

VARIACIÓN TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA DE HUEVOS Y LARVAS DE
Engraulis anchoita EN EL LITORAL NORPATAGÓNICO ENTRE
ENERO Y ABRIL DE 2001. CRECIMIENTO Y MORTALIDAD LARVAL*

por

DANIEL R. BROWN¹, EZEQUIEL LEONARDUZZI¹, ANDRÉS AVERBUJ² y JUAN P. LIVORE³

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

²Centro Nacional Patagónico (CENPAT), Boulevard Brown 2915, 9120 - Puerto Madryn, Argentina

³South Australian Research and Development Institute (SARDI), Aquatic Sciences,
2 Hamra Avenue, West Beach SA 5024, Australia

SUMMARY

Temporal variation in *Engraulis anchoita* eggs and larvae abundance in the northpatagonian littoral between January-April 2001. Larval growth and mortality. Argentine anchovy eggs and larvae abundance distribution patterns in the Argentine northpatagonian littoral during January-April 2001 were analyzed. As the season progressed, a process of decline in the reproductive activity was observed. Larval growth and mortality rates were established. Age determinations were performed analyzing otoliths daily increments. The 0.43 mm day⁻¹ growth rate average did not show space-time differences, fact attributed to the homogeneity of the thermal field. The 0.32 d⁻¹ January natural mortality rate was determined by exponential decline. Mortality rates, estimated with the mortality-aggregation model, were considered dependent on the larval size. The value ranges (d⁻¹) were 0.07-0.49, 0.05-0.61 and 0.07-0.51 for January, February, and March-April, respectively.

RESUMEN

Se analizaron los patrones de distribución y abundancia de huevos y larvas de anchoíta en el litoral norpatagónico argentino durante el período comprendido entre enero y abril de 2001. A medida que avanzaba la temporada se observó un proceso de disminución en la actividad reproductiva. Se establecieron las tasas de crecimiento y mortalidad de larvas. Las determinaciones de edad se realizaron analizando los incrementos diarios de otolitos. El valor promedio de la tasa de crecimiento de 0,43 mm día⁻¹ no mostró diferencias espacio-temporales, hecho que se atribuyó a la homogeneidad del campo térmico. La tasa de mortalidad natural, de 0,32 d⁻¹ en enero, se determinó por extinción exponencial. Las tasas de mortalidad, estimadas con el modelo de mortalidad-agregación, se consideraron dependientes de la talla larval. Los rangos de valores (d⁻¹) fueron 0,07-0,49, 0,05-0,61 y 0,07-0,51 para enero, febrero, y marzo-abril, respectivamente.

*Contribución INIDEP N° 1838

Key words: *Engraulis anchoita*, larvae, growth, otoliths, mortality.

Palabras clave: *Engraulis anchoita*, larvas, crecimiento, otolitos, mortalidad.

INTRODUCCIÓN

La anchoíta patagónica *Engraulis anchoita* representa el recurso pelágico de mayor biomasa del litoral norpatagónico argentino (Sánchez y Ciechomski, 1995). En referencia a la distribución latitudinal de todos los engráulidos del mundo, dicha población habita la región más austral, lo que resulta un hecho interesante desde el punto de vista ecológico.

Hidrológicamente, el área de estudio se caracteriza por la formación estacional de frentes térmicos durante la primavera y el verano, asociados con la dinámica de las mareas (Sabatini y Martos, 2002). Dichas estructuras separan aguas costeras térmicamente homogeneizadas en el plano vertical y aguas estratificadas de plataforma más alejadas de la costa y a mayor profundidad (Glorioso, 1987). Este sistema frontal se intensifica en las proximidades de Península Valdés, y se lo ha relacionado con altos valores de bioproducción evidenciados por las elevadas concentraciones de nutrientes y clorofila-*a* (Carreto y Benavides, 1990). Además, se han observado en esta región, principalmente por encima de la termoclina, altas agregaciones de copépodos (Derisio, 2012), muchos de los cuales constituyen el alimento de las larvas de anchoíta (Viñas y Ramírez, 1996).

Se ha asociado la actividad reproductiva de la anchoíta patagónica con la formación y el tiempo de duración de los frentes mencionados, que ocurren desde la primavera hasta el comienzo del otoño (Sánchez y Ciechomski, 1995). Hansen *et al.* (2001) encontraron relación entre la distribución espacial de anchoítas adultas y los cambios anuales en las posiciones de los frentes. Sánchez y Manazza (1994) y Viñas y Ramírez (1996) relacionaron las disponibilidades alimentarias de las

larvas de anchoíta con los distintos sectores del sistema frontal patagónico (homogéneo, transición y estratificado).

Desde el punto de vista ecológico el crecimiento y la mortalidad de las larvas de peces constituyen dos procesos vitales que suelen estar relacionados. Un crecimiento acelerado disminuye el tiempo de permanencia de las larvas iniciales en el plancton, que se encuentran sujetas a mortalidad tamaño-selectiva debida fundamentalmente a la depredación (Legget y Deeblois, 1994; Houde, 1996). Además, existen estudios que relacionan el crecimiento de larvas de engráulidos con el reclutamiento de los adultos en forma directa (García *et al.* 2003; Takasuka *et al.* 2007). Relacionado con esto, Houde (1996) y Rilling y Houde (1999) determinaron, a través de la interacción del crecimiento con la mortalidad de las distintas cohortes de larvas de peces, el éxito potencial de cada una de las mismas sobre el reclutamiento. El paso previo para este tipo de análisis es la detección de variaciones en el crecimiento y mortalidad a lo largo de una estación reproductiva donde se generan varias cohortes de huevos y larvas.

A pesar de que resulta operativamente difícil llevar a cabo un diseño de muestreo que integre toda una estación reproductiva, este trabajo abarca gran parte de la misma, desde principios de enero hasta principios de abril. Durante enero, febrero y marzo-abril de 2001 se realizaron en el litoral patagónico tres campañas de investigación destinadas al monitoreo intensivo de la actividad reproductiva de *Merluccius hubbsi*. La amplia cobertura espacio-temporal de dichas campañas permitió el estudio de patrones de distribución y parámetros vitales en embriones de *E. anchoita*, que coexisten en la misma área junto con la merluza (Ehrlich y Ciechomski, 1994; Ehrlich, 1998). Los estudios previos realizados en esta

temática (Sánchez, 1995; Brown y Sánchez, 2010) se llevaron a cabo con muestras provenientes de distintos años.

Este estudio testea hipótesis acerca del crecimiento y la mortalidad diferencial de las larvas de anchoíta eclosionadas en distintos momentos de la misma época de puesta. Por lo tanto, los objetivos del trabajo son:

- Analizar la secuencia temporal de los desoves de *E. anchoita* en la Patagonia, dentro de la misma época de puesta, con dos metodologías distintas: la presencia de huevos en el plancton, y el retrocálculo de las fechas de eclosión de las larvas.
- Analizar diferencias intra-estacionales en el crecimiento diario. Determinar el impacto de la temperatura sobre el mismo.
- Estimar la mortalidad diaria de las larvas de anchoíta por dos métodos diferentes: ajuste del modelo de extinción exponencial, y de un modelo dependiente de la agregación espacial. Detectar diferencias en la mortalidad larval entre cohortes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de muestras

Los huevos y las larvas de anchoíta se capturaron durante tres campañas de investigación realizadas en los meses de enero, febrero, y marzo-abril de 2001 en el litoral norpatagónico (Figura 1). Las muestras de ictioplancton ($N = 103$) se colectaron con una red Bongo equipada con una malla de 300 μm , un flujómetro y un sensor de profundidad (Scanmar). La red se operó oblicuamente, desde el fondo hasta la superficie a una velocidad aproximada de 2,5 nudos. La recolección se realizó durante el día, desde las 8 hasta las 19 h aproximadamente. De cada campaña se preservó un subgrupo de larvas en etanol 80% para

la determinación de la edad. El resto de las muestras se fijó a bordo en formol al 5%. Los números de huevos y larvas de anchoíta obtenidos en cada campaña así como otros detalles del muestreo se representan en la Tabla 1. En todas las estaciones de muestreo se registró la temperatura de superficie y fondo mediante un CTD Sea Bird.

Procesamiento en laboratorio

Los huevos y larvas de anchoíta se separaron de las muestras de plancton formolizadas. En las estaciones donde el ictioplancton de anchoíta era muy abundante se fraccionaron las muestras para facilitar el cuantificado. Las larvas se midieron bajo lupa (largo total) a una precisión de $\pm 0,1$ mm. De las muestras preservadas en alcohol, se midieron los largos totales y se extrajeron los otolitos *sagittae* de las cabezas, para las determinaciones de edad. Dichos otolitos se montaron enteros sin pulido en Pro-texx (medio transparente) y se contaron los incrementos diarios bajo un microscopio óptico. La identificación del patrón diario de depósito se realizó siguiendo las recomendaciones de Campana (1992), dicho patrón se asumió según estudios realizados en otros engráulidos tales como *E. japonicus* (Tsuji y Aoyama, 1984), *E. capensis* (Thomas, 1986) y *E. encrasicolus* (Ceremeño et al. 2003). Cuando el número de incrementos entre los otolitos derecho e izquierdo coincidió en un 90%, la información proveniente de uno de los dos se consideró al azar. En el caso contrario se descartó la información de ambos.

Se estimó la edad y el crecimiento mediante un modelo de regresión lineal simple entre el largo total y el número de incrementos contados en los otolitos:

$$L(t) = bt + a$$

donde:

$L(t)$: largo total a la edad t ;

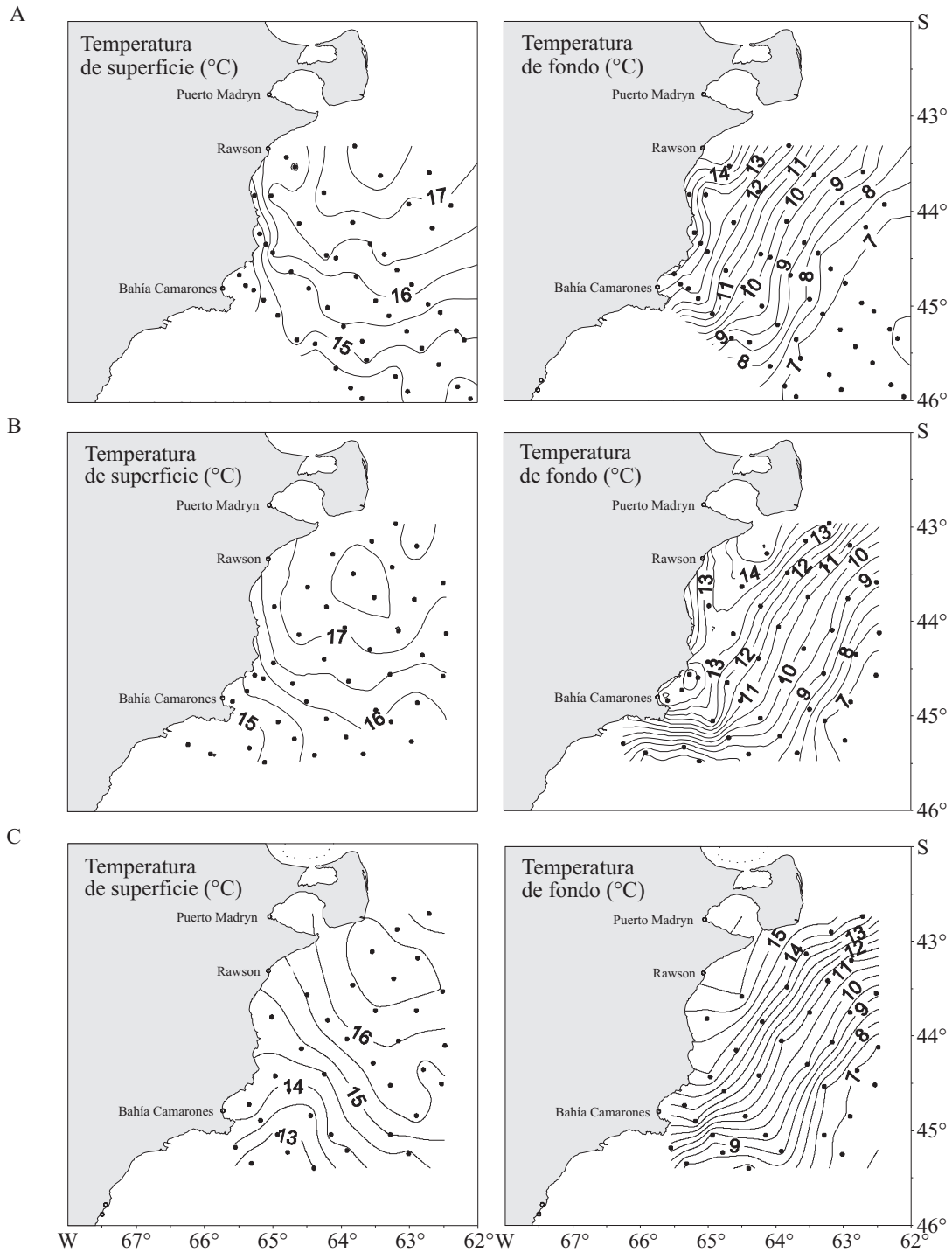


Figura 1. Temperatura de superficie y de fondo del área de estudio en enero (A), febrero (B) y marzo-abril (C).

Figure 1. Surface and bottom temperature of the study area in January (A), February (B) and March-April (C).

Tabla 1. Resumen de la información biológica básica.
 Table 1. Summary of basic biologic information.

Campana	Buque	Fecha	Estaciones positivas (huevos)		Estaciones positivas (larvas)		Larvas capturadas	Otolitos analizados
			N	%	N	%		
EH-01/2001	"Dr. Eduardo L. Holmberg"	06-29 de enero de 2001	17	60,70	15	53,60	12.163	87
OB-02/2001	"Capitán Oca Balda"	12-25 de febrero de 2001	15	37,50	20	50	6.069	77
OB-05/2001	"Capitán Oca Balda"	26 de marzo-09 de abril de 2001	8	22,90	20	57,10	825	76

t: edad en días (número de incrementos diarios);
 b: pendiente (tasa de crecimiento media en mm día⁻¹);

a: ordenada al origen, representa la talla promedio al momento de depositarse el primer incremento.

La elección de un modelo lineal se debió a que el mismo, además de representar adecuadamente los datos y evidenciar el mejor ajuste por mínimos cuadrados, permitió obtener de manera sencilla la tasa de crecimiento y la ordenada al origen.

Los modelos largo-edad se compararon entre campañas por Análisis de Covarianza (ANCOVA).

El modelo largo-edad se utilizó para convertir todas las tallas de las larvas en edades y retrocalcular las fechas de eclosión.

Las tasas individuales de crecimiento (TIC) se estimaron para cada larva como:

$$TIC = \frac{L(t) - 4,5}{n}$$

donde:

n: número de incrementos en los otolitos;

4,5: constante *a* de la regresión largo-edad (ver Resultados).

Tales tasas de crecimiento se relacionaron con la temperatura tomada a 10 m de profundidad, la cual se consideró representativa de la porción de la columna de agua donde habitan las larvas de anchoíta (Sánchez, 1995). Para detectar diferencias geográficas en el crecimiento individual de las larvas en relación con la temperatura se realizó una prueba de ANOVA.

La determinación de la mortalidad larval se hizo a partir de dos métodos:

- 1) Del modelo de extinción exponencial, para lo que se agruparon las tallas en intervalos de 1 mm (3,1-4; 4,1-5; ...). Para cada intervalo se determinó la talla media que se convirtió en

edad media utilizando el modelo largo-edad. Las densidades medias por edad se expresaron como números de larvas por cada 10 m². La tasa instantánea de mortalidad diaria se estimó a partir de:

$$N(t) = N_0 e^{-Mt}$$

donde:

$N(t)$: abundancia a la edad t (número de larvas 10 m⁻²);

N_0 : abundancia estimada al momento de eclosión (número de larvas 10 m⁻²);

M : coeficiente instantáneo de mortalidad diaria;

t : edad en días (incrementos diarios en otolitos).

De acuerdo con la expresión de mortalidad, el decremento porcentual diario se expresó como:

$$M \% = (1 - \exp(-M)) * 100$$

2) De un modelo de mortalidad-agregación (McGurk, 1986). Este modelo estima la mortalidad larval a partir de la relación entre el peso de un individuo, (Peterson y Wroblewski, 1984), y el índice de agregación espacial de las larvas (Lloyd, 1967). La expresión correspondiente para el cálculo de tasas de mortalidad por clase de talla es:

$$M_i = a 10^{-3} W^{-b}(1+P_i)$$

donde:

M : tasa de mortalidad (d⁻¹), predicha por el modelo de mortalidad-agregación;

W : peso seco (g) de la clase de talla i ;

a y b : constantes del modelo;

a : -5,26;

b : 0,25;

P_i : valor del índice de agregación de Lloyd para cada clase de talla i . Este valor se obtuvo de la siguiente expresión:

$$P_i = 1 + (\sigma^2 X_i^{-1} - 1) X_i^{-1}$$

donde:

X_i : media de la densidad de larvas para la clase de talla i ;

σ^2 : varianza de X_i .

Este índice mide el agrupamiento o agregación de un individuo, en relación con el agrupamiento promedio esperado para una población dispersa al azar (Lloyd, 1967).

Los pesos larvales se obtuvieron de una relación largo-peso seco previamente determinada para larvas de esta especie (Pájaro, com. pers.)¹. Dicha expresión ajustada fue:

$$\ln(\text{peso}) = 2,51 \ln(\text{largo total}) - 0,61, (R^2 = 0,78, N = 304)$$

RESULTADOS

Hidrografía

Las distribuciones horizontales de temperatura de superficie y fondo resultaron bastante similares entre las tres campañas (Figura 1). La mayor similitud en el campo térmico de superficie se registró entre enero y febrero. En superficie se observó un gradiente térmico latitudinal, y los rangos de temperatura fueron: 14,5-17,5 °C (enero); 15-18 °C (febrero) y 13-17 °C (marzo-

¹Marcelo Pájaro, Programa "Pesquerías de Peces Pelágicos", INIDEP, Paseo Victoria Ocampo N° 1, Escollera Norte, B7602HSA - Mar del Plata, Argentina.

abril). Las temperaturas de fondo evidenciaron un marcado gradiente térmico longitudinal indicando la presencia de un sistema frontal. Los rangos de temperatura de fondo fueron: 7-15 °C (enero), 7-14,5 °C (febrero) y 7-15,5 °C (marzo-abril).

Distribución y abundancia

En las tres campañas analizadas se observó que la distribución de huevos fue similar a la de las larvas (Figura 2). Esta similitud entre ambas distribuciones espaciales resultó más acentuada en enero, observándose la concentración en un solo núcleo ubicado entre Rawson y Bahía Camarones. En febrero hubo dos grupos de huevos, uno al sudeste de Península Valdés y otro al nordeste de Bahía Camarones. Los huevos estaban más alejados de la costa durante febrero en comparación con la distribución observada en enero. Las larvas de febrero se distribuyeron de manera bastante uniforme a lo largo de toda el área; dicha distribución fue más amplia con respecto a enero, pero las densidades resultaron menores. Durante marzo-abril también se visualizaron los dos núcleos de huevos en las mismas áreas que en febrero, pero con abundancias bastante menores. La distribución espacial de larvas en marzo-abril fue mayor y más abundante que la de huevos; evidenciándose el mismo patrón de distribución de febrero pero con menores abundancias. Tanto los números totales de huevos como de larvas fueron disminuyendo al avanzar la temporada reproductiva de enero a marzo-abril. Las diferencias en las cantidades de huevos entre dos meses consecutivos fueron aproximadamente de un orden de magnitud. Dichas diferencias pueden apreciarse en la Tabla 1 y en las escalas de los mapas (Figura 2).

Edad y crecimiento

Los rangos de tallas de las larvas fueron 2-13, 2-26 y 2-23 mm correspondientes a las campañas de enero, febrero y marzo-abril respectivamente (Figura 3). Se contaron desde 0 hasta 44 incremen-

tos diarios en los otolitos, que fueron claramente identificables mediante microscopía óptica (Figura 4). Las fechas de eclosión de las larvas capturadas en enero estuvieron comprendidas entre el 14 de diciembre y el 26 de enero, observándose el mayor número de nacimientos el día 25 de enero. Para las larvas colectadas en febrero, dichas fechas abarcaron desde el 26 de diciembre al 21 de febrero (máximo 12 de febrero). Las larvas provenientes de marzo-abril eclosionaron entre el 15 de febrero y el 2 de abril (máximo 21 de marzo) (Figura 5).

Los tres modelos lineales ajustados a los datos largo-edad de las larvas fueron: $L(t) = 0,49t + 4,26$ ($N = 87$, $R^2 = 0,92$) (enero); $L(t) = 0,42t + 4,21$ ($N = 77$, $R^2 = 0,91$) (febrero) y $L(t) = 0,43t + 4,89$ ($N = 76$, $R^2 = 0,85$) (marzo-abril). No se encontraron diferencias significativas entre las tres pendientes de dichos modelos lineales ($P > 0,1$). Las ordenadas al origen, que representan las tallas medias en el momento de la formación del primer incremento fueron: 4,21, 4,25 y 4,89 mm para las larvas de enero, febrero y marzo, respectivamente. Dichos valores resultaron estadísticamente iguales entre enero y febrero (ANCOVA, $P > 0,1$), y distintos entre enero y marzo-abril, y febrero y marzo-abril (ANCOVA, $P < 0,001$). Por lo tanto, el intercepto de marzo (4,89 mm) resultó ser más elevado, esto podría deberse a un incremento artificial dada la presencia de larvas de mayor tamaño durante ese período de captura. Por este motivo, se lo consideró biológicamente razonable y finalmente se ajustó un solo modelo lineal al conjunto de los datos largo-edad (Figura 6).

El análisis de las tasas de crecimiento en relación con la temperatura a 10 m de profundidad sólo se realizó para febrero y marzo-abril (Figura 7), ya que en enero las larvas estaban concentradas en estaciones muy próximas entre sí y con poca diferencia de temperatura. En febrero, los promedios de las tasas individuales variaron entre 0,35 y 0,40 mm día⁻¹ en un rango térmico de 15-16,9 °C. En marzo-abril dichos valores fluctuaron entre 0,4 y 0,5 mm día⁻¹ y las temperaturas entre 13,3 y 16,7 °C. Los valores medios de las tasas de crecimiento

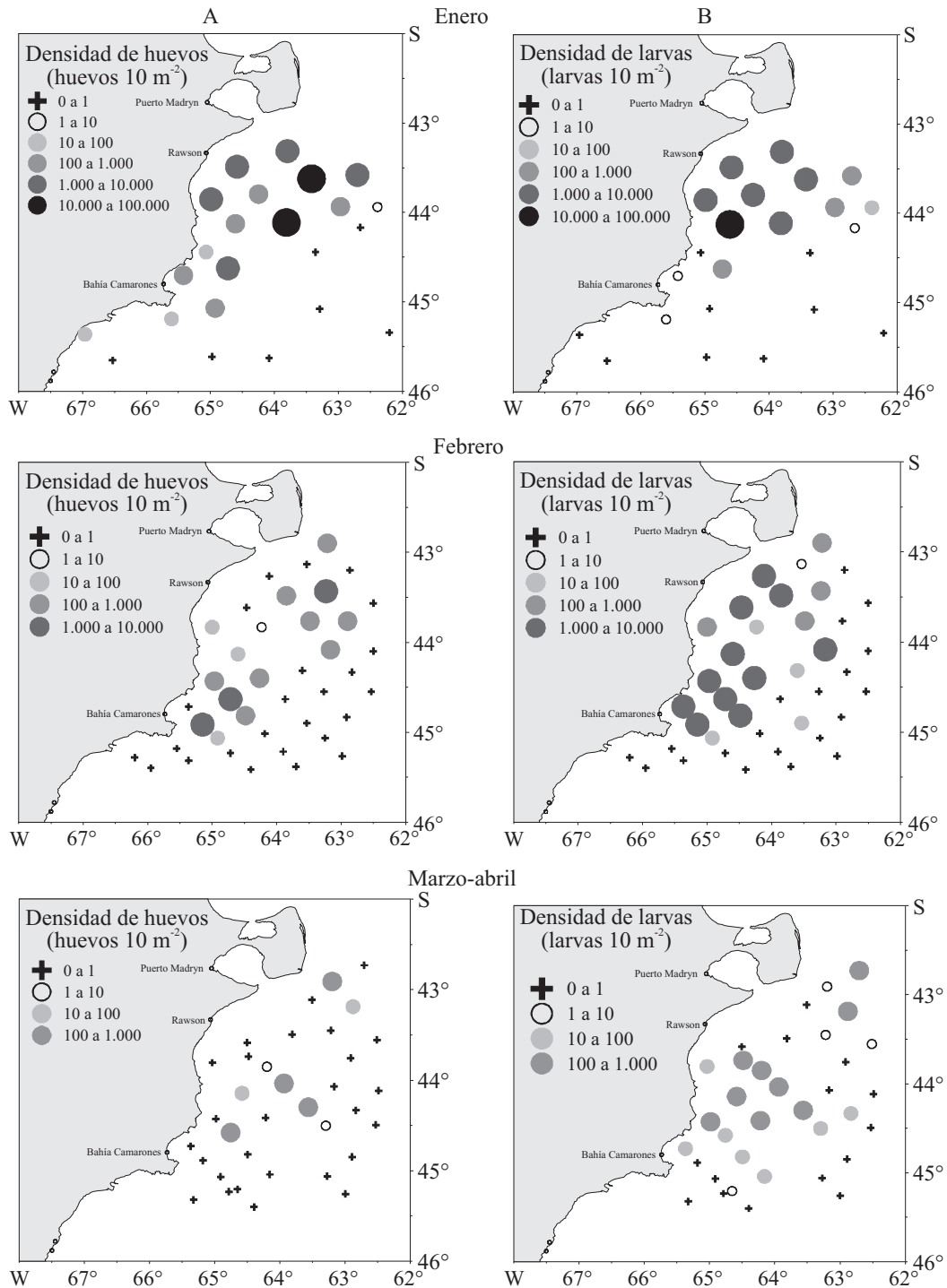


Figura 2. Distribución y abundancia de huevos (A) y larvas de anchoíta (B) en enero, febrero y marzo-abril.

Figure 2. Distribution and abundance of Argentine anchovy eggs (A) and larvae (B) in January, February, and March-April.

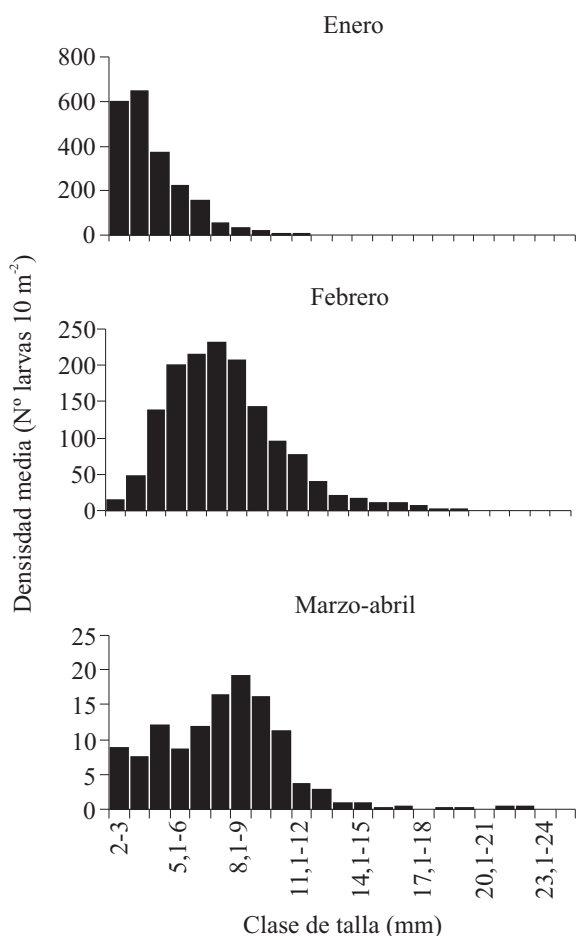


Figura 3. Densidad media de larvas de anchoíta por clase de talla.

Figure 3. Mean density of Argentine anchovy larvae per size class.

y temperaturas para cada posición de muestreo analizada se presentan en la Tabla 2. Los resultados del ANOVA no evidenciaron diferencias significativas entre las posiciones de muestreo para ninguno de los dos períodos analizados ($P > 0,7$; febrero y $P > 0,17$; marzo-abril).

Mortalidad

Las densidades medias por clase de talla de las larvas de anchoíta capturadas a lo largo de los tres períodos se representan en la Figura 3. Las larvas

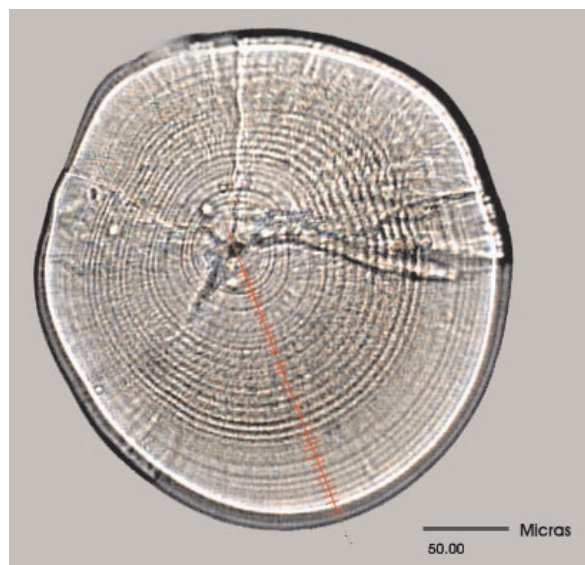


Figura 4. Otolito de una larva de anchoíta (22 mm de largo total) mostrando los incrementos diarios (400 X).

Figure 4. Argentine anchovy larvae otolith (22 mm total length) showing the daily increments (400 X).

de enero fueron de tamaños menores que las de febrero y marzo-abril, además se observó en dichas larvas una disminución progresiva en las abundancias al incrementar los tamaños (excepto las larvas iniciales). Esto es indicativo del proceso de “estado estable” de la población de larvas, lo que significa que el reclutamiento a cada clase de talla se mantuvo aproximadamente constante durante el mes de enero. (Sánchez, 1995). Bajo estas condiciones, puede asumirse constante la mortalidad larval y determinarse su valor (Z) por ajuste del modelo de extinción exponencial (Figura 8). La pendiente del modelo constituye el coeficiente de mortalidad, que resultó ser $0,32 \text{ d}^{-1}$ para las larvas de enero. Dicho valor correspondió a un decremento porcentual diario de 27,38%. En este análisis no se incluyeron las larvas iniciales (2-3 mm) por considerarlas subestimadas en abundancia.

Las densidades de tallas por edad exhibieron formas acampanadas para los períodos de febrero y marzo-abril. En este caso no puede asumirse la condición de “estado estable” de las poblaciones

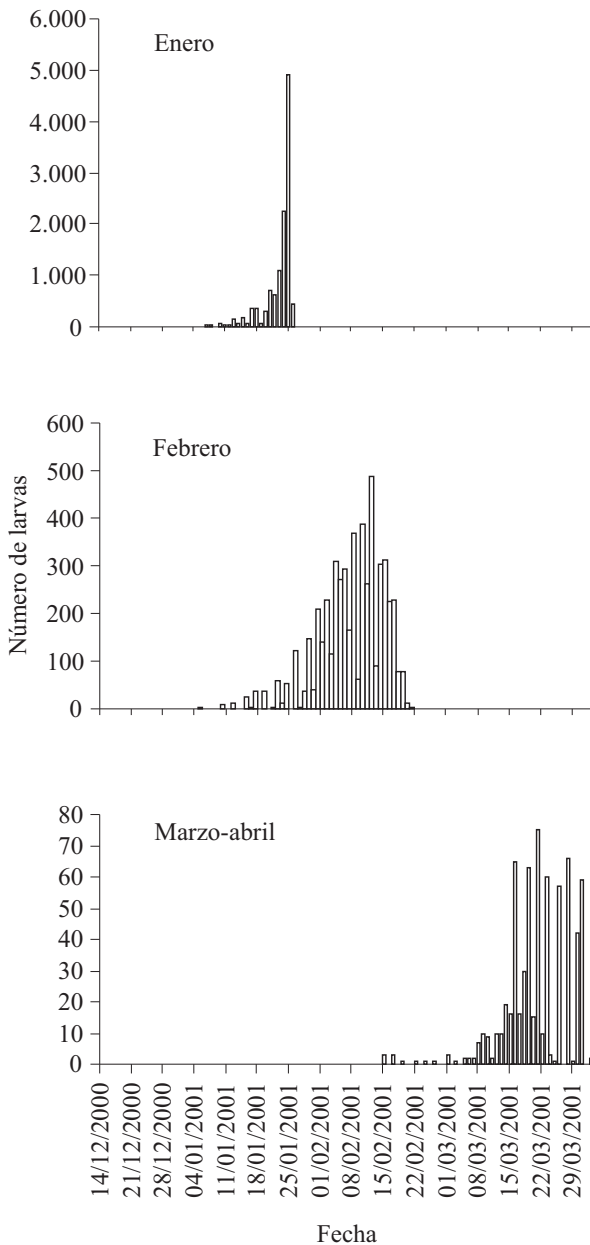


Figura 5. Fechas de eclosión de larvas de anchoíta retrocalculadas.
Figure 5. Argentine anchovy larvae back-calculated hatching dates.

larvarias y determinarse la mortalidad por ajuste del modelo de extinción exponencial, por lo que se utilizó el modelo de mortalidad-agregación. A

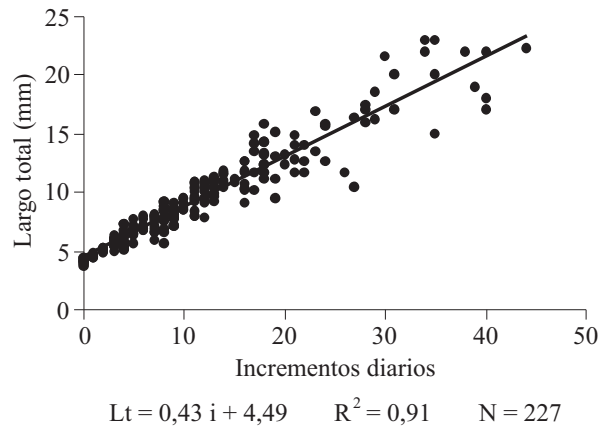


Figura 6. Regresión lineal entre el largo total (LT) y el número de incrementos diarios (i) en los otolitos de larvas de anchoíta.
Figure 6. Linear regression between total length (LT) and number of daily increments (i) in Argentine anchovy larvae otoliths.

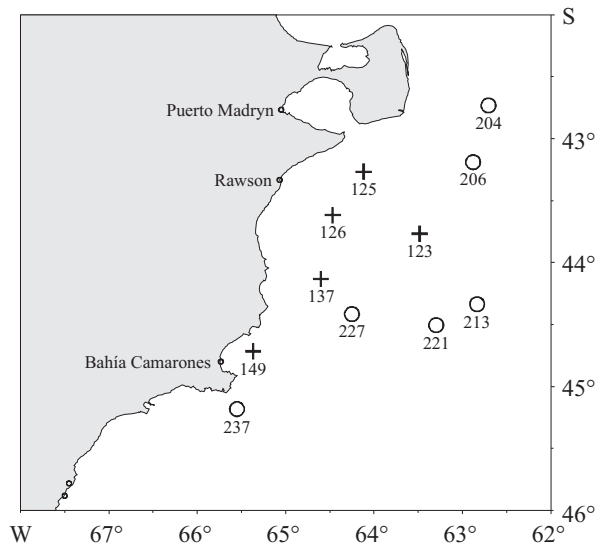


Figura 7. Estaciones oceanográficas donde se analizó el crecimiento larval en relación con la temperatura del agua a 10 m de profundidad.
Figure 7. Oceanographic stations where larval growth in relation to water temperature at 10 m depth was analyzed.

los fines comparativos, también se utilizó dicho modelo para estimar mortalidad de las larvas de enero. Las tasas instantáneas de mortalidad según

Tabla 2. Valores medios de la tasa de crecimiento y de la temperatura analizados en cada estación de muestreo. DS: desviación estándar.

Table 2. Mean growth rate and temperature values analyzed in each sampling station. DS: standard deviation.

Número de estación	Número de larvas	Tasa de crecimiento media (mm día ⁻¹)	DS	Temperatura °C (10 m)
Febrero				
123	15	0,35	0,10	16,85
125	6	0,36	0,08	15,80
126	26	0,40	0,13	16,74
137	9	0,39	0,12	16,69
149	7	0,37	0,04	15,00
Marzo-abril				
204	11	0,50	0,09	15,29
206	13	0,41	0,09	16,66
213	5	0,43	0,09	15,34
221	10	0,45	0,09	15,95
227	20	0,44	0,08	14,46
237	5	0,46	0,05	13,28

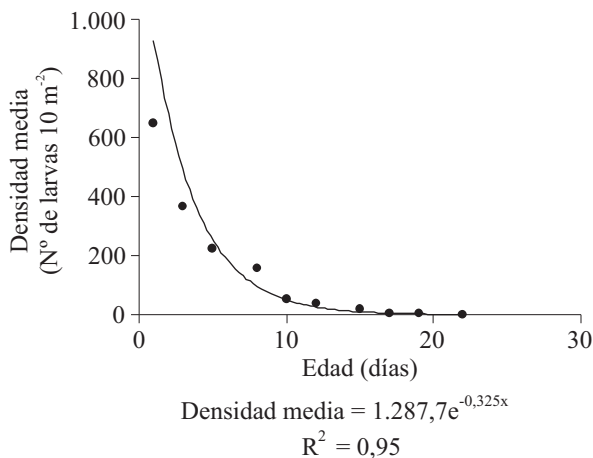


Figura 8. Modelo de mortalidad ajustado para las larvas de anchoíta capturadas en enero.

Figure 8. Mortality model fitted for Argentine anchovy larvae caught in January.

el modelo de mortalidad-agregación representadas con respecto a las tallas exhibieron un patrón en forma de U, o sea fueron relativamente eleva-

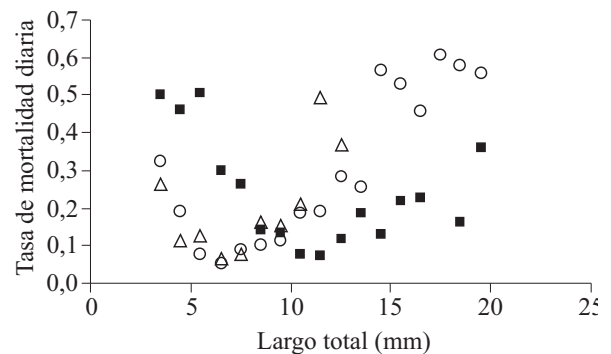


Figura 9. Tasa de mortalidad estimada para larvas de anchoíta de distintos tamaños.

Figure 9. Mortality rate estimated for different sizes of Argentine anchovy larvae.

das en las tallas menores, disminuyendo hasta un valor mínimo en las tallas intermedias, e incrementándose nuevamente en las tallas mayores (Figura 9). A modo de ejemplo se presentan valores de mortalidad diaria para larvas de tamaño pequeño, intermedio y grande de cada mes. Para

las larvas de enero los valores fueron (d^{-1}): 0,26; 0,07 y 0,49 (tallas 3,5; 6,5 y 11,5 mm respectivamente). Para las de febrero: 0,33; 0,05 y 0,61 (tallas 3,5; 6,5 y 17,5 mm). Para las de marzo-abril: 0,51; 0,08 y 0,36 (tallas 5,5; 10,5 y 19,5 mm). Tanto los coeficientes como las tendencias resultaron bastante similares entre enero y febrero, con respecto a marzo-abril.

DISCUSIÓN

Las principales características físicas del área durante este estudio fueron un gradiente térmico latitudinal de superficie, una estratificación térmica vertical, y similitud de los campos térmicos de superficie y fondo entre las tres campañas analizadas. La hidrología del área ha sido recientemente descrita en detalle por Derisio (2012).

El litoral norpatagónico constituye una zona de desove y cría de anchoíta (Sánchez y Ciechomski, 1995). La notable similitud entre las distribuciones espaciales de huevos y larvas, resulta lógica considerando que las larvas son planctónicas y de pocos días de vida. Tal coincidencia espacial resultó más acentuada en enero cuando las larvas eran más pequeñas y por lo tanto recientemente eclosionadas. Luego se produjo una disminución progresiva en las abundancias de huevos y larvas desde enero hasta marzo-abril, lo que indica una disminución en la intensidad reproductiva al avanzar en la temporada. Otros indicadores de este fenómeno son la mayor cantidad de larvas que de huevos en marzo-abril, la ausencia de larvas pequeñas durante dicho período y los retrocálculos de las fechas de eclosión. Este patrón de disminución estacional en la reproducción de la anchoíta patagónica dentro de la temporada fue consistente con estudios previos que se realizaron tomando muestras de distintas temporadas y años (Sánchez, 1995; Sánchez y Ciechomski, 1995). No obstante, tales estudios refieren al mes de diciembre como el momento del año de mayor intensidad de des-

ove de la anchoíta en aguas patagónicas (Sabatini, 2004). Desafortunadamente este trabajo incluye información a partir de enero, excluyendo probablemente los máximos desoves registrados históricamente en diciembre. Analizando muestras de plancton provenientes de estas mismas campañas de investigación, Machinandiarena *et al.* (2004) registraron un patrón de desove muy similar para *Merluccius hubbsi*, resultando evidente la marcada estacionalidad en la reproducción de ambas especies en la plataforma patagónica.

Con respecto al análisis del crecimiento dentro de una misma estación reproductiva, Jones (1985) encontró variaciones intra-estacionales en el crecimiento de larvas de *Chupea harengus* que habían eclosionado en distintos momentos de la misma época de puesta. En este estudio no se detectaron variaciones temporales en el crecimiento de larvas de anchoíta dentro de la temporada. Esto podría deberse a la homogeneidad en el campo térmico que se registró a lo largo de las tres campañas (Figura 1). Si bien la temperatura constituye el principal factor físico que influye sobre la tasa de crecimiento de las larvas de peces (Crecco y Savoy, 1985; Rutherford y Houde, 1995), al analizar espacialmente el crecimiento larval en zonas con diferencia térmica de aproximadamente 2 ó 3 °C, no se observaron variaciones en el crecimiento. Probablemente estas diferencias térmicas sean insuficientes como para generar un crecimiento diferencial en una especie adaptada a vivir en un amplio rango latitudinal y tolerando amplios rangos de temperatura que van desde los 8 a 23 °C (Reid, 1966). Además, debe considerarse que la temperatura que se utilizó fue la registrada a 10 m de profundidad, que se consideró representativa del hábitat de las larvas. Se sabe que las larvas de esta especie realizan migraciones verticales diarias a través de la columna de agua (Sánchez *et al.*, 1999). Recordando el pronunciado gradiente térmico vertical, las larvas habrían experimentado temperaturas distintas durante las migraciones verticales. A raíz de esto, asumir la influencia de una temperatura constan-

te a 10 m de profundidad sobre el crecimiento de las larvas resulta relativo. Resultados similares de ausencia del efecto térmico sobre el crecimiento de larvas de esta especie fueron reportados por Leonarduzzi *et al.* (2010) y por Wang y Tzeng (1999) en larvas de *E. japonicus*.

Los valores de crecimiento diario resultaron similares a los registrados por Brown y Sánchez (2010) en el litoral patagónico y Leonarduzzi *et al.* (2010) en la plataforma bonaerense. Dichas tasas de crecimiento fueron, en general, menores que las estimaciones hechas en larvas de anchoíta provenientes del sur de Brasil. Considerando que las temperaturas registradas en los ecosistemas bonaerense y patagónico fueron similares entre sí e inferiores a las de las aguas brasileñas, es probable que una diferencia de temperatura entre ambos ecosistemas esté afectando positivamente el crecimiento de las larvas de anchoíta (Tabla 3). Adicionalmente, como se trata de ambientes distintos, pueden existir otros factores biológicos asociados con este fenómeno y que interactúen con la temperatura. Alternativamente, las larvas provenientes de distintos *stocks* podrían tener un crecimiento diferencial (Castello y Castello, 2003).

Las determinaciones de mortalidad por los dos métodos descriptos resultaron diferentes. Mientras que el modelo de extinción exponencial considera constante a la tasa de mortalidad durante un determinado intervalo de edad, el modelo de mortalidad-agregación la considera dependiente de la distribución espacial de las larvas y su grado de agregación. El mismo patrón en forma de U de la tasa de mortalidad representada como una función de las tallas se ha observado en larvas de *Merluccius gayii* provenientes de la costa chilena (Vargas *et al.*, 1996). Dicho patrón representa valores elevados de mortalidad inicial debido al alto grado de agregación en manchas de los individuos recientemente eclosionados. La baja capacidad locomotora de estas larvas y su estado de agregación las hacen más vulnerables a los predadores (McGurk, 1986). Los valores de mortalidad disminuyen en las tallas intermedias, eleván-

dose nuevamente en las tallas elevadas. Una vez más esta tendencia se relacionaría con la agregación, que resulta acentuada en las tallas mayores dada la capacidad de las especies pelágicas de formar cardúmenes. Estos cardúmenes de larvas o juveniles iniciales serían vulnerables al accionar de los predadores. Para comprobar esta hipótesis se requerirán futuros trabajos específicos de agregación espacial con respecto a los tamaños de las larvas de anchoíta a los fines de relacionarlos con la mortalidad de forma más precisa. Para esto se recomienda la realización de estudios desde la perspectiva lagrangiana, lo que constituye el seguimiento de manchas de larvas a lo largo del tiempo (Sánchez *et al.*, 1999).

La comparación con estudios previos resulta particularmente difícil debido a que los rangos de edad establecidos por los diferentes autores no son idénticos. Haciendo esta salvedad, se observa que el coeficiente obtenido en este estudio por declinación exponencial y para el mes de enero, resulta similar a los valores registrados por Sánchez (1986, 1995) y Vasconcellos (1994); y mayor que los calculados por Kitahara y Matsuu-
ra (1995) y Brown (1998) (Tabla 4). Los coeficientes derivados del modelo de mortalidad-agregación no se incluyen en la tabla comparativa por haberse determinado por una metodología conceptualmente distinta (dependientes de la talla).

Las tendencias de las tasas de mortalidad en función de las tallas fueron bastante similares entre enero y febrero, con respecto a marzo-abril. Este fenómeno indicaría que los mecanismos causantes de la mortalidad larval de la anchoíta actuarían diferencialmente en distintos momentos de la estación reproductiva. Tomando en cuenta la distribución estacional de los nacimientos (Figura 5) se observa que los máximos fueron: 25 de enero, 12 de febrero, y 21 de marzo de 2001 (campañas de enero, febrero, y marzo-abril, respectivamente). Alrededor de 19 días transcurrieron entre los picos de nacimiento de enero y febrero, probablemente los mecanismos que generaron la mortalidad larval en ambos meses

Tabla 3. Comparación con otros estudios de crecimiento diario de larvas de *Engraulis anchoita*. Las tasas de crecimiento se calcularon por derivación de los modelos ajustados. Se presentan los tamaños de las larvas y las temperaturas.

Table 3. Comparison with other studies on *Engraulis anchoita* larvae daily growth. Growth rates were calculated deriving the models fitted. Larval sizes and temperature are presented.

Ecosistema	Temperatura (°C)	Tamaño (mm)	Tasa de crecimiento (mm día ⁻¹)	Modelo ajustado	Fuente de información
Sur de Brasil	20*	10 20 30	0,41 0,78 1,14	$L(t) = 6,19 \exp(17,08(1-(-0,0025t)))$	Kitahara y Matsuura (1995)
	22-25	10 15 20	0,49 0,42 0,26	$L(t) = 6,51 \exp(1,37(1-(-0,052t)))$	Castello y Castello (2003)
	20	10 20 30	0,44 0,61 0,68	$L(t) = 5,19 \exp(2,95(1-(-0,019t)))$	Castello y Vasconcellos (1995)
	18-2	10 20 30	0,74 0,91 0,86	$L(t) = 2,72 \exp(3,102(1-(-0,041t)))$	Ekau (1998)
Plataforma bonaerense	15	10	0,42	$L(t) = 4,2 \exp(2,77(1-(-0,022t)))$	Sánchez <i>et al.</i> (1999)
		4-11	0,42	$L(t) = 0,42 t + 3,76$	Leonarduzzi <i>et al.</i> (2010)
Litoral patagónico	13-15	10 20 30	0,48 0,49 0,32	$L(t) = 4,2 \exp(2,28(1-(-0,034t)))$	Brown y Sánchez (2010)
	13-7	4-23	0,43	$L(t) = 0,43 t + 4,49$	Este trabajo

*Tomado de Castello y Vasconcellos (1995).

Tabla 4. Comparación de coeficientes de mortalidad (Z) y decrementos porcentuales diarios (M) obtenidos en estudios previos.
 Table 4. Comparison of mortality coefficients (Z) and daily decrease percentage (M) obtained in previous studies.

Rango de edad (días)	Z diario	M (%)	Área	Fuente de información
*0-44	0,32	27,40	Litoral patagónico	Este trabajo
+0-40	0,21	19,30	Litoral patagónico	Brown (1998)
+0-47	0,10	9,30	Litoral patagónico	Brown (1998)
+0-26	0,35	29,50	Plataforma bonaerense	Sánchez (1986)
+4-31	0,22-0,33	19-28	Plataforma bonaerense	Sánchez (1995)
*3-23	0,14-0,21	13,50-18,90	Plataforma bonaerense	Sánchez (1999)
*20-39	0,15-0,37	14-30,60	Sur de Brasil	Vasconcellos (1994)
*15-35	0,064	6,2	Sur de Brasil	Kitahara y Matsuura (1995)

+Días desde la fertilización del huevo.

*Días de vida larval.

actuaron de manera similar a lo largo de días, y dentro de la misma estación del año (verano). Por otro lado, 39 días transcurrieron entre los picos de nacimiento de febrero y marzo, en coincidencia con los comienzos del otoño; pudiendo existir condiciones ambientales diferentes que afectaron la mortalidad de las larvas de anchoíta de manera distinta que en el verano.

A pesar de poder realizarse estimaciones diarias de mortalidad larval, no resulta fácil la determinación de las causas de la misma. Una de las principales causas es la depredación de los estadios iniciales (Bailey y Houde, 1989; Legget y DeBlois, 1994) por parte de diferentes organismos, dentro de los cuales el plancton gelatinoso representa un predador importante de huevos y larvas de peces clupeiformes (Cowan y Houde, 1993; Purcel *et al.*, 1994). Mianzán y Guerrero (2000) han detectado importantes concentraciones de ctenóforos en el litoral norpatagónico. Se requerirán futuros estudios focalizados en determinar las causas de la mortalidad larval de la anchoíta, así como el impacto de la misma sobre el reclutamiento de los adultos.

En resumen, en este estudio se registró una variación temporal de los desoves, disminuyendo

desde enero hasta marzo-abril. Se descartó la hipótesis de diferencias temporales en el crecimiento entre larvas de anchoíta nacidas dentro de una misma estación reproductiva. También se desestimó la influencia térmica sobre el crecimiento larval, dentro del área y época de muestreo. Con respecto a la mortalidad, por primera vez se aplicó en esta especie un modelo de mortalidad-agregación, resultando los valores de mortalidad diaria muy similares entre enero y febrero y distintos entre dichos meses con respecto a marzo-abril. Es probable que este fenómeno se asocie con que las larvas nacidas a principios de otoño hayan experimentado cambios estacionales a los que no estuvieron sujetos los individuos eclosionados en pleno verano (enero y febrero).

BIBLIOGRAFÍA

- BAILEY, K.M. & HOUDE, E.H. 1989. Predation on egg and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.*, 25: 1-83.
- BROWN, D.R. 1998. Supervivencia embrionaria y larval y crecimiento postlarval de *Engraulis*

- anchoita* en el litoral norpatagónico. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 47 pp.
- BROWN, D.R. & SÁNCHEZ, R.P. 2010. Larval and juvenile growth of two Patagonian small pelagic fishes: *Engraulis anchoita* and *Sprattus fuegensis*. Rev. Invest. Desarr. Pesq., 20: 35-50.
- CAMPANA, S.E. 1992. Measurement and interpretation of the microstructure of fish otoliths. En: STEVENSON, D.K. & CAMPANA S.E. (Eds.). Otolith microstructure examination and analysis. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 117: 59-71.
- CARRETO, J.I. & BENAVIDES, H.R. 1990. Phytoplankton. Synopsis on the reproductive biology and early life of *Engraulis anchoita*, and related environmental conditions in Argentine waters. En: Second IOC. Workshop on Sardine/Anchovy Recruitment Project (SARP) in the Southwest Atlantic. Rep., 65 (V): 2-4.
- CASTELLO, L. & CASTELLO, J.P. 2003. Anchovy stock (*Engraulis anchoita*) and larval growth in the SW Atlantic. Fish. Res., 59 (3): 409-421.
- CASTELLO, J.P. & VASCONCELLOS, M.C. 1995. Growth rate of anchovy (*Engraulis anchoita*) larvae caught off Cape Santa Marta Grande (Brazil). Arch. Fish. Mar. Res., 42 (3): 263-281.
- CEREMEÑO, P., URIARTE, A., DE MURGÍA, M. & MORALES-NIN, B. 2003. Validation of daily increment formation in otoliths of juvenile and adult European anchovy. J. Fish. Biol., 62: 679-691.
- COWAN, J.H. & HOUDE, E.D. 1993. Relative predation potentials of scyphomedusae, ctenophores and planktivorous fish on ichthyoplankton in Chesapeake Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser., 95: 55-65.
- CRECCO, V.A. & SAVOY, T.F. 1985. Effects of biotic and abiotic factors on growth and relative survival of young American shad, *Alosa sapidissima*, in the Connecticut River. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42: 1640-1648.
- DERISIO, C. 2012. El rol del frente de mareas de Península Valdés en el control de la comunidad zooplanctónica. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 134 pp.
- EHRlich, M.D. 1998. Los primeros estadios de vida de la merluza *Merluccius hubbsi*, Marini 1933, en el Mar Argentino como aporte al conocimiento de su reclutamiento y estructura poblacional. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 318 pp.
- EHRlich, M.D. & CIECHOMSKI, J.D. 1994. Reseña sobre la distribución de larvas de merluza (*Merluccius hubbsi*), basada en veinte años de investigaciones. Publ. Com. Tec. Mix. Fr. Mar., 15 (A): 37-50.
- EKAU, W. 1998. Comparative growth analysis of *Engraulis anchoita* larvae from southern Brazil. Arch. Fish. Mar. Res., 46 (1): 1-17.
- GARCÍA, A., CORTÉS, D., RAMÍREZ, T., GIRÁLDEZ, A. & CARPENA, A. 2003. Contribution of larval growth rate variability to the recruitment of the Bay of Málaga anchovy (SW Mediterranean) during the 2000-2001 spawning seasons. Sci. Mar., 67 (4): 477-490.
- GLORIOSO, P. 1987. Temperature distribution related to shelf-sea fronts on the Patagonian Shelf. Cont. Shelf Res., 7: 27-34.
- HANSEN, J.E., MARTOS, P. & MADIROLAS, A. 2001. Relationship between spatial distribution of the Patagonian stock of Argentine anchovy, *Engraulis anchoita*, and sea temperatures during late spring to early summer. Fish. Oceanogr., 10 (2): 193-206.
- HOUDE, E.D. 1996. Evaluating stage-specific survival during the early life of fish. En: WATANABE, Y., YAMASHITA, Y. & OOZEKI, Y. (Eds.). Survival strategies in early life stages of marine resources. Balkema, Rotterdam, 51-66.
- JONES, C. 1985. Within-season differences in

- growth of larval Atlantic herring, *Clupea harengus harengus*. Fish. Bull., 85 (3): 289-298.
- KITAHARA, E.M. & MATSUURA, Y. 1995. Growth and mortality estimate of the southwest Atlantic anchovy *Engraulis anchoita* larvae from Cape Santa Marta Grande in southern Brazil. Arch. Fish. Mar. Res., 42 (3): 251-262.
- LEGGET, W.C. & DEBLOIS, E. 1994. Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? Neth. J. Sea Res., 32: 119-134.
- LEONARDUZZI, E., BROWN, D.R. & SÁNCHEZ, R.P. 2010. Seasonal variations in the growth of anchovy larvae (*Engraulis anchoita*) on the Argentine coastal shelf. Sci. Mar., 74 (2): 267-274.
- LLOYD, M. 1967. Mean crowding. J. Anim. Ecol., 36: 1-30.
- MACHINANDIARENA, L., EHRLICH, M.D., BROWN, D., LEONARDUZZI, E. BETTI, P., BRAVERMAN, M. & GAMBINO, N. 2004. Distribución y abundancia de huevos y larvas de merluza (*Merluccius hubbsi*) en el litoral norpatagónico. Período estival 2004. Inf. Téc. Int. DNI-INIDEP N° 69/2004, 13 pp.
- MCGURK, M.D. 1986. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. Mar. Ecol. Progr. Ser., 34: 227-242.
- MIANZAN, H.W. & GUERRERO, R. 2000. Environmental patterns and biomass distribution of gelatinous macrozooplankton. Three study cases in the Southwestern Atlantic. Sci. Mar., 64 (1): 215-224.
- PETERSON, I. & WROBLEWSKI, J.S. 1984. Mortality rate of fish in the pelagic ecosystem. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 41: 1117-1120.
- PURCELL, J.E., NEMAZIE, D.A., DORSEY, S.E., HOUDE, E.D. & GAMBLE, J.C. 1994. Predation mortality of bay anchovy (*Anchoa mitchilli*) eggs and larvae due to scyphomedusae and ctenophores in Chesapeake Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser., 114: 47-58.
- REID, J.L. 1966. Oceanic environments of the genus *Engraulis* around the world. CalCOFI Rep., 11: 29-33.
- RILLING, G.C. & HOUDE, E.D. 1999. Regional and temporal variability in growth and mortality of bay anchovy, (*Anchoa mitchilli*), larvae in the Chesapeake Bay. Fish. Bull., 97: 555-569.
- RUTHERFORD, E.S. & HOUDE, E.D. 1995. The influence of temperature on cohort-specific growth, survival, and recruitment of the striped bass *Morone saxatilis* larvae in Chesapeake Bay. Fish. Bull., 93: 315-332.
- SABATINI, M.E. 2004. Características ambientales, reproducción y alimentación de la merluza (*Merluccius hubbsi*) y la anchoíta (*Engraulis anchoita*) en su hábitat reproductivo patagónico. Síntesis y perspectivas. Rev. Invest. Desarr. Pesq., 16: 5-25.
- SABATINI, M.E. & MARTOS, P. 2002. Mesozooplankton features in a frontal area off northern Patagonia (Argentina) during spring 1995 and 1998. Sci. Mar., 66 (3): 215-232.
- SÁNCHEZ, R.P. 1986. Estudios sobre las variaciones espacio - temporales en los patrones de distribución de embriones y larvas de la anchoíta *Engraulis anchoita*, en relación con la estimación de su intensidad reproductiva. Rev. Invest. Desarr. Pesq., 5: 92-142.
- SÁNCHEZ, R.P. 1995. Patrones de distribución espacio-temporal de los estadios embrionarios y larvales de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) a micro y macro-escala. Su relación con la supervivencia y el reclutamiento. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 640 pp.
- SÁNCHEZ, R.P. & CIECHOMSKI, J.D. 1995. Spawning and nursery grounds of pelagic fish species in the sea-shelf off Argentina and adjacent areas. Sci. Mar., 59 (3-4): 455-478.
- SÁNCHEZ, R.P. & MANAZZA, G. 1994. Estudio sobre la alimentación de larvas de anchoíta (*Engraulis anchoita*), en relación con los frentes de marea de la región patagónica. Frente Marit., 15 (A): 51-65.

- SÁNCHEZ, R.P., CIECHOMSKI, J., LASTA, C.A. & GUERRERO, R. 1999. A drift study of vertical distribution and mortality of *Engraulis anchoita* eggs and larvae. *Rev. Invest. Desarr. Pesq.*, 12: 51-75.
- TAKASUKA, A., OOEKI, Y. & AOKI, I. 2007. Optimal growth temperature hypothesis: Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? *Can. J. Aquat. Sci.*, 64: 768-776.
- THOMAS, R.M. 1986. Growth of larval pelagic fish in the South-East Atlantic from daily otolith rings in 1982/83 and 1983/84. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 4: 61-77.
- TSUJI, S. & AOYAMA, T. 1984. Daily growth increments in otoliths of Japanese anchovy larvae *Engraulis japonicus*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 50: 1105-1108.
- VARGAS, C., VALENZUELA, G., NUÑEZ, S. & ARCOS, D. 1996. Mortalidad natural de larvas de merluza común (*Merluccius gayi gayi*) frente a Chile centro-sur en relación a su distribución espacial y grado de agregación. *Invest. Mar.*, 24: 19-30.
- VASCONCELLOS, M.C. 1994. Distribuição, crescimento, e mortalidade de larvas de anchoita (*Engraulis anchoita*) no sul do Brasil. Tese, Curso de Pósgraduação em Oceanografia Biológica. Nível Mestrado. Fundação Universidade do Rio Grande, 127 pp.
- VIÑAS, M.D. & RAMÍREZ, F.C. 1996. Gut analysis of first feeding anchovy larvae from the Patagonian areas in relation to food availability. *Arch. Fish. Mar. Res.*, 43 (3): 231-256.
- WANG, Y.T. & TZENG, W.N. 1999. Differences in growth rates among cohorts of *Encrasicholina punctifer* and *Engraulis japonicus* larvae in the coastal waters off Tanshui River Estuary, Taiwan, as indicated by otolith microstructure analysis. *J. Fish. Biol.*, 54: 1002-1016.

Recibido: 30-05-2012

Aceptado: 14-08-2013