

INSTITUTO DEL MAR DEL PERU



Boletín
Volumen extraordinario



Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit GmbH

Editores:

Wolf Arntz
Programa Cooperativo
Peruano-Alemán de
Investigación Pesquera
(PROCOPA)

Antonio Landa
Instituto del Mar
del Perú
(IMARPE)

Juan Tarazona
Universidad
Nacional Mayor
de San Marcos
(UNMSM)

«El Niño» Su Impacto en la Fauna Marina

Conferencias del Symposium
“El fenómeno «El Niño» y su impacto en la fauna marina”
dentro del
Noveno Congreso Latinoamericano de Zoología
Arequipa, Perú, 9 – 15 Octubre 1983

Callao – Perú, 1985

La Importancia del Cambio de la Temperatura y de la Biomasa Planctónica para la Producción y Mortalidad de Anchoveta (*Engraulis ringens*) y Sardina (*Sardinops sagax*)

ZOILA VILLAVICENCIO DE MUCK y PETER MUCK

Instituto del Mar del Perú y Programa Cooperativo Peruano-Alemán de Investigación Pesquera, Apartado 22, Callao, Perú

Resumen. Los datos tomados en los cruceros entre enero y marzo de 1983 por el BIC «Humboldt», muestran que las temperaturas en el área de distribución de anchoveta y sardina durante «El Niño» (EN) fueron aproximadamente 8 °C más altas que en los tiempos normales: subieron hasta valores máximos de 30 °C en la superficie y hasta 23 °C en la profundidad (100 m). Paralelamente la biomasa planctónica había disminuido en un factor promedio de 15.

En base a resultados sobre la tasa de respiración y la tasa de filtración se calcula que estos cambios ambientales aumentan drásticamente los gastos metabólicos y bajan las raciones diarias de ambas especies, afectando su producción, su mortalidad y su comportamiento.

Las altas temperaturas afectan la ración mínima vital de los juveniles y adultos de sardina en un factor promedio de 2,5 veces más que a la anchoveta. Para las larvas en la primera alimentación el pico de EN parece para ambas especies un período de hambreamiento y por ésto de alta mortalidad, porque la densidad del alimento disponible en el ambiente es menor, a lo largo de toda la costa, que las densidades mínimas vitales calculadas. El mismo déficit existe para juveniles y adultos de sardina que se alimentan por filtración, pero no para la anchoveta en el sur.

Se calcula una producción positiva para anchoveta solamente si la ración diaria es mayor de 4,5 % (peso del cuerpo) y para sardina si es mayor de 10 % (16 cm, 22 °C).

Los adultos de sardina por sus altos gastos metabólicos y su baja eficiencia de filtración comparados con la anchoveta se verían más urgidos a usar la estrategia de (a) desviarse a zonas más frías en el sur o a profundidades de alrededor de 100 m y (b) alimentarse preferencialmente de partículas más grandes.

Datos de la literatura sugieren que en el norte, debido a las altas temperaturas, la mortalidad de huevos y larvas podría haber sido incrementada.

The Importance of Temperature and Plankton Biomass Changes for the Production and Mortality of Anchovy (*Engraulis ringens*) and Sardine (*Sardinops sagax*)

Summary. Data taken from «Humboldt» cruises between January and March 1983 showed that the temperatures in the area of distribution of the anchovy and sardine during «El Niño» (EN) were about 8 °C higher than in normal years, rising to maximum values of 30 °C at the surface and up to 23 °C at 100 m depth. Simultaneously, the plankton biomass decreased by an average factor of 15.

Calculations using the respiration and filtration rates of both species showed that these environmental changes drastically increased their metabolic expenses and decreased their daily rations, affecting production, mortality and behavior.

The high temperatures increased the minimum vital ration of the sardine juveniles and adults on an average 2.5 times more than of the anchovy. The first feeding of the larvae during the EN peak seemed to be a period of starvation and therefore high mortality for both species, because the density of available food along the entire coast was less than the calculated minimum vital density. The same deficit exists for the filter-feeding sardine juveniles and adults, but not for the anchovy of the South.

A positive production for the anchovy is found only if the daily ration is greater than 4.5 % (body weight); for the sardine if greater than 10 % (16 cm, 22 °C).

The sardine adults, due to their higher metabolic expenses and their lower filtering efficiency in comparison with the anchovy, found themselves obliged to a) migrate to colder areas in the South or to depths around 100 m and b) to feed preferentially on larger particles.

Literature on temperature tolerance suggests that there could have been an increase in the mortality of

mente cuando hay luz (BLAXTER y HUNTER, 1982). En el caso de los juveniles y adultos hay también indicaciones de que no se alimentan permanentemente sino en horas discretas.

Entonces se ha asumido para todos los cálculos dos niveles de actividad en el día: (a) 12 horas buscando alimento, con una velocidad de natación calculada en base a la ecuación 5 y (b) 12 horas en «descanso» sin alimentarse y con una velocidad de natación reducida al 70 %.

La eficiencia de conversión (EC) se calcula mediante:

$$EC = \text{Eficiencia de asimilación} - SDA \quad (6)$$

SDA («specific dynamic activity») significa la energía para transportar y digerir el alimento y representa un valor promedio de más o menos 20 % del alimento ingerido (LASKER, 1973; MATHISEN, 1978). La eficiencia de asimilación es para larvas más baja que para adultos (BLAXTER y HUNTER, 1982). En base a datos de la literatura hemos usado un valor promedio de 60 % para larvas (HOUDE y SCHEKTER, 1983; LAURENCE, 1977) y 80 % para juveniles y adultos (CONOVER, 1978; BRETT y CROVES, 1979; LASKER, 1975). Entonces la eficiencia de conversión para larvas es 0,4 y para juveniles y adultos 0,6.

b) Densidad mínima vital del alimento y tasa de producción

La densidad mínima vital del alimento (DM) representa la densidad del alimento en el ambiente que es necesaria para garantizar la ración mínima vital (RM). Se ha estimado esta densidad mediante una interpolación lineal:

$$DM = \frac{(R_{D2} - RM)D1 + (RM - R_{D1})D2}{(R_{D2} - R_{D1})}; \quad (\text{cal l}^{-1}) \quad (7)$$

R_{D2} y R_{D1} significan las raciones diarias en calorías por animal (asumiendo 12 horas de alimentación) para dos diferentes densidades del alimento $D1$ y $D2$ en calorías por litro.

Estas raciones se han calculado para larvas mediante un modelo para la alimentación y el crecimiento de larvas de anchoqueta y sardina en relación a (1) diferentes temperaturas, (2) diferentes densidades de alimento y (3) diferentes tamaños de partículas (MUCK y VILLAVICENCIO, en prep.). Algunos resultados se muestran en la Tabla 1.

La ración diaria para adultos y juveniles durante la filtración (R_f) se calcula mediante:

$$R_f = \text{área} \times \text{velocidad} \times \text{factor} \times \text{densidad} \quad (\text{cal h}^{-1}) \quad (8)$$

Donde área es la de la boca abierta en cm^2 calculada mediante las siguientes fórmulas (MUCK y VILLAVICENCIO, en prep.):

$$\text{área}_{an.} = \frac{15,0}{1 + e^{6,0 - 0,44 \times l}} \quad (9)$$

Tabla 1. Tasa de consumo (cal h^{-1}) (19°C) para larvas (4 mm) en relación al ancho de la partícula alimentaria

| Ancho: | 0,07 mm | 0,10 mm | 0,15 mm |
|---------------------------------|---|-----------------------|-----------------------|
| Contenido calórico: | $1,47 \times 10^{-4}$ | $4,32 \times 10^{-4}$ | $1,47 \times 10^{-3}$ |
| Densidad ($n \text{ l}^{-1}$) | Tasa de consumo (cal h^{-1}) | | |
| 10000 | 0,0254 (1,469) | 0,0422 (4,32) | 0,0774 (11,96) |
| 5000 | 0,0176 (0,735) | 0,0292 (2,16) | 0,0535 (5,98) |
| 1000 | 0,0036 (0,147) | 0,0058 (0,43) | 0,0107 (1,20) |
| 500 | 0,0017 (0,073) | 0,0029 (0,22) | 0,0054 (0,59) |
| 100 | 0,0004 (0,015) | 0,0006 (0,04) | 0,0011 (0,12) |
| 50 | 0,0002 (0,007) | 0,0003 (0,03) | 0,0005 (0,06) |

Datos calculados en base de un modelo para alimentación y crecimiento de larvas de anchoqueta y sardina (MUCK y VILLAVICENCIO, en preparación).

Los valores en paréntesis representan la densidad en calorías por litro (calculados en base de datos para dinoflagelados, rotíferos, nauplios y copepoditos; THEILACKER y DORSEY, 1980).

$$\text{área}_{sa.} = \frac{16,0}{1 + e^{7,15 - 0,38 \times l}} \quad (10)$$

Donde l es la longitud total en cm.

El factor de (8) es la relación entre el período de natación y el tiempo durante el cual la boca permanece abierta para filtrar (valor promedio para ambas especies, 0,78 (MUCK y VILLAVICENCIO, en prep.).

Densidad es el alimento en cal l^{-1} de la fracción disponible para filtrar (0,08–0,2 mm ancho, LEONG y O'CONNEL, 1969; O'CONNEL, 1972, para la anchoqueta de California). Este rango está representado en el sistema de afloramiento del Perú como promedio de 3 ml m^{-3} en tiempos normales y con un valor promedio de $0,2 \text{ ml m}^{-3}$ durante EN 1982/1983 (valores para la superficie, DE MENDIOLA *et al.*, este volumen).

Para transformar estos datos en calorías se ha usado la aproximación siguiente:

$$1 \text{ ml de plancton mezclado} = 1 \text{ g peso húmedo}$$

$$1 \text{ g peso húmedo} = 1000 \text{ cal (TRUMBLE, 1979)}$$

La tasa de producción (durante la alimentación filtrando, P_f) para juveniles y adultos se ha calculado en base a la ecuación siguiente:

$$P_f = \text{Ración} - \text{Ración mínima vital} \quad (\text{cal día}^{-1}) \quad (11)$$

c) Oxígeno mínimo vital, datos de campo y ecuaciones de conversión

El organismo aeróbico para satisfacer sus gastos energéticos necesita una cantidad equivalente de oxígeno. Por eso, comparable a la ración mínima vital o a la densidad mínima vital del alimento, existe una concentración del oxígeno mínimo vital la cual puede ser cuantificada en base a la llamada «dosis letal cincuenta» (LD_{50}).

Esto quiere decir, si en el ambiente la concentración del oxígeno es igual o menor al valor de la LD_{50} , la mortalidad por falta de oxígeno afecta la población en 50 % o más.

La LD₅₀ está influenciada por diferentes variables biológicas y ambientales de las cuales la temperatura es una de las más importantes. Todavía no hay información sobre la LD₅₀ (para oxígeno) de la anchoveta y sardina peruana. Así los resultados presentados calculados en base a datos de la literatura deben ser usados solamente como idea preliminar sobre los efectos de las altas temperaturas durante EN en la mortalidad de anchoveta y sardina por limitación de oxígeno.

Se ha calculado un valor promedio para el nivel total de 1,8 ml O₂ l⁻¹ para una temperatura promedio de 22 °C en base a los siguientes valores para juveniles: 1,4 ml O₂ l⁻¹ (anchoveta de California; MOSS y McFARLAND, 1970), 1,8 ml O₂ l⁻¹ (anchoveta japonesa; SUEHIRO, 1955), 2,04 ml O₂ l⁻¹ (sardina japonesa; SUEHIRO, 1955), 2,02 ml O₂ l⁻¹ (Nehu; PRICHARD, 1955). Para relacionar este valor promedio a otras temperaturas se ha usado el valor de Q₁₀ promedio para anchoveta y sardina, mencionado líneas arriba.

Se han usado datos de campo de temperatura y oxígeno para el norte (Paita) y el sur (San Juan) de los cruceros de enero 1983 y marzo 1983. Los valores usados para los cálculos y dibujos representan los promedios de los datos particulares que se han tomado dentro de las 60 millas para diferentes profundidades (intervalos verticales usados: 10–20 m).

El valor para la biomasa planctónica representa el promedio de los datos particulares dentro de las 60 millas en marzo 1983 entre Callao e Ilo y en abril/mayo entre Pta. Falsa y Cerro Azul. En base a estos datos no hay diferencias significativas entre norte y sur. La única área que muestra un valor 2,5 veces más alto que el promedio de 0,2 ml m⁻³ es entre Huacho y Callao.

Se han tomado las muestras para la estimación de la biomasa planctónica (fito- y zooplancton de más de 65 µm) de la superficie. Porque no hay información sobre su distribución vertical hemos usado el valor promedio de 0,2 ml m⁻³ hasta 25 metros y para zonas más profundas una disminución exponencial (Fig. 4).

Como alimento las larvas pueden usar solamente la fracción de las partículas con un ancho menor que el de su boca y esto quiere decir, para larvas de 4 mm, menos de aproximadamente 0,27 mm (MUCK y VILLAVICENCIO, en prep.). Entonces la densidad del alimento disponible para estas larvas es menor (Fig. 4, izq.) que el valor promedio de 0,2 usado para juveniles y adultos (Fig. 4, der.).

Para convertir peso en longitud se han usado para juveniles y adultos las fórmulas siguientes (VILLAVICENCIO y MUCK, 1983a):

$$L_{sa.} = e^{\frac{\ln \text{ peso} + 3,62}{2,705}}; \quad (\text{cm}) \quad (12)$$

$$L_{an.} = e^{\frac{\ln \text{ peso} + 3,84}{2,604}}; \quad (\text{cm}) \quad (13)$$

y para las larvas (0,4 cm) de ambas especies un valor promedio de 0,028 mg peso seco (HUNTER, 1977) que es igual a más o menos 0,15 mg peso húmedo.

Para convertir peso seco en calorías se ha usado un valor promedio para ambas especies (VILLAVICENCIO y MUCK, 1983a):

$$1 \text{ g peso seco} \cong 1276,0 \text{ cal.}$$

Resultados

El metabolismo activo para anchoveta y sardina tanto en calorías como en ml de O₂ en relación a diferentes pesos, longitudes y temperaturas es mostrado en la Fig. 2 (izq.). Se observa como se incrementan los gastos metabólicos si la temperatura sube de 17 °C hasta 27 °C. A partir de 7 g la situación de ventaja de la sardina frente a la anchoveta se invierte principalmente por la estrategia de natación que a la sardina le exige un gasto mucho mayor de energía.

La ración mínima vital para anchoveta y sardina a 27 °C (Fig. 2, der.) para larvas en la primera alimentación es mayor para anchoveta que para sardina, empezando a invertirse esta relación a partir de los 3 cm. Así juveniles y adultos de sardina requieren una ración mínima más alta que la anchoveta.

En la Fig. 3, para anchoveta y sardina se muestran los datos de la temperatura y la concentración de oxígeno entre el sur y el norte de la costa peruana en relación a la profundidad, junto con datos de la literatura sobre comportamiento y requerimiento.

Las temperaturas de enero y marzo 1983 son más altas, especialmente en el norte, que los valores máximos en que se distribuyen normalmente larvas y adultos de anchoveta (*E. mordax*; BREWER, 1976). Según el mismo autor las temperaturas altas en el norte en los primeros 40 metros no permiten un desarrollo normal para larvas y afectan en los primeros 10–15 metros la tasa de mortalidad de huevos y larvas por 50 % (Fig. 3, izq.).

Comparando los valores calculados para el requerimiento mínimo vital del oxígeno con las concentraciones medidas obtenemos resultados que sugieren un déficit de oxígeno en el norte a profundidades entre 20 y 80 metros. Según DE SILVA y TYTLER (1973, para larvas de arenque) la tasa de mortalidad por falta de oxígeno para las larvas podría ser 50 % en profundidades mayores a 20 m.

Comparando la situación alimentaria de larvas en la primera alimentación con juveniles y adultos obtenemos los siguientes resultados (Fig. 4): La densidad mínima vital del alimento disponible para larvas de 4 mm es más alta de lo que hay de esta clase de alimento en el ambiente o en otras palabras, las larvas de anchoveta y de sardina en la primera alimentación no pudieron satisfacer su ración mínima vital en toda la costa peruana durante el ápice de EN 1982/83 (Fig. 4, izq.). La misma situación pero más drástica existe para juveniles de sardina (16 cm) alimentándose en un rango de partículas no más grandes que los copépodos. Para anchoveta del mismo tamaño (adultos) se nota un traslape entre la densidad mínima vital del alimento y la

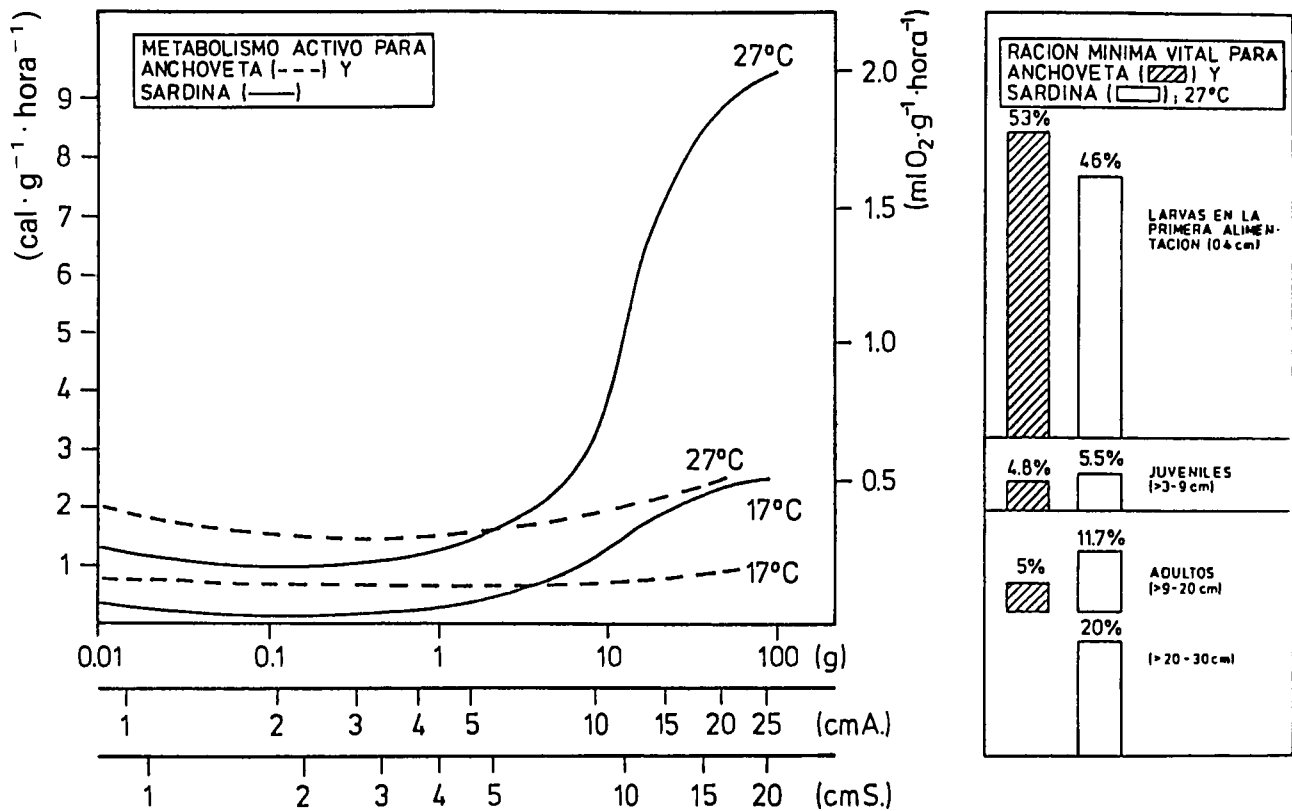


Fig. 2. Metabolismo activo (izq.) y ración mínima vital diaria (der.) para anchoqueta y sardina.

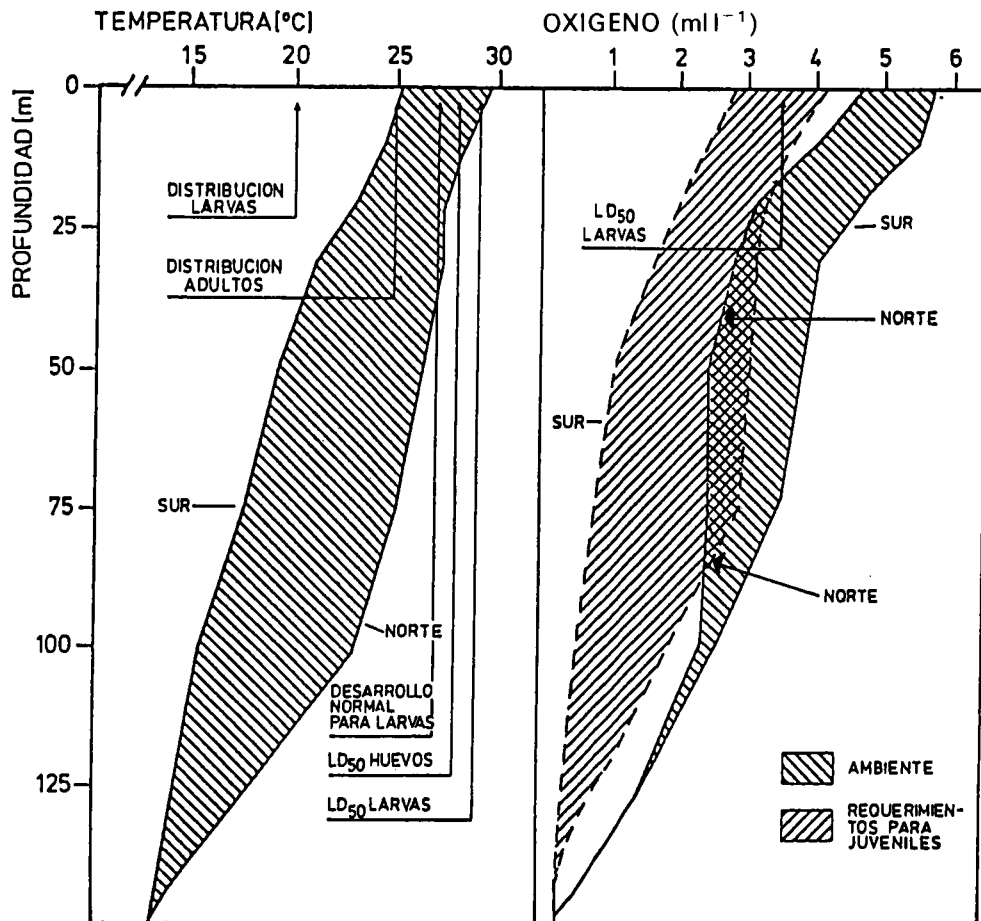


Fig. 3. Condiciones ambientales (oxígeno, temperatura) entre enero - marzo 1983 y requerimientos calculados; límites de tolerancia y persistencia. (Para la temperatura: BREWER, 1976, *E. mordax*); para el oxígeno (LD₅₀): DE SILVA Y TYTLER, 1973, larvas de arenque 10 °C). El rango de los requerimientos de oxígeno calculado para el rango de temperatura entre norte y sur (izq.).

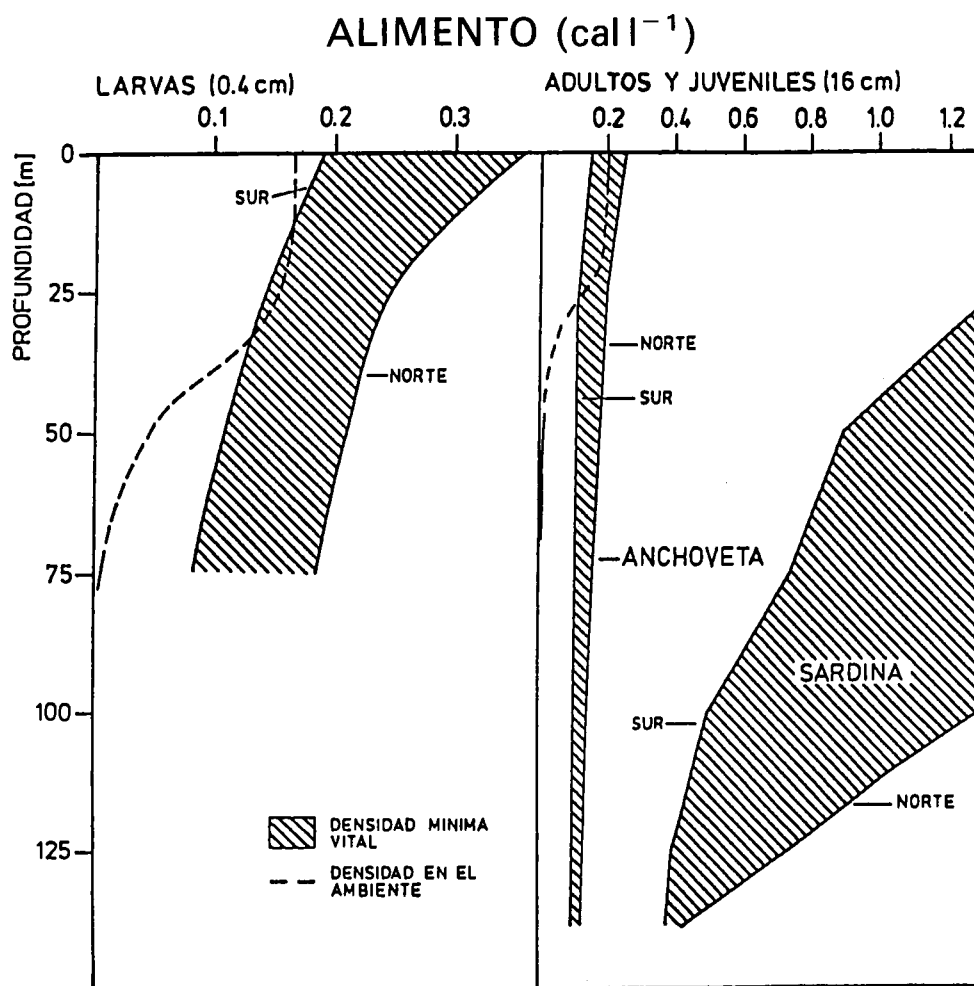


Fig. 4. Densidad promedio del alimento (clase de tamaño de fitoplancton a copépodos; entre abril - mayo 1983) y densidad mínima vital del alimento calculada para el rango de la temperatura entre norte y sur (Fig. 3 izq.) para larvas en la primera alimentación (izq.) e individuos de 16 cm (der.).

densidad en el ambiente. Parece que pudo satisfacer sus requerimientos en el sur en los primeros 25 metros pero no en el norte.

La tasa de producción para individuos de 16 cm ha sido graficada en relación a diferentes temperaturas y raciones (Fig. 5, izq.). Asumiendo una ración promedio máxima de 5% del peso del cuerpo por día durante EN la anchoqueta tiene una tasa positiva de producción solamente si la temperatura promedio diaria es menor de 24 °C y en el caso de la sardina si la temperatura es menor de 18 °C. En el gráfico de la derecha, se presentan las consecuencias en el cambio del peso diario bajo dos diferentes estrategias de comportamiento: A) alimentándose (ración diaria del 5%) en una profundidad entre la superficie y 70 metros bajo una temperatura promedio de 21,5 °C y una velocidad de natación normal para la filtración (1,8 cuerpos seg^{-1}) o B) profundizándose a niveles mayores de 70 metros con una temperatura promedio de 16,5 °C sin alimentarse y a una velocidad de natación drásticamente reducida (0,2 cuerpos seg^{-1}).

Bajo estas condiciones la sardina tendría menos gastos de energía descansando en la profundidad

mientras que a la anchoqueta le convendría más estar en niveles superficiales nadando activamente y alimentándose.

La tabla 2 muestra datos básicos junto con resultados calculados para los gastos metabólicos, la ración mínima vital del alimento, la ración diaria durante 12 horas a 23 °C de filtración (densidad, 0,2 cal l^{-1}), la densidad mínima vital del alimento y la tasa de producción (densidad, 0,2 cal l^{-1}).

Discusión y Conclusiones

El motivo principal de este estudio es combinar informaciones biológicas y ambientales para lograr un primer acercamiento en el análisis causal y cuantitativo sobre los efectos de EN en las poblaciones de anchoqueta y sardina, un asunto importante por su aspecto económico y científico. Indudablemente este tema tiene que ser acompañado y ampliado en el futuro por experimentos de laboratorio e investigaciones de campo más detallados y completos que los que actualmente existen.

Tabla 2. Datos básicos y tasas calculadas para anchoveta y sardina (23 °C)

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

Las conclusiones principales (refiriéndose al lapso entre enero y mayo 1983) sobre la mortalidad, la producción y el comportamiento de la anchoveta y la sardina son:

Temperatura

1. Desove poco probable en el norte y centro.
2. Limitación en el desarrollo normal de larvas en el norte y centro.
3. Eclosión reducida de huevos en el norte y centro.
4. Migración a zonas más frías (hacia el sur o a niveles más profundos).

Oxígeno

5. Sobrevivencia reducida de larvas en el norte.
6. Distribución vertical para adultos y juveniles durante el día >70 m en el norte.

Alimento

7. Ayuno de larvas desde el norte hasta el sur.
8. La sardina (juveniles y adultos) no puede satisfacer su ración mínima vital ingiriendo partículas «pequeñas» (algas, copépodos) ni en el norte ni en el sur. La anchoveta si lo lograría en el sur mas no en el norte.

Producción (T=23 °C, longitud=16 cm)

9. Producción positiva para anchoveta solamente si la ración diaria es mayor de 5 % (peso del cuerpo) y para sardina si es mayor de 12 %.

Datos de campo para la población de la sardina (DIOSES, este volumen) sugieren que hay una pérdida de peso de más o menos 18 % en los primeros 2 meses de EN 1982–83.

Datos sobre el cambio en el contenido de grasa (SANCHEZ *et al.*, 1983) para la sardina corroboran la conclusión de que EN es un período de ayuno drástico: enero 1982 10 % (del peso del cuerpo), enero 1983 (EN) 2,4 %. El bajo valor durante EN es menor que el valor promedio de 3 % que se usa normalmente en la literatura (BLAXTER y HUNTER, 1982) como porcentaje mínimo vital.

Indudablemente la baja biomasa planctónica que fue durante el último EN 15 veces, o más, menor que en tiempos normales (MENDIOLA *et al.*, este volumen) y las altas temperaturas que han aumentado los gastos metabólicos por un factor promedio de 3 (de 17 °C a 27 °C, individuos de 10 g; Fig. 2, izq.) son los factores ambientales claves para estos efectos de ayuno. EN parece ser un período más problemático para juveniles y adultos de sardina que para anchoveta. Debido a la forma ineficiente de su natación (WEIHS, 1974) sus gastos metabólicos son más altos que para la anchoveta y aumentan la ración mínima vital a valores imposibles de satisfacer, si las temperaturas son más altas que 25 °C (20 % para sardina adulta, 27 °C; Fig. 2, der.). Según LASKER (1973) la sardina (*Sardinops caerulea*) tiene que usar casi toda su energía asimilada (91 %, 19 °C) para su metabolismo activo.

Esta limitación junto con su tasa de filtración inferior a la de anchoveta, afectan en forma negativa su tasa de

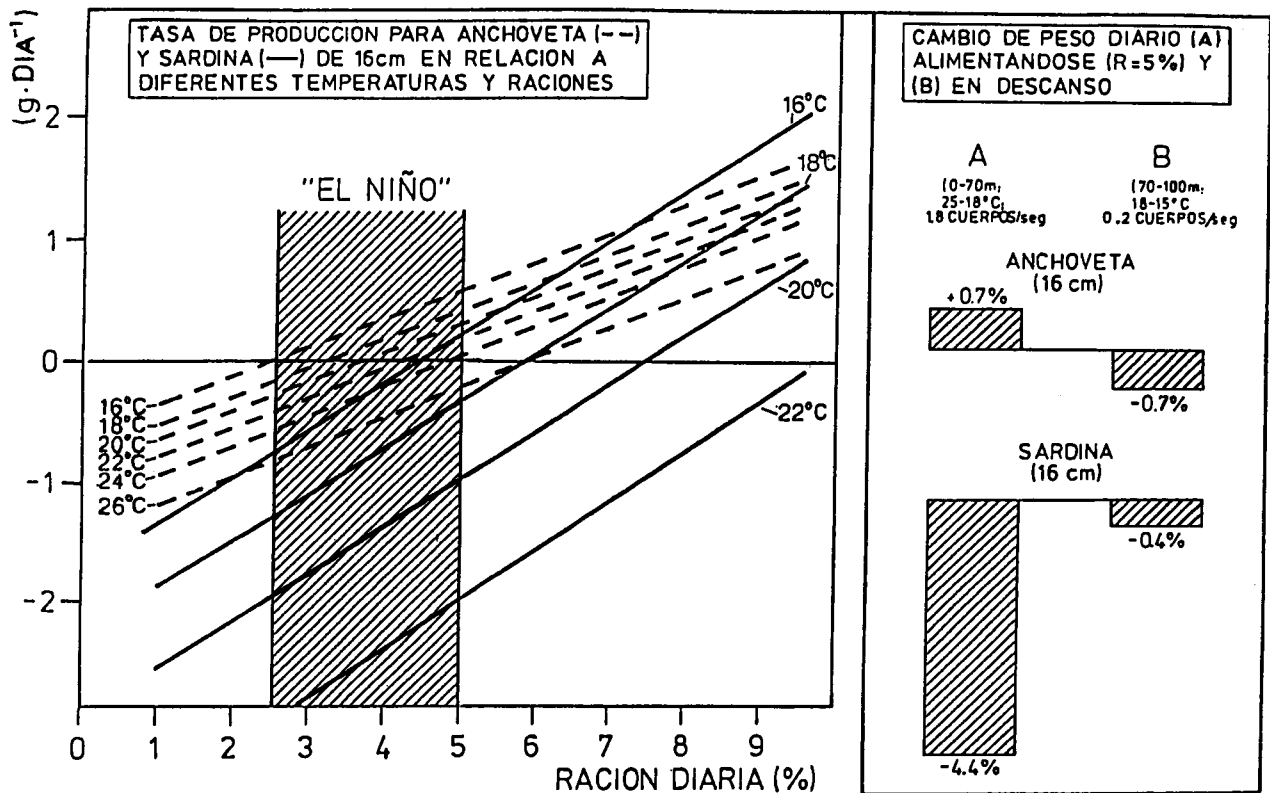


Fig. 5. La tasa de producción diaria para anchoveta y sardina de 16 cm en relación a diferentes raciones y temperaturas (izq.) y diferentes estrategias de comportamiento (der.).

producción más pronto que a la anchoveta si las temperaturas aumentan y/o la densidad del alimento baja.

Se calcula la tasa de filtración usando el área de la boca abierta, la que para la anchoveta de 12 cm es 4,4 veces más grande que para una sardina de la misma longitud (según fórmula 9, 10; MUCK y VILLAVICENCIO, en prep.). Los datos calculados para la tasa de filtración para la anchoveta peruana son similares a los resultados experimentales para la anchoveta de California. Según LEONG y O'CONNELL (1969) el rango para *Engraulis mordax* de 1–12 g es: 0,6–2,31 l min⁻¹; nosotros calculamos para *Engraulis ringens*: 0,1–4,4 l min⁻¹.

Los datos calculados para la tasa de producción tienen un buen ajuste con datos experimentales de ambas especies: TSUKAYAMA y SANCHEZ (1981) presentan una ración diaria de 2,3% del peso húmedo del cuerpo (15°C) para una tasa de producción de cero (ración mínima vital) para adultos de *Engraulis ringens*. El mismo valor se ha calculado en el presente trabajo en base a las ecuaciones 1, 3 y 5 (Fig. 5, izq.).

Experimentos de ayuno para *Sardinops sagax* (VILLAVICENCIO y MUCK, 1983b) muestran una pérdida de peso después de un día sin alimento de 3,4% (20°C, 19 cm). Extrapolando la línea para 20°C en la Fig. 5 (izq.) a una ración diaria de cero obtenemos un valor de 3,1%.

Se ha calculado un déficit alimentario para larvas en la primera alimentación sobre más o menos toda la costa peruana durante el ápice de EN. La mortalidad de

las larvas, al contrario de la de los adultos, se ve afectada directamente en un corto plazo. 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; DE MENDIOLA y GOMEZ, 1980) y este lapso se reduce probablemente a sólo un día o menos si las temperaturas son 10°C más altas. Esto muestra la situación mortal para larvas de ambas especies si el desove ocurre durante un ápice de EN en zonas en las cuales la densidad del alimento disponible no es más alta que 0,2 cal l⁻¹. Los datos sobre la biomasa planctónica tomada durante enero – mayo entre 6 y 12 grados latitud sur muestran solamente frente al Callao valores más altos (0,5 ml m⁻³ \pm 0,5 cal l⁻¹).

Los datos presentados sobre la densidad mínima vital del alimento para larvas calculada en base de un modelo para alimentación y crecimiento (MUCK y VILLAVICENCIO, en prep.) corresponden bien a los resultados para larvas de otros peces pelágicos (ver Tabla 3).

Además de la situación problemática de la alimentación parece que hay en el norte una influencia directa y negativa de las altas temperaturas, a través de la concentración del oxígeno, en la sobrevivencia y desarrollo de larvas y huevos (Fig. 3), lo que hace que un desove durante EN sea menos probable en el norte y centro. Es interesante haber encontrado (agosto 1983, BIC «Humboldt») larvas y huevos de sardina en el área de Chimbote. Todavía no hay información sobre la situación alimentaria de estas larvas (DE MENDIOLA et

Tabla 3. Ración mínima vital y densidad mínima vital para diferentes larvas pelagicas (T=27 °C, alimento, nauplios)

| Especie | Peso seco (µg) | Ración mínima vital (cal día ⁻¹) | Densidad mínima vital (cal l ⁻¹) | Referencia |
|--------------------------|----------------|--|--|------------------------|
| Anchoa mitchilli | 15–50 | 0,12–0,57 | 0,25–0,29 | HOUDE y SCHEKTER, 1983 |
| Archosargus rhomboidalis | 15–50 | 0,09–0,25 | 0,19–0,28 | HOUDE y SCHEKTER, 1983 |
| Archirus lineatus | 15–50 | 0,14–0,41 | 0,38–0,82 | HOUDE y SCHEKTER, 1983 |
| Engraulis ringens | 25 | 0,10 | 0,35 | Trabajo presente |
| Sardinops sagax | 25 | 0,09 | 0,31 | Trabajo presente |

al., en preparación) pero las temperaturas superficiales «frias» en esta área (19,9 °C ± 1,3) comparadas a 28° más o menos tres meses antes, muestran un cambio ambiental en dirección a la normalidad. La ocurrencia de larvas de sardina en esta área puede ser un indicador de la velocidad de recuperación de áreas de desove si la situación ambiental se normaliza. No se han encontrado en el mismo crucero larvas o huevos de anchoveta.

No existen datos experimentales de la sobrevivencia bajo diferentes temperaturas y densidades de alimento para *Engraulis ringens* y *Sardinops sagax*. En base a las ecuaciones 1, 3, 4 y 5 podemos calcular una ración mínima vital más alta para larvas de anchoveta que para las de sardina, pero esta diferencia no es grande (Fig. 2 der.) y ha sido hecha como extrapolación de datos sobre la tasa de respiración para juveniles y adultos (VILLAVICENCIO, 1981; VILLAVICENCIO *et al.*, 1981).

Como reacción a las altas temperaturas y a las concentraciones insuficientes de oxígeno, especialmente en la zona del norte, debe darse una migración de juveniles y adultos al sur o a zonas más profundas. Ambas alternativas están de acuerdo con observaciones en el campo. Datos ecoacústicos del crucero marzo – abril 1983 del BIC «Humboldt» muestran que se han encontrado la mayoría de los cardúmenes pelágicos a una profundidad de alrededor de 100 m en el norte (Paita-Chimbote), de 70 m en el centro (Chimbote-Pisco) y solamente 40 m en el sur (Pisco-Ilo). Indicaciones de una migración al sur son sardinias peruanas marcadas que se han encontrado en Chile.

Bibliografía

- BLAXTER, J.H.S. y J.R. HUNTER. 1982. The biology of the clupeoid fishes. Academic Press, London and New York, 223 pp.
- BRETT, J.R. y T.D.D. GROVES. 1979. Physiological energetics. *En: Fish Physiology* (W.S. Hoar y D.J. Randall, eds), Vol. 8: 279–352. Academic Press, London and New York.
- BREWER, G.D. 1976. Thermal tolerance and resistance of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* 74: 433–455.
- CONOVER, R.J. 1978. Transformation of organic matter. *En: «Marine Ecology»* (O.E. Kinne, ed.), Vol. 4: 221–449. John Wiley and Sons.
- HOUDE, E.D. y R.C. SCHEKTER. 1981. Growth rates, rations and cohort consumption of marine fish larvae in relation to prey concentrations. *Rapp. P.-v.-Réun. CIEM* 178: 441–453.

- HOUDE, E.D. y R.C. SCHEKTER. 1983. Oxygen uptake and comparative energetics among eggs and larvae of three subtropical marine fishes. *Mar. Biol.* 72: 283–293.
- HUNTER, J. R. 1977. Behavior and survival of northern anchovy *Engraulis mordax* larvae. *Fish. Bull.* 74: 81–88.
- 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* 2: 399–405.
- LASKER, R. 1973. Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardine population in the California Current. *En: Marine Food Chains*, J.J. Steele (ed.), 264–284. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- 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.
- 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.* 75: 529–546.
- LEONG, R.J.H. and 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.
- MATHISEN, O. 1978. Food consumption of pelagic fish in an upwelling area. *En: Upwelling Ecosystems*, R. Boje and M. Tomczak (eds), 111–123. Springer Verlag, Berlin.
- MENDIOLA, B. DE y O. GOMEZ. 1980. Food, survival and time of inactivity of larval anchovy (*Engraulis ringens* J.) *En: Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. IOC Workshop Rep.* 28: 276–286.
- KRAMER, D. y J.R. ZWEIFEL. 1970. Growth of anchovy larvae (*Engraulis mordax*) in the laboratory as influenced by temperature. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 14: 84–87.
- MOSS, S.A. y W.N. MCFARLAND. 1970. The influence of dissolved oxygen and carbon dioxide on fish schooling behaviour. *Mar. Biol.* 5: 100–107.
- O'CONNELL, C. 1972. The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29 (3): 285–293.
- PRICHARD, A. 1955. Oxygen requirements of some Hawaiian baitfish. *Spec. Sci. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv.* 146: 1–30.
- SANCHEZ, J., J. CORDOVA y E. GONZALES. 1983. Efectos del Fenómeno «El Niño» en la calidad de algunas especies del Mar Peruano. *Documenta* 92 (1983): 53–57.
- SILVA, C. DE y P. TYTLER. 1973. The influence of reduced environmental oxygen on the metabolism and survival of herring and plaice larvae. *Neth. J. Sea Res.* 7: 345–362.
- SUEHIRO, 1955. *En: A. Prichard, Oxygen requirements of some Hawaiian baitfish. Spec. Sci. Rep. U.S. Fish. Wildl. Serv.* 146: 1–30.
- THEILACKER, G. y K. DORSEY. 1980. Larval fish diversity, a summary of laboratory and field research. *En: Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. IOC Workshop Rep.* 28: 105–143.
- TRUMBLE, R. 1979. The bioenergetic equation. Ph.D. Thesis, Washington University.
- TSUKAYAMA, I y G. SANCHEZ. 1981. Estimado de consumo de alimento en anchovetas adultas. *Bol. Inst. Mar Perú-Callao, Extraord.* ICANE: 254–258.

- VILLAVICENCIO, Z. 1981. Investigación preliminar de los requerimientos energéticos de anchoqueta adulta (metabolismo estándar y actividad). *Bol. Inst. Mar Perú-Callao*, Extraord. ICANE: 193–205.
- VILLAVICENCIO, Z., 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*, Extraord. ICANE: 206–214.
- VILLAVICENCIO, Z., y P. MUCK. 1983a. Costos metabólicos de *Engraulis ringens* y *Sardinops sagax* en relación al peso, temperatura y nivel de actividad. *Bol. Inst. Mar Perú-Callao* 7 (3): 49–68.
- VILLAVICENCIO, Z., y P. MUCK. 1983b. La ración de mantenimiento, la densidad de mantenimiento y la eficiencia de crecimiento de *Engraulis ringens* y *Sardinops sagax* como una medida de su potencia ecológica. *Bol. Inst. Mar Perú-Callao* 7 (4): 69–108.
- WEIHS, D. 1974. Energetic advantages of burst swimming of fish. *J. Theor. Biol.* 48: 215–229.