieta es más diversa y, en el mes de febrero, los copepódidos son también presas preferidas.

En las larvas de *E. purpurea* con longitudes comprendidas entre los 4.5 y los 6.4 mm de longitud, y edades de 7 hasta 15 días, los copepódidos sustituyen, en términos de preferencias tróficas, a los nauplios. Los valores de α para los ítemes preferidos son de 0.283 en agosto, y de 0.297 en febrero.

Los nauplios y los copepódidos encontrados en el contenido estomacal de las larvas, estaban en un estadio de digestión avanzado, y sólo los exoesqueletos estaban visibles. Así, las observaciones de las presas presentes en los tractos digestivos de *E. purpurea* examinados en este estudio, pueden estar sesgadas hacia las presas con partes más difícilmente digeribles. El número de presas "blandas", puede estar subestimado.

Con respecto a la siguiente clase de talla considerada, es decir los individuos comprendidos entre los 6.5 a 8.4 mm, sólo se observan los valores significativos de las preferencias alimentarias, correspondientes al índice α , durante el mes de agosto. El alimento preferido, en este caso, corresponde a los individuos de *Oikopleura longicauda*. Durante esta etapa del desarrollo, las larvas no seleccionan a otras especies de presas potenciales, disponibles en el ambiente, a pesar de que algunas de ellas llegan a tener densidades mayores a las observadas para *O. longicauda*.

Las larvas de bivalvos y gasterópodos son preferidas, en términos del índice α , a partir de los 8.5 mm de longitud de los organismos de *E. purpurea*. El porcentaje numérico de estas presas es del 14.12% en agosto, y 12.0% en febrero, en el caso de los gasterópodos, mientras que con respecto a los bivalvos, los valores son de 10% y 11.21%, respectivamente. Para esta clase de talla, durante el mes de agosto, se observan, como las presas preferidas, a las larvas de los gasterópodos y a los larváceos *O. longicauda*. En el caso de los organismos provenientes del muestreo realizado en febrero, sólo se presentó preferencia por las larvas de los bivalvos.

Es interesante notar que, con respecto a los tintínidos, se observan ciertas diferencias en la composición numérica presentada en los tractos digestivos, en los dos períodos de muestreo considerados. Este fenómeno ha sido descrito también por Houde y Schekter (1980), quienes cultivando larvas de *Archosargus rhomboidalis* y *Archirus lineatus*, alimentándose de plancton ambiental, encontraron que el porcentaje de tintínidos era más alto en las larvas que se encontraban expuestas a concentraciones menores de nauplios de copépodos. Dichos autores sugieren que este cambio en la alimentación puede representar una estrategia de forrajeo que permite la optimización del consumo de energía, cuando el alimento preferido no está disponible.

Por otra parte, la presencia de los fragmentos de *Oikopleura longicauda*, está asociada con las observaciones de material suave en los contenidos estomacales de las larvas de *E. purpurea* (Burdick,

1969). Con base en la apariencia, en este estudio se pudo determinar que dicho material suave comprende los restos de los cuerpos de este larváceo. Las longitudes de estos fragmentos, variaron entre los 20μ y los 60μ . Un fragmento de 40μ corresponde a un individuo de *O. longicauda* de unos 150μ , longitud del tronco. Las cámaras que albergan el cuerpo de *O. longicauda*, son aproximadamente esféricas, y de acuerdo a los coeficientes de las ecuaciones de regresión calculados en este estudio, así como a los propuestos por Alldredge (1977), un espécimen con una longitud troncal de 150μ , tendría un diámetro de la cámara de unos 1.8 mm.

En contraste, el tamaño máximo del alimento encontrado en los contenidos estomacales de las larvas de *E. purpurea* de menos de 6 mm de longitud estándar, se encuentra en el intervalo 160 - 180 μ . Considerando además que el diámetro máximo de la boca es de unos 0.41 mm, es poco probable que las larvas de la anchoveta hawaiana, menores a los 6 mm de longitud, se alimenten de cámaras ocupadas de *O. longicauda*. Sin embargo, en los análisis del plancton disponible en la columna de agua, se observaron cámaras descartadas, que se colapsan en unidades mucho más compactas, mismas que podrían ser consumidas por las larvas de *E. purpurea*. La presencia ocasional de este tipo de organismos intactos en los contenidos estomacales de *E. purpurea*, sugiere que las larvas de esta especie pueden, en ocasiones, capturar aquellos individuos de *O. longicauda* que han recientemente descartado sus cámaras, o bien ingerir individuos inmaduros que aún no construyen una.

En términos generales, no existen diferencias significativas entre los valores α , calculados para cada ítem alimentario, en los dos meses considerados. De esta manera, a pesar de que la dieta de estos organismos presenta ciertas variaciones temporales, los peces mantienen el mismo comportamiento alimentario. Al mantenerse constantes los valores de la preferencia presentada por ciertos organismos, la cantidad y la composición del alimento consumido cambia proporcionalmente con las variaciones ambientales en la composición y, sobre todo con respecto a la abundancia de las presas.

La incidencia de la alimentación en las larvas analizadas, calculada como el porcentaje de los individuos que presentaron partículas alimentarias en sus tractos digestivos, en relación al total de peces analizados, se presenta en la Tabla 20. Dichos valores pueden ser considerados como el éxito aparente en la alimentación. Las diferencias entre el éxito aparente de alimentación entre las larvas de 7.5 y 10.5 mm de longitud estándar, en el mes de agosto, y de 10.5 y 14.5 mm en febrero, puede ser el resultado de las diferencias entre las concentraciones ambientales de las presas disponibles. Estas diferencias son consistentes con las variaciones en la distribución del número de partículas de un tamaño dado, por larva.

Las incidencias en la alimentación de las larvas de *E. purpurea*, son considerablemente mayores, en promedio, que aquellas reportadas para otros engráulidos. De esta manera, se han encontrados valores del 5 al 20% en *E. mordax* (Arthur, 1956; Berner, 1959), y menos del 20% en *E. japonica* (Nakai *et al.*, 1962). Cienchowski (1967a; 1967b) reporta valores del 52% en larvas de *E. anchoita* menores a 3 mm de longitud, aunque la incidencia de la alimentación, en esta especie, tienda a cero en organismos de 5 a 9 mm de longitud.

Otros estudios, realizados en el laboratorio, han demostrado que las larvas de otras especies, como sardina, anchoveta y arenque, presentan incidencias altas en la alimentación, cuando el alimento disponible está en densidades también altas (Blaxter, 1962; 1969; Shulman y Kokoz, 1967).

Lasker (1970) calculó que las larvas de la sardina del Pacífico de primera alimentación requieren 0.9 nauplios por hora para el catabolismo, y 3.5 nauplios por hora para el metabolismo total.

TABLA 20
ÉXITO APARENTE DE ALIMENTACIÓN DE LAS LARVAS DE *E. purpurea*

	Éxito de alimentación (%)	
	Agosto	Febrero
< 3.4	64.52	88.50
3.5 - 4.4	76.34	93.46
4.5 - 6.4	66.23	63.69
6.5 - 8.4	66.67	33.20
8.5 - 12.4	16.40	33.49
12.5 - 16.4	17.41	20.03
16.5 - 20.4	14.06	18.79
20.5 - 25.4	15.87	13.63

Derivación de la distancia al vecino más cercano

La cantidad de alimento disponible, sin lugar a dudas, tiene influencia en la sobrevivencia de los organismos depredadores. Los resultados de varios estudios que apoyan este hecho, han sido realizados considerando únicamente las densidades ambientales de las presas. Sin embargo, estas densidades pueden ser traducidas a las distancias entre los organismos, dado que las relaciones visuales lineales son importantes en el proceso de la alimentación de los peces (Angelescu 1982b, Chiappa-Carrara, 1988).

Algunos autores han utilizado este enfoque, asumiendo una distribución simétrica, en un espacio cúbico, de los ítemes alimentarios. Es decir, se considera que el alimento está distribuido en las esquinas de cubos, insertos en cubos más grandes. Este tipo de distribuciones implican que las distancias entre las partículas son *quasi* máximas, sin embargo el plancton tiene una distribución agregada, por lo que es más correcto asumir una distribución aleatoria o moderadamente agregada.

Clark y Evans (1954) derivaron una medida de la distancia media al vecino más cercano, en dos dimensiones. Para una distribución aleatoria de puntos en tres dimensiones, la probabilidad de que un volumen aleatorio considerado, contenga un número x de puntos está dada por la función exponencial de Poisson

$$\frac{m^x e^{-m}}{x!}$$

donde m es la densidad media de los puntos. El volumen considerado puede verse como el sector de una esfera con radio r , formado de la división de la esfera en k sectores iguales. Si ρ es la densidad media de la distribución,

$$m = \frac{4}{3} \rho \pi k^{-1} r^3$$

es el número medio de puntos por unidad de volumen.

La probabilidad de encontrar exactamente x puntos en un volumen arbitrario de $\frac{4}{3} \pi k^{-1} r^3$ unidades es

$$\frac{\left(\frac{4}{3} \rho \pi k^{-1} r^3\right)^x e^{-\frac{4}{3} \rho \pi k^{-1} r^3}}{x!}$$

Consecuentemente, $e^{-\frac{4}{3} \rho \pi k^{-1} r^3}$, es la probabilidad que un volumen dado de $\frac{4}{3} \pi k^{-1} r^3$, no contendrá ningún punto. Dado que el volumen considerado es el sector de una esfera alrededor de un punto aleatorio, la probabilidad de que dicho sector no contenga puntos dentro de la distancia r desde un punto dado, es también $e^{-\frac{4}{3} \rho \pi k^{-1} r^3}$.

Considerando esta expresión como una función del radio r , ésta es la proporción de las distancias al vecino más cercano (dentro de los sectores $\geq r$). Consecuentemente, $1 - e^{-\frac{4}{3} \rho \pi k^{-1} r^3}$, es la proporción de las distancias al vecino más cercano en los sectores $\leq r$. Diferenciando la última expresión con respecto a r , se obtiene

$$4 \rho \pi k^{-1} r^2 e^{-\frac{4}{3} \rho \pi k^{-1} r^3} dr$$

que es la distribución de probabilidades de r . La media de r , \bar{r}_v , se obtiene al multiplicar esta expresión por r , integrando en el intervalo de 0 a ∞ . Así,

$$\bar{r}_v = \int_0^{\infty} 4 \rho \pi k^{-1} r^3 e^{-\frac{4}{3} \rho \pi k^{-1} r^3} dr$$

integrando, para $k = 1$,

$$\bar{r}_v = \frac{0.554}{\sqrt[3]{\rho}}$$

Cuando la densidad media del alimento disponible (ρ) excede aproximadamente 20 organismos por litro, esta concentración se encuentra justamente un poco más allá del área del mayor cambio en las distancias medias al vecino más cercano, basadas en el cálculo de una distribución en tres dimensiones, al azar de los ítems en el plancton (Figura 23). Para las concentraciones medias de los nauplios y de los copepódidos de los copépodos en el plancton (en agosto y en febrero), las distancias medias al vecino más cercano son de 1.50 cm y 2.04 cm en febrero, y 1.22 cm y 1.62 cm en agosto, respectivamente. Hunter y Thomas (1974) reportaron que las larvas de la anchoveta *Engraulis mordax* tienen la primera reacción hacia el alimento cuando una presa se encuentra a una distancia de 0.4 longitudes estándar de la cabeza. Las velocidades de crucero son de 0.6 a 0.9 longitudes estándar por segundo. Así, una larva de *E. mordax* de 4 mm tendrá una distancia de reacción de 1.6 mm y nadará a unos 2.4 a 3.6 mm por segundo. Si estos parámetros de comportamiento son parecidos para *E. purpurea*, un aumento en la distancia media entre los organismos del plancton de 1.5 cm a 2.0 cm, puede disminuir significativamente la reacción que las larvas de esta especie poseen para percibir a sus presas.

Las diferencias entre los parámetros físicos que afectan la penetración de la luz pueden influir también en el suceso de la alimentación de las larvas, imprimiendo cambios en la distancia a la que el alimento puede ser percibido y afectando el grado en el que las presas se encuentran agregadas en parches más o menos densos (cf. Lasker, 1975). La energía lumínica máxima que se registró fue mayor en el verano que en el invierno. Hubo también diferencias en las velocidades del viento (5 a 9 nudos en agosto; 3 a 4 nudos en febrero) y en la amplitud de las mareas. Es posible que estas diferencias sean lo suficientemente grandes para generar variaciones en la distribución de las presas, aunque es difícil precisar cual conjunto de condiciones tienda a distribuir las presas más favorablemente para las larvas de *E. purpurea*. En términos generales, es posible concluir que las condiciones que se presentaron durante el verano, favorecen mayormente la alimentación, en comparación a aquellas registradas durante el invierno.

Tiempos de residencia del alimento en el estómago

La dependencia aparente de los tiempos de tránsito sobre la tasa de alimentación, hace difícil y arbitrario asignar un tiempo "promedio" de tránsito para los cálculos de la ración diaria. La estimación

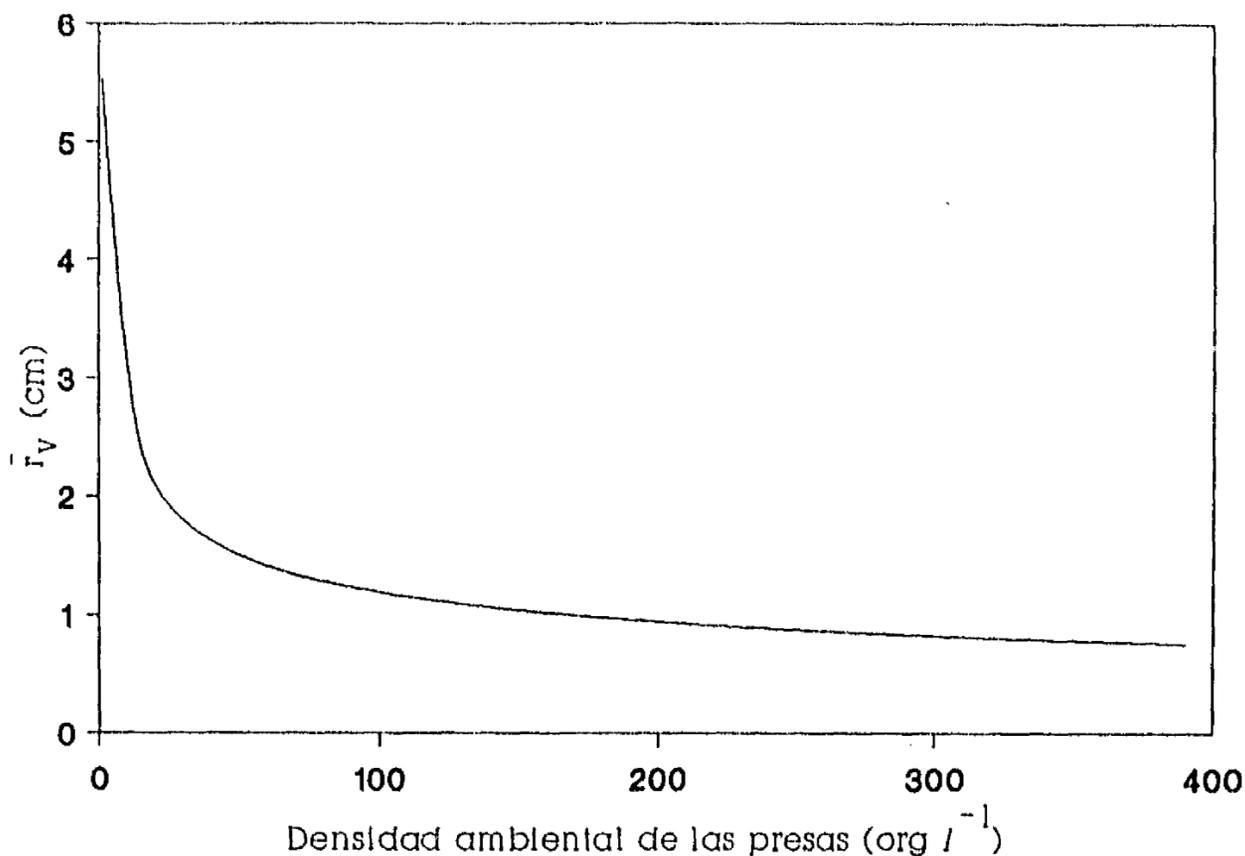


Figura 23. Función de la distancia al vecino más cercano, para una distribución agregada en tres dimensiones.

máxima del tiempo de tránsito sería de una hora, mientras que la mínima de 30 minutos (Johnson, 1982). Las tendencias generales de este comportamiento son que los tiempos de tránsito disminuyen conforme aumenta la longitud de las larvas. Arthur (1956) estimó que el tiempo de evacuación gástrica de las larvas de la sardina *Sardinops sagax* es de 11 horas en individuos de 5.5 mm y de 3 horas en organismos de 25 mm. Otras estimaciones de los tiempos de tránsito del alimento para otros clupeiformes, varían desde 25 - 30 horas, para larvas de más edad o mayor tamaño de *Clupea harengus*, mantenidas a 12 °C (Blaxter, 1965) hasta 7 - 10 minutos para larvas de 3.6 a 5.5 mm de *Anchoa lamprotænia*, mantenidas a 26 °C (Chitty, 1979). Kurata (1959) reporta tiempos de tránsito de hasta 19 horas para larvas de 9 mm de *Clupea pallasii*, mantenidas a 9 °C; Rosenthal y Hempel (1970), estimaron tiempos de tránsito de 4 a 10 horas para organismos de *Clupea harengus* mantenidos a 10 °C; Duka (1969) indica tiempos de tránsito tan bajos como 1 hora en aguas de 21 °C. Así, estas tasas de tránsito parecen estar inversamente relacionadas con la temperatura.

Tasas de digestión del alimento

El tiempo de tránsito por el tracto digestivo que presenta cada tipo de presa, no necesariamente está relacionado con la tasa de digestión de ese tipo alimentario. Werner y Blaxter (1980) reportan que las larvas de *C. harengus* muestran tiempos de tránsito de nauplios de *Artemia* spp. de 3 a 4 horas, cuando las concentraciones de las presas son altas (hasta de 30 organismos ml^{-1}). Sin embargo, los nauplios que residieron tan cortamente en el tracto digestivo se mostraron poco digeridos. Aunque

los nauplios de *Artemia* sp. muestran resistencia a los procesos digestivos de varios clupeoideos (Hunter, 1977), se puede concluir que el alimento que pasa a través del tracto digestivo rápidamente, puede ser digerido sólo parcialmente. En las larvas de la anchoveta *E. purpurea*, Johnson (1982) notó que todos los copepódidos y nauplios consumidos son totalmente digeridos (a excepción del exoesqueleto) y que la digestión química ocurre en menos de 10 minutos después de la ingestión de las presas. Sin embargo, otros trabajos muestran que los tiempos de digestión del alimento en otras especies de clupeoideos es mucho mayor a los 10 minutos. Kurata (1959), reporta 7 horas o más, para que las larvas del arenque, digieran *Artemia* spp. Blaxter (1965) reporta que la digestión en las larvas de *Clupea harengus* es dependiente de la temperatura, y varía de 8 horas a 7 °C, a 4 horas a 15 °C.

En el caso de las larvas de *E. purpurea*, si las tasas de digestión son más altas, los tiempos de residencia en el tracto digestivo serán cortos y dependientes de las tasas de alimentación y llenado estomacal, permitiendo que los organismos se alimenten continuamente a tasas altas, sin el "problema" del saciado o de la disminución en la obtención de energía, debida a digestión incompleta. De esta manera, la anchoveta hawaiana podría maximizar las oportunidades de encuentro de agregaciones relativamente densas de presas.

Ración diaria y balance de energía de las larvas

Para la estimación de la ración diaria, se tomaron en cuenta varios supuestos, implícitos en los cálculos. En primer término, se consideró que la mediana del peso de cada grupo alimentario consumido (en $\mu\text{g C peso seco}^{-1}$, o $\mu\text{g C pez}^{-1}$), es un buen estimador de la repleción gástrica de la población considerada. Se supuso que las larvas tienen una tasa constante de alimentación, y que los tiempos de tránsito de los ítemes consumidos, son también constantes.

Los valores de la ración diaria están basados en las estimaciones obtenidas por Johnson (1982), para la misma especie. Este autor, reporta que los tiempos de tránsito varían inversamente con el número medio de presas en el estomago presentes en un momento dado (Figura 24) y con la tasa de alimentación, expresada como el número medio de intentos de captura del alimento, por minuto (Figura 25).

A partir de estos valores, en este trabajo, se han calculado los parámetros del modelo exponencial, que describe el comportamiento del tiempo de tránsito del alimento en minutos (Y), en función del número promedio de ítemes alimentarios en el estómago (X).

La ecuación resultante es:

$$y = 59.2955 e^{-0.17915 x}$$

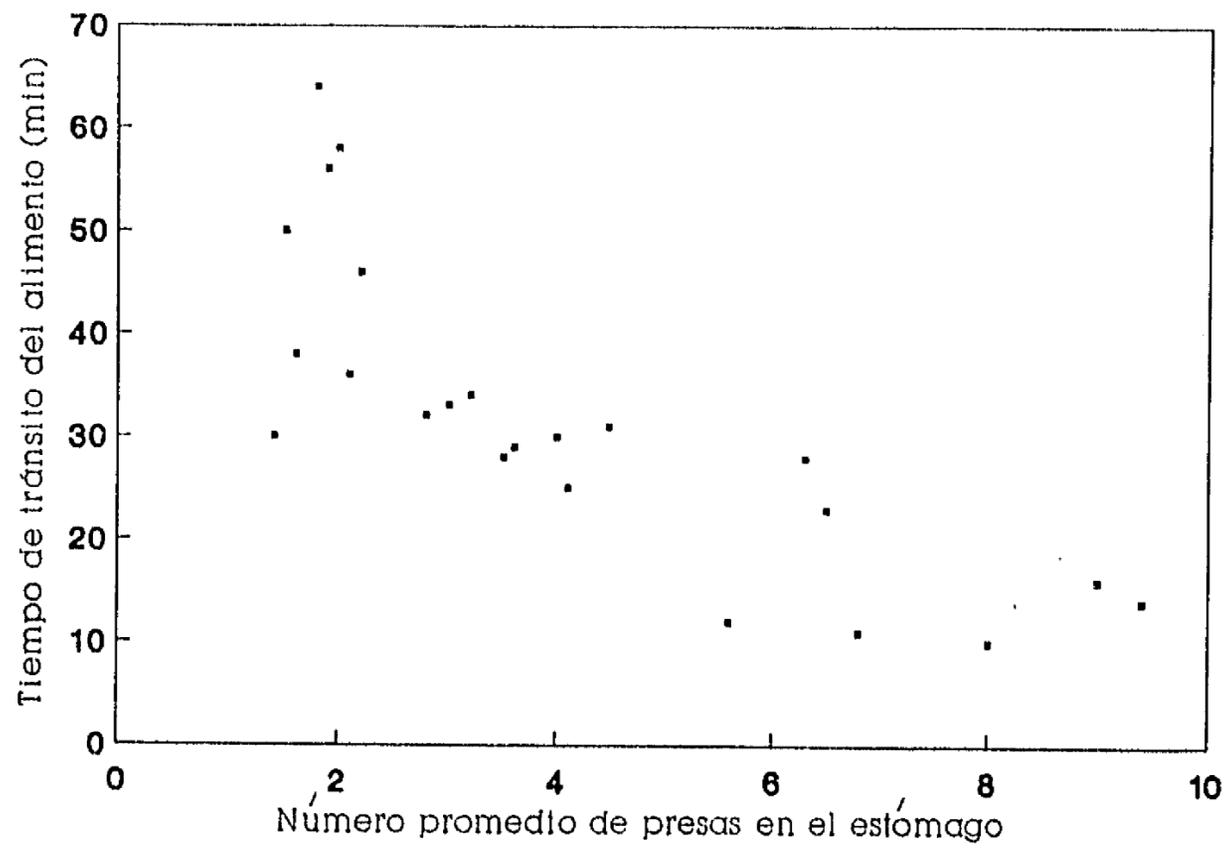


Figura 24. Tiempo de tránsito del alimento, en función del número de presas presentes en el contenido estomacal.

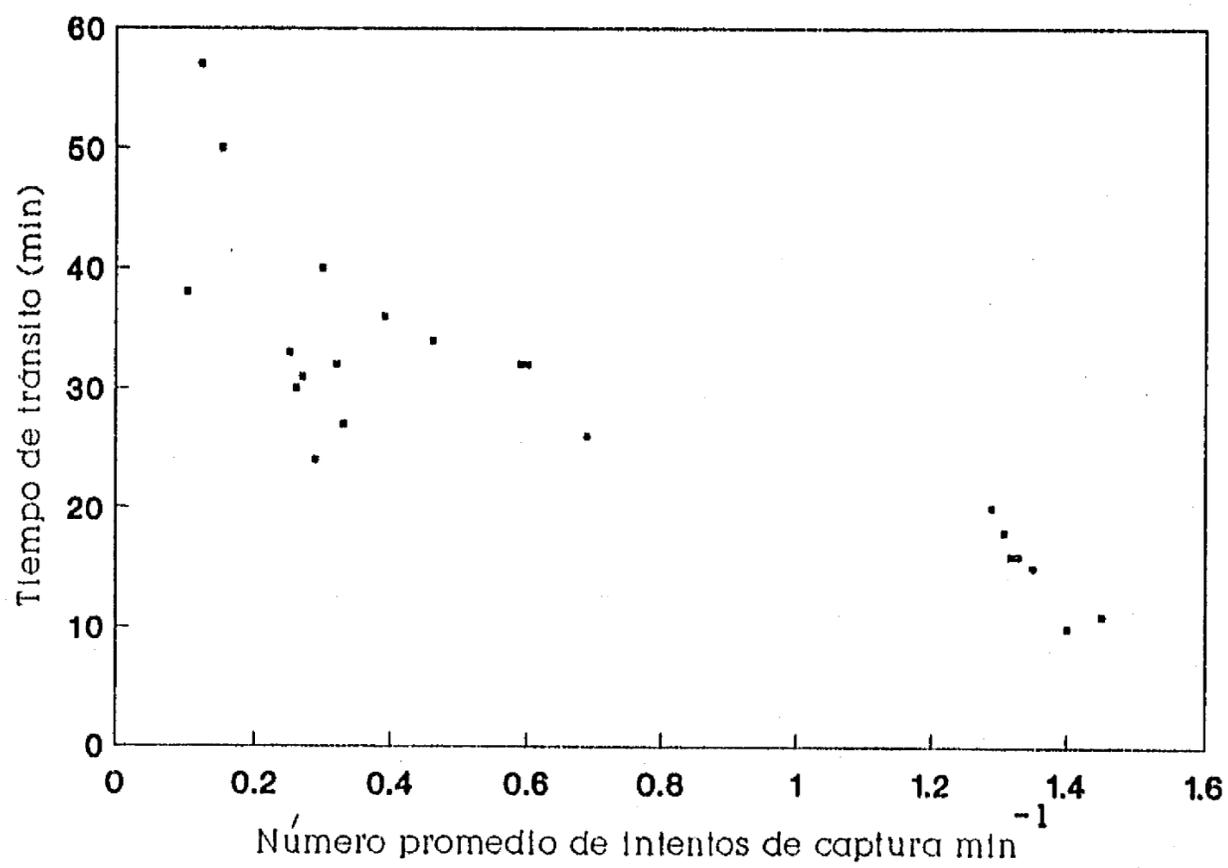


Figura 25. Tiempos de tránsito del alimento, en función del número promedio de intentos de captura de las presas.

Asimismo, la ecuación que describe el tiempo de tránsito del alimento en minutos (Y), en función del número promedio de intentos de captura que realizan las larvas de *E. purpurea* (X), es:

$$y = 44.96189 e^{-0.82606 x}$$

Se obtuvo la mediana de los pesos secos de cada presa (g individuo⁻¹) consumida, en relación a las clases de talla de los depredadores. A continuación, se presentan los resultados obtenidos:

Presas	clases de talla		
	<3.4 - 6.4	6.5 - 16.4	16.5 - 25.4
<i>O. longicauda</i>	0.013	0.013	0.013
gasterópodos	0.025	0.025	0.025
bivalvos	0.035	0.035	0.035
nauplios	0.035	0.045	0.060
copepódidos	0.085	0.170	0.250

A partir de estos resultados, fue posible obtener el peso promedio del contenido de carbono, basado en las relaciones presentadas por James (1987) y Gallardo-Cabello *et al.* (1991), para cada presa (g individuo⁻¹), agrupado por clases de talla de los depredadores:

Presas	clases de talla		
	<3.4 - 6.4	6.5 - 16.4	16.5 - 25.4
<i>O. longicauda</i>	0.005	0.005	0.005
gasterópodos	0.008	0.008	0.008
bivalvos	0.011	0.011	0.011
nauplios	0.015	0.020	0.025
copepódidos	0.035	0.070	0.104

La ración diaria, requerida por las larvas pertenecientes a las diferentes clases de tallas, se obtuvo multiplicando el peso del carbono de las presas, por su número promedio encontrado en los contenidos estomacales, asumiendo períodos de alimentación activa, con duración de 12 horas, y con tasas de tránsito del alimento, equivalentes a una hora. El resultado, tiene las unidades de $\mu\text{g C pez}^{-1}\text{d}^{-1}$. Para los ejemplares capturados en agosto, los valores obtenidos son:

Presas	clases de talla		
	<3.4 - 6.4	6.5 - 16.4	16.5 - 25.4
<i>O. longicauda</i>	0.040	0.226	0.328
gasterópodos	0.090	0.382	0.499
bivalvos	0.110	0.337	0.929
nauplios	0.572	0.929	0.591
copepódidos	0.588	3.704	6.540

Para aquellas larvas de *E. purpurea*, provenientes del muestreo realizado en febrero, se obtuvo:

Presas	clases de talla		
	< 3.4 - 6.4	6.5 - 16.4	16.5 - 25.4
<i>O. longicauda</i>	0.049	0.221	0.287
gasterópodos	0.077	0.329	0.507
bivalvos	0.088	0.463	0.764
nauplios	0.569	0.638	0.936
copepódidos	0.659	3.100	6.327

A partir de estos valores, es posible calcular la ración diaria, como porcentaje del peso seco del pez, por día. El peso seco, se obtuvo a partir de las relaciones peso-longitud, obtenidas previamente.

Ración diaria	clases de talla		
	<3.4 - 6.4	6.5 - 16.4	16.5 - 25.4
Agosto	25%	20%	16%
Febrero	27%	18%	14%

Asumiendo 10.9 kcal g^{-1} (Salonen *et al.*, 1976), se calculó la ración diaria en términos de los requerimientos calóricos por mg de peso seco de las larvas, por hora, resultando:

Ración diaria kcal mg ⁻¹ hr ⁻¹	clases de talla		
	< 3.4 - 6.4	6.5 - 16.4	16.5 - 25.4
Agosto	0.080	0.030	0.0070
Febrero	0.090	0.022	0.0061

A pesar de que conforme aumenta la talla de los individuos larvales de *E. purpurea*, estos consumen un mayor número de presas más grandes, la ración diaria, decrece conforme se incrementa la longitud. En la Tabla 21, se presentan las raciones diarias, provenientes de diversos trabajos.

TABLA 21
ESTIMACIONES DE LA RACIÓN DIARIA (EXPRESADA COMO PORCENTAJE DEL PESO CORPORAL DEL PEZ) PARA DIFERENTES ESPECIES DE CLUPEOIDEOS, REPORTADAS EN LA LITERATURA

Especie	Intervalo de longitud (mm)	Ración diaria (%)	Autor
<i>Scophthalmus maximus</i>	5.0- 6.0	39	Last, 1979
<i>Blennius sphinx</i>	3.6- 5.0	39- 45	Dekhnik et al., 1970
<i>Engraulis encrasicolus</i>	3.6- 9.0	4- 12	Dekhnik et al., 1970
<i>Anchoa mitchilli</i>	2.7- 3.9	172-233	Chitty, 1979
<i>Anchoa mitchilli</i>	3.5	36	Houde y Schekter, 1980
<i>Anchoa lamprotaenia</i>	3.6- 5.5	171-228	Chitty, 1979
<i>Stolephorus purpureus</i>	3.3	41- 44	Johnson, 1982
<i>Stolephorus purpureus</i>	3.4- 4.3	21- 22	Johnson, 1982
<i>Stolephorus purpureus</i>	4.4- 5.7	3- 5	Johnson, 1982
<i>Encrasicolina purpurea</i>	3.4- 6.4	25- 27	Presente trabajo
<i>Encrasicolina purpurea</i>	6.5- 16.4	18- 20	Presente trabajo
<i>Encrasicolina purpurea</i>	16.5- 25.5	4- 16	Presente trabajo

En la comparación de la ración diaria, para diferentes organismos, con las obtenidas en este trabajo, resalta la variabilidad de las estimaciones. Sin embargo, es importante mencionar que los valores obtenidos por Chitty (1979) y por Houde y Schekter (1980), provienen de estudios de laboratorio. Las estimaciones de los pesos secos de las presas provenientes de los cultivos en el laboratorio que realizan dichos autores, son de un 78% mayores que los obtenidos en este trabajo, para las presas capturadas en el campo. De esta manera, las raciones diarias obtenidas en este trabajo, tienen valores cercanos a otras estimaciones, para especies similares.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Régimen alimentario de los adultos

Las muestras de los individuos adultos (> 35 mm) de *E. purpurea*, así como las del plancton residente, fueron obtenidas tanto en los sectores sur como en el norte, de la bahía de Kaneohe, en diversos meses, entre noviembre de 1990 y noviembre de 1991. De esta manera, los resultados que se presentan a continuación están separados por zonas y por épocas de muestreo.

En todos los casos, la mayoría de los organismos presentes en el plancton residente, así como las presas encontradas en los contenidos estomacales, fueron identificados a un nivel taxonómico de género o menor. Ciertas presas fueron agrupadas en taxa mayores, dado que no fue posible dar nombres más específicos a todos los organismos. En el caso de las etapas zoea de los braquiuros y de los copépodos harpacticoides, se asignaron secuencias alfabéticas para designar a los distintos fenotipos, como símbolos de identificación.

Se identificaron y contaron 33 grupos taxonómicos. Se analizaron 30 individuos de la anchoveta hawaiana, *Encrasicholina purpurea*, por zona y época de muestreo. Para los fines de este análisis, los grupos de las presas han sido separadas como microzooplancton y macrozooplancton.

El microzooplancton se ha definido operacionalmente como aquellas especies pequeñas (< 1 mm) que no pudieron ser muestreadas totalmente en los arrastres de plancton, por lo que los valores de las preferencias tróficas de *E. purpurea* relacionados con estas presas, pueden estar sobrestimados. El resto de las presas, o macrozooplancton fue agrupado en tres categorías, de acuerdo a su tamaño. El macrozooplancton pequeño (individuos de 1.0 a 1.5 mm), medio (1.6 a 3.0 mm) y grande (> 3.0 mm).

Las densidades ambientales del plancton se presentan en las Tablas 22 y 23, para las zonas sur y norte, respectivamente. Los porcentajes numéricos de las principales especies que constituyen el alimento de los adultos de la anchoveta hawaiana *E. purpurea*, se presentan, respectivamente, en las Tablas 24 y 25, para los sectores sur y norte de la bahía de Kaneohe. Las frecuencias porcentuales de la ocurrencia de las presas, se presentan en las Tablas 26 y 27, en el mismo orden.

Con respecto a las frecuencias porcentuales de la ocurrencia de las presas, se observa que, en términos generales, existe un conjunto amplio de organismos consuetudinarios en la dieta. Los quetognatos *Sagitta enflata*, diversos organismos del microzooplancton, como lo son diversas especies de copépodos, las larvas zoea de los crustáceos, las larvas de los moluscos y algunos componentes del macrozooplancton, son las presas que aparecen con mayor frecuencia, en todas las épocas en las que se realizaron los muestreos, en las dos áreas consideradas.

Con respecto a los porcentajes numéricos de los organismos consumidos por *E. purpurea*, se observa que, en los meses de noviembre (tanto de 1990 como de 1991) y de marzo (1991), *S. enflata* es la presa que aporta la mayor cantidad de organismos a la dieta (13%, 14.2% y 5.4%, respectivamente), en la sección sur de la Bahía de Kaneohe.

TABLA 22
DENSIDADES AMBIENTALES DEL PLANCTON RESIDENTE EXPRESADAS COMO INDIVIDUOS m⁻³, EN LA ZONA SUR DE LA BAHÍA DE KANEOHE

	nov-90	ene-91	mar-91	mayo-91	jul-91	sep-91	nov-91
<i>Sagitta</i> sp.	83.800	109.67	65.300	129.900	52.100	57.400	84.400
<i>Acrocalanus</i> sp.	164.300	1.31	6.200	9.800	2.300	2.100	11.000
<i>Labidocera</i> sp.	0.600	1.31	1.100	0.200	0.500	0.300	0.400
<i>Pontellina</i> sp.	3.400	0.96	1.900	2.500			
<i>Acartia</i> sp.	3.000	0.400	4.300	0.600	0.600	3.100	
Harpacticóide A	73.400	5.44	3.700	4.800	2.000	53.600	
<i>Oithona</i> sp.	139.300	1.93	2.600	9.000	1.900	1.900	12.100
Ostrácodos	0.300	1.75	2.400	0.200	0.500		
<i>Cypridina</i> sp.	26.43	6.000	2.400	1.100	0.800	0.300	
Cladóceros	0.87	0.100	0.100				
Mysidos	0.100	1.58	0.900	0.100	0.100	0.200	
Amphípoda	1.84	0.300	0.500				
Amphípodo <i>Hyperia</i> sp.	2.54	5.100	3.300	1.100	0.200		
Stomatopoda	0.200	0.70	3.200	0.100	0.600	0.500	
Carídea	2.500	4.91	2.300	0.900	0.100	1.900	
<i>Crangon</i> sp.	0.300	0.96	1.100	0.700	1.600	1.200	0.400
larvas	2.80	0.200	0.300				
<i>Leander</i> sp.	2.000	0.100	10.000	1.100	0.700		
<i>Stenopus</i> sp.	0.200	1.14	1.000	0.500	1.400	0.100	0.800
Sergestidæ	0.100	1.100	0.200				
<i>Lucifer</i> spp.	0.200	1.93	6.000	29.700	7.200	0.400	
Zoea A	5.61	4.000	4.700	3.200	0.200		
Zoea B	3.500	11.23	11.000	15.000	13.900	6.400	4.600
Zoea C	0.400	3.33	2.400	4.500	1.400	0.500	0.700
Zoea D	1.22	3.200	4.800	0.700	0.100		
Zoea E	0.300	3.100	2.700	0.800	0.600		
Megalopa	0.100	0.46	1.800	1.400	0.400	0.200	
<i>Cypris</i> sp.	1.500	0.70	0.500	0.100	1.700		
Gasterópodo (Veliger)	6.900	26.43	2.800	10.700	5.200	4.300	
Bivalvo (Veliger)	2.800	1.400	3.400	5.200	3.300	2.400	
<i>Oikopleura</i> sp.	19.800	13.43	17.900	18.900	4.100	0.600	14.400
Larvas de peces	0.300	0.61	5.700	0.900	1.000	0.200	0.700
Larvas de <i>E. purpurea</i>	1.100	0.70	0.500	1.600	1.700	0.500	2.400
Huevos de <i>E. purpurea</i>	1.100	1.93	1.200	4.400	2.800	0.600	1.800
Huevos no identificados	1.600	1.800	8.900	9.700	1.000	1.300	

Por otra parte, los copépodos *Labidocera* sp., son los que aportan el mayor número de individuos a la dieta durante los meses de mayo, julio y septiembre, representados por los siguientes valores: 8.4%, 5.9% y 10.2%, respectivamente. Los balanos *Cypris* sp. sólo fueron importantes (15.5%) durante el mes de enero.

TABLA 23
DENSIDADES AMBIENTALES DEL PLANCTON RESIDENTE EXPRESADAS COMO INDIVIDUOS m⁻³, ZONA NORTE DE LA BAHÍA DE KANEOHE

	nov-90	mar-91	jul-91	nov-91
<i>Sagitta enflata</i>	13.180	22.720	30.260	17.230
Polychaeta	2.920	1.790		
<i>Acrocalanus</i> sp.	32.040	24.060	14.040	12.870
<i>Labidocera</i> sp.	3.830	2.150	1.550	0.920
<i>Pontellina</i> sp.	8.450	16.760	8.990	
<i>Acartia</i> sp.	14.290	32.520	25.650	13.610
Harpacticoide A	4.650	32.370	18.730	17.170
<i>Oithona</i> sp.	28.630	12.970	18.110	15.980
Ostrácodos	5.040	15.070	2.440	
Cypridina sp.	0.390	15.780	19.870	5.900
Cladóceros	1.360	14.540		
Mysidos	2.600	40.290	11.600	18.980
Amphipodos <i>Hyperia</i>	3.240	7.360	0.920	6.760
Stomatopoda	0.510	28.880	16.720	
Caridea	0.540	35.010	9.810	
<i>Crangon</i> sp.	3.150	3.510	1.870	2.420
larvas	7.610			
<i>Leander</i> sp.	1.360	2.190	13.590	5.070
<i>Stenopus</i> sp.	0.460	4.120	2.330	2.760
Sergestidae	0.240			
<i>Lucifer</i> spp.	2.590	1.790	7.370	2.900
Zoea A	31.770	16.000	13.850	
Zoea B	15.550	31.870	7.090	20.180
Zoea C	12.230	12.990		
Zoea D	30.950	17.800	3.110	
Zoea E	36.520	30.780	3.790	
Megalopa	0.980	25.910	4.900	
<i>Cypris</i> sp.	4.480	30.260		
Gasterópodo (Veliger)	22.680	32.130	0.550	8.800
Bivalvo (Veliger)	4.770	25.150	30.880	6.710
<i>Oikopleura</i> sp.	13.170	16.860	23.670	17.600
Larvas de peces	0.890	25.050	5.070	4.870
Larvas de <i>E. purpurea</i>	1.990	10.730	22.130	6.380
Huevos de <i>E. purpurea</i>	15.830	15.800	12.520	4.100
Huevos no identificados	1.330	17.600	6.770	8.370

TABLA 24
 PORCENTAJES NUMÉRICOS DE LAS PRESAS DE LA ANCHOVETA *E. purpurea*, ZONA SUR

	nov 90 %num	ene 91 %num	mar 91 %num	may 91 %num	jul 91 %num	sep 91 %num	nov 91 %num
<i>Sagitta</i> spp.	13.004	11.408	5.381	2.929	3.863	4.267	14.202
<i>Acrocalanus</i> sp.	9.677	0.864	4.343	2.771	4.866	2.959	9.859
<i>Labidocera</i> sp.	3.646	12.668	3.194	8.413	5.909	10.190	7.336
<i>Pontellina</i> sp.	2.104	0.000	1.619	2.830	0.000	0.000	3.509
<i>Acartia</i> sp.	4.908	1.511	4.017	2.830	5.346	3.363	5.848
Harpacticoid A	4.207	0.000	3.386	1.930	0.000	4.517	3.721
<i>Oithona</i> sp.	7.713	3.455	2.507	2.279	3.939	3.546	3.770
<i>Cypridina</i> sp.	0.000	0.864	3.959	3.879	4.924	3.587	2.658
Ostróculos	3.506	0.864	4.049	3.088	0.000	0.000	2.278
Cladóceros	0.000	0.000	4.948	2.180	0.000	0.000	0.000
Mysidos	2.104	0.864	4.100	3.088	0.000	3.128	2.552
Amphipodos <i>Hyperia</i>	0.000	1.296	4.020	2.702	4.650	3.056	1.595
Stomatopoda	0.000	0.864	0.000	1.956	4.370	0.000	0.000
Caridea	2.892	1.727	4.100	2.402	4.349	4.451	3.588
<i>Crangon</i> sp.	2.104	1.008	4.491	3.431	1.477	4.293	2.193
<i>Leander</i> sp.	2.104	0.000	4.657	5.880	4.291	3.813	1.595
<i>Stenopus</i>	2.524	1.152	4.453	3.404	4.333	4.547	1.595
Sergestidae	2.104	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.914
<i>Lucifer</i> spp.	2.892	1.492	5.058	4.889	2.517	2.558	3.045
Zoea A	0.000	9.316	3.350	2.539	3.728	3.291	0.000
Zoea B	4.207	7.062	4.618	2.613	5.108	4.883	3.190
Zoea C	5.469	3.725	3.534	2.573	4.322	3.565	3.770
Zoea D	0.000	4.717	4.330	2.647	4.015	4.108	0.000
Zoea E	4.972	0.000	3.134	2.573	4.530	0.000	5.316
Megalopa	0.000	0.000	3.216	2.659	1.083	0.000	0.000
<i>Cypris</i>	2.945	15.547	0.000	2.620	0.000	0.000	2.871
Gasterópodo (Veliger)	7.012	7.723	2.804	3.202	4.267	4.557	2.233
Bivalvo (Veliger)	2.805	0.000	2.392	3.152	3.991	3.953	6.870
<i>Oikopleura</i>	7.100	11.012	3.350	2.950	4.399	3.506	4.495
Larvas de peces	0.000	0.864	0.990	2.950	2.339	3.824	0.000
Larvas de <i>E. purpurea</i>	0.000	0.000	0.000	3.209	2.954	3.005	0.000
Huevos de <i>E. purpurea</i>	0.000	0.000	0.000	2.433	0.985	3.895	0.000
Huevos no identificados	0.000	0.000	0.000	2.985	3.447	3.139	0.000

TABLA 25
 PORCENTAJES NUMÉRICOS DE LAS PRESAS DE LA ANCHOVETA *E. purpurea*, ZONA NORTE

	nov 90	mar 91	jul 91	nov 91
<i>Sagitta</i> sp.	4.085	3.302	3.852	0.958
<i>Acrocalanus</i>	5.463	3.602	4.654	4.380
<i>Labidocera</i>	5.496	3.662	3.445	3.494
<i>Pontellina</i>	2.489	2.966	0.000	3.896
<i>Acartia</i>	2.468	2.830	3.932	3.832
Harpacticoide A	4.741	2.573	4.400	5.011
<i>Oithona</i>	3.778	3.181	3.635	3.832
<i>Cypridina</i>	4.766	3.459	5.898	3.764
Ostrácodo	4.595	3.329	0.000	3.194
Cladóceros	0.000	3.879	0.000	3.745
Mysidos	5.767	3.459	4.173	4.201
Amphípodos <i>Hyperia</i>	5.157	3.859	3.895	3.768
Stomatopoda	0.000	3.057	0.000	3.243
Carídea	3.881	3.739	4.494	0.000
Crangon	4.825	3.955	4.307	3.919
<i>Leander</i>	0.000	3.716	0.000	0.000
<i>Stenopus</i>	3.447	3.632	4.213	3.087
Sergestidae	3.720	3.499	3.611	4.279
<i>Lucifer</i>	2.592	0.000	0.000	0.000
Zoea A	3.944	3.344	3.870	3.353
Zoea B	0.000	2.853	5.243	5.429
Zoea C	4.187	2.894	4.719	4.106
Zoea D	4.340	3.327	0.000	0.000
Zoea E	0.000	3.280	3.701	3.832
Megalopa	4.698	3.014	0.000	3.885
<i>Cypris</i>	0.000	3.430	5.266	0.000
Gasterópodo (Veliger)	4.267	3.033	0.000	0.000
Bivalvo (Veliger)	4.327	2.444	5.023	3.381
<i>Oikopleura</i>	4.085	3.241	4.296	3.353
Larvas de peces	2.881	2.958	3.691	4.551
Larvas de <i>E. purpurea</i>	0.000	3.197	1.966	3.148
Huevos de <i>E. purpurea</i>	0.000	0.000	1.123	0.958
Huevos no identificados	0.000	0.000	2.247	1.198

TABLA 26
 FRECUENCIAS PORCENTUALES DE LA OCURRENCIA DE LAS PRESAS DE LA ANCHOVETA *E. purpurea*,
 ZONA SUR

	nov 90	ene 91	mar 91	may 91	jul 91	sep 91	nov 91
<i>Sagitta enflata</i>	36.667	0.000	53.333	43.333	43.333	56.666	70.000
<i>Acrocalanus</i> sp.	33.333	3.333	60.000	43.333	56.667	36.667	36.667
<i>Labidocera</i> sp.	50.000	20.000	73.333	40.000	63.333	76.667	33.333
<i>Pontellina</i> sp.	13.333	0.000	36.667	76.667	0.000	0.000	50.000
<i>Acartia</i> sp.	20.000	0.000	56.667	66.667	46.667	43.333	40.000
Harpacticoide A	3.333	0.000	63.333	53.333	0.000	23.333	20.000
<i>Oithona</i> sp.	40.000	0.000	50.000	46.667	26.667	53.333	36.667
Ostracoda	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Cypridina</i> sp.	0.000	3.333	36.667	43.333	33.333	46.667	20.000
Ostrácodos	20.000	0.000	36.667	40.000	0.000	0.000	23.333
Cladóceros	0.000	0.000	46.667	56.667	0.000	0.000	0.000
Mysidaceu	0.000	6.667	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Mysidos	6.667	0.000	46.667	43.333	0.000	36.667	16.667
Amphipoda	0.000	13.333	0.000	0.000	66.667	0.000	0.000
Amphípodos <i>Hyperia</i> sp.	0.000	0.000	53.333	53.333	60.000	46.667	6.667
Stomatopoda	0.000	33.333	0.000	33.333	53.333	0.000	0.000
Caridea	26.667	0.000	46.667	50.000	40.000	46.667	13.333
<i>Crangon</i> sp.	23.333	0.000	43.333	40.000	60.000	43.333	26.667
larvas	0.000	0.000	0.000	36.667	0.000	0.000	0.000
<i>Leander</i> sp.	13.333	20.000	56.667	40.000	46.667	33.333	23.333
<i>Stenopus</i> sp.	16.667	0.000	53.333	43.333	33.333	30.000	13.333
Sergestidae	3.333	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	16.667
<i>Lucifer chachei</i>	26.667	93.333	60.000	53.333	60.000	40.000	36.667
Zoea A	0.000	53.333	43.333	50.000	46.667	43.333	0.000
Zoea B	26.667	43.333	40.000	43.333	53.333	40.000	26.667
Zoea C	16.667	0.000	46.667	53.333	60.000	60.000	36.667
Zoea D	0.000	0.000	26.667	46.667	43.333	40.000	0.000
Zoea E	36.667	3.333	40.000	26.667	33.333	0.000	30.000
Megalopa	0.000	0.000	66.667	40.000	33.333	0.000	0.000
Cypris	16.667	56.667	0.000	36.667	0.000	0.000	16.667
Gasterópodo (Veliger)	30.000	66.667	40.000	60.000	60.000	33.333	16.667
Bivalvo (Veliger)	10.000	0.000	40.000	53.333	63.333	53.333	43.333
<i>Oikopleura longicauda</i>	26.667	0.000	43.333	50.000	50.000	43.333	36.667
Larvas de peces	0.000	73.333	16.667	50.000	26.667	30.000	0.000
Larvas de <i>E. purpurea</i>	0.000	0.000	0.000	56.667	10.000	43.333	0.000
Huevos de <i>E. purpurea</i>	0.000	0.000	0.000	36.667	3.333	53.333	0.000
Huevos no identificados	0.000	0.000	0.000	33.333	6.667	53.333	0.000

TABLA 27
FRECUENCIAS PORCENTUALES DE LA OCURRENCIA DE LAS PRESAS DE LA ANCHOVETA *E. purpurea*,
ZONA NORTE.

	nov 91	mar 91	jul 91	nov 91
<i>Sagitta inflata</i>	80.000	40.000	46.667	46.667
<i>Acrocalanus</i> sp.	50.000	40.000	46.667	46.667
<i>Labidocera</i> sp.	56.667	56.667	50.000	56.667
<i>Pontellina</i> sp.	40.000	56.667	0.000	50.000
<i>Acartia</i> sp.	60.000	46.667	40.000	33.333
Harpacticoide A	70.000	36.667	40.000	43.333
<i>Oithona</i> sp.	50.000	36.667	56.667	53.333
Ostracoda	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Cypridina</i> sp.	60.000	60.000	26.667	46.667
Ostrácodos	53.333	56.667	0.000	20.000
Cladóceros	0.000	43.333	0.000	36.667
Mysidacea	0.000	0.000	0.000	0.000
Mysidos	56.667	60.000	46.667	43.333
Amphipoda	0.000	0.000	0.000	0.000
Amphípodos <i>Hyperia</i> sp.	50.000	53.333	50.000	50.000
Stomatopoda	0.000	56.667	0.000	43.333
Caridea	50.000	50.000	40.000	0.000
<i>Crangon</i> sp.	33.333	53.333	40.000	36.667
Larvas de procésidos	0.000	30.000	0.000	0.000
<i>Leander</i> sp.	33.333	56.667	40.000	30.000
<i>Stenopus</i> sp.	46.667	50.000	46.667	50.000
Sergestidae	43.333	0.000	0.000	0.000
<i>Lucifer chachei</i>	66.667	40.000	60.000	73.333
Zoea A	0.000	36.667	50.000	40.000
Zoea B	50.000	53.333	33.333	46.667
Zoea C	50.000	50.000	0.000	0.000
Zoea D	0.000	53.333	56.667	43.333
Zoea E	50.000	46.667	0.000	60.000
Megalopa	0.000	50.000	53.333	0.000
<i>Cypris</i> sp.	70.000	63.333	0.000	0.000
Gasterópodo (Véliger)	66.667	53.333	56.667	56.667
Bivalvo (Véliger)	60.000	33.333	56.667	46.667
<i>Oikopleura longicauda</i>	70.000	66.667	46.667	40.000
Larvas de peces	0.000	46.667	40.000	46.667
Larvas de <i>E. purpurea</i>	0.000	0.000	16.667	6.667
Huevos de <i>E. purpurea</i>	0.000	0.000	40.000	13.333
Huevos no identificados	0.000	26.667	50.000	43.333

Otros grupos importantes, en términos numéricos son los copépodos *Acrocalanus* sp., en los meses de noviembre (1990 y 1991, representados por 9.7% y 9.9%, respectivamente), y *Acartia* sp. en julio (5.3%). *Oithona* sp. alcanzó un porcentaje significativo durante el mes de noviembre de 1990, con 7.7%. Los sergéstidos *Lucifer chachei* alcanzan números significativos durante los meses de marzo

(5.1%) y mayo (4.9%). Los ostrácodos del género *Cypridina* se presentan con valores altos durante los meses de mayo y julio (3.9% y 4.9%).

Agrupando las varias especies de carideos, es decir, aquellas pertenecientes a los géneros *Crangon*, *Leander* y *Stenopus*, y las no identificadas, se obtienen valores porcentuales altos:

	1990 Nov.	1991 Ene.	Mar.	May.	Jul.	Sep.	Nov.
% num.	9.5	3.8	17.5	15.4	14.2	16.9	8.6

Sin embargo, las especies individuales no presentaron valores unitarios grandes. En la mayoría de los casos, este comportamiento se repite. En la Tabla 28, se presentan las frecuencias de ocurrencia del número de las presas, agrupadas por los valores del porcentaje numérico de los componentes de la dieta, para la sección sur del área de muestreo, y en la Tabla 29, los correspondientes a la zona norte.

TABLA 28
FRECUENCIAS ACUMULADAS DE LOS GRUPOS ALIMENTARIOS DE LA ANCHOVETA HAWAIANA *E. purpurea*, EN FUNCIÓN DE LOS PORCENTAJES NUMÉRICOS DE LA DIETA, POR MES DE MUESTREO, EN LA ZONA SUR DE LA BAHÍA DE KANEOHE

	Nov	Ene	Mar	May	Jul	Sep	Nov
<2%	11	23	8	3	10	8	13
<4%	23	25	19	30	18	24	26
<6%	28	32	33	32	33	32	29

TABLA 29
FRECUENCIAS ACUMULADAS DE LOS GRUPOS ALIMENTARIOS DE LA ANCHOVETA HAWAIANA *E. purpurea*, EN FUNCIÓN DE LOS PORCENTAJES NUMÉRICOS DE LA DIETA, POR MES DE MUESTREO, EN LA ZONA NORTE DE LA BAHÍA DE KANEOHE

	Nov	Mar	Jul	Nov
< 2%	9	3	11	9
<4%	18	33	21	26
<6%	33	33	33	33

En lo referente a los resultados obtenidos en la parte sur de la Bahía de Kaneohe, se observa que en todos los casos, el 85% de los grupos alimentarios, ocupan valores numéricos porcentuales menores al 6%. Con respecto a la zona norte, se observa que el 100% de las presas, presentan valores del porcentaje numérico menores al 6%.

Preferencias alimentarias

Las comparaciones entre las densidades ambientales de los organismos del zooplancton y el número de las presas consumidas por *E. purpurea*, se expresaron en términos de los siguientes índices de preferencia: como el volumen absoluto de búsqueda (ASV; Clarke, 1978; James, 1987) y como los valores medios del índice α (Chesson, 1978; 1983). Los valores obtenidos para los organismos provenientes del sector sur de la Bahía de Kaneohe se presentan en las Tablas 30 y 31, mientras que aquellos correspondientes al sector norte, en las Tablas 32 y 33 respectivamente.

Durante el mes de noviembre de 1990, y de acuerdo al criterio de selectividad establecido por Chesson (1978; 1983), la anchoveta hawaiana selecciona activamente 7 tipos de presas. Entre éstos, destacan los copépodos *Labidocera* sp., los ostrácodos de la familia Cypridinæ, específicamente los del género *Cypridina*, los carideos de los géneros *Crangon* y *Stenopus*, el sergéstido *Lucifer chachei*, dos tipos de larvas de braquiuros, denominadas Zoea C y E. Las condiciones de la penetración de la luz fueron limitadas, ya que la iluminación lunar en este muestreo se encontraba restringida al estar la luna en su cuarto creciente.

Los individuos capturados durante el mes de enero de 1991, presentaron preferencias alimentarias por 7 presas. Entre ellas el anfípodo *Hyperia* sp., el larváceo *Oikopleura longicauda*, las zoeas A, C y D, *Labidocera* sp. y *L. chachei*. Durante el siguiente período de muestreo, es decir, durante el mes de marzo de 1991, *E. purpurea* mantuvo la preferencia por *Labidocera* sp., *Crangon* sp. y por *Stenopus* sp. Asimismo, *Leander* sp., los cladóceros, mísidos, ostrácodos y megalopas alcanzaron valores importantes de preferencia, en términos del índice α . Durante este muestreo, la fase lunar presentada correspondió a luna llena, por lo que la penetración lumínica fue mayor, haciendo visibles a un conjunto mayor de presas. Exceptuando a las megalopas, este mismo comportamiento se mantiene para el mes de mayo, en el que la luminosidad fue menor, dado que la luna se encontraba en su cuarto menguante.

Considerando los resultados obtenidos en el mes de julio, se observa que el copépodo *Acartia* sp., es preferido, aunque el valor de α obtenido para esta especie es muy bajo. Las zoeas mayormente consumidas en este período, pertenecen a los grupos C, D y E, y se mantienen las preferencias por *Labidocera* sp., *Hyperia* sp. y *Crangon* sp. La luminosidad correspondió a la fase del cuarto menguante. Durante el mes de septiembre, se añaden las zoeas B, sustituyendo a las C. Los anfípodos, los carideos

TABLA 30
VALORES DEL ÍNDICE DE PREFERENCIA ASV DE LA ANCHOVETA *E. purpurea*, EN EL SECTOR SUR DE LA BAHÍA DE KANEOHE

	Nov-90	Ene-91	Mar-91	May-91	Jul-91	Sep-91	Nov-91
<i>Sagitta enflata</i>	0.074	0.120	0.083	0.022	0.075	0.080	0.106
<i>Acrocalanus</i> sp.	0.028	0.759	0.708	0.276	2.124	1.510	0.560
<i>Labidocera</i> sp.	3.023	15.184	3.037	76.339	11.268	36.522	11.500
<i>Pontellina</i> sp.	0.292		3.991	0.742			0.885
Acartidæ		0.321					
<i>Acartia</i> sp.	0.767		1.101	0.641	8.948	6.427	1.177
Harpacticoide A	0.027		1.327	0.388		2.453	0.043
Oithonidæ		0.151					
<i>Oithona</i> sp.	0.026		0.423	0.247	2.083	2.044	0.195
Cypridinæ		0.569					
<i>Cypridina</i> sp.		1.139	1.667	1.578	4.717	4.690	5.848
Ostrácodos	5.848		32.086	13.400			2.815
Cladóceros			5.277	21.282			
Mysidacea		0.542					
Mysidos	6.897		12.067	40.200		48.052	7.356
Amphipoda		2.135			11.000		
Amphípodos <i>Hyperia</i> sp.			1.251	0.514	1.433	3.035	5.263
Decapoda		1.424					
Stomatopoda		0.407		25.460	6.880		
Caridea	0.557		3.674	1.009	4.853	91.156	1.166
Crangonidæ		3.624					
<i>Crangon</i> sp.	3.448		18.715	4.829	0.966	3.911	3.667
larvas			9.745				
<i>Leander</i> sp.	0.513	1.168	4.941	40.200	0.436	3.877	1.481
<i>Stenopus</i> sp.	6.316		3.947	6.819	3.056	38.344	1.208
Pencidæ		0.855			1.061		
Sergestidæ	10.000						6.761
<i>Lucifer chachei</i>	5.729	1.919	1.268	0.788	0.086	0.379	4.743
Brachiura		0.727					
Zoea A		1.292	3.471	0.525	1.175	21.125	
Zoea B	0.574	4.443	0.375	0.169	0.374	0.820	0.434
Zoea C	6.290		1.109	0.554	3.048	7.337	3.271
Zoea D			1.412	0.541	5.974	63.095	
Zoea E	9.209	25.624	1.804	0.931	5.702		5.208
Megalopa			6.468	1.871	2.635		
<i>Cypris</i> sp.	0.921	0.338		34.109			1.081
Gasterópodo (Véliger)	0.485	0.949	0.249	1.127	0.406	0.945	0.328
Bivalvo (Véliger)	0.475		0.306	0.912	0.786	1.291	1.778
<i>Oikopleura longicauda</i>	0.171		0.215	0.151	1.102	6.047	0.196
Larvas de peces			2.062	3.340	2.411	18.687	
Larvas de <i>E. purpurea</i>					1.899	1.799	6.398
Huevos de <i>E. purpurea</i>					0.541	0.351	6.809
Huevos no identificados					0.326	0.359	3.418

TABLA 31
VALORES DEL ÍNDICE DE PREFERENCIA α DE LA ANCHOVETA *E. purpurea*, EN EL SECTOR SUR DE LA
BAHÍA DE KANEOHE

	nov-90	ene-91	mar-91	may-91	jul-91	sep-91	nov-91
<i>Sagitta enflata</i>	0.008	0.015	0.001	0.000	0.001	0.000	0.009
<i>Acrocalanus</i> sp.	0.002	0.003	0.014	0.001	0.030	0.006	0.015
<i>Labidocera</i> sp.	0.150	0.105	0.071	0.284	0.155	0.186	0.151
<i>Pontellina</i> sp.	0.005		0.030	0.005			0.038
Acartidæ		0.006					
<i>Acartia</i> sp.	0.011		0.012	0.004	0.098	0.027	0.054
Harpacticoide A	0.001		0.020	0.002		0.003	0.001
Oithonidæ	0.018						
<i>Oithona</i> sp.	0.002		0.006	0.001	0.015	0.010	0.010
Cypridinæ		0.007					
<i>Cypridina</i> sp.		0.006	0.015	0.007	0.045	0.012	0.055
Ostrácodos	0.071		0.161	0.041			0.060
Cladóceros			0.049	0.097			
Mysidacea		0.007					
Mysidos	0.026		0.084	0.152		0.092	0.055
Amphipoda		0.049			0.160		
Amphípodos <i>Hyperia</i>			0.014	0.002	0.024	0.012	0.015
Decapoda		0.014					
Stomatopoda		0.012		0.067	0.091		
Caridea	0.031		0.030	0.005	0.043	0.211	0.017
Crangonidæ		0.029					
<i>Crangon</i> sp.	0.080		0.145	0.018	0.017	0.016	0.055
larvas	0.028						
<i>Leander</i> sp.	0.015	0.030	0.065	0.116	0.009	0.008	0.037
<i>Stenopus</i> sp.	0.102		0.046	0.024	0.022	0.057	0.007
Penelidæ		0.107			0.012		
Sergestidae	0.014						0.063
<i>Lucifer chachei</i>	0.138	0.214	0.022	0.004	0.001	0.001	0.113
Brachiura		0.037					
Zoea A		0.071	0.034	0.003	0.015	0.053	
Zoea B	0.027	0.128	0.003	0.001	0.007	0.002	0.017
Zoea C	0.071		0.013	0.003	0.049	0.050	0.069
Zoea D			0.010	0.003	0.062	0.133	
Zoea E	0.181	0.028	0.026	0.002	0.040		0.082
Megalopa			0.110	0.006	0.033		0.000
<i>Cypris</i>	0.027	0.035		0.087			0.021
Gasterópodo (Véliger)	0.016	0.072	0.003	0.007	0.009	0.002	0.004
Bivalvo (Véliger)	0.016		0.004	0.005	0.013	0.005	0.045
<i>Oikopleura longicauda</i>	0.008		0.002	0.001	0.021	0.024	0.006
Larvas de peces			0.008	0.013	0.023	0.032	
Larvas de <i>E. purpurea</i>				0.009	0.004	0.016	
Huevos de <i>E. purpurea</i>			0.002	0.000	0.028		
Huevos no identificados			0.001	0.001	0.013		

y *Labidocera* sp, permanecen como presas preferidas. En este muestreo, la luna se encontraba en su cuarto creciente, por lo que la penetración de la luz en la columna de agua fue relativamente limitada.

TABLA 32
VALORES DEL ÍNDICE DE PREFERENCIA ASV DE LA ANCHOVETA *E. purpurea*, EN EL SECTOR NORTE DE LA BAHÍA DE KANEOHE

	nov-90	mar-91	jul-91	nov-91
<i>Sagitta inflata</i>	0.405	0.282	0.113	0.058
<i>Acrocalanus</i> sp.	0.223	0.291	0.295	0.355
<i>Labidocera</i> sp.	1.873	3.318	1.978	3.986
<i>Pontellina</i> sp.	0.385	0.344		0.453
<i>Acartia</i> sp.	0.226	0.169	0.136	0.294
Harpacticoid A	1.332	0.154	0.209	0.305
<i>Oithona</i> sp.	0.172	0.477	0.179	0.250
<i>Cypridina</i> sp.	15.975	0.426	0.264	0.666
Ostrácodos	1.190	0.429		1.365
Cladóceros		5.553		0.269
Mysidos	2.898	0.167	0.320	0.231
Amphípodo <i>-Hyperia</i> sp.	2.080	1.019	3.758	0.582
Stomatopoda		0.206		0.202
Caridea	9.435	0.208	0.408	
<i>Crangon</i> sp.	2.001	2.190	2.055	1.690
larvas		0.950		
<i>Leander</i> sp.	3.314	3.223	0.276	0.636
<i>Stenopus</i> sp.	10.553	1.650	1.380	1.620
Sergestidæ 14.191				
<i>Lucifer chachei</i>	1.988	3.636	0.468	1.206
Zoea A		0.175	0.292	0.409
Zoea B	0.351	0.176	0.592	0.212
Zoea C	0.463	0.498		
Zoea D		0.206	0.209	1.288
Zoea E	0.168	0.190		1.071
Megalopa		0.257	0.957	
<i>Cypris</i> sp.	1.244	0.195		
Gasterópodo (Véliger)	0.249	0.148	8.092	0.401
Bivalvo (Véliger)	1.119	0.250	0.124	0.521
<i>Oikopleura longicauda</i>	0.286	0.341	0.139	0.270
Larvas de peces		0.248	0.345	0.674
Larvas de <i>E. purpurea</i>			0.045	0.157
Huevos de <i>E. purpurea</i>			0.160	0.305
Huevos no identificados		0.142	0.571	0.524

TABLA 33
VALORES DEL ÍNDICE DE PREFERENCIA α DE LA ANCHOVETA *E. purpurea*, EN EL SECTOR NORTE DE LA BAHÍA DE KANEOHE

	nov-90	mar-91	jul-91	nov-91
<i>Sagitta enflata</i>	0.012	0.009	0.006	0.003
<i>Acrocalanus</i> sp.	0.004	0.009	0.012	0.019
<i>Labidocera</i> sp.	0.045	0.127	0.088	0.201
<i>Pontellina</i> sp.	0.007	0.016		0.027
<i>Acartia</i> sp.	0.005	0.006	0.006	0.010
Harpacticoides A	0.032	0.006	0.008	0.018
<i>Oithona</i> sp.	0.003	0.017	0.010	0.018
<i>Cypridina</i> sp.	0.192	0.018	0.007	0.034
Ostrácodos	0.022	0.020		0.020
Cladóceros		0.158		0.012
Mysidos	0.051	0.010	0.017	0.011
Amphípodos <i>Hyperia</i> sp.	0.032	0.044	0.133	0.034
Stomatopoda		0.008		0.010
Caridea	0.141	0.008	0.024	
<i>Crangon</i> sp.	0.022	0.098	0.096	0.070
Larvas de procésidos		0.025		
<i>Leander</i> sp.	0.030	0.148	0.011	0.018
<i>Stenopus</i> sp.	0.111	0.057	0.075	0.083
Sergestidae	0.153			
<i>Lucifer chachei</i>	0.041	0.100	0.033	0.098
Zoea A		0.006	0.019	0.020
Zoea B	0.008	0.008	0.017	0.013
Zoea C	0.013	0.018		
Zoea D		0.009	0.013	0.056
Zoea E	0.003	0.008		0.081
Megalopa	0.000	0.010	0.060	
<i>Cypris</i> sp.	0.028	0.010		
Gasterópodo (Veliger)	0.008	0.007	0.301	0.030
Bivalvo (Veliger)	0.025	0.006	0.008	0.032
<i>Oikopleura longicauda</i>	0.013	0.020	0.006	0.013
Larvas de peces		0.011	0.015	0.038
Larvas de <i>E. purpurea</i>			0.001	0.001
Huevos de <i>E. purpurea</i>			0.007	0.006
Huevos no identificados		0.004	0.026	0.024

En el mes de noviembre de 1991, se presentaron 11 especies preferidas, de las cuales, *Labidocera* sp. y *Lucifer chachei*, presentan los valores mayores en la preferencia. Estas especies, se encuentran entre las más grandes y mayormente pigmentadas, resultado que concuerda con el hecho que en este muestreo la luminosidad estaba muy restringida al encontrarse la luna en su etapa de nueva.

En el sector norte de la Bahía de Kaneohe, los organismos analizados de *E. purpurea*, presentan un conjunto relativamente constante de presas preferidas, a lo largo de los cuatro muestreos realizados (Tablas 32 y 33). En los meses de noviembre de 1990, marzo y julio de 1991, éste está constituido por organismos pertenecientes a la clases Malacostraca y por el copépodo *Labidocera* sp. Durante el mes de noviembre de 1991, se presentan, excepcionalmente, ciertas larvas de peces como alimento preferido.

En general, para los tipo de presas no seleccionadas, los valores del ASV fueron menores a 1 m^3 de volumen buscado por pez (Tablas 30 y 32), y α menores a 0.01 (Tablas 31 y 33), valores que representados cercanamente a un orden de magnitud menores que aquellos obtenidos para las presas preferidas. Aunque los valores obtenidos para los índices ASV y α presentaron algunas variaciones dentro de los peces analizados, los errores estándar de las estimaciones fueron bajos, y los sesgos se mantuvieron menores a 0.01%.

Encrasicholina purpurea se alimenta de presas cuya longitud se encuentra comprendida en un intervalo amplio. La mayoría de las presas se encuentran comprendidas desde 0.38 mm (longitud correspondiente a larvas velígeras postmetamórficas) hasta 11.18 mm (*Sagitta enflata*, Tabla 34). Sin embargo, es importante notar que con respecto a las larvas véliger, cuando están vivas y el cuerpo está extendido, la longitud total puede ser el doble que la de la protoconcha.

Por otra parte, los ítemes preferidos, tienen un intervalo de longitud de 1.6 a 7.37 mm, indicando que *E. purpurea* selecciona activamente a los animales relativamente grandes (macrozooplancton 1.6 mm) presentes en el plancton disponible.

En los resultados obtenidos, resalta el hecho que algunos organismos, como las larvas planctónicas de los poliquetos, los copépodos harpacticoides, ciertos cladóceros, y los estadios larvales y de huevo de *E. purpurea*, no fueron consumidos, a pesar de alcanzar densidades considerables en la columna de agua, presentándose además dentro del intervalo de talla de otras presas consumidas.

Dado que no todas la presas se encontraron intactas en el contenido estomacal, algunas estructuras resistentes a los procesos digestivos fueron medidas y relacionadas a la longitud total de la presa, en los organismos del plancton. Dichas relaciones, para los tipos más importantes de presas, se muestran en las figuras 26, 27 y 28.

Aunque con algunas excepciones, la anchoveta hawaiana, se alimenta generalmente de crustáceos relativamente visibles. Algunas formas translúcidas, como *Sagitta enflata*, o formas pequeñas, no fueron consumidas a pesar de su disponibilidad en el plancton. Dentro de las larvas zoea de cangrejos, la denominada B fue la más pequeña y la menos pigmentada.

Estas características de la coloración, se reflejan en los índices de selectividad. Por ejemplo, los quetognatos y las zoeas pequeñas, tienen valores de α chicos, aunque sus concentraciones ambientales fueron más altas que aquellas de otros organismos seleccionados activamente por *E. purpurea*.

TABLA 34
LONGITUD PROMEDIO DE LAS PRESAS DE LA ANCHOVETA *E. purpurea* (RANGO)

Presas	Longitud promedio de las presas, mm (rango)
<i>Sagitta enflata</i>	7.85 (3.78-11.18)
<i>Acrocalanus</i> sp	1.60 (1.55- 1.65)
<i>Labidocera</i> sp	2.24 (2.00- 2.60)
<i>Pontellina</i> sp	1.89 (1.75- 1.92)
<i>Acartia</i> sp	1.06 (1.00- 1.10)
<i>Oithona</i> sp	0.59 (0.40- 0.70)
<i>Cypridina</i> sp	1.48 (1.20- 1.60)
Ostrácodos	1.32 (1.28- 1.40)
Mysidos	4.44 (2.90- 6.20)
<i>Hyperia</i> sp	1.15 (0.90- 1.30)
Stomatopoda	1.45 (0.70- 2.20)
Caridea	0.98 (0.70- 1.90)
<i>Crangon</i> sp	2.85 (2.56- 3.05)
Larvas de procésidos	2.64 (2.47- 2.91)
<i>Leander</i> sp	2.87 (2.50- 3.00)
<i>Stenopus</i> sp	1.55 (0.70- 2.40)
<i>Lucifer chachei</i>	4.80 (2.47- 7.37)
Zoea A	1.14 (0.85- 1.48)
Zoea B	0.87 (0.66- 0.90)
Zoea C	1.04 (0.88- 1.13)
Zoea D	1.78 (1.29- 2.30)
Zoea E	2.14 (2.10- 2.19)
<i>Cypris</i> sp	0.57 (0.45- 0.67)
Gasterópodo (Veliger)	0.45 (0.38- 0.54)
Bivalvo (Veliger)	0.50 (0.40- 0.59)
<i>Oikopleura</i> sp	1.54 (0.55- 2.85)
Larvas de peces	1.50 (1.40- 1.60)

Estos resultados sugieren que *Encrasicholina purpurea* muestra una preferencia alimentaria, en sentido amplio. Es decir, ciertos organismos del zooplancton, abundantes en la columna de agua, son raramente consumidos, y los valores del índice de selectividad α para los ítemes consumidos regularmente, fueron variables. La anchoveta hawaiana selecciona activamente un conjunto limitado

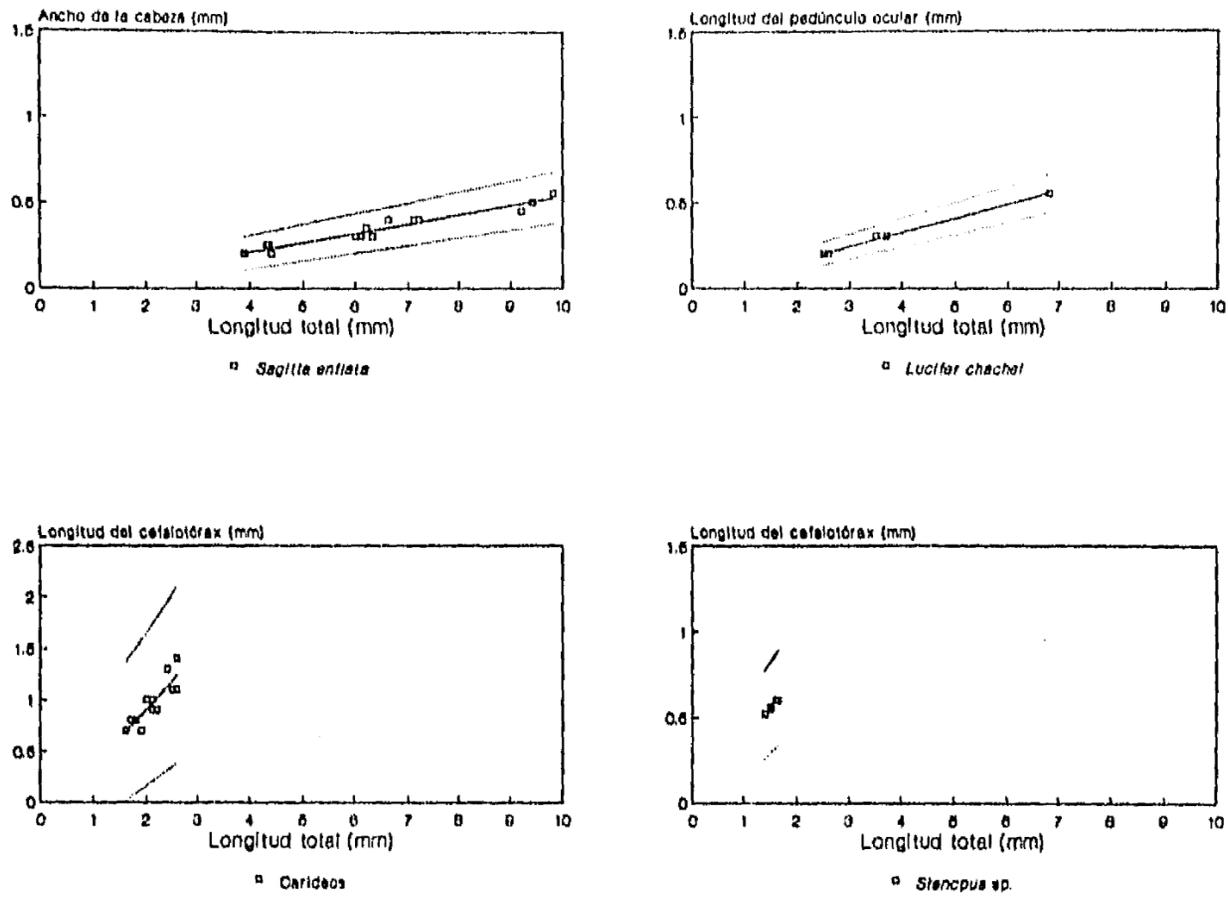


Figura 26. Relaciones entre algunas estructuras resistentes a los procesos digestivos y la longitud total de las presas de la anchoveta *E. purpurea*.

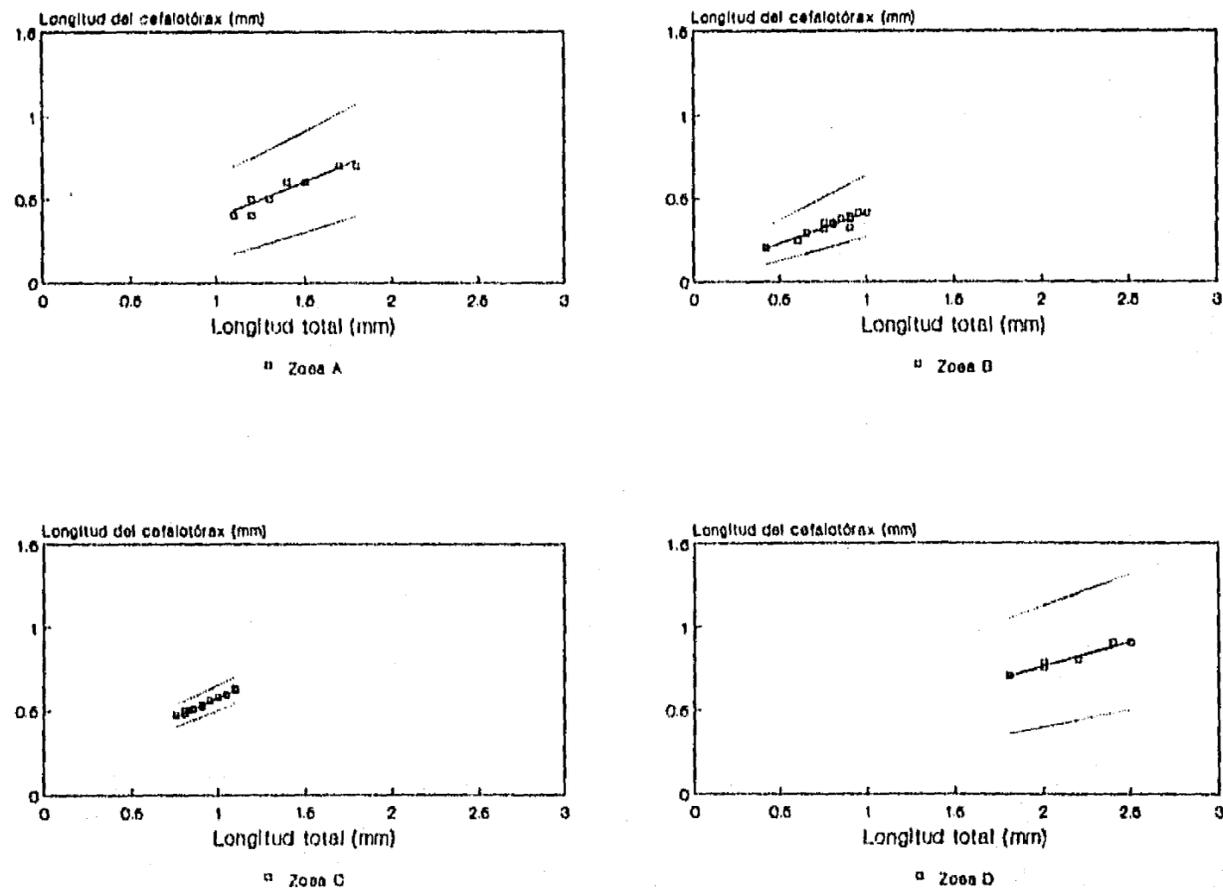


Figura 27. Relaciones entre algunas estructuras resistentes a los procesos digestivos y la longitud total de las presas de la anchoveta *E. purpurea*.

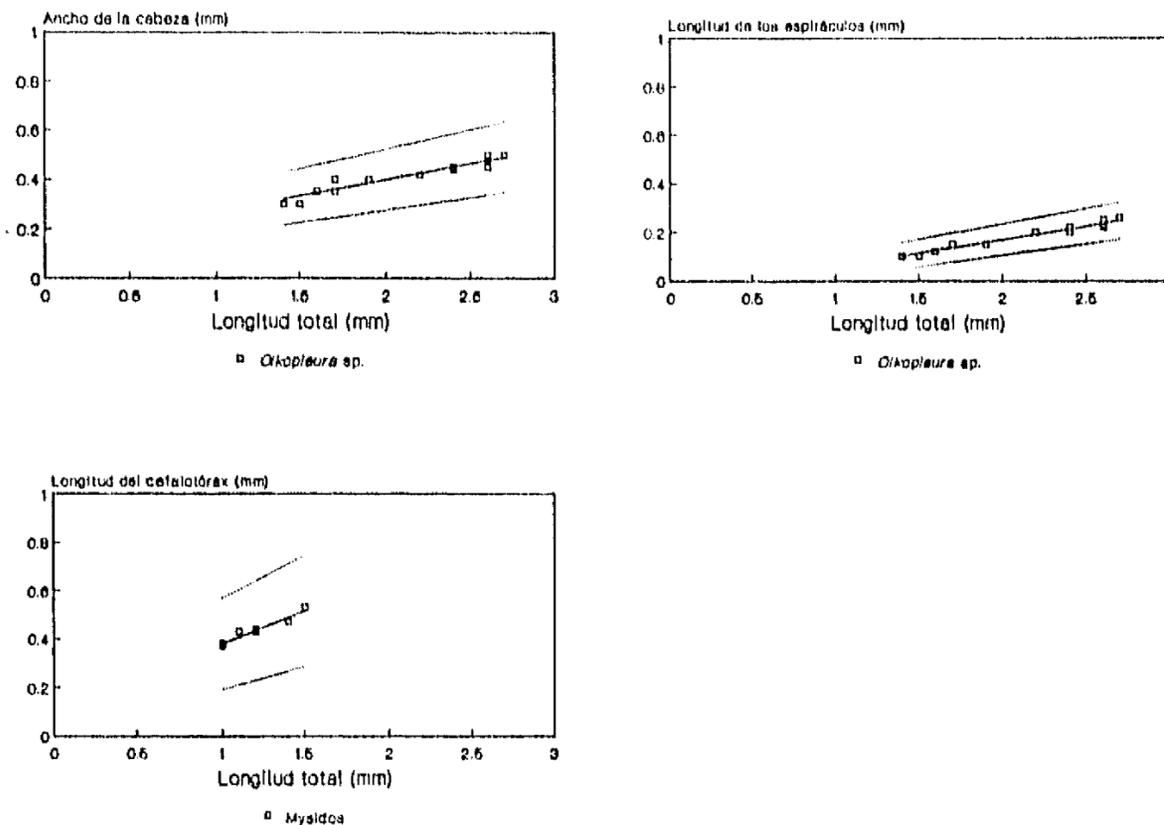


Figura 28. Relaciones entre algunas estructuras resistentes a los procesos digestivos y la longitud total de las presas de la anchoveta *E. purpurea*.

de presas. La ausencia de fitoplancton y de microzooplancton en los contenidos estomacales, indica que la alimentación por filtración no ocurre.

Aunque con excepciones, estos peces se alimentan preferentemente de presas relativamente grandes, visualmente aparentes (principalmente crustáceos). Otros taxa son consumidos raramente, y los valores de α son bajos. Es importante considerar que éstos son formas translúcidas, como quetognatos y tunicados, o relativamente pequeñas, como veligers de gasterópodos y bivalvos.

Dentro del microzooplancton, la especie *Labidocera sp.* fue regularmente preferida, y se trata de un organismo densamente pigmentado y relativamente opaco. Otras formas aparentemente menos visibles, como *Sagitta sp.* y *Oikopleura sp.* fueron abundantes en los muestreos del plancton residente (a pesar de los fenómenos de la selectividad de la red) y sin embargo no fueron seleccionadas. Sin lugar a dudas, existe un número de formas planctónicas pequeñas que pasan a través de la red del plancton, aunque estuvieron ausentes de la dieta.

Dentro de los crustáceos del microzooplancton, varias formas translúcidas o poco pigmentadas, como *Calanus sp.* y *Acrocalanus sp.*, fueron abundantes en el plancton, pero estuvieron ausentes en la dieta. Con respecto al macrozooplancton, que se localiza dentro del intervalo de longitud de las presas preferidas por *E. purpurea*, existen ciertos tipos que no fueron consumidos, a pesar de estar bien

representados en los muestreos del plancton residente. Como ejemplo, pueden considerarse las hidromedusas, las larvas planctónicas de los poliquetos y las larvas de los peces. La virtual ausencia de estos organismos en la dieta, puede deberse a la habilidad de escape que tienen estos organismos, o bien a la decisión de los peces de no capturarlos. Sin embargo, este comportamiento, específicamente relacionado a las larvas de los peces, representa una ventaja de selección natural, dado que las mismas larvas de *E. purpurea* son las más abundantes en la columna de agua de la Bahía de Kaneohe. Tanto las larvas de esta especie, como los quetognatos (es decir, tipos morfológicos parecidos) parecen ser más móviles que otros organismos del zooplancton (Abrams, 1987) e ignorados, en términos de preferencias tróficas, en favor de otros grupos menos activos, aunque presentes en densidades menores.

En la literatura reciente, pueden citarse varios ejemplos en los que se enfatiza el rol de la detección visual de las presas para su selección trófica (Angelescu, 1982b; Johnson *et al.*, 1990). *E. purpurea* selecciona un conjunto más o menos constante de presas, a pesar de la variabilidad en las condiciones de iluminación presentes. Por lo tanto, es posible que esta especie utilice un conjunto de señales hidroacústicas, no visuales, para localizar, identificar y seleccionar a sus presas, bajo condiciones de iluminación deficiente. Govoni *et al.* (1986) sugirieron este tipo de comportamiento para la alimentación de *Leiostomus xanthurus* y *Micropogonias undulatus* durante la noche. De la misma manera, Ohman (1988) sugirió que la movilidad de los diferentes tipos de presas, incluyendo la aceleración y las diferencias interespecíficas en los movimientos de los apéndices, producen señales táctiles e hidrodinámicas importantes para los depredadores no visuales. En este sentido, Gill (1987) obtuvo en un pneumógrafo, los registros específicos de las impedancias producidas durante los desplazamientos de ciertos copépodos marinos. Asimismo, Kirk (1985) encontró diferencias entre los patrones de los flujos producidos por los movimientos natatorios de los copépodos y los cladóceros.

La relación de la penetración de la luz, expresada como el coeficiente de extinción k' (Idso y Gilbert, 1974; Parsons *et al.*, 1984) calculada a partir de los datos del disco de Secchi, en función de los meses del año, se presenta en la figura 29, tanto para el sector norte como para el sur, de la Bahía de Kaneohe. Se observa que existen diferencias importantes entre las dos localidades. Sin embargo, la dieta no presentó grandes variaciones espaciales, lo que indicaría que existen otros fenómenos, además de la penetración de la luz, que permiten la detección de las presas potenciales.

Variaciones de la dieta en términos de la biomasa ingerida

Para analizar el aporte de la biomasa de diversos componentes de la dieta, se establecieron varias relaciones entre el peso seco de las presas, y su longitud. Las ecuaciones resultantes, se presentan en la Tabla 35.

A partir de estas observaciones, es posible concluir que los organismos pertenecientes a las categorías de macrozooplancton medio y grande (es decir, aquellos organismos mayores a 1.6 mm de longitud), aportan la mayor cantidad de biomasa a la dieta de *E. purpurea*. Dentro de este grupo, destacan los

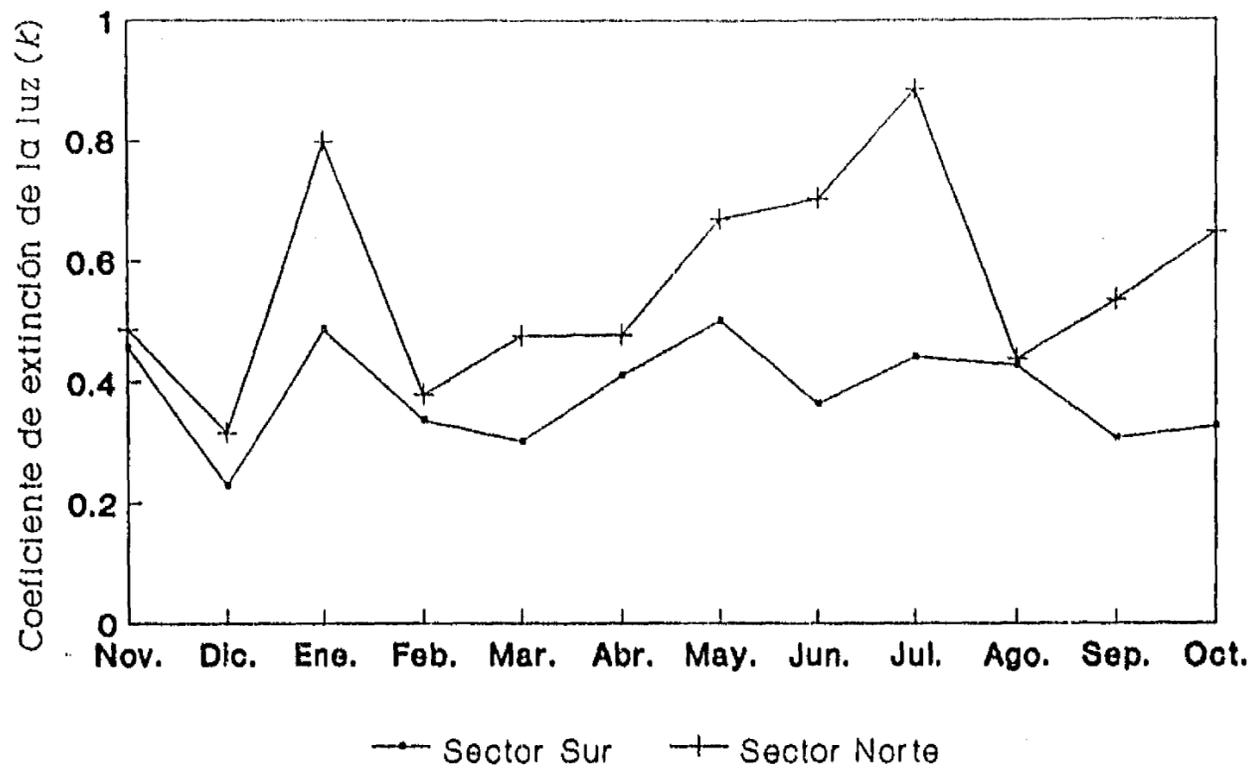


Figura 29. Transparencia de la columna de agua, expresada como los coeficientes de extinción de la luz (k'), en función del ciclo anual.

copépodos *Labidocera* sp., y las diversas especies de la clase Malacostraca. En peso, dichos ítemes, aportan en todos los casos, más del 85% a la dieta de la anchoveta hawaiana.

TABLA 35
RELACIONES PESO SECO VS. LONGITUD DE LAS PRESAS DE LA ANCHOVETA *E. purpurea*

Copéodos	a = 19.425	b = 2.590
Veliger de Bivalvos	a = 47.386	c = 3.663
<i>Sagitta inflata</i>	a = 0.025	c = 2.920
Ostrácodos	a = 12.913	c = 2.854
Veligers de Gasterópodos	a = 36.273	c = 3.571
Amphípodos	a = 50.050	c = 2.311
Carideos	a = 60.070	c = 2.731
<i>Crangon</i> sp.	a = 7.142	c = 3.210
<i>Leander</i> sp.	a = 28.670	c = 2.671
<i>Stenopus</i> sp.	a = 34.890	c = 3.072
<i>Lucifer chachei</i>	a = 1.543	c = 3.270
Zoetas	a = 4.249	c = 2.570
<i>Oikopleura longicauda</i>	a = 0.321	c = 2.810

a = Peso seco, g b = Longitud del prosoma, mm
c = Longitud total, mm

El peso del contenido estomacal presenta variaciones a lo largo de los meses de muestreo. En la figura 30 se presenta el peso seco del contenido estomacal, a lo largo del ciclo anual considerado en este trabajo.

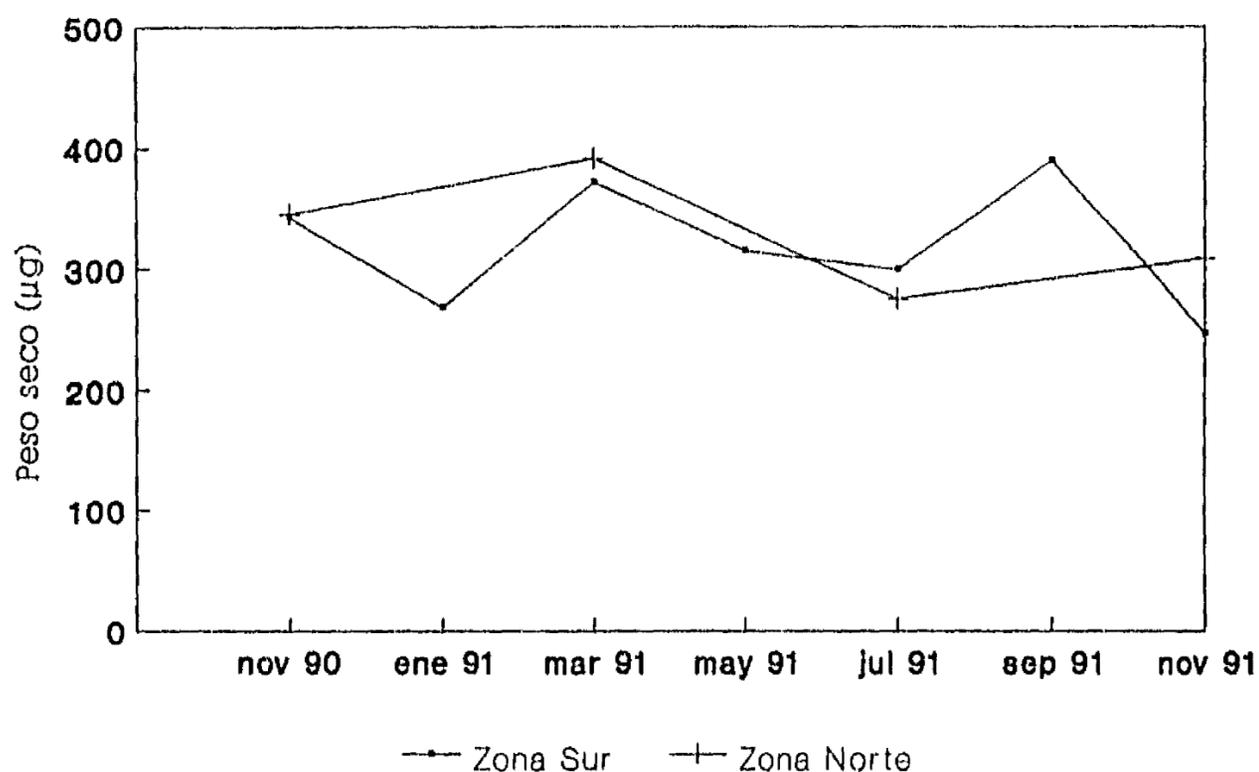


Figura 30. Peso seco del contenido estomacal de la anchoveta *E. purpurea*, a lo largo de un ciclo anual.

Con respecto a la sección sur de la Bahía de Kaneohe, se observan dos mínimos, en los meses de enero y julio. Este último, también se presenta en el comportamiento de los datos provenientes de la parte norte de la Bahía. Asimismo, los máximos se presentan en los meses de marzo, septiembre y noviembre, de los cuales, el de marzo se presenta, de igual manera, en el sector norte.

Es justamente en la primavera y a finales del verano, cuando la fecundidad de las hembras de *E. purpurea* es mayor (Clarke, 1987). Ésto representa requerimientos de energía mayores, que coinciden con los pulsos en los que cantidad del alimento ingerido es más grande.

En la figura 31, se presentan, de manera combinada, las concentraciones de clorofila *a* y del número de herbívoros por metro cúbico, así como la biomasa presente en los contenidos estomacales de *E. purpurea*. En la gráfica, es posible observar que el consumo de zooplancton, por parte de la anchoveta, es notable. De esta manera, se observa que los picos en las fluctuaciones de las concentraciones de clorofila *a* muestran una tendencia inversa a los pulsos presentados por los herbívoros, y éstos, a su vez, un comportamiento inverso a la biomasa consumida por los peces. Los crustáceos son abundantes después de los períodos de florecimiento de las diatomeas, y en el contenido estomacal, existe un pequeño desfase con respecto al número de herbívoros presentes.

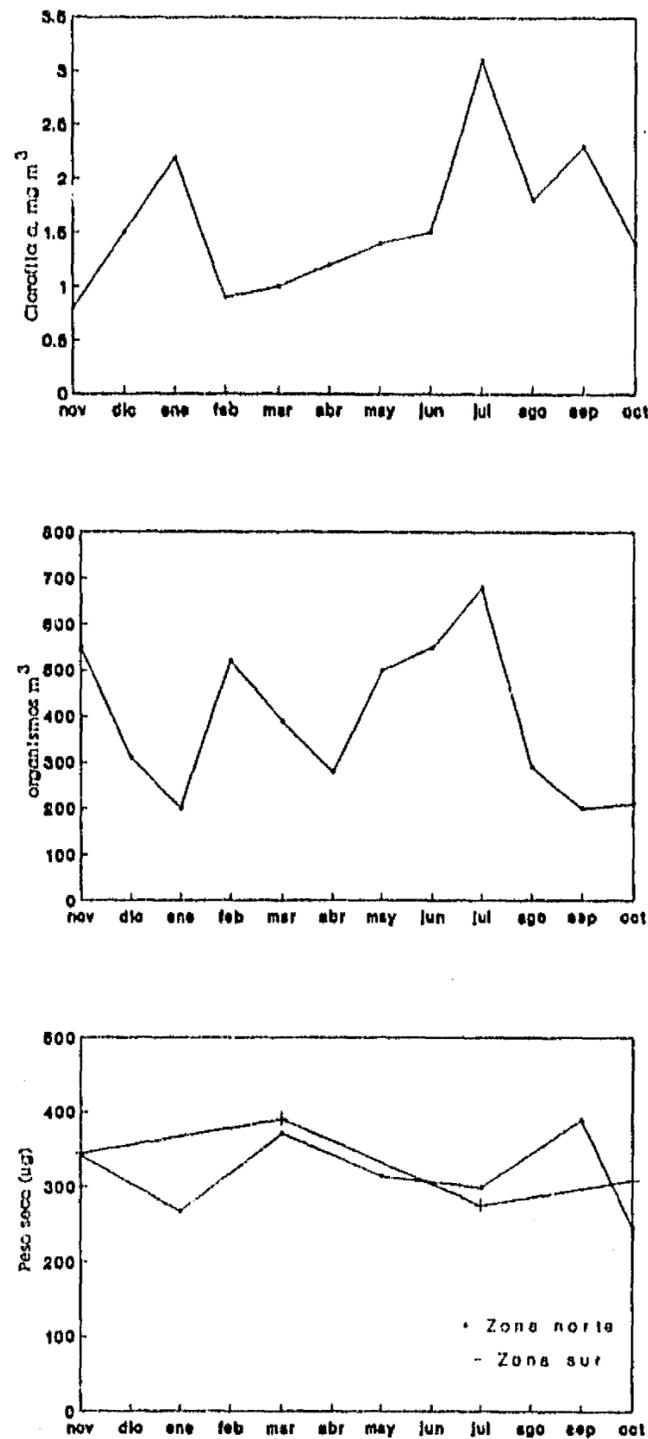


Figura 31. Concentraciones de clorofila a, herbívoros y peso del contenido estomacal.

Aporte de carbono a la dieta

Con base en los números y las distribuciones de longitudes de cada tipo alimentario presente en el contenido estomacal de *E. purpurea*, se calcularon los contenidos de carbono de las presas, estimados a partir de las relaciones encontradas por James (1987) y Gallardo-Cabello *et al.* (1991; Tabla 36).

TABLA 36
 NÚMERO DE PRESAS PRESENTES EN EL CONTENIDO ESTOMACAL,
 Y EL APORTE DE CARBONO A LA DIETA DE *E. purpurea*

Número promedio de presas en el estómago	Aporte de carbono ($\mu\text{g dfa}^{-1}$)			
	Zona sur	Zona norte	Zona sur	Zona norte
<i>Sagitta enflata</i>	6.44	4.04	18.5	11.6
<i>Acrocalanus</i> sp	3.86	5.71	187.3	277.1
<i>Labidocera</i> sp	7.05	5.25	342.1	254.8
<i>Pontellina</i> sp	1.90	4.36	92.2	211.5
<i>Acartia</i> sp	3.37	4.06	163.5	197.0
Harpacticoid A	2.90	2.08	140.7	100.9
<i>Oithona</i> sp	3.23	0.59	156.8	28.6
<i>Cypridina</i> s	3.22	5.53	32.6	56.0
Ostrácodos	2.24	5.27	22.7	53.3
Cladóceros	3.56	5.72	88.6	142.4
Mysidos	2.35	5.59	58.5	139.2
Amphípodos - <i>Hyperia</i> sp	2.87	5.41	73.4	138.4
Stomatopoda	2.45	4.66	77.8	119.2
Caridea	3.04	5.44	63.9	114.4
<i>Crangon</i> sp	2.50	2.48	190.6	189.0
<i>Leander</i> sp	3.03	1.22	355.3	216.3
<i>Stenopus</i> sp	2.95	4.63	146.3	229.6
Sergestidae	1.10	0.83	23.1	17.5
<i>Lucifer chachei</i>	2.88	3.38	277.1	325.2
Zoea A	4.79	4.65	23.9	23.2
Zoea B	4.26	5.29	21.3	26.4
Zoea C	3.37	4.89	16.8	24.4
Zoea D	4.18	6.07	20.9	30.3
Zoea E	3.19	4.56	15.9	22.8
Megalopa	2.31	5.35	11.5	26.7
<i>Cypris</i> sp	5.94	5.68	11.9	11.4
Gasterópodo (Veliger)	4.12	5.73	2.7	3.7
Bivalvo (Veliger)	3.24	4.60	2.6	3.6
<i>Oikopleura longicauda</i>	4.78	4.74	2.2	2.1
Larvas de peces	2.27	0.39	190.7	32.8
Larvas de <i>E. purpurea</i>	3.12	0.75	262.1	63.0
Huevos de <i>E. purpurea</i>	2.52	1.00	60.5	24.0
Huevos no identificados	3.26	1.63	78.2	39.1

Si bien existen diferencias en la composición de la dieta entre las dos áreas analizadas, tanto en lo referente a los porcentajes numéricos de las presas presentes, como a la preferencia por diversos tipos de presas, el aporte total de carbono a la dieta de *E. purpurea* es similar, en ambos sectores, siendo de $3232.2 \mu\text{g C día}^{-1}$ en el sur, y $3155.5 \mu\text{g C día}^{-1}$ en el norte.

Tasas de alimentación y de evacuación gástrica

Las estimaciones cuantitativas de las tasas de alimentación y de evacuación gástrica, no pueden considerarse sin una estimación independiente de alguna de ellas.

Sin embargo, es posible derivar estimaciones *quasi*-independientes de las tasas de evacuación gástrica, tomando en cuenta ciertas hipótesis plausibles. Dichas estimaciones permiten, con más supuestos, obtener datos sobre las tasas de alimentación y de la ración diaria.

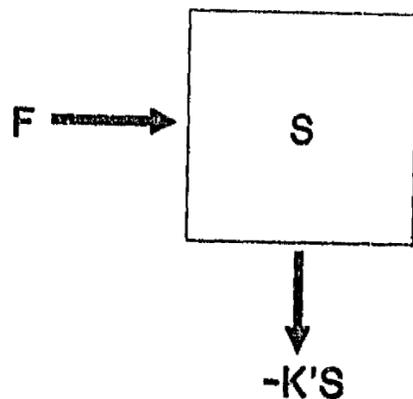
Para un período en el que la tasa de alimentación es de cero, los cambios en la repleción gástrica serán debidos solamente a la evacuación gástrica. Si las condiciones ambientales permanecen esencialmente constantes durante ese período, la tasa de evacuación gástrica puede asumirse como proporcional a la cantidad de alimento en el estómago (Kjelson y Johnson, 1976; Eggers, 1977). Así, el cambio en la repleción gástrica, estaría descrito por:

$$\frac{dS}{dt} = -KS$$

donde S es la cantidad de alimento en el estómago, expresada como porcentaje del peso del pez, y K, la tasa de evacuación gástrica. Los valores de K pueden ser calculados utilizando la forma integral de la ecuación anterior,

$$S_t = S_0 e^{-Kt}$$

en donde S_0 y S_t corresponden al grado de llenado estomacal como porcentaje del peso corporal del pez, al comienzo y término del período t, en horas; K es la tasa instantánea de evacuación gástrica, por hora. Para la resolución de esta ecuación, es recomendable utilizar las medianas de los valores de S, para el intervalo de tiempo considerado. Otras formas de ajuste de los datos, como el procedimiento de los "mínimos cuadrados" requieren que se cumplan cierto número de supuestos estadísticos cuestionables.



Como una primera aproximación, no es "descabellado" suponer que las tasas de alimentación son constantes durante los períodos en los que se incrementan los índices de repleción gástrica. Así, en la figura 32, se muestran de manera esquemática, los cambios en el llenado estomacal.

Matemáticamente, estas relaciones pueden escribirse como:

$$\frac{dS}{dt} = F - K'S$$

Figura 32. Representación diagramática de los cambios en el contenido estomacal.
F = tasa de alimentación; S = llenado estomacal; -K = tasa de evacuación gástrica.

donde K' es la tasa instantánea de evacuación gástrica, durante el período de la alimentación, y F es la tasa de alimentación expresada como porcentaje del peso corporal, por unidad de tiempo.

Rearreglando la ecuación anterior, es posible obtener una ecuación para F , en términos de K' :

$$\frac{dS}{dt} + K'S = F$$

cuya forma integral es:

$$F = \frac{K' (S'_t - S'_0 e^{-K't'})}{1 - e^{-K't'}}$$

donde t' = duración del período de alimentación, en horas.

S'_0 = mediana de la repleción gástrica, al comenzar el experimento.

S'_t = Mediana de la repleción gástrica, al término del período de la alimentación.

El resultado, F , es la tasa de alimentación expresada como porcentaje del peso corporal, por hora. De esta manera, multiplicando F por el número de horas de que consta el período de la alimentación, es posible obtener R_t' , que representa la ración diaria, como porcentaje del peso corporal del pez, por día.

Se realizaron dos experimentos *in situ* para obtener las tasas de evacuación gástrica (K) y las tasas de alimentación, en dos épocas del año. El primer experimento, se realizó en agosto de 1991, mientras

que el segundo, en febrero de 1992. Dado que las condiciones de iluminación debidas a las fases lunares afectan las preferencias alimentarias, para ambas condiciones experimentales se escogieron noches sin luna.

Existieron diferencias en las temperaturas, a lo largo de un ciclo diario, en las dos fechas. En las figuras 33 y 34, se presentan las gráficas de la temperatura superficial del agua, para las dos épocas consideradas.

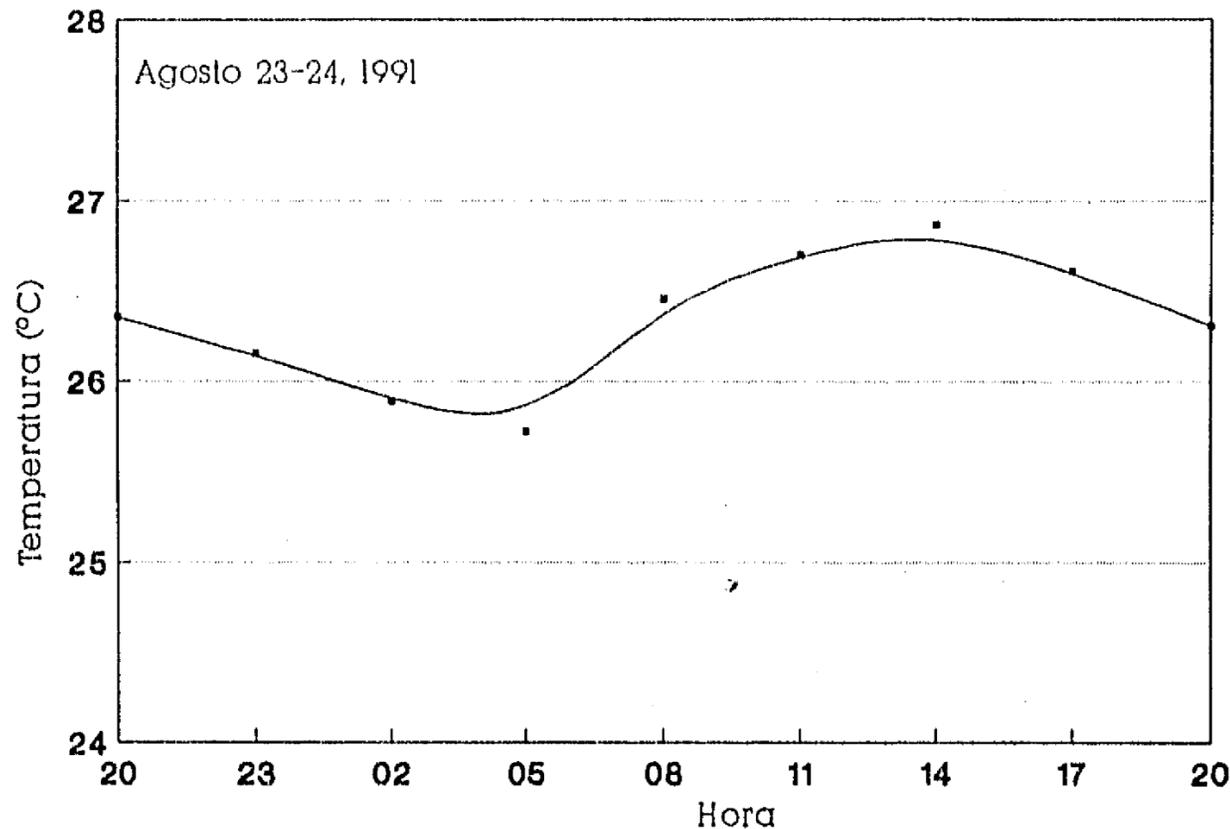


Figura 33. Temperatura superficial, en grados centígrados, durante un ciclo diario entre el 23 y el 24 de agosto de 1991.

Los índices de repleción gástrica, se obtuvieron tanto de manera empírica, como a través de los cocientes del peso seco del contenido estomacal, en relación al peso seco del pez y expresados como porcentajes. Para cada período experimental, se examinaron diez individuos, de los que se registraron, además de las características mencionadas, la longitud estándar, y el grado de digestión del contenido estomacal, siguiendo los criterios de Carranza (1969).

El contenido estomacal fue examinado casualmente. Se registró la longitud del prosoma de los copépodos y la longitud total de las presas intactas. Las presas fueron identificadas a nivel general, aunque no se determinó seriamente la composición específica de la dieta. Tanto los contenidos estomacales como los organismos, fueron secados a 60 °C durante 24 horas, y posteriormente enfriados en una cámara de vacío parcial, antes de ser pesados en una microbalanza, con un grado de precisión de 0.01 mg.

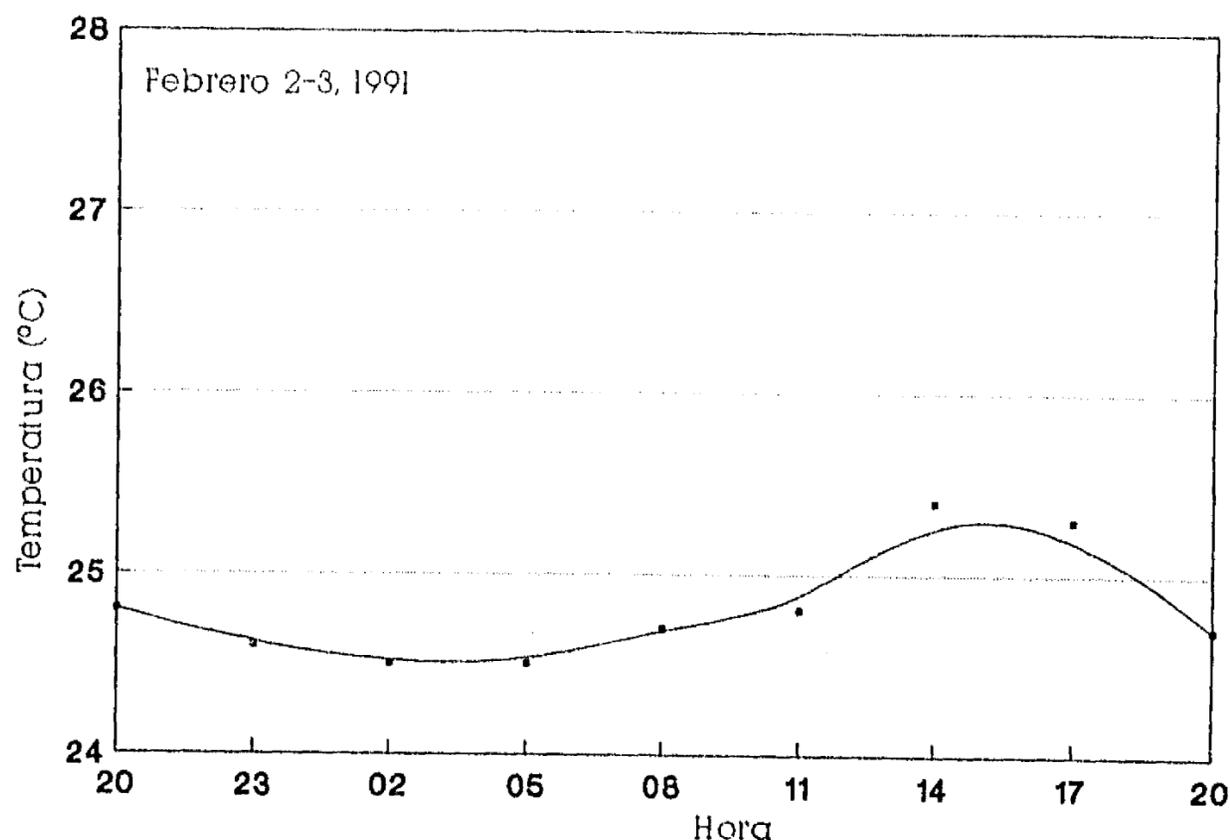


Figura 34. Temperatura superficial, en grados centígrados, durante un ciclo diario entre el 2 y el 3 de febrero de 1992.

Los resultados obtenidos a partir del índice de repleción gástrica utilizado, muestran una distribución asimétrica de los datos, para cada período considerado. De esta manera, los análisis que a continuación se presentan, están basados en las medianas de las distribuciones, considerando a este estadístico como mejor representante de la tendencia de los datos (Salgado-Ugarte, 1992).

En las figuras 35 y 36, se presentan los diagramas de caja de los porcentajes de llenado de los estómagos, en función del tiempo, para los períodos de agosto y de febrero, respectivamente.

Si bien la variabilidad de los datos es alta, se observa que la repleción gástrica presenta una tendencia importante a disminuir. En el modelo planteado en este trabajo, el supuesto es que este comportamiento es producido principalmente por la evacuación gástrica.

En los períodos experimentales considerados (agosto y febrero), no existen diferencias significativas entre las medianas de los valores de la repleción gástrica entre los grupos experimentales 1 y 2 ($P < 0.05$). Es decir, existe la misma tasa de alimentación a las 20:00 y a las 24:00 horas. Sin embargo, el llenado estomacal presenta valores significativamente más bajos a partir de las 04:00 horas. Este fenómeno puede atribuirse al saciado que presentan los organismos, después de un tiempo largo de alimentación.

En todos los casos, el grado de digestión del contenido estomacal, al comienzo de los diferentes períodos experimentales fue muy bajo, encontrándose valores de 1.

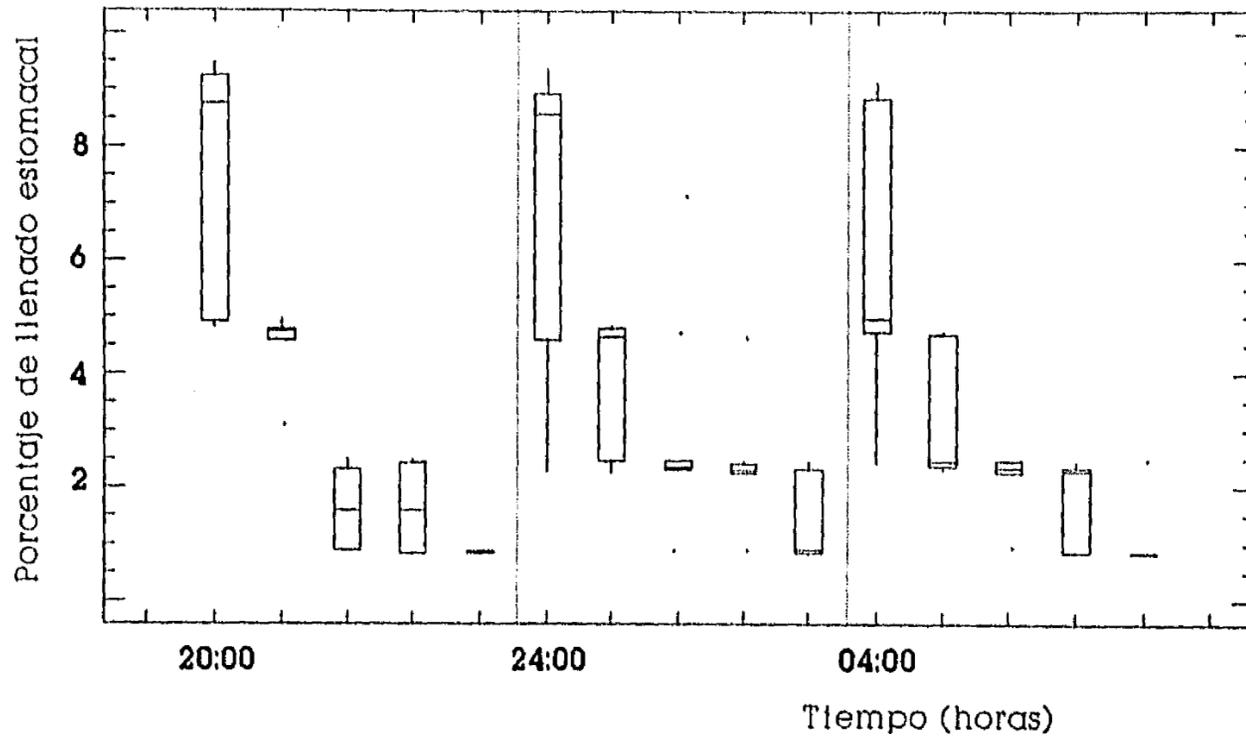


Figura 35. Diagramas de caja en paralelo de los porcentajes de repleción gástrica de *E. purpurea*, durante el mes de agosto.

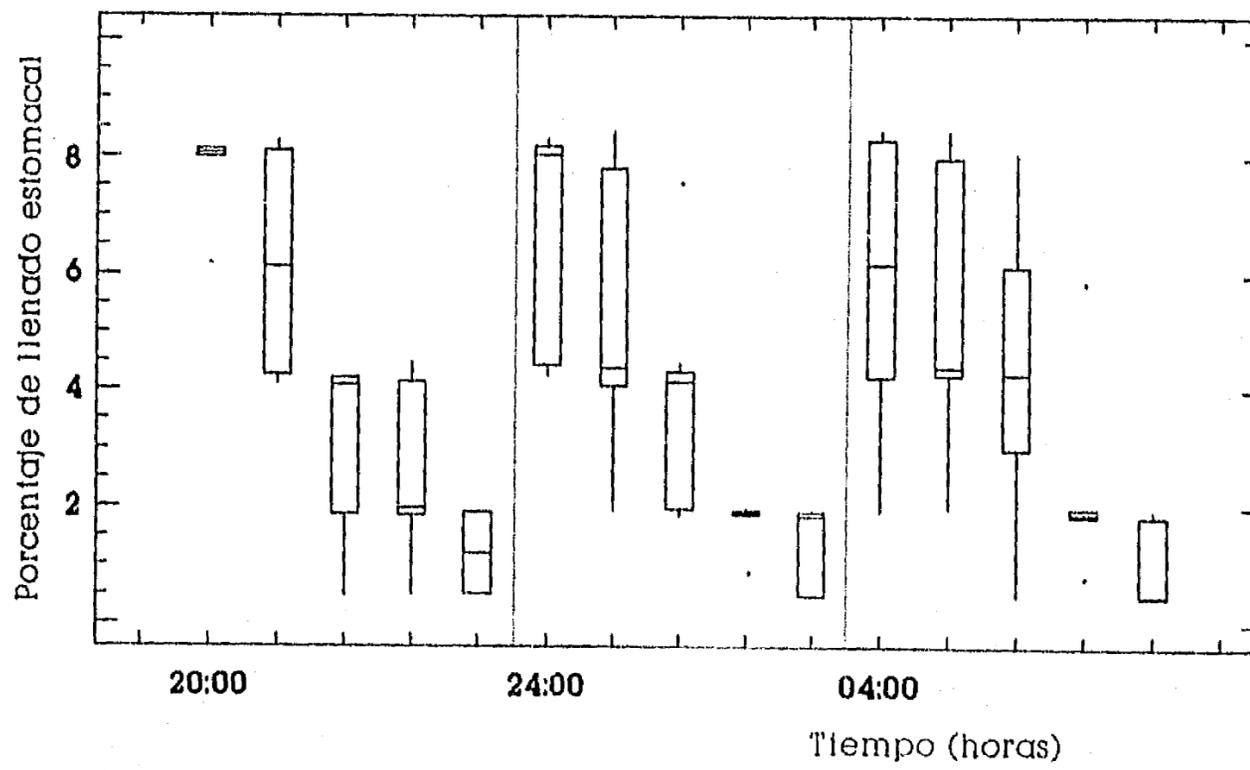


Figura 36. Diagramas de caja en paralelo de los porcentajes de repleción gástrica de *E. purpurea*, durante el mes de febrero.

Es a partir de la tercera hora, cuando se comenzaron a presentar estómagos con valores de 4, en la escala del índice de repleción empírico (equivalente a vacío). De esta manera, en el cálculo de las tasas de evacuación gástrica, se consideraron los datos provenientes de las primeras tres horas de cada experimento.

En la Tabla 37, se presentan varias estimaciones de las tasas instantáneas de evacuación gástrica (K), las tasas de alimentación (F), expresadas como porcentajes del peso corporal, por hora, y las raciones diarias, expresadas como porcentajes del peso corporal, por día, en función de la época del año, y del período experimental.

TABLA 37
ESTIMACIONES DE LAS TASAS INSTANTÁNEAS DE EVACUACIÓN GÁSTRICA (K), LAS TASAS DE ALIMENTACIÓN (F), EXPRESADAS COMO PORCENTAJES DEL PESO CORPORAL, POR HORA, Y LAS RACIONES DIARIAS, EXPRESADAS COMO PORCENTAJES DEL PESO CORPORAL, POR DÍA, DE LA ANCHOVETA HAWAIANA, *E. purpurea*, EN LOS MESES DE AGOSTO Y FEBRERO

Agosto	20:00 a 24:00	24:00 a 04:00	04:00 a 08:00
K (h^{-1})	-0.853	-0.644	-0.354
F (% h^{-1})	1.147	1.194	0.580
R (% $4 h^{-1}$)	4.589	4.774	2.321
R (% $día^{-1}$)		11.686	
Febrero			
K (h^{-1})	-0.339	-0.331	-0.183
F (% h^{-1})	0.920	0.904	0.462
R (% $4 h^{-1}$)	3.681	3.616	1.847
R (% $día^{-1}$)		9.145	

Es importante notar que existen diferencias en los valores obtenidos para las dos épocas del año. Las tasas de alimentación y de evacuación gástrica son más grandes en el mes del verano, en el que la temperatura y el metabolismo son mayores. Como se ha mencionado con anterioridad, el verano corresponde a la época en la que la fecundidad de *E. purpurea* alcanza sus máximos valores (Clarke, 1987), lo que representa requerimientos de energía mayores, que coinciden con el pulso en que la tasa a la que se consume el alimento es más grande.

Existen algunos trabajos que permiten la comparación de los resultados obtenidos, con las estimaciones de las tasas alimentarias de otras especies. De esta manera, Burbidge (1974) estimó, en *Alosa aestivalis* (alimentándose de zooplancton), que la ración diaria de los individuos jóvenes con un ritmo acelerado en el crecimiento, es del orden del 18% de su peso corporal. De la misma manera, Parsons y LeBrasseur (1970), reportan resultados similares para *Oncorhynchus gorbuscha*.

Por otra parte, a partir de los datos presentados por Kjelson y Johnson (1976), es posible estimar la ración diaria para las postlarvas de *Lagodon rhomboides* y *Leiostomus xanthurus*, depredando sobre el zooplancton. Dichas estimaciones son del orden del 9.5% y 8.5% del peso corporal fresco, respectivamente. La ración diaria de la sardina de California, *Sardinops caerulea*, es, probablemente, del orden del 3% al 4%, en términos de calorías (Lasker, 1970).

Para peces mesopelágicos, Clarke (1978) reporta raciones diarias comprendidas entre los porcentajes del peso corporal de 1.9% a 7.3%. Los valores más grandes, y que son más parecidos a los de *E. purpurea*, corresponden a peces que presentan migraciones nictemerales amplias. Así, Childress y Nygaard (1973), encontraron que la composición química de los peces pelágicos y mesopelágicos con migraciones nictemerales, es muy parecida.

Hábitos alimentarios de E. purpurea

El estudio de la morfología y desarrollo de los órganos de los sentidos en los peces es importante, pues constituye uno de los sistemas que puede alcanzar un alto grado de desarrollo y diversidad en relación al comportamiento alimentario de las especies (Angelescu, 1982a). La evolución de dichos órganos está dirigida hacia la mejor utilización de los recursos, a la repartición del hábitat y a la ocupación de los distintos nichos ecológicos.

La importancia de la recepción olfatoria, gustativa y visual en los hábitos alimentarios de los peces, ha sido estudiada por diversos autores (Matsui, 1942; Da Franca, 1952; Maurin, 1952; Geiger, 1954; Grassé, 1958; Pavlov, 1959, 1962; Malyukina y Yurkevich, 1967; Devitsyna, 1972; Gallardo-Cabello, 1979; entre otros).

Teichmann (1954) estableció un índice ecológico, basado en diferentes características del cerebro y de los órganos de los sentidos. De esta manera, es posible separar a los peces en tres grupos:

1. Especies en las cuales la visión y el olfato se presentan bien desarrollados, como ocurre en los peces que no son depredadores y forman cardúmenes. Éste es el caso de los géneros *Gobio* y *Phoxinus*.
2. Especies cuya visión está mejor desarrollada que el olfato, siendo depredadores diurnos microsomáticos. Ejemplos son los géneros *Esox* y *Gasterosteus*.
3. Especies en las que el olfato se encuentra más desarrollado que la visión siendo depredadores macrosomáticos, como es el caso de los géneros *Anguilla*, *Gadus*, *Eleginus* y *Lota*.

La organización general del sistema nervioso de *Encrasicholina purpurea*, de acuerdo con el esquema propuesto por Lagler *et al.* (1962), es la siguiente:

Partes embrionarias:	Partes del encéfalo
Telencéfalo	1. Cerebro anterior (hemisferios cerebrales)
Prosencéfalo	Diencéfalo Epífisis
Mesencéfalo	Mesencéfalo 2. Cerebro medio (lóbulos ópticos)
Metencéfalo	3. Cerebelo
Romboencéfalo	4. Médula oblonga
Mielencéfalo	5. Médula espinal
Pares craneales:	I Olfatorios
	II Opticos

Desarrollo del telencéfalo

El telencéfalo está asociado principalmente a la recepción, elaboración y conducción de los impulsos olfatorios. El nervio olfatorio, o nervio craneal I, conduce los impulsos nerviosos de la placa olfatoria, o roseta, al telencéfalo. El par craneal O acompaña a los nervios olfatorios, pero su función es principalmente vasomotora.

El telencéfalo está formado, en su parte anterior, por los bulbos olfatorios, que se prolongan formando los lóbulos olfatorios en su parte posterior (Healey, 1957; Lagler *et al.*, 1962). Los peces que dependen del olfato para la alimentación, presentan los lóbulos olfatorios más amplios y pronunciados.

En la anchoveta *E. purpurea*, los lóbulos olfatorios se encuentran relativamente bien desarrollados, y ocupan una parte importante del cerebro. Para el análisis del desarrollo de los varios centros nerviosos, se obtuvieron las longitudes de éstos, de 160 ejemplares comprendidos entre las longitudes estándar de 4.0 a 50 mm. En la figura 37, se presenta la gráfica de los resultados obtenidos, así como la curva potencial que expresa dicha relación.

La ecuación obtenida es:

$$Y = 0.11615 X^{0.62721}$$

Desarrollo del mesencéfalo

El mesencéfalo, o cerebro medio, está constituido por el *tectum* óptico dorsal y el *tegmentum* ventral. El *tectum* está dividido en dos lóbulos ópticos (*corpora bigemina*) por el surco longitudinal. Las estructuras anatómicas presentes en esta sección del cerebro, indican que el *tectum* no sólo está relacionado con la visión, sino que constituye un importante centro de correlación de los impulsos sensoriales (Healey, 1957; Lagler *et al.*, 1962).

En la figura 38, se presenta la gráfica de los resultados obtenidos, así como el ajuste del modelo potencial que expresa dicha relación.

La ecuación resultante es:

$$Y = 0.138846 X^{0.66298}$$

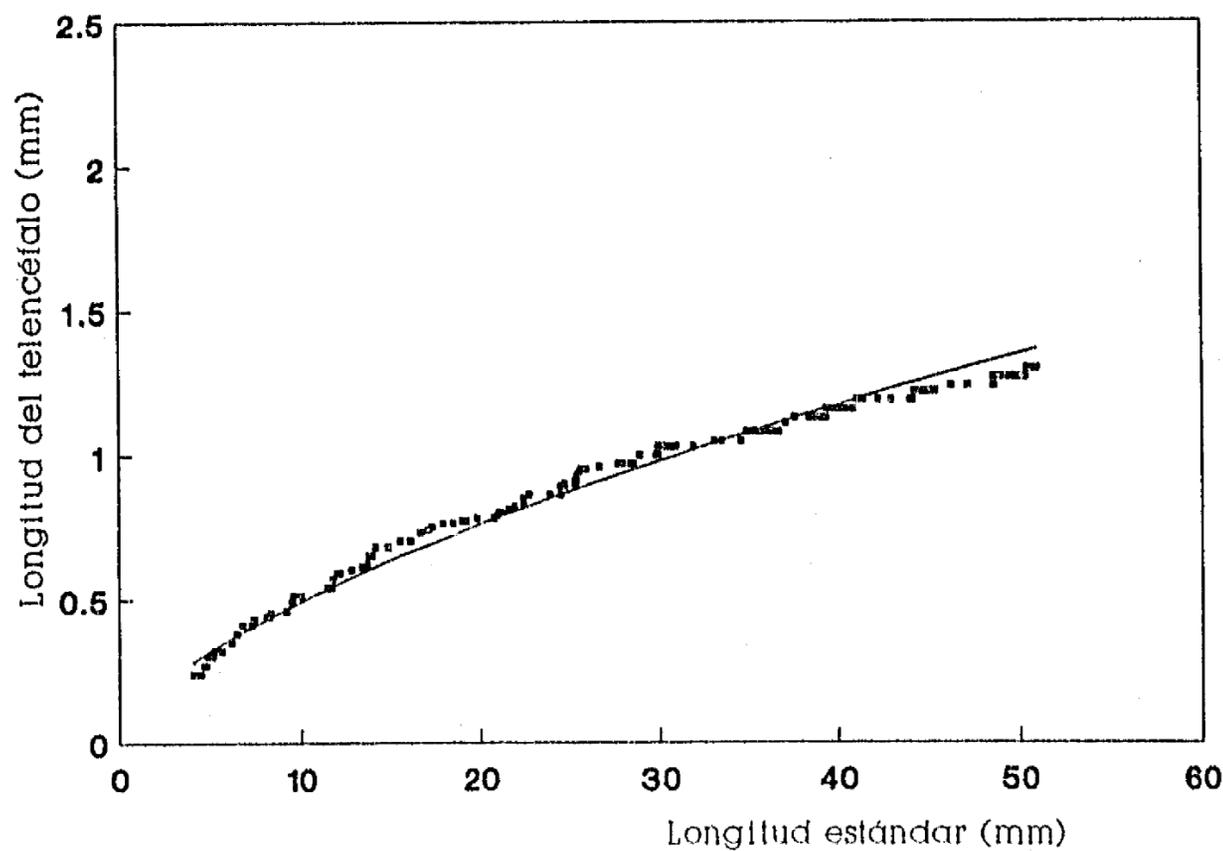


Figura 37. Longitud del telencéfalo (mm) en función de la longitud estándar de *E. purpurea*.

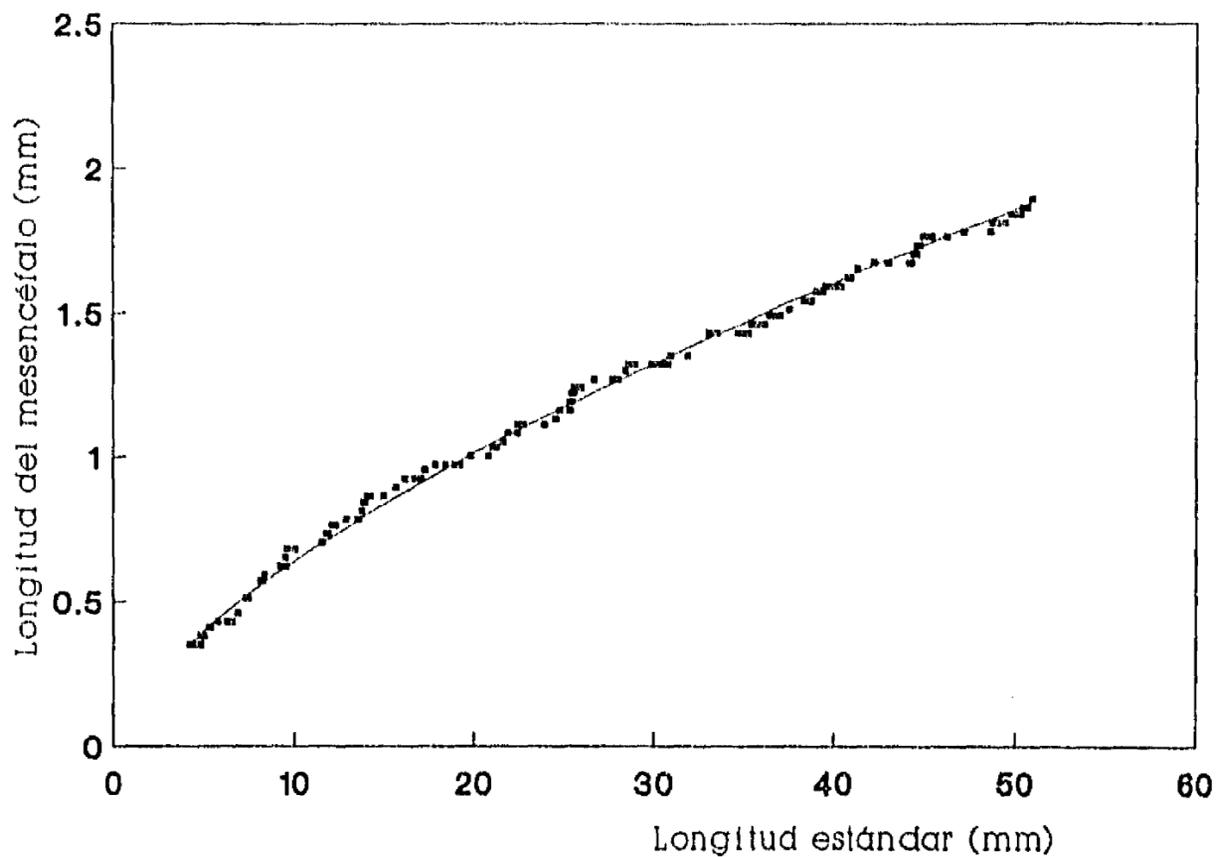


Figura 38. Longitud del mesencéfalo (mm) en función de la longitud estándar de *E. purpurea*.

Se observa que el exponente de esta relación es el que tiene el valor más grande, en comparación al crecimiento de las otras parte del cerebro consideradas.

Desarrollo de las lentes oculares

Se obtuvieron las medidas de los diámetros de las lentes oculares de *E. purpurea*, con el fin analizar su crecimiento, en función al del pez. En la figura 39, se presenta la gráfica de los resultados obtenidos, en la que se observa un punto de inflexión, cuando los organismos alcanzan los 25 mm de longitud. Como se ha mencionado anteriormente, esta etapa corresponde a un cambio importante en la alimentación. A partir de este período, la alimentación es más diversa. A continuación se presentan las curvas potenciales de dicha relación.

$$Y = 0.03866 X^{0.97739}$$

Que corresponde a los organismos de menos de 25 mm de longitud, y

$$Y = 0.001745 X^{1.94789}$$

para aquellos peces mayores a los 25 mm de longitud.

Se observa que, en el primer caso, el coeficiente alométrico tiene valores cercanos a la isometría ($b = 1, P < 0.05$). En lo referente a la segunda parte de la curva, el valor del exponente muestra un crecimiento alométrico positivo, indicando que el diámetro ocular crece a lo largo de todo el ciclo de vida del pez. En relación a la alimentación, en este trabajo se ha notado previamente que conforme los organismos envejecen, el porcentaje de las presas menos pigmentadas es más importante. Este hecho, conjuntamente a las observaciones sobre el crecimiento del mesencéfalo y del diámetro ocular, permiten concluir que la detección visual juega un papel importante en la alimentación de *E. purpurea*.

Recepción olfatoria y visual

Con el objeto de comparar la importancia de la recepción olfatoria, en relación a la recepción visual en los hábitos alimentarios de *E. purpurea*, se calculó el coeficiente de Teichmann (1954), que está expresado como el cociente de la longitud del telencéfalo, entre la longitud del mesencéfalo. En la Tabla 37, se presentan los valores obtenidos, agrupados por grupos de edad.

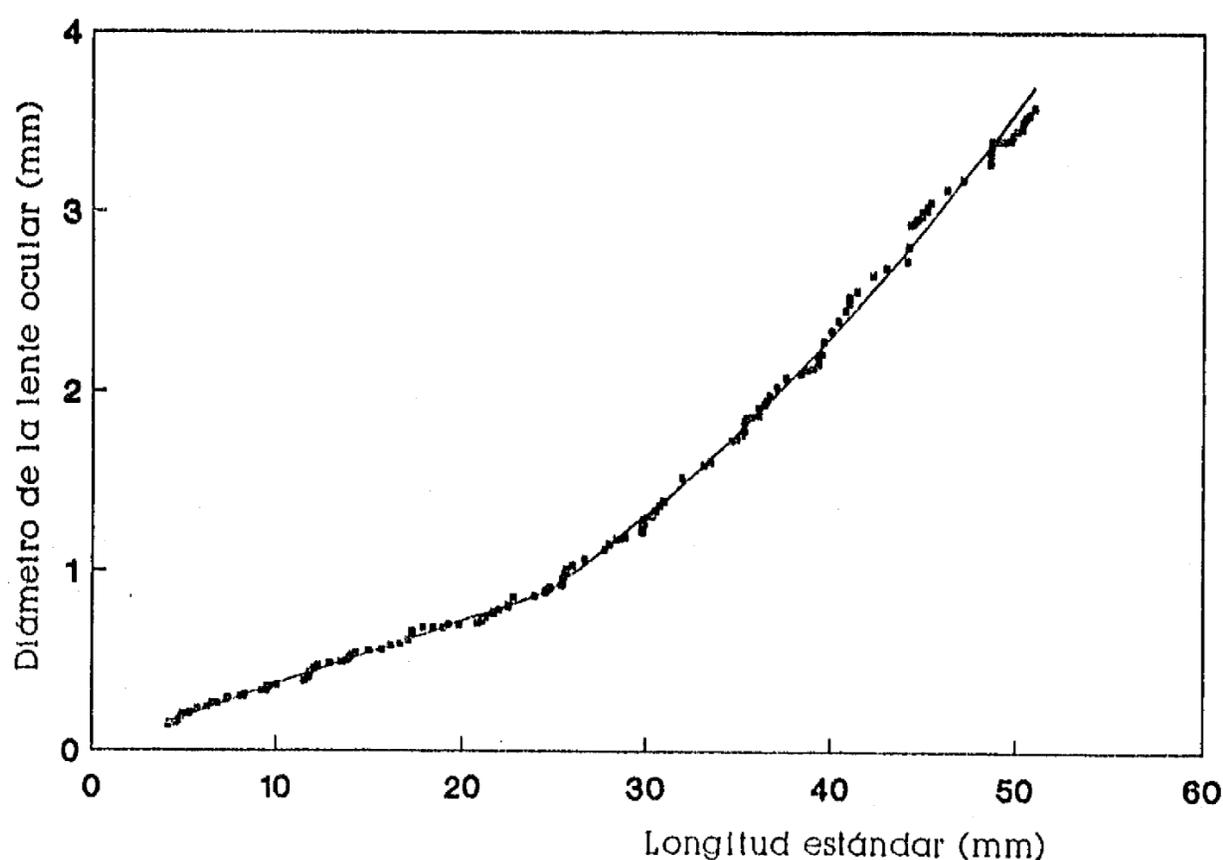


Figura 39. Diámetro de las lentes oculares (mm) en función de la longitud estándar (mm) de *E. purpurea*.

TABLA 37
VALORES DEL ÍNDICE DE TEICHMANN (1954), PARA
CADA GRUPO DE EDAD DE LA ANCHOVETA *E. purpurea*

Grupo de edad	Índice de Teichmann
0	0.771
1	0.769
2	0.755
3	0.732
4	0.723
5	0.703
6	0.701
7	0.697

A partir de estos resultados, es posible concluir que la recepción visual muestra una mayor importancia en relación al olfato, a lo largo de todo el ciclo de vida de *E. purpurea*

Desarrollo del metencéfalo

El metencéfalo, o cerebelo, se desarrolla a partir de un ensanchamiento de la medula dorsal en el cuarto ventricular del cerebro. Sus funciones principales son el mantenimiento del equilibrio y del tono muscular, así como la orientación espacial.

En la figura 40, se presenta la gráfica de los resultados obtenidos, así como la curva de la relación potencial.

La ecuación es:

$$Y = 0.373642 X^{0.449830}$$

Diversos autores han establecido la existencia de una estrecha relación entre el desarrollo del cerebelo y la actividad motora del pez (Edinger, 1908; Franz, 1911; 1912; 1920; Tilney, 1923; Gallardo-Cabello, 1979). El gran tamaño del metencéfalo en el cerebro de *E. purpurea*, indica de la actividad motora de esta especie es muy grande e indispensable para perseguir y atrapar a sus presas con gran velocidad, y como respuesta para escapar ante los ataques de sus depredadores.

Desarrollo de las aletas pectorales

En *E. purpurea*, las aletas pectorales aparecen después del tercer día de vida, por lo que los resultados que a continuación se presentan, consideran a los organismos mayores a 6.0 mm de longitud notocordal.

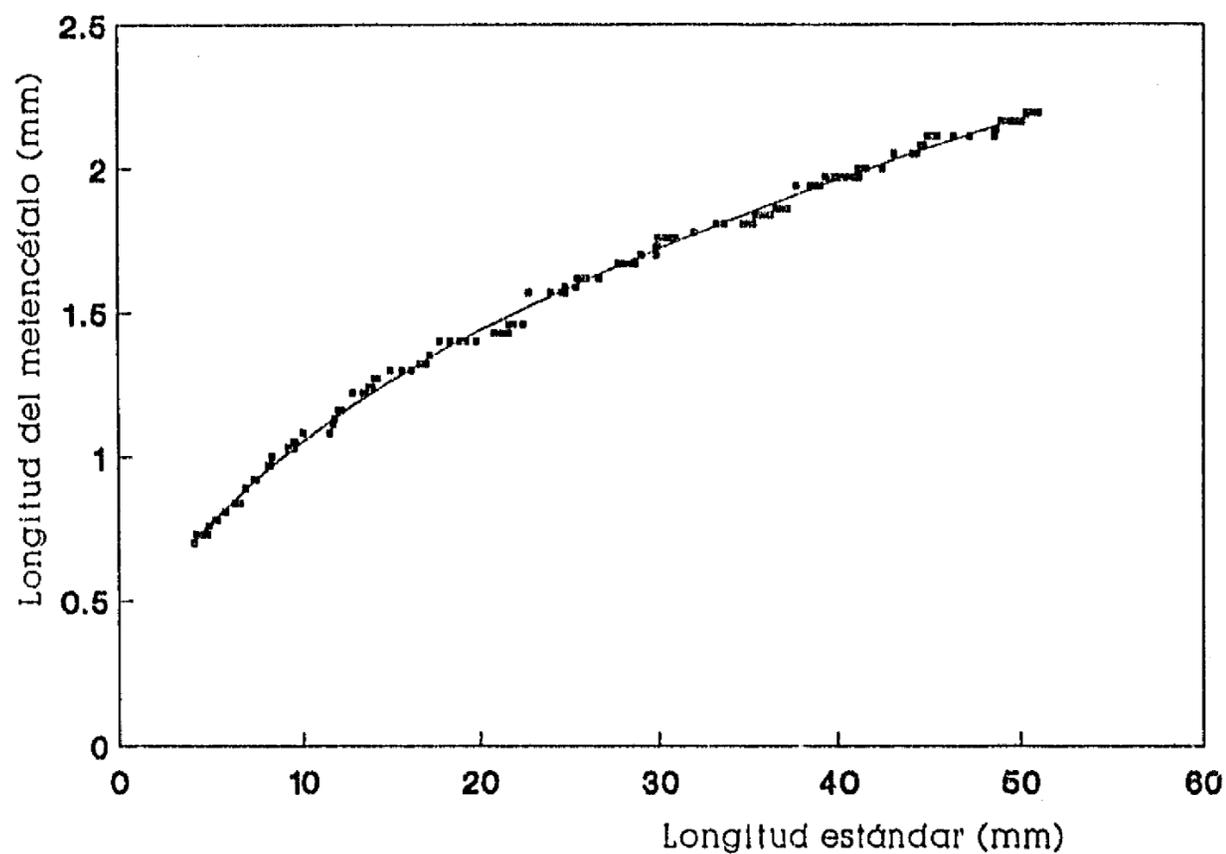


Figura 40. Longitud del metencéfalo (mm) en función de la longitud estándar (mm) de *E. purpurea*.

En la figura 41, se presenta la gráfica de los resultados obtenidos. Es importante notar que el desarrollo de estas estructuras, presenta dos importantes puntos de inflexión, uno cuando las larvas alcanzan los 24 mm de longitud estándar, aproximadamente, y otro cuando la longitud es de unos 31 mm. De esta manera, a continuación se presentan las ecuaciones de tres rectas, que representan el crecimiento diferencial de las aletas, con respecto a la longitud del pez. Así, para las longitudes comprendidas entre los 6+ mm y los 25 mm, la relación está expresada como:

$$Y = -0.102822 + 0.049123 X$$

Considerando el intervalo comprendido entre los 24+ mm y los 31 mm de longitud estándar, la ecuación resultante es:

$$Y = -1.54757 + 0.114632 X$$

Por último, de los 31 + mm de longitud estándar en adelante, la relación entre la longitud de las aletas pectorales y la longitud del organismo es:

$$Y = 0.142438 + 0.071087 X$$

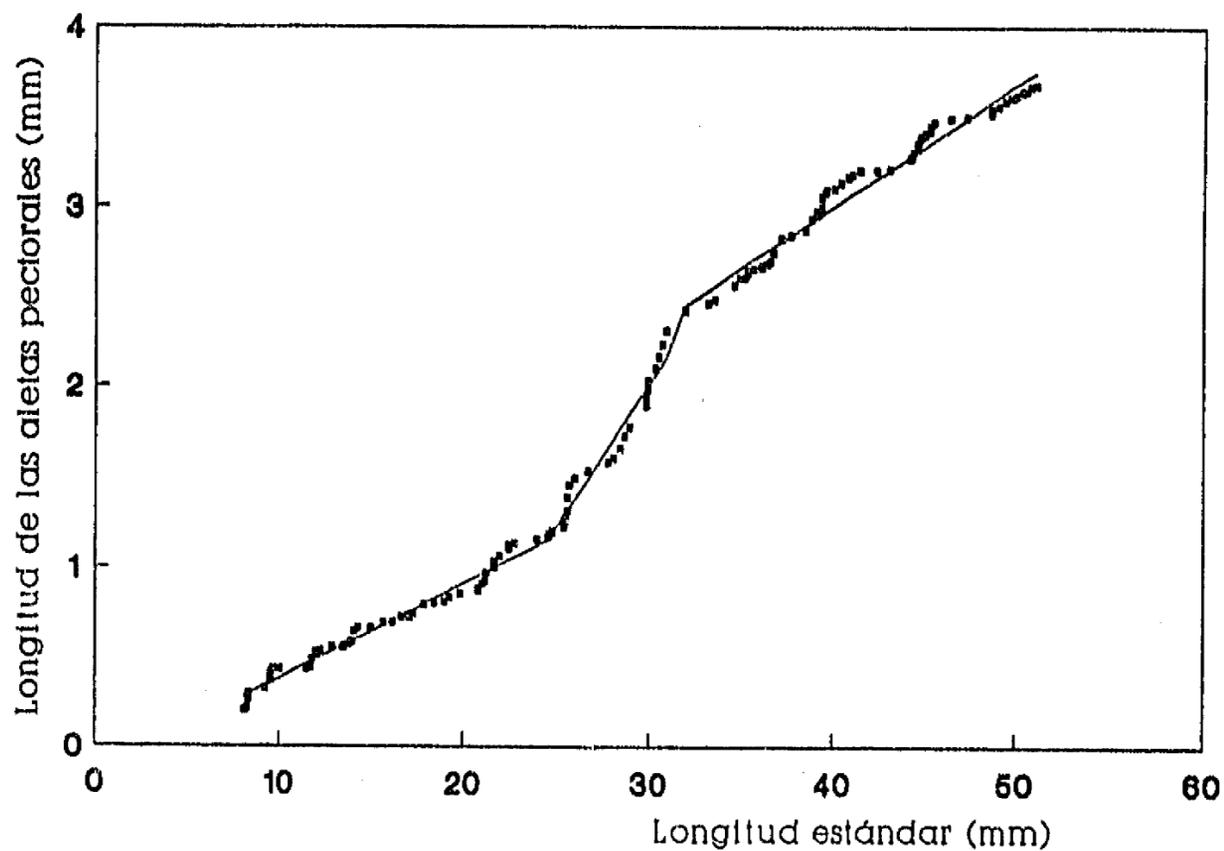


Figura 41. Longitud de las aletas pectorales (mm) en función de la longitud estándar (mm) de *E. purpurea*.

El desarrollo de estas estructuras, está relacionado con la movilidad de los organismos. Es importante notar que a partir de los 25 mm de longitud, el crecimiento de las aletas es proporcionalmente mayor, comparado con las etapas anteriores del ciclo de vida. Resulta interesante observar que a partir de la longitud señalada, existen cambios importantes en la alimentación de esta especie, como se ha discutido anteriormente. Dichos cambios se reflejan en una dieta compuesta por organismos más móviles, que requieren de velocidades de ataque mayores, para ser consumidos.

Desarrollo de la boca

La boca se encuentra en posición inferior y tiene una abertura amplia en el sentido vertical y posterior, sobre el plano sagital del cuerpo. El tipo de boca de *E. purpurea* se clasifica como no extensible para el ataque a las presas. El maxilar y el premaxilar están provistos de pequeños dientes dispuestos en una sola hilera y son equidistantes. No existen dientes sobre el vómer y la faringe (Lagler *et al.*, 1977).

En la figura 42, se presenta la gráfica de los resultados obtenidos en relación al diámetro de la boca, en función de la longitud del pez. A pesar de que se observan ciertas fluctuaciones, en este caso el modelo lineal ajusta correctamente todos los datos observados. De esta manera, en la gráfica se incluye la recta de regresión que expresa dicha relación.

La ecuación de dicha recta es:

$$Y = -0.00945 + 0.06985 X$$

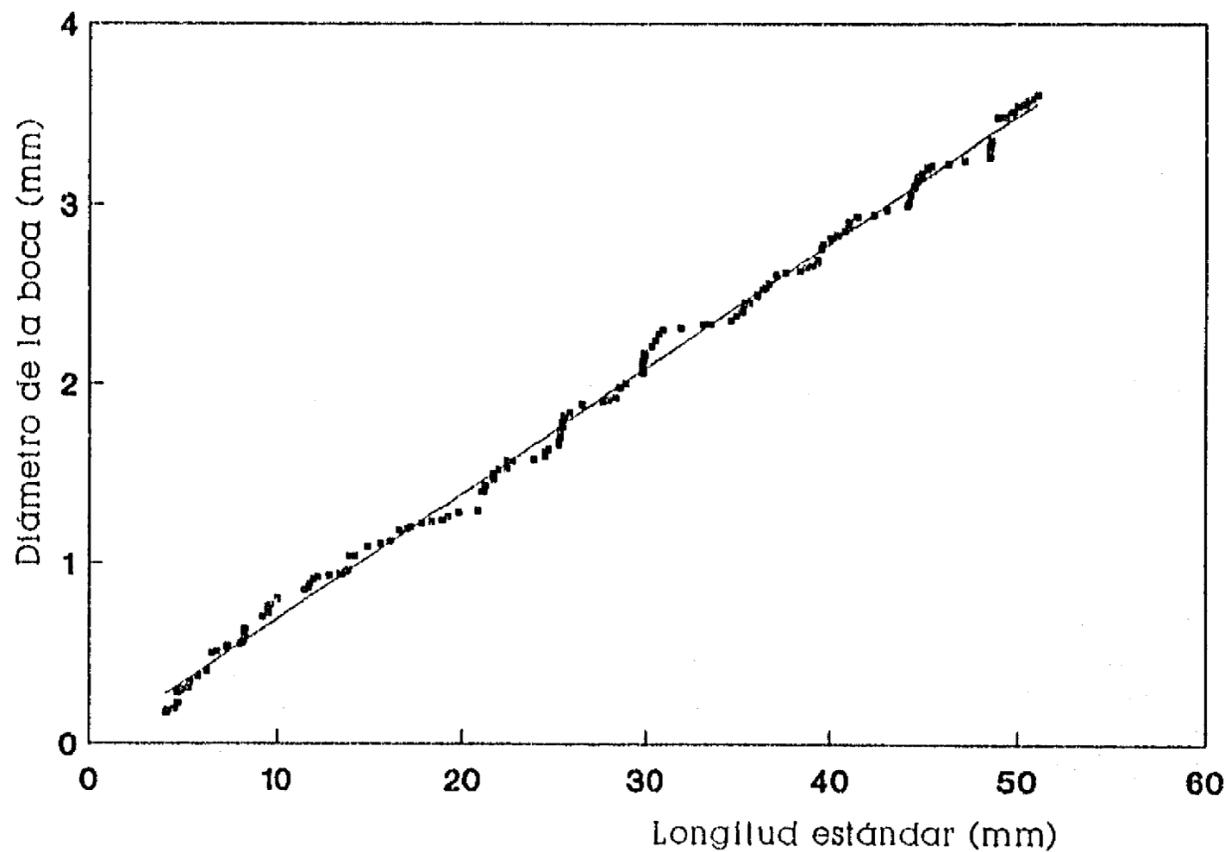


Figura 42. Diámetro de la boca (mm) en función de la longitud estándar (mm) de *E. purpurea*.

Arcos branquiales y branquiespinas

La cavidad bucofaríngea se desarrolla en la parte posterior de la cabeza y constituye, junto con los arcos branquiales, la cámara branquial para la retención del alimento. A cada lado de la cavidad bucofaríngea, existen cuatro arcos branquiales y una hemibranchia. Los arcos tienen un aspecto de V, y poseen una articulación en la unión ceratobranquial con el epibranchial, separándose así en dos ramas: una superior (epibranchial) y una inferior (ceratobranquial). El borde superior de ambas ramas lleva implantadas las branquiespinas que son de forma alargada. Éstas presentan, sobre el borde interno, una serie de dentículos dispuestos aleatoriamente (Nelson, 1967; 1970).

El primer arco branquial presenta branquiespinas relativamente largas, adheridas al hueso del arco. Al encontrarse la boca cerrada, estas estructuras se encuentran orientadas hacia adelante, dispuestas en un plano horizontal y cubiertas por las de la rama superior. Cuando la boca se abre, las branquiespinas de ambas ramas se disponen en forma de abanico, orientadas hacia la abertura bucal.

El aparato branquial de *E. purpurea* retiene el alimento de forma mecánica. Las branquiespinas, conjuntamente con los dentículos, desempeñan el principal papel en la retención de las presas. Dado que los dentículos tienen longitudes diferentes y no tienen un patrón definido de posición en la branquiespina, las aberturas que se forman en el proceso de retención, adquieren tamaños y formas variables sobre la superficie de las branquiespinas. La superficie de retención varía, además, con la posición de la boca y sus movimientos de apertura y cierre, en los que la relación geométrica (y por lo tanto de superficie) cambia.

En la figura 43, se presenta la gráfica de la longitud del primer arco branquial, en sus ramas superior e inferior, en función de la longitud estándar de los organismos. En la figura 44, se muestra la relación entre el número de branquiespinas y la longitud del pez, y en la figura 45, la distancia interespinal, expresada como la longitud del arco, entre el número de branquiespinas, versus la longitud estándar. Es posible observar que la distancia interespinal aumenta, por lo que la retención de los organismos pequeños, también disminuirá en relación a la edad.

Búsqueda del alimento

La vista es uno de los principales sentidos que utiliza la anchoveta hawaiana para la búsqueda del alimento en el medio. La detección de las presas ocurre tanto en el plano vertical como horizontal, siendo fundamental para satisfacer los requerimientos tróficos y para asegurar la supervivencia de la especie. De acuerdo con lo anterior, se determinó el campo visual de *E. purpurea* siguiendo los criterios de Hunter (1972), considerando un individuo adulto de 40 mm de longitud estándar.

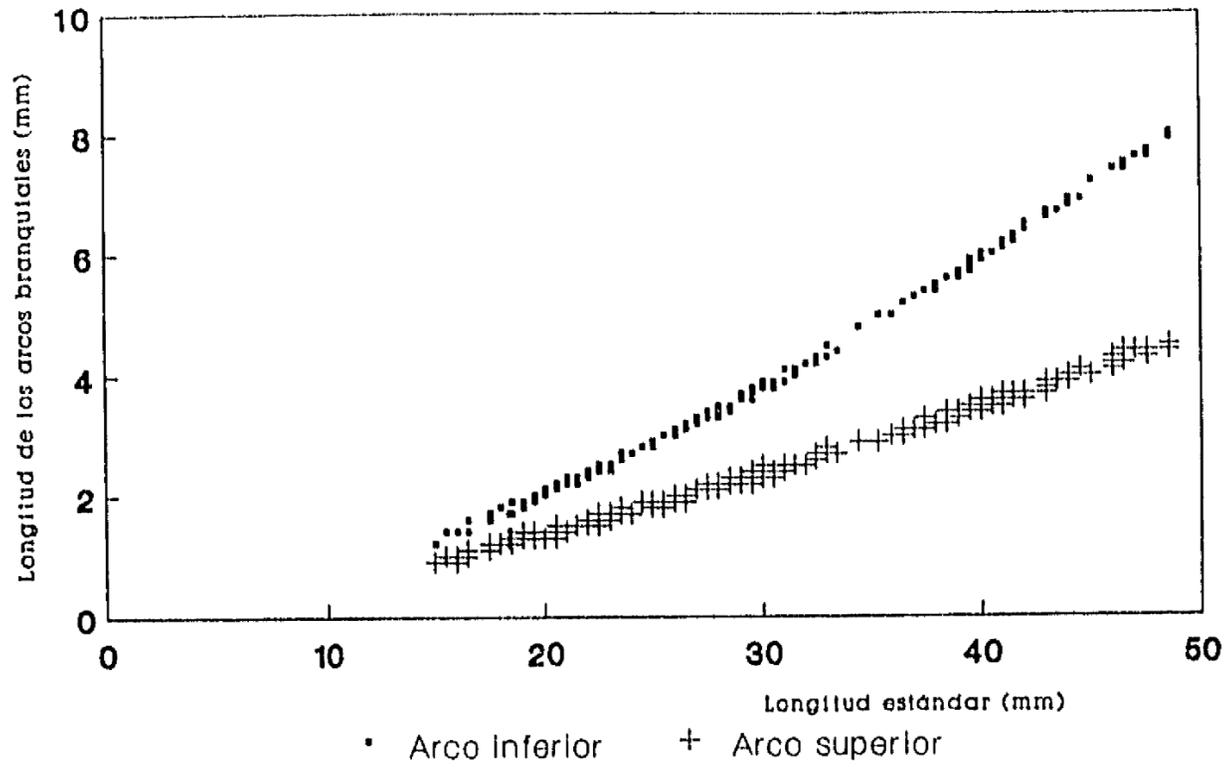


Figura 43. Longitud de los arcos branquiales (mm) en función de la longitud estándar de *E. purpurea*.

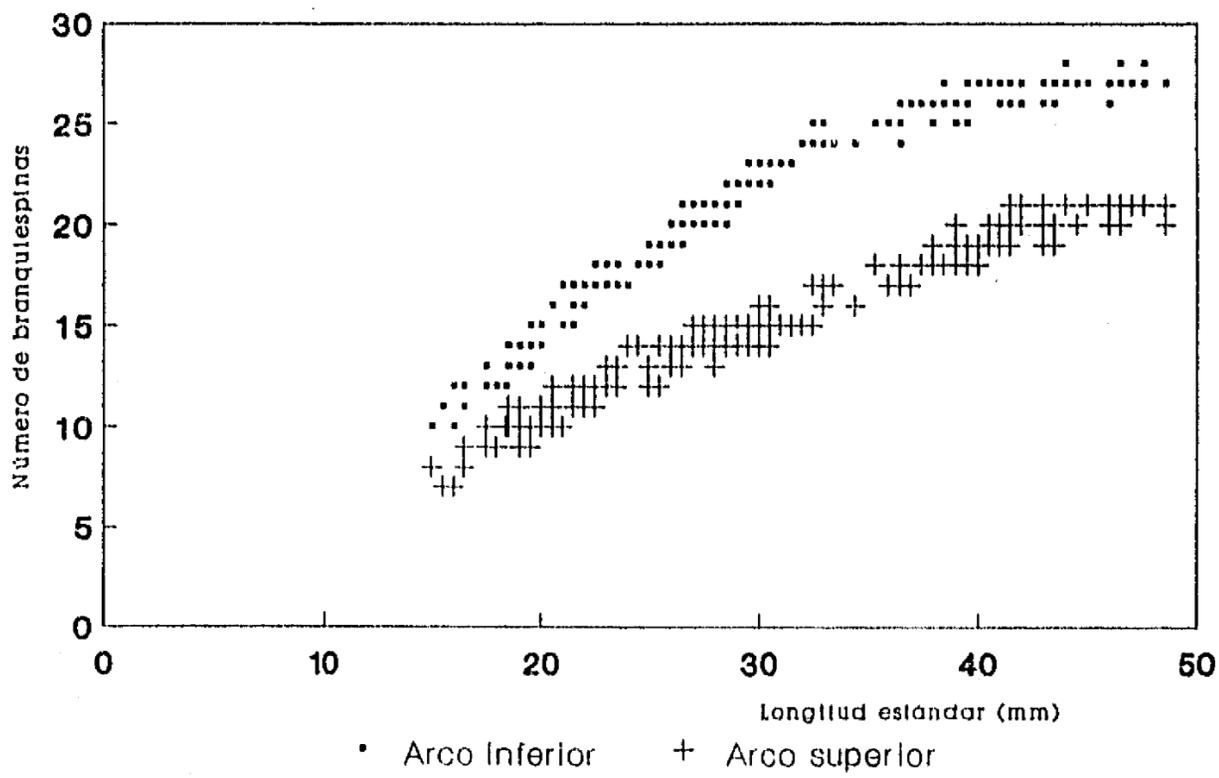


Figura 44. Número de branquiespinas presentes en los arcos branquiales, en función de la longitud estándar de *E. purpurea*.

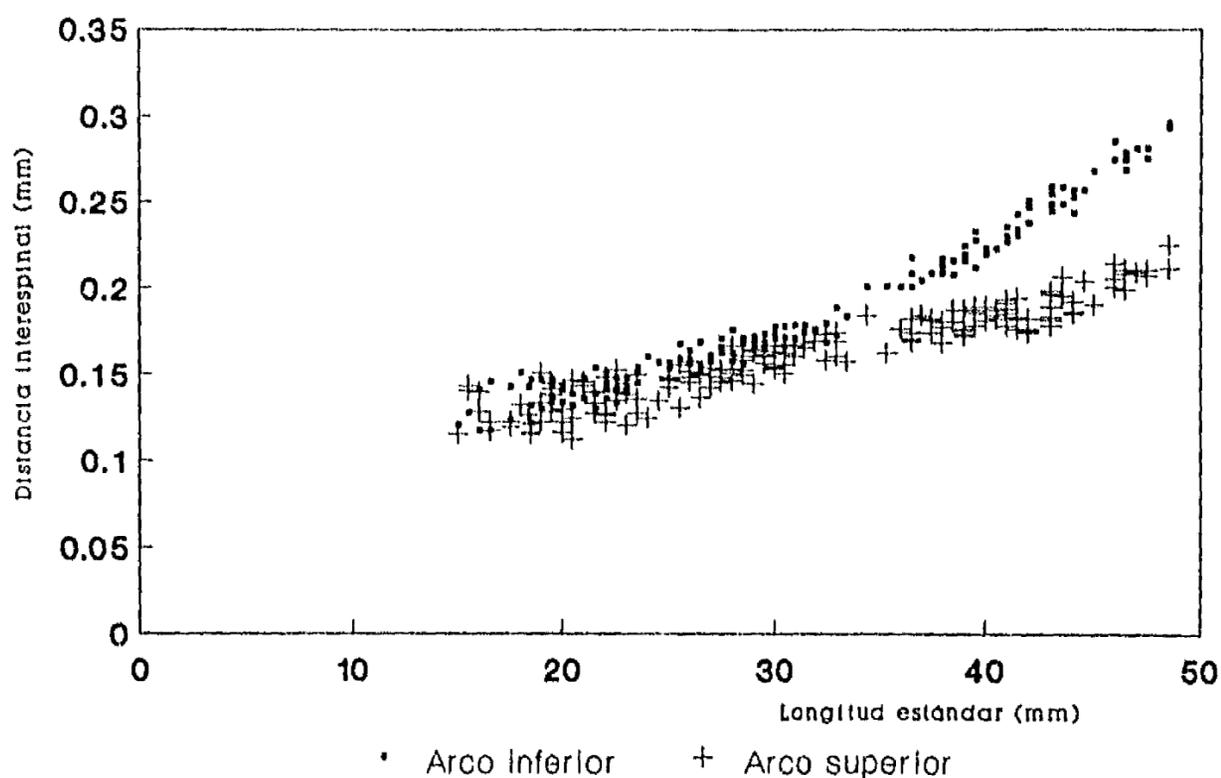


Figura 45. Distancias interespinales (mm), en función de la longitud estándar de *E. purpurea*.

Se estableció un alcance visual en el eje de las x de 32 mm, de 26 mm en el y y de 14.4 mm en el z (Figura 46). Como se observa en esta figura, la base del cono resultante corresponde, en un momento estático, al campo de percepción que, teóricamente, constituye el campo de búsqueda, resultando en este caso de 12 cm^2 .

Suponiendo que la velocidad de búsqueda del alimento es igual a 4.5 veces la longitud estándar, un individuo de 40 mm, nadaría con una rapidez de 0.18 m s^{-1} . Dados este resultado y la superficie del cono de visión, y asumiendo un período de alimentación de 12 horas, este organismo "promedio" buscará $9.14 \text{ m}^3 \text{ día}^{-1}$.

Es ahora necesario comparar este resultado con los volúmenes absolutos de búsqueda, obtenidos previamente. El valor de $9.14 \text{ m}^3 \text{ día}^{-1}$, concuerda con los ASVs obtenidos para presas cuya concentración ambiental es relativamente baja. Esto indica que, si el pez sólo se alimentara de estas presas, en efecto, tendría que buscar cerca de $10 \text{ m}^3 \text{ día}^{-1}$.

Sin embargo, se obtuvieron ASVs menores, indicando que los peces consumen también presas cuya densidad ambiental es mas alta, reduciendo así la cantidad de energía invertida para la alimentación. Considerando que el organismo "promedio", consume 3 presas individuales, cuya densidad es de $50 \text{ organismos m}^{-3}$, el tiempo requerido para é deso será de 14 minutos.

En términos generales, estos resultados teóricos describen el número promedio de presas encontradas en los contenidos estomacales analizados.

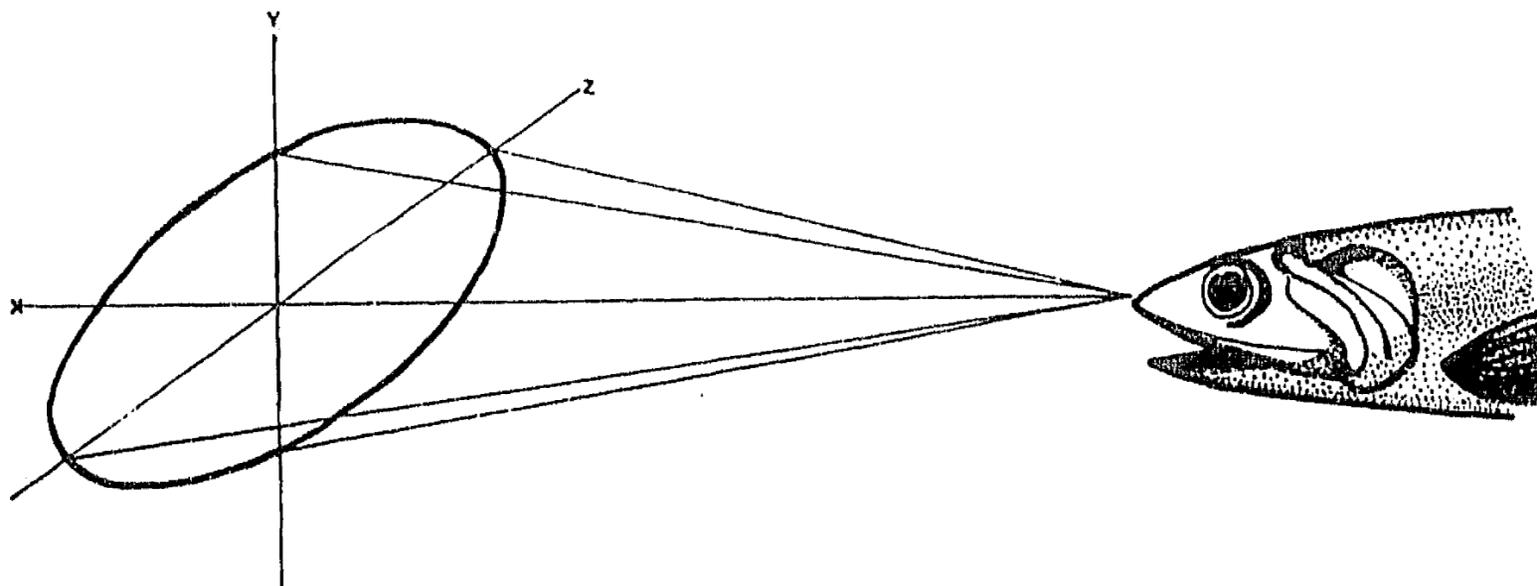


Figura 46. Cono de visión de la anchoveta *E. purpurea* para la búsqueda del alimento.

Ingestión del alimento

Para la ingestión de las presas, *E. purpurea* utiliza únicamente el proceso de ataque directo, ya sea por deglución de los organismos, o bien a través del mordisqueo, dependiendo de la relación de tamaño entre el depredador y su presa. De esta manera, se observó que individuos de la anchoveta con diámetros bucales menores a los 3 mm, presentaron en sus estómagos fragmentos de presas más grandes, o bien presas enteras más pequeñas. Sin embargo, la proporción de presas más grandes, aumenta en relación al incremento en la longitud de los peces, permitiendo que los individuos de diferentes tallas se alimenten de grupos de presas de tamaños distintos, disminuyendo de esta manera, la competencia intraespecífica por el alimento.

En el análisis del contenido estomacal, se observó en el bolo alimenticio del estómago cardíaco, un alto porcentaje de mezcla entre las presas ingeridas "enteras" y los fragmentos más grandes, lo que no permitió diferenciar una secuencia en el proceso de la alimentación. De esta manera, es posible suponer que la presencia de ciertos grupos alimentarios depende de los procesos de selección de las presas y de sus abundancias en el plancton residente.

Digestión del zooplancton

Es importante señalar que el estado de digestión en que se presenta una presa en el contenido estomacal, se debe tanto a su tiempo de permanencia en el tracto digestivo del depredador como a

su propia naturaleza. Así, los organismos que presentan exoesqueletos compuestos por quitina o sustancias calcáreas o silíceas, ofrecen un mayor tiempo de conservación y, por lo tanto, una mayor posibilidad de ser identificados, aunque su ingestión no haya sido reciente. Por el contrario, aquellas presas que no presentan estructuras duras, son digeridas con mayor facilidad que las anteriores. En lo referente a *E. purpurea*, éste es el caso de los tunicados larváceos, los quetognatos y las larvas de los peces. *Oikopleura longicauda* presenta tiempos de digestión muy cortos, preservándose solamente y en ocasiones, la mandíbula. Un fenómeno semejante ocurre con los larváceos.

En el estómago cardíaco, cuando las presas son recién ingeridas, éstas mantienen totalmente su estructura. Aquellos organismos previamente mordidos, presentan una importante disminución del contenido somático, mientras que aquellos ingeridos enteros, presentan una reducción incipiente, por lo menos en su parte periférica. Durante el comienzo de la digestión enzimática, se produce una compresión del cuerpo de las presas y se observa cierta fragmentación del contenido interno, quedando partes totalmente transparentes. En la unión con el estómago pilórico, se desprenden los segmentos abdominales de los organismos enteros más frágiles, así como los apéndices de las presas (crustáceos).

En el estómago pilórico, los pliegues musculares de las paredes actúan mecánicamente sobre el cefalotórax de las presas, vaciándose casi en su totalidad el contenido somático. Los organismos ingeridos son transparentes.

En el intestino, se completa el proceso anterior, y las presas son irreconocibles. Sólo en algunos casos en que ciertos organismos son más resistentes, pueden reconocerse parcialmente: los crustáceos y anfípodos, por su caparazón o apéndices y otras estructuras rígidas como son los molares, los incisivos y los dientes gástricos, los copépodos por las mandíbulas con proyecciones de silíceo y los quetognatos por los restos de las mandíbulas.

Alimentación y desarrollo

Para el análisis de las relaciones existentes entre la alimentación y el crecimiento de *Encrasicholina purpurea* durante las diversas etapas de su desarrollo, se obtuvo el índice del factor de condición de Fulton (1902). En la figura 47, se observan los valores de dicho índice, en función del ciclo anual y de los grupos de edad.

Se observa que los valores disminuyen, en relación a los grupos de edad, mismo comportamiento que siguen los incrementos del factor de condición (Tabla 38). Esto se debe a que el crecimiento de *E. purpurea* es muy rápido durante las primeras fases del desarrollo, con lo cual es posible evitar una mayor depredación por parte de otras especies y obtener una mayor capacidad de competencia interespecífica, disminuyendo la intraespecífica.

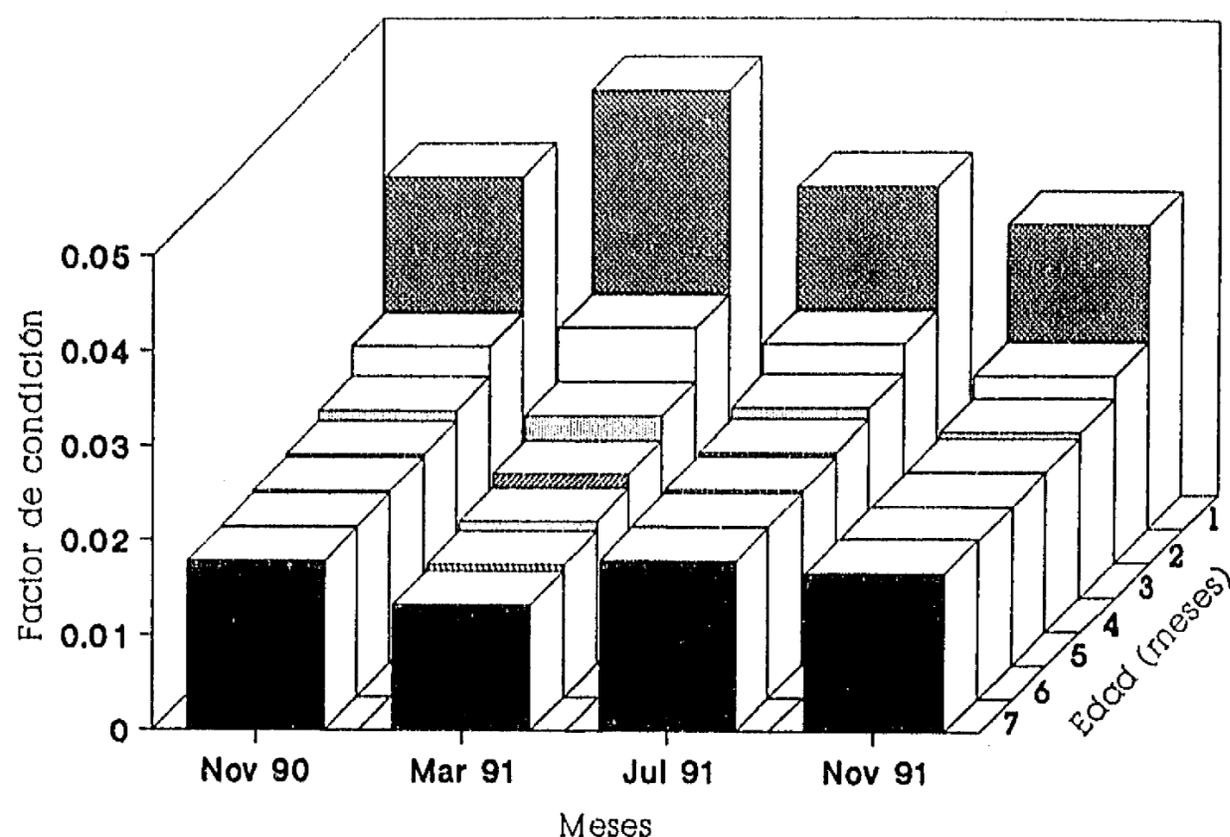


Figura 47. Valores del factor de condición calculados para los distintos grupos de edad de *E. purpurea*, en cuatro épocas.

Los valores más altos del índice del factor de condición, para los grupos de edad "1" y "2", se presentan durante el mes de marzo, correspondiendo a los individuos nacidos durante los meses de enero y febrero. Esto indica que, en esta época, el crecimiento en peso tiene una gran importancia, en relación al crecimiento en longitud. De hecho, la longitud de las larvas eclosionadas durante el mes de marzo, es la menor, comparada con las registradas para los otros meses del año. Con respecto al grupo de edad "3", el valor más alto se observa en el mes de julio, y corresponde a aquellos organismos que nacieron en abril. En contraste, el valor más elevado para el grupo "4", se obtuvo en noviembre (1990), es decir, en los organismos eclosionados en julio.

TABLA 38
VALORES DEL FACTOR DE CONDICIÓN ($\times 10^{-4}$) Y DE LOS INCREMENTOS (Δ) QUE PRESENTA LA ANCHOVETA *E. purpurea*, CALCULADOS PARA CUATRO ÉPOCAS DE MUESTREO

Grupo de edad (meses)	Nov.90	Δ	Mar.91	Δ	Jul.91	Δ	Nov. 91	Δ
1	372	464	364	316				
2	227	145	247	217	230	134	197	119
3	194	33	190	57	199	31	173	24
4	184	10	163	27	187	12	166	7
5	180	4	149	14	182	5	166	0
6	178	2	138	11	179	3	166	0
7	177	1	132	6	179	0	166	0

En general, los valores más elevados, se observan en los meses correspondientes al otoño y al verano, en los que se representan a los organismos que provienen de los períodos de alimentación intensa del verano y la primavera, respectivamente. En esta última estación, ocurren los coeficientes del crecimiento k más bajos, por lo que el crecimiento en longitud es menor, con respecto al crecimiento en peso. Los valores de k más altos, en cambio, se presentan durante el comienzo del otoño.

Es posible que las magnitudes de los valores del coeficiente del crecimiento estén relacionadas con los períodos del desove de *E. purpurea*. En la figura 48, se presentan los porcentajes de la frecuencia de los cuatro estadios del desarrollo gonádico, en función de tres meses del año.

Se observa que durante las épocas correspondientes a la primavera y al verano, es cuando se presentan las mayores proporciones de hembras desovantes. De esta manera, una parte importante de la energía total asimilada, es canalizada a los eventos reproductores y no al crecimiento. Hunter y Leong (1981) determinaron que *Engraulis mordax*, durante el desove, destina el 8% del requerimiento calórico total a la reproducción y sólo el 5% al crecimiento.

A partir de los resultados obtenidos, fue posible determinar que las hembras de *Encrasicholina purpurea* alcanzan la madurez sexual cuando longitud estándar es de 35 mm. Este valor concuerda con las observaciones de Leary *et al.* (1975) y de Clarke (1987). Este último autor reporta que la fecundidad relativa es más alta durante los meses del verano, mientras que durante el invierno es

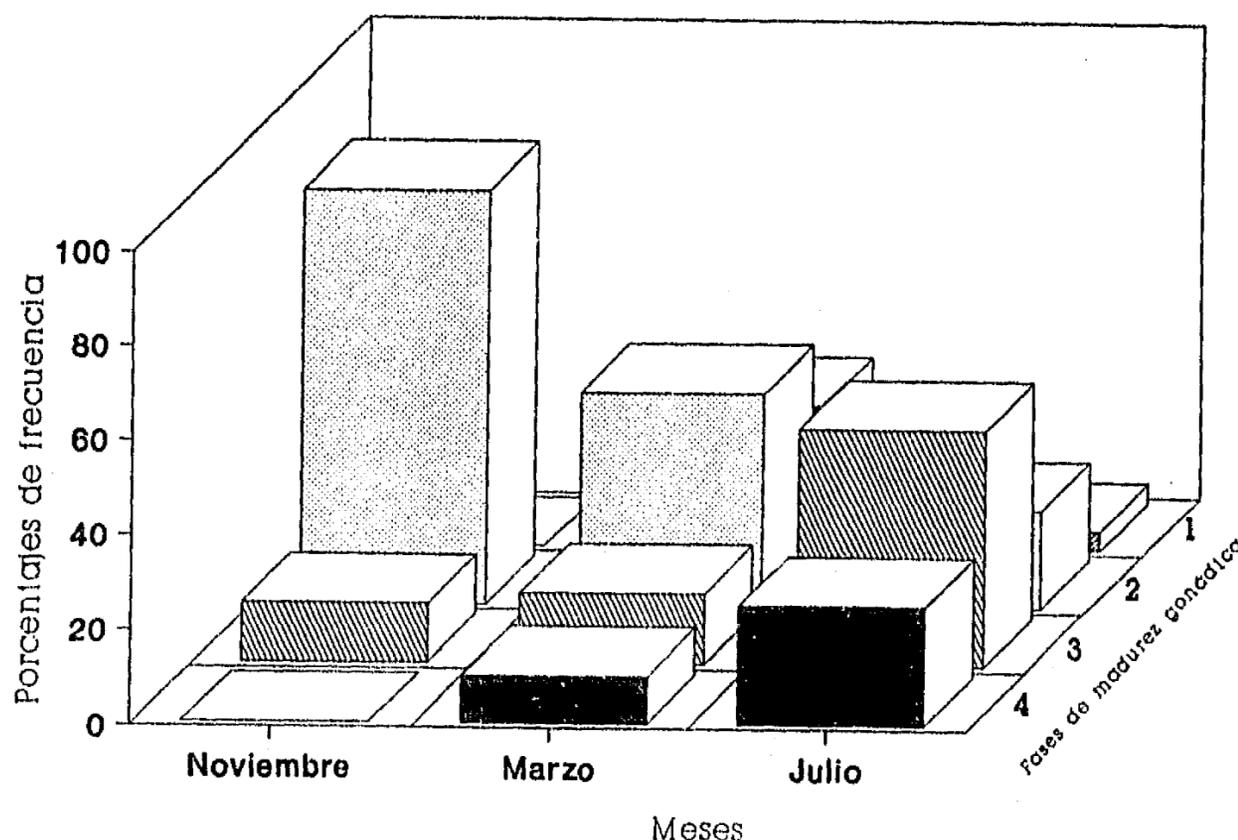


Figura 48. Porcentajes de frecuencia de los estadios de madurez gonádica, en función de tres meses del año.

considerablemente más baja. La variabilidad estacional en la fecundidad está relacionada con las variaciones en las relaciones peso-longitud que presenta esta especie.

De acuerdo a las ecuaciones del crecimiento desarrolladas previamente, esta longitud corresponde a los individuos que han cumplido tres meses de edad. Es importante señalar que la longevidad de esta especie es muy corta (de siete a ocho meses), y el punto de inflexión en la curva teórica del crecimiento, corresponde a la edad de la maduración sexual. Dada la corta longevidad, la asíntota de la curva es alcanzada rápidamente, por lo que no se presentan acumulaciones de ácidos grasos en el hígado. Este fenómeno está también relacionado con la estabilidad que presenta el entorno físico y biológico en el las variaciones en la temperatura del agua no son acentuadas.

A pesar de la relativa permanencia temporal que presenta la comunidad del plancton residente, es interesante notar que en ninguna etapa del desarrollo, *E. purpurea* se alimenta de larvas de peces y, en general, de organismos que presentan una forma geométrica parecida, como es el caso de las larvas de los poliquetos. La ausencia de estos taxa en la dieta, puede estar relacionada con la habilidad de escape de las presas, o bien con la decisión de no perseguirlos. Este comportamiento representa una ventaja selectiva para la especie, dado que las larvas más abundantes en el plancton residente son, precisamente las de *E. purpurea*.

Las larvas de esta especie presentan mayor movilidad que el resto del zooplancton (Johnson, 1982), por lo que pueden ser ignoradas en favor de presas menos activas, aunque se encuentren presentes en densidades menores. Con respecto a las larvas planctónicas de los poliquetos, Mileikovsky (1973) discute la habilidad natatoria de estos organismos. Durante la etapa trocófora II, estadio en el que se inicia la vida planctotrófica pelágica, los poliquetos son capaces de nadar extremadamente bien y muestran la habilidad de realizar movimientos de desplazamiento considerables, en tiempos cortos. A partir del estadio de metatrocófora I, la actividad natatoria disminuye, aunque existe un incremento notable en el tamaño de la larva (Bhaud y Cazaux, 1987).

Este mismo comportamiento alimentario ha sido observado en otras especies. Johnson *et al.* (1990) encontraron que *Anchoa mitchilli* no se alimenta de ciertos componentes abundantes del plancton residente, como es el caso de las hidromedusas, los quetognatos, las larvas de los peces y ciertos cangrejos pinotéridos. Checkley (1982) notó el siguiente comportamiento alimentario en *Clupea harengus*: una vez que los peces detectan ciertas presas potenciales, éstas son reconocidas y después capturadas o rechazadas por el depredador. Es posible que algunos aspectos del aprendizaje, memoria y cognición sean importantes en las preferencias tróficas de *E. purpurea* (Magnhagen, 1985; Marcotte y Browman, 1986).

Las diferencias en el comportamiento alimentario de la anchoveta hawaiana durante las diversas etapas del desarrollo ontogenético, tienen un significado ecológico muy importante, al tratarse de una especie que liga la producción del zooplancton con tipos tróficos mayores.

Dado que la alimentación de las larvas es intensa durante el día, mientras que la de los adultos lo es durante la noche, es posible considerar a la especie en conjunto como de alimentación continua y

selectiva. Por lo tanto, *E. purpurea* juega un papel importante en la regulación de la estructura de las poblaciones de zooplancton. Este tipo de control, que realizan los depredadores sobre sus presas, ha sido ampliamente documentado en sistemas dulceacuícolas (Lazzaro, 1987). Sin embargo, los estudios realizados en sistemas marinos no han sido conclusivos, probablemente debido al carácter "abierto" de éstos. Los valores de las raciones diarias del alimento obtenidas en este trabajo, equivalentes a aproximadamente 10% del peso del pez, indican que son más altas que aquellas reportadas para otras especies mesopelágicas o pelágicas que habitan latitudes templadas.

Conclusiones generales

Estudio de la edad-crecimiento

Los otolitos *sagittæ* de la anchoveta *E. purpurea* mostraron ser el material adecuado para el estudio de la edad y el crecimiento de esta especie.

La relación entre la longitud y la anchura del otolito viene dada por cuatro períodos distintos. La primera etapa, cuyo punto de inflexión se localiza en el intervalo de 15-18 mm de la longitud estándar del pez, corresponde a un crecimiento isométrico. La segunda etapa, cuyo punto de inflexión corresponde al intervalo de 27-32 mm de longitud, corresponde a un crecimiento alométrico negativo. En este momento comienza la maduración sexual de esta especie. En la tercera etapa, hasta los 40 mm de longitud, se mantiene un crecimiento alométrico negativo menos acusado que en la anterior. En la cuarta etapa, a partir de los 40 mm de longitud estándar, se muestra un crecimiento próximo a la isometría.

El núcleo es excéntrico en cada plano del otolito. De esta manera, crece más rápido el *rostrum* que el *postrostrum*, y el borde ventral que el dorsal.

La amplitud de las bandas concéntricas de crecimiento diario que se forman en torno al núcleo, disminuye conforme el pez incrementa su longitud, con la particularidad de que las bandas son más anchas durante el período de crecimiento rápido que en el de crecimiento lento.

Durante el primer día de vida, se forma la primera banda del crecimiento. De esta manera, la lectura de los incrementos de crecimiento diario es válida para la determinación de la edad de esta especie.

En la relación entre la longitud total del otolito y la del pez, se presentan dos puntos de inflexión, que corresponden a la metamorfosis y a la maduración sexual de esta especie.

El análisis de los anillos de crecimiento presentes en los otolitos *sagittæ* permitió la identificación de ocho grupos de edad.

La curva teórica del crecimiento que se asemeja más a los valores observados por medio de la lectura de los otolitos, es la calculada aplicando las constantes de la ecuación obtenidas por el método de Allen (1966).

Los parámetros del crecimiento son los siguientes:

Talla máxima (L_{∞})	49.700 mm
Peso entero máximo (W_{∞}) (fresco)	8360.880 mg
Peso entero máximo (W_{∞}) (seco)	1880.780 mg
Coefficiente catabólico (k)	0.417
Edad teórica a la longitud cero (t_0)	-0.109
Longevidad ($A_{0.95}$)	7.100 meses
Mortalidad natural (M)	0.422

Los parámetros del crecimiento por sexos son los siguientes:

Machos	$L_{\infty} =$	48.628330 mm
	$k =$	0.452224
	$t_0 =$	0.495587
	$A_{0.95} =$	7.07 meses
	$M =$	0.423760
Hembras	$L_{\infty} =$	53.579610 mm
	$k =$	0.367702
	$t_0 =$	0.217997
	$A_{0.95} =$	8.36 meses
	$M =$	0.358370

Los machos presentan un valor del coeficiente k más elevado que las hembras, por lo que éstos alcanzan en menos tiempo una talla cercana a L_{∞} , muestran una longevidad menor y un valor mayor de la tasa de mortalidad natural.

El crecimiento lineal es mayor durante la primavera y el verano, épocas en que la temperatura del agua y la disponibilidad del alimento son mayores.

La relación talla-peso es

$$W_i = 1.4900 \times 10^{-3} L_i^{3.3840}$$

para el peso fresco (mg) vs. la longitud estandar (mm), y

$$W_i = 3.199 \times 10^{-4} L_i^{3.3967}$$

considerando el peso seco (mg). Los valores del coeficiente de regresión indican que se trata de un crecimiento alométrico positivo.

El incremento instantáneo en peso disminuye conforme aumenta la edad.

Los datos obtenidos sugieren la existencia de un crecimiento compensatorio que se presenta a partir del quinto mes de edad.

Análisis de la alimentación

Régimen alimentario de las larvas

La boca se desarrolla como estructura funcional a partir de los 3 mm de longitud total.

El número de organismos y la diversidad de la dieta aumentan conforme se incrementa la longitud del pez.

Conforme aumenta la talla del depredador, se incrementa la de las presas.

La selección del tamaño específico del alimento decrece conforme aumenta la longitud de *E. purpurea*.

Las densidades ambientales de los nauplios de los crustáceos, en la bahía de Kaneohe, son mayores durante el verano que el invierno.

Las presas mayormente consumidas por los individuos menores de 5 mm de longitud del notocordio son: los estadios de los copépodos ciclopoideos *Oithona* sp. y calanoides *Acrocalanus* sp., restos de diatomeas, dinoflagelados, foraminíferos, crustáceos y huevecillos de los mismos. Durante esta etapa, el índice de preferencia (α) alcanza sus máximos valores para los nauplios de los crustáceos.

Cuando *E. purpurea* alcanza los 8.5 mm de longitud estándar, las larvas de los bivalvos y los gasterópodos son preferidas en términos del índice de preferencia (α).

Cuando disminuyen las densidades ambientales de las larvas de los moluscos, los tintínidos ocupan un lugar importante en la dieta.

La dieta de las larvas de *E. purpurea* presenta diferencias estacionales, relacionadas con la disponibilidad del alimento.

Los resultados del índice de las preferencias alimentarias no presentan variaciones importantes durante los períodos analizados.

Los valores de las incidencias de la alimentación de las larvas de *E. purpurea* calculados en este trabajo son, en promedio, mayores que las reportadas para otros engrúlididos.

La derivación de la ecuación del modelo para calcular la distancia al vecino más próximo es la siguiente:

$$\bar{r}_v = \frac{0.554}{\sqrt[3]{\rho}}$$

Las condiciones de la penetración de la luz que se presentan durante el verano, favorecen la alimentación de las larvas de *E. purpurea*, en comparación a aquellas registradas en el invierno.

La ecuación del modelo exponencial que describe el tiempo de tránsito del alimento (Y), en función del número promedio de presas en el estómago (X) es:

$$Y = 59.3 e^{-0.18 X}$$

La ecuación que describe el tiempo de tránsito del alimento (Y), en función del número promedio de intentos de captura (X) es:

$$Y = 44.9 e^{-0.83 X}$$

Los valores de la ración diaria, expresados como porcentajes del peso seco del pez, por día, son:

Ración diaria	Clases de Talla		
	<3.4-6.4	6.5-16.4	16.5-25.4
Agosto	25%	20%	16%
Febrero	27%	18%	14%

La ración diaria, en términos del requerimiento calórico por mg de peso seco de las larvas, es:

Ración diaria kcal mg ⁻¹ hr ⁻¹	Clases de Talla		
	<3.4-6.4	6.5-16.4	16.5-25.4
Agosto	0.080	0.030	0.0070
Febrero	0.090	0.022	0.0061

La ración diaria decrece conforme se incrementa la longitud del pez.

Régimen alimentario de los adultos

Los principales componentes alimentarios de los adultos (>35 mm de longitud estándar) son: los quetognatos, los copépodos, las larvas zoea de los braquiuros, las larvas de los moluscos, los anfípodos y los crustáceos decápodos.

Existen variaciones estacionales en la composición numérica de la dieta. Durante el verano, los copépodos *Labidocera* sp. y *Acartia* sp., los ostrácodos del género *Cypridina* y diversas especies de carideos, son los componentes más abundantes del contenido estomacal. Los copépodos *Acrocalanus* sp. y *Oithona* sp. son importantes durante el otoño. En la primavera *Lucifer chachei* alcanza valores significativos y *Sagitta enflata* durante el invierno.

No existen diferencias significativas en los valores de la diversidad de la dieta entre los sectores norte y sur de la bahía de Kaneohe.

Las preferencias alimentarias exhiben diferencias estacionales y locales relacionadas con las variaciones en la penetración de la luz lunar.

La anchoveta hawaiana, en términos generales, mostró preferencias alimentarias por los copépodos *Labidocera* sp., los ostrácodos de la familia Cypridinae, los carideos de los géneros *Crangon* y *Stenopus*, el sergéstido *Lucifer chachei*, y las larvas zoea C y E de los braquiuros y los anfípodos hyperiideos.

E. purpurea se alimenta de presas cuya longitud se encuentra comprendida en un intervalo que va desde 0.38 mm hasta 11.18 mm de la longitud de la presa. Mientras que los ítems preferidos tienen un intervalo de 1.6 mm a 7.37 mm.

La anchoveta hawaiana muestra preferencia por aquellas presas de aspecto opaco, densamente pigmentadas (crustáceos), en relación a los organismos translúcidos (quetognatos e hidromedusas).

El mecanismo preferente de alimentación de los adultos es el ataque directo a las presas y la filtración prácticamente no ocurre.

No obstante la gran abundancia que presentan las larvas de *E. purpurea* en la columna de agua, éstas no se registraron en el contenido estomacal de esta especie. Es decir, el canibalismo no existe.

Los organismos que aportan la mayor cantidad de biomasa a la dieta son aquellos que presentan una longitud mayor a los 1.6 mm (crustáceos). En peso, ocupan más del 85% del contenido estomacal.

Los valores más altos de la biomasa ingerida se presentan en los meses de marzo, septiembre y noviembre

El aporte de carbono de las presas a la dieta de *E. purpurea* es de 3155.5 μg en el sector norte de la bahía de Kaneohe, y de 3232.2 μg , en el sur.

El modelo que describe la tasa de alimentación (F) es:

$$\frac{dS}{dt} + K S = F$$

Las tasas de alimentación y de evacuación gástrica son mayores durante el verano que en el invierno, coincidiendo con el incremento en la temperatura.

Los requerimientos tróficos de *E. purpurea*, expresados como las raciones diarias de los individuos adultos, son de 11.7% del peso seco corporal en agosto y de 9.1% en febrero.

Hábitos alimentarios

En esta especie se presentan importantes cambios en el desarrollo de las diferentes partes del encéfalo y órganos de los sentidos en relación con las variaciones en la dieta.

Durante el ciclo de vida del pez la percepción visual tiene mayor importancia que la olfativa en la detección de las presas.

El índice de Teichmann disminuye conforme aumenta la edad, lo que indica que la percepción visual es cada vez más importante que la olfativa.

La importancia de la percepción visual aumenta conforme se incrementa la edad. En organismos de menos de 25 mm de longitud estándar, la relación entre el crecimiento de las lentes oculares y la del pez, muestra un crecimiento isométrico. En peces mayores a los 25 mm de longitud, esta relación muestra un crecimiento alométrico positivo, apareciendo en la dieta presas menos pigmentadas.

El metencéfalo, o cerebelo, se presenta bien desarrollado lo que indica la gran actividad motora de esta especie.

Cuando *E. purpurea* alcanza los 25 mm de longitud, el crecimiento de las aletas pectorales es relativamente mayor en relación a las etapas anteriores, apareciendo organismos más móviles en la dieta.

El desarrollo de la boca no muestra diferencias importantes a lo largo del ciclo de vida del pez.

El aparato branquial está bien desarrollado, aunque la modalidad de captura de las presas por filtración ocurre sólo durante la etapa larvaria.

En la etapa adulta, *E. purpurea* utiliza únicamente el ataque directo a las presas, ya sea por deglución de los organismos o bien a través del mordisqueo.

Se estableció que el alcance visual de esta especie para la búsqueda del alimento es de 32 mm. El área de la base del cono de visión es de 12 cm².

Alimentación y desarrollo

El incremento en el factor de condición disminuye a través de la edad.

El crecimiento de esta especie, durante las primeras fases del desarrollo es un crecimiento rápido en longitud.

Los valores más elevados del factor de condición ocurren durante el verano y el otoño.

Los valores más bajos del factor de condición en los individuos maduros ocurren durante la primavera y el verano, épocas en que se llevan a cabo los desoves.

Los períodos de alimentación más activa ocurren durante la primavera y el verano.

Las hembras de *E. purpurea* alcanzan la madurez sexual a los tres meses de edad (35 mm de longitud estándar).

E. purpurea es un depredador selectivo. Durante los estadios larvarios su alimentación es intensa durante el día, mientras que en la etapa adulta durante la noche.

Literatura citada

- Abrams, P., 1987. Indirect interactions between species that share a predator: varieties of indirect effects. En: W.C. Kerfoot y A. Sih (Eds.), *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. Univ. Press. of New England, Hannover, p. 38-54.
- Allredge, A.L., 1977. House morphology and mechanisms of feeding in the Oikopleuridæ (Tunicata, Appendicularia). *J. Zool., London*, 181: 175-188.
- Allen, K.R., 1966. A method of fitting growth curves of the Von Bertalanffy type to observed data. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23: 163-277.
- Angelescu, V., 1982a. Ecología trófica de la anchoita del mar argentino (Engraulidæ, *Engraulis anchoita*). Parte I: Morfología del sistema digestivo en relación con la alimentación. *Cong. Latinoamer. Zool., Mérida*, 2: 1317-1350.
- Angelescu, V., 1982b. Ecología trófica de la anchoita del mar argentino (Engraulidæ, *Engraulis anchoita*). Parte II: Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema. *Contrib. Inst. Nac. Invest. Des. Pesq. Mar del Plata*, 409, 83 p.
- Angelescu, V., y A. Anganuzzi, 1986. Ecología trófica de la anchoita (Engraulidæ: *Engraulis anchoita*) del mar Argentino. Parte III: Requerimiento trófico individual en relación con el crecimiento, ciclo sexual y las migraciones estacionales. *Rev. Inv. Des. Pesq.*, 5: 194-223.
- Arthur, D.K., 1956. The particulate food and the food resources of the larvæ of three pelagic fishes, especially the Pacific sardine, *Sardinops caerulea* (Girard). *Ph.D. Thesis, Univ. Calif. Scripps Inst. Ocean.*, 231 p.
- Baird, R.C., T.L. Hopkins, y D.F. Wilson, 1975. Diet and feeding chronology of *Diaphus taaningi* (Myctophidæ) in the Cariaco Trench. *Copeia*, 1975: 356-365.
- Bathen, K.H., 1968. A descriptive study of the physical oceanography of Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. *Univ. Hawaii HIMB, Tech. Rep.*, 14, 353 p.
- Berner, L. Jr., 1959. The food of the larvæ of the northern anchovy *Engraulis mordax*. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 4: 3-22.
- Beverton, R.J.H., 1954. Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations. *US Fish & Wildl. Serv. Fish. Lab., Beaufort, Misc. Contrib.*, 2, 181 p.
- Bhaud, M., y C. Cazaux, 1987. Description and identification of polychæte larvæ; their implications in current biological problems. *Oceanis*, 13(6): 596-753.
- Blaxter, J.H.S., 1965. The feeding of herring larvæ and their ecology in relation to feeding. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest., Rep.*, 10: 79-88.
- Blaxter, J.H.S., 1969. Experimental rearing of pilchard

- larvæ, *Sardina pilchardus*. *J. mar. Biol. Ass., UK*, 49: 557-575.
- Boisclair, D., y W.C. Leggett, 1988. An *in situ* experimental evaluation of the Elliott and Persson and the Eggers models for estimating fish daily ration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 138-145.
- Brothers, E.B., 1978. Exogenous factors and the formation of daily and subdaily growth increments in fish otoliths. *Am. Zool.*, 18: 631.
- Brody, S., 1927. Growth Rates. *Univ. Missouri Agric. Exp. Sta. Bull.*, 97, 123 p.
- Brooks, J.L., y S.I. Dodson, 1965. Predation, body size, and composition of the plankton. *Science*, 150: 28-35.
- Burbidge, R.G., 1974. Distribution, growth, selective feeding, and energy transformations of young-of-the-year blueback herring, *Alosa aestivalis* (Mitchill), in the James River, Virginia. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 103: 297-311.
- Burdick, J., 1969. The feeding habits of nehu (Hawaiian anchovy) larvæ. *M.Sc. Thesis, Univ. Hawaii, Honolulu*, 54 p.
- Campana, S.E., y J.D. Nelson, 1982. Daily growth increments in otoliths of starry flounder (*Platichthys stellatus*) and the influence of some environmental variables in their production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 937-942.
- Carranza, J., 1969. Informe preliminar sobre la alimentación y hábitos alimenticios de las principales especies de peces de las zonas de los planos piloto de Yavaros y Esquinapa. 3er Inf. del Contrato de estudios EI-69-51. *Univ. Nal. Autón. México, Inst. Biol. y SHR*, 28 p.
- Checkley, D.M. Jr., 1982. Selective feeding by Atlantic herring (*Clupea harengus*) larvæ on zooplankton in natural assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 245-253.
- Chesson, J., 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecol.*, 59: 211-215.
- Chesson, J., 1983. Estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. *Ecol.*, 64: 1297-1304.
- Chiappa-Carrara, X., 1988. Consideraciones bioecológicas sobre el crecimiento, alimentación, hábitos alimenticios y contenido calórico de la dieta de las poblaciones de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard, localizadas en las costas occidentales de Baja California. *Tesis de Maestría, UACPyP-CCH, UNAM*, 131 p.
- Childress, J.J., y M.H. Nygaard, 1973. The chemical composition of midwater fishes as a function of depth of occurrence off southern California. *Deep-Sea Res.*, 20: 1093-1109.
- Chitty, N., 1979. Behavioral observations of feeding larvæ of bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, and bigeye anchovy, *Anchoa lamprotaenia*. En: R. Lasker y K. Sherman (Eds.), *Early Life History of Fish II, An International Symposium. Rapp. P-V Reun. Cons. Int. Explor. Mer.*, 178.
- Ciechomski, J.D., 1967a. Influence of some environmental factors upon the embryonic development of the anchovy *Engraulis anchoita* (Hubbs, Marini). *Rep. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest.*, 11: 67-71.
- Ciechomski, J.D., 1967b. Investigations on food and feeding habits of larvæ and juveniles of the Argentine anchovy *Engraulis anchoita*. *Rep. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest.*, 11: 72-81.
- Clark, P.J., y F.C. Evans, 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecol.*, 35: 445-453.
- Clarke, T.A., 1978. Diel feeding patterns of 16 species of mesopelagic fishes from Hawaiian waters. *Fish. Bull.*, 76: 495-513.
- Clarke, T.A., 1983. Comparison of abundance estimates of small fishes by three towed nets and preliminary results of the use of small purse seines as sampling devices. *Biolog. Oceanogr.*, 2: 311-340.
- Clarke, T.A., 1987. Fecundity and spawning frequency of the Hawaiian anchovy or nehu, *Encrasicholina purpurea*. *Fish. Bull.*, 85: 127-138.
- Clarke, T.A., 1989. Seasonal differences in spawning, egg

- of the Hawaiian anchovy or nehu, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, 87: 593-600.
- Comitini, S., 1977. An economic analysis of the state of the Hawaiian skipjack tuna fishery. *Sea Grant Tech. Rep. UNIHI-SEAGRANT-TR-78-01*, Univ. Hawaii, Honolulu, 46 p.
- Crowder, L.B., 1985. Optimal foraging and feeding mode shifts in fishes. *Environ. Biol. Fish.*, 12: 57-62.
- Crowder, L.B., y F.P. Binkowski, 1983. Foraging behaviors and the interactions of alewife, *Alosa pseudoharengus*, and bloater, *Coregonus hoyi*. *Environ. Biol. Fish.*, 8: 105-113.
- DaFranca, P., 1952. *Merluccius merluccius* (L.), *Merluccius senegalensis* (Cadenat): seus caracteres distintivos. *Notas e estudos, Inst. Biol. Marit.*, 3.
- Degens, E.T., W.G. Deuser y R.L. Haedrich, 1969. Molecular structure and composition of fish otoliths. *Mar. Biol.*, 2: 105-113.
- Dekhnik, T.V., L.A. Duka y V.I. Sinyukova, 1970. Food supply and the causes of mortality among the larvae of some common Black Sea fishes. *J. Ichthyol.*, 10: 304-310.
- Devitsyna, G.V., 1972. Morphology of the organs of olfaction in Gadidae. *J. Ichthyol.*, 12: 567-580.
- Duka, L.A., 1969. Feeding of larvae of the anchovy (*Engraulis engraulis mæoticus*, Pusanov) in the Azov Sea. *Prob. Ichthyol.*, 9: 223-230.
- Durbin, A.G., y E.G. Durbin, 1975. Grazing rates of the Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* as a function of particle size and concentration. *Mar. Biol.*, 33: 265-277.
- Edinger, P.A., 1908. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. F.C.W. Vogel, Leipzig.
- Elliott, J.M., y L. Persson, 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Anim. Ecol.*, 47: 977-990.
- Eggers, D.M., 1977. Factors interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34: 290-294.
- Ford, E., 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924 to 1933. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, NS, 19: 305-384.
- Franz, V., 1911. Über das Leinhirn in der vergleichenden Anatomie. *Biol. Zentr.*, 31: 434-445.
- Franz, V., 1912. Das Kleinhirn der Knochenfische. *Zool. Jahro. Abt. Anat. Ontog.*, 32: 401-464.
- Franz, V., 1920. Zur mikroskopischen Anatomie der Mormyden. *Zool. Jahro. Abt. Anat. Ontog.*, 42: 91-148.
- Fulton, T., 1902. Rates of growth of sea-fishes. *Sci. Invest. Fish. Div. Scot. Rep.*, 20.
- Gabriel, W.L., 1979. Statistics of selection. En: S.J. Lipovsky y C.A. Simenstad (Eds.), *Gutshop '78: Fish Food Habits Studies. Proc. 2nd. Pacific Northwest tech. workshop. Washington Sea Grant, Seattle*, p. 62-66.
- Gallardo-Cabello, M., 1979. Características biológicas de *Phycis blennoides* (Brünnich, 1768) con especial referencia a algunas modificaciones debidas al efecto de la explotación pesquera. *Tesis de Doctorado, Univ. Central de Barcelona*, 420 p.
- Gallardo-Cabello, M., 1985. Determinación de la edad de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard, en aguas de Baja California Norte (Pisces: Engraulidae). *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 12: 221-234.
- Gallardo-Cabello, M., M. Jacob-Cervantes y X. Chiappa-Carrara, 1991. Análisis de los hábitos alimentarios y del aporte del carbono de las presas a la dieta de la sardina crinuda, *Opisthonema libertate* Gunther 1866 (Pisces: Clupeidae) en el Golfo de California. *An. Inst. Cienc. Mar. y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 18: 37-48.
- Gannon, J.E., 1976. The effects of differential digestion rates of zooplankton by alewife, *Alosa pseudoharengus*, on determinations of selective feeding. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 105: 89-95.
- Geiger, W., 1954. Le curveau de *Merluccius merluccius* (L.) et de *Merluccius senegalensis* (Cadenat).

- Contribution á l'étude comparative des deux espèces. *Bull. Inst. des Pêches du Maroc*, 2: 1-8.
- Gilbert, C.H., 1914. Contributions to the life history of the sockeye salmon, I. *Rep. B.C. Comm. Fish.*, pp. 53-78.
- Gill, C.W., 1987. Recording the beat patterns of the second antennæ of calanoid copepods, with a micro-impedance technique. *Hydrobiol.*, 148: 73-78.
- Gosline, W.A., 1951. The scientific name of the nehu, an engraulid baitfish of the Hawaiian Islands. *Pac. Sci.*, 5: 272.
- Govoni, J.J., P.B. Ortner, A.Y., Faiza y L.C. Hill, 1986. Selective feeding of spot, *Leiostomus xanthurus*, and Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, larvae in the Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 28: 175-183.
- Grassé, P.P., 1958. *Traité de Zoologie*. Vol. 13, Masson et Cie. Editeurs., 568 p.
- Greenwood, P.H., D.E. Rosen, S.H. Weitzman y G.S. Myers, 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification on living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 131: 341-455.
- Gulland, J.A., 1965. Manual of methods for fish stock assessment. Part I: Fish population analysis. *Fao Fish. Tech. Paper*, 40, rev. 1.
- Healy, E.G., 1957. The nervous system. En: C. Brown (Ed.), *The Physiology of Fishes*, Academic Press, NY, p. 2-119.
- Hiatt, R.W., 1951. Food and feeding habits of the nehu, *Stolephorus purpureus* Fowler. *Pac. Sci.* 5: 347-358.
- Hirota, J., y J.P. Szyper, 1976. Standing stocks of zooplankton size-classes and trophic levels in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaiian Islands. *Pac. Sci.*, 30: 341-361.
- Hunter, J.R., 1972. Swimming and feeding behaviour of larval anchovy *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, 70: 821-838.
- Hunter, J.R., 1977. Behavior and survival of northern anchovy *Engraulis mordax* larvae. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 19: 138-146.
- Hunter, J.R., y G.L. Thomas, 1974. Effect of prey distribution and density on the searching and feeding behaviour of larval anchovy *Engraulis mordax* Girard. En: J.H.S. Blaxter (Ed.), *The Early Life History of Fish*, Springer-Verlag, NY, p. 559-574.
- Hunter, J.R., y R. Leong, 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, 79: 215-230.
- Houde, E.D., y R.C. Schekter, 1980. Feeding by marine fish larvae: developmental and functional responses. *Env. Biol. Fish.*, 5:315-334.
- Idso, S.B., y R.G. Gilbert, 1974. On the universality of the Poole and Atkins Secchi disk light-extinction equation. *J. Appl. Ecol.*, 11: 399-401.
- Ivlev, V.S., 1961. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. Yale University Press, New Haven, 183 p.
- Jacobs, J., 1974. Quantitative measurement of food selection. *Oecologia*, 14: 413-417.
- James, A.G., 1987. Feeding ecology, diet and field-bases studies on feeding selectivity of Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. En: A.I.L. Payne, J.A. Gulland y K.H. Brink (Eds.), *The Benguela and Comparable Ecosystems*. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 5: 673-692.
- James, A.G., 1988. Are clupeid microphagists herbivorous or carnivorous? A review of the diets of some commercially important clupeids. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 7: 161-177.
- Janssen, J., 1976. Feeding modes and prey selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 33: 1972-1975.
- Jobling, M., 1986. Mythical models of gastric emptying and implications for food consumption studies. *Environ. Biol. Fish.*, 16: 35-50.
- Johnson, L.R., 1982. Feeding chronology and daily ration

- of first-feeding larval Hawaiian anchovy, *Stolephorus purpureus*. M.Sc. Thesis, Univ. Hawaii, Honolulu, 78 p.
- Johnson, W.S., D.M. Allen, M.V. Ogburn y S.E. Stancyk, 1990. Short-term predation responses of adult bay anchovies *Anchoa mitchilli* to estuarine zooplankton availability. *Mar. Ecol Progr. Ser.*, 64: 55-68.
- Kirk, K.L., 1985. Water flows produced by *Daphnia* and *Diaptomus*: implications for prey selection by mechanosensory predators. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 679-686.
- Kitchell, J.F., y S.R. Carpenter, 1987. Piscivores, planktivores, fossils and phorbins. En: W.C. Kerfoot y A. Sih (Eds.), *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. University Press of New England, Hanover, p. 132-146.
- Kjelson, M.A., y G.N. Johnson, 1976. Further observations of the feeding ecology of postlarval pinfish, *Lagodon rhomboides*, and spot, *Leiostomus xanthurus*. *Fish. Bull.*, 74: 423-432.
- Kurata, H., 1959. Preliminary report on the rearing of herring larvae. (Resumen en inglés), *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, 20: 117-138.
- Lasker, R., 1970. Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardine population in the California current. En: J.H. Steele (Ed.), *Marine Food Chains*, Univ. California Press, Berkeley, p. 265-284.
- Lasker, R., 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull.*, 73: 453-462.
- Lagler, K.F., J.E. Bardach y R.R. Miller, 1962. *Ichthyology*. John Wiley and Sons, 405 p.
- Last, J.M., 1979. The food of larval turbot *Scophthalmus maximus* L. from the west central North Sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 38: 308-313.
- Lazzaro, X., 1987. A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviors, selectivities, and impacts. *Hydrobiol.*, 146: 97-167.
- Leary, D.F., G.I. Murphy y M. Miller, 1975. Fecundity and length at first spawning of the Hawaiian anchovy, or nehu (*Stolephorus purpureus* Fowler) in Kaneohe Bay, Oahu. *Pac. Sci.*, 29: 171-180.
- Lechowicz, M.J., 1982. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia*, 52: 22-30.
- Leong, R.J.H., y C.P. O'Connell, 1969. A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26: 557-582.
- Lynch, M., 1979. Predation, competition, and zooplankton community structure: an experimental study. *Limnol. Oceanogr.*, 24: 253-272.
- Magnhagen, C., 1985. Random prey selection or active choice? An experimental study on prey size selection in three marine fish species. *Oikos*, 45: 206-216.
- Major, P.F., 1978. Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. *Anim. Behav.*, 26: 760-777.
- Malyukina, G.A., G.V. Yurkevich, 1967. The functional characteristics of the peripheral apparatus of the olfactory system in fish. *Povedeniye i retseptsiy ryb, Moscú*, p. 67.
- Manly, B.F.J., 1973. A linear model for frequency-dependent selection by predators. *Res. Popul. Ecol.*, 14: 137-150.
- Manly, B.F.J., 1974. A model for certain types of selection experiments. *Biometrics*, 30: 281-294.
- Marcotte, B.M., y H.I. Browman, 1986. Foraging behaviour in fishes: perspectives on variance. *Environ. Biol. Fish.*, 16: 25-33.
- Matsui, K., 1942. Growth of brain of bonito and tuna with special reference to their water and fat contents. *Kagaku Nanyo (Sci. South Sea)*, 5, 16 p.
- Matsui, T., 1963. Populations of anchovy baitfish (*Stolephorus*) in the vicinity of Maui, Hawaiian Islands. M.Sc. Thesis. Univ. of Hawaii, Honolulu, 98 p.
- Maurin, C.L., 1952. Les merlus des Côtes Atlantiques du

- Maroc. *J. Conseil*, 18: 34-48.
- McNeill, A., 1975. The Chordates. Cambridge Univ. Press, Gran Bretaña, p. 20.
- Mileikovsky, S.A., 1973. Speed of active movement of pelagic larvae of marine bottom Invertebrates and their ability to regulate their vertical position. *Mar. Biol.*, 23(1): 11-17.
- Miller, J.M., W. Watson y J.M. Leis, 1979. An atlas of common nearshore marine fish larvae of the Hawaiian Islands. *Univ. Hawaii, Sea Grant Misc. Rep. UNIHI-SEAGRANT-MR-80-02*, 179 p.
- Murdock, W.W., 1969. Switching in general predators: Experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monogr.*, 39: 335-354.
- Nakai, Z., K. Honjo, S. Hattori, T. Kidachi y H. Suzuki, 1962. Further examples of Hjort's hunger theory. (Resumen), En: *Second Int. Oceanogr. Congr., Abst. Pap.*, p. 263.
- Nelson, G.J., 1967. Epibranchial organs in lower teleostean fishes. *J. Zool. London*, 153: 71-89.
- Nelson, G.J., 1970. The hyobranchial apparatus of teleostean fishes of the families Engraulidae and Chirocentridae. *Am. Mus. Nat. Hist. Novitates*, New York, 2410, 30 p.
- Nelson, G.J., 1983. *Anchoa argentivittata*, with notes on other eastern Pacific anchovies and the Indo-Pacific genus *Encrasicholina*. *Copeia*, 1983: 48-54.
- O'Connell, C.P., 1972. The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29: 285-293.
- O'Connell, C.P., y J.R. Zweifel, 1972. A laboratory study of the particulate and filter feeding of the Pacific mackerel, *Scomber japonicus*. *Fish. Bull.*, 70: 973-981.
- Ohman, D.M., 1988. Behavioral responses of zooplankton to predation. *Bull. mar. Sci.*, 43: 530-550.
- Olson, R.J., y A.J. Mullen, 1986. Recent developments for making gastric evacuation and daily ration determinations. *Environ. Biol. Fish.*, 16: 183-191.
- Paloheimo, J.E., 1979. Indices of food preference by a predator. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 36: 470-473.
- Pannella, G., 1971. Otoliths daily growth layers and periodical patterns. *Science*, 173: 1124-1127.
- Pannella, G., 1974. Otolith growth patterns: an aid in age determination in temperate and tropical fishes. En: T.B. Bagenal (Ed.), *The Ageing of Fish*, Unwin Bro. Ltd., Surrey, pp. 28-39.
- Pannella, G., 1980. Growth patterns in fish *sagittae*. En: D.C. Rhoads y R.A. Lutz (Eds.), *Skeletal Growth of Aquatic Organisms. Biological Records of Environmental Changes*. Plenum Press, NY y Londres, pp. 519-560.
- Parsons, T.R., y R.J. LeBrasseur, 1970. The availability of food to different trophic levels in the marine food chain. En: J.H. Steele (Ed.), *Marine Food Chains*, Univ. Calif. Press, p. 325-243.
- Parsons, T.R., M. Takahashi y B. Hargrave, 1984. *Biological Oceanographic Processes*, 3era ed., Pergamon Press, 330 p.
- Pavlov, D.S., 1959. Experiments on the feeding of the burbot at different illuminations. *Nauchn. dokl. vyssh. Shkoly Biol. nauk.*, 4: 23-45.
- Pavlov, D.S., 1962. Some data on the olfaction of *Gaidropsarus mediterraneus* (L.) and its importance in the search of food. *Vopr. Ikhtiol.*, 2: 76-91.
- Pimentel-Gomes, F., 1953. The use of Mitscherlich's regression law in the analysis of experiments with fertilizers. *Biometrics*, 9: 498-516.
- Pimentel-Gomes, F., y E. Malavolta, 1949. Aspectos matematicos de Lei de Mitscherlich. *Anais Esc. Sup. Agr. "Luiz de Queiroz"*, 6: 193-229.
- Pyke, G.H., H.R. Pulliam y E.L. Charnov, 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quar. Rev. Biol.*, 52: 137-154.

- Ricker, W.E., 1969. Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production, and yield. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26: 479-541.
- Rosenthal, H., y G. Hempel, 1970. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.). En: J.H. Steele, (Ed.), *Marine Food Chains*, Univ. Calif. Press, p. 344-364.
- Salgado-Ugarte, I.H., 1992. El Análisis Exploratorio de Datos Biológicos. Fundamentos y Aplicaciones. Marc Ediciones y UNAM, 243 p.
- Salonen, K., J. Sarvala, I. Hakala y M. Viljanen, 1976. The relación of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 724-730.
- Scott, D.C., 1949. A study of a stream population of rock bass. *Invest. Indiana Lakes Streams*, 3: 169-234.
- Shulman, G.E., y L.M. Kokoz, 1967. Food requirements for the Azov and Black races of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* L. *Proc. Acad. Sci. USSR*, Trad. del ruso, Consult. Bureau, NY, 172: 14-15.
- Stevens, W.L., 1951. Asymptotic regression. *Biometrics*, 7: 247-267.
- Strasburg, D.W., 1960. A new Hawaiian engraulid fish. *Pac. Sci.*, 14: 395-399.
- Strauss, R.E., 1979. Reliability estimates of Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 108: 344-352.
- Strickland, J.D.H., y T.R. Parsons, 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Fish. Res. Bd. Canada Bull.*, 167, 311 p.
- Struhsaker, J.W., W.J. Baldwin y G.I. Murphy, 1975. Environmental factors affecting stress and mortality of the Hawaiian anchovy (*Stolephorus purpureus*) in captivity. *Univ. Hawaii Sea Grant Tech. Rep.*, UNIH-SEAGRANT-TR-75-02, Honolulu, 124 p.
- Struhsaker, P., y J.H. Uchiyama, 1976. Age and growth of the nehu, *Stolephorus purpureus* (Pisces: Engraulidae), from the Hawaiian Islands as indicated by daily growth increments of sagittae. *Fish. Bull.*, 74: 9-17.
- Sund, O., 1911. Undersokelser over brislingen i norske farvand vaesentlig paa grundlag av 'Michael Sars' rogt 1908. *Aarsberetning Vedkommende Norges Fiskerei*, 3: 357-410.
- Talbot, M.M., y D. Baird, 1985. Feeding of the estuarine round herring *Gilchristella aestuarius* (G & T) (Stolephoridae). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 87: 199-214.
- Taubert, B.D., y D.W. Coble, 1977. Daily rings in otoliths of three species of *Lepomis* and *Tilapia mossambica*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34: 332-340.
- Taylor, C.C., 1958a. A note on Lee's phenomenon in Georges Bank Haddock. *Spe. Publ. ICNAF*, 1: 243-251.
- Taylor, C.C., 1958b. Cod growth and temperature. *J. Conseil*, 23: 366-370.
- Taylor, C.C., 1959. Temperature and growth -the Pacific razor clam. *J. Conseil*, 25: 93-101.
- Taylor, C.C., 1960. Temperature, growth, and mortality -the Pacific cockle. *J. Conseil*, 26: 177-224.
- Taylor, C.C., 1962. Growth equations with metabolic parameters. *J. Conseil*, 27: 270-286.
- Teichmann, H., 1954. Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische. *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, 43: 94-105.
- Tester, A.L., 1951. The distribution of eggs and larvae of the anchovy, *Stolephorus purpureus* Fowler, in Kaneohe Bay, Oahu, with a consideration of the sampling problem. *Pac. Sci.*, 5: 321-346.
- Tester, A.L., 1955. Variations in egg and larva production of the anchovy, *Stolephorus purpureus* Fowler, in Kaneohe Bay, Oahu, during 1950-1952. *Pac. Sci.*, 9: 31-41.
- Tester, A.L., y D.L. Yamashita, 1950. Nehu eggs in the

- Ala Wai canal. *Hawaii Marine Lab., News. Circ.*, 10, 2 p.
- Tester, A.L., y R.W. Hiatt, 1952. Variations in the vertebral number of the anchovy (*Stolephorus purpureus*) in the Hawaiian waters. *Pac. Sci.*, 6: 59-70.
- Tilney, F., 1923. Genesis of cerebellar functions. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 9: 137-169.
- Tomlinson, P.K., y N.J. Abramson, 1961. Fitting a Von Bertalanffy growth curve by least squares. *Fish. Bull.*, 116: 3-69.
- Vanderploeg, H.A., y D. Scavia, 1979a. Calculations and use of selectivity coefficients of feeding: zooplankton grazing. *Ecol. Modelling*, 7: 135-149.
- Vanderploeg, H.A., y D. Scavia, 1979b. Two electivity indices for feeding with special reference to zooplankton grazing. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 36: 362-365.
- Von Bertalanffy, L., 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II). *Human Biology*, 10: 181-213.
- Walford, L.A., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull.*, 90: 141-147.
- Watkin, E.E., 1927. Investigations of Cardigan Bay herring. *Rep. Mar. Freshwater Invest.*, 2, 13 p.
- Watson, W., 1974. Diel changes in the vertical distributions of some common fish larvae in southern Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. *M.Sc. Thesis, Univ. Hawaii, Honolulu*, 174 p.
- Watson, W., y J.M. Leis, 1974. The ichthyoplankton of Kaneohe Bay, Hawaii. *Univ. Hawaii Sea Grant Tech. Rep. UNIH-SEAGRANT-TR-75-01, Honolulu*, 178 p.
- Werner, R.G., y J.H.S. Blaxter, 1980. Growth and survival of larval herring (*Clupea harengus*) in relation to prey density. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.*, 37: 1063-1069.
- Williams, V.R., y T.A. Clarke, 1983. Reproduction, growth, and other aspects of the biology of the gold spot herring, *Herklotsichtyhs quadrimaculatus* (Clupeidae), a recent introduction to Hawaii. *Fish. Bull.*, 81: 587-597.
- Wilson, K.H. y P.A. Larkin, 1980. Daily growth rings in the otoliths of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1495-1498.
- Windell, J.T., y S.h. Bowen, 1978. Methods for study the fish diets based on analysis of stomach contents. En: T. Bagned (Ed.), *Methods for the Assessment of Fish Production in Fresh Waters*, 3era ed., Oxford Blackwell Scientific Publ., pp. 219-226.
- Wongratana, T., 1983. Diagnoses of 24 new species and proposal of a new name for a species of Indo-Pacific clupeoid fishes. *Jap. J. Ichthyol.*, 29: 385-407.
- Yamashita, D.L., 1951. The embryological and larval development of the nehu, an engraulid baitfish of the Hawaiian Islands. *M.Sc. Thesis, Univ. Hawaii, Honolulu*, 65 p.