

ALIMENTACIÓN DE LA ANCHOÍTA ARGENTINA
(*Engraulis anchoita* HUBBS Y MARINI, 1935) (PISCES: CLUPEIFORMES)
DURANTE LA ÉPOCA REPRODUCTIVA*

por

MARCELO PÁJARO

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP),
Paseo Victoria Ocampo N° 1, Escollera Norte, B7602HSA - Mar del Plata, Argentina
e-mail: mpajaro@inidep.edu.ar

SUMMARY

Feeding of the argentine anchovy (*Engraulis anchoita* Hubbs y Marini, 1935) (Pisces: Clupeiformes) during the spawning season. Northern and Southern populations of *Engraulis anchoita* spawn during spring and early summer in the coastal and intermediate shelf regions of the Argentine Sea between 34° S-41° S and 41° S-48° S respectively. Samples were obtained in 8 research surveys carried out during the spawning peak of the species. In both populations, more than 70% of the stomachs analyzed were empty or with scarce food. In plankton samples taken copepods predominated in the whole reproductive area. However, densities (41,000 individuals m⁻²) were lower than those found on the external shelf. Distribution and number of preys observed in the stomach content were associated to the distribution and abundance of plankton organisms. When comparing coastal and shelf regions it was noted that 77% of the total copepods ingested by both anchovy populations were depredated in the Patagonian area. Time spent on feeding ranged from 11-13 h, from 3.30-6.00 a.m. to 5.00 p.m., with an unclear peak around 4.00-5.00 p.m. This behaviour would be a consequence of the lower food density available in the reproductive habitat and the time schools spend on reproduction. The results imply that schools of *E. anchoita* are in a continuous search for food in the reproductive area, that they have short feeding migrations offshore and return to the coastal region to continue spawning.

RESUMEN

Las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*) desovan durante la primavera y principios de verano en las regiones costera y de plataforma intermedia del Mar Argentino entre los 34° S-41° S y 41° S-48° S, respectivamente. Se estudió la alimentación de la anchoíta en 8 cruceros llevados a cabo durante la época de puesta, en el período 1993-1996. En el área reproductiva costera los copépodos constituyeron el grupo predominante con densidades máximas de 41.000 individuos m⁻², valor muy inferior a los estimados en la zona de plataforma externa. Otros grupos como apendicularias, cladóceros, postlarvas de crustáceos, anfípodos, quetognatos y eufáusidos no alcanzaron densidades importantes. La distribución y el número de presas identificadas en los contenidos estomacales estuvieron asociados a la distribución y abundancia de organismos en el plancton. Los copépodos constituyeron el

* Contribución INIDEP N° 1233

grupo que se identificó con más asiduidad; el mayor número se detectó en la región patagónica y en la de plataforma. En ambas poblaciones, más del 70% de los estómagos analizados se hallaron vacíos o con escaso alimento. Esto sería consecuencia de la menor densidad de organismos alimento disponible en el hábitat reproductivo y del número de horas que los cardúmenes invierten en la reproducción cuando el ritmo de alimentación disminuye o se detiene. Se calculó un valor mínimo de 11-13 h de alimentación, desde las 3:30-6:00 h hasta las 17:00 h aproximadamente, con un pico poco definido alrededor de las 16:00-17:00 h. Ello indica que los cardúmenes de *E. anchoíta* realizan una búsqueda prácticamente continua de alimento en el área reproductiva, efectúan cortas migraciones tróficas hacia la zona de plataforma y retornan a la zona costera para continuar la puesta.

Key words: Anchovy, *Engraulis anchoíta*, feeding, reproductive behaviour.

Palabras clave: Anchoíta, *Engraulis anchoíta*, alimentación, reproducción.

INTRODUCCIÓN

Engraulis anchoíta es la especie íctica de mayor abundancia y más amplia distribución geográfica en el Atlántico Sudoccidental, abarcando desde Cabo Frío, Brasil (23° S), hasta el extremo sur del Golfo San Jorge (47° S). Las áreas de puesta ocupan, casi en su totalidad, la plataforma submarina a lo largo de dicho rango latitudinal, en una vasta gama de escenarios hidrográficos que incluyen regiones de afloramiento, frentes estuariales, de marea y talud (Sánchez, 1995).

Al menos dos poblaciones de anchoíta se reproducen en el área de estudio, siendo el pico máximo de puesta durante primavera y verano (Sánchez, 1995). La primera, denominada norteña o bonaerense, comprende desde la localidad de El Chuy, Uruguay, hasta al norte de los 41° S; la segunda, sureña o patagónica, abarca la región patagónica, entre los 41° S y 47° S (Brandhorst *et al.*, 1974; Hansen *et al.*, 1984; Ratti, 1986).

La gran mayoría de los Clupeiformes son micrófagos, y se alimentan principalmente de fitoplancton, zooplancton y otros crustáceos pequeños (Longhurst, 1971). Con respecto a la anchoíta argentina, el régimen alimentario coincide con el de un carnívoro con hábitos de oportunista y pequeño depredador, empleando una doble modalidad de ingestión de alimento: la filtración, proceso resultante de los movimientos de

natación en una misma dirección, por el cual el plancton queda atrapado en la cámara branquial, y la alimentación particulada, la cual implica el ataque y captura de una presa a la vez (Angelescu, 1981). Similares características han sido señaladas también en otras especies de engráulidos, como por ejemplo *E. mordax* y *E. ringens* (Leong y O'Connell, 1969; Loukashkin, 1970; O'Connell, 1972; Balbontín *et al.*, 1979).

El predominio de una u otra modalidad de alimentación es importante desde el punto de vista ecológico, ya que ello tiene relación con los costos energéticos y determina el nivel trófico en el cual el alimento es consumido (Blaxter y Hunter, 1982). Estos procesos de ingestión dependen de la relación de tamaño entre la presa y el consumidor, y el grado de abundancia relativa de alimento en su ambiente (Bailey y Houde, 1989).

En general, dentro de las potenciales presas de los adultos de anchoíta existe dominio de dos grupos zooplanctónicos en función del tamaño: organismos que forman parte del alimento filtrado, de menos de 3 mm de longitud, como por ejemplo copépodos, cladóceros, y organismos que constituyen el alimento atrapado, mayores a 3-5 mm de longitud, como eufáusidos y anfípodos (Angelescu, 1982).

El presente trabajo tiene por objetivo caracterizar la alimentación de la anchoíta argentina en el área y época de puesta intensa; cuantificando la disponibilidad de alimento, el grado de consumo de las dos principales poblaciones y el ritmo de alimentación. Ello implica el análisis de los

grupos más importantes identificados en los contenidos estomacales y de los principales organismos presa disponibles en el hábitat primaveral. Cabe destacar que no se ha incluido en este trabajo la depredación intraespecífica sobre huevos y larvas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material analizado provino de muestras obtenidas durante cruceros de investigación llevados a cabo por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Argentina, entre los años 1993 y 1996.

El área de estudio comprendió dos regiones: la región norte o bonaerense, hábitat primaveral de puesta de la población bonaerense de anchoíta, y la región sur o patagónica, en donde se concentra la población patagónica para efectuar la puesta primaveral-estival (Figura 1). En las Figuras 2 y 3 y en la Tabla 1 se observa la ubicación geográfica de los lances de pesca, estaciones de ictioplancton y oceanográficas, número total de estaciones y número de peces analizados. Detalles de la obtención de las muestras de peces y plancton y de los datos oceanográficos de temperatura y salinidad pueden ser encontrados en Pájaro (1998).

Se determinó la talla en milímetros (LT), peso total en gramos (PT) y peso del estómago (PE) de cada individuo. Cada estómago fue pesado con y sin el contenido, con una precisión de 0,01 g en una balanza gravimétrica electrónica Metler. El peso de las presas ingeridas fue calculado como la diferencia entre el PE con y sin alimento, expresado en gramos.

Se descartaron los estómagos vacíos que se hallaban dilatados, ya que esto pudo haber ocurrido como producto del estrés sufrido por el pez durante el arrastre, o por el enmallado o aplastamiento en el copo de la red de pesca. Las mediciones realizadas a los individuos adultos de anchoíta no fueron corregidas por el posible

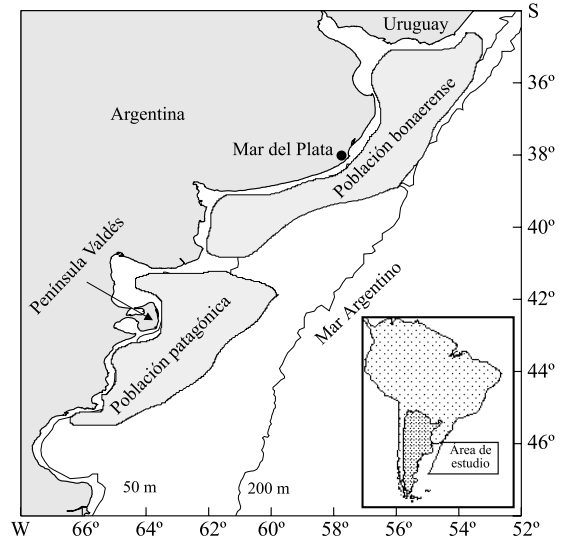


Figura 1. Localización geográfica de las áreas de puesta de las dos poblaciones de *Engraulis anchoita* en primavera-verano.

Figure 1. Geographic location of the spawning areas of the two populations of *Engraulis anchoita* in spring and summer.

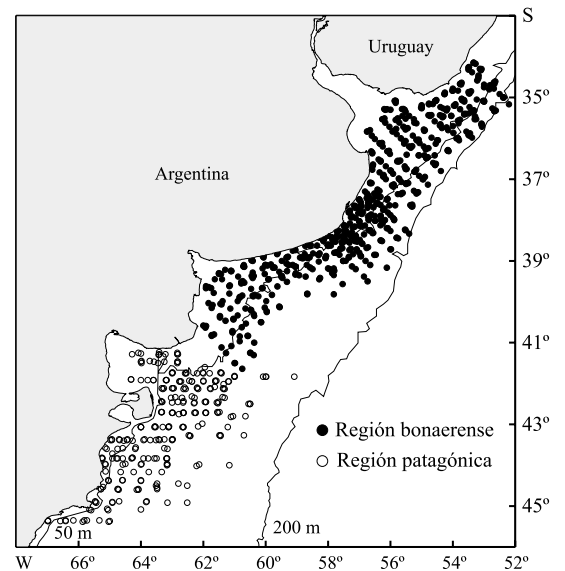


Figura 2. Localización geográfica de las estaciones de plancton y oceanográficas.

Figure 2. Geographic location of the plankton-oceanographic stations. Full circle: northern area. Empty circle: southern area.

encogimiento sufrido por los ejemplares al permanecer más de 40 días en formol 10%.

Los organismos del zooplancton identificados en el contenido estomacal y en las muestras planctónicas se diferenciaron en grupos taxonómicos, por ejemplo copépodos, cladóceros, anfípodos, larvas de crustáceos, etc, sin alcanzar el nivel de especies. Para calcular de manera rápida y aproximada el número de dichos organismos se utilizó la escala descrita por Frontier (1969).

El zooplancton fue diferenciado en dos grandes grupos en función del tamaño: organismos del mesozooplancton (longitud del cuerpo menor de 5 mm) y organismos del macrozooplancton (longitud corporal mayor de 5 mm). Esta diferenciación se realizó sobre la base de las descripciones realizadas por Angelescu (1982).

A partir del peso total del pez y del peso del alimento ingerido se calculó el cociente de reple-

ción estomacal (CRE), como la relación entre el peso del alimento y el peso corporal total (Angelescu, 1982). El objetivo de aplicar el CRE fue calcular el grado de consumo de presas en las dos regiones estudiadas, así como también la periodicidad de ingestión. Para esto último se ajustaron dos tipos diferentes de funciones a fin de establecer la relación entre el CRE, promedio para cada lance, y la hora del día. En primer lugar se utilizó una función polinómica de orden 3:

$$y = a \cdot x^3 + b \cdot x^2 + c \cdot x + d$$

donde:

a, b, c, d : constantes.

y : peso del alimento (g) o CRE.

x : hora del día (h).

Tabla 1. Resumen con los datos básicos y número de muestras recopilados durante los cruceros llevados a cabo en el período 1993-1996.

Table 1. Basic data and number of samples collected during the surveys carried out in the 1993-1996 period.

Año	Fecha del crucero	Estaciones oceanográficas	Estaciones de plancton	Lances de pesca	Nº de individuos analizados
1993	06.10.1993- 27.10.1993	86	148	26	1.090
1993	23.11.1993- 10.12.1993	88	96	18	675
1994	05.10.1994- 28.10.1994	90	169	19	443
1994	30.11.1994- 15.12.1994	98	87	9	169
1995	09.10.1995- 21.10.1995	84	168	30	459
1995	05.12.1995- 18.12.1995	60	75	15	336
1996	24.10.1996- 02.11.1996	100	151	24	467
1996	09.12.1996- 21.12.1996	53	80	12	158

En segundo lugar, se ajustó una doble función exponencial, suponiéndose una tasa de alimentación constante, a partir del análisis cuantitativo de los contenidos estomacales. Dicha función ha sido propuesta por Sainsbury (1986) y modificada por Jarre *et al.* (1991). Las variables involucradas fueron obtenidas utilizando el software Maxims (Jarre *et al.*, 1991). La información utilizada para estimar la periodicidad en la alimentación provino de los lances llevados a cabo en diferentes horas del día, ya que no se pudo realizar un muestreo continuo a lo largo de un día.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Abundancia de los principales grupos zooplanctónicos en el área de puesta de *Engraulis anchoita*

El zooplancton en las aguas de plataforma argentina presenta fluctuaciones estacionales

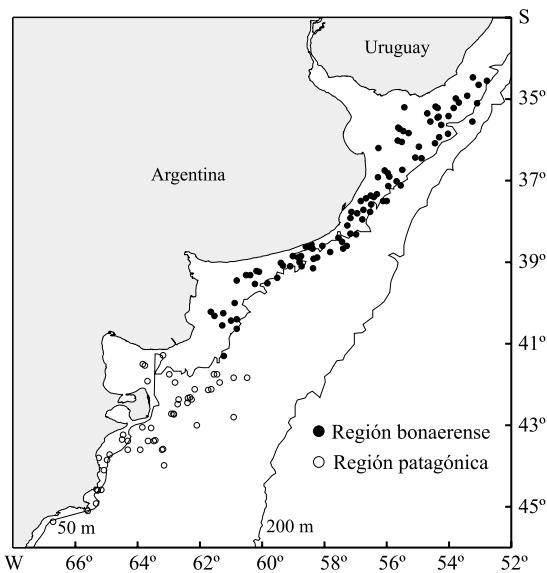


Figura 3. Localización geográfica de los lances de pesca.
Figure 3. Geographic location of the trawl stations. Full circle: northern area. Empty circle: southern area.

cíclicas típicas de latitudes templado-frías, donde el pico máximo ocurre luego de la floración fitoplanctónica de primavera (Carreto *et al.*, 1981), alcanzándose elevadas densidades en zonas próximas al talud (Ciechomski y Sánchez, 1983; Ramírez *et al.*, 1990).

En la región bonaerense, los copépodos fueron el grupo más frecuentemente encontrado en las muestras planctónicas, con porcentajes superiores al 95% (Figura 4). La abundancia de copépodos en aguas costeras frente a la provincia de Buenos Aires suele ser baja, con valores cercanos a los 15.000 individuos m⁻², y algunos excepcionales de 50.000 (Ramírez *et al.*, 1990). Sin embargo, en plataforma externa el número asciende a más de 500.000 individuos m⁻² (Carreto *et al.*, 1981). En el trabajo de 1994 y 1996 se determinaron aproximadamente 40.000 individuos m⁻², mientras que en 1993 y 1995 las densidades medias no alcanzaron la mitad de esos valores (Tabla 2).

Los cladóceros, apendicularias y postlarvas de crustáceos fueron el segundo grupo en orden de importancia. En cuanto al macrozooplancton, los

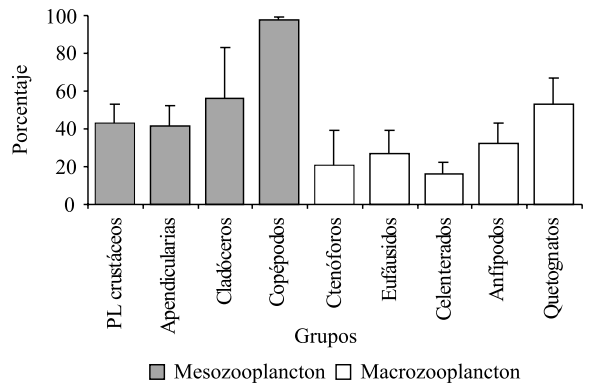


Figura 4. Grupos zooplanctónicos más frecuentemente identificados en las muestras de plancton. Región bonaerense. La línea indica el intervalo de confianza del 95%. PL: postlarvas.

Figure 4. Zooplanktonic groups more frequently identified in the plankton samples. Northern area. Line shows 95% confidence interval. PL: postlarvae.

quetognatos fueron el grupo más frecuentemente identificado, seguidos por los anfípodos y eufáusidos. Dentro del plancton gelatinoso, ctenóforos y celenterados pequeños constituyeron los organismos más comunes.

En la región patagónica también predominaron los copépodos, siendo identificados en el total de las muestras analizadas (Figura 5). La densidad media de este grupo presentó variaciones anuales importantes. Mientras que en 1993 y 1995 se registraron 22.000 y 8.000 copépodos m^{-2} respectivamente, en 1994 y 1996 los valores medios superaron los 40.000 copépodos m^{-2} . Santos y Ramírez (1995) han registrado durante el mes de noviembre densidades de entre 94 y 200 copépodos m^{-3} (6.500 y 15.000 copépodos m^{-2}) en la zona de frentes de marea de Península Valdés, incrementándose estos valores al sur de la península hasta los 1.000-5.000 copépodos m^{-3} (70.000-350.000 copépodos m^{-2}). Al comparar esos resultados debe considerarse que las densidades medias calculadas en este trabajo comprendieron toda el área de puesta de la anchoíta pata-

gónica, la cual abarca tanto las zonas frontales como otras áreas. De todas maneras, esos valores se ubicaron dentro de los rangos descritos por Santos y Ramírez (1995).

Otros grupos hallados en las muestras planctónicas fueron postlarvas de crustáceos, cladóceros y apendicularias. Con respecto a los organismos del macrozooplancton, eufáusidos y anfípodos, junto con los quetognatos, fueron los grupos más frecuentemente identificados (Figura 5). Aquí también se destacó la presencia de ctenóforos y celenterados en varias estaciones.

A partir de los resultados anteriores se decidió comparar estadísticamente la abundancia de meso y macrozooplancton en las zonas bonaerense y patagónica. Para ello se eligió a los copépodos, grupo predominante en el plancton, como representativos del mesozoplancton y a algunos grupos del macrozooplancton tomados en conjunto (anfípodos, eufáusidos, quetognatos, miscidáceos, sergéstidos y larvas de estomatópodos), como componentes de la fracción planctónica que puede ser capturada por aprehensión. En todos los casos,

Tabla 2. Parámetros poblacionales y resultados de la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney para comparar para cada año las densidades de copépodos entre las regiones bonaerense (norte) y patagónica (sur). DE: desviación estándar.

Table 2. Population parameters and Mann-Whitney U non parametric test to compare copepods density between northern and southern areas for each year. DE: standard deviation.

Año-región	n	Media	Mediana	DE	P
1993-norte	39	12.981,5	2.146,0	28.195,8	0,002
1993-sur	25	21.988,4	9.908,9	30.637,3	
1994-norte	79	40.222,6	4.065,0	94.137,8	0,040
1994-sur	19	41.908,0	10.638,6	64.177,1	
1995-norte	32	5.144,0	2.426,7	7.219,5	0,088
1995-sur	23	7.734,7	4.142,4	9.659,4	
1996-norte	35	39.503,2	10.256,7	67.192,7	0,216
1996-sur	9	40.894,2	14.839,2	40.429,4	

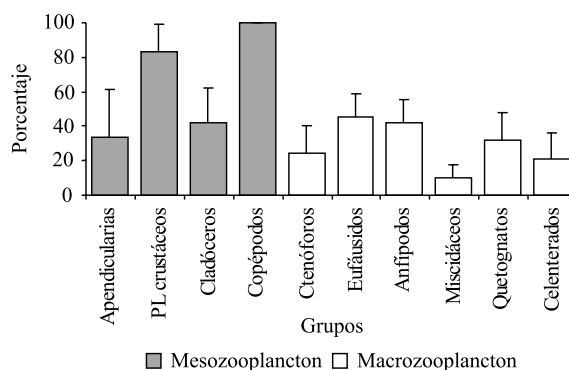


Figura 5. Grupos zooplanctónicos más frecuentemente identificados en las muestras de plancton. Región patagónica. La línea indica el intervalo de confianza del 95%. PL: postlarvas.

Figure 5. Zooplanktonic groups more frequently identified in the plankton samples. Southern area. Line shows 95% confidence interval. PL: postlarvae.

para comparar ambos grupos, se aplicó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney, ya que los datos no presentaban una distribución normal. Los resultados obtenidos se detallan en la Tabla 2.

En los cuatro años, las mayores densidades medias de copépodos correspondieron a la región patagónica; sin embargo, sólo se observaron diferencias anuales significativas entre ambas regiones en 1993 y 1994 (Tabla 2). Con respecto al macrozooplancton, a excepción de 1995, no se observaron diferencias entre las dos zonas, determinándose las mayores densidades en el área patagónica (Tabla 3). Estos resultados estuvieron de acuerdo con lo expresado por Ramírez *et al.* (1990) y Santos y Ramírez (1995), quienes han señalado que los sistemas frontales patagónicos actúan como zonas de concentración de altas densidades de zooplancton.

En un segundo análisis se comparó la abundancia de copépodos entre las regiones costera y de plataforma. Para ello, se agruparon las estaciones planctónicas de los cuatro años sobre la base de la batimetría, estableciendo el límite entre ambas regiones en 50 m de profundidad. Se determinó que

en la zona bonaerense el 93% de los copépodos se ubicó en las estaciones situadas en plataforma, mientras que en la zona patagónica sólo el 61% se distribuyó en dicha región (Figura 6). El análisis de igualdad de medianas mediante la prueba U de Mann Whitney dio como resultado diferencias altamente significativas ($P < 0,001$) para la zona bonaerense; sin embargo, en la zona patagónica las diferencias fueron no significativas ($P > 0,15$).

Fernández Aráoz (1994) diferenció dos sectores en la zona bonaerense durante primavera: costero-subcostero y de plataforma intermedia-inmediaciones del talud, notando el incremento de la abundancia de copépodos desde el primer sector hacia el segundo. A diferencia de lo que sucede en la zona bonaerense, la distribución de copépodos en Patagonia estuvo más relacionada con la ubicación de las zonas frontales que con la batimetría. Durante el período estudiado la posición geográfica de los frentes cada año fue variable (Martos y Sánchez, 1997), encontrándose más o menos alejados de la costa. Debido a esto, es posible que al tomarse los datos en conjunto no se

Tabla 3. Parámetros poblacionales y resultados de la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney para comparar para cada año las densidades de macrozooplancton entre las regiones bonaerense (norte) y patagónica (sur). DE: desviación estándar.

Table 3. Population parameters and Mann-Whitney U non parametric test to compare macrozooplankton density between northern and southern areas for each year. DE: standard deviation.

Año-región	n	Media	Mediana	DE	P
1993-norte	39	141,9	40,7	334,9	0,842
1993-sur	25	108,4	37,2	165,4	
1994-norte	79	207,1	36,7	563,9	0,843
1994-sur	19	68,7	40,8	69,6	
1995-norte	32	57,5	20,4	108,0	0,004
1995-sur	23	176,3	71,3	214,8	
1996-norte	35	218,2	160,5	187,8	0,186
1996-sur	9	129,0	40,8	181,5	

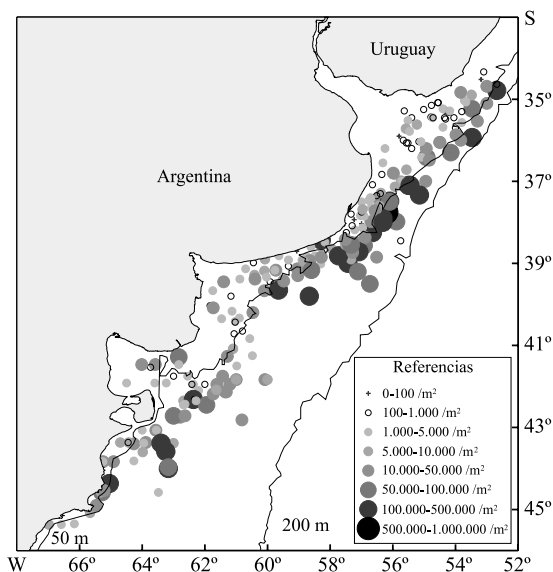


Figura 6. Localización geográfica y abundancia de copépodos. Datos provenientes de los cuatro años estudiados.
Figure 6. Geographic location and abundance of copepods. Data of the four years studied.

podría diferenciar estadísticamente las regiones costera y de plataforma, aunque los valores medios fueron diferentes. El análisis de cada año por separado no pudo efectuarse debido a que no se contó con un número suficiente de muestras como para llevar a cabo un test estadístico.

La comparación de la distribución espacial del macrozooplancton en las regiones costera y de plataforma determinó diferencias en el número de organismos en cada región. Se observó que en la zona bonaerense el 79% del macrozooplancton estuvo ubicado en la región de plataforma, mientras que en la zona patagónica ese porcentaje disminuyó al 67%. El análisis estadístico aquí también mostró diferencias altamente significativas para la zona norte ($P < 0,001$) y no significativas para la sur ($P > 0,079$).

Abundancia de las presas identificadas en los contenidos estomacales de *Engraulis anchoita*

La identificación de los zoopláncteres hallados en los contenidos estomacales permitió infe-

rir sobre el tipo de alimentación de los cardúmenes de anchoíta en la temporada reproductiva. El análisis estadístico aplicado a los grupos identificados fue similar al realizado en el punto anterior.

En los peces de la población bonaerense el grupo más frecuentemente identificado, dentro de los organismos pertenecientes al mesozooplancton, fue el de copépodos (Figura 7). Este grupo conforma el alimento más abundante dentro del amplio espectro de presas de la anchoíta en la región bonaerense y sur de Brasil (Angelescu y Anganuzzi, 1981; Angelescu 1982; Schwingel y Castello, 1994).

En menor porcentaje fueron identificados cladóceros, postlarvas de bivalvos, apendicularias, postlarvas de crustáceos y ostrácodos. En cuanto a los grupos del macrozooplancton, los porcentajes fueron mucho menores que los del mesozooplancton, observándose solo salpas y anfípodos gammáridos (Figura 7).

Analizando los organismos del mesozooplancton identificados en los contenidos estomacales en la región patagónica (Figura 8), también los

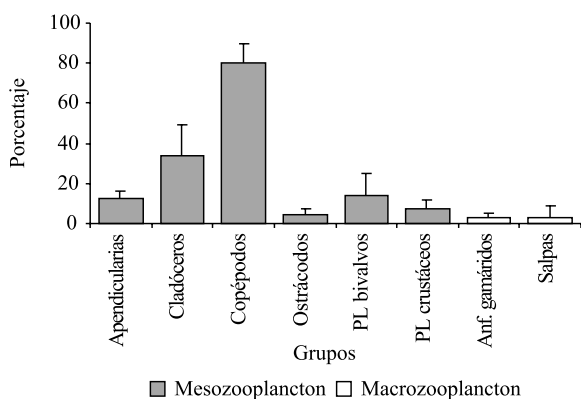


Figura 7. Grupos zooplanktónicos más frecuentemente identificados en los contenidos estomacales. Región bonaerense. La línea indica el intervalo de confianza del 95%. PL: postlarvas; Anf.: anfípodos.

Figure 7. Zooplanktonic groups more frequently identified in the stomach content. Northern area. Line shows 95% confidence interval. PL: postlarvae; Anf.: amphipods.

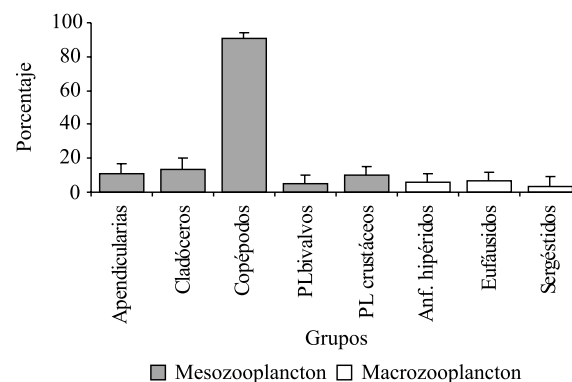


Figura 8. Grupos zooplanktónicos más frecuentemente identificados en los contenidos estomacales. La línea indica el intervalo de confianza del 95%. Región patagónica. PL: postlarvas; Anf.: anfípodos

Figure 8. Zooplanktonic groups more frequently identified in the stomach content. Southern area. Line shows 95% confidence interval. PL: postlarvae; Anf.: amphipods.

copépodos fueron el alimento más frecuentemente encontrado. Se identificaron cladóceros, en menor proporción que en la zona norte, postlarvas de crustáceos, apendicularias y postlarvas de bivalvos. Los grupos del macrozooplancton como eufáusidos, anfípodos hipéridos y sergéstidos, fueron prácticamente ocasionales (Figura 8).

De los resultados se desprende que los copépodos constituyeron las principales presas para los cardúmenes de anchoíta en ambas áreas de puesta. Este grupo ha sido descrito como un importante recurso alimenticio de la especie, desde la etapa larval hasta adulta (Ciechomski, 1967; Angelescu, 1982; Fernández Aráoz, 1994; Sánchez y Manazza, 1994; Schwingel y Castello, 1994; Viñas y Ramírez, 1996). Dentro del Orden Copepoda, la dieta de la anchoíta está constituida principalmente por individuos del Suborden Calanoida, entre los que pueden citarse *Ctenocalanus vanus*, *Drepanopus forcipatus*, *Calanus propinquus*, *C. australis*, *Clausocalanus brevipes*, *C. laticeps*, *Centropages brachiatus* y *Acartia tonsa* (Fernández Aráoz, 1994).

Tabla 4. Parámetros estadísticos y resultados de la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney para comparar para cada año el número de copépodos/pez (por lance de pesca) en las regiones bonaerense (norte) y patagónica (sur). DE: desviación estándar.

Table 4. Statistical parameters and Mann-Whitney U non parametric test to compare the number of copepods/fish between northern and southern areas. DE: standard deviation.

Año-región	n	Media	Mediana	DE	P
1993-norte	26	158,4	23,2	303,5	0,046
1993-sur	14	212,0	159,3	178,1	
1994-norte	18	93,5	27,71	41,5	0,250
1994-sur	7	151,9	79,1	235,2	
1995-norte	23	83,9	16,3	210,9	0,268
1995-sur	17	116,2	49,1	136,1	
1996-norte	24	156,1	83,7	255,3	0,223
1996-sur	8	59,7	26,9	66,4	

La comparación del número de copépodos por pez entre ambas regiones resultó en diferencias significativas sólo para el año 1993, con una mayor cantidad de presas ingeridas en el área sur. En dos de los tres años restantes (1994-1995), el número medio de copépodos fue también superior en la región patagónica, mientras que sólo en 1996 los valores mayores se observaron en la zona bonaerense (Tabla 4).

Un análisis similar se realizó para los organismos del macrozooplancton. Como era de esperar, considerando la escasa densidad de este grupo en las muestras planctónicas, el macrozooplancton fue escaso en los cuatro años y en las dos regiones. La comparación entre ambas zonas sólo arrojó diferencias significativas en el año 1995 (Tabla 5). En general, los valores promedio hallados en este trabajo fueron muy inferiores a los observados por Angelescu (1982), quien cita un número medio de organismos del macrozooplancton ingeridos por pez cercano a los 20-40 ejemplares.

Un último punto a considerar fue la comparación de los organismos consumidos en las

Tabla 5. Parámetros estadísticos y resultados del test no paramétrico U de Mann-Whitney para comparar para cada año el número de organismos del macrozooplancton/pez (por lance de pesca) en las regiones bonaerense (norte) y patagónica (sur). DE: desviación estándar.

Table 5. Statistical parameters and Mann-Whitney U non parametric test to compare the number of macrozooplankton organisms/fish between northern and southern areas. DE: standard deviation.

Año-región	n	Media	Mediana	DE	P
1993-norte	26	1,42	0,10	5,39	0,192
1993-sur	14	1,52	0,36	2,85	
1994-norte	18	0,12	0,00	0,25	0,333
1994-sur	7	0,21	0,10	0,29	
1995-norte	23	0,33	0,00	0,70	0,019
1995-sur	17	3,32	0,50	8,57	
1996-norte	24	0,62	0,08	0,98	0,794
1996-sur	8	1,00	0,13	2,28	

regiones costera y de plataforma. Analizando la distribución de copépodos por fuera y por dentro de la isobata de 50 metros se determinó que el 77% y el 98% correspondientes a las regiones bonaerense y patagónica fueron ingeridos en el área de plataforma. Esta observación fue similar a la realizada por Schwingel y Castello (1994) para la anchoíta en la región sur de Brasil. El análisis de la distribución del macrozooplancton en los contenidos estomacales de las zonas bonaerense y patagónica demostró que en ambas, el 54% y el 98% de los organismos fueron consumidos en la región de plataforma.

Comparación entre los hábitats reproductivo y trófico de *Engraulis anchoita*. Ritmo diario de alimentación

E. anchoita presenta una marcada diferencia entre la cantidad de alimento ingerido en las zonas reproductivas costeras y las áreas tróficas de plataforma. Esas diferencias se manifiestan en el alto porcentaje de estómagos vacíos o con escaso alimento en la región costera, contrariamente a lo que sucede en la zona de alta mar (Angelescu y Anganuzzi, 1981; Angelescu, 1982; Schwingel y Castello, 1994).

La cantidad de alimento consumido por los cardúmenes de anchoíta en la época reproductiva fue muy baja, encontrándose más del 70% de los estómagos vacíos o con escaso alimento (Figura 9 A y 9 B). Esto sería consecuencia, como se ha demostrado anteriormente, de la menor densidad de alimento disponible en el hábitat costero para esa época del año.

Solo en algunos pocos ejemplares los valores de los cocientes de repleción estomacal (CRE) se asemejaron a los indicados como de saciedad por Angelescu (1982). Esto ocurrió cuando los cardúmenes se encontraron frente a una elevada densidad de copépodos, principalmente calánidos. Existió un caso en particular en que los altos valores de CRE se debieron a la ingestión de un gran número de salpas. Esta apreciación no es novedosa, ya que existen varios casos citados en la literatura sobre la ingestión de zoopláncteres gelatinosos por parte de los peces (Kashkina, 1986; Mianzan *et al.*, 1996, 1997, 2001), lo cual reafirmaría el tipo de alimentación oportunista que presenta la anchoíta.

Algunos autores han señalado, para los Clupeiformes, una correlación positiva entre las zonas de puesta y la disponibilidad de alimento, lo cual parece razonable dado el alto costo energético que implica su modalidad de desove,

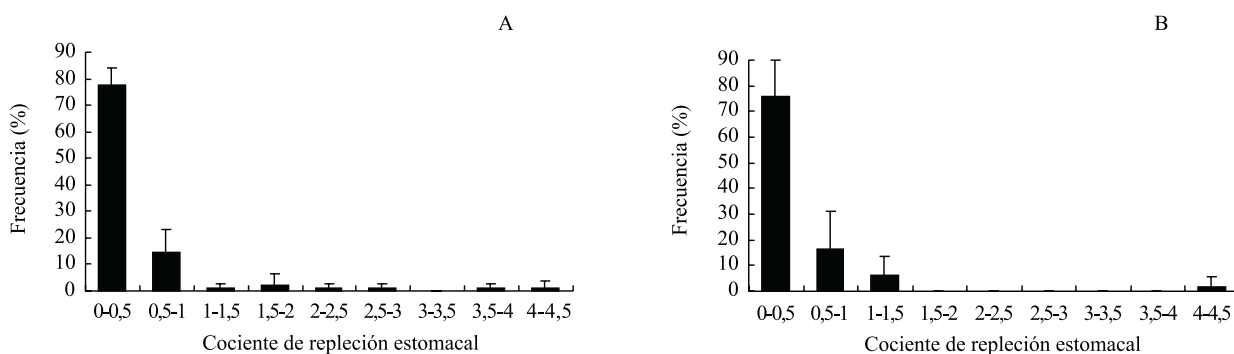


Figura 9. Cociente de repleción estomacal (CRE). A) región bonaerense (n = 86); B) región patagónica (n = 38). La línea indica el intervalo de confianza del 95%.

Figure 9. Stomach repletion quotients (CRE). A) Northern area (n = 86); B) Southern area (n = 38). Line shows 95% confidence interval.

caracterizada por la expulsión de varias camadas de ovocitos, durante temporadas reproductivas prolongadas (Hunter y Leong, 1981). Sánchez (1995) ha indicado que la selección de áreas de desove de la anchoíta argentina parece estar relacionada con la presencia de condiciones tróficas adecuadas para los adultos y Walsh *et al.* (1980) señalaron la coincidencia entre las áreas de puesta intensiva de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) y las mayores incidencias de ingesta elevada en los adultos.

Sin embargo, la mayor disponibilidad trófica para los adultos también implica una mayor cantidad de potenciales predadores para sus huevos y/o larvas tempranas, como pueden llegar a ser algunas especies del macrozooplancton (Theilacker *et al.*, 1986). De esto se desprende que la sobreposición de las áreas de puesta y alimentación de la anchoíta podría no ser la estrategia más adecuada para la especie. Existiría una estrategia intermedia en la cual los grupos reproductivos efectuarían la puesta en la zona costera próxima a la plataforma intermedia, de manera de poder acceder a esta última mediante cortas migraciones, y así disponer de una mayor abundancia de alimento.

A fin de estudiar las variaciones tróficas en el ritmo diario de alimentación de la anchoíta, y considerando la época del año, se asumió como período de luz diurna al comprendido entre las 6:30 y 19:30 h, abarcando un rango de 13 h diarias de luz.

Angelescu (1982) evidenció dos momentos de mayor intensidad de alimentación para la anchoíta argentina, con mayor incidencia en el horario comprendido entre las 18:00 y las 23:00 h. Schwingel y Castello (1994), refiriéndose a los horarios de alimentación de la anchoíta al sur de Brasil, señalaron un máximo de actividad trófica en el horario 15:00-19:00 h, mientras que entre las 3:00 y las 7:00 h la mayoría de los estómagos se hallaban vacíos. En otras especies, los rangos de alimentación varían entre 24 h para *E. mordax* (Hunter y Kimbrell, 1980), 13-15 h para *E. capensis* (Valdés *et al.*, 1987; Valdés, 1991) y 9-10 h para *E. ringens* (Álamo *et al.*, 1996, 1997).

En este trabajo, el cálculo del período horario de alimentación se llevó a cabo sobre la base del análisis de los cocientes de repleción estomacal (CRE), a partir de las funciones polinómica y doble exponencial de Sainsbury (Tabla 6).

Existiría un lapso más o menos definido que la anchoíta dedica a la alimentación en la época reproductiva primaveral, de aproximadamente 11-13 h de duración. Este comenzaría alrededor de las 03:30-06:00 h de la mañana y finalizaría cerca de las 17:00 h (Figura 10). A partir de allí se iniciaría el período de evacuación gástrica, hasta completarse nuevamente el ciclo. Si se comparan los resultados aquí presentados con los citados por Angelescu y Anganuzzi (1981) y Angelescu (1982) para la época estival de ali-

Tabla 6. Número aproximado de horas invertidas en la alimentación por *Engraulis anchoita* en la época reproductiva incluyendo el horario de inicio y finalización del período de alimentación.

Table 6. Number of hours spent on feeding by *Engraulis anchoita* during the spawning season and beginning and stop of the daily feeding period.

Variable	Modelo utilizado	Número aproximado de horas	Período de alimentación	
			Inicio	Término
CRE	Polinómico	13,0	3:30	16:30
	Sainsbury	11,5	6:00	17:30

mentación, en nuestro caso se observó una disminución en la cantidad de alimento presente en los contenidos estomacales a partir de las 17:00 h, encontrándose los estómagos prácticamente vacíos alrededor de las 22:00 h. En cambio, los citados autores hallaron el mayor porcentaje de estómagos con alimento a partir de las 19:00 h y hasta las 00:00 h. Es posible que la temprana finalización del período de alimentación (alrededor de las 17:00 h) indicada en este trabajo, en comparación con lo que sucede en el hábitat trófico, esté relacionada con el comportamiento reproductivo de

una fracción de los individuos, en los cuales el ritmo de alimentación disminuiría o se detendría.

En general, se ha observado que los peces clupeiformes comienzan su actividad sexual varias horas antes de la puesta (Blaxter y Hunter, 1982). Esto incluiría aspectos tanto fisiológicos como de comportamiento. En las hembras de anchoíta argentina, la hidratación de los ovocitos se inicia algún tiempo antes de la puesta, hallándose ya cardúmenes con más del 50% de hembras con ovocitos en esa condición a las 13:00 h (Pájaro *et al.*, 1997).

En cuanto a las dos modas en el ciclo diario de alimentación que indicó Angelescu (1982), esta conducta se debería a que los peces en la época trófica estival poseen una oferta alimenticia mayor con respecto a la época reproductiva, alcanzando en pocas horas la saciedad. Por lo tanto, no se producirían dos modas en el ciclo diario de alimentación, observándose sólo una, alrededor de las 17:00 h (Figura 10).

En resumen la alimentación de la anchoíta argentina durante la época reproductiva estuvo caracterizada por estómagos prácticamente vacíos o con escaso alimento. Dentro de este marco, los copépodos fueron la principal presa de las dos poblaciones de anchoíta. Sin embargo, las áreas de puesta de ambas poblaciones presentaron diferencias desde el punto de vista trófico. Mientras que en el norte, el desove se produjo en la zona costera donde la abundancia de copépodos presentó los valores más bajos, en la región patagónica el área de puesta coincidió con la presencia de mayores densidades de copépodos. Con relación a esto, Ciechowski y Sánchez (1983) indicaron para similares áreas y épocas, una fuerte correlación negativa entre la abundancia de huevos de anchoíta y la biomasa zooplanctónica asociada. Como también señalan estos autores, es probable que este escenario aparentemente desfavorable para los individuos adultos favorezca el éxito en la supervivencia de los primeros estadios de desarrollo, evitando la depredación por parte de los zoopláncteres. Como consecuencia de la

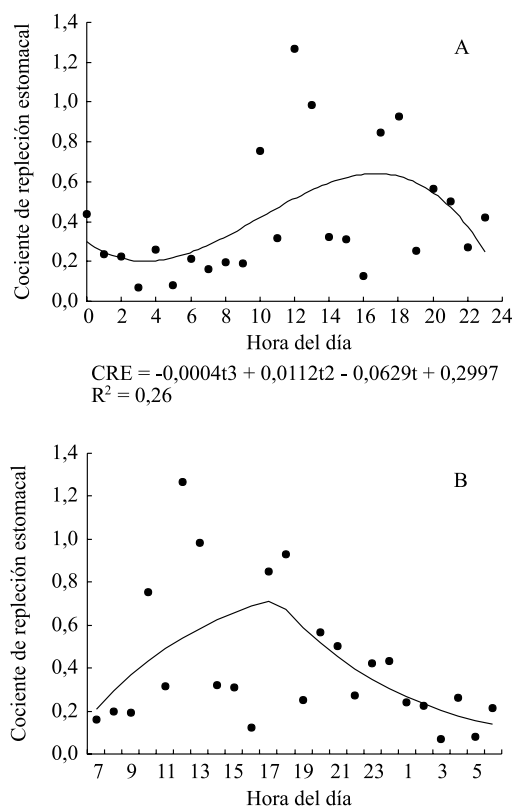


Figura 10. Patrón diario de alimentación de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*) calculado a partir del modelo polinómico de tercer orden (A) y el de Sainsbury (B).

Figure 10. Daily feeding pattern of the Argentine anchovy (*Engraulis anchoita*) calculated using the third-order polynomial (A) and Sainsbury (B) models.

escasa oferta de alimento, especialmente en la región bonaerense, los cardúmenes realizarían cortas migraciones tróficas hacia la zona de plataforma, retornando luego a la zona costera para continuar la puesta.

El bajo índice de repleción estomacal se relacionó también con la disminución en el ritmo de alimentación durante las horas nocturnas, período en el cual los cardúmenes de adultos invierten su energía mayoritariamente en la reproducción. Futuros estudios deberán orientarse a estimar cuales son los valores de biomasa zooplanctónica necesarios, durante la época de puesta, para equiparar el gasto energético que involucra la reproducción.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a las personas que colaboraron en la realización de este trabajo. Al Dr. Jorge Hansen, Lic. Daniel Brown y a los señores Carlos Bertelo y Pedro Quiroga quienes me ayudaron en la obtención de las muestras de peces y plancton.

BIBLIOGRAFÍA

- ÁLAMO A., ESPINOZA, P., ZUBIATE, P. & NAVARRO, I. 1997. Comportamiento alimentario de la anchoveta peruana, *Engraulis ringens*, durante el invierno de 1996. Crucero BIC Humboldt 9608-09. Inf. Inst. Mar Perú, 123: 38-46.
- ÁLAMO, A., NAVARRO, I., ESPINOZA, P. & ZUBIATE, P. 1996. Espectro alimentario y ración de alimentación de *Engraulis ringens* y de *Sardinops sagax sagax*, y mortalidad de huevos de la anchoveta peruana por predación. Inf. Inst. Mar Perú, 119: 34-42.
- ANGELESCU, V. 1981. Ecología trófica de la anchoíta del Mar Argentino (*Engraulidae*, *Engraulis anchoita*). Parte I. Morfología del sistema digestivo en relación con la alimentación. En: SALINAS, P.J. (Ed.). Zoología Neotropical, Actas 8° Congreso Latinoamericano de Zoología, I, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela: 1317-1350.
- ANGELESCU, V. 1982. Ecología trófica de la anchoíta del Mar Argentino (*Engraulidae*, *Engraulis anchoita*). Parte II. Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema. Contrib. Inst. Nac. Invest. Desarr. Pesq. (Mar del Plata), N° 409, 83 pp.
- ANGELESCU, V. & ANGANUZZI, A. 1981. Resultados sobre la alimentación de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) en el área explorada por el B/I "Shinkai Maru" durante las campañas VI (21-9-78/12-10-78) y VIII (20-11-78/19-12-78) en el Mar Argentino. Contrib. Inst. Nac. Invest. Desarr. Pesq. (Mar del Plata), N° 383: 281-298.
- BAILEY, K.M. & HOUDE, E.D. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. Adv. Mar. Biol., 25: 1-83.
- BALBONTIN, F., GARRETÓN, M. & MUREIRA, J. 1979. Estudio experimental sobre selección de alimento y comportamiento alimentario en anchoveta y sardina de Chile (Pisces, Clupeiformes). Rev. Biol. Mar. (Chile), 16: 211-220.
- BLAXTER, J.H.S. & HUNTER, J.R. 1982. The biology of clupeoid fishes. Adv. Mar. Biol., 20: 1-223.
- BRANDHORST, W., CASTELLO, J.P., COUSSEAU, M.B. & CAPEZZANI, D.A. 1974. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoita*) frente a Argentina y Uruguay. VIII. Desove, crecimiento, mortalidad y estructura de la población. Physis (Bs. As.), (A), 33 (86): 37-58.
- CARRETO, J.I., RAMÍREZ, F.C. & DATO, C. 1981. Zooplankton y producción secundaria. Parte II. Distribución y variación estacional de biomasa zooplanctónica. Contrib. Inst. Nac. Invest. Desarr. Pesq. (Mar del Plata), N° 383: 213-232.

- CIECHOMSKI, J.D. 1967. Investigations of food and feeding habits of larvae and juveniles of the argentine anchovy *Engraulis anchoita*. CalCOFI Rep., 11: 72-81.
- CIECHOMSKI, J.D. & SÁNCHEZ, R.P. 1983. Relationship between ichthyoplankton abundance and associated zooplankton biomass in the shelf waters of Argentina. Biol. Ocean., 3: 77-101.
- FERNÁNDEZ ARAOZ, N.C. 1994. Estudios sobre la biomasa de copepoda (Crustacea) con especial énfasis en Calanoida, del Atlántico Sudoccidental. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 202 pp.
- FRONTIER, S. 1969. Méthodes d'analyse statistique applicables a l'écologie du plancton. Document Scientifique Centre Nosy Bé ORSTOM, 7: 1-33.
- HANSEN, J.E., COUSSEAU, M.B. & GRU, D.L. 1984. Características poblacionales de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) del Mar Argentino. Parte I. El largo medio al primer año de vida, crecimiento y mortalidad. Rev. Invest. Desarr. Pesq., 4: 21-48.
- HUNTER, J.R. & KIMBRELL, C.A. 1980. Egg cannibalism in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull., U.S., 78: 811-816.
- HUNTER, J.R. & LEONG, R. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull., U.S., 79: 215-230.
- JARRE, A., LOURDES PALOMARES, M., SORIANO, M.L., SAMBILAY JR., V.C. & PAULY, D. 1991. Some new analytical and comparative methods for estimating the food consumption of fish. ICES Mar. Sci. Symp., 193: 99-108.
- KASHKINA, A.A. 1986. Feeding of fishes on salps (Tunicata, Thaliacea). Voprosy Ikhtiologii, 3: 440-447.
- LEONG, R. & O'CONNELL, C.P. 1969. A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). J. Fish. Res. Board Can., 26: 557-582.
- LONGHURST, A.R. 1971. The clupeoid resources of tropical seas. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 9: 349-385.
- LOUKASHKIN, A.S. 1970. On the diet and feeding behaviour of the northern anchovy, *Engraulis mordax* (Girard). Proc. Calif. Acad. Sci. (Ser 4), 37 (13): 419-458.
- MARTOS, P. & SÁNCHEZ, R.P. 1997. Caracterización oceanográfica de regiones frontales en la plataforma patagónica en relación con áreas de desove y cría de la anchoíta (*Engraulis anchoita*). En: X Coloquio Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, Argentina, Resúmenes: 30.
- MIANZAN, H.W., MARÍ, N., PRENSKI, B.L. & SÁNCHEZ, F. 1996. Fish predation on neritic ctenophores from the Argentine continental shelf: A neglected food resource? Fish. Res., 27: 69-79.
- MIANZAN, H.W., PÁJARO, M., ALVAREZ COLOMBO, G. & MADIROLAS, A. 2001 Feeding on survival-food: gelatinous plankton as a source of food for anchovies. Hydrobiologia, 1-9.
- MIANZAN, H.W., PÁJARO, M., MACHINANDIARENA, L. & CREMONTE, F. 1997. Salps: possible vectors of toxic dinoflagellates? Fish. Res., 29: 193-197.
- O'CONNELL, C.P. 1972. The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). J. Fish. Res. Board Can., 29: 285-293.
- PÁJARO, M. 1998. El canibalismo como mecanismo regulador denso-dependiente de mortalidad natural en la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*). Su relación con las estrategias reproductivas de la especie. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 273 pp.
- PÁJARO, M., MACCHI, G.J. & SÁNCHEZ, R.P. 1997. Fecundidad y frecuencia reproductiva de las poblaciones bonaerense y patagónica de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*). Rev. Invest. Desarr. Pesq., 11: 19-38.
- RAMÍREZ, F.C., MIANZAN, H.W., SANTOS, B. & VIÑAS, M.D. 1990. Synopsis on the reproduc-

- tive biology and early life of *Engraulis anchoita*, and related environmental conditions in Argentine waters. IOC Workshop Report, 65 (V): 4-6.
- RATTI, M. 1986. Estudio comparativo de caracteres merísticos y morfométricos de la anchoíta (*Engraulis anchoita*). Rev. Invest. Desarr. Pesq., 5: 169-183.
- SAINSBURY, K.J. 1986. Estimation of food consumption from field observations of fish feeding cycles. J. Fish Biol., 29: 23-36.
- SÁNCHEZ, R.P. 1995. Patrones de distribución espacio-temporal de los estadios embrionarios y larvales de la anchoíta (*Engraulis anchoita* Hubbs & Marini) a micro y macroescala, su relación con la supervivencia y el reclutamiento. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 672 pp.
- SÁNCHEZ, R.P. & MANAZZA, G.O. 1994. Estudios sobre la alimentación de larvas de anchoíta (*Engraulis anchoita*), en relación con los frentes de marea de la región patagónica. Frente Marítimo, 15 (A): 51-65.
- SANTOS, B. & RAMÍREZ, F.C. 1995. Distribución y abundancia de copépodos en el sistema frontal de Península Valdés, durante florecimientos fitoplanctónicos. Thalassas, 11: 133-142.
- SCHWINGEL, R.P. & CASTELLO, J.P. 1994. Alimentación de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) en el sur de Brasil. Frente Marítimo, 15 (A): 67-86.
- THEILACKER, G.H., KIMBALL, A.S. & TRIMMER, J.S. 1986. Use of an ELISPOT immunoassay to detect euphausiid predation on larval anchovy. Mar. Ecol. Progr. Ser., 30: 127-131.
- VALDÉS, E. 1991. Cannibalism and intraguild predation in clupeoids. Marine Ecology Progress Series. 79: 17-26.
- VALDÉS E., SHELTON, P.A., ARMSTRONG, M.J. & FIELD, J. 1987. Cannibalism in South African anchovy: egg mortality and egg consumption rates. S. Afr. J. Mar. Sci., 5: 613-622.
- VIÑAS, M.D. & RAMÍREZ, F.C. 1996. Gut analysis of first-feeding anchovy larvae from the Patagonian spawning areas in relation to food availability. Arch. Fish. Mar. Res., 43: 231-256.
- WALSH, J.J., WHITLEDGE, G., ESAIAS, W.E., SMITH, R.L., HUNTSMAN, S.A., SANTANDER, H. & MENDIOLA, B. 1980. The spawning habitat of the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. Deep Sea Res., 27: 1-27.

Recibido: 14-05-2002

Aceptado: 22-07-2002