



INSTITUTO DEL MAR DEL PERU

Boletín

ISSN-0378-7699
VOLUMEN 7 N° 4

LA RACION DE MANTENIMIENTO, LA DENSIDAD DE
MANTENIMIENTO Y LA EFICIENCIA DE CRECIMIENTO
DE Engraulis ringens Y Sardinops sagax COMO UNA
MEDIDA DE SU POTENCIA ECOLOGICA

Zoila Villavicencio R.
Peter Muck

Publicación N° 5 de PROCOPA
pagada por la Agencia Alemana
de Cooperación Técnica (GTZ)

CALLAO-PERU 1983

C Instituto del Mar del Perú
Esq. Gamarra y Gral. Valle s/n
Teléfono 297630
Apartado postal 22
Callao, PERU

Hecho el depósito de ley.

Reservados todos los derechos de reproducción total o parcial,
la fotomecánica y los de traducción.

Impreso en el Perú
Servicios de Impresiones de IMARPE
Esq. Gamarra y Gral. Valle s/n
Teléfono 297630
Apartado postal 22
Callao, PERU

Conducción editorial: Dr. Antonio Landa Cannon, Editor Científico

Bol. Inst. Mar Perú-Callao, Vol. 7, N° 4, 69-108, junio 1983

LA RACION DE MANTENIMIENTO, LA DENSIDAD DE
MANTENIMIENTO Y LA EFICIENCIA DE CRECIMIENTO
DE Engraulis ringens Y Sardinops sagax
COMO UNA MEDIDA DE SU POTENCIA ECOLOGICA

por:

Zoila Villavicencio R.
Peter Muck

CONTENIDO

| | <u>Pag.</u> |
|--|-------------|
| RESUMEN | 73 |
| SUMMARY | 75 |
| INTRODUCCION | 76 |
| MATERIAL Y METODOS | 78 |
| a. <u>La ración de mantenimiento</u> | 78 |
| b. <u>La densidad de mantenimiento (para larvas)</u> | 80 |
| c. <u>La eficiencia de crecimiento</u> | 83 |
| RESULTADOS | 84 |
| DISCUSION Y CONCLUSIONES | 89 |
| REFERENCIAS - REFERENCES | 95 |
| TABLAS - TABLES | 99 |
| FIGURAS - FIGURES | 103 |

LA RACION DE MANTENIMIENTO, LA DENSIDAD DE
MANTENIMIENTO Y LA EFICIENCIA DE CRECIMIENTO
DE Engraulis ringens Y Sardinops sagax
COMO UNA MEDIDA DE SU POTENCIA ECOLOGICA

Por: Zoila Villavicencio R.¹ y Peter Muck²

- 1 Instituto del Mar del Perú, Apartado 22, Callao, Perú
- 2 Programa Cooperativo Peruano-Alemán de Investigación Pesquera (PROCOPA), Instituto del Mar del Perú, Apartado 22, Callao, Perú

RESUMEN

Presentamos en este estudio resultados calculados sobre la potencia ecológica de la anchoveta y sardina peruana mediante el procesamiento de datos de los gastos metabólicos, velocidad de natación e ingestión de alimento en relación a diferentes tallas de peces, temperaturas y densidades de alimento.

Como una medida de la potencia ecológica hemos calculado: (1) la ración de mantenimiento, (2) la eficiencia de crecimiento y (3) la densidad del alimento para mantenimiento (para larvas).

Asumiendo un alimento mixto de fito y zooplancton (1 g peso húmedo = 1000 cal) y una eficiencia de asimilación de 0.7 tenemos para la ración de mantenimiento expresada en calorías por individuo por día y en porcentaje del peso húmedo por día:

| cm | Anchoveta | | Sardina | |
|------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| | 14°C | 20°C | 14°C | 20°C |
| 0.5 | 0.08 cal/día (0.2%) | 0.15 cal/día (3.6%) | 0.04 cal/día (0.8%) | 0.09 cal/día (1.9%) |
| 1.0 | 0.35 (1.8) | 0.63 (3.2) | 0.22 (0.7) | 0.50 (1.6) |
| 10.0 | 170. (1.9) | 302. (3.4) | 342. (2.6) | 764. (5.8) |
| 20.0 | 1179. (2.2) | 2095. (4.0) | 5169. (5.4) | 11563. (12.2) |

Para la eficiencia de crecimiento (ejemplo dado para una ración diaria de 6% del peso del cuerpo):

| cm | Anchoveta | | Sardina | |
|------|-----------|------|---------|-------|
| | 14°C | 20°C | 14°C | 20°C |
| 0.5 | 0.47 | 0.28 | 0.61 | 0.48 |
| 1.0 | 0.49 | 0.33 | 0.62 | 0.51 |
| 10.0 | 0.48 | 0.30 | 0.40 | 0.02 |
| 20.0 | 0.44 | 0.23 | 0.07 | -0.72 |

y para la densidad del alimento para mantenimiento de larvas (asumiendo un alimento de nauplios-equivalentes, 110 µm ancho, 0.0008 cal/partícula), expresado en partículas/l:

| cm | Anchoveta | | Sardina | |
|-----|-----------|-----|---------|--|
| | 20°C | | 20°C | |
| 0.5 | 144 | 84 | | |
| 1.0 | 200 | 185 | | |

SUMMARY

We are presenting in this study the calculated results about the ecological power of the Peruvian anchovy and sardine based on the computation of data about metabolic losses, swimming speed and feeding rate in relation to body size, temperature and food density.

As a measurement for the ecological power we have calculated: (1) the maintenance ration, (2) the growth efficiency and (3) the maintenance food density (for larvae).

Assuming a mixed diet of phyto and zooplankton (1 g wet weight = 1000 cal) and an average assimilation efficiency of 0.7 we get for the maintenance ration expressed in calories per animal per day and in percentage of body wet weight:

| cm | Anchovy | | Sardine | |
|------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| | 14°C | 20°C | 14°C | 20°C |
| 0.5 | 0.08 cal/day (0.2%) | 0.15 cal/day (3.6%) | 0.04 cal/day (0.8%) | 0.09 cal/day (1.9%) |
| 1.0 | 0.35 (1.8) | 0.63 (3.2) | 0.22 (0.7) | 0.50 (1.6) |
| 10.0 | 170. (1.9) | 302. (3.4) | 342. (2.6) | 764. (5.8) |
| 20.0 | 1179. (2.2) | 2095. (4.0) | 5169. (5.4) | 11563. (12.2) |

For the growth efficiency (the example is related to a daily ration of 6% of the body weight):

| cm | Anchovy | | Sardine | |
|------|---------|------|---------|-------|
| | 14°C | 20°C | 14°C | 20°C |
| 0.5 | 0.47 | 0.28 | 0.61 | 0.48 |
| 1.0 | 0.49 | 0.33 | 0.62 | 0.51 |
| 10.0 | 0.48 | 0.30 | 0.40 | 0.02 |
| 20.0 | 0.44 | 0.23 | 0.07 | -0.72 |

and for the maintenance food density for larvae (assuming a diet of nauplius-equivalents, 110 μ m width, 0.0008 cal/ particle) expressed in particles/l:

| cm | Anchovy | Sardine |
|-----|---------|---------|
| | 20°C | 20°C |
| 0.5 | 144 | 84 |
| 1.0 | 200 | 185 |

INTRODUCCION

Este estudio ha sido hecho con el objeto de combinar diferentes informaciones sobre la anchoveta y la sardina peruana para estimar su potencia ecológica.

La potencia ecológica puede ser definida como la cuantificación de la estrategia de vida especie-específica y el análisis de ésta es un paso en el camino de la comprensión de los mecanismos complejos responsables de dos características claves de un ecosistema: su estabilidad y su

dinámica.

Para ésto se presentan resultados calculados a base de datos de: (1) ingestión de alimento, (2) gastos metabólicos y (3) velocidad de natación en relación a (4) diferentes tallas de peces, (5) diferentes temperaturas y (6) diferentes densidades de alimento.

Como una medida de la potencia ecológica hemos calculado:

- (1) La ración de mantenimiento.
- (2) La densidad del alimento para mantenimiento.
- (3) La eficiencia de crecimiento.

Estos tres aspectos están ligados entre ellos y describen:

- (1) La cantidad diaria de alimento que el animal tiene que ingerir para prevenir la inanición.
- (2) La densidad del alimento en el ambiente que garantiza una ración de mantenimiento.
- (3) La productividad como un resultado de la disponibilidad del alimento y su demanda.

Los resultados obtenidos sugieren diferencias importantes, pero asimismo cabe puntualizar que el juego de datos usados todavía no está completo y que ha sido necesario hacer algunas generalizaciones. Así, los resultados presentados deben ser usados como una idea preliminar sobre las estrategias de vida de ambas especies y para indicar la dirección de estudios futuros.

MATERIAL Y METODOS

a. La ración de mantenimiento

La ración de mantenimiento (R_m) está definida como la cantidad de alimento ingerido que es necesaria para compensar los gastos metabólicos. En este caso la tasa de producción se hace cero y no hay crecimiento ni inanición.

Esta ración puede ser expresada como el cociente de los gastos metabólicos (M) y la eficiencia de asimilación (E_a):

$$R_m = \frac{M}{E_a}$$

Los gastos metabólicos por sí mismos son influenciados por (i) la actividad de los animales, (ii) el peso del cuerpo y (iii) la temperatura. Mediante el uso de los valores de la Tabla 1 para las constantes a, b, d, y el exponente c que relaciona el peso con el metabolismo, la ración de mantenimiento puede ser calculada mediante la fórmula 1:

$$(1) \quad R_m = \frac{(a e^{bT} + dV_w^c) \times 24}{E_a}; \text{ cal/an x día}$$

donde:

w = peso húmedo (g)

V = la velocidad de natación (cm por segundo)

T = la temperatura (°C)

Los valores para a, b y d fueron estimados en base a experimentos de laboratorio de las mediciones de tasas de respiración para anchoveta

y sardina que son descritas en Villavicencio (1981).

Para expresar la ración de mantenimiento en porcentaje del peso húmedo del cuerpo, hemos transformado:

$$(2) \quad R_{m\%} = \frac{\frac{R_m}{W}}{1000} \times 100$$

1000 es un factor que relaciona el contenido calórico de alimento con su peso húmedo según Trumble (1979): 1 g de peso húmedo de plancton mezclado (fito y zooplancton) tiene un contenido calórico promedio de 1000 calorías.

Para las conversiones longitud/peso hemos usado las siguientes ecuaciones dadas en Villavicencio y Muck (1983):

$$(3) \quad L_{Sardina} = e^{\frac{\ln W - \ln 0.2688}{2.705}}; \text{ (cm)}$$

$$(4) \quad L_{Anchoveta} = e^{\frac{\ln W - \ln 0.2154}{2.604}}; \text{ (cm)}$$

La velocidad de natación como una medida de la actividad del animal se ha expresado en longitudes del cuerpo por segundo. Para relacionar la velocidad de natación y la talla se han tomado datos de la literatura para larvas y juveniles y nuestros datos de los experimentos de laboratorio para adultos.

Ploteando estos datos versus la talla del animal (Fig. 2), hemos desarrollado la ecuación 5 para la relación talla/velocidad de natación durante la alimentación:

$$(5) \quad V = fL^g - \left(\frac{1}{1 + e^{\frac{1}{h} - iL}} - j + k \ln L \right); \text{ (cuerpos/seg)}$$

Los experimentos para estimar la velocidad de natación en la alimentación, fueron llevados a cabo de la siguiente manera: se adaptó un tanque especial (4000 litros) con una cuadrícula colocada en el fondo, con cuadrados de 20 x 20 cm. La medición de la distancia que los peces avanzaban se realizó individualmente en forma visual, contando los cuadrados completos que cruzaban, cronometrando simultáneamente el tiempo. Con el fin de que las medidas sean precisas, se disminuía el volumen del agua a una altura de 40 cm para garantizar la natación horizontal de los peces. Las sardinas y anchovetas fueron alimentadas con "Iniciarina", nauplios de artemia y copépodos. Hemos observado dos velocidades de natación al alimentarse: frenesí, velocidad máxima al inicio de la alimentación; filtración, natación con despliegue total y continuo de branquias.

Para chequear el cálculo de las raciones de compensación, hemos usado resultados de los experimentos de ayuno. Para éstos se aclimató previamente 21 ejemplares de sardina durante 2 meses en un estanque de 4000 litros iniciándose luego el período de ayuno que duraría hasta que el pez muriera.

Se midieron y pesaron anestesiados con una solución de Quinaldine a 5 ppm cada semana y se registró la disminución de peso con el tiempo de ayuno. El ayuno no fue total porque el agua no estuvo completamente filtrada y tenía algunos organismos del plancton los que fueron encontrados en los contenidos estomacales.

b. La densidad de mantenimiento (para larvas)

La densidad de mantenimiento (D_m) representa la densidad del alimento en el ambiente que es necesaria para garantizar la ración de mantenimiento.

Se ha estimado esta densidad mediante una interpolación lineal:

$$(6) \quad D_m = \frac{(R_{D2} - R_m) D_1 + (R_m - R_{D1}) D_2}{(R_{D2} - R_{D1})}; \text{ (ind./l)}$$

R_{D2} y R_{D1} significan las raciones diarias para dos diferentes densidades del alimento ($D1$, $D2$). Estas raciones las hemos calculado mediante la siguiente fórmula:

$$(7) \quad R = 0.004 W^{0.76} D^{0.79}; \text{ (}\mu\text{g peso seco/ind./día)}$$

donde:

W = es el peso individual de las larvas (μg peso seco)

D = la densidad de la presa (individuos/l)

la cual representa una aproximación empírica desarrollada en base de resultados de laboratorio sobre la alimentación de larvas de diferentes peces pelágicos (incluyendo E. mordax) con nauplios y rotíferos a diferentes densidades para 20°C (Villavicencio y Muck, en prep.). Estos datos sugieren que los factores básicos para la cantidad de la ración diaria son el tamaño de la larva y la densidad de la presa.

Hemos usado esta fórmula porque todavía no hay resultados experimentales sobre la alimentación para larvas de E. ringens y S. sagax. Como esta fórmula puede ser solamente una aproximación, hemos calculado la densidad de mantenimiento con un rango en la base de una desviación de $\pm 20\%$ de la ración calculada mediante la fórmula (7).

Para expresar R de la fórmula (7) en rotíferos/nauplios-equivalentes por animal por día, hemos usado las transformaciones siguientes:

1 Rotífero (Brachionus plicatilis, Theilacker and McMaster, 1971)

| | | |
|--------------------|---|--------------------|
| ancho | = | 133 μm |
| peso seco | = | 0.16 μg |
| contenido calórico | = | 0.00085 cal |

1 Nauplio (mencionado en Theilacker and Dorsey, 1980)

| | | |
|--------------------|---|---|
| ancho | = | 90 μm |
| peso seco | = | 0.15 μg (Houde and Schekter, 1980) |
| contenido calórico | = | 0.00077 cal |

Promediando estos valores tenemos que para una partícula de zooplankton de un ancho más o menos de 110 μm hay un peso seco de 0.15 μg y un contenido calórico de 0.0008 cal.

Debe mencionarse que esta es una generalización porque el peso del zooplankton y su contenido calórico varían estacionalmente (Laurence, 1977).

Usando la fórmula de Ware et al. (1979) calculamos que las partículas de alimento de 110 μm de ancho son los tamaños preferidos de las larvas de Engraulis ringens de 5 mm a más o menos 8 mm. La preferencia por el mismo tamaño asumimos para la sardina porque no hemos encontrado una diferencia significativa entre larvas de ambas especies en la relación longitud del cuerpo/ancho de la boca (Villavicencio y Muck, en prep.).

c. La eficiencia de crecimiento

La eficiencia de crecimiento (E_c) se calcula como el coeficiente de la producción (P) y la ración (R):

$$(8) \quad E_c = \frac{P}{R}$$

y la producción se calcula mediante:

$$(9) \quad P = (R \times E_a) - M ; (\text{cal/an.} \times \text{día})$$

6

$$(10) \quad P = (R - R_m) \times E_a ; (\text{cal/an.} \times \text{día})$$

Se han incluido los gastos energéticos para la digestión (SDA), no como elemento separado en la fórmula (1) sino dado indirectamente en un coeficiente de asimilación bajo (0.7).

RESULTADOS

La Figura 1 muestra las raciones de mantenimiento calculadas en porcentaje del peso del cuerpo para 3 pesos diferentes: (1, 10, 50 g) en relación a diferentes velocidades de natación.

Claramente, si la velocidad de natación no excede de 1.2 cuerpos por segundo, los juveniles, larvas y adultos de sardina tienen una ración de mantenimiento menor que las anchovetas de tamaños semejantes. Esto significa que en estas tallas la sardina necesita menos alimento para compensar sus gastos metabólicos que la anchoveta. Pero al aumentar el peso y la velocidad de natación, esta relación cambia. Los requerimientos de una sardina de 50 g con velocidad de natación de 2 cuerpos por segundo son el 10% de su peso y resultan 2.5 veces más altos que para la anchoveta.

Los cálculos de la Figura 3 han sido hechos asumiendo una velocidad constante de un cuerpo por segundo. Este procedimiento es conveniente para demostrar la principal influencia de los niveles de actividad sobre la ración de mantenimiento pero no toma en cuenta la relación de la talla del individuo y su respectivo comportamiento en la natación. Para operar con esta influencia, se han ploteado datos de la literatura y nuestros resultados de laboratorio para las velocidades de natación durante la alimentación relacionándolas con el peso del cuerpo. Esta curva muestra (Figura 2, panel inferior) un incremento inicial de 0.5 a 2.5 cuerpos por segundo que corresponde a tallas de 0.5 a 12 cm y el decremento respectivo para individuos mayores de 12 cm. Para decidir si hay una diferencia significativa entre sardina y anchoveta, los datos son muy pocos y heterogéneos; pero chequeando

puntos, la posible diferencia parece ser de pequeña importancia.

Si comparamos estas curvas con la arriba mostrada que describe la relación de las velocidades máximas en cuerpos seg^{-1} para todos los clupeidos (Webb, 1975), encontramos la misma tendencia general, un incremento rápido en la velocidad de natación de larvas a juveniles y un lento decremento después, alcanzando un valor más o menos constante para los adultos. La diferencia en los valores absolutos entre ambas curvas es causada por el hecho que la velocidad durante la alimentación es siempre más baja que las máximas velocidades (de escape).

La Figura 3, panel de la derecha, muestra para ambas especies que si la velocidad de natación no es constante, la ración de compensación se estabiliza para los adultos independizándolos de la acción de su peso individual. Al contrario, en el panel de la izquierda, tenemos las raciones de mantenimiento para una velocidad de natación fija, 1.0 cuerpos por segundo. Ambas han sido comparadas a dos temperaturas diferentes.

El incremento de la ración de mantenimiento se hace más o menos cero para ambas especies al comienzo de la madurez (ca. 12 cm, figura derecha).

Por encima de esta talla, aún los animales más grandes mantienen constante las raciones diarias de mantenimiento de:

- anchovetas 2% para 14°C y 4% para 20°C
- sardina 5.5% para 14°C y 12% para 20°C

Sin esta regulación (disminución de la velocidad de natación con el aumento de tamaño) una sardina de, por ejemplo, 22 g, necesitaría una ración del 60% de su peso a 20°C, figura izquierda, la cual es demasiado alta y no real.

Si conocemos la ración de mantenimiento, podemos calcular la tasa de producción con la ecuación 10, y usando la relación producción/ración conseguimos la eficiencia de crecimiento que es mostrada en la Figura 4 para sardina (línea continua) y para anchoveta (línea entrecortada) en relación a la temperatura, peso del cuerpo y ración. El punto de cruce de la curva con el eje de las X indica la ración de mantenimiento puesto que ésta es la ración para la cual la producción es cero.

Comparando ambas especies encontramos que para larvas (ca. 0.1 g) la sardina es más eficiente que la anchoveta; su ración de mantenimiento es menor y alcanza los valores máximos de eficiencia de crecimiento con raciones más bajas. Esta relación cambia cuando se incrementa el peso y es lo opuesto para los adultos.

La inclinación de la curva muestra el poder por el cual la ración puede incrementar la eficiencia de crecimiento. Para valores muy altos de la ración diaria, el factor $(R - R_m)$ en la ecuación (10) se hace insignificante y por esto la eficiencia de crecimiento es asintótica respecto al valor de eficiencia de la asimilación, 0.7.

Los requerimientos diarios han sido calculados usando datos experimentales de tasas de respiración y velocidad de natación. Para chequear los valores calculados se hizo una comparación con los resultados de experimentos de ayuno, bajo la asunción de que el mantenimiento diario (expresado en g/animal) debe ser igual a los gastos diarios de energía en condiciones de ayuno.

Para estimar los gastos diarios por ayuno, hemos usado el peso húmedo individual del pez de 9, 14, 28, 30 y 33 días de ayuno, expresado como el porcentaje de su peso húmedo inicial dividido por el tiempo de ayuno (días). Si ploteamos (Figura 5) estos puntos versus tiempo, logramos una curva con pendiente negativo, porque los gastos al comienzo

del período de ayuno son más altos que al final (ejemplo: una semana).

Al extrapolar esta curva (el mejor ajuste es una relación exponencial; $r = 0.99$) contra tiempo cero (línea cortada), podemos estimar la reducción de peso en un día de ayuno el cual es 3.3% del peso del cuerpo. Comparando los valores con los gastos calculados para un día de ayuno (= columna vertical) conseguiremos un buen ajuste usando una velocidad de natación entre 0.5 a 1 cuerpo por segundo. Esta es una velocidad más baja que la que hemos asumido para la natación en la alimentación (1.7 cuerpo por segundo para sardina de 60 g (= 16 cm, Figura 2). Esto quiere decir que los peces reducen su velocidad de natación si no hay alimento en el ambiente. Se asume esto de acuerdo a las observaciones realizadas en el experimento de ayuno: el promedio de la velocidad de natación sin alimentación fue de 0.86 cuerpos/seg + 0.13 medido 12 horas después del inicio del experimento.

La Figura 6 y la Tabla 2 muestran las densidades de mantenimiento calculadas teniendo a los nauplios como alimento o alternativamente partículas de alimento de tamaño comparable (110 μ m ancho y un contenido calórico de 0.0008 cal por partícula). Comparando las densidades de mantenimiento con densidades de las partículas en el ambiente, hemos usado los datos dados en Villavicencio y Muck (en prep.). La línea discontinua en la Figura 6 indica la máxima densidad de alimento que ha sido reportada para esta clase de tamaño en el sistema de afloramiento peruano.

Si asumimos una desviación de más o menos 20% (líneas verticales en la Figura 6) en la cantidad de alimento diario ingerido (20°C), encontramos que no hay un traslape en las densidades requeridas para larvas menores de 6 mm. Esto significa que en este grupo de tamaño, la sardina puede compensar los gastos energéticos diarios alimentándose en un ambiente cuya densidad de alimento es la mitad de lo que la ancho-

veta necesitaría. Comparando la línea continua que representa el promedio, todas las larvas de sardina necesitan una menor densidad de alimento que la anchoveta. La extrapolación de la curva de la densidad del alimento para mantenimiento conduciría a la idea de que hay clases de tamaño de larvas para las cuales las densidades de alimento serían irrealmente altas. Pero esto es erróneo porque el tamaño de la partícula del alimento preferido aumenta con el crecimiento de las larvas, desde la clase de tamaño de los nauplios (y sólo para éstos hemos hecho los cálculos) a partículas más grandes como los copepoditos y copépodos (Hunter, 1972, 1980; Beyer, 1980; Ware et al., 1979).

Comparando las densidades de alimento requeridas con la situación en el campo, representada por la línea discontinua, encontramos en general que las larvas necesitan concentraciones de alimento tan altas como la densidad máxima de las partículas del tamaño preferido.

En la Tabla 2 mostramos los resultados calculados para velocidades de natación durante la alimentación, la ración diaria que sería ingerida a una determinada densidad de alimento y la ración de mantenimiento con la respectiva densidad de mantenimiento, para cuatro longitudes diferentes de larvas.

La ración diaria está calculada (ecuación 7) para dos densidades, 50 y 250 nauplios-equivalentes por litro. En base de la dependencia densidad-consumo de alimento, calculamos mediante una interpolación lineal (ecuación 6) la densidad de alimento para mantenimiento, esto es: la densidad de alimento que el individuo necesita para conseguir exactamente la ración que es necesaria para compensar sus gastos energéticos.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

El punto más interesante es indudablemente la diferencia entre la potencia ecológica de larvas y adultos: parece que cuando larva la sardina muestra superioridad y cuando adulta la anchoveta. El punto de cruce para esta relación es alrededor de los 7 cm de longitud del cuerpo. Los resultados para los adultos están basados en experimentos de laboratorio (Villavicencio, 1981) y están de acuerdo con lo encontrado por otros autores (ver Discusión en Villavicencio y Muck, 1983). Tanto la ración de mantenimiento más elevada como la más baja productividad de las sardinas adultas es causada por su ineficiente ejecución de la natación que requiere casi de toda la energía asimilada, entre 82-92% (Lasker, 1973); pero en el caso de las larvas, los experimentos exactos de laboratorio para la determinación de los requerimientos de energía faltan para ambas, S. sagax y E. ringens, y se deben usar los valores dados con el cuidado debido.

Si comparamos el alimento requerido calculado para una larva de 8 mm, con el dado por Hunter (1972) (basándose en medidas de respiración de Lasker), tenemos: para anchoveta 0.15 - 0.28 cal/ind./día equivalente en nauplios, 188 - 350 nauplios/día. En Hunter, 0.088 cal/ind./día, 110 nauplios por animal por día. Para sardina tenemos 0.11 - 0.26 cal/ind./día con un equivalente en nauplios de 188 - 350 ind./día (14-20°C).

Si es correcta la asunción que no hay una diferencia significativa entre los requerimientos energéticos de la anchoveta de California y de la anchoveta peruana, las razones para que los valores calculados sean en promedio 2 veces más altos que los dados por Hunter, podrían ser:

- (1) Sobreestimación de la actividad de la larva asumiendo una velocidad de natación que corresponde a 24 horas de alimentación.
- (2) Que los valores para la anchoveta de California están subestimados porque las condiciones experimentales habrían reducido la actividad de las larvas (mencionado en Hunter, 1980).
- (3) Al sobreestimar el peso para una longitud de larva dada, se habría calculado demasiado alto los requerimientos de energía. Este problema es discutido en Villavicencio y Muck (1983) y existe porque todavía no hay una determinación exacta de la relación longitud/peso para larvas de E. ringens y S. sagax.

Comparando la densidad de alimento para mantenimiento de larvas entre 4-10 mm, Tabla 2, tenemos un promedio de 168 nauplios equivalentes para anchoveta y 123 para sardina y como promedio para ambos: 146 nauplios-equivalentes. Si la densidad del alimento en el ambiente baja de esta cantidad, la consecuencia inmediata será la inanición. Sabemos que la larva de anchoveta solamente puede resistir 2.5 - 4.5 días de ayuno (15 - 18°C, Lasker, 1964; Kramer y Zweifel, 1970; Rojas de Mendiola, 1980); una densidad de alimento menor que la crítica (alrededor de 146 nauplios por litro) debe decrecer la tasa de sobrevivencia. Esta conclusión está de acuerdo con resultados de laboratorio en los cuales las larvas de peces pelágicos fueron cultivados desde la eclosión hasta los 8 mm en diferentes densidades de alimento. Los resultados en la Tabla 3 muestran que la tasa de sobrevivencia se incrementa en forma significativa cuando la densidad del alimento es más alta que 100 nauplios/l.

Resultados comparables son mostrados en: Pitcher y Hart (1980), para la llamada "densidad crítica" de alimento, la que es definida como el nivel al que en valores menores de éste la tasa de sobrevivencia de la población de larvas es menos del 10%: Clupea harengus, 171 (partículas de zooplancton/l); Anchoa mitchilli, 107; Achirus lineatus,

130: Archosargus rhomboidalis, 34.

Si comparamos los valores calculados para S. sagax con los resultados experimentales para la sardina del Pacífico, S. caerulea (Lasker, 1973), encontramos un buen ajuste con la ración de mantenimiento durante la actividad de la alimentación (Tabla 4).

Si la ración diaria es más alta que la ración de mantenimiento, el organismo puede invertir esta energía sobrante en su crecimiento, acumulación de reservas o reproducción. Como lo ya mencionado líneas arriba, la sardina parece ser más eficiente durante sus períodos de larva y juvenil y menos eficiente que la anchoveta cuando adulta. Una sardina de 25 g necesita más del 4.5% (14°C) y más del 10% (20°C) de su peso como ración diaria para conseguir una tasa positiva de producción mientras que la anchoveta del mismo tamaño necesita más del 2.2% (14°C) y más del 3.5% (20°C) (Figura 3). Esta relación muestra así mismo que para sardinas adultas los cambios en la temperatura incrementan la ración diaria hasta cerca de los valores reportados máximos para animales de esta clase de tamaño: carpa (24.4 g): 12.3%, Ivlev (1939); E. ringens (7-25 g): 5%, Cushing (1955); Brevoortia tyrannus (25.8 g): 0.8 - 7.8%, Durbin (1980).

Con respecto al fenómeno de "El Niño", los incrementos en temperatura tendrían un efecto más negativo en la tasa de producción para la sardina adulta que para la anchoveta adulta. Debido a esto es que es razonable pensar que en forma opuesta a la anchoveta la estrategia de producción de la sardina adulta se adapta más a la acumulación de reservas para resistir tiempos de baja disponibilidad de alimento que a la reproducción. Datos de campo sobre la capacidad de reproducción podrían ser interpretados en esta forma: para anchoveta un valor promedio de 2000 huevos y para sardina sólo 500 huevos; esto es por gramo por hembra (cálculo a base de la comunicación personal de G. Luyo: una anchoveta de 12 cm produce 25000 huevos y una sardina de 14 cm, 13000

hueyos).

Hunter (1972) puntualiza que las laryas de anchoveta del norte, justamente después de la reabsorción del saco vitelino, requieren 37 veces más la densidad de alimento que una larva mayor; la razón para ésto es el bajo porcentaje de éxito en la alimentación (10%) al iniciarse ésta, la cual va mejorando rápidamente por el aprendizaje y por el incremento de la capacidad de las larvas. Otros autores muestran un amplio rango en el porcentaje de éxito en la alimentación de larvas: 2 - 6% para arenque (Blaxter and Haines, 1971), 32 - 62% para lenguado (Blaxter and Haines, 1971), 60 - 100% para pez aguja (Rosenthal and Fonds, 1973). Nuestros valores calculados de la Tabla 3 y Figura 6 no muestran este efecto. Nuestra explicación podría ser que la fórmula que hemos usado para los cálculos de la ración diaria y que fue desarrollada tomando resultados reunidos de especies diferentes está nivelando este "efecto de primera alimentación".

Al introducir el "efecto de primera alimentación", la densidad del alimento sería más alta para larvas menores de 8 mm que lo mostrado en la Figura 6. Pero de todas maneras, la densidad de alimento requerida por las larvas está cerca a los valores más altos de las densidades reportadas en el ecosistema marino y ésto está de acuerdo con la opinión general que la clave de la sobrevivencia larval está en las concentraciones (manchas) de alimento y no en un promedio de la densidad del alimento distribuido uniformemente. Estas "manchas" son estructuras inestables y pueden ser destruidas por diferentes factores como vientos, corrientes, etc. (Lasker, 1975; Walsh, 1978).

Analizando los resultados desde el punto de vista del Fenómeno "El Niño", tenemos efectos que influyen en el metabolismo y el consumo

como son : (1) el incremento de temperatura, el cual causa un aumento de la ración de mantenimiento requerida y una reducción del alimento disponible debido a (2) una producción primaria disminuída. Indudablemente en una situación crítica como ésta, la mayor tasa de sobrevivencia estará en el lado de aquellas larvas que tienen las menores demandas de alimento, y los resultados aquí expuestos sugieren que éstas son las de sardina.

La ración de mantenimiento no es independiente de la dieta. Por O'Connel (1969, 1972) y Lasker (1973), sabemos que ambas especies tienen la oportunidad de alimentarse filtrando fitoplancton y zooplancton pequeño y predando partículas (organismos más grandes). En todos nuestros cálculos hemos asumido una dieta mixta de fito y zooplancton y una eficiencia de asimilación de 0.7. Así, una sardina de 25 g tiene que usar 2.8 g por día del alimento ingerido sólo para compensar los gastos metabólicos durante la natación. Esto sería una descripción de un comportamiento filtrador permanente de alimento. Pero si la sardina se alimenta de partículas más grandes, zooplancton puro (por ejemplo eufáusidos), la eficiencia de asimilación se incrementaría a 0.85 (Lasker, 1973) y el contenido calórico de 1 g húmedo de alimento se incrementa de 1000 cal (plancton mixto) a 1300 (eufáusidos; Trumble, 1977). En este caso, la ración diaria de mantenimiento para una sardina de 25 g (20°C) decrecería a 1.74 g lo cual significa sólo 6.9% del peso del cuerpo. Entonces, si expresamos la ración de mantenimiento en por ciento del peso del cuerpo, este valor puede ser influenciado en un rango amplio por la estrategia de alimentación especie y edad específica. En el caso de la sardina adulta puede haber un mecanismo para la optimización de su balance de energía mediante una dieta pura de organismos grandes de zooplancton, lo que sería más adecuado que una filtración de alimento mixto o de fitoplancton puro.

Discutiendo estas asunciones bajo el aspecto de competencia alimenti-

cia entre ambas especies, ésto podría ser una pauta de que hay solamente un pequeño traslape de nichos alimenticios para los adultos. Si comparamos esta conclusión, basada en especulaciones bajo el punto de vista de la optimización del balance de energía con datos de campo del contenido de los estómagos de anchoveta y sardina adultas, encontramos que: Parece que hay una tendencia general a que la sardina tenga un porcentaje más alto de zooplancton en sus estómagos que la anchoveta (Alamo, comunicación personal).

Resumiendo los resultados y las hipótesis aquí discutidas, podemos postular las siguientes conclusiones:

1. La potencia ecológica de la larva de sardina es más alta que la de anchoveta. Una menor ración de mantenimiento trae consigo una densidad menor de mantenimiento, o en otras palabras, las larvas de sardina pueden todavía crecer en una densidad de alimento en la cual las larvas de anchoveta ya no podrían y estarían sufriendo inanición.
2. Debido a que las larvas no pueden resistir más de 3-4 días de ayuno, esta diferencia en su potencia ecológica influirá en la tasa de mortalidad con desventajas para la anchoveta en tiempos de baja concentración de alimento y elevados requerimientos alimenticios por las altas temperaturas. Por ésto, el fenómeno "El Niño" es un período más crítico para las larvas de anchoveta que para las de sardina.
3. Los juveniles y adultos de anchoveta son más eficientes que los de sardina, siendo lo contrario en el período larval. La mayor potencia ecológica se manifiesta en la necesidad de una menor ración de mantenimiento y una mayor producción, lo que significa que pueden usar la energía del alimento "más pronto" que la sar-

dina para crecimiento, acumulación de reservas o reproducción.

4. Interpretando ésto en el nivel poblacional y bajo el aspecto de las estrategias de vida, podemos decir que la anchoveta ha evolucionado compensando su mortalidad larval mediante una elevada productividad y reproducción. La sardina compensa su baja eficiencia de producción y reproducción cuando adulta, con la alta aptitud física de sus larvas.

REFERENCIAS

- BEYER, J.B. 1980. Feeding success of clupeoid fish larvae and stochastic thinking. Dana, Vol. 1:65-91
- BLAXTER, J.H.S. and M.E. STAINES. 1971. Food searching potential in marine fish larvae. in 4th European Marine Biology Symposium; edited by Crisp, D.J., Cambridge University Press, 467-481
- CUSHING, D.H. 1978. Upper trophic levels in upwelling areas. in Upwelling Ecosystems; edited by R. Boje and M. Tomczak, p. 101-110
- DURBIN, A.G. and E.G. DURBIN. 1975. Grazing rates of the Atlantic menhaden as a function of particle size and concentration. Mar.Biol. 33:265-277
- HOUDE, E.D. 1978. Critical food concentrations for larvae of three species of subtropical marine fishes. Bull.Mar.Sci., 28: 395-411
- and R.C. SCHEKTER. 1980. Functional and developmental responses of fish larvae to varying prey concentrations. Sym-

posium on Early Life History of Fish, Woods Hole, Massachusetts 1979, in press.

HUNTER, J.R. 1972. Swimming and feeding behaviour of larval anchovy, Engraulis mordax. Fish.Bull.U.S., 7:821-838

----- 1980. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. Draft, based on lectures presented at University of Washington, College of Fisheries, Sea Grant Lectureship on the Early Life History of Marine Fishes, April/May 1979.

IVLEV, V.S. 1939. Energy balance in carp. Zoologicheskii Zhurnal, 18:303-318

KRAMER, D. and J.R. ZWEIFEL. 1970. Growth of anchovy larvae (Engraulis mordax Girard) in the laboratory as influenced by temperature. Calif.Coop.Oceanic Fish.Invest.Rept., 14:84-87

LASKER, R. 1964. An experimental study of the effect of temperature on the incubation time, development and growth of Pacific sardine embryos and larvae. Copeia, N° 2, 399-405

----- 1973. Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardine population in the California Current. in Marine Food Chains; edited by Steele, J.J., Oliver & Boyd, Edinburgh. pp. 264-284

----- 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish.Bull.U.S., 73:453-462

LAURENCE, G.C. 1977. A bioenergetic model for the analysis of feeding and survival potential of winter flounder Pseudopleuronectes americanus larvae during the period from hatching to metamorphosis. Fish.Bull.U.S., 74:529-546

MOORE, R. 1976. Seasonal patterns in the respiratory metabolism of the mullets Mugil cephalus and Mugil curema. Contributions in Marine Science, Vol. 20:133-145

- O'CONNELL, C. 1972. The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the northern anchovy (Engraulis mordax). J.Fish.Res.Board of Canada, Vol. 29(3):285-293
- PITCHER, T.J. and P.J.B. HART. 1980. Fisheries ecology. Avi Publishing Co., Westport, Connecticut.
- ROJAS de MENDIOLA, B. 1980. Summary of the studies about food and feeding habits of the anchovy. Workshop on the Effects of Environmental Variation on the Survival of Larval Pelagic Fishes. Lima, April 1980. Workshop Report N° 28:221-230
- ROSENTHAL, H. and M. FONDS. 1973. Biological observations during rearing experiments with the garfish Belone belone. Mar. Biol., 21:203-218
- THEILACKER, G.H. and M.F. McMASTERS. 1971. Mass culture of the rotifer Brachionus plicatilis and its evaluation as a food for larval anchovies. Mar.Biol., 10:183-188
- THEILACKER, G.H. and K. DORSEY. 1980. Larval fish diversity, a summary of laboratory and field research. Workshop on the Effects of Environmental Variation on the Survival of Larval Pelagic Fishes. Lima, April 1980, Workshop Report N° 28: 105-142
- TRUMBLE, R. 1979. The bioenergetic equation (Ph.D. Thesis Dissertation, Washington University).
- VILLAVICENCIO, Z. 1981. Investigación preliminar de los requerimientos energéticos de anchoveta adulta (metabolismo estándar y actividad). Bol.Inst.Mar Perú-Callao, Vol. Extraordinario, ICANE, p. 193-205
- F. LAZO y G. CONTRERAS. 1981 Estudio del metabolismo estándar, requerimiento total de energía y actividad en juveniles de sardina. Bol.Inst.Mar Perú-Callao, Vol. Extraordinario, ICANE, p. 206-214
- y P. MUCK. 1983. Costos metabólicos de Engraulis ringens

y Sardinops sagax en relación al peso, temperatura y nivel de actividad. Bol.Inst.Mar Perú-Callao, Vol 7(3):49-68

WALSH, J.J. 1978. The biological consequences of interaction of the climatic "El Niño", and event scales of variability in the Eastern Tropical Pacific. Rapp.P.-v. Réun.Cons.Int.Explor. Mer. 173:182-192

WARE, D.M., B. ROJAS de MENDIOLA y D.S. NEWHOUSE. Behaviour of first feeding anchoveta larvae Engraulis ringens J. Symp. on Early Life History of Fish, Woods Hole, Mass., April 1979. Rapp. P.-v. Réun.Cons.Int.Explor.Mer 178

WEBB, P.W. 1975. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. Bull.Res.Bd.Can. 190:33-158

WYATT, T. 1972. Some effects of food density on the growth and behaviour of plaice larvae. Mar.Biol. 14:210-216

Tabla 1. Constantes para las ecuaciones 1 y 3.
 Table 1. Constants for equations 1 and 3.

| ECUACION | SIMBOLO | VALORES | | REFERENCIA |
|----------|----------------|-----------|---------|---|
| | | Anchoveta | Sardina | |
| 1 | a | 0.08868 | 0.02014 | Villavicencio, 1981 |
| | b | 0.09589 | 0.13679 | Villavicencio, 1981 |
| | c | | 0.90 | Moore, 1976 |
| | d | 0.03601 | 0.09971 | Villavicencio, 1981 |
| | E _a | | 0.70 | Trumble, 1979 |
| 3 | f | 0.5822 | } | de ploteo mixto de datos de literatura (ver la leyenda en Fig. 2) y resultados experimentales propios. |
| | g | 0.5262 | | |
| | h | 300. | | |
| | i | 25.5 | | |
| | j | 6.5517 | | |
| | k | 2.6453 | | |

Tabla 2. Raciones y densidades del mantenimiento para larvas de anchoveta y sardina.
 Table 2. Maintenance rations and food densities for anchoveta and sardine larvae.

| LONGITUD (mm) | Densidad | RACION DIARIA (20°C) | | RACION DE MANTENIMIENTO (14° - 20°C) | | DENSIDAD DE MANTENIMIENTO (20°C) | | |
|------------------|----------|-------------------------|---------|---|---------------|-------------------------------------|---------------|---------------|
| | | Anchoveta | Sardina | Anchoveta | Sardina | Anchoveta | Sardina | |
| 4 | 50 | a) | 0.034 | 0.038 | 0.038 - 0.066 | 0.020 - 0.045 | 0.078 - 0.129 | 0.038 - 0.071 |
| | | b) | 42 | 47 | 47 - 82 | 25 - 56 | 98 - 161 | 48 - 89 |
| | 250 | a) | 0.121 | 0.134 | | | | |
| | | b) | 151 | 168 | | | | |
| 6 | 50 | a) | 0.076 | 0.087 | 0.098 - 0.175 | 0.060 - 0.136 | 0.097 - 0.156 | 0.059 - 0.098 |
| | | b) | 95 | 108 | 123 - 219 | 75 - 170 | 121 - 195 | 74 - 123 |
| | 250 | a) | 0.272 | 0.311 | | | | |
| | | b) | 340 | 389 | | | | |
| 8 | 50 | a) | 0.135 | 0.157 | 0.188 - 0.350 | 0.138 - 0.323 | 0.113 - 0.180 | 0.085 - 0.138 |
| | | b) | 169 | 196 | 235 - 438 | 172 - 404 | 141 - 225 | 106 - 172 |
| | 250 | a) | 0.481 | 0.560 | | | | |
| | | b) | 601 | 700 | | | | |
| 10 | 50 | a) | 0.210 | 0.249 | 0.325 - 0.588 | 0.288 - 0.659 | 0.123 - 0.196 | 0.114 - 0.230 |
| | | b) | 263 | 311 | 406 - 735 | 360 - 813 | 154 - 245 | 142 - 288 |
| | 250 | a) | 0.749 | 0.886 | | | | |
| | | b) | 936 | 1108 | | | | |

Densidad: Nauplios/l; a): cal/ind./día; b): Nauplios/ind./día

Tabla 3. Tasa de sobrevivencia de larvas en relación a diferentes concentraciones de alimento.
 Table 3. Larval survival rate for different food concentrations.

| ESPECIE | ALIMENTO | CAMBIO EN LA CONCENTRACION (ind./l) | | CAMBIO EN LA TASA DE SOBREVIVENCIA | | REFERENCIA |
|---------------------------------|---|--|-------|------------------------------------|-------|---------------------------|
| | | de | hasta | de | hasta | |
| <i>Pleuronectes platessa</i> | Artemia nauplios | 100 | 200 | 32% | 54% | Wyatt, 1972 |
| <i>Engraulis mordax</i> | nauplios de zooplancton natural | 90 | 900 | 0.5% | 12% | O'Connell & Raymond, 1970 |
| <i>Anchoa mitchilli</i> | nauplios de zooplancton natural | 100 | 1000 | 5% | 48% | Houde, 1978 |
| <i>Archosargus rhomboidalis</i> | nauplios y copepoditos de zooplancton natural | 50 - 100 - 500 | | 13% - 37% - 73% | | Houde, 1978 |
| <i>Achirus lineatus</i> | nauplios y copepoditos de zooplancton natural | 50 - 100 - 1000 | | 1% - 13% - 54% | | Houde, 1978 |

Tabla 4. Raciones de mantenimiento para adultos de Sardinops caerulea y Sardinops sagax para 18°C y una eficiencia de asimilación de 0.7.

Table 4. Maintenance rations for adult Sardinops caerulea and Sardinops sagax at 18°C and assimilation efficiency of 0.7.

| Peso (g) | SARDINOPS CAERULEA | | | SARDINOPS SAGAX | | |
|----------|--------------------|--|------------------|-----------------|--|------------------|
| | Longitud (cm) | Raciones de Mantenimiento (cal/ind./h) | (%) ¹ | Longitud (cm) | Raciones de Mantenimiento (cal/ind./h) | (%) ¹ |
| 26 | 12.7 | 49 - 81 | 0.19 - 0.31 | 12.7 | 79 | 0.30 |
| 32 | 14.6 | 57 - 93 | 0.18 - 0.30 | 14.6 | 101 | 0.32 |
| 114 | 20.3 | 304 - 367 | 0.27 - 0.32 | 21.9 | 512 | 0.45 |
| 173 | 22.6 | 830 - 913 | 0.48 - 0.53 | 25.5 | 840 | 0.49 |

¹ Porcentaje del peso húmedo del cuerpo, asumiendo un alimento mixto de fito y zooplancton y un contenido calórico de: 1 g = 1000 cal

Figura 1. Raciones de mantenimiento para anchoveta y sardina de tres diferentes pesos del cuerpo en relación a diferentes velocidades de natación.

Figure 1. Maintenance rations for anchovy and sardine of three different body weights in relation to the swimming speed.

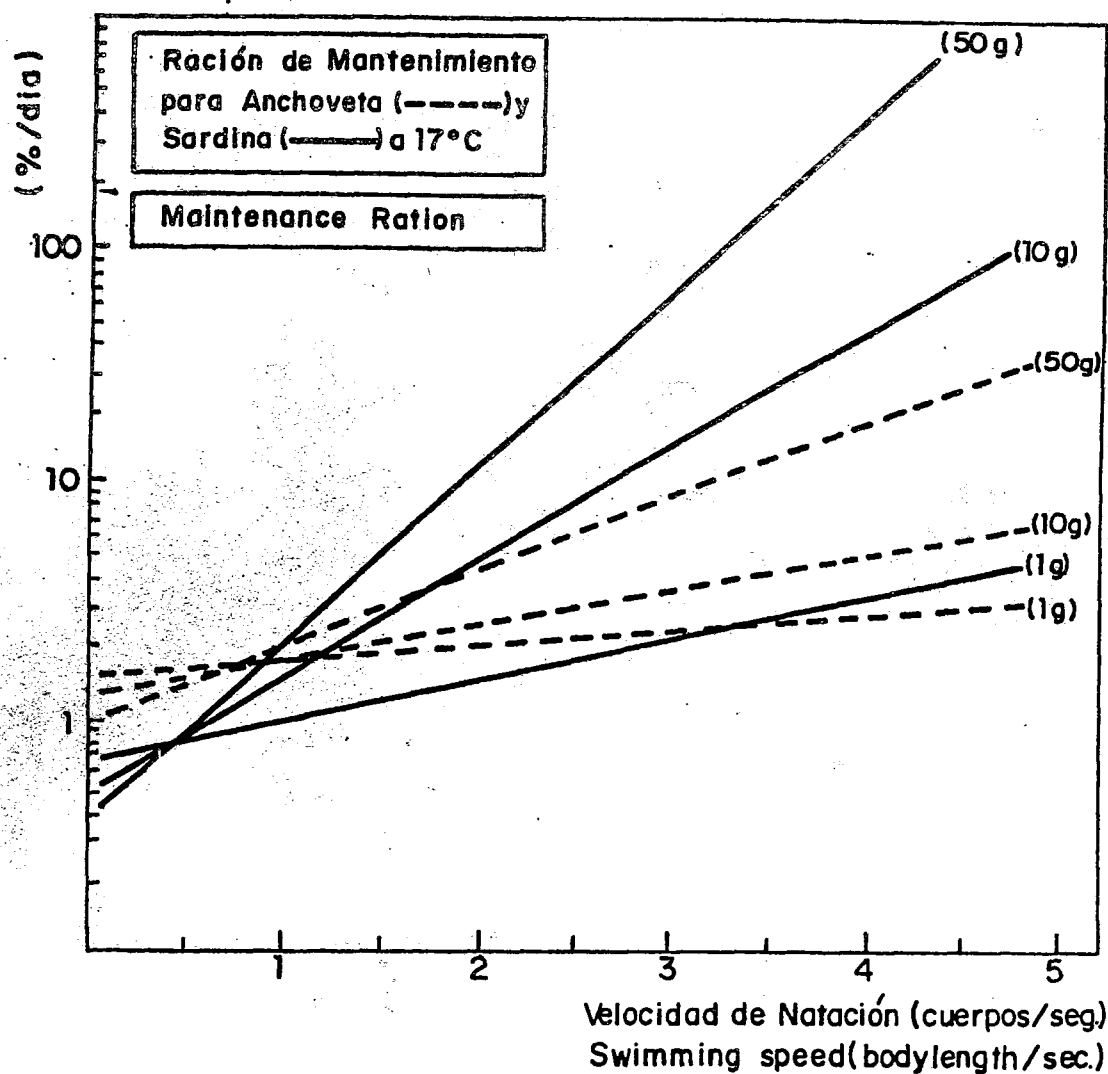


Figura 2. Arriba: Velocidad de natación máxima para clupeidos en relación a diferentes longitudes (tomado de Webb, 1975). Abajo: Velocidad de natación durante la alimentación en relación a diferentes longitudes de anchoveta (o) y sardina (●): 1) Calculada con la fórmula de Hunter (1972). 2) Blaxter and Staines (1971). 3) Theilacker and Dorsey (1980). 4) Villavicencio (1980). 5) Lasker (1973). 6) Valores experimentales de este estudio. 7) Lasker (1970).

Figure 2. Above: Maximal swimming speed for clupeids in relation to body length (redrawn from Webb, 1975). Below: Swimming speed during feeding for anchovy (o) and sardine (●) in relation to body length: 1) Calculated with the formula of Hunter (1972); 2) Blaxter and Staines (1971). 3) Theilacker and Dorsey (1980). 4) Villavicencio (1980). 5) Lasker (1973). 6) Experimental data of this study. 7) Lasker (1970).

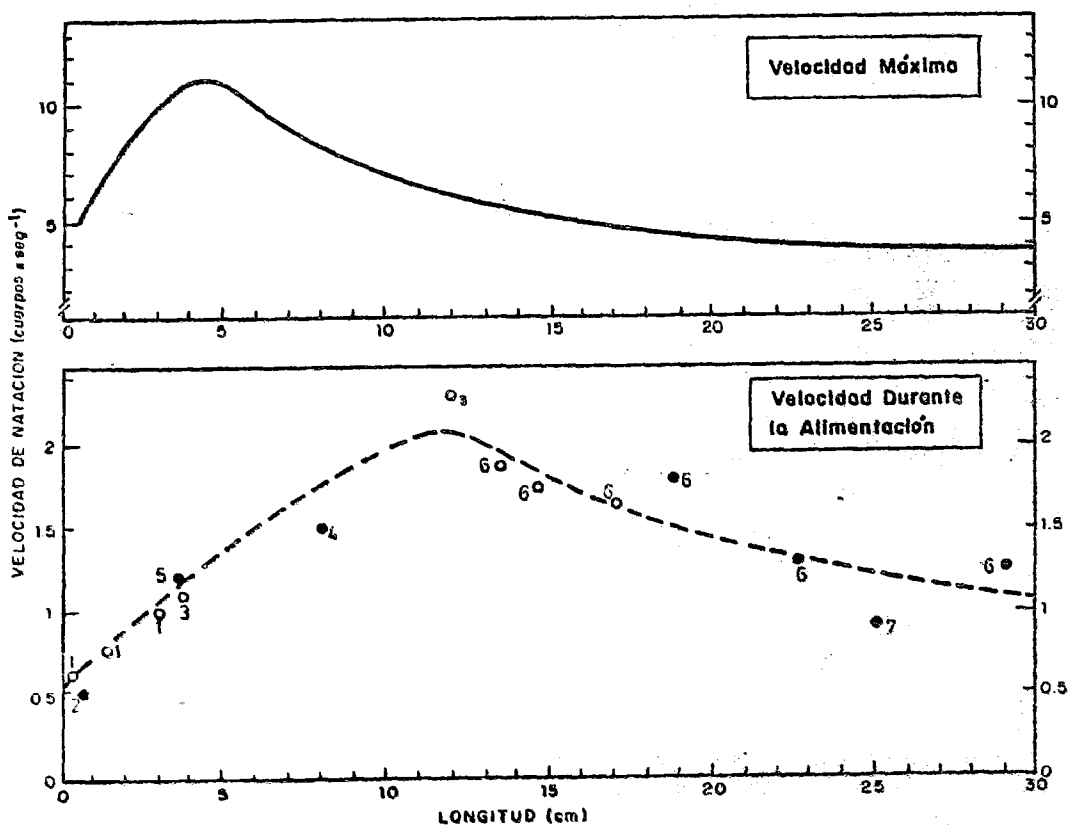


Figura 3. Raciones de mantenimiento para anchoveta (---) y sardina (—) en relación a diferentes longitudes para una velocidad de natación fija (1 cuerpo por segundo, figura izquierda) y una velocidad de natación fluctuante (figura derecha).

Figure 3. Maintenance rations for anchovy (---) and sardine (—) in relation to body length for a constant swimming speed (1 body length per sec, left figure) and a size specific swimming speed (right figure).

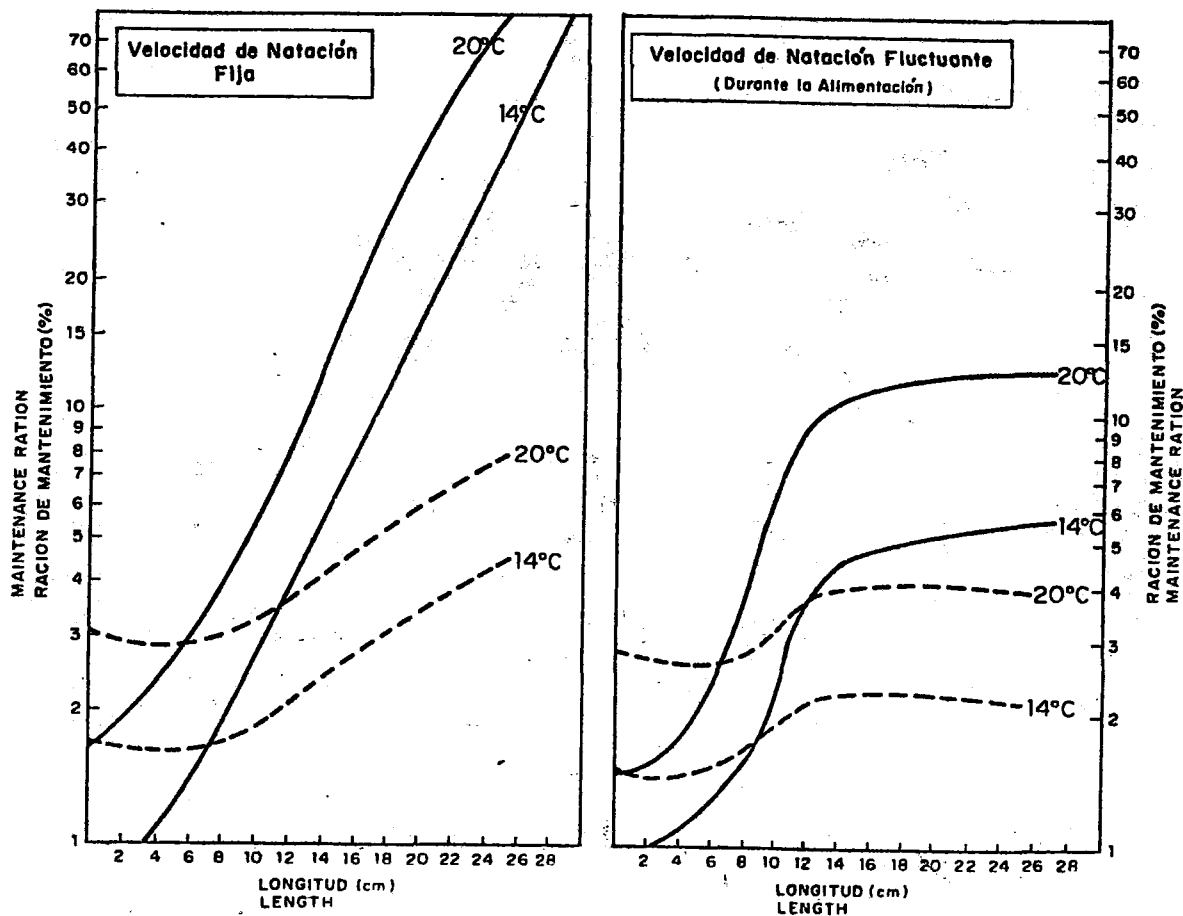


Figura 4. Eficiencia de crecimiento para anchoveta (---) y sardina (—) en relación a diferentes raciones diarias.

Figure 4. Growth efficiencies of anchovy (---) and sardine (—) in relation to the daily rations.

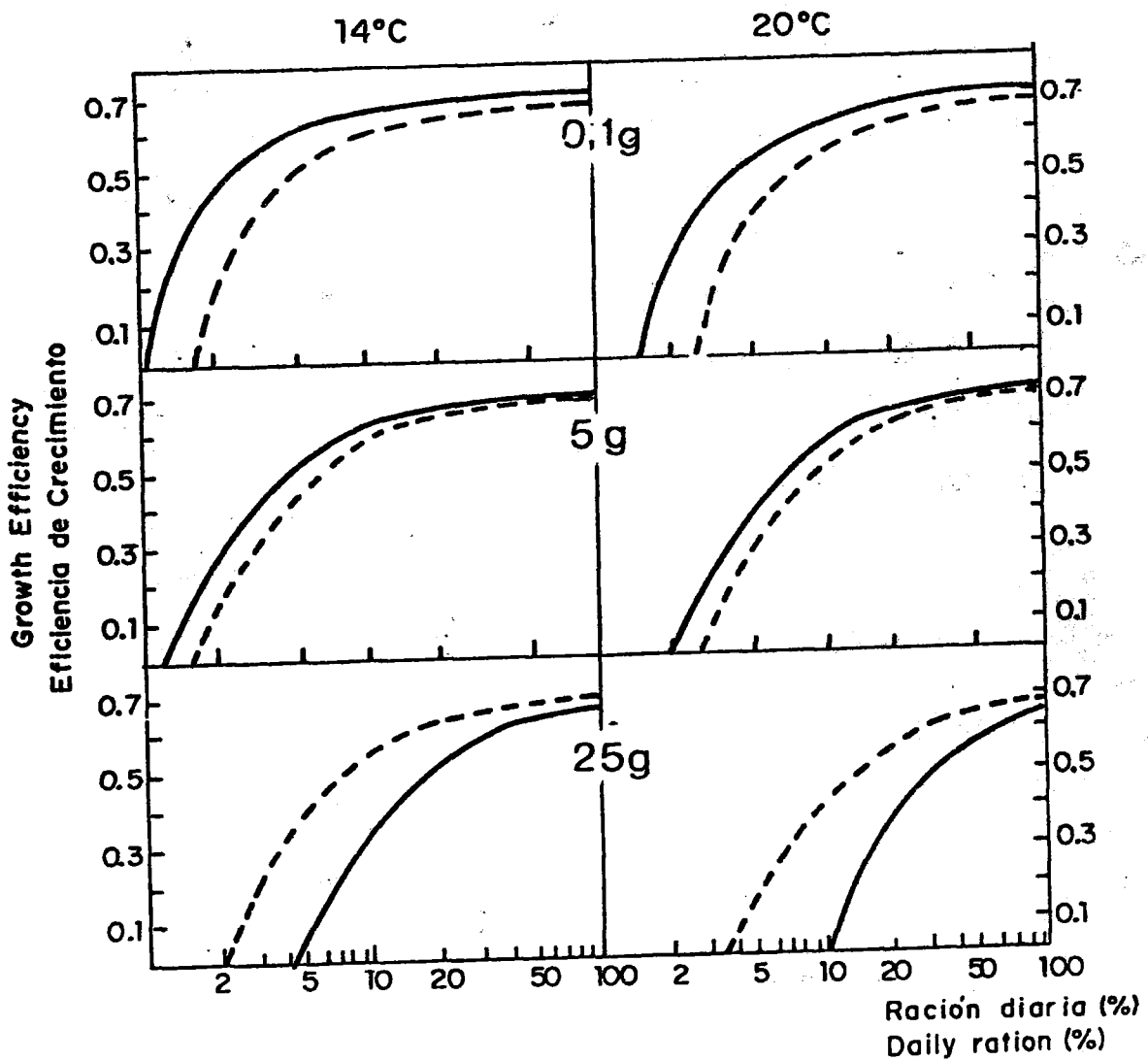


Figura 5. Pérdida de peso diario en relación al tiempo de ayuno.

Figure 5. Daily losses in body weight in relation to starvation time.

