

**Centro de Investigación Científica y de  
Educación Superior de Ensenada**



**ANALISIS COMPARATIVO DEL DESARROLLO DE LA  
MORFOLOGIA FUNCIONAL DE ALIMENTACION  
EN LA SARDINA MONTERREY (*Sardinops sagax  
caeruleus*) Y LA ANCHOVETA NORTENA  
(*Engraulis mordax*).**

**TESIS  
MAESTRIA EN CIENCIAS**

**SOLEDAD AROCENA PONCE DE LEON**

**ENSENADA B.C. MEXICO AGOSTO DE 1996**



TESIS DEFENDIDA POR  
SOLEDAD AROCENA PONCE DE LEON

Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITE



---

**M.C. Mark Gregory Hammann Kupperstein**

*Director del Comité*



---

**Dr. Timothy Baumgartner McBride**

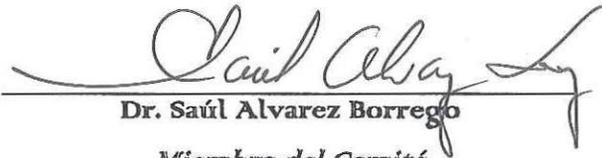
*Miembro del Comité*



---

**Dr. Oscar Sosa Nishizaki**

*Miembro del Comité*



---

**Dr. Saúl Alvarez Borrego**

*Miembro del Comité*



---

**Dr. Roger Sean Cudney Bueno**

*Miembro del Comité*



---

**Dr. Gilberto Gaxiola Castro**

*Jefe del Departamento de Ecología*



---

**Dra. Ma. Luisa Argote Espinoza**

*Director de Estudios de Posgrado*

16 de agosto de 1996

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA  
Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA**

**DIVISIÓN DE OCEANOLOGÍA  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA**

**ANÁLISIS COMPARATIVO DEL DESARROLLO DE LA MORFOLOGÍA  
FUNCIONAL DE ALIMENTACIÓN EN LA SARDINA MONTERREY (*Sardinops  
sagax caeruleus*) Y LA ANCHOVETA NORTEÑA (*Engraulis mordax*)**

**TESIS**

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
**MAESTRA EN CIENCIAS** presenta:

**SOLEDAD AROCENA PONCE DE LEÓN**

**Ensenada , Baja California, Agosto de 1996**

**RESUMEN** de la Tesis de Soledad Arocena Ponce de León, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRA EN CIENCIAS en ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California, México. Agosto de 1996.

ANÁLISIS COMPARATIVO DEL DESARROLLO DE LA MORFOLOGÍA  
FUNCIONAL DE ALIMENTACIÓN EN LA SARDINA MONTERREY (*Sardinops  
sagax caeruleus*) Y LA ANCHOVETA NORTEÑA (*Engraulis mordax*).

Resumen aprobado por:



M.C. Mark Gregory Hammann K.

Director de Tesis

Se obtuvieron mediciones de diferentes variables que caracterizan el aparato filtrador y la boca de la sardina monterrey (*Sardinops sagax caeruleus*) y la anchoveta norteña (*Engraulis mordax*) en ejemplares de 60 a 200 mm y 30 a 125 mm de longitud estándar respectivamente. Se analizó la variación de cada variable a lo largo del desarrollo ontogénico de cada pez, realizándose comparaciones entre ambas especies. Las características del aparato filtrador mostraron diferencias significativas entre ambos peces, aproximadamente a partir de los 60 mm de longitud estándar. La anchoveta tiene una boca relativamente grande y con dientes. Los arcos branquiales poseen branquiespinas relativamente largas y cuyo número aumenta hasta aproximadamente los 60 mm de longitud estándar y luego se vuelve constante. En la anchoveta las branquiespinas poseen espaciamientos mayores que en la sardina (para tallas similares), y presentan dentículos de longitudes, distribución y orientación variables. La sardina tiene una boca de tendencia tubular, sin dientes y de menores dimensiones. Los arcos branquiales presentan branquiespinas más numerosas que en la anchoveta, menos espaciadas, y con dentículos de tallas y distribución regulares. Se encontraron evidencias de que la anchoveta está adaptada para filtrar partículas de tallas relativamente mayores, así como un mayor volumen de agua por unidad de tiempo. En cambio la morfología de alimentación de la sardina parece tener una selectividad más orientada hacia las partículas relativamente pequeñas. Se concluyó que la sardina monterrey y la anchoveta norteña presentan capacidades de aprovechamiento del alimento disponible potencialmente diferentes. Con base en estas conclusiones se puede afirmar que difícilmente podría ocurrir desplazamiento competitivo entre estas especies. Por otra parte se puede plantear una hipótesis de una asociación lógica entre las condiciones climáticas, la disponibilidad de plancton y la abundancia de sardina y/o anchoveta. Si al

predominar condiciones climáticas cálidas, la biomasa de zooplancton fuera reducida, serían más abundantes los taxones de plancton de tallas relativamente pequeñas, lo cual favorecería a la sardina. Mientras que un régimen climático más frío, llevaría a una mayor biomasa de zooplancton y favorecería a la anchoveta. Estas diferencias en el alimento disponible se verían reflejadas como variaciones en la fecundidad relativa y así afectarían la producción de la población.

**ABSTRACT** of the Thesis of Soledad Arocena Ponce de León, presented as partial requirement to obtain the MASTER IN SCIENCES degree in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California, México. August 1996.

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE FEEDING FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF PACIFIC SARDINE (*Sardinops sagax caeruleus*) AND NORTHERN ANCHOVY (*Engraulis mordax*).

Different parameters that characterize the filtering apparatus and the mouth of Pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) and northern anchovy (*Engraulis mordax*) were measured, in fish 60-200 mm and 30-125 mm standard length, respectively. The variation observed in each parameter throughout the ontogenetic development in each species was compared. The filtering apparatus showed differences between both species, beginning at approximately 60 mm in standard length. The anchovy mouth is larger and has teeth. The gill arches have relatively long gill rakers, whose number increases up to 60 mm standard length and then keeps constant. The gill rakers gap is greater than in sardine (for similar fish sizes), and the gill rakers denticles have diverse sizes, distribution, and orientation. The sardine mouth shows a tubular trend, has no teeth, and smaller dimensions. The gill arches have more rakers, the rakers gap is smaller, and the denticles have regular sizes and distribution. These results suggest that the anchovy is adapted to filter particles of relatively larger sizes, as well as a larger water volume per time unit. On the other hand the sardine feeding morphology seems to be selective of smaller food particles. The conclusion reached was that Pacific sardine and northern anchovy have significantly different means to use available food resources. On the basis of this conclusion it could be considered that competitive displacement could difficultly occur between these species. On the other hand a logical association between climatic conditions, plankton availability, and sardine and/or anchovy abundance, can be established. When warmer conditions prevail the zooplankton biomass would be reduced, the smaller sizes plankton groups would be more abundant, which would favor the sardine. Whereas a colder climatic condition would lead to a larger zooplankton biomass, and would favor the anchovy. These differences in available food would be reflected as relative fecundity variations, and so would affect the population production.

## **DEDICATORIA**

**A mi familia por su apoyo incondicional**

**a pesar de la distancia.**

**A Carlos.**

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento al M.C. M. Gregory Hammann por su asesoría como director de tesis y por su confianza, amistad y apoyo.

A los integrantes de mi comité de tesis, Dr. Saúl Alvarez Borrego, Dr. Timothy Baumgartner, Dr. Roger Cudney y Dr. Oscar Sosa Nishizaki por sus consejos y apoyo.

A l Dr. Saúl Alvarez Borrego por su ayuda para poder comenzar la maestría.

A los integrantes del laboratorio de Ecología Pesquera: Nury López, Jorge Rosales, Miguel Martínez, Unai Markaida, Laura Vélez, Elizabeth Castillo, Luis Miranda, Paola Cortés, Yanira Green, Margarita Margolles, Rebeca Vázquez, *et al.*, por su compañerismo.

Al M.C. Vicente Ferreira por sus consejos y su apoyo.

Al Oc. César Almeda por su ayuda y colaboración.

Al Dr. Rubén Lara, Ma. De Jesús Millán y Georgina Valenzuela, por su amistad y apoyo durante estos tres meses de trabajo juntos.

A Iriana y Laura por algunas tardes de arduo trabajo y por su amistad incondicional.

A Carlos por sus ideas tan acertadas en relación a mi trabajo de tesis, por su apoyo constante y por ser como es.

A mis padres por su confianza y amor incondicional.

A Marcela, José Ignacio y Alejandro, por su apoyo y cariño, a pesar de los miles de kilómetros que nos separan.

Al CICESE y al gobierno mexicano por permitirme realizar esta maestría, brindándome apoyo económico.

Al CONACYT por haber financiado parcialmente este trabajo de tesis, a través del proyecto No. 1110-T9201 (Responsable: M. Gregory Hammann K.).

## CONTENIDO

	<b><u>Página</u></b>
<b><u>I. INTRODUCCIÓN</u></b>	<b>1</b>
I.1 Objetivo general	6
I.2 Objetivos específicos	7
<b><u>II. ANTECEDENTES</u></b>	<b>9</b>
II.1 Fluctuaciones de largo plazo en poblaciones de sardina monterrey y anchoveta norteña	9
II.1.1 Desplazamiento competitivo	12
II.1.2 "El problema del régimen"	15
II.2 Alimentación de sardina y anchoveta	22
II.2.1 Sardina Monterrey ( <i>Sardinops sagax caeruleus</i> )	23
II.2.2 Anchoveta Norteña ( <i>Engraulis mordax</i> )	25
II.3 Morfología funcional de alimentación	27
II.3.1 La boca	28
II.3.2 El aparato filtrador	29
II.3.3 Funcionamiento del aparato filtrador	32
II.3.4 Desarrollo de la morfología funcional de alimentación	34
II.4 Características poblacionales de la sardina monterrey y la anchoveta norteña	37

<b>III. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>40</b>
III.1 Muestreo	40
III.2 Trabajo de laboratorio	40
III.2.1 Aparato filtrador	40
III.2.2 Boca	51
III.3 Análisis de los datos	51
<b>IV. RESULTADOS</b>	<b>54</b>
IV.1 Aparato filtrador	54
IV.1.1 Traslado entre los arcos branquiales	57
IV.1.2 Longitud del arco branquial	59
IV.1.3 Número de branquiespinas	61
IV.1.4 Longitud promedio de las branquiespinas	66
IV.1.5 Espacio entre branquiespinas	69
IV.1.6 Área de filtración	72
IV.1.7 Dentículos	75
IV.2 Boca	80
IV.2.1 Altura	82
IV.2.2 Ancho	84
IV.2.3 Longitud de la mandíbula	84
IV.2.4 Área	84

V. DISCUSIÓN	88
VI. CONCLUSIONES	119
VII. RECOMENDACIONES	121
LITERATURA CITADA	122
APENDICES	138
1. Cálculo del número de Reynolds y del grosor de la capa frontera	138
2. Cálculo del volumen del cono representativo de la boca	140

## LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
1.	Mapa con las cinco regiones que presentan gran abundancia de sardina, anchoveta y macarela (Crawford, 1987).	11
2.	Capturas de sardina monterrey y anchoveta norteña en California de 1962 a 1991 (California Department of Fish and Game, 1974 y 1992).	13
3.	Biomasa de sardina monterrey y anchoveta norteña frente a California y Baja California, estimada a partir de datos de tasa de depositación de escamas a lo largo de 1700 años (Baumgartner <i>et al.</i> , 1992).	14
4.	Capturas de sardina en las tres principales pesquerías del Pacífico (Japón, California y Chile-Perú) (Kawasaki, 1983).	16
5.	Disposición de los arcos branquiales dentro de una cabeza de sardina (Iwai, 1955).	31
6.	Relación entre longitud estándar y edad en la anchoveta norteña.(Gallardo-Cabello, 1985) y la sardina monterrey (Mosher y Eckles, 1954).	39
7.	Vista lateral generalizada del primer arco branquial izquierdo con detalle de una branquiespina (López Martínez, 1991).	42

## LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<b><u>Figura</u></b>	<b><u>Página</u></b>
8. Vista lateral generalizada del primer arco branquial izquierdo con especificaciones de las mediciones realizadas (modificado de López Martínez, 1991).	44
9. Sistema de videomicroscopía implementado para la medición del área de filtración. (A) Computadora con programa NIH Image; (B) Monitor en vivo; (C) Microscopio estereoscópico; (D) Cámara de video.	48
10. Fotografía de un arco branquial de sardina visualizado a través del sistema de videomicroscopía, mostrando cómo se delimitó el área de filtración.	49
11. Vista de una boca de sardina, con especificaciones de las mediciones realizadas.	52
12. Frecuencias de tallas obtenidas para cada una de las especies.	55
13. Relación del peso total y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.	56
14. Vista de los arcos branquiales de anchoveta (superior) y sardina (inferior). Las flechas indican la posición de las branquiespinas rudimentarias.	58

## LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<u>Figura</u>	<u>Página</u>
15. Relación de la longitud del arco branquial (a) absoluta y (b) relativa y la longitud estándar de sardina y anchoveta.	60
16. Relación de la longitud de los arcos branquiales total, superior e inferior y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.	62
17. Relación del número de branquiespinas (a) absoluto, (b) la densidad, (c) el número relativo de branquiespinas y la longitud estándar de sardina y anchoveta.	63
18. Relación del número de branquiespinas de los arcos branquiales total, superior e inferior y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.	65
19. Relación de la longitud promedio de branquiespinas (a) absoluta y (b) relativa y la longitud estándar de sardina y anchoveta.	67
20. Relación de la longitud promedio de las branquiespinas de los arcos branquiales superior e inferior y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.	68
21. Relación del espacio interbranquiespinal promedio (a) absoluto y (b) relativo y la longitud estándar de sardina y anchoveta.	70

## LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<b><u>Figura</u></b>	<b><u>Página</u></b>
22. Relación del espacio interbranquiespinal promedio de los arcos branquiales superior e inferior y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.	71
23. Relación del área de filtración (a) absoluta y (b) relativa y la longitud estándar de sardina y anchoveta.	73
24. Relación del área de filtración de los arcos branquiales total, superior e inferior y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.	74
25. Vista esquemática de una sección de branquiespina con detalle de un denticulo, de los arcos branquiales de anchoveta y sardina.	76
26. Relaciones entre (a) el número de denticulos por branquiespina y la longitud estándar de sardina y anchoveta, (b) el número de denticulos por mm de branquiespina y la longitud estándar de sardina y anchoveta, y (c) el número de denticulos por mm de branquiespina por mm de longitud estándar del pez y la longitud estándar de sardina y anchoveta.	77

## LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<b><u>Figura</u></b>	<b><u>Página</u></b>
27. Relación de (a) la longitud promedio de los dentículos y la longitud estándar de sardina y anchoveta y (b) del espacio promedio entre dentículos y la longitud estándar de sardina y anchoveta.	79
28. Vista de las bocas de sardina (superior) y anchoveta (inferior).	81
29. Relación de la altura (a) absoluta y (b) relativa de la boca y la longitud estándar de sardina y anchoveta.	83
30. Relación del ancho (a) absoluto y (b) relativo de la boca y la longitud estándar de sardina y anchoveta.	85
31. Relación de la longitud (a) absoluta y (b) relativa de la mandíbula y la longitud estándar de sardina y anchoveta.	86
32. Relación del área (a) absoluta y (b) relativa de la boca y la longitud estándar de sardina y anchoveta.	87
33. Vista parcial de sardina y anchoveta mostrando cómo las bocas pueden representarse esquemáticamente como conos.	108
34. Vista total de sardina y anchoveta con especificación (flecha) de la posición de la cloaca en cada una de las especies.	112

## LISTA DE TABLAS

Tabla I	Cuadro comparativo de las diferentes características de la morfología funcional de alimentación estimadas para sardina y anchoveta para ejemplares de la misma talla.	97
---------	---	----

**ANÁLISIS COMPARATIVO DEL DESARROLLO DE LA MORFOLOGÍA  
FUNCIONAL DE ALIMENTACIÓN EN LA SARDINA MONTERREY (*Sardinops  
sagax caeruleus*) Y LA ANCHOVETA NORTEÑA (*Engraulis mordax*)**

**I. INTRODUCCIÓN**

Los peces clupeiformes, que pertenecen al grupo de los pelágicos menores (anchovetas, arenques, sardinas), constituyen aproximadamente un tercio de las capturas pesqueras mundiales totales. Se puede considerar que ocupan un lugar importante en las pesquerías mundiales, siendo una fuente de proteínas considerable ya sea a través del consumo humano o para la fabricación de harina de pescado utilizada en la alimentación de animales (Blaxter y Hunter, 1982; Whitehead, 1988). En México, ningún otro recurso se acerca a los volúmenes de sardina y anchoveta capturados en el noroeste del país en las últimas décadas (Vidal-Talamantes, 1989).

En todos los ecosistemas con abundancia de pelágicos menores (sistemas de las Corrientes de California, Perú, Benguela, Canarias y Japón) estas poblaciones experimentan incrementos considerables en su abundancia, seguidos por declinaciones abruptas (LLuch-Belda *et al.*, 1992).

Al analizar la variabilidad a mediano y largo plazo de las poblaciones de sardina y anchoveta, se observa que existe cierta alternancia en las abundancias de estas dos especies en el océano Pacífico oriental. Estas fluctuaciones

prácticamente invertidas han sido encontradas tanto en análisis de unas décadas (Pedrín Osuna *et al.*, 1993; California Department of Fish and Game, 1993), como en estudios de sus poblaciones a lo largo de siglos (Baumgartner *et al.*, 1992). Al no existir diferencias significativas entre las variaciones poblacionales actuales y las de siglos pasados, algunos autores cuestionan el papel de las pesquerías como el factor principal causante de estas fluctuaciones invertidas (Baumgartner *et al.*, 1992; Butler *et al.*, 1993; Holmgren-Urba y Baumgartner, 1993). Por consiguiente se han propuesto otros dos mecanismos para explicar la alternancia de las dos especies: el desplazamiento competitivo y el efecto de algún cambio en una variable ambiental de mediano o largo plazo favoreciendo una especie sobre la otra (Holmgren-Urba y Baumgartner, 1993).

La hipótesis del desplazamiento competitivo no ha sido descartada, pero no se han obtenido resultados concluyentes al respecto (Branch *et al.*, 1987; Kawasaki, 1991; Li *et al.*, 1992). A menudo se considera que estas especies tienen una alimentación semejante, pero se ha encontrado gran variabilidad en los componentes alimenticios consumidos. Para poder definir si existe competencia sería necesario determinar en primer lugar si efectivamente estas dos especies tienen espectros alimenticios similares.

Debido a la simultaneidad y la alta correlación entre las fluctuaciones de especies pelágicas que ocupan el mismo nicho ecológico entre varios sistemas productivos (Corrientes de California, de las Canarias, de Chile-Perú, Kuroshio y

Benguela), diferentes autores han apoyado la hipótesis de que las especies responden a variables climáticas que operan en una escala global (Kawasaki, 1983; Lluch-Belda *et al.*, 1989; Lluch-Belda *et al.*, 1992). Por ejemplo, en la Corriente de California se ha observado una mayor abundancia de anchoveta en períodos de temperaturas bajas, mientras que la sardina predomina en condiciones de temperaturas templadas a cálidas (Blaxter y Hunter, 1982; Lluch-Belda *et al.*, 1989; Lluch-Belda *et al.*, 1992). Lluch-Belda *et al.* (1989) han llamado este fenómeno el "problema del régimen". Sin embargo, aún no se conoce cómo actúan los mecanismos ambientales en el control poblacional y en qué parte del ciclo de vida lo hacen (Smith y Moser, 1988).

La sardina y la anchoveta son peces planctófagos y se ha reportado que ambos pueden comer tanto fitoplancton como zooplancton (Ahlstrom, 1960; Koslow, 1981). No obstante los antecedentes difieren mucho entre ellos en cuanto al alimento consumido por la sardina y la anchoveta. Esto se debe principalmente al hecho de que estos peces se alimentan de los organismos que hayan disponibles en la columna de agua, por lo tanto la alimentación varía en cada región y en cada momento (Loukashkin, 1970).

Un mecanismo a través del cual los factores ambientales podrían afectar a las poblaciones, sería causando variaciones en la disponibilidad y la calidad del alimento (plancton) y, por presentar medios y capacidades diferentes para la captación de partículas, una especie se vería favorecida sobre la otra. Para

confirmar esta hipótesis es necesario determinar de qué manera las condiciones climáticas afectan la composición taxonómica y de tallas del plancton; y si la sardina y la anchoveta tienen espectros alimenticios distintos, por poseer diferentes capacidades de aprovechamiento del alimento disponible.

Recientemente Roemmich y McGowan (1995) reportaron que entre 1951 y 1993, posiblemente debido a un calentamiento superficial, la biomasa de macrozooplancton en el sur de California ha disminuido en un 80%. No obstante, no existen datos de los cambios en la composición taxonómica del zooplancton en la zona de la Corriente de California. Esto quedará para ser determinado en estudios futuros. En este trabajo se considerará que efectivamente las condiciones climáticas afectan la composición taxonómica y de tallas del plancton.

Para poder definir el espectro alimenticio de cada especie, independientemente de las variaciones espacio-temporales del plancton, sería necesario determinar qué tipo de partículas alimenticias son capaces de captar. En un estudio sobre alimentación de peces planctívoros, Durbin (1979) definió tres formas posibles de analizar el comportamiento alimenticio de los peces:

1. Morfología del pez: forma del cuerpo, tamaño, estructura de la boca, de las mandíbulas y de las branquiespinas y el tracto digestivo.
2. Contenidos estomacales de peces colectados en el campo.
3. Observaciones directas en el campo y en el laboratorio.

Los dos últimos métodos tienen la desventaja de no permitir eliminar la variabilidad debida a la composición taxonómica o de tallas del plancton disponible en la columna de agua, en el momento del muestreo o de las observaciones, o en los experimentos de laboratorio. La principal ventaja del estudio morfológico consiste en que puede permitir definir si potencialmente la sardina y la anchoveta tienen una alimentación diferente. Desde un punto de vista evolutivo, se puede pensar que si existen grandes diferencias en la morfología de alimentación de estos peces van a tender a dietas diferentes, aunque pueda haber puntos de traslapo entre ambos espectros alimenticios.

En este trabajo se comparará la estructura del aparato filtrador y algunas características de la boca de la sardina monterrey y la anchoveta norteña.

El aparato filtrador está formado de cinco arcos branquiales, cuatro de los cuales se utilizan para la filtración y un quinto que se ha modificado en un órgano epibranchial (Nelson, 1967a). El aparato filtrador de los peces clupeiformes funciona según el modelo del "tamiz mecánico". Este modelo implica que la filtración es un proceso pasivo y no selectivo, que deja pasar las partículas relativamente más pequeñas y retiene las grandes (Gerking, 1994). Cada arco branquial posee una serie de branquiespinas, que son espinas de forma y tamaño variables. Estas branquiespinas hacen la función de malla y los espacios interbranquiespinales de poros. Las branquiespinas presentan además dentículos

que permiten disminuir más aún la “luz de malla”, aunque aún no queda del todo clara su función (Blaxter y Hunter, 1982).

Dado que algunos autores han observado cambios en la alimentación a lo largo de la vida de estos peces (King y Macleod, 1976), se realizará un seguimiento ontogénico para determinar las características de su morfología alimentaria en cada etapa de su desarrollo.

En síntesis, mediante un estudio comparativo del desarrollo ontogénico de las estructuras de alimentación de la sardina monterrey y la anchoveta norteña se podría determinar si estas especies consumen el mismo espectro de tamaños de partículas. Estos resultados aportarían evidencias para apoyar o rechazar tanto la hipótesis de desplazamiento competitivo entre ellas, como la hipótesis de las diferentes respuestas frente a cambios ambientales debidas principalmente a diferentes capacidades de aprovechamiento del alimento disponible.

### **I.1 Objetivo general**

En el presente trabajo se realizó un análisis comparativo del desarrollo de la morfología funcional de alimentación (los arcos branquiales y la boca) en la sardina monterrey (*Sardinops sagax caeruleus*) y la anchoveta norteña (*Engraulis mordax*), para determinar si estas especies tienen espectros alimenticios diferentes. El objetivo fue determinar si puede existir exclusión competitiva entre

ellas, o si la variabilidad poblacional podría deberse a diferentes respuestas a cambios ambientales por poseer diferentes capacidades de aprovechamiento del alimento disponible.

## **I.2 Objetivos específicos**

1. Determinar para cada especie la relación existente entre el desarrollo ontogénico (la longitud estándar) y las siguientes variables:

- \* longitud de los arcos branquiales
- \* número y longitud de las branquiespinas
- \* tamaño de los espacios interbranquiales
- \* número, tamaño, espaciamiento y orientación de los denticulos
- \* translope entre arcos branquiales
- \* presencia y tipo de dientes en la boca
- \* altura y ancho de la boca

2. Determinar si existen diferencias entre las dos especies en el desarrollo de la morfología funcional de alimentación, y determinar en qué intervalo de tallas las dos especies comienzan a divergir, analizando en serie ontogénica las mismas estructuras citadas en el primer objetivo específico.

3. En base al cumplimiento de los objetivos anteriores, hacer inferencias sobre la relación entre posibles diferencias en sus espectros alimenticios, las variaciones en sus tamaños poblacionales y los cambios en las condiciones climáticas.

## II. ANTECEDENTES

### II.1 Fluctuaciones de largo plazo en poblaciones de sardina monterrey y anchoveta norteaña

La anchoveta norteaña (*Engraulis mordax*) ha sido objeto de pesca en la costa occidental de Norteamérica desde principios de siglo (Pedrín Osuna *et al.*, 1993). Su abundancia aumentó notablemente al final de los años sesenta, hasta un máximo a mediados de los setenta y se mantuvo en niveles altos hasta los ochenta (Lluch-Belda *et al.*, 1992). En el año 1982 se presentaron las máximas capturas, que ascendieron a 247,997 toneladas para la flota pesquera mexicana (Whitehead, 1988). Posteriormente inició una tendencia a la disminución que llegó al nivel más bajo (61 toneladas) en el año 1990 (Pedrín Osuna *et al.*, 1993; FAO, 1991). En México esta pesquería se desarrolló principalmente en el puerto de Ensenada, Baja California.

La pesca de la sardina monterrey o del Pacífico (*Sardinops sagax caeruleus*) en California comenzó a fines del siglo XIX. Desde mediados de los años treinta a mediados de los cuarenta fue la pesquería más importante del hemisferio occidental, con capturas máximas de 790,000 toneladas métricas en 1936-37 y capturas promedio de 600,000 toneladas por temporada. La pesquería comenzó a caer unos años más tarde, hasta llegar a menos de 100 toneladas por año en la década de los setenta. En 1967 el *California Department of Fish and Game* declaró una moratoria para la pesca de esta especie. Desde 1986 se

comenzó a pescar nuevamente, presentándose incrementos progresivos en las capturas (Wolf, 1992).

Estas considerables fluctuaciones se han observado en todos los ecosistemas con abundancia de peces clupeiformes (sistemas de las Corrientes de California, Perú, Benguela, Canarias y Japón) (Fig. 1) (Lluch-Belda *et al.*, 1992). Los diferentes autores que han estudiado la dinámica poblacional de los pelágicos menores han observado que las grandes fluctuaciones en su biomasa parecen producirse con o sin explotación pesquera (Kawasaki, 1983; Lluch-Belda *et al.*, 1989; Baumgartner *et al.*, 1992; Butler *et al.*, 1993; Cisneros-Mata *et al.*, 1995). En nuestro siglo el esfuerzo pesquero ha ido aumentando en forma acelerada y cabe pensar que esto tuvo un papel considerable en los colapsos observados en la pesquería de sardina (en los años setenta) (Wolf, 1992) y anchoveta (a partir de 1990) (Vidal-Talamantes, 1995) en la Corriente de California. Sin embargo parece más acertado pensar que el factor pesca se sumó a las ya existentes fluctuaciones naturales (Rothschild, 1989; Vidal-Talamantes, 1995) causando una recuperación de las poblaciones más difícil y lenta.

Por otra parte algunos autores han observado la alternancia de las abundancias de sardina y anchoveta (Kawasaki, 1983; Smith y Moser, 1988; Lluch-Belda *et al.*, 1989; Hammann *et al.*, 1991; Lluch-Belda *et al.*, 1991 y 1992;

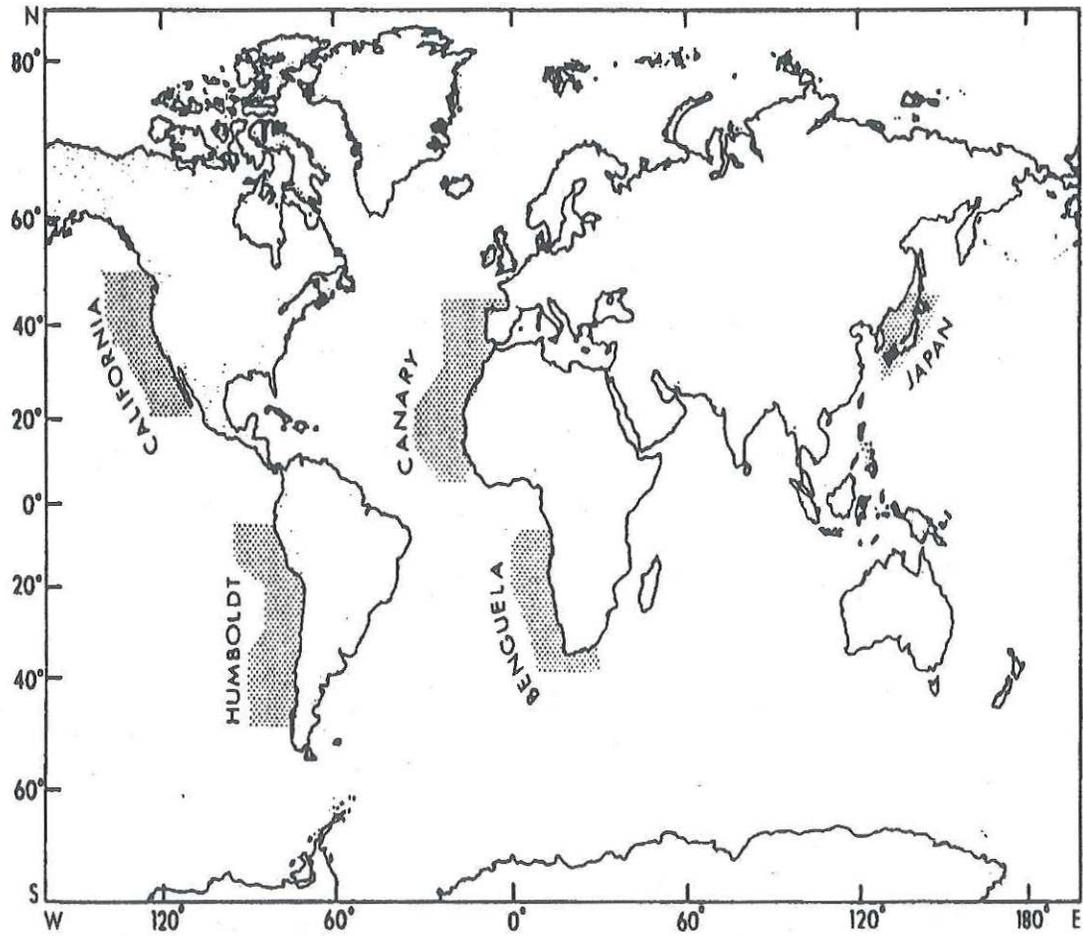


Figura 1. Mapa con las cinco regiones que presentan gran abundancia de sardina, anchoveta y macarela (Crawford, 1987).

Holmgren-Urba y Baumgartner, 1993), tanto en períodos de décadas (Pedrín Osuna *et al.*, 1993; California Department of Fish and Game, 1993; Fig. 2) como a lo largo de siglos (Baumgartner *et al.*, 1992; Fig.3). Para explicar esta correlación negativa se han propuesto principalmente dos hipótesis; la de desplazamiento competitivo y la del "régimen" (Holmgren-Urba y Baumgartner, 1993).

### II.1.1 Desplazamiento competitivo

Ahlstrom (1960) afirmó que la sardina y la anchoveta compiten por el alimento. Aunque se sabe que éstas tienen una alimentación similar, dicha afirmación no está respaldada por datos o experimentos. Hasta la fecha los estudios realizados al respecto no han mostrado resultados concluyentes (Isaacs, 1965; Ahlstrom, 1967; Li *et al.*, 1992). King y Macleod (1976), en su estudio comparativo de la alimentación y del mecanismo de filtración de la sardina y la anchoveta sudafricanas, sostienen que los peces adultos no compiten debido a que su alimento principal, el fitoplancton, se encuentra en abundancia en esa zona. Sin embargo agregan que no pueden sacar conclusiones con respecto a los estadios larvales. Por otra parte, Smith (1972) afirmó que si existe competencia entre estas especies, probablemente ocurre entre estadios juveniles o prereclutas. Esta suposición tampoco está basada en datos específicos. No obstante si se lograra mostrar que la sardina y la anchoveta tienen espectros alimenticios potencialmente diferentes, se podría descartar la hipótesis del desplazamiento competitivo.

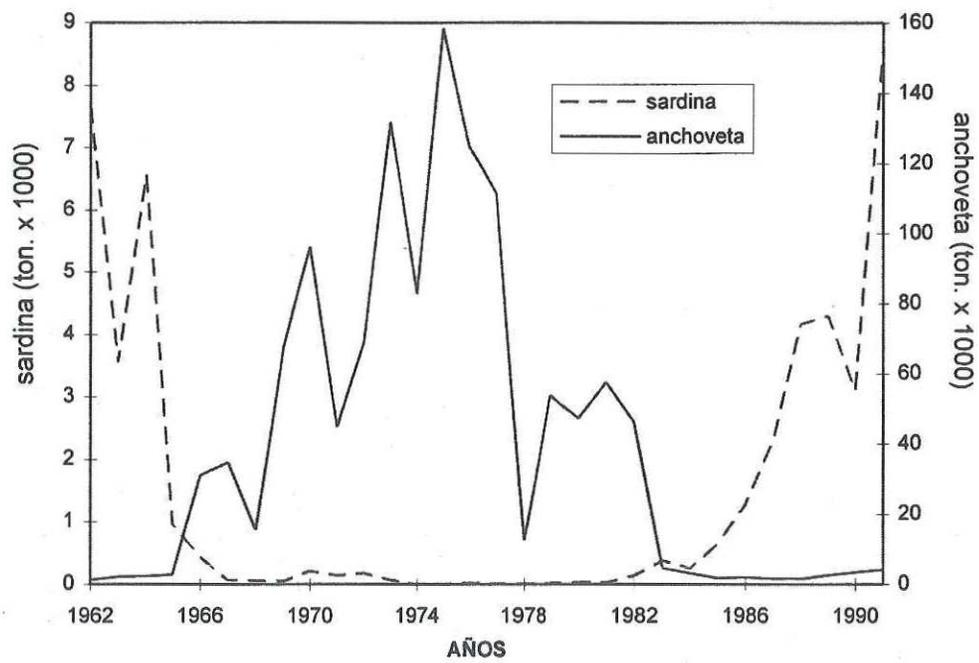


Figura 2. Capturas de sardina monterrey y anchoveta norteña en California de 1962 a 1991 (California Department of Fish and Game, 1974 y 1992).

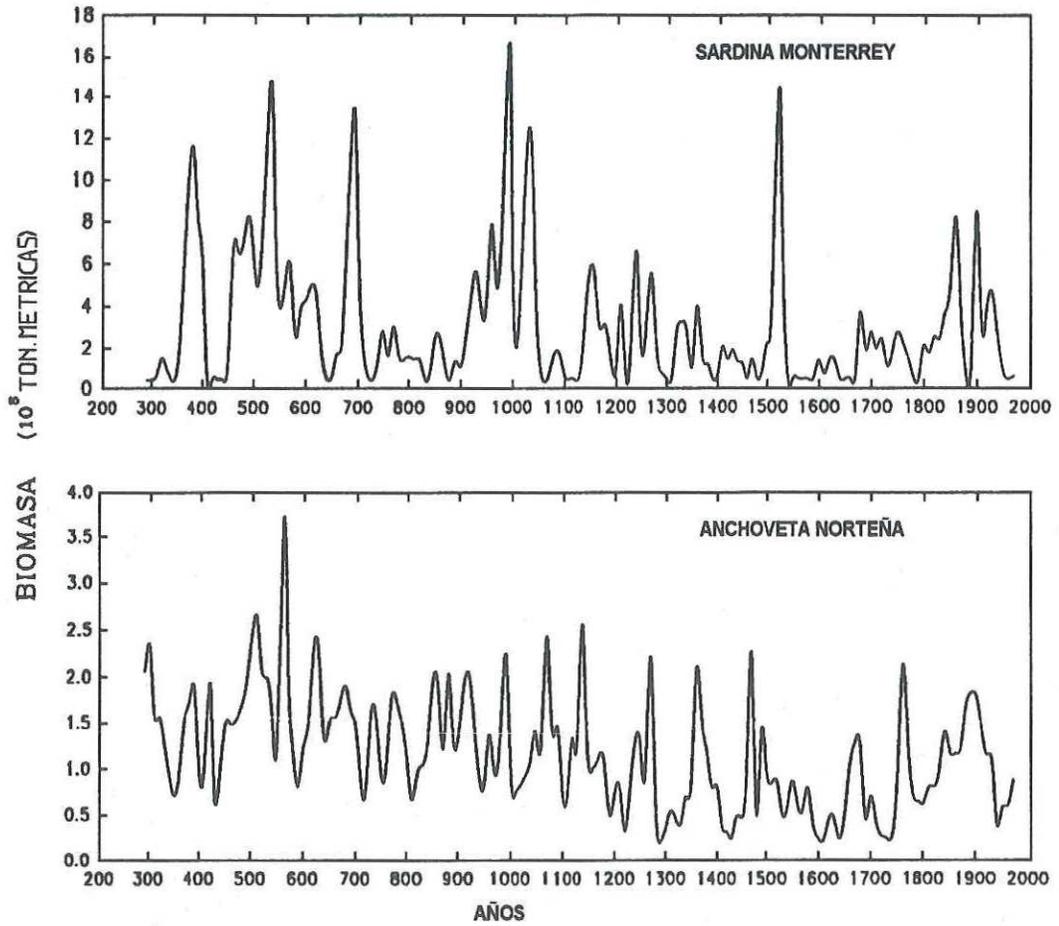


Figura 3. Biomasa de sardina monterrey y anchoqueta norteña frente a California y Baja California, estimada a partir de datos de tasa de depositación de escamas a lo largo de 1700 años (Baumgartner *et al.*, 1992).

### II.1.2 “El problema del régimen”

La hipótesis del “régimen”, así denominada por Lluch-Belda *et al.* (1989), establece que existen dos regímenes climáticos globales interdecadales que se alternan sucesivamente, uno favoreciendo la abundancia de la sardina (temperaturas más cálidas en la Corriente de California) y otro la de la anchoveta (temperaturas frías en la Corriente de California). Estos autores utilizan las temperaturas como factor principal para diferenciar un régimen del otro, pero probablemente se trate de un conjunto de factores climáticos. Esta hipótesis ha sido apoyada por varios autores, particularmente porque está respaldada por una aparente simultaneidad entre las fluctuaciones de peces que ocupan nichos ecológicos similares en diferentes sistemas productivos (sistemas de las Corrientes de California, Perú, Canarias y Japón) (Kawasaki, 1983; Crawford *et al.*, 1989; Lluch-Belda *et al.*, 1989; Vidal-Talamantes, 1995; Fig.4). Aún no se ha logrado determinar a través de cuáles mecanismos los factores climáticos controlarían las variaciones poblacionales. No existen evidencias que muestren que la sardina se beneficia de los cambios en determinado factor ambiental, que a la vez perjudican a la anchoveta, o *vice versa*.

Considerando que un importante control de las poblaciones de peces se realiza a través de la fecundidad de los adultos o bien de la supervivencia de

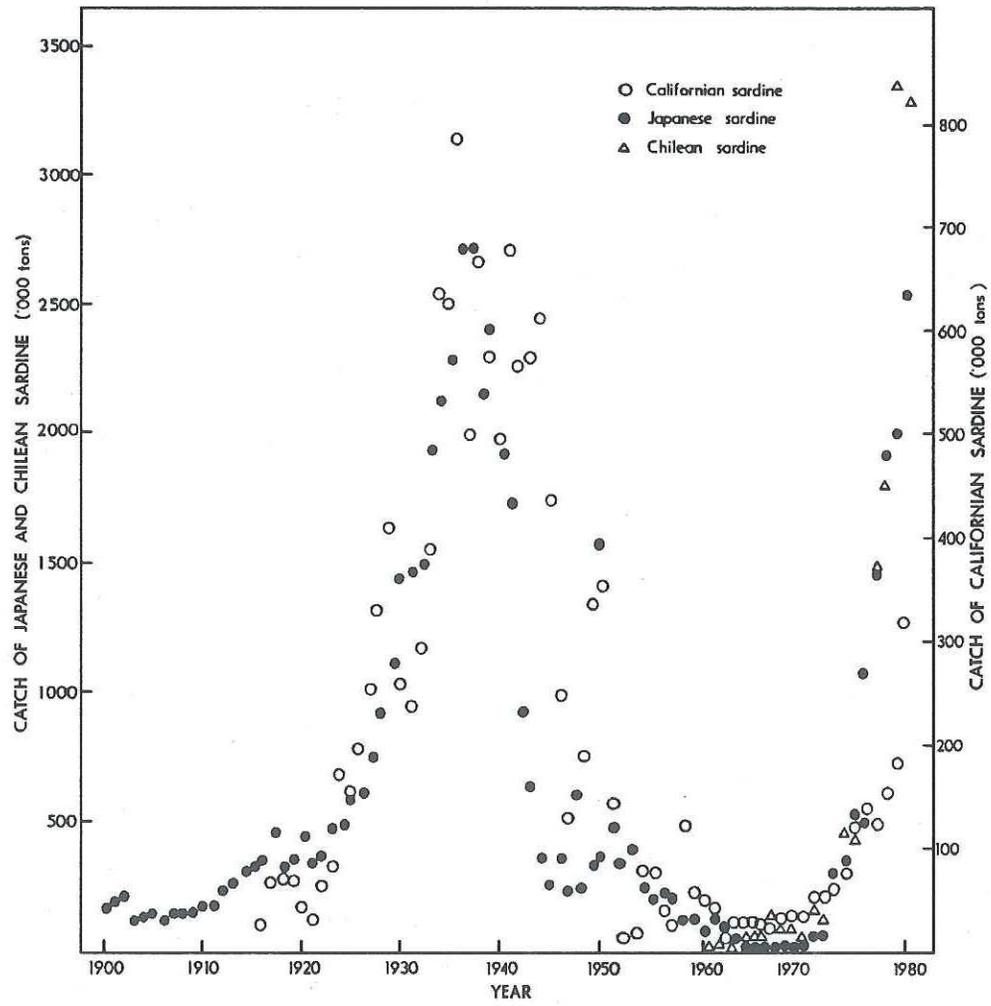


Figura 4. Capturas de sardina en las tres principales pesquerías del Pacífico (Japón, California y Chile-Perú) (Kawasaki, 1983).

larvas y juveniles (Cushing, 1981), sería necesario hallar un factor climático o una combinación de factores que afectara, en forma inversa en cada especie, estas etapas de su vida. A continuación se explicará en qué forma puede realizarse este control poblacional.

#### II.1.2.1 Desove y fecundidad

Lluch-Belda *et al.* (1991) relacionaron los desoves de sardina y anchoveta con temperatura y surgencias. Concluyeron que las sardinas son euritermas (desoves en temperaturas de 13.5 a 25°C) en comparación con las anchovetas (11.5 a 16.5°C) y que las sardinas desovan a niveles intermedios de surgencia, mientras que las anchovetas lo hacen en un mayor intervalo de valores de surgencia (particularmente a valores bajos y altos) (basados en el índice de Bakun). Estos resultados sugieren que las condiciones que favorecen el desove de una de las especies pueden impedir el desove de la otra, sin embargo, como lo mencionan los mismos autores, se necesitan análisis más detallados. Hewitt (1988) sugirió que debido a fuertes vientos, surgencias y temperaturas frías en primavera en la Corriente de California, entre 1943 y 1957, los desoves de la sardina disminuyeron considerablemente. Diversos autores coinciden en que las sardinas desovan preferentemente en aguas más cálidas, mientras que las anchovetas necesitan temperaturas más bajas para hacerlo (McCall, 1979; Tsukayama y Alvarez, 1981). Sin embargo, es necesario saber a través de qué

mecanismos los cambios en la temperatura o las surgencias provocan variaciones en el desove y en particular en la fecundidad.

En un estudio de las fluctuaciones de anchovetas peruanas desovantes, Tsukayama y Alvarez (1981) observaron que en años calientes, la condición fisiológica de las anchovetas reproductoras se encuentra alterada, obteniéndose una menor proporción de hembras en estado de pre-desove en primavera y a su vez estas hembras presentan menores tamaños que en años fríos. Los autores atribuyen estos hechos a una disminución de la cantidad de su alimento, así como a un cambio en la composición específica del plancton, los cuales habrían llevado a la población a reproducirse a expensas de su crecimiento corporal con la consecuencia probable de producir menos huevos y/o huevos menos viables. En el trabajo citado se menciona un factor que puede ser un importante intermediario entre algunos procesos físicos y las poblaciones de peces: el alimento.

#### II.1.2.2 Supervivencia de estadios tempranos

Parrish *et al.* (1983) mencionaron diferentes procesos que pueden amenazar la supervivencia de los estadios tempranos:

- \* mezcla por turbulencia generada por el viento, que puede dispersar las concentraciones de pequeña escala de las partículas alimenticias necesarias para que las larvas se alimenten por primera vez en forma exitosa.

- \* transporte mar adentro, que puede arrastrar los huevos y larvas fuera de las áreas costeras que les son favorables.

Ambos procesos son consecuencia de los vientos que desencadenan surgencias costeras, las cuales son favorables si se presentan con adelanto o retraso, pero perjudiciales si coinciden en espacio y tiempo con el desove. Según Parrish *et al.* (1983) las áreas de desove de sardina y anchoveta tienden a estar en zonas costeras donde el transporte y la turbulencia inducidos por el viento son reducidos y la plataforma continental tiende a ser más amplia. Sin embargo la anchoveta puede sobrevivir mejor que la sardina en áreas de fuertes surgencias.

Cury y Roy (1989) mostraron evidencia de que existe un intervalo de valores intermedios de la relación entre intensidad de surgencia y turbulencia, que llaman una "ventana ambiental óptima" que permite la supervivencia de los estadios tempranos y el éxito del reclutamiento en las poblaciones de sardina y anchoveta. Cury y Roy (1989), al igual que Lasker (1975), Parrish *et al.* (1983) y Butler (1991), mencionaron la importancia del alimento, en cuanto a que se deben dar condiciones en que haya alta productividad de biomasa planctónica, pero a su vez que esta biomasa esté al alcance de los primeros estadios de los peces.

#### II.1.2.3 El alimento como factor intermedio entre el ambiente físico y las poblaciones de peces

Como se vió en los párrafos anteriores el alimento ha sido considerado como un factor que puede afectar a una población tanto modificando su

fecundidad, como afectando la supervivencia de sus estadios tempranos. Mas aún, no queda claro cómo factores ambientales como la temperatura o las surgencias podrían modificar el alimento de tal forma que afectara de manera diferencial a las poblaciones de estos dos peces.

Existen evidencias de que el clima y las condiciones oceanográficas afectan considerablemente la biomasa planctónica (Eppley y Holm Hansen, 1986). Dado que el fitoplancton depende básicamente del flujo de energía solar y del aporte de nutrientes para realizar fotosíntesis, se encuentra estrechamente ligado a los factores físicos (Branch *et al.*, 1987; Alvarez Borrego y Lara Lara, 1991). Sabiendo que el zooplancton se alimenta principalmente de fitoplancton, parece apropiado suponer que indirectamente también depende de las condiciones ambientales (Barnes y Hughes, 1982). Roemmich y McGowan (1995) sugieren que la disminución considerable (80%) de la biomasa de macrozooplancton observada entre 1951 y 1993 en el sur de California, puede ser una consecuencia de un calentamiento superficial del mar. Miller *et al.* (1985) mencionan que durante el evento de El Niño de 1983 en las costas frente a Oregon, el plancton disminuyó en densidad y cambió en composición específica, detectándose en verano la presencia y en ocasiones la dominancia de organismos que normalmente aparecen en invierno.

Con base en estas consideraciones se podría concluir que efectivamente las variables físicas afectan el plancton, tanto en su composición taxonómica

como en su producción. Si se lograra demostrar que la sardina y la anchoveta tienen capacidades diferentes de captación de las partículas alimenticias, es decir, que en presencia de determinados grupos de plancton una de ellas se ve favorecida en su alimentación, mientras que la otra es perjudicada por esas mismas condiciones, entonces quedaría establecida una secuencia lógica entre factores ambientales, plancton y peces. Para verificar esta hipotética secuencia, hace falta contestar principalmente dos preguntas:

- \* ¿La sardina y la anchoveta tienen diferentes mecanismos y capacidades de aprovechamiento del alimento disponible?
- \* ¿Cómo varía la composición taxonómica y de tallas del plancton en la Corriente de California, en períodos de al menos varias décadas?

Hasta la fecha no se han aportado respuestas a ninguna de estas dos preguntas. Smith y Eppley (1982) afirmaron que las colecciones existentes de zooplancton de CalCOFI aún no han sido analizadas desde un punto de vista que permita diferenciar entre grupos taxonómicos o de tallas. Dado que este trabajo no abarca todos los aspectos de esta problemática, la segunda pregunta quedará planteada para estudios futuros. A los efectos de cumplir con los objetivos propuestos, se partirá de la hipótesis de que los grupos y/o tallas de plancton predominantes en la columna de agua, varían de acuerdo a determinadas condiciones ambientales (como temperatura superficial del mar, velocidad de

vientos, etc.). La primera pregunta se relaciona con la hipótesis que se puso a prueba en este trabajo.

## **II.2 Alimentación de sardina y anchoveta**

Visto desde un aspecto general, la sardina monterrey y la anchoveta norteña parecen tener el mismo espectro alimenticio. La mayoría de los autores las describen como peces planctófagos omnívoros que se alimentan por filtración o por selección de partículas, dependiendo del tamaño y/o la densidad de partículas (Ahlstrom, 1960; Loukashkin, 1970; O'Connell, 1972; Blaxter y Hunter, 1982; Van der Lingen, 1994).

La fitroalimentación es a menudo comparada, por su funcionamiento mecánico, a una red de plancton. El pez mantiene la boca abierta y mientras nada se crea un flujo de agua que entra por la boca, es filtrada por las branquiespinas presentes en los arcos branquiales, y sale por los opérculos branquiales (Alexander, 1967; Durbin, 1979). Una forma de determinar si un pez realiza fitroalimentación es comparando su contenido estomacal con la composición del plancton. En organismos filtradores se da una alta correlación entre ellos (King y Macleod, 1976; Hand y Berner, 1959). En general los peces adoptan esta estrategia de alimentación cuando las presas presentan tallas pequeñas (relación presa:depredador de 1:150 a 1:20000) y/o alta densidad (Durbin, 1979; Van der Lingen, 1994).

La alimentación por selección de partículas se realiza por selección visual, ataque y captura de una presa a la vez. Este método está dirigido a organismos planctónicos de tamaños relativamente más grandes (presa:depredador, 1:20 a 1:200) y en bajas concentraciones (Durbin, 1979; Van der Lingen, 1994).

Numerosos peces planctívoros suelen emplear ambas estrategias según las características del alimento disponible (Durbin, 1979; O'Connell, 1972; Crowder, 1985). Si bien existe una alta similitud en la dieta y el comportamiento alimentario de la sardina y la anchoveta, es necesario analizar más detenidamente la literatura para verificar si en realidad comparten los mismos recursos alimenticios.

### **II.2.1 *Sardina monterrey (Sardinops sagax caeruleus)***

Los estadios larvarios aún no poseen branquiespinas (Ahlstrom, 1960), por lo que se alimentan por selección de partículas, esencialmente de huevos y larvas de copépodos (Berner, 1959; Arthur, 1976; King y Macleod, 1976). Las branquiespinas comienzan a desarrollarse durante la metamorfosis (que puede ocurrir desde los 25 mm hasta los 35-40 mm de longitud total) (Ahlstrom, 1960), lo cual permite la transición hacia una alimentación por filtración.

Diferentes autores coinciden en que la sardina adulta se alimenta principalmente por filtroalimentación, aunque en determinadas condiciones es capaz de capturar partículas selectivamente (Hand y Berner, 1959; Ahlstrom, 1960; Van der Lingen, 1994). En un estudio sobre la sardina sudafricana, Van der

Lingen (1994) estableció un criterio en cuanto al tipo de alimento consumido y al comportamiento alimentario de este pez. Según este autor la principal selección de las partículas alimenticias se realiza en base a su tamaño. Las partículas menores de 1230  $\mu\text{m}$  son filtradas y las que son mayores o igual a 1230  $\mu\text{m}$  también son filtradas en caso de encontrarse en alta concentración, o capturadas por alimentación selectiva si su concentración es baja.

Sin embargo resulta difícil encontrar total acuerdo entre diferentes estudios con respecto al tipo de organismos planctónicos que componen su dieta. Ahlstrom (1960) observó que la sardina come principalmente copépodos y en menor proporción diatomeas y dinoflagelados. Hand y Berner (1959) mencionaron que los crustáceos constituyen el 89% de la materia orgánica en los estómagos, con predominancia de algunas especies de copépodos pequeños. López Martínez (1991) encontró en contenidos estomacales de sardina del Golfo de California un alto porcentaje de fitoplancton y escaso zooplancton, en su mayoría estadios larvarios.

Al parecer la sardina se alimenta de organismos planctónicos relativamente pequeños. Las discrepancias observadas pueden deberse a que estos diferentes autores, a pesar de referirse en su mayoría a la Corriente de California, no han obtenido sus datos de las mismas zonas exactamente y menos aún de fechas similares. Dado que la sardina parece seleccionar su alimento principalmente en base a su tamaño sin importar otras características del mismo, su dieta depende

en gran parte de las tallas de los organismos planctónicos disponibles en la columna de agua en determinado lugar y en determinado momento.

### **II.2.2 Anchoqueta Norteña (*Engraulis mordax*)**

Las larvas de anchoqueta al igual que las de sardina, no poseen aún branquiespinas que les permitan filtrar su alimento (Uotani, 1985), por lo que su dieta se compone también de huevos y nauplios de copépodos capturados selectivamente (Berner, 1959; Arthur, 1976; Blaxter y Hunter, 1982). Cuando el pez alcanza aproximadamente los 30 mm de longitud estándar, comienzan a desarrollarse los arcos branquiales que se vuelven funcionales después de la metamorfosis (que ocurre cerca de los 35 mm de longitud total) (O'Connell, 1981). A partir de ese momento la anchoqueta está capacitada para alimentarse por filtración, además de por selección de partículas.

Diversos autores consideran que la anchoqueta adulta utiliza preferentemente la selección de partículas y como segunda opción la filtración (Leong y O'Connell, 1969; Loukashkin, 1970; Koslow, 1981; Smith y Eppley, 1982; Van der Lingen, 1994). Leong y O'Connell (1969) afirmaron que la filtración no es suficientemente efectiva para cumplir con los requerimientos nutricionales diarios. Koslow (1981) observó que la alimentación de la anchoqueta es por selección de tallas y que consume preferentemente tamaños grandes de zooplancton, y en algunas circunstancias filtra fitoplancton como suplemento de su dieta. Asimismo Smith y Eppley (1982) establecieron que para la anchoqueta la

alimentación selectiva es la estrategia más eficiente, la cual puede ser complementada por filtración de fitoplancton y pequeñas tallas de zooplancton. Según Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello (1993), la filtroalimentación se daría sobre partículas de tallas de 0.05 a 1.5 mm, mientras que la alimentación selectiva sería utilizada en la captura de organismos de 1.51 a 5.0 mm. Si bien la mayoría de los autores parecen coincidir sobre la preponderancia de la alimentación selectiva frente a la filtroalimentación, al momento de determinar qué grupos planctónicos componen la dieta de la anchoveta norteña resulta difícil hallar resultados similares.

Loukashkin (1970) mencionó que la anchoveta come fitoplancton y zooplancton pero que existe cierta preferencia por el zooplancton, específicamente nauplios y adultos de copépodos y eufásidos, así como huevos y larvas de peces. Koslow (1981) observó que además de copépodos, la anchoveta se alimenta de pequeños quetognatos, no importando realmente la especie del organismo sino su talla. Smith y Eppley (1982) coincidieron en que existe preferencia por grandes tallas de zooplancton, aunque consideraron que el fitoplancton también forma parte de su dieta. Asimismo, Hunter y Dorr (1982) afirmaron que además de zooplancton y huevos de peces, la anchoveta se alimenta de fitoplancton (dinoflagelados). Sin embargo, Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello (1993) consideraron que en número el fitoplancton es el mayor componente alimenticio, aunque en realidad el zooplancton aporta la mayor parte

del carbono. Según estos autores, la dieta está constituida principalmente por diatomeas, huevecillos, dinoflagelados y protozoarios.

El problema en este caso parece ser el mismo que en el de la sardina. La anchoveta también es un pez planctívoro , cuya dieta varía mucho en función del plancton disponible en cada región y en cada momento (Loukashkin, 1970).

### **II.3 Morfología funcional de alimentación**

“Renacuajos, arenques, tiburones ballena, flamings, patos y ballenas azules forman una extraña familia. El grupo contiene desde los vertebrados más pequeños hasta los más grandes, e incluye anfibios, peces, aves y mamíferos. Todos se alimentan por filtración” (Sanderson y Wassersug, 1990). Aunque parezca improbable, estos organismos utilizan para su alimentación estructuras morfológicas cuyo funcionamiento mecánico es muy similar.

Asimismo, según numerosos autores existe una clara relación entre la morfología del sistema digestivo o parte de él y los hábitos alimenticios de un pez (Yasuda, 1960a y 1960b; Durbin, 1979; Angelescu, 1982; Hammann, 1985). En el caso de los peces micrófagos, como los planctívoros se han observado una serie de adaptaciones del tracto digestivo asociadas con este hábito alimenticio: reducción o desaparición de los dientes, desarrollo de branquiespinas, aumento de la longitud del intestino y desarrollo de un órgano epibranchial (Nelson, 1967b).

Si bien el estudio morfológico ideal tomaría en cuenta todas las partes del sistema digestivo, en este trabajo solamente se analizarán las que se consideran determinantes para poder hallar diferencias en los espectros alimenticios de la sardina y la anchoveta.

En un estudio de la selectividad del alimento en macarelas, atunes y delfínidos, Magnuson y Heitz (1971) concluyeron que las distancias entre branquiespinas y la distensibilidad máxima de la boca imponen los límites, mínimo y máximo respectivamente, en el intervalo de tamaños del alimento. Como se mencionó anteriormente, en la sardina y la anchoveta la única probable selección del alimento, sería por su tamaño. Por lo tanto parece razonable adoptar el criterio de Magnuson y Heitz (1971) para suponer qué estructuras morfológicas actúan en la selección del alimento, en el caso de la sardina y la anchoveta. Se analizaron entonces las características de la boca y del denominado aparato filtrador que constituyen las branquiespinas presentes en los arcos branquiales.

### **II.3.1 La boca**

Si bien los estudios dedicados a relacionar la forma y el tamaño de la boca con la dieta de sardina y anchoveta son escasos, en otras especies de peces se han encontrado importantes vínculos entre ambos (Hyatt, 1979). En peces que se alimentan por selección de partículas el tamaño máximo del alimento parece estar relacionado con el de la boca, es decir el tamaño de la presa no puede exceder el de la boca (Blaxter, 1969; Werner, 1974; Blaxter y Hunter, 1982), mientras que en

el caso de la fitroalimentación no se sabe cuales son los factores que determinan el tamaño máximo de la presa (Durbin, 1979). Yasuda (1960b) observó que los peces planctívoros, como la anchoveta, se alimentan de partículas mucho más pequeñas que la longitud de su mandíbula. Sin embargo, el volumen filtrado por el pez depende en parte de las dimensiones de la boca (Durbin, 1979).

Al parecer pueden existir algunos vínculos entre las características de la boca y los hábitos alimenticios de la sardina y la anchoveta, tanto en la fitroalimentación como en la selección de partículas.

En uno de los pocos antecedentes de estudios de las dimensiones de la boca, López Martínez (1991) observó que en la sardina monterrey la altura y el ancho máximo de la boca se incrementan linealmente con el aumento en longitud del pez. La autora asocia este incremento con una capacidad de filtrar un mayor volumen y por lo tanto un aumento en la probabilidad de captura de partículas alimenticias. Sin embargo, en la literatura no existen antecedentes que relacionen las dimensiones de la boca de sardina y/o anchoveta con los tipos o tallas de alimentos consumidos.

### **II.3.2 El aparato filtrador**

El aparato filtrador funciona como un filtro prácticamente pasivo y no selectivo, que retiene las partículas de tamaños relativamente más grandes que los poros del mismo (Gerking, 1994). Los peces clupeiformes poseen cinco arcos branquiales (Fig. 5), cuatro de los cuales se utilizan para la filtración y un quinto

que se ha modificado en un órgano epibranchial (Nelson, 1967a). Los arcos branquiales están compuestos por el lado inferior de filamentos branquiales (órganos respiratorios) y por el lado superior de branquiespinas para selección del alimento (Hiyama y Yasuda, 1957). Las branquiespinas y sus dentículos forman una malla que permite filtrar el alimento. La estructura y el número de las branquiespinas varían en los diferentes peces y cuanto más activos son los hábitos alimenticios, menos desarrolladas se encuentran las branquiespinas, hasta desaparecer en algunos casos (Yasuda, 1960a). Asimismo, entre los peces planctívoros se puede encontrar diferentes grados de desarrollo de las branquiespinas, dependiendo de su dieta y estrategia alimentaria (Hiyama y Yasuda, 1957).

Por lo tanto comparando las diferentes características del aparato filtrador de la sardina y la anchoveta debe ser posible deducir si existen diferencias significativas en las dietas potenciales de ambas especies. King y Macleod (1976), en un estudio comparativo de la alimentación y el mecanismo de filtración en la sardina y la anchoveta sudafricanas, obtuvieron mediciones de longitud del arco branquial, número y longitud de branquiespinas y distancias entre branquiespinas, en función de la longitud del pez. En base a datos de contenidos estomacales observaron que la sardina adulta se alimenta con mayor frecuencia de fitoplancton

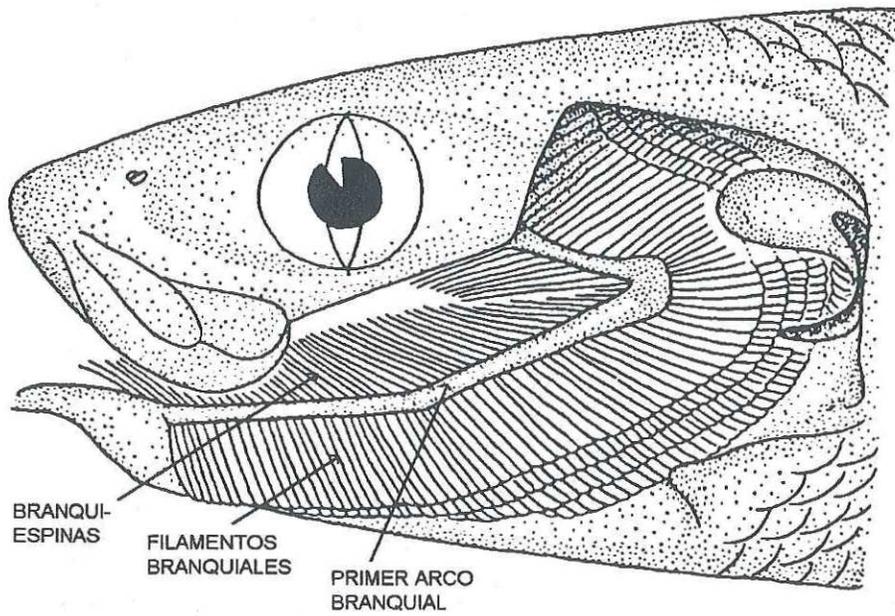


Figura 5. Disposición de los arcos branquiales dentro de una cabeza de sardina (Iwai, 1955).

que la anchoveta. Dado que la sardina posee un mecanismo de filtración más eficiente que la anchoveta, debido a distancias entre ranquiespinas más pequeñas, y dentículos aserrados, concluyeron que existe una clara relación entre las estructuras de filtración y la dieta. Sin embargo no existe otro antecedente de un estudio comparativo entre las estructuras de filtración de estos grupos de peces.

### **II.3.3 Funcionamiento del aparato filtrador**

A los efectos de hallar un vínculo entre la morfología del aparato filtrador y el tipo de partículas que podrían formar parte del espectro alimenticio, sería adecuado entender cómo funciona este sistema de filtración, aunque el mecanismo no se conoce aún con certeza. Las branquiespinas y sus hileras de dentículos parecen constituir la "malla". Cuando el pez va nadando con la boca abierta, el flujo de agua que ingresa con el alimento pasa por esta malla (Durbin, 1979). Las partículas de tamaños mayores que el espacio interbranquiespinal son fácilmente capturadas. Sin embargo, en análisis de contenidos estomacales se han encontrado partículas más pequeñas que dicho espacio (Friedland, 1985; Gibson, 1988; Langeland y Nost, 1995). Se han propuesto diferentes hipótesis para explicar la captación de pequeñas partículas. Algunos autores sostienen que cuando el pez cierra la boca para tragar el alimento se traslapan las branquiespinas de los arcos superior e inferior, creando una malla de apertura más pequeña. También consideran que el traslapeo entre las branquiespinas de los

cuatro arcos branquiales permite filtrar partículas más pequeñas (Yasuda, 1960a; King y Macleod, 1976). Otros piensan que los espacios entre branquiespinas son variables y dado que las branquiespinas tienen cierto movimiento, consideran que en función del grado de apertura de la boca se modifican las distancias (Yasuda, 1960a; Wright *et al.*, 1983; Gibson, 1988; Gerking, 1994). Finalmente numerosos autores han encontrado células mucosas en las branquiespinas y plantean que las partículas pequeñas podrían ser capturadas por adherencia (Friedland, 1985; Gibson, 1988; Hoogenboezem, 1993; Gerking, 1994; Dempster *et al.*, 1995).

Según las observaciones de Friedland (1985), las partículas filtradas en diferentes posiciones en las branquiespinas son transportadas por el flujo hidrodinámico creado entre los arcos y en menor grado por el mucus a la base de la branquiespina, siguen luego el eje del arco branquial hasta llegar a la unión entre el arco superior y el inferior. Cada eje cumple una función de canal transportador. En esta forma el alimento se va acumulando y va moviéndose hacia el interior de la boca, hasta llegar al órgano epibranchial que concentra el bolo alimenticio formado y lo pasa al esófago. El órgano epibranchial, que es una modificación del quinto arco branquial, consiste en un par de divertículos en el límite posterior de la faringe. Presenta branquiespinas que lo subdividen en una parte confluyente con la faringe y otra con la cavidad opercular. Al alimentarse el pez permite que pase un flujo de agua a través del órgano lo cual provoca que le lleguen las partículas alimenticias acumuladas y consolidadas aún más por la

mucosidad segregada por el mismo. El fuerte músculo estriado de la pared del órgano produce luego el transporte del alimento al esófago (Nelson, 1967a).

#### **II.3.4 Desarrollo de la morfología funcional de alimentación**

Anteriormente se ha mencionado que las larvas de sardina y anchoveta presentan una dieta diferente a la de los adultos. Se puede suponer entonces que a lo largo de la vida de estos peces van ocurriendo cambios en los hábitos alimenticios y que probablemente estos vayan asociados a cambios en la morfología del sistema digestivo. King y Macleod (1976) observaron que en la sardina y la anchoveta sudafricanas los juveniles se alimentan preferentemente de zooplancton, mientras que en la dieta de los adultos predomina el fitoplancton. Asimismo describieron algunas modificaciones que ocurren en el aparato filtrador al ir cambiando el tipo de alimento.

A los efectos de determinar si existen diferencias en el aprovechamiento del alimento entre las dos especies, parece necesario realizar un seguimiento ontogénico, para poder definir en qué partes del ciclo de vida existen o no estas diferencias.

Con respecto a la alimentación de las larvas, existen numerosos antecedentes que en su mayoría coinciden en afirmar que ambas especies se alimentan principalmente de huevos, nauplios y estadios juveniles de copépodos (Arthur, 1956; Berner, 1959; Arthur, 1976; King y Macleod, 1976; Blaxter y Hunter, 1982). En cuanto a la morfología funcional de alimentación, las larvas poseen un

intestino en forma de tubo recto, pero carecen de branquiespinas desarrolladas y de órganos epibranchiales (Blaxter y Hunter, 1982).

La transición de la morfología de alimentación de la larva al juvenil y de éste al adulto ocurre gradualmente. En el caso de la anchoveta norteña, O'Connell (1981) observó que poco antes de los 30 mm las mandíbulas superior e inferior se vuelven móviles, así como los elementos branquiales (en larvas tempranas sólo se mueve la mandíbula inferior). Esto permite que el pez abra la boca más ampliamente para alimentarse por filtración. Asimismo las branquiespinas empiezan a desarrollarse y los arcos branquiales se alargan. El desarrollo de los órganos epibranchiales se produce en algún momento entre los estadios larvarios tardíos y los juveniles. Los cambios progresivos continúan durante la metamorfosis (que ocurre a los 35 mm en la anchoveta norteña). Cabe mencionar que en la sardina monterrey la metamorfosis no es un estadio tan definido y marcado como en la anchoveta, manifestándose desde los 25 mm hasta los 35 ó 40 mm en el caso de la primera (Ahlstrom, 1960).

El comienzo de la filtroalimentación probablemente ocurre al terminar el período larvario y por lo tanto es variable de una especie a otra (Blaxter y Hunter, 1982). Durante los estadios juveniles se siguen produciendo cambios graduales, como aumento del número de branquiespinas y alargamiento del intestino (O'Connell, 1981). Las modificaciones importantes que ocurren entre los estadios larvarios y los juveniles parecen haber sido bastante estudiadas. Sin embargo, el

desarrollo de la morfología funcional de alimentación en las fases juveniles y adultas no ha sido descrito con exactitud. Si bien existen algunos estudios de este tipo, la mayoría se refiere a otras especies (Hiyama y Yasuda, 1957; Bayliff, 1963; King y Macleod, 1976; Caldera-Rincón *et al.*, 1988), por lo que solamente pueden usarse como punto de comparación.

Sin embargo, existen dos antecedentes que se refieren uno a la sardina monterrey (López Martínez, 1991) y el otro a la anchoveta norteña (Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello, 1993), que pueden ser más útiles en este trabajo. En el primero, López Martínez (1991) tomó mediciones de las diferentes variables que caracterizan la boca y el aparato filtrador de la sardina (en tallas que van de 95 a 184 mm de longitud estándar, exceptuando las de 100 a 125 mm que no fueron recolectadas) y analizó los contenidos estomacales. Relacionando la morfología alimentaria con la dieta, a lo largo del desarrollo ontogénico, esta autora observó un cambio en la dieta cuando el pez pasa de juvenil a adulto, el cual se ve reflejado en la estructura del aparato filtrador. La autora agrupó los peces en tres clases de tallas: pequeños (95 a 100 mm de longitud estándar), medianos (126 a 160 mm) y grandes (161 a 184 mm). Los ejemplares chicos mostraron una mayor proporción de presas zooplanctónicas, mientras que la dieta de los grandes consistió esencialmente en fitoplancton. Según López Martínez (1991), al aumentar la longitud de la sardina el aparato de filtración se hace más

eficiente en la captación de partículas alimenticias del microplancton, debido a que se incrementa el área de filtración y disminuye el espacio interbranquiespinal.

El estudio realizado por Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello (1993) abarca diversos aspectos de los hábitos alimenticios de la anchoveta, entre ellos algunas mediciones de variables del aparato filtrador. Al igual que en el caso anterior, compararon la morfología con el resultado de los análisis de contenidos estomacales; observaron que al aumentar la talla del pez, se incrementan los espacios entre branquiespinas y asimismo los tamaños de las presas.

Al parecer, entre los estudios citados se han realizado algunos seguimientos ontogénicos de la estructura del aparato de filtración. Sin embargo, no existen antecedentes de un análisis comparativo del desarrollo de la morfología funcional de alimentación (boca y aparato de filtración) en la sardina monterrey y la anchoveta norteña.

#### **II.4 Características poblacionales de la sardina monterrey y la anchoveta norteña**

En este trabajo se estudiaron los efectos de posibles diferencias en los espectros alimenticios sobre la dinámica poblacional de sardina y anchoveta, para poder aportar elementos que contribuyan a explicar la variabilidad de estas dos especies. Por lo tanto, es apropiado tomar en cuenta algunos de los parámetros que caracterizan a sus poblaciones.

En primer lugar conviene notar que estos dos peces presentan tallas medias adultas relativamente diferentes, pues la sardina puede crecer en promedio hasta 25 cm de longitud estándar mientras que la anchoveta tiene una longitud estándar media de 12 a 14 cm (Whitehead, 1988). Por lo tanto sería útil definir aproximadamente a qué edades corresponden las tallas estudiadas. En la figura 6 se presenta la relación entre tallas y edad para cada una de las especies.

La madurez sexual en la anchoveta se ha reportado desde los 90 mm de longitud estándar (en una pequeña proporción de la población) hasta los 150 mm, talla en que todas las hembras ya están maduras (Hart, 1973). En la sardina el desarrollo sexual ocurre desde los 155 mm hasta los 205 mm de longitud estándar (Hart, 1973).

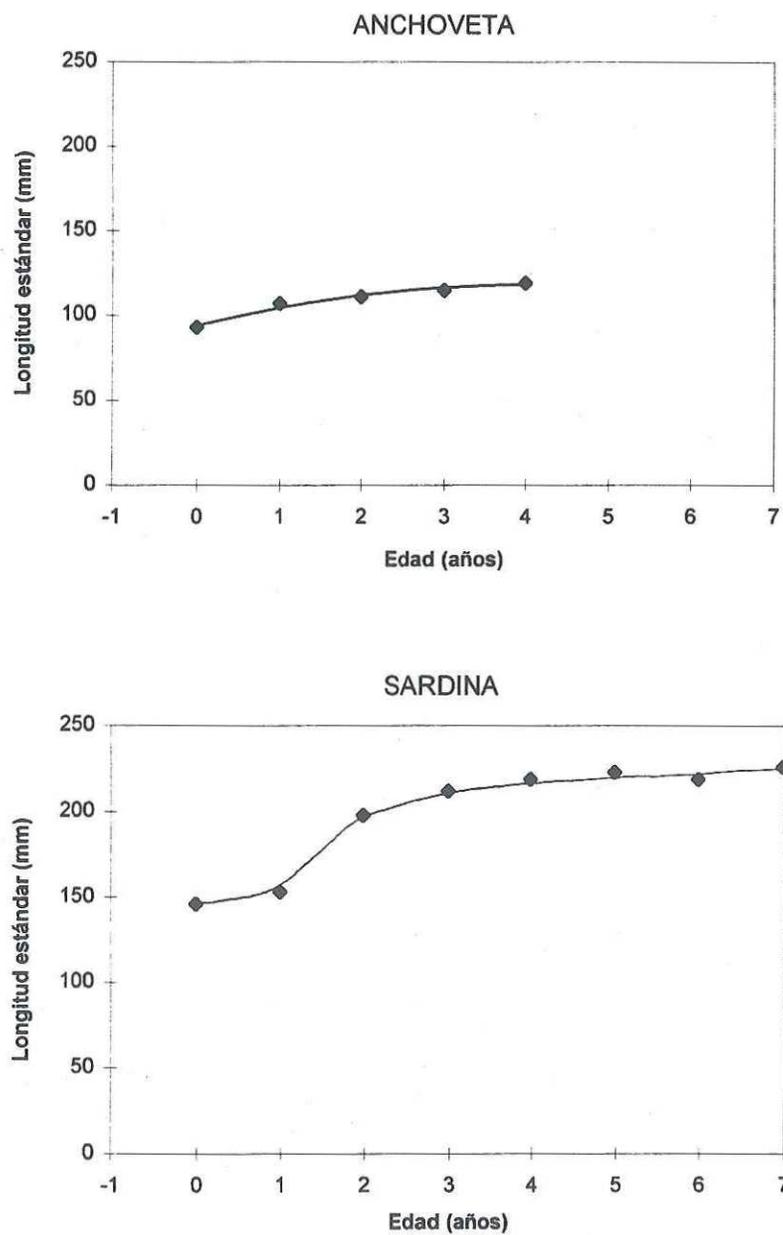


Figura 6. Relación entre longitud estándar y edad en la anchoveta norteña (Gallardo-Cabello, 1985) y la sardina monterrey (Mosher y Eckles, 1954).

### **III. MATERIALES Y MÉTODOS**

#### **III.1 Muestreo**

Las muestras se obtuvieron de la flota de carnada que opera en las aguas adyacentes al puerto de Ensenada, Baja California, durante noviembre de 1994 y de marzo a junio de 1995. Para cada una de las especies se colectaron cinco ejemplares de cada una de las clases de talla representadas en la captura con intervalo de 5 mm de longitud estándar. Se intentó cubrir el mayor número posible de clases de talla, a los efectos de poder describir la morfología funcional a lo largo del desarrollo del pez. Por esta razón las muestras se colectaron en diferentes fechas, a medida que se iba viendo si hacían falta ejemplares en algunas de los intervalos de tallas.

Dado que al principio de este trabajo no estaba previsto incluir análisis de la boca, se tuvo que realizar un segundo muestreo para disponer de organismos completos.

#### **III.2 Trabajo de laboratorio**

##### **III.2.1 Aparato filtrador**

Cada ejemplar fue medido con un ictiómetro, obteniéndose la longitud total y la longitud estándar y luego fue pesado con una precisión de 0.1g (balanza

ACCULAB POCKET PRO 150-B). Se disectó la cabeza del organismo para extraer los arcos branquiales, los cuales fueron preservados en alcohol al 70%.

Se obtuvieron mediciones del primer arco branquial solamente, aunque se realizó un análisis descriptivo del traslapo con y entre los arcos siguientes. Se utilizó el arco branquial de un solo lado (el derecho) dada la alta similitud observada entre ambos (King y Macleod, 1976; Hammann, 1985).

Las estructuras fueron colocadas sobre porta-objeto y se mantuvieron suficientemente húmedas, para poder manipularlas sin riesgo de quebrarlas y para que la disposición de las branquiespinas se aproximara más a la que presentan en el pez vivo. Se intentó montarlas con diferentes solventes (aceite mineral, glicerina, alcohol) pero el más adecuado resultó ser el agua.

Para todas las mediciones se colocó el porta-objeto con el arco branquial en el microscopio, sobre un fondo translúcido y utilizando luz transmitida. En todos los casos se empleó un microscopio estereoscópico WILD HEERBRUGG (con aumentos de 6, 12, 25 y 50X), excepto en la medición de los dentículos, para la cual se usó uno compuesto ZEISS (aumento de 10X). En cada microscopio se calibró un micrómetro ocular con uno de etapa.

En todas las mediciones se consideró el arco branquial dividido en dos secciones: el arco inferior compuesto por los huesos hipobranquial y ceratobranquial y el arco superior formado por el hueso epibranquial (Fig. 7).

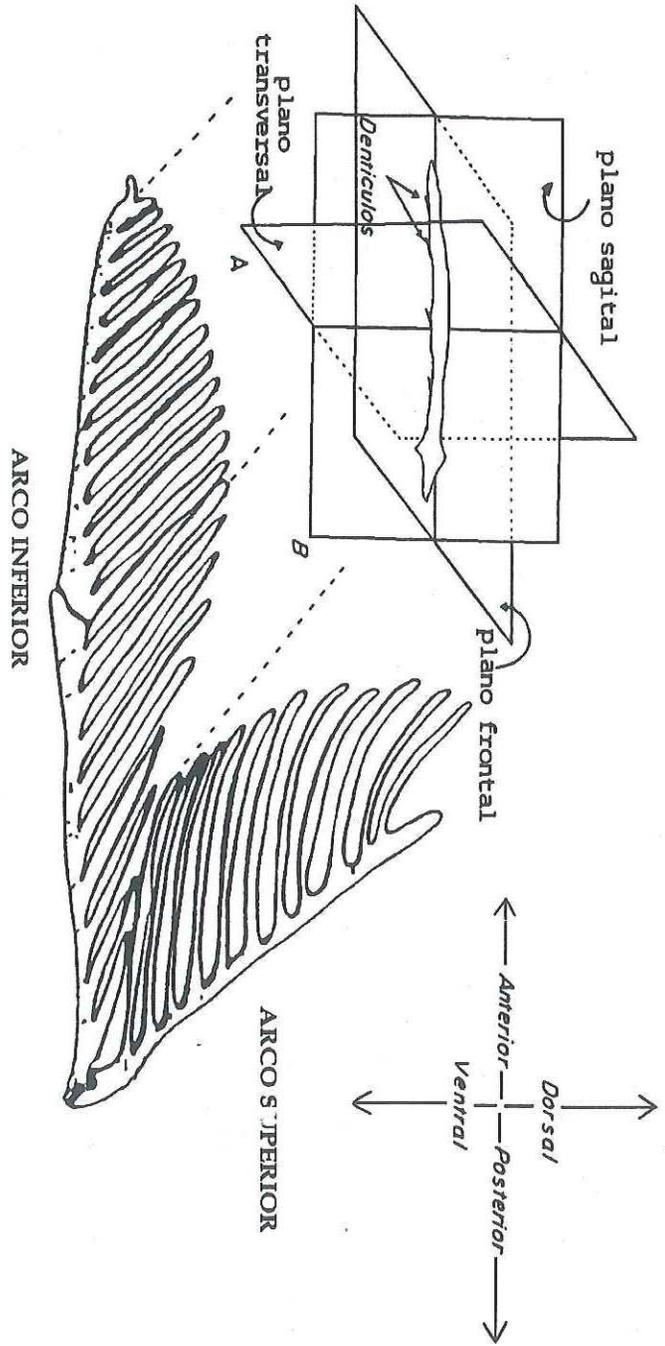


Figura 7. Vista lateral generalizada del primer arco branquial izquierdo con detalle de una branquiespina (López Martínez, 1991)

Se tomaron las siguientes mediciones en cada primer arco branquial (Fig. 8):

- \* Longitud total del arco branquial y de los arcos superior e inferior,
- \* Número total de branquiespinas en el arco total, en el superior y el inferior,
- \* Longitud de las branquiespinas del arco total, del superior y el inferior,
- \* Espacio interbranquiespinal, en el arco total, en el superior y el inferior,
- \* Número, longitud promedio y espaciamiento de los dentículos de la branquiespina y orientación con respecto al eje de la branquiespina,
- \* Porcentaje de traslapo entre un arco branquial y el siguiente (estimación macroscópica),
- \* Area de filtración (con sistema de videomicroscopía),

Los extremos de cada arco branquial poseen branquiespinas de longitudes relativamente reducidas. Hammann (1985) y López Martínez (1991) las denominan branquiespinas rudimentarias y consideraron que por su tamaño no participan activamente en la retención de partículas. López Martínez (1991) determinó que son las que miden menos de 3 mm de longitud. Sin embargo este criterio puede estar excluyendo branquiespinas que en realidad son funcionales. En este trabajo se consideró la totalidad del arco y de las branquiespinas para realizar las mediciones mencionadas.

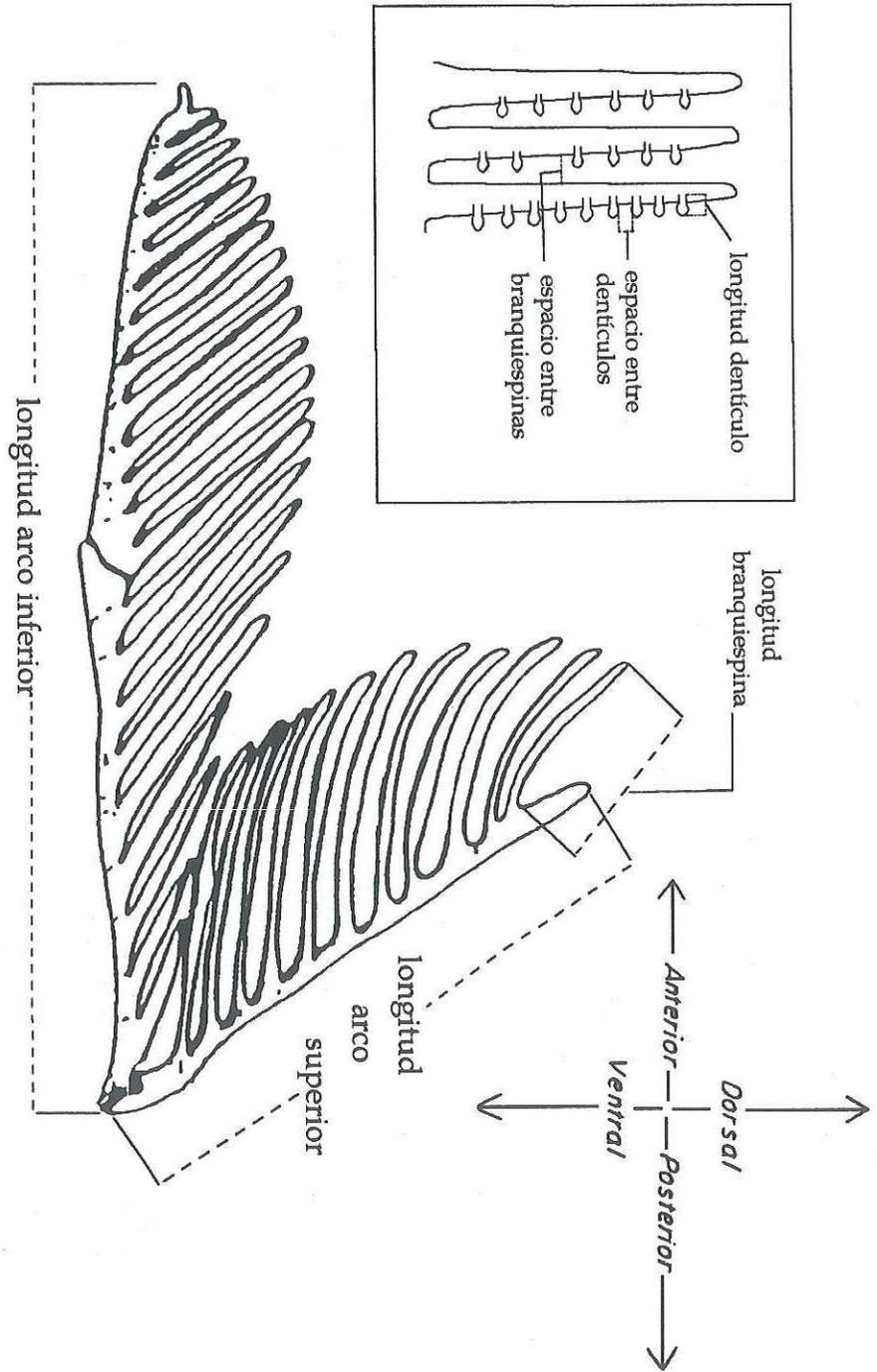


Figura 8. Vista lateral generalizada del primer arco branquial izquierdo con especificaciones de las mediciones realizadas (modificado de López Martínez, 1991).

### Traslapo entre arcos branquiales

Se intentó determinar si existe superposición entre los arcos, la cual podría disminuir la luz de malla del aparato filtrador, o si por lo contrario los arcos se encuentran yuxtapuestos.

El porcentaje de traslapo entre un arco branquial y el siguiente se estimó macroscópicamente, observando a simple vista la disposición de los arcos, antes de disectar el primer arco de los demás.

### Mediciones

Se midió la longitud del arco branquial bajo microscopio estereoscópico, con aumentos de 6 y 12X. El número de branquiespinas se obtuvo contando la totalidad de las mismas, en todos los casos.

A los efectos de facilitar las mediciones de la longitud de las branquiespinas y de los espacios interbranquiespinales, se tomó una submuestra de cada arco, midiendo una branquiespina de cada cuatro. Se comparó la longitud promedio y el espacio promedio obtenidos en esta forma con los que resultan de la medición de todas las branquiespinas. No se encontraron diferencias significativas entre la submuestra y el arco total, en dos sardinas de 62 mm y 162 mm (prueba de Student,  $t = 0.929$ ;  $p = 0.05$  ;  $t = 0.911$ ;  $p = 0.05$ ) y dos anchovetas de 40 mm y 116 mm de longitud estándar ( $t = 0.835$ ;  $p = 0.05$ ;  $t = 0.61$ ;  $p = 0.05$ ). Por lo tanto se consideró que para las variables medidas las submuestras representan de manera confiable al arco total.

La medición del espacio entre branquiespinas presentó algunas dificultades. En primer lugar las branquiespinas tienen cierto movimiento. Esto implica que tal vez las distancias entre ellas no sean constantes. Aunque lo fueran solamente se puede suponer que su disposición natural se aproxima a la que presentan una vez aplanadas sobre un portaobjetos. Para medir los espacios se intentó acomodarlas para que quedaran paralelas y la medición se llevó a cabo en la parte media de las branquiespinas, teniendo en cuenta un espacio de cada cuatro.

McNeill y Brandt (1990) definieron el área de filtración como la suma de las áreas trapezoidales formada por el espacio entre cada par de branquiespinas. Gibson (1988) también consideró la misma área y la calculó mediante una fórmula que incluye suma de longitudes de las branquiespinas, longitud máxima de las branquiespinas y espacio promedio entre branquiespinas. No obstante estos autores consideraron esta variable como una forma de caracterizar los tamaños de las partículas alimenticias, es decir que obtuvieron una información similar a la que brinda la distancia entre branquiespinas. En cambio, Magnuson y Heitz (1971) y Gerking (1994) definieron el área de filtración como el producto de la longitud de las branquiespinas por la longitud del arco branquial, es decir que incluye tanto el área entre branquiespinas como la de los espacios entre ellas. En este trabajo se definió el área de esta misma manera, como una variable que da una estimación

de la capacidad filtradora de cada pez, pero en lugar de calcularla, fue posible medirla directamente.

Se implementó un sistema de videomicroscopía, visualizando el campo de un microscopio estereoscópico en un programa informático (NIH Image, versión 1.57 para computadora Macintosh), por medio de una cámara de video (Fig. 9). Entre la cámara y la computadora se dispuso un monitor que permitía visualizar directamente el campo del microscopio, antes de pasarlo a la computadora. Mediante este sistema se delimitó de la manera más precisa posible el área del arco branquial que interviene en la filtración (Fig. 10). Al igual que la estimación de las distancias entre branquiespinas, esta medición resultó algo dificultosa. Para la mayoría de los ejemplares, el arco inferior de los peces de mayores tallas no se podía visualizar entero en la pantalla, por lo que hubo que sumar los datos de dos y a veces tres pantallas, arriesgando incurrir en errores de medición. Por otra parte no es sencillo mantener el arco branquial en un solo plano, particularmente en el caso de la anchoveta, lo cual también puede causar resultados falsos. Asimismo se enfrentaron dificultades al intentar disponer las branquiespinas en forma paralela, suponiendo una vez más que ésta sea su posición al momento de filtrar, lo cual no se ha definido y se discutirá posteriormente.

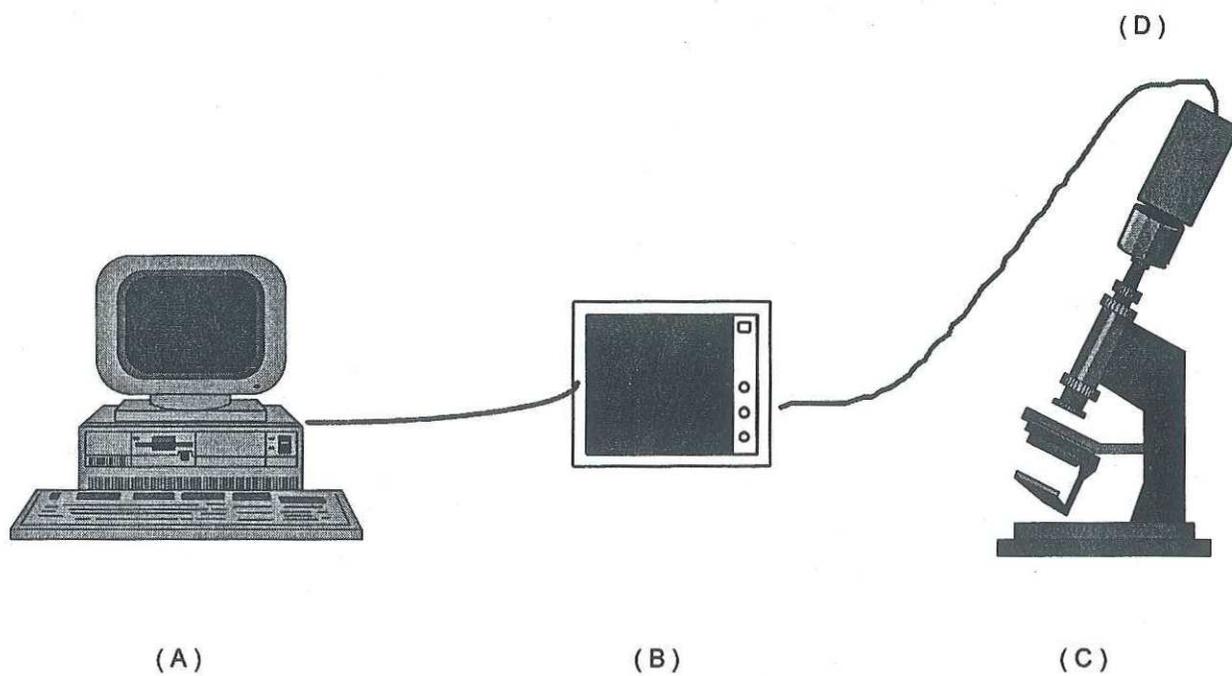


Figura 9. Sistema de videomicroscopía implementado para la medición del área de filtración. (A) Computadora con programa NIH Image; (B) Monitor en vivo; (C) Microscopio estereoscópico; (D) Cámara de video.

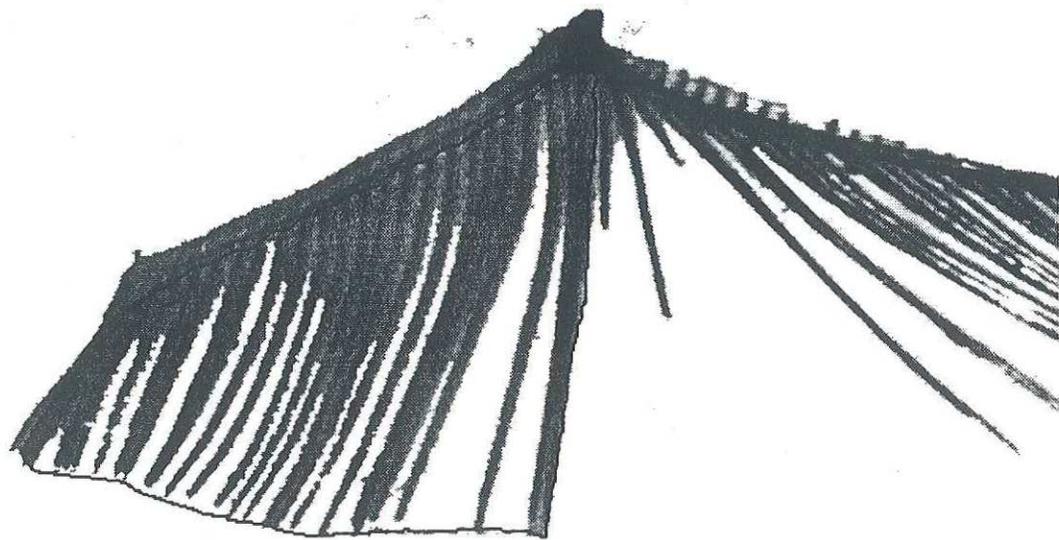


Figura 10. Fotografía de un arco branquial de sardina visualizado a través del sistema de videomicroscopía, mostrando cómo se delimitó el área de filtración.

El sistema de videomicroscopía se intentó usar para automatizar la toma de los demás datos. Sin embargo, debido a la disposición de las branquiespinas y la necesidad de moverlas para su medición, así como para la estimación de los espacios entre ellas, el uso de este sistema no simplificó el trabajo, ni permitió hacerlo más rápido. Por otro lado, la cámara posee menor resolución que el microscopio, por lo que este último resultó ser el medio más adecuado para realizar casi todas las mediciones necesarias.

Para determinar el número de dentículos, se utilizó un microscopio estereoscópico, en cambio para las demás características del dentículo se empleó uno compuesto para disponer de un mayor aumento. Después de algunas revisiones preliminares de la totalidad del arco branquial, se observó que el tipo de dentículo es homogéneo en todo el arco pero diferente entre las dos especies. En base a lo anterior, el número de dentículos se obtuvo de una sola branquiespina en un pez tipo por intervalo de talla (solamente en 10 intervalos para cada una de las especies). Se escogió una branquiespina ubicada en la mitad del arco, tanto para el arco inferior como para el superior. También se midió la longitud de la misma branquiespina para poder estimar la densidad de los dentículos. Por otro lado se estimaron las longitudes y los espacios máximos y mínimos entre dentículos observados en cada arco, dada la dificultad de medir la totalidad de los numerosos dentículos que posee cada branquiespina. Asimismo se determinó en forma general la orientación que presentan los dentículos.

### **III.2.2 Boca**

Se obtuvieron ejemplares de cada especie, de los cuales se midió la longitud total y la longitud estándar, así como la altura y el ancho máximo de la boca, y la longitud de la mandíbula mediante un vernier marca STEEL TOOLS con precisión de 0.05 mm (Fig. 11). Por otra parte se observó la posición y la forma de la boca, realizándose una ilustración de la misma para cada especie. Cabe destacar que en lo que se refiere a la altura de la boca, se tomó el valor máximo de la misma pero sin que la apertura fuera exagerada, es decir, intentando imitar el grado en que el pez vivo abre la boca.

Asimismo se determinó la presencia de dientes y se identificaron algunas características, como número, tamaño y disposición.

### **III.3 Análisis de los datos**

Para determinar cómo varían las diferentes variables en cada pez (longitud del arco branquial, número y longitud promedio de las branquiespinas, espacios entre branquiespinas, área de filtración, número y longitud de dentículos y espacio entre ellos) a lo largo del desarrollo ontogénico se graficaron los datos obtenidos en función de la longitud estándar del pez.

Algunas de estas gráficas permiten hacer comparaciones entre la sardina y la anchoveta y otras muestran las diferencias entre los arcos total, superior e

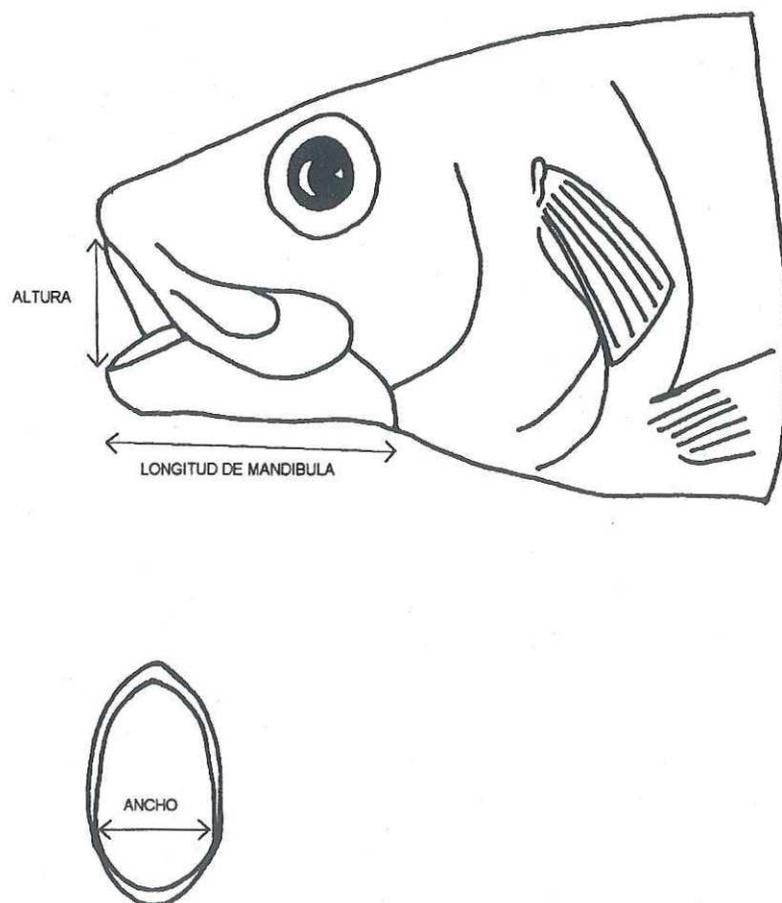


Figura 11. Vista de una boca de sardina, con especificaciones de las mediciones realizadas.

inferior, en cada pez por separado. En el primer tipo de análisis se graficaron las variables absolutas por un lado y por otro las variables relativas. Se denominó variable relativa al dato obtenido dividiendo cada tipo de variable por la longitud estándar del pez. En el caso del número de branquiespinas también se graficó la densidad de las mismas (número de branquiespinas / longitud del arco branquial) en función de la longitud estándar del pez. Además del número de dentículos, se graficó su densidad (número de dentículos / longitud de la branquiespina), así como la densidad relativa (número de dentículos / longitud de la branquiespina / longitud del pez); cada una de estas variables se relacionó con la longitud estándar del pez.

En los casos en que los datos reflejaron una tendencia definida, se les ajustaron líneas para destacar ese patrón, utilizando la línea de ajuste en el programa *Microsoft Excel* (versión 5.0).

En el caso de la boca también se graficaron todas las variables medidas (altura y ancho de la boca y longitud de la mandíbula) en función de la longitud estándar del pez, para poder comparar cómo evolucionan en cada una de las especies. Al igual que en el caso del aparato filtrador se graficaron las variables absolutas y relativas. Por otra parte, se calculó la denominada área de la boca, multiplicando la altura por el ancho máximo. Esta variable fue graficada de la misma manera que las demás.

## IV. RESULTADOS

### IV.1 Aparato filtrador

Se obtuvieron 76 ejemplares de anchoveta norteña y 85 de sardina monterrey. Se presentan las frecuencias de tallas obtenidas para cada especie en la figura 12. Se observa que mientras que en la sardina los ejemplares obtenidos cubren el intervalo de 60 a 200 mm de longitud estándar, para la anchoveta las tallas van de 30 mm a 125 mm de longitud estándar. Las longitudes máximas reportadas para estas especies son respectivamente de 360 mm y 205 mm de longitud estándar (Whitehead, 1988). Las tallas obtenidas corresponden para la sardina al intervalo de edades de aproximadamente pocos meses a 3 años (Mosher y Eckles, 1954) y de pocos meses a 4 años para la anchoveta (Gallardo-Cabello, 1985; Parrish *et al.*, 1985).

La relación entre peso y longitud estándar de ambos peces es de tipo alométrica ( $W = a \cdot L^b$ ) (Fig. 13). En la sardina el parámetro  $b$  ( $b = 2.946$ ) es significativamente menor que 3 (prueba de  $\chi^2$ ,  $\chi^2 = 228$ , grados de libertad = 84,  $p < 0.001$ ). En cambio en la anchoveta  $b$  ( $b = 3.542$ ) es significativamente mayor que 3 ( $\chi^2 = 3627$ , g.l. = 75,  $p < 0.001$ ). Con base en los valores del parámetro  $b$ , se puede considerar que en el caso de la sardina, a medida que el pez crece la longitud se incrementa a mayor velocidad que la necesaria para mantener las proporciones del cuerpo. Para la anchoveta en cambio el peso es el que aumenta.

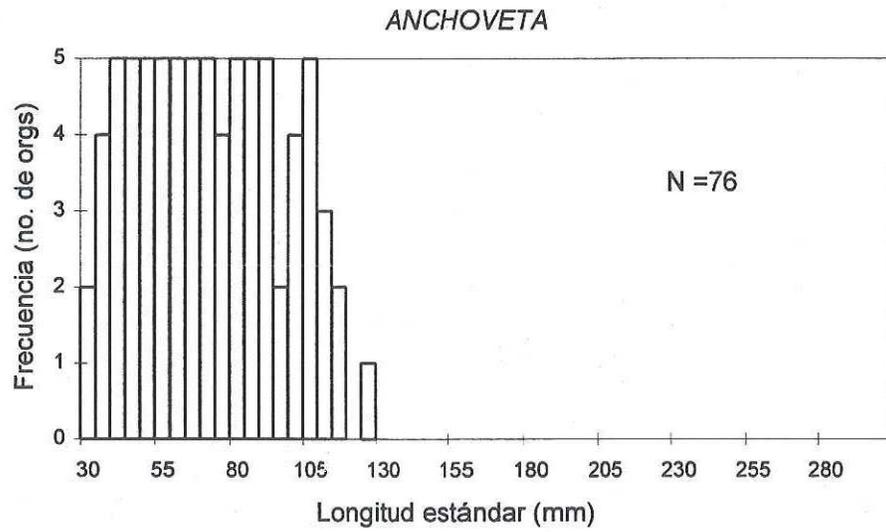
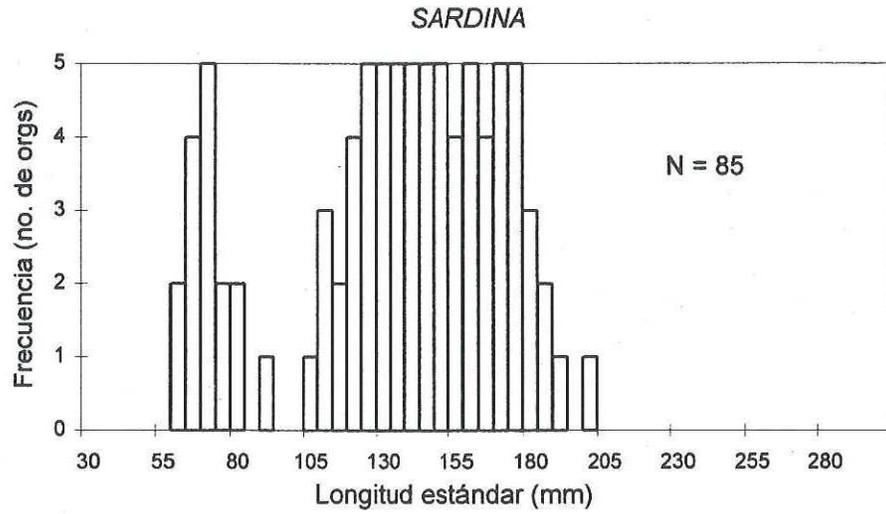


Figura 12. Frecuencias de tallas obtenidas para cada una de las especies.

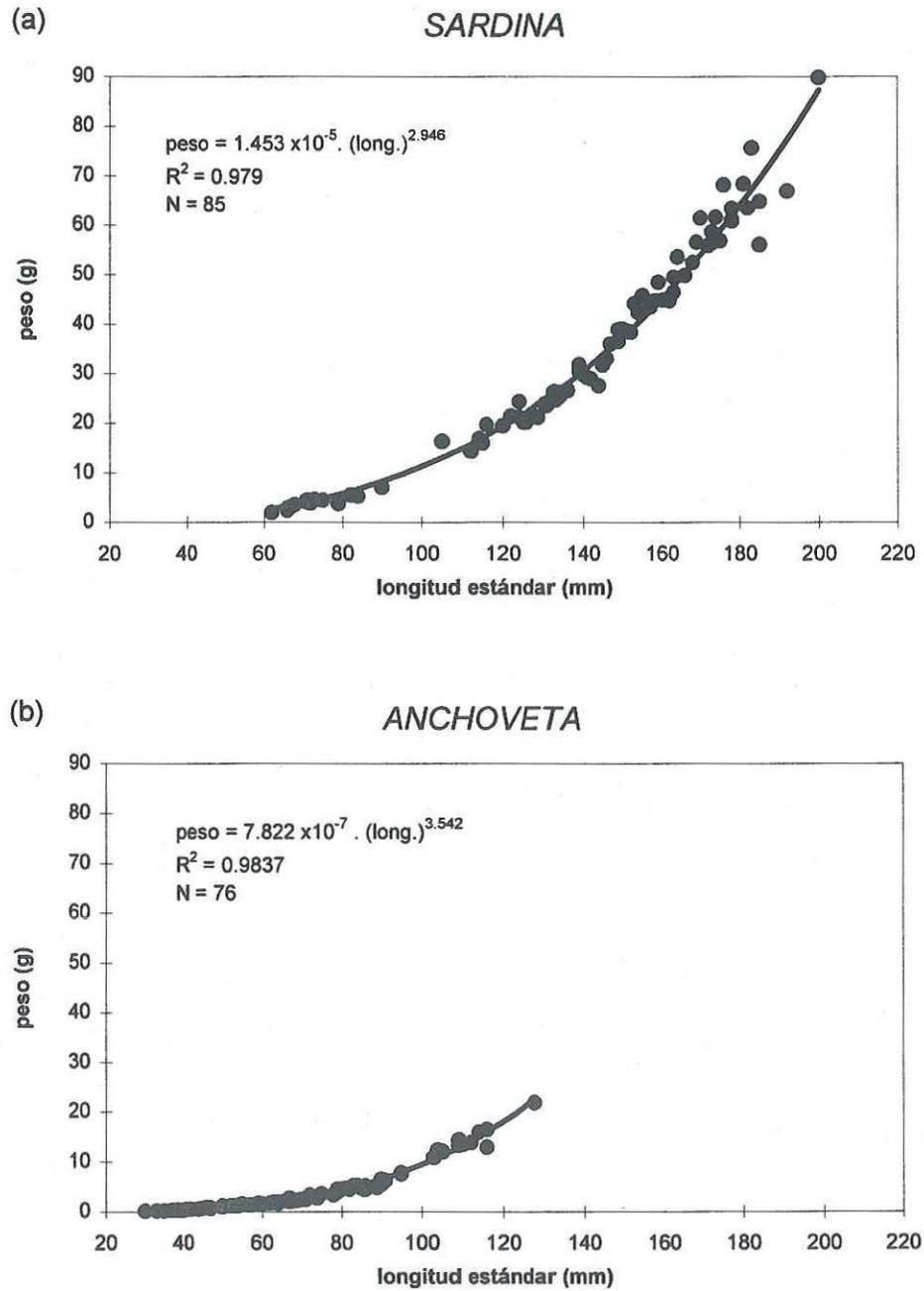


Figura 13. Relación del peso total y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.

a una velocidad mayor (Wootton, 1990).

La estructura básica del aparato filtrador parece muy similar en sardina y anchoveta. Ambas presentan cinco arcos branquiales, de los cuales cuatro se utilizan para la filtración y el quinto constituye el órgano epibranchial. Las uniones entre los arcos izquierdo y derecho, así como entre el primer arco y el segundo y subsiguientes, se encuentran en los extremos. Esto permite que los arcos tengan una movilidad considerable.

Una diferencia entre los arcos branquiales de la sardina monterrey y la anchoveta norteña que se detecta a simple vista, es la ubicación de las branquiespinas rudimentarias (Fig. 14). En la sardina estas branquiespinas, que se consideran las más recientes, se encuentran a ambos extremos del arco inferior y solamente en el extremo exterior en el arco superior. En la anchoveta solamente se han encontrado branquiespinas rudimentarias en los extremos del arco total.

#### **IV.1.1 Traslapo entre los arcos branquiales**

Se observó que en la anchoveta norteña la superposición entre arcos es prácticamente nula. La secuencia de arcos constituye más bien un embudo que una malla más estrecha. En cambio en la sardina se observó, principalmente para el arco inferior, cierto traslapo entre el primer arco y el segundo. Se estimó que en la mayoría de los casos la mitad de la longitud de las branquiespinas del segundo arco se superpone sobre un tercio del primer arco. Entre los arcos segundo y

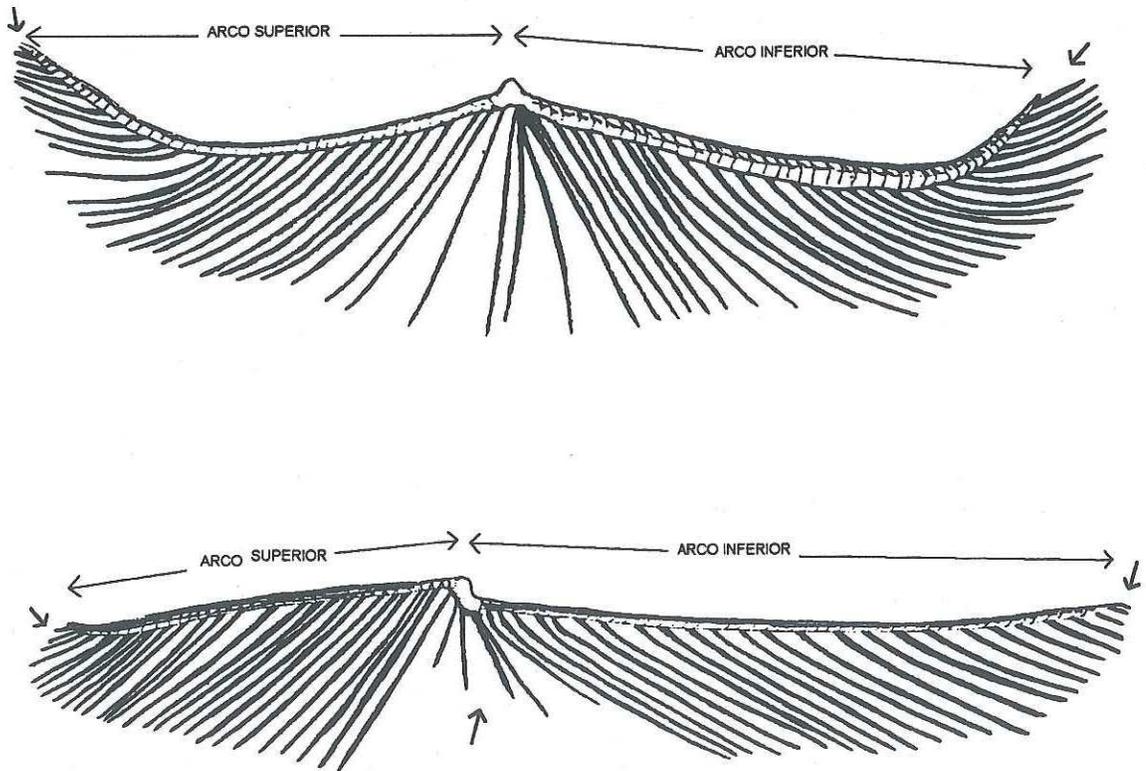


Figura 14. Vista de los arcos branquiales de anchoveta (superior) y sardina (inferior). Las flechas indican la posición de las branquiespinas rudimentarias.

tercero existe un traslape menor. Y entre el tercer arco y el cuarto prácticamente no hay superposición. En el caso de la sardina el traslape entre arcos puede ser un factor que disminuya la luz de malla, además de crear un embudo que guía el alimento hacia el órgano epibranchial.

#### **IV.1.2 Longitud del arco branquial**

En la sardina el arco inferior es claramente más largo que el superior, mientras que en la anchoveta la diferencia en el tamaño de ambos es mucho menor (Fig. 14). Esta observación se realizó sin necesidad de mediciones dado que la diferencia es muy evidente. De todas formas posteriormente se pudo confirmar esta estimación con los datos obtenidos. Esta diferencia anatómica tan marcada puede deberse a una utilización distinta de ambos arcos por cada especie, relacionada con el tipo de boca y el modo de apertura de la misma.

Analizando la variación en la longitud del arco, se puede notar que en ambas especies esta variable aumenta con la longitud del pez (Fig. 15a). Considerando el arco branquial total, la anchoveta muestra un crecimiento muy similar al de la sardina. En el intervalo de tallas comunes a ambas especies, la longitud del arco total de anchoveta es ligeramente mayor que la de sardina (Fig. 15a), aumentando la divergencia entre ambos con el crecimiento. No obstante esta diferencia es pequeña en comparación con la observada en las demás variables. La figura 15b que representa la longitud relativa del arco branquial

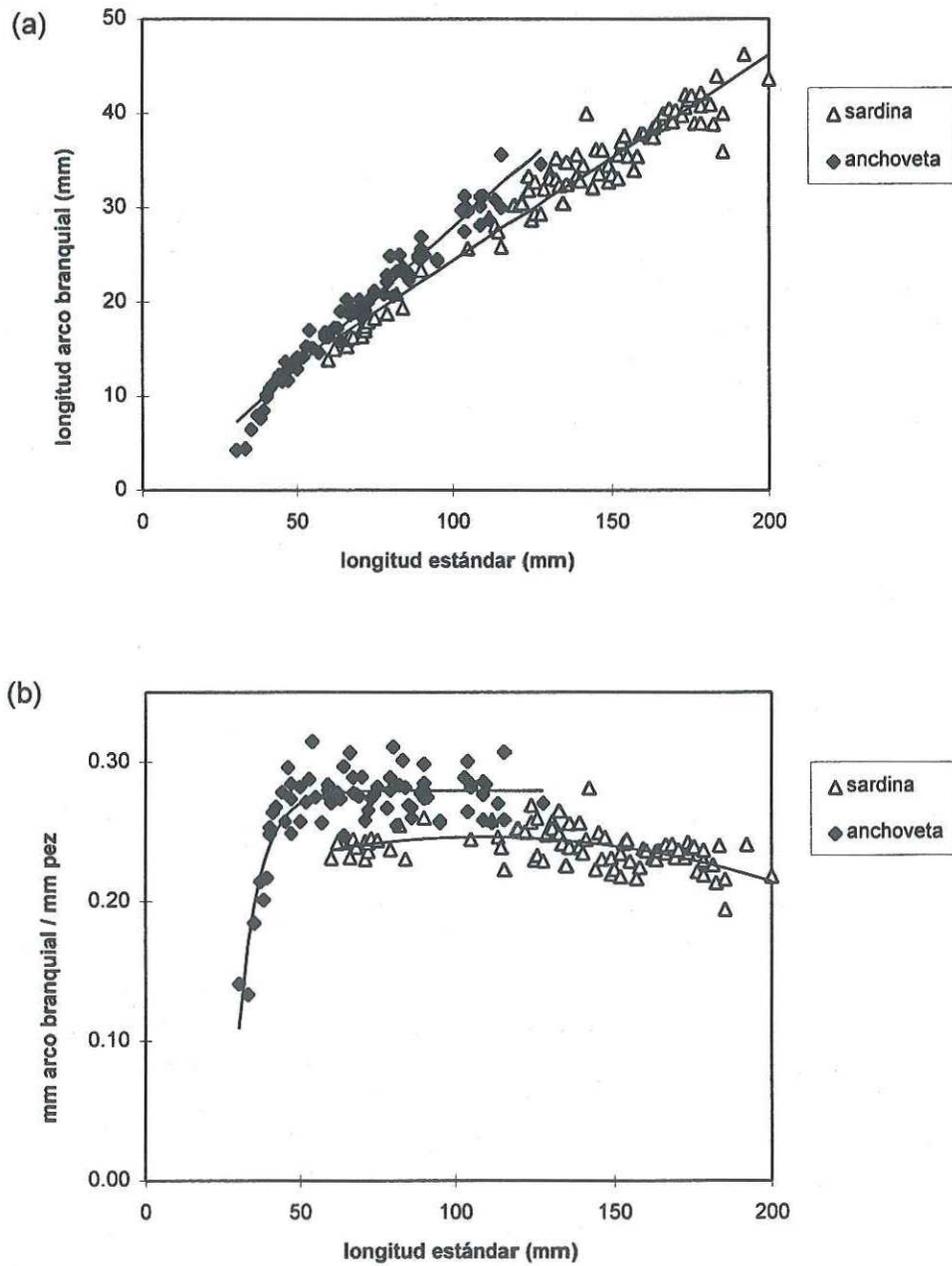


Figura 15. Relación de la longitud del arco branquial (a) absoluta y (b) relativa y la longitud estándar de sardina y anchoveta.

(longitud del arco branquial / longitud estándar del pez) en función del crecimiento del pez, confirma las observaciones anteriores. En el caso de la anchoveta existe un crecimiento relativo rápido hasta aproximadamente 50 mm de longitud del pez, y luego este incremento se vuelve proporcional al largo del pez. Asimismo se observa que en la sardina el aumento en la longitud del arco es aproximadamente proporcional al del tamaño del pez, pero con una tendencia a disminuir en longitudes mayores de 150 mm. Es posible que el incremento brusco observado en las tallas pequeñas de la anchoveta ocurra en la sardina en tallas que no fueron muestreadas.

En la sardina monterrey el arco branquial inferior es más largo que el arco superior (Fig. 16a), siendo la longitud del primero de casi el doble de la del segundo. En la anchoveta norteña el arco inferior es levemente mayor que el superior, pero las gráficas muestran que en comparación con la sardina esta diferencia es pequeña (Fig. 16b).

#### **IV.1.3 Número de branquiespinas**

Las líneas que se ajustaron a los datos muestran que aproximadamente entre 60 y 100 mm la sardina y la anchoveta tienen un número de branquiespinas similar (considerando las tallas en común) y luego divergen. Entre los ejemplares más grandes, la sardina llega a tener casi el doble del número de branquiespinas que posee la anchoveta (Fig. 17a). En cuanto a cómo varía el número de

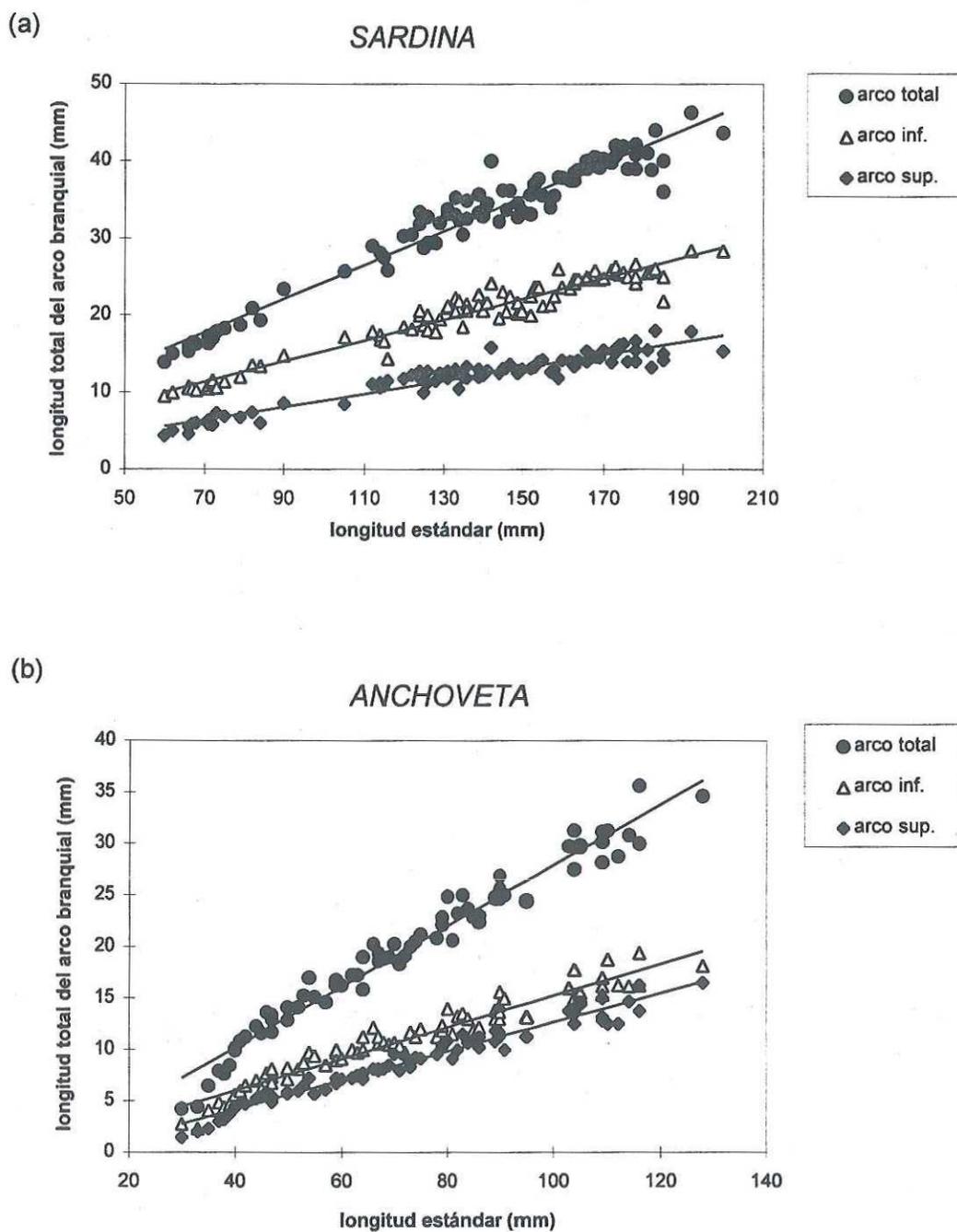


Figura 16. Relación de la longitud de los arcos branquiales total, superior e inferior y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.

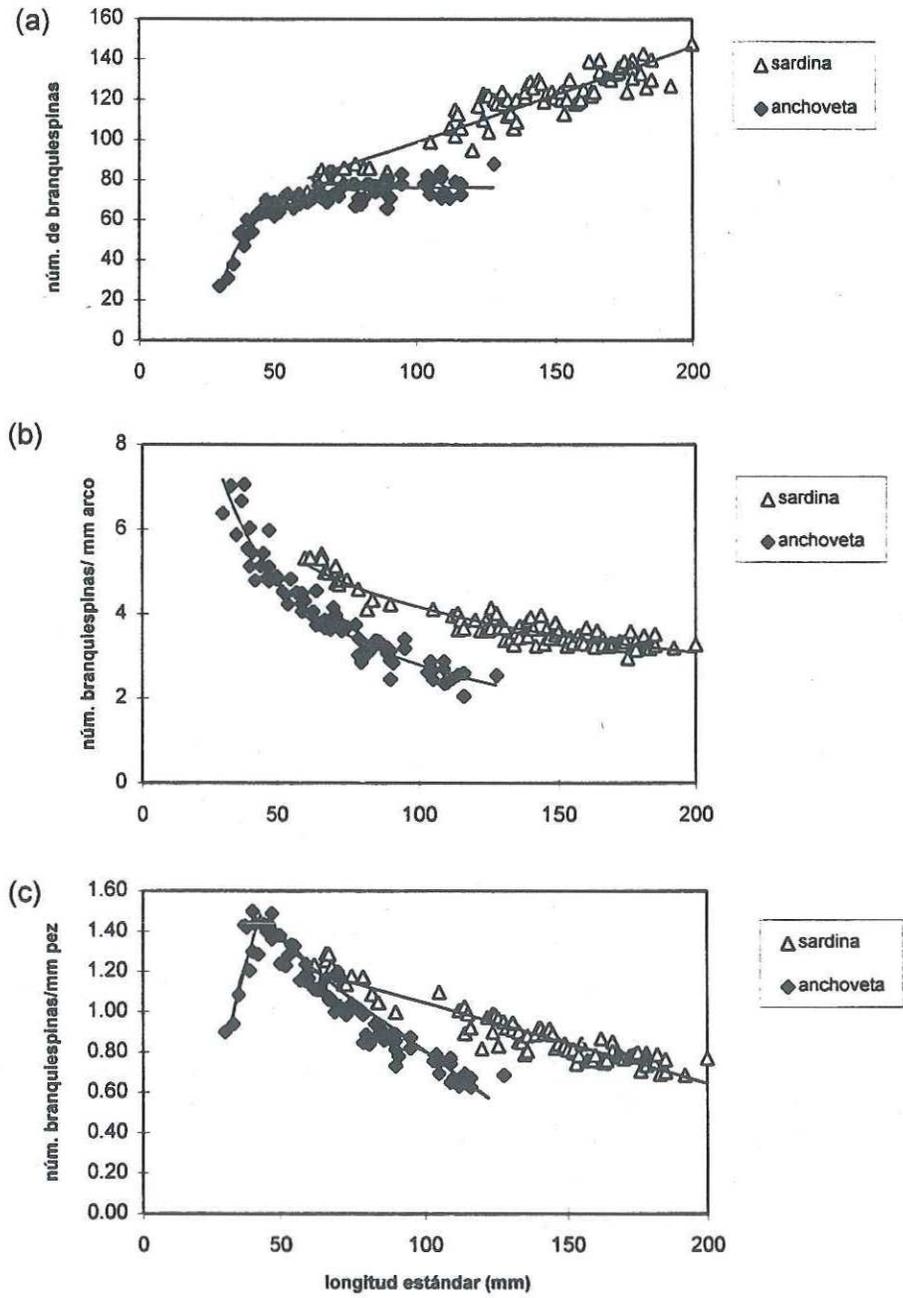


Figura 17. Relación del número de branquiespinas (a) absoluto, (b) la densidad, (c) el número relativo de branquiespinas y la longitud estándar de sardina y anchoveta.

branquiespinas, en la anchoveta aumenta en forma acelerada hasta los 50 mm de longitud estándar del pez y se estabiliza relativamente, mostrando luego algunas fluctuaciones entre 60 y 80 branquiespinas por arco (Fig. 17a). En cambio el número de branquiespinas en la sardina aumenta en forma lineal en el intervalo de tallas analizado.

La densidad de branquiespinas (número de branquiespinas / longitud del arco branquial) (Fig. 17b) disminuye a medida que aumenta la longitud del pez en ambas especies, aunque ese decremento es más rápido en la anchoveta. En la sardina la densidad de branquiespinas es mayor y varía menos a lo largo del desarrollo del pez.

El número de branquiespinas relativo (número de branquiespinas / longitud estándar del pez) (Fig. 17c) varía en forma similar a la densidad de branquiespinas, excepto en la anchoveta en que existe un incremento abrupto hasta los 50 mm de longitud del pez. Esto significa que en esas tallas la longitud del pez tiene una tasa de crecimiento menor que la longitud del arco y que el número de branquiespinas.

Mientras la sardina muestra una diferencia de casi un 100% entre los arcos superior e inferior, en la anchoveta esta diferencia es relativamente reducida (Fig. 18).

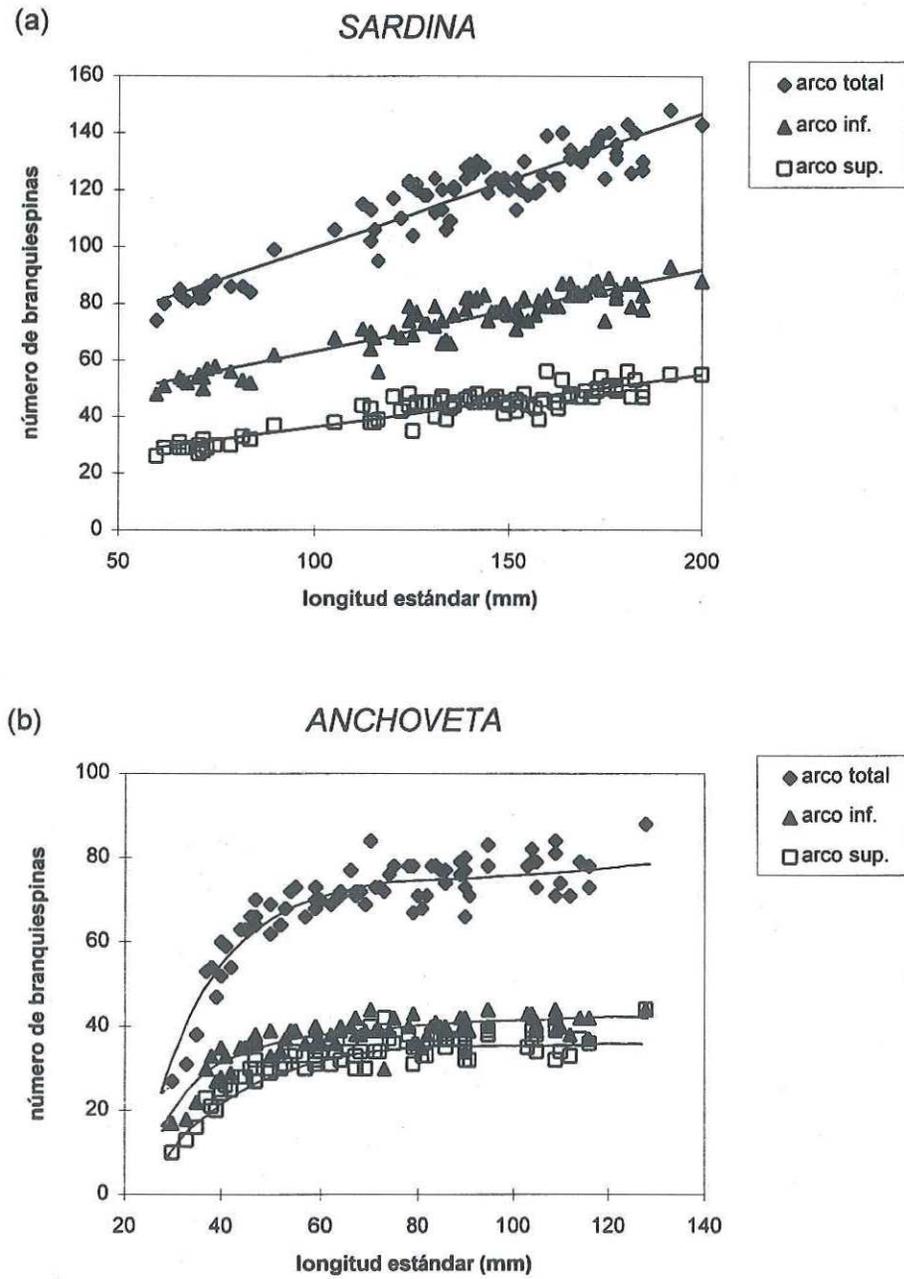


Figura 18. Relación del número de branquiespinas de los arcos branquiales total, superior e inferior y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.

#### IV.1.4 Longitud promedio de las branquiespinas

En todas las tallas comunes a ambas especies, la anchoveta presenta branquiespinas de mayor tamaño que la sardina y la diferencia parece incrementarse a medida que el pez crece (Fig. 19a). Ajustando una línea a los datos se observa que hasta los 40 mm aproximadamente, las especies tendrían valores de longitud de branquiespinas similares, los cuales divergirían después de esta talla. Sin embargo resulta incierta esta afirmación debido a la carencia de datos de sardina en las tallas pequeñas.

La longitud promedio relativa de las branquiespinas de anchoveta (Fig. 19b) aumenta notoriamente hasta la talla de los 50 mm y luego este crecimiento se vuelve proporcional al de la longitud del pez. En la sardina se observa una ligera tendencia negativa, deduciéndose que la longitud de las branquiespinas de sardina aumenta a una velocidad levemente menor o igual que el largo del pez.

Cabe destacar que el patrón de variación de la longitud de branquiespinas es parecido al de la longitud del arco branquial (Fig. 15), por lo que se puede considerar que ambas estructuras tienen tasas de crecimiento similares.

Por otra parte, en la sardina la diferencia entre la longitud promedio de las branquiespinas del arco inferior y las del arco superior es de aproximadamente 0.5 mm, a lo largo del desarrollo del pez (Fig. 20a). En cambio en el caso de la

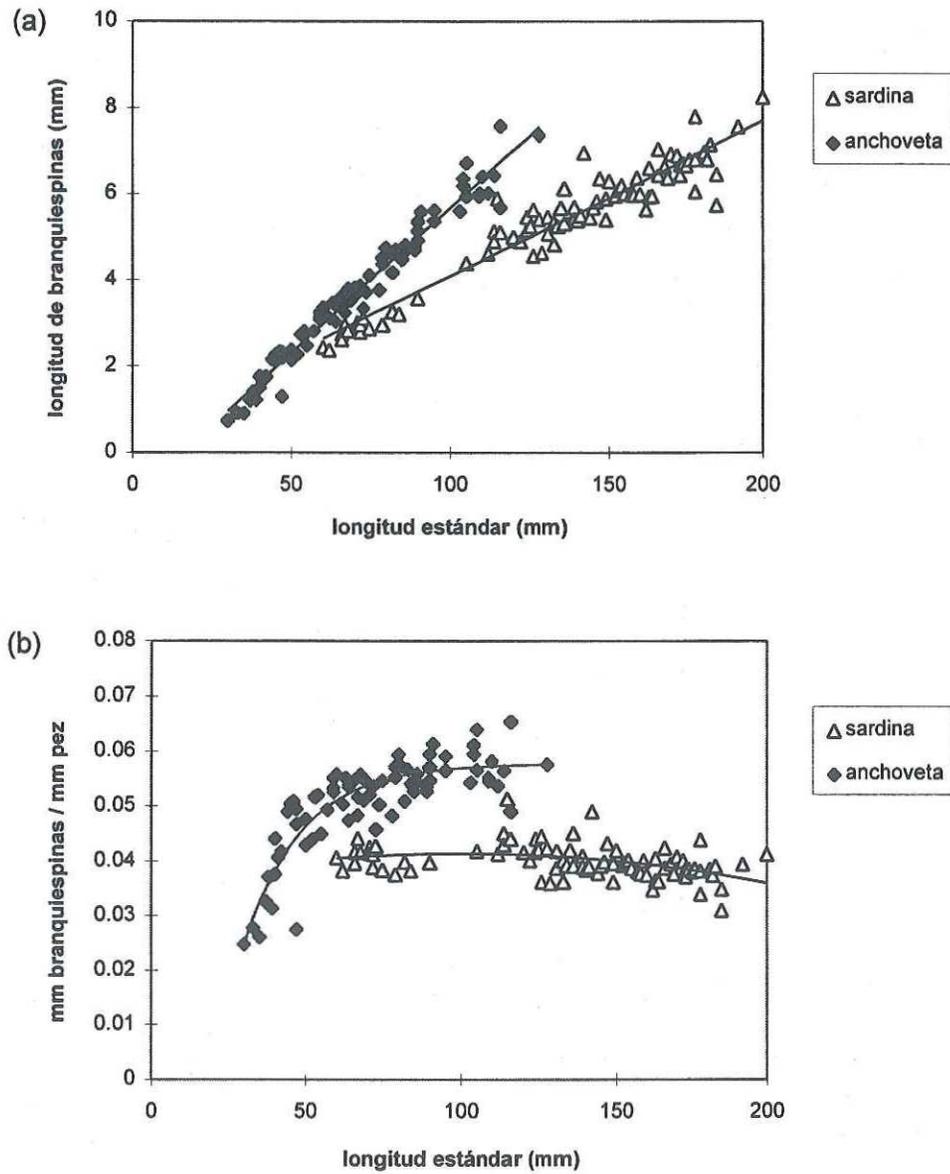


Figura 19. Relación de la longitud promedio de branquiespinas (a) absoluta y (b) relativa y la longitud estándar de sardina y anchoveta.

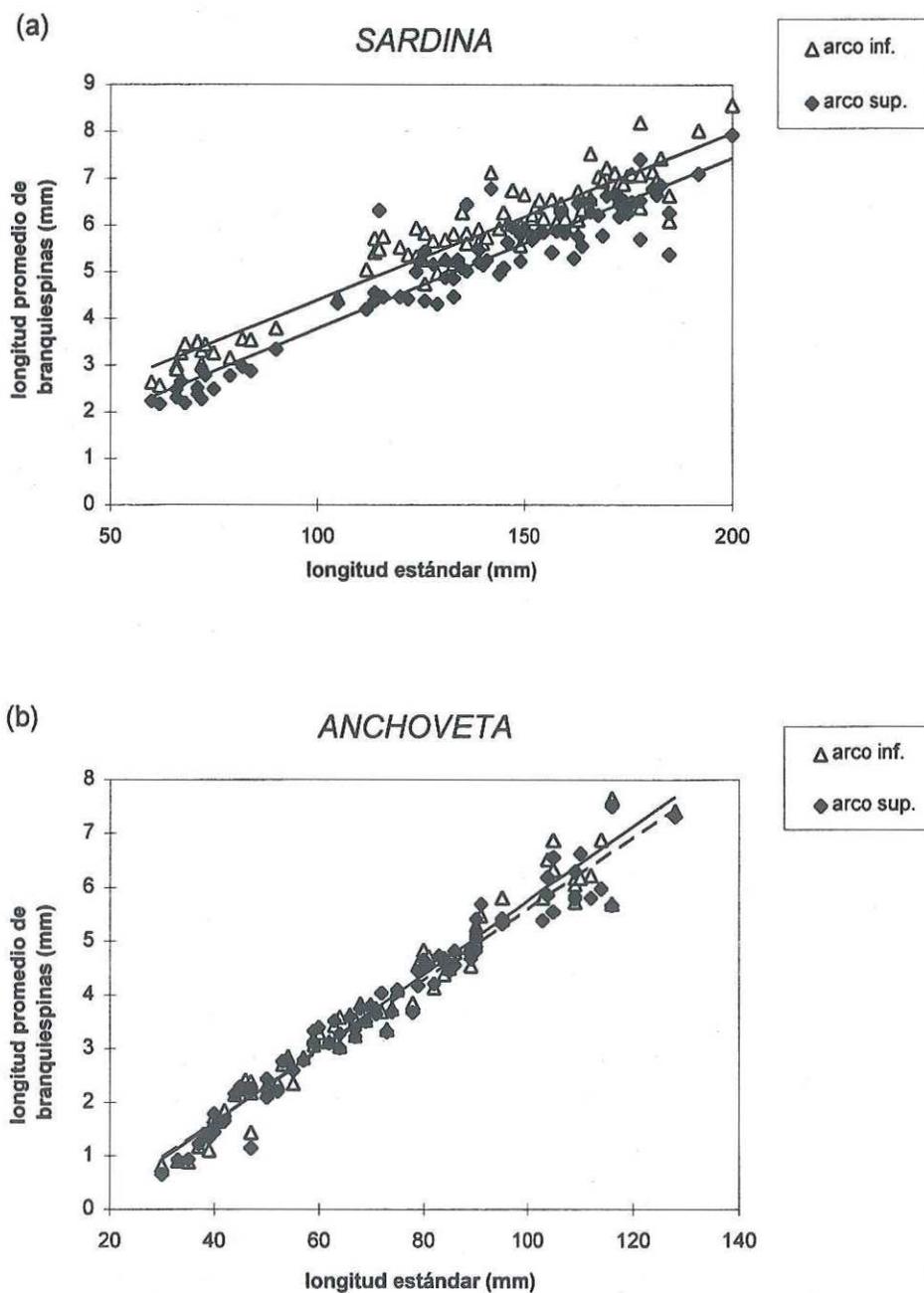


Figura 20. Relación de la longitud promedio de las branquiespinas de los arcos branquiales superior e inferior y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.

anchoveta prácticamente no existen diferencias en las longitudes de las branquiespinas entre ambos arcos (Fig. 20b).

#### **IV.1.5 Espacio entre branquiespinas**

Al igual que en los resultados de longitud de branquiespinas, el espacio promedio entre branquiespinas parece ser mayor en los arcos branquiales de anchoveta que en los de sardina, al menos en las tallas comunes a ambas especies (Fig. 21a). En el caso de la anchoveta al incrementarse la longitud estándar del pez el espacio entre branquiespinas aumenta. En la sardina resulta muy difícil definir una tendencia. Esta dispersión de los datos puede deberse tanto a dificultades metodológicas como a una real variabilidad.

En lo que respecta al espacio relativo entre branquiespinas (Fig. 21b) se observa en el caso de la anchoveta una nube de puntos más o menos concentrada entre 1.5 y 2.5 de espacio relativo, mientras que para la sardina la mayor agrupación de puntos se encuentra entre 1 y 1.8. Dado que no se puede ajustar una línea a estos datos, resulta más difícil describir la relación de esta variable con el crecimiento. Sin embargo comparando la distribución de los puntos para cada especie, es posible confirmar las observaciones hechas con respecto a la figura 21a: los espacios entre branquiespinas son mayores en la anchoveta que en la sardina. Prácticamente no existen diferencias entre los arcos superior e inferior, en ninguno de los dos peces (Fig. 22).

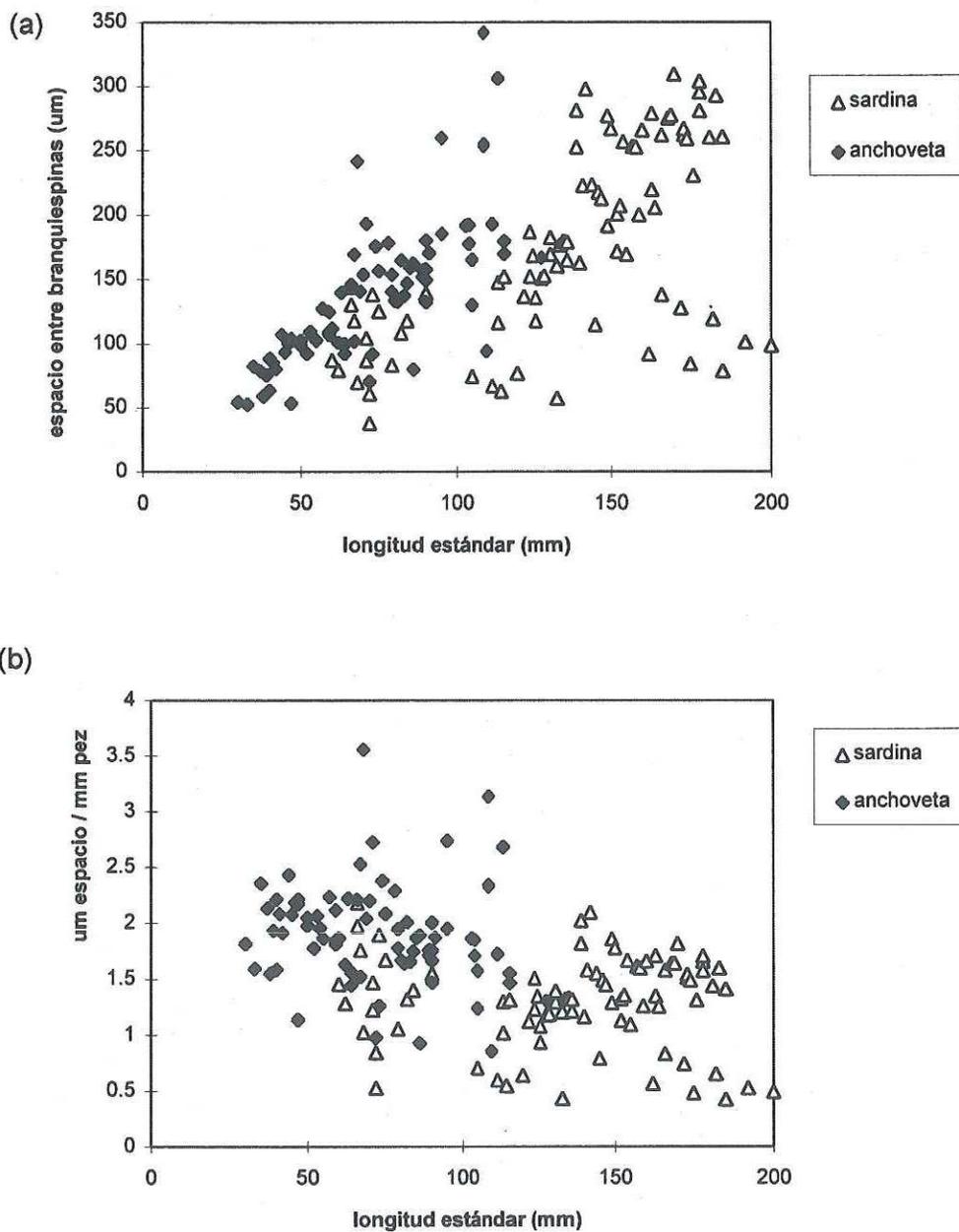


Figura 21. Relación del espacio interbranquiespinal promedio (a) absoluto y (b) relativo y la longitud estándar de sardina y anchoveta.

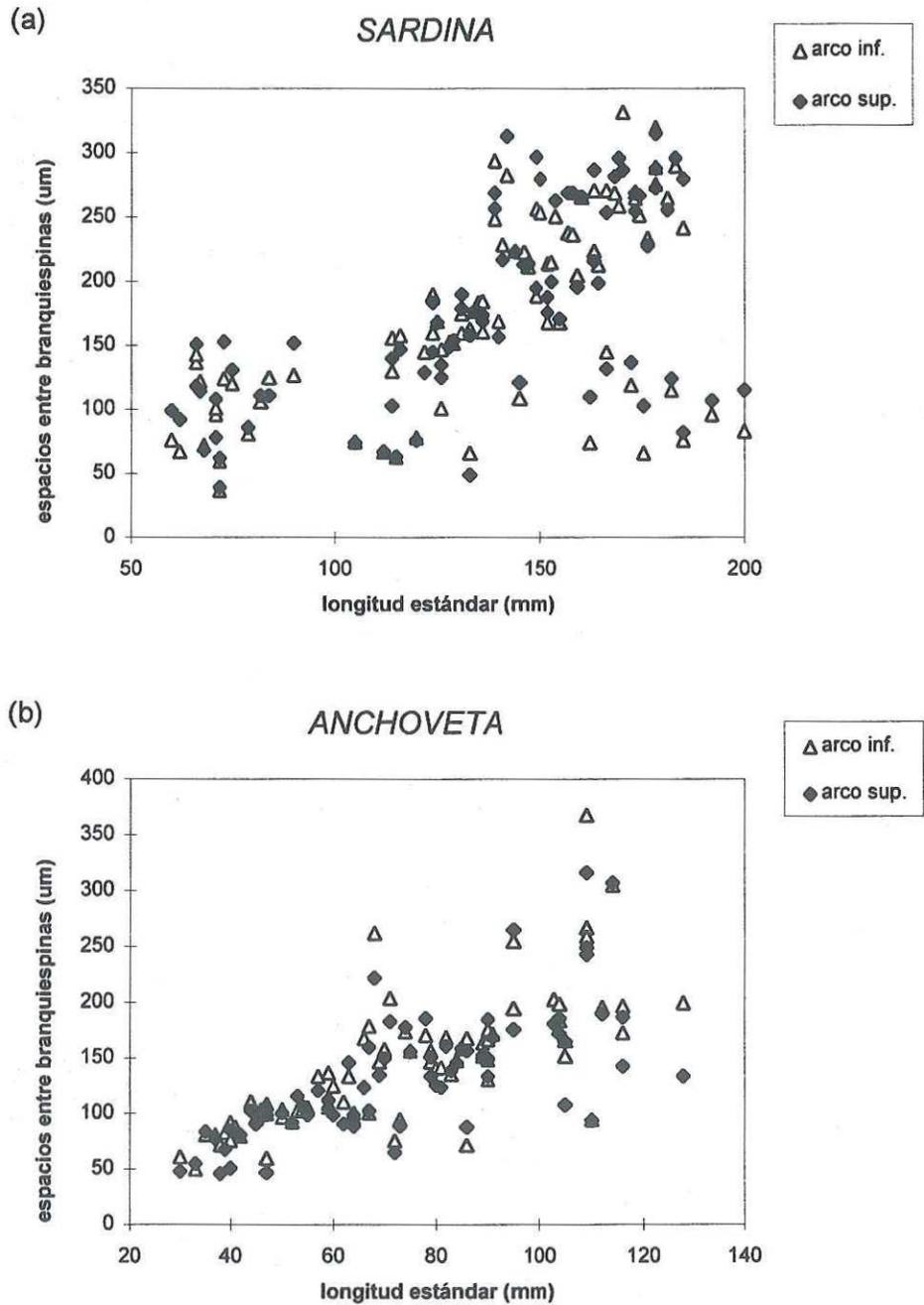


Figura 22. Relación del espacio interbranquiespinal promedio de los arcos branquiales superior e inferior y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.

#### IV.1.6 Área de filtración

El área de filtración, al igual que otras de las variables mencionadas anteriormente, es claramente mayor en la anchoveta que en la sardina (Fig. 23a) comparando ejemplares del mismo tamaño. En este caso también existe cierta variabilidad que se incrementa a medida que aumenta la longitud estándar del pez, aunque esta varianza no es tan alta como la observada en el espacio interbranquiespinal. Si bien no se puede descartar la posibilidad de una mayor variabilidad en el área entre peces más grandes, aquí resulta factible que debido al método utilizado, se incremente el error en los peces de mayor tamaño. Aunque el área de filtración de la anchoveta es mayor que la de la sardina en todo el intervalo de tallas comunes, las líneas ajustadas poseen pendientes muy similares en ambos peces (Fig. 23a).

En lo que se refiere al área de filtración relativa (Fig. 23b) la anchoveta muestra un decremento en la tasa de aumento del área a medida que crece el pez. En el caso de la sardina, el área de filtración es proporcionalmente mayor a medida que crece el pez, aunque este incremento es menor que en la anchoveta.

Ambas especies parecen tener diferencias entre los arcos superior e inferior (Fig. 24). A diferencia de otras variables medidas en la anchoveta, el área de filtración resultó ser mayor en el arco inferior que en el superior.

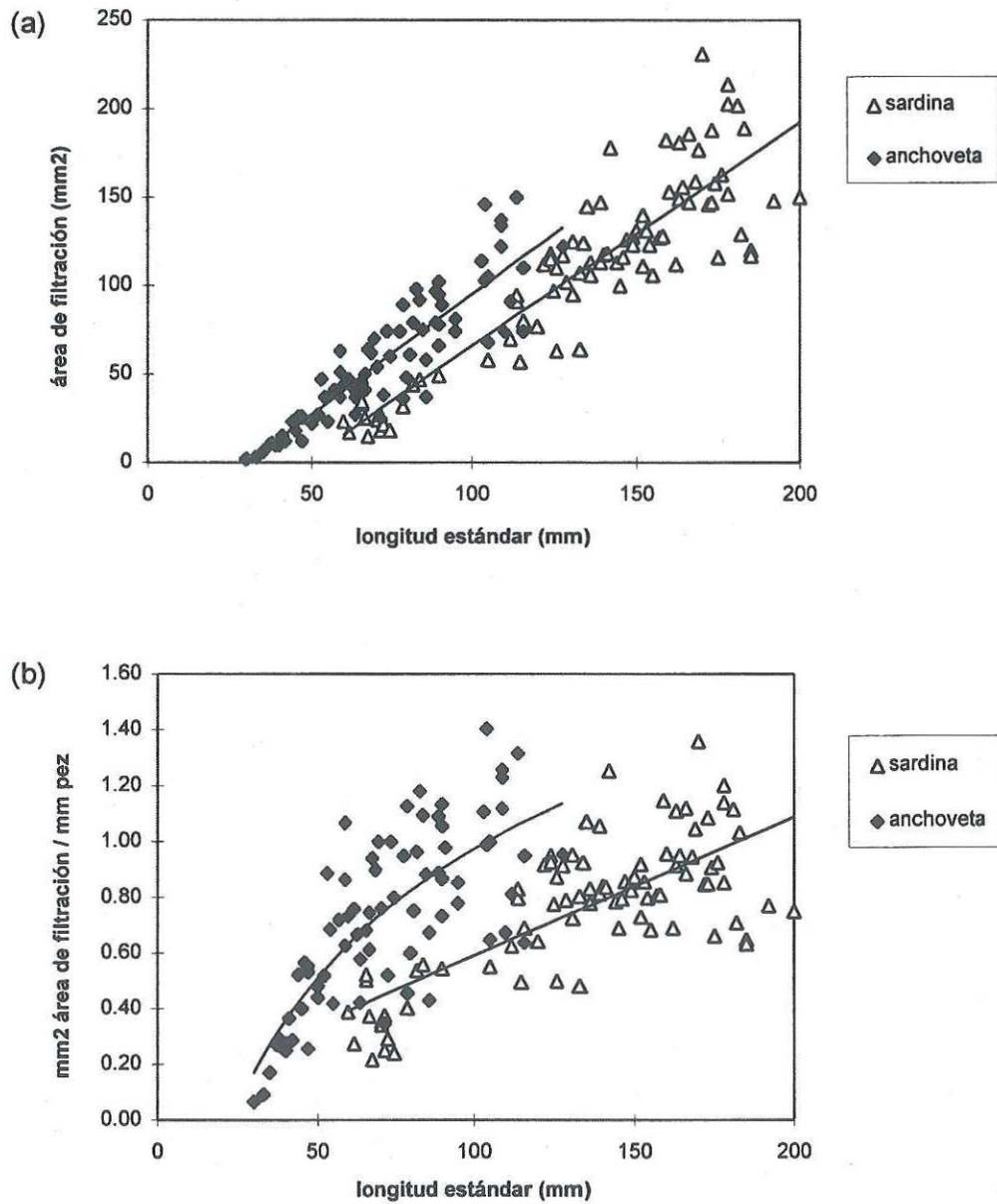


Figura 23. Relación del área de filtración (a) absoluta y (b) relativa y la longitud estándar de sardina y anchoveta.

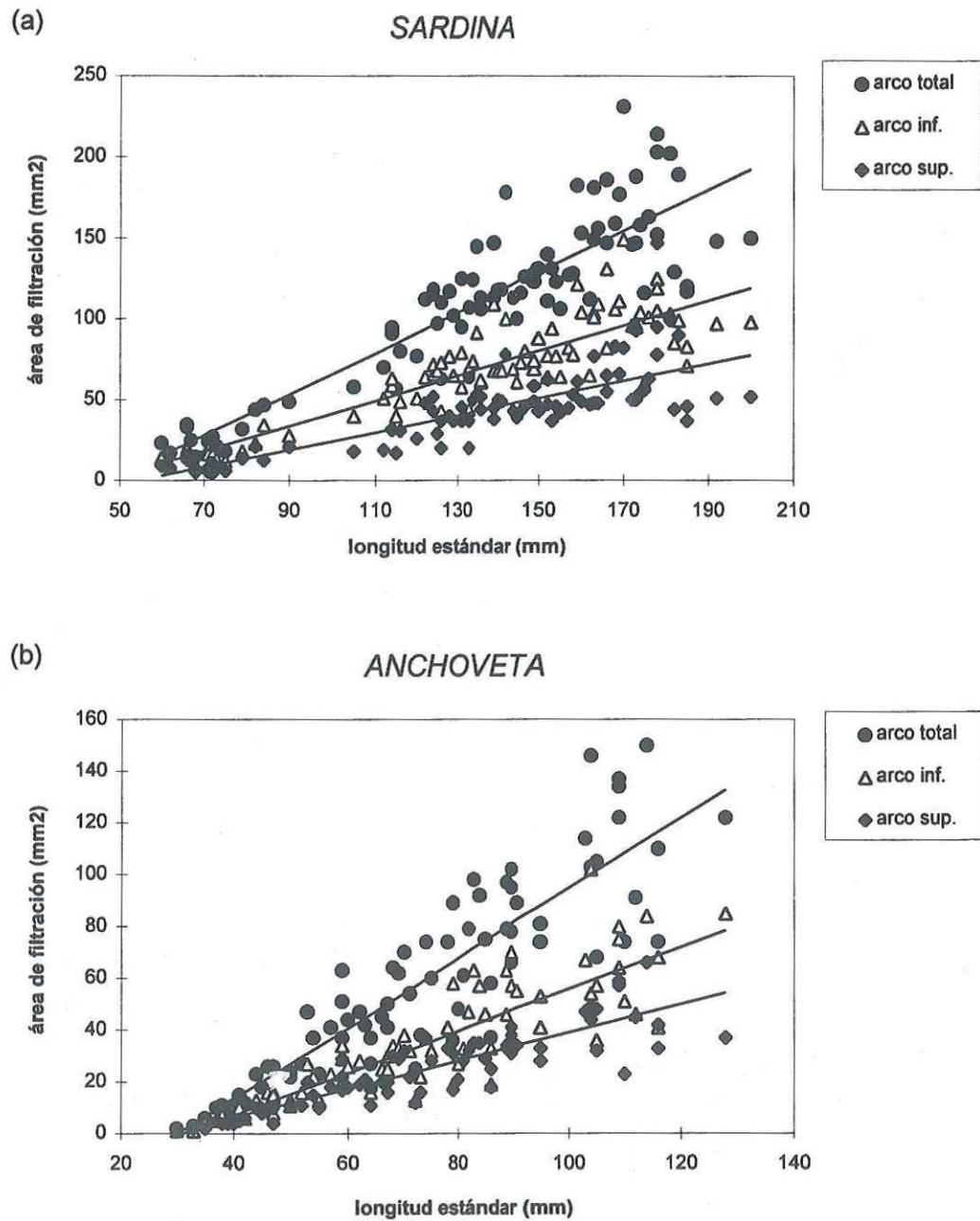


Figura 24. Relación del área de filtración de los arcos branquiales total, superior e inferior y la longitud estándar de los ejemplares de (a) sardina y (b) anchoveta.

#### IV.1.7 Dentículos

Al observar el detalle de una branquiespina las diferencias entre los dentículos de sardina y anchoveta resultan muy notorias (Fig. 25). En la sardina éstos tienen la extremidad aserrada y poseen tallas aparentemente poco variables, así como una distribución relativamente ordenada. En cambio en la anchoveta los dentículos tienen forma de espinas, de tamaños variables y distribución irregular. En lo que se refiere a su orientación, en la sardina éstos se encuentran dispuestos con una inclinación de aproximadamente 45 grados con respecto al eje de la branquiespina y en dirección de la punta. En cambio en la anchoveta la orientación es extremadamente variable y resulta difícil encontrar un patrón regular. En su mayoría los dentículos están inclinados con un ángulo de 70 a 80 grados con respecto al eje de la branquiespina y orientados hacia la punta de la misma. En la anchoveta, en las branquiespinas que están en desarrollo (se distinguen por ser más delgadas) los dentículos aparecen dispuestos en cualquier dirección, sin ningún orden.

El número de dentículos por branquiespina es mucho mayor en la anchoveta que en la sardina (Fig. 26a) y esta diferencia se vuelve más marcada a medida que aumenta la longitud estándar del pez. En ambas especies el número de dentículos aumenta a medida que avanza el desarrollo del pez, sin embargo la tasa de incremento es mayor en la anchoveta.

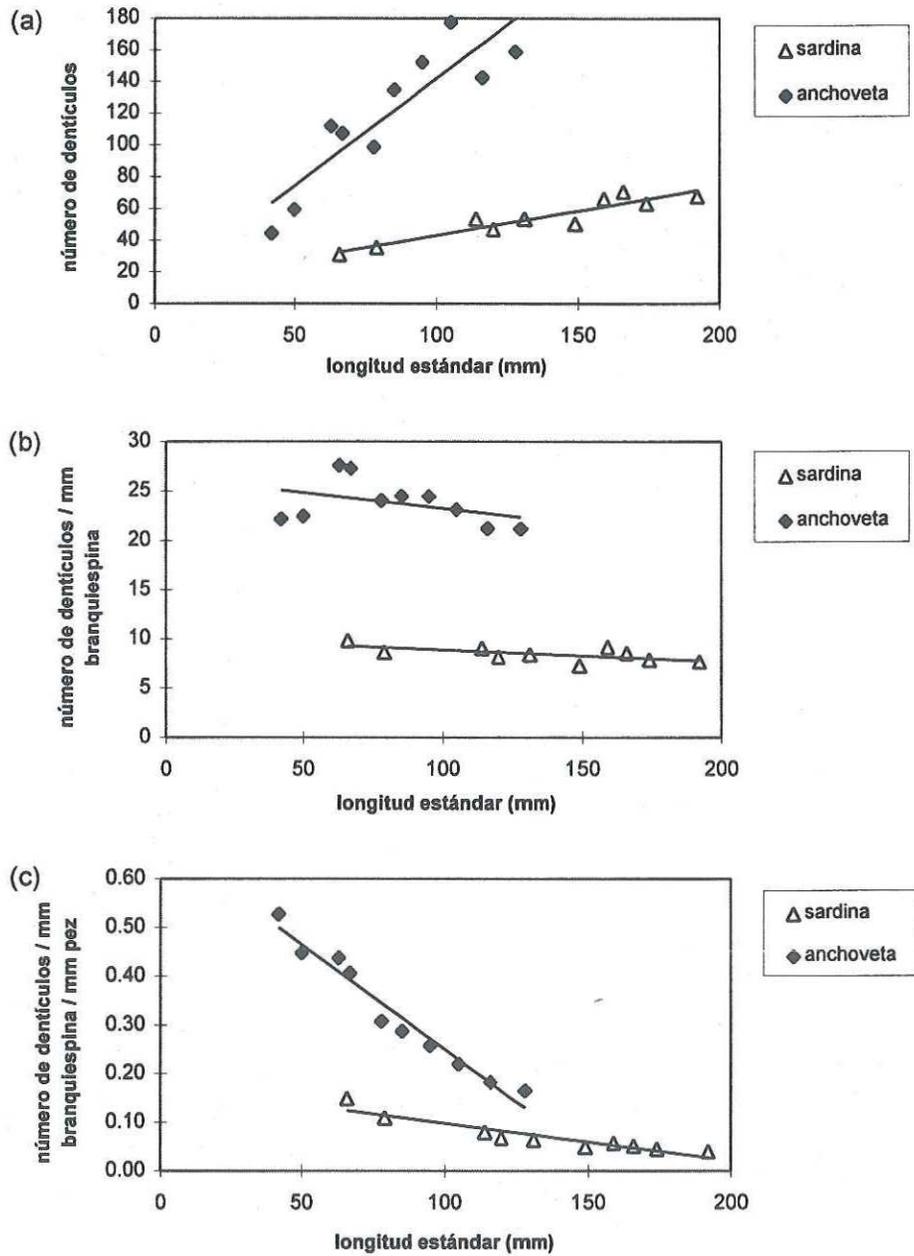


Figura 26. Relaciones entre (a) el número de dentículos por branquiespina y la longitud estándar de sardina y anchoveta, (b) el número de dentículos por mm de branquiespina y la longitud estándar de sardina y anchoveta, y (c) el número de dentículos por mm de branquiespina por mm de longitud estándar del pez y la longitud estándar de sardina y anchoveta.

El número de dentículos por milímetro de branquiespina, es decir la densidad de dentículos, es prácticamente constante en ambas especies, observándose cierta variabilidad en los datos de anchoveta (Fig. 26b). Esto permite deducir que el número de dentículos aumenta al mismo tiempo que la longitud de las branquiespinas.

El número de dentículos por milímetro de branquiespina, por milímetro de longitud del pez, lo que tal vez se podría llamar densidad relativa, decrece en forma rápida en la anchoveta y mucho más lentamente en la sardina (Fig. 26c). Esto concuerda con lo mencionado anteriormente, en cuanto a que la densidad de dentículos permanece casi la misma a medida que los peces crecen, aunque ésta es mucho mayor en la anchoveta que en la sardina.

En ambas especies la longitud promedio de los dentículos aumenta a medida que crece el pez, aunque una vez más en la anchoveta este incremento es notoriamente mayor que en la sardina (Fig. 27a).

El espacio promedio entre dentículos aumenta en ambas especies a medida que aumenta la longitud estándar (Fig. 27b). La tasa de este incremento resulta relativamente similar en ambas, aunque en los dos casos los datos muestran una dispersión que impide definir una tendencia clara.

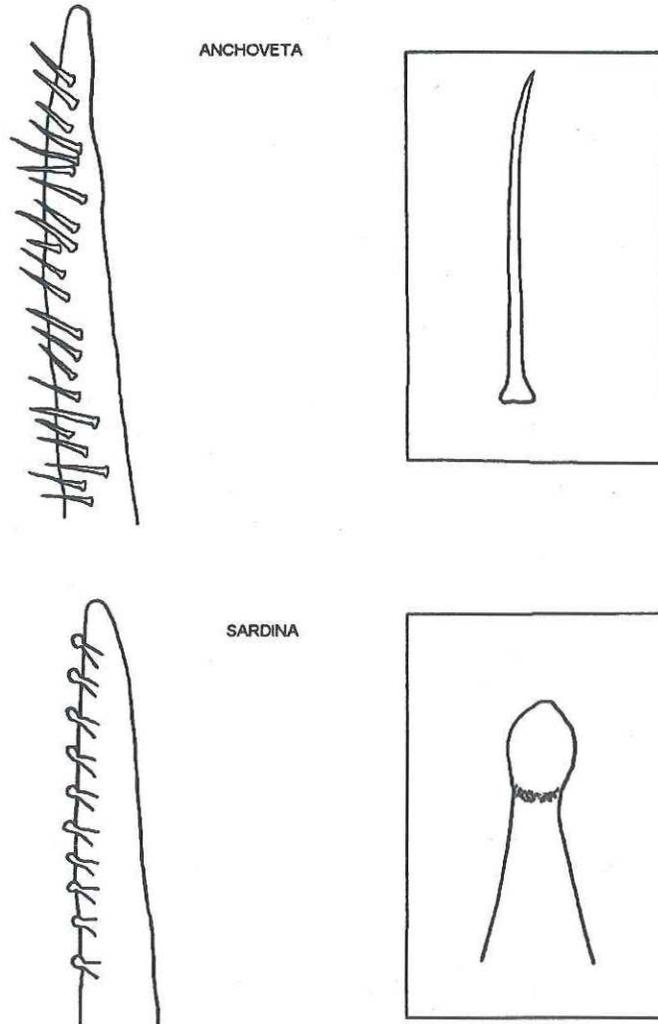


Figura 25. Vista esquemática de una sección de branquiespina con detalle de un denticulo, de los arcos branquiales de anchoveta y sardina.

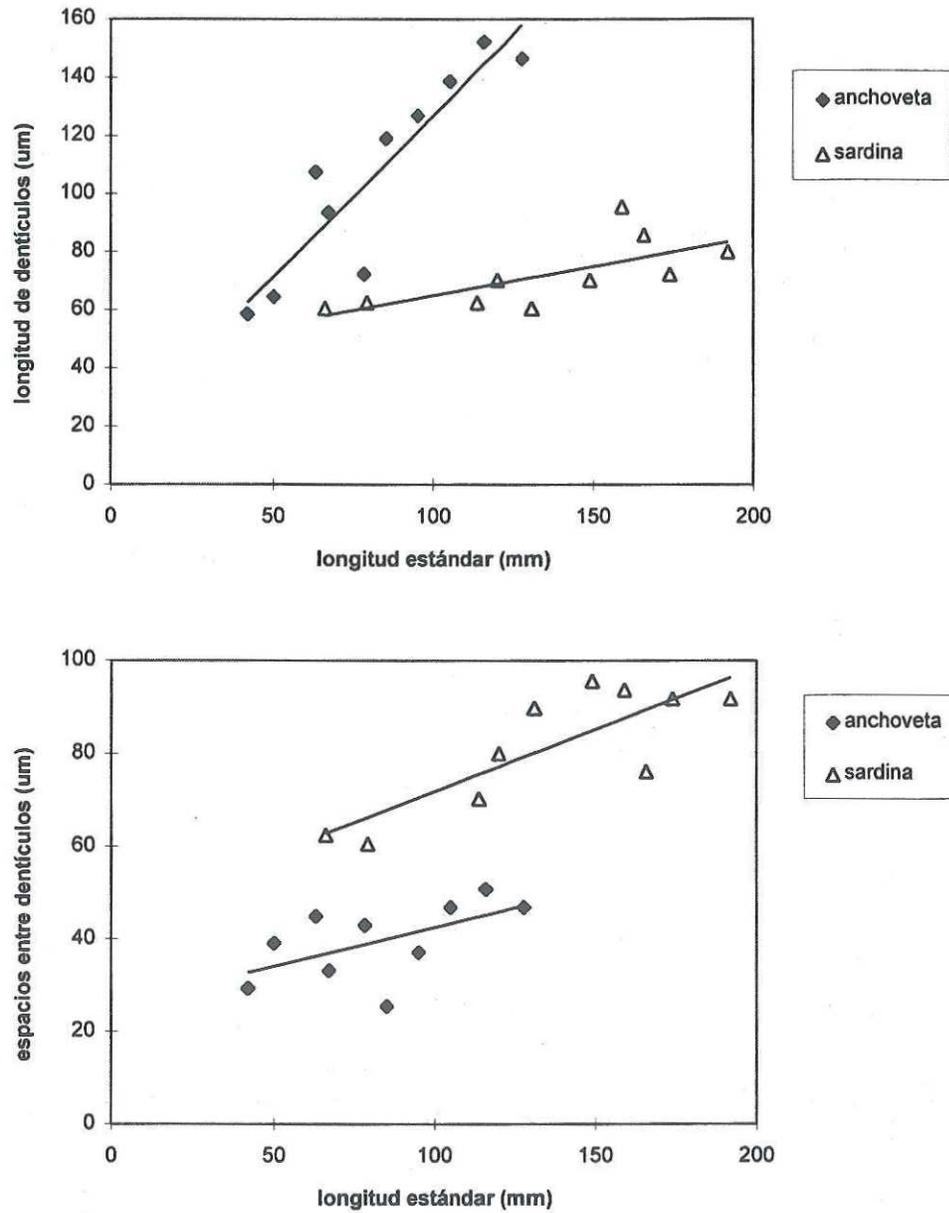


Figura 27. Relación de (a) la longitud promedio de los dentículos y la longitud estándar de sardina y anchoveta y (b) del espacio promedio entre dentículos y la longitud estándar de sardina y anchoveta.

## IV.2 Boca

Se obtuvieron 32 ejemplares de anchoveta norteña y 21 de sardina monterrey, de tallas de 62 a 113 mm y de 130 a 182 mm de longitud estándar respectivamente. Las observaciones realizadas en relación a la boca presentaron grandes diferencias entre la sardina y la anchoveta. La boca de la sardina tiene una posición terminal y tiende a ser tubular, con poco movimiento de la mandíbula. Además posee una placa cartilaginosa de cada lado que parece tener como función impedir que se escape el agua produciendo una forma de embudo, pero a la vez reduce considerablemente el movimiento de la mandíbula (Fig. 28). En cambio en la anchoveta la boca se sitúa en la parte inferior de la cabeza y antes del extremo de la misma (es subterminal inferior). Asimismo ésta posee un amplio movimiento de la mandíbula y gran abertura de la boca en relación a su longitud (Fig. 28).

Se observó otra diferencia considerable en lo que se refiere a la disposición del aparato filtrador con respecto a la boca en cada especie. En la anchoveta los extremos de las branquiespinas de ambos arcos branquiales se extienden hasta prácticamente el extremo anterior de la boca. En la sardina las branquiespinas del arco inferior llegan hasta la mitad de la boca, y las del arco superior se encuentran por detrás del paladar, prácticamente no llegan a la boca.

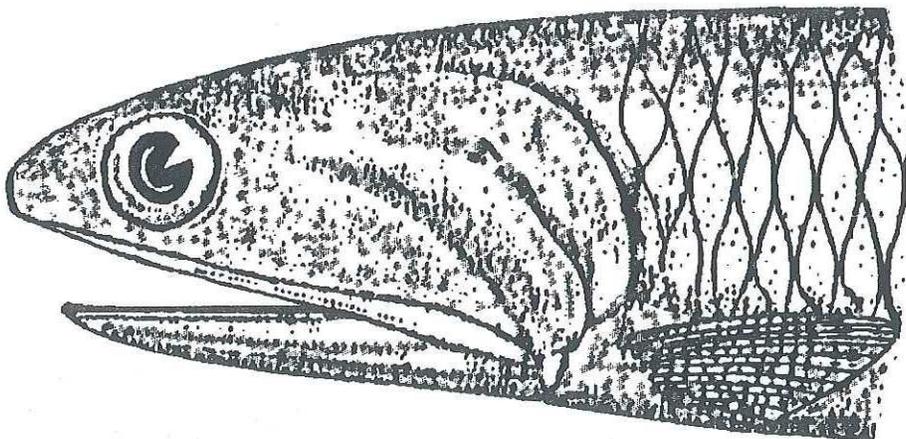
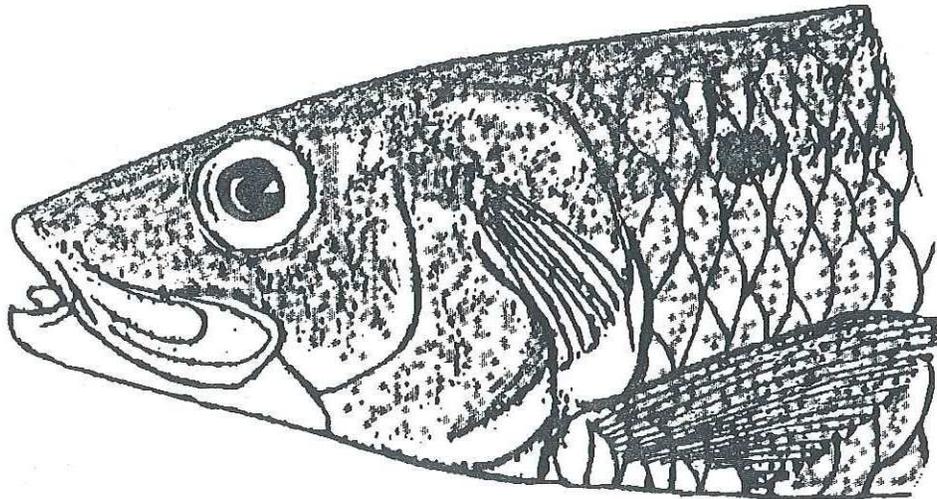


Figura 28. Vista de las bocas de sardina (superior) y anchoveta (inferior).

En el caso de la sardina no se encontraron dientes en la boca. En cambio en la anchoveta se observó una serie de dientes pequeños todo a lo largo de los bordes de la boca. Estos dientes tienen forma de espina, miden aproximadamente 70  $\mu\text{m}$  de altura, se encuentran separados por espacios de alrededor de 100  $\mu\text{m}$  y su disposición recuerda la estructura de una sierra. Se contaron aproximadamente 240 de estos dientes en cada maxilar, por lo que en total el pez contaría con unos 480 dientes.

#### **IV.2.1 Altura**

La altura de la boca aumenta con la longitud en ambas especies. Sin embargo tanto la altura en sí como la tasa de incremento resultaron mayores en la anchoveta que en la sardina. Si se prolongan ambas líneas de ajuste la anchoveta parece tener una altura de boca de aproximadamente el doble que la de la sardina (Fig. 29a).

La altura relativa de la boca muestra un incremento en el caso de la anchoveta solamente (Fig. 29b). Esto significa que el crecimiento de la boca es considerable en relación al crecimiento del pez en longitud. En cambio en la sardina el incremento en la altura de la boca es proporcional al de la talla del pez.

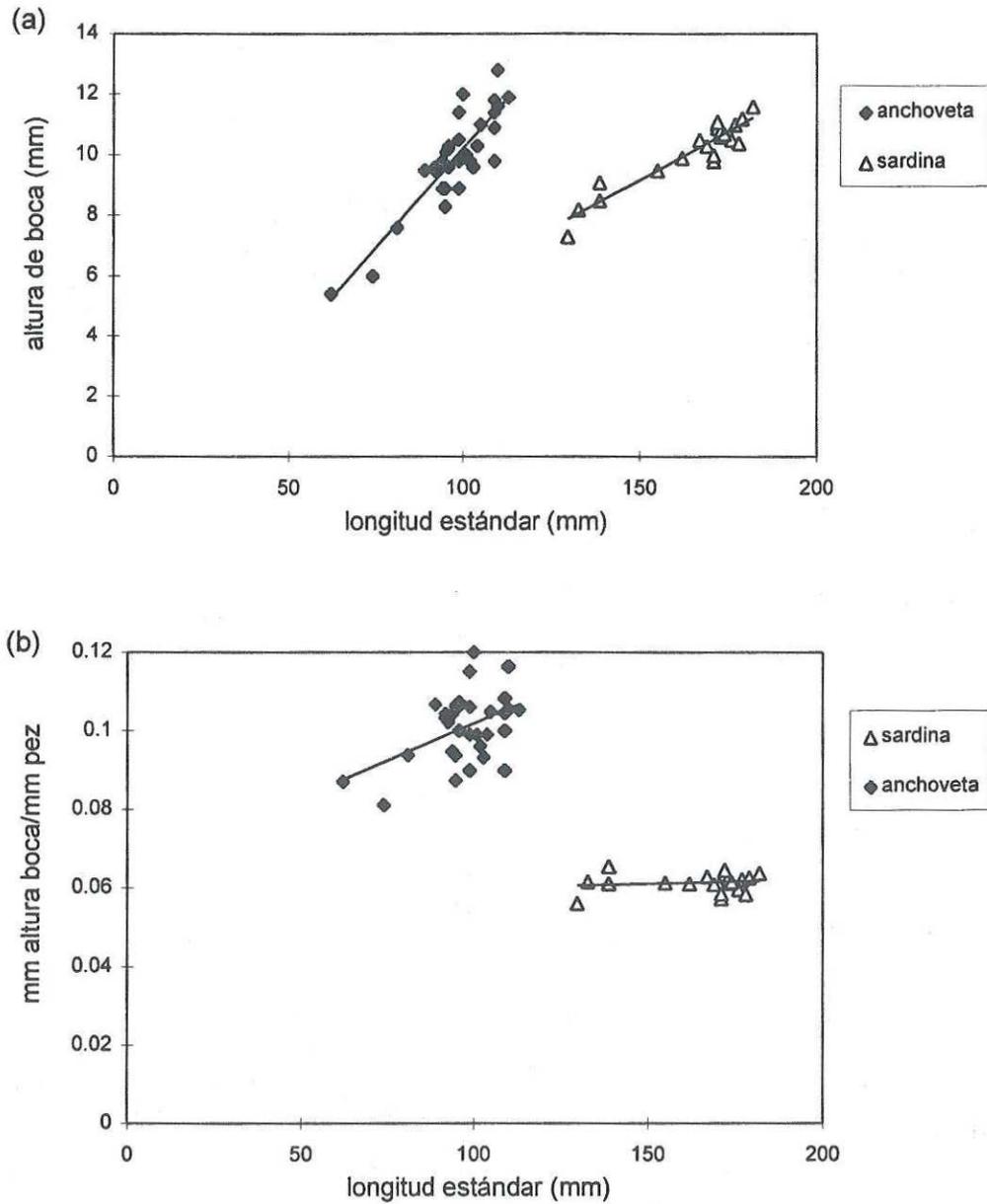


Figura 29. Relación de la altura (a) absoluta y (b) relativa de la boca y la longitud estándar de sardina y anchoveta.

#### **IV.2.2 Ancho**

El ancho de la boca presenta características muy semejantes a las de la altura. Al igual que en el caso anterior la boca de la anchoveta tiene mayor ancho y mayor tasa de incremento del mismo que la sardina (Fig. 30a). Asimismo el ancho de boca de la anchoveta presenta un crecimiento relativo importante, mientras que en la sardina éste es proporcional al crecimiento en la longitud del pez (Fig. 30b).

#### **IV.2.3 Longitud de la mandíbula**

En ambos peces la longitud de la mandíbula se incrementa con la longitud del pez. Con respecto a esta variable también la anchoveta supera a la sardina, aunque aquí la diferencia entre ambas no es tan considerable como en los casos anteriores. La velocidad a la que aumenta la longitud de mandíbula es similar en ambas especies (Fig. 31a). En lo que se refiere al crecimiento relativo, éste es prácticamente inexistente en ambos casos (Fig. 31b).

#### **IV.2.4 Área**

El área de la boca también aumenta a medida que crece el pez, en el caso de ambas especies, aunque el área de la anchoveta muestra un incremento más abrupto que la de la sardina (Fig. 32a). La figura 32b confirma también que la anchoveta presenta una boca cuya área supera ampliamente las dimensiones de la de sardina.

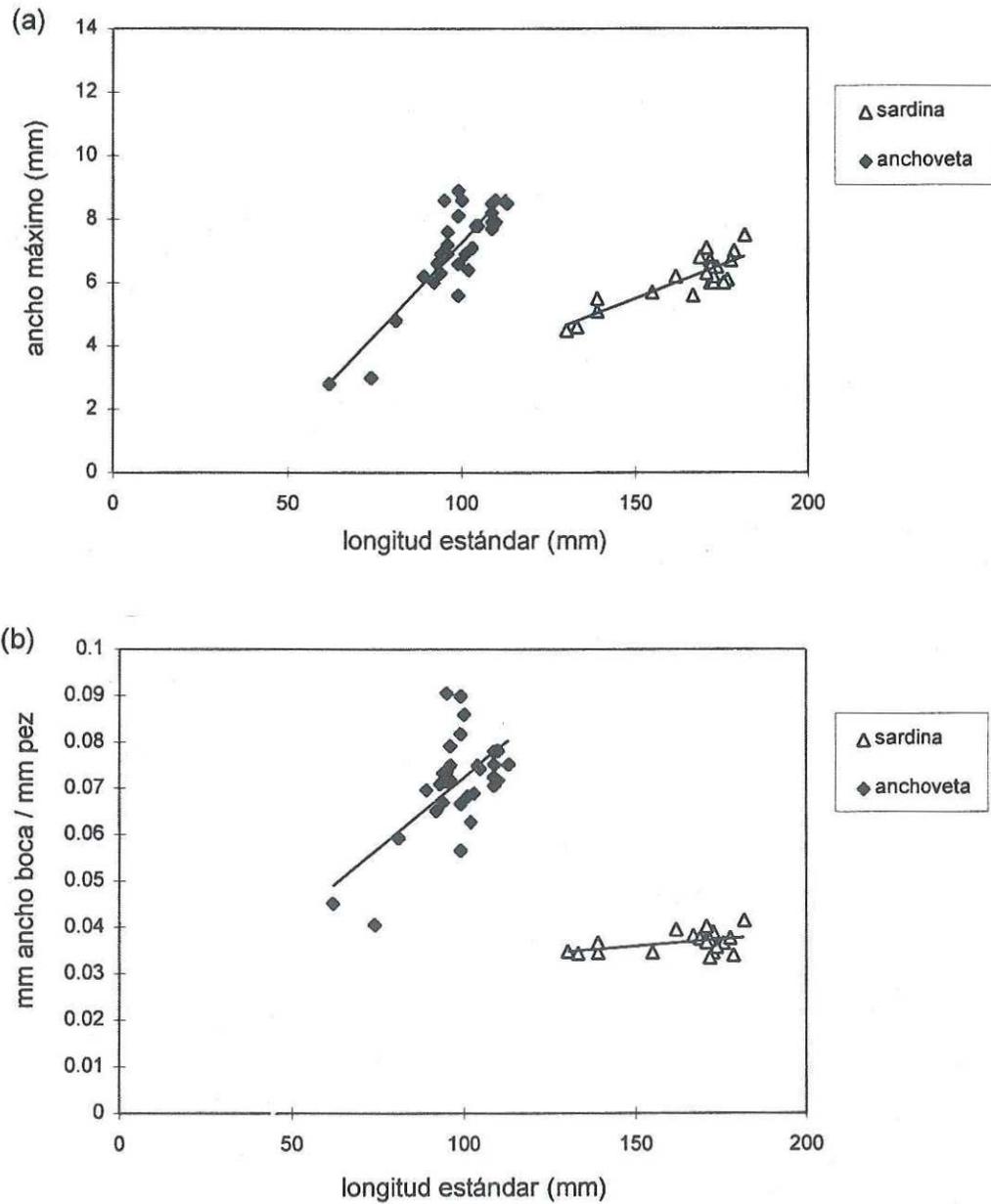


Figura 30. Relación del ancho (a) absoluto y (b) relativo de la boca y la longitud estándar de sardina y anchoveta.

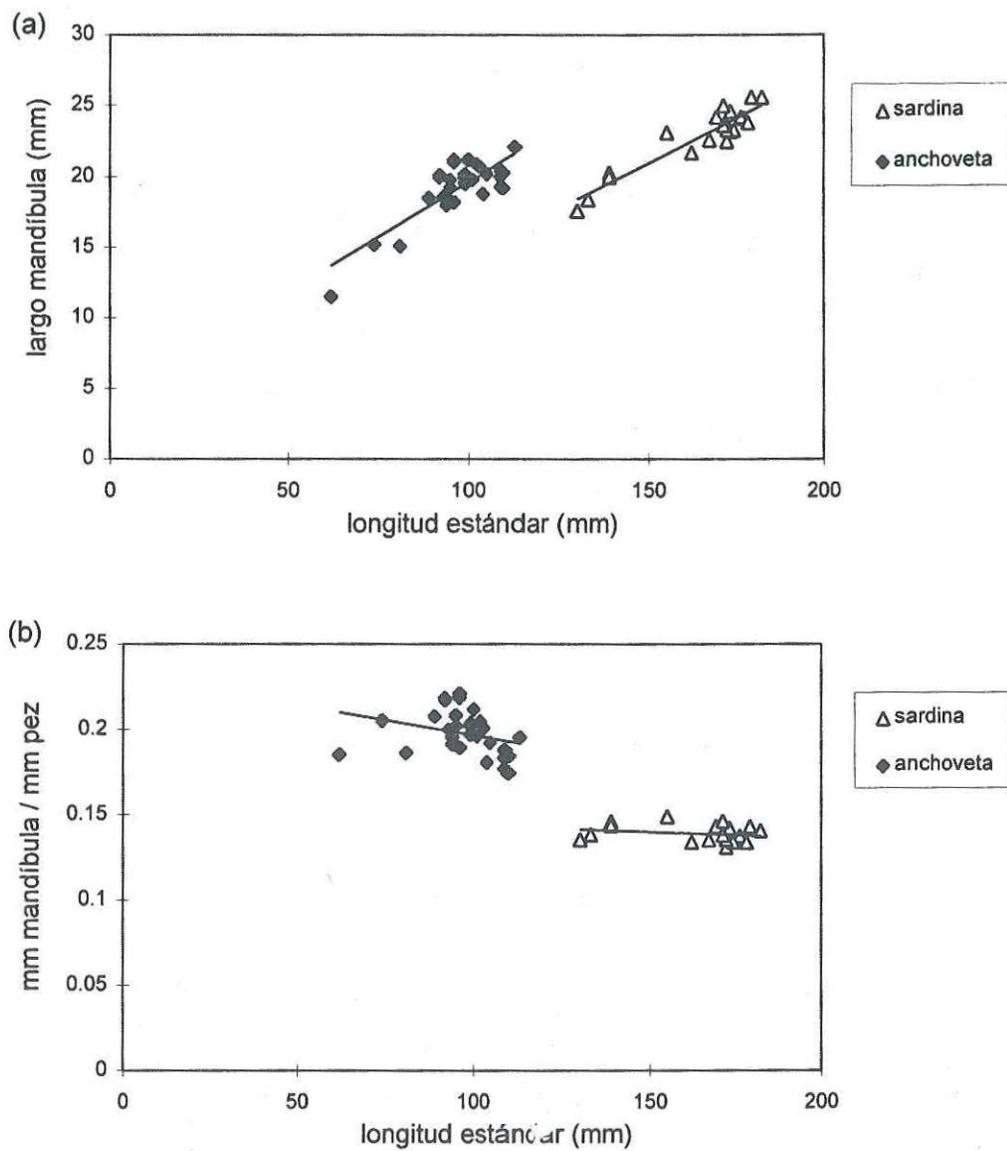


Figura 31. Relación de la longitud (a) absoluta y (b) relativa de la mandíbula y la longitud estándar de sardina y anchoveta.

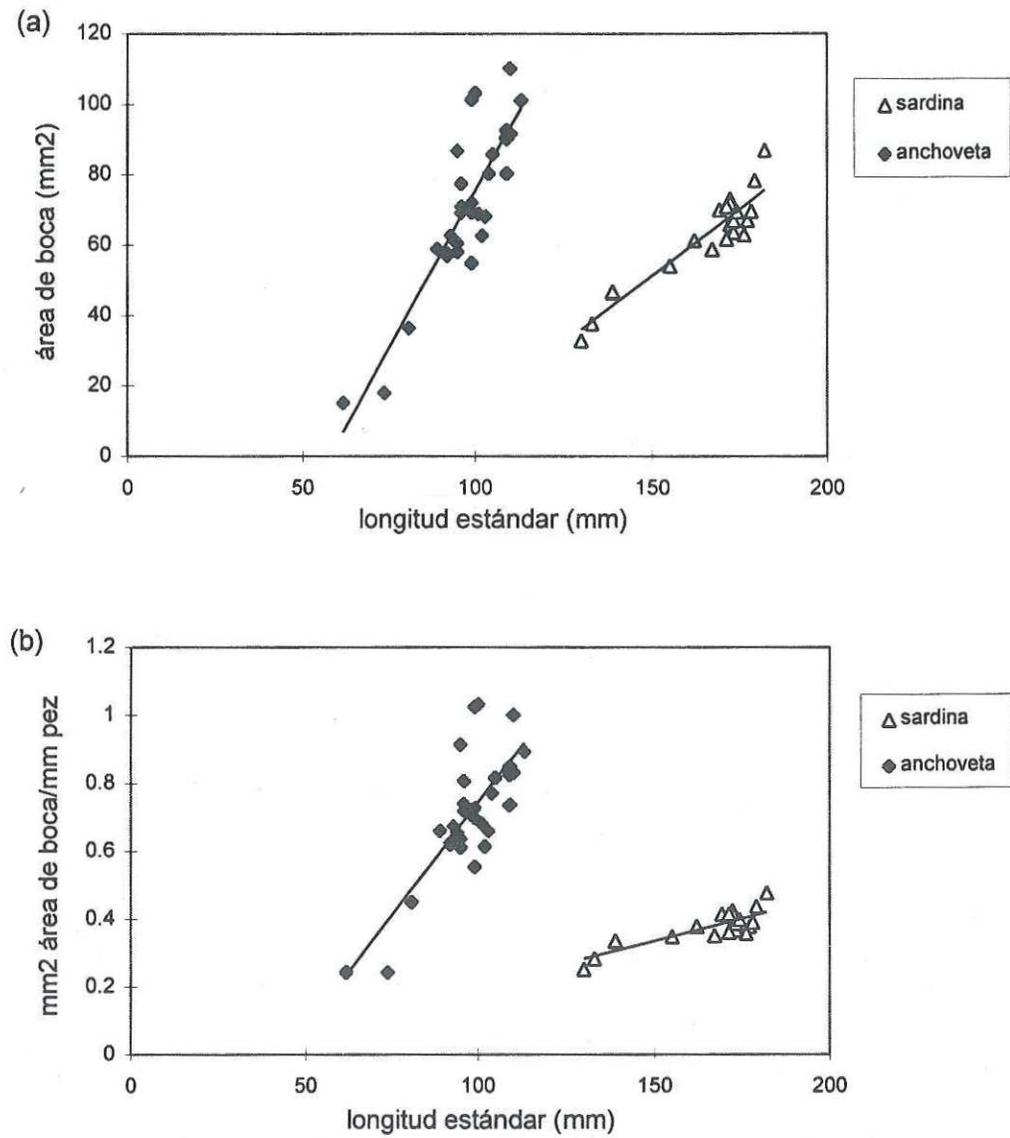


Figura 32. Relación del área (a) absoluta y (b) relativa de la boca y la longitud estándar de sardina y anchoveta.

## V. DISCUSIÓN

A partir de los resultados presentados se puede considerar que a pesar de una aparente similitud en su morfología de alimentación, la sardina y la anchoveta poseen diferencias importantes, al menos en algunas de las variables analizadas. A continuación se compararán estos resultados con los obtenidos por otros autores, discutiéndose cuando se considere apropiado la metodología utilizada.

Como se mencionó anteriormente la longitud del arco branquial resultó levemente mayor en la anchoveta que en la sardina, aunque esta diferencia es relativamente pequeña. Si se comparan los resultados obtenidos por López Martínez (1991) en su estudio sobre la sardina monterrey y los de Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello (1993) para la anchoveta norteña, la diferencia entre los arcos de ambos peces es similar a la observada aquí. King y Macleod (1976) en su estudio de la sardina y la anchoveta sudafricanas encontraron también diferencias extremadamente pequeñas, aunque con cierta predominancia de la sardina. Los resultados mencionados sugieren que los arcos branquiales crecen a ritmos similares a medida que se desarrolla el pez.

Cabe destacar que tanto para la longitud del arco como para el número y la longitud de branquiespinas, la anchoveta mostró un crecimiento rápido hasta los 50-60 mm de longitud estándar, que no ha sido señalado en ningún antecedente. King y Macleod (1976) en uno de los estudios de este tipo más completos no

calcularon las variables relativas, lo cual es quizás la causa de que no hayan reportado esta importante característica de la anchoveta.

El número de branquiespinas es una de las variables que determinan diferencias claras entre la sardina y la anchoveta. Después de un rápido crecimiento hasta los 60 mm de longitud estándar, la anchoveta presenta un número de branquiespinas constante (aproximadamente 70 branquiespinas en total, y alrededor de 40 en el arco inferior), mientras que el de la sardina sigue aumentando. Estos resultados concuerdan con los que obtuvieron Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello (1993) en el caso de la anchoveta norteña. Estos autores encontraron que la anchoveta posee un número prácticamente constante de branquiespinas, siendo éste en promedio de 41 en el arco branquial inferior. La constancia en esta variable coincide con el presente trabajo, dado que los autores mencionados extrajeron sus datos de un intervalo de tallas más reducido: aproximadamente 60 a 120 mm de longitud estándar. En este trabajo, para esas mismas tallas, el número de branquiespinas tampoco varió.

En el caso de la sardina Monterrey, los resultados del presente trabajo fueron semejantes a los de López Martínez (1991), tanto en los valores como en sus variaciones. En lo que se refiere al estudio de la sardina y la anchoveta sudafricanas, a pesar de tratarse de otras especies, King y Macleod (1976) encontraron números de branquiespinas relativamente cercanos a los que resultaron de este trabajo, en todas las tallas analizadas.

Al parecer no caben dudas de que el patrón hallado en la variación del número de branquiespinas a lo largo del desarrollo del pez, para ambas especies, es representativo del número de branquiespinas real.

La longitud promedio de las branquiespinas constituye otra de las variables que marcan una diferencia entre las estructuras de filtración de la sardina y la anchoveta. En lo que se refiere a la sardina los antecedentes (King y Macleod, 1976; López Martínez, 1991) presentan datos muy semejantes a los obtenidos en este trabajo. En cuanto a la anchoveta el único estudio que considera la longitud de las branquiespinas (King y Macleod, 1976) sugiere valores menores que los presentes y por lo tanto una menor diferencia entre la sardina y la anchoveta. No obstante dado que el trabajo mencionado fue realizado con otras especies, deben tenerse algunas reservas al hacer comparaciones.

Se observaron grandes discrepancias al comparar los resultados de espacios interbranquiespinales con los de estudios anteriores. En el presente trabajo, si se intenta ajustar una línea a los datos hallados, una sardina de 100 mm de longitud estándar tiene un espacio entre branquiespinas de aproximadamente 125  $\mu\text{m}$  y una anchoveta de la misma talla uno de 200  $\mu\text{m}$ . Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello (1993) encontraron para una anchoveta norteña de esa talla un espacio de 504  $\mu\text{m}$ , mientras que López Martínez (1991) obtuvo en la sardina monterrey uno de 170  $\mu\text{m}$ . Por otro lado King y Macleod (1976) para sardinas y anchovetas sudafricanas de la misma talla, calcularon

espacios de 240µm y 360µm respectivamente. Una de las razones que explican estas diferencias es que la mayoría de estos autores calculó estas variables en vez de medirlas. Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello (1993) estimaron las distancias entre branquiespinas dividiendo la longitud del arco branquial entre el número de branquiespinas. Este método sobreestima en forma extrema la variable calculada, dado que ignora el hecho de que las branquiespinas tienen cierto ancho. King y Macleod (1976) calcularon los espacios interbranquiespinales mediante la fórmula:

$$(1) G = T - (R \times W) / (R - 1)$$

donde T es la longitud total del arco branquial, R el número total de branquiespinas y W el ancho promedio de las branquiespinas. Al parecer estos autores también sobreestimaron esta variable. Hammann (1985) consideró adecuado reemplazar el término (R-1) por (R+1), suponiendo que existe un espacio entre branquiespinas antes y después de la primera y última branquiespina respectivamente. También sugirió que los autores no deberían haber considerado la longitud total del arco, dado que existen branquiespinas que aún no son funcionales para filtrar. Como éstas no se cuentan, se obtienen valores que sobreestiman el espacio interbranquiespinal.

En el presente trabajo, al igual que en el de López Martínez (1991) y Hammann (1985), se intentó medir esta variable y en ambos casos se obtuvo una variabilidad relativamente alta en comparación con los demás datos analizados.

Igualmente se observa que los puntos aparecen más dispersos a mayor longitud estándar del pez. Dado que cada punto representa el promedio del total de los espacios entre branquiespinas del arco, parece razonable pensar que a medida que aumenta la longitud del pez y a su vez la del arco, son más los datos sumados y por lo tanto es más variable el resultado obtenido. Además al incrementarse la longitud del pez, los espacios entre branquiespinas son más grandes y por lo tanto los errores de medición son mayores así como la probabilidad de que se muevan las branquiespinas y se falseen los resultados.

Para estimar las distancias entre branquiespinas midiéndolas directamente, parece necesario hallar una metodología que impida el movimiento de las branquiespinas. Por otra parte sería apropiado definir criterios muy precisos para la medición y disponer de medios tecnológicos que permitan mayor exactitud en mediciones del orden de los micrómetros. Algunos autores prefieren calcular esta variable, lo cual tiene la ventaja de no producir variabilidad en los resultados; pero por otro lado una fórmula solamente se aproxima a la realidad y se debe ser consciente de los posibles errores implícitos. Por otra parte si se descarta la posibilidad de errores de metodología, dado que se observan dos tendencias, podría plantearse la hipótesis de algún dimorfismo, ya sea sexual o debido a orígenes genéticos distintos.

El área de filtración resultó ser otra variable más que confirma que existen diferencias en el aparato filtrador entre sardina y anchoveta. En el intervalo de

tallas comunes a ambas especies la anchoveta presenta un área mayor que la sardina: por ejemplo en peces con longitud estándar de 100 mm, el área es de aproximadamente  $100 \text{ mm}^2$  en la anchoveta y  $70 \text{ mm}^2$  en la sardina. Dado que no existen antecedentes de una medición de este tipo no se pudieron realizar comparaciones con otros resultados.

Una de las dificultades encontradas en la medición fue mantener el arco branquial en un solo plano, así como disponer las branquiespinas en forma paralela. El incremento en la variabilidad de los datos, a medida que aumenta la longitud estándar del pez, puede deberse a la necesidad de medir un mismo arco branquial utilizando varias imágenes, por no poder visualizar el arco entero en una sola imagen. Para los arcos de tallas medianas se sumaron generalmente los resultados de dos imágenes, mientras que para los más grandes se tuvieron que utilizar hasta tres imágenes. Este problema se podría remediar usando un objetivo de menor aumento en el microscopio, lo cual no fue posible en este estudio.

Existen tantas diferencias entre los dentículos de sardina y anchoveta, que al visualizar el detalle de una branquiespina al microscopio se reconoce rápidamente de cual de las dos especies se trata. Los datos obtenidos permitieron fundamentar estas diferencias observadas. Si bien no se encontraron antecedentes de estudios que incluyan todas las mediciones realizadas en este trabajo, la descripción general que presentan algunos autores de los dentículos de sardina (Hiyama y Yasuda, 1957; Yasuda, 1960a; López Martínez, 1991) y de

anchoveta (Hiyama y Yasuda, 1957; De Ciechowski, 1967) concuerdan con los resultados obtenidos aquí.

En lo que se refiere a la boca el único antecedente hallado fue el estudio de López Martínez (1991). No obstante los valores reportados por esta autora son mucho mayores que los que se encontraron aquí, tanto en la altura como en el ancho de la boca. López Martínez (1991) menciona que midió el valor máximo de cada una de estas variables. Este máximo en realidad puede ser muy subjetivo según qué valor del ángulo entre los maxilares superior e inferior se considere como la apertura máxima de la boca.

Para la interpretación de los resultados obtenidos fue muy útil el análisis de las variables relativas. En el caso de la sardina la longitud del arco branquial y la de las branquiespinas presentan una tasa de incremento muy similar a la de la longitud del pez. En cambio el número de branquiespinas aumenta en forma más lenta (la densidad disminuye), por lo que se debería esperar un incremento relativo en el espacio entre branquiespinas a lo largo del desarrollo del pez. No obstante la proporcionalidad entre este espacio y la longitud del pez parece ser constante. Esto puede deberse al crecimiento en el ancho de las branquiespinas, el cual no se ha estimado en este trabajo. Por otra parte el aumento relativo en el área de filtración, que debería ser consecuencia de un incremento relativo en la

longitud del arco y/o de las branquiespinas, no concuerda con el modo en que evolucionan estas dos variables.

En cuanto a la anchoveta importa destacar el crecimiento acelerado observado hasta los 50 ó 60 mm de longitud estándar, en la longitud del arco, el número y la longitud de las branquiespinas y el área de filtración. La distancia entre branquiespinas se incrementa más lentamente, más aún que la talla del pez, por lo que se puede considerar como un aumento insignificante comparado con los de las otras variables. En consecuencia estos resultados parecen ser coherentes unos con otros. En lo que respecta a las tallas mayores (de 60 mm de longitud estándar en adelante) el arco branquial y la longitud de las branquiespinas muestran un crecimiento semejante al de la longitud del pez. Por otro lado el número de branquiespinas se vuelve constante (la densidad disminuye en forma abrupta), por lo que debería observarse un importante incremento relativo en el espacio interbranquiespinal a medida que se desarrolla el pez. Si bien este aumento ocurre, es proporcional al incremento en longitud del pez. Tal vez en este caso también la explicación sea el ancho de las branquiespinas, cuyo incremento a medida que crece el pez impide que el espacio interbranquiespinal aumente tanto como era de esperar. Al igual que en la sardina el área de filtración de la anchoveta presenta un incremento relativo considerable que no es coherente con el tipo de crecimiento del arco ni de las branquiespinas.

A los efectos de cumplir con los objetivos de este trabajo, se intentará comparar las características de los aparatos filtradores de sardina y anchoveta. Como lo mostraron los resultados, cada una de las variables presenta un determinado patrón de variación en cada especie a medida que crecen los peces. A pesar de la carencia de datos en las pequeñas tallas de sardina (menores de 60 mm), se sabe que las larvas no nacen con branquiespinas, por lo tanto se podría suponer que cerca de los 25 mm de longitud estándar (talla mínima en que comienza la metamorfosis) las variables características del aparato filtrador van a dejar de ser iguales a cero. En esta forma se dispondría de un dato en las pequeñas tallas que permitiría inferir cómo varían las diferentes variables antes de los 60 mm de longitud estándar. Asimismo se podría considerar que en esas tallas la sardina experimenta un crecimiento relativamente acelerado. Por lo tanto se puede adelantar que en general hasta los 50-60 mm de longitud estándar, la sardina y la anchoveta muestran características relativamente similares y luego divergen en mayor o menor grado. Desde un punto de vista evolutivo esto permite suponer que los espectros alimenticios de la sardina y la anchoveta de tallas de entre 30 y 60 mm son relativamente cercanos. Cabe mencionar que estas tallas corresponden a edades similares.

En lo que se refiere a las tallas mayores de 60 mm, se realizó un cuadro comparativo (Tabla I) de las principales características estimadas de la morfología funcional de alimentación de la sardina y la anchoveta. Esta vista general de los

Tabla I. Cuadro comparativo de las diferentes características de la morfología funcional de alimentación estimadas para sardina y anchoveta para ejemplares de la misma talla.

	SARDINA	ANCHOVETA
Longitud del arco	ligeramente menor	ligeramente
Longitud relativa	menor	mayor
Núm.	mayor	menor
Núm. relativo	mayor	menor
Longitud	menor	mayor
Long. relativa	menor	mayor
Espacio interbranq.	menor	mayor
Espacio interbranq.	menor	mayor
Area de filtración	menor	mayor
Area de filtración	menor	mayor
Traslapo entre	SI	NO
Número dentículos	menor	mayor
Longitud	menor	mayor
Espacio entre	mayor	menor
Orientación	~ 45° con eje	variable
Posición boca	terminal	subterminal
Movimiento boca	reducido por boca	amplio
Dientes	NO	SI
Altura boca	menor	mayor
Ancho boca	menor	mayor
Longitud	menor	mayor
Area boca	menor	mayor

resultados muestra que la longitud del arco branquial, de las branquiespinas, el espacio entre branquiespinas y el área de filtración son mayores en la anchoveta. En cambio el número de branquiespinas es mayor en la sardina y sigue aumentando con el desarrollo del pez.

Numerosos autores consideran que los peces con branquiespinas más largas y numerosas tienden a ser planctívoros filtradores (Hyatt, 1979; Blaxter y Hunter, 1982; Gerking, 1994) mientras que los que presentan branquiespinas poco desarrolladas tendrían hábitos alimenticios más activos (Yasuda, 1960), alimentándose por lo tanto de partículas más grandes (Hyatt, 1979). De la misma manera, dentro de los filtradores se podría suponer que los que presenten branquiespinas más numerosas y/o de mayor tamaño estarán mejor adaptados para filtrar partículas relativamente más pequeñas, y los que no estén tan especializados solamente podrán retener alimento de tallas mayores. En lo que se refiere al número de branquiespinas, los resultados estarían indicando que en una escala que estimara la capacidad de retener partículas más pequeñas, la sardina precedería a la anchoveta. En cambio en lo que se refiere a la longitud de las branquiespinas, en esa misma escala, la anchoveta se encontraría tal vez antes que la sardina. Aquí se puede plantear una interrogante: ¿para que un pez se alimente por filtración (de partículas relativamente pequeñas) de manera eficiente importa más que tenga numerosas branquiespinas o branquiespinas relativamente largas? A continuación se intentará analizar los componentes de esta pregunta a

los efectos de proponer alguna respuesta. Considerando que la diferencia en la longitud de los arcos branquiales de sardina y anchoveta es relativamente pequeña, se descartará esta variable para simplificar el análisis. Suponiendo entonces un arco fijo, se puede sugerir que la mayor longitud de las branquiespinas tiene como consecuencia una mayor área de filtración, mientras que un mayor número de branquiespinas produce espacios interbranquiespinales más pequeños.

El área de filtración podría ser una variable que determina el volumen de agua filtrado por unidad de tiempo. De ser así se debería esperar que un pez tendría mayores facultades como filtrador, disponiendo de una mayor área de filtración. En el presente trabajo se observó que aproximadamente de los 60 mm a los 120 mm de longitud estándar, la anchoveta posee mayor área y mayor longitud de branquiespinas que la sardina. Si bien una mayor área podría favorecer la filtración de partículas, no implica que éstas partículas sean de tamaños pequeños. Por lo tanto un aparato filtrador con mayor área (y mayor longitud de branquiespinas) permitirá que el pez filtre mayor volumen de agua en determinado tiempo. Esto permite sugerir que posiblemente la anchoveta esté mejor adaptada para alimentarse de presas que se encuentren en baja densidad, como suelen estar las de mayores tamaños (Sheldon *et al.*, 1972).

En cuanto a los espacios entre branquiespinas se ha observado que cuanto menores son (y mayor el número de branquiespinas) mayores aptitudes tiene el

pez como filtrador y específicamente como filtrador de partículas relativamente pequeñas (Yasuda, 1960a; Magnuson y Heitz, 1971; Hyatt, 1979; Robinson y Arenas, 1995). Algunos autores han encontrado una relación clara entre el tamaño de las partículas alimenticias (de contenidos estomacales) y las distancias entre branquiespinas (Magnuson y Heitz, 1971). Esta relación parece lógica si se considera que el aparato filtrador funciona como un simple tamiz mecánico, no obstante se han generado algunas controversias al respecto. Se ha observado que los espacios interbranquiales no son fijos, debido al movimiento de la boca, de los arcos branquiales y/o de las branquiespinas. En primer lugar las branquiespinas pueden ser movidas por la presión del agua que ingresa a los arcos branquiales. Este movimiento podría alejarlas de su posición paralela que se supuso para realizar este trabajo. Por otra parte el grado de apertura de la boca produce movimientos de los arcos branquiales y de las branquiespinas (Wright *et al*, 1983). En efecto, según Kirchoff (1958) en el caso del arenque, que probablemente sea muy similar al de la sardina y la anchoveta, cuando la boca se abre para filtrar alimento las branquiespinas son extendidas automáticamente por la acción de una membrana elástica en la base de las mismas. Además, en ese momento las branquiespinas rotan por un lado sobre su propio eje longitudinal dejando entre ellas un espacio vacío, y por otro lado sobre el eje longitudinal del arco branquial de manera que sus extremos distales quedan dirigidos hacia los costados. En consecuencia parece razonable pensar que la selectividad del filtro

formado por las branquiespinas depende en gran medida del grado de apertura de la boca (Gibson, 1988).

Rosen y Hales (1981) sugirieron que *Polyodon spathula* es capaz de variar el tamaño del poro según las tallas de las presas disponibles. En el arenque (*Clupea harengus*, L.), Gibson (1988) juzgó en base a fotografías que la boca se abre siempre con la misma amplitud durante la filtración, por lo que algún cambio en el tamaño de malla del filtro ocurriría solamente al abrirse y cerrarse la boca. En el caso de la sardina y la anchoveta no se encontraron antecedentes que permitan extraer conclusiones.

Otra característica de las branquiespinas que pone en duda la validez de la relación entre espacios interbranquiespinales y tamaño del alimento, es la presencia de células mucosas. Estas células permiten captar partículas alimenticias por adherencia (Friedland, 1985; Gibson, 1988; Gerking, 1994), por lo que no tendría importancia que el alimento fuera de menor longitud que los espacios entre branquiespinas. No obstante faltaría determinar con mayor detalle el papel de estas células y su significado en la filtración. Finalmente la existencia de denticulos (procesos) a lo largo de las branquiespinas y entre ellas, aporta otra fuente de incertidumbre, dado que podrían estar reduciendo más aún la apertura de malla del aparato filtrador. Este punto se profundizará posteriormente. Por todas las razones mencionadas, debe tomarse con cautela la posible relación entre las distancias interbranquiespinales y los tamaños de las partículas

alimenticias. No obstante este trabajo no pretende determinar las tallas del alimento de sardina y anchoveta, sino comparar sus estructuras de filtración para definir si potencialmente tienen espectros alimenticios diferentes. Si se considera que la función de las branquiespinas es retener el alimento, los espacios entre ellas deben estar relacionados de alguna manera con el tamaño de las partículas alimenticias.

En este estudio se ha observado que después de los 60 mm de longitud estándar (en tallas menores faltan datos de sardina) la anchoveta tiene mayores espacios interbranquiespinales que la sardina (lo cual concuerda con el menor número de branquiespinas en la primera) y esta diferencia va incrementándose a lo largo del crecimiento del pez. Esto nos permite sugerir que después de la talla mencionada la anchoveta probablemente se alimente de partículas de tamaños relativamente mayores que la sardina. Sin embargo debe quedar claro que independientemente de que puedan ser capaces de alimentarse de partículas de tallas similares, desde un punto de vista evolutivo, por las diferencias en su morfología, parecen existir diferencias en la dieta de la sardina monterrey y la anchoveta norteña.

Podría darse más realismo a estas conclusiones tomando en cuenta que los números de Reynolds para anchos de branquiespinas de peces de la misma tallas (100mm) son de 23 para la sardina y 30 para la anchoveta (Apéndice 1). Al ser los números de Reynolds menores que 2500, se puede considerar que la

viscosidad del agua juega un papel importante en la hidrodinámica de los espacios interbranquiales (Mann y Lazier, 1991). El grosor de la capa frontera calculado fue de 18  $\mu\text{m}$  para la sardina y 21  $\mu\text{m}$  para la anchoveta. Considerando que los espacios interbranquiales fueron de 125  $\mu\text{m}$  para la sardina y 200  $\mu\text{m}$  para la anchoveta, la capa frontera reduciría estas distancias a 89  $\mu\text{m}$  y 158  $\mu\text{m}$ , respectivamente. Esto significa que los espacios interbranquiales pueden tener dimensiones mayores que las partículas susceptibles de ser interceptadas, ya que la capa frontera produce una reducción de estos espacios.

El papel de los dentículos en la filtración constituye otro tema polémico. Se ha considerado que su función es alterar la velocidad del agua alrededor de las branquias o brindar más superficies para impacto de las partículas alimenticias (Gerking, 1994), mas no se ha determinado con certeza su importancia al momento de la filtración. En el caso del arenque Gibson (1988) reportó que si bien los dentículos representan solamente alrededor del 2% del área de filtración total, éstos podrían reducir significativamente las tallas de las partículas susceptibles de ser filtradas. Según este mismo autor, dependiendo de la disposición y la orientación de los dentículos de dos branquias adyacentes (es decir según que estén enfrentados o alternados), los tamaños de las partículas retenidas serán diferentes. En la sardina los dentículos presentan una disposición ordenada, tallas y espaciamentos regulares, pero resulta muy difícil

determinar si los dentículos de dos branquiespinas adyacentes se encuentran alternados u opuestos, debido a que se desconoce su posición y orientación exactas durante la filtración. En la anchoveta ni siquiera tendría sentido intentar averiguarlo, dada la irregularidad de los dentículos tanto en su disposición como en sus tallas y espaciamentos. Aunque no sea posible inferir los tamaños del alimento a partir de las características de los dentículos, resultan evidentes las diferencias existentes entre sardina y anchoveta. La malla creada por las branquiespinas y los dentículos de sardina recuerda la estructura de una red muy delgada. En cambio en la anchoveta parece difícil encontrar similitudes entre una red y la desordenada y tal vez primitiva estructura observada, aunque su papel debe ser semejante. Probablemente el mayor número de dentículos, su mayor longitud y menor espaciamiento promedios, sean mecanismos que compensan la falta de una disposición regular. Asimismo el considerable aumento en la longitud promedio de los dentículos de la anchoveta a lo largo del desarrollo del pez podría tener como función ocupar el creciente espacio entre branquiespinas. No obstante, a pesar de estos mecanismos compensatorios los dentículos de anchoveta, por sus características, no parecen estar tan adaptados para captar partículas pequeñas como los de sardina. Podría incluso pensarse que estos dentículos desordenados y relativamente largos facilitarían la manipulación de presas con cierta movilidad como lo son los organismos zooplanctónicos.

Los traslapos entre los diferentes arcos branquiales (del primero al cuarto) son otra característica que podría provocar una disminución de la luz de malla de la red creada por el aparato filtrador. Dado que solamente se observaron en la sardina, éstos serían un argumento más para considerar que la sardina se alimenta de partículas relativamente más pequeñas que la anchoveta. No obstante debe tenerse en cuenta que este traslapo fue observado en peces muertos. En un pez vivo y durante la filtración, debido al movimiento de los arcos branquiales, este traslapo podría variar o no existir. Como ya se ha mencionado anteriormente, para poder sacar conclusiones con mayor certeza es necesario determinar la posición o las posiciones de los arcos branquiales y de las branquiespinas en el momento de la filtración.

En lo que respecta a las diferencias entre los arcos superior e inferior se observó que en el caso de la sardina éstas existieron en todas las variables medidas, excepto en los espacios interbranquiespinales. En realidad este resultado parecía previsible dado que esta variable es característica de la totalidad del arco branquial, por lo que no tiene por qué variar entre el arco inferior y el superior. La anchoveta mostró diferencias muy pequeñas o inexistentes entre los arcos en todos los casos excepto para el área de filtración. Este resultado puede ser consecuencia de la estructura algo encorvada del arco branquial de la anchoveta, específicamente del arco superior, que no permite disponer el arco en

un solo plano, por lo que probablemente se haya subestimado el área de filtración del mismo.

Las características de la boca de cada pez podrían aportar una explicación al hecho de que en la sardina se observaron diferencias entre los arcos y en la anchoveta prácticamente no existieron. En efecto, se observó que en la anchoveta tanto el arco inferior como el superior ocupan una posición con respecto a la boca que hace que las branquiespinas se extiendan dentro de la boca hasta prácticamente los bordes de la misma. Esto sumado a la amplitud de movimiento de la boca de la anchoveta, nos permite deducir que los arcos superior e inferior, al igual que la mandíbula y el maxilar, cumplen un papel muy similar, de ahí sus longitudes semejantes. En cambio, en la sardina se encontró que el arco inferior extiende sus branquiespinas hasta aproximadamente la mitad de la boca, y las branquiespinas del superior ni siquiera se encuentran dentro de la boca, dada la posición bastante posterior del mismo. Esto indica que probablemente debido a la forma de la cabeza de sardina y a la reducida amplitud de movimiento de la boca, los arcos tienen papeles desiguales, por lo que resulta coherente la diferencia en su tamaño.

En lo que respecta a la alimentación por filtración, las dimensiones de la boca pueden aportar información en relación al volumen de agua filtrado y a la estrategia de filtroalimentación empleada. Por otra parte debe recordarse que la anchoveta, y en menor grado la sardina, se alimentan también por selección de

partículas individuales. En este caso las dimensiones de la boca pueden ser un factor determinante en cuanto al tamaño máximo del alimento.

Todas las variables medidas (altura, ancho y longitud de la mandíbula) resultaron ser mayores en la anchoveta que en la sardina. En lo que se refiere a la alimentación particulada, esto podría significar que la anchoveta es capaz de captar organismos de tallas mayores que la sardina. En cuanto a la filtroalimentación esto permite adelantar que probablemente la anchoveta filtre un mayor volumen de agua por unidad de tiempo que la sardina. Asimismo la mayor área de filtración observada en los arcos branquiales de anchoveta podría ser un mecanismo para filtrar el considerable volumen de agua que ingresa. Por otra parte la presencia de dientes en la boca puede indicar que la anchoveta atrapa presas con cierta movilidad. Es decir que la anchoveta está mejor adaptada que la sardina para atrapar organismos zooplanctónicos.

En el caso de la boca de la sardina, por las menores dimensiones en relación a la de la anchoveta, sus placas cartilagosas laterales, su forma con tendencia tubular y su carencia de dientes, parece ser más eficiente para filtrar un menor volumen de agua, así como presas más pequeñas y probablemente en mayor densidad.

Para intentar profundizar más este análisis se consideró esquemáticamente la boca de ambos peces como un cono (Fig. 33). Se estimó el volumen de este

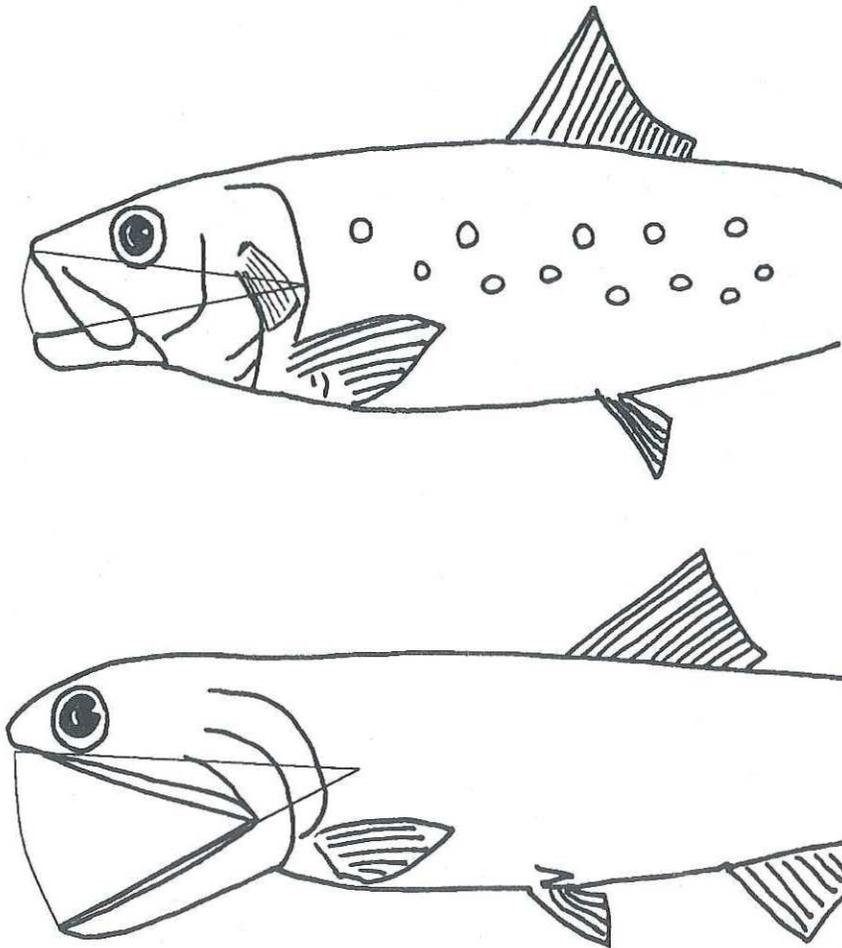


Figura 33. Vista parcial de sardina y anchoveta mostrando cómo las bocas pueden representarse esquemáticamente como conos.

cono para comparar la cantidad de agua por unidad de tiempo que puede filtrar cada pez, suponiendo la misma velocidad de natación (Apéndice 2). Para peces de 130 mm de longitud estándar se calculó que la sardina tendría aproximadamente un volumen de boca de 0.337 ml y la anchoveta uno de 2.075 ml.

La anchoveta dispone de una boca cuyas dimensiones le permiten filtrar un gran volumen de agua por unidad de tiempo, no obstante al encontrarse ésta abierta su forma no es hidrodinámica, por lo que debe implicar un gasto energético considerable. Por lo tanto es posible imaginar que la estrategia para la cual la anchoveta estaría mejor adaptada es morder el alimento respondiendo aun estímulo visual, tanto en el caso de un organismo del macrozooplancton, como de un parche de plancton más pequeño. La presencia de la red formada por las branquiespinas le permite a la vez filtrar del agua que ingresa en cada mordida, organismos relativamente pequeños (pero probablemente mayores que los que filtra la sardina), que de otra manera se le escaparían.

En cambio en el caso de la sardina el volumen de agua filtrado por unidad de tiempo es menor, pero a su vez las características de la boca pueden permitir que ésta se mantenga abierta durante más tiempo sin causar tanta resistencia como en la anchoveta. Por su estrategia de alimentación, así como por la morfología de la boca y de los arcos branquiales, la sardina parece estar adaptada para filtrar organismos pequeños con alta densidad. Tal vez pueda

captar algunos organismos de zooplancton más grandes (hasta cierto punto, debido a las dimensiones reducidas de la boca), pero utilizando la succión y no mordiendo como lo haría la anchoveta. La morfología de la boca y la carencia de dientes indican que la succión sería el único medio por el cual la sardina podría captar un organismo con movilidad.

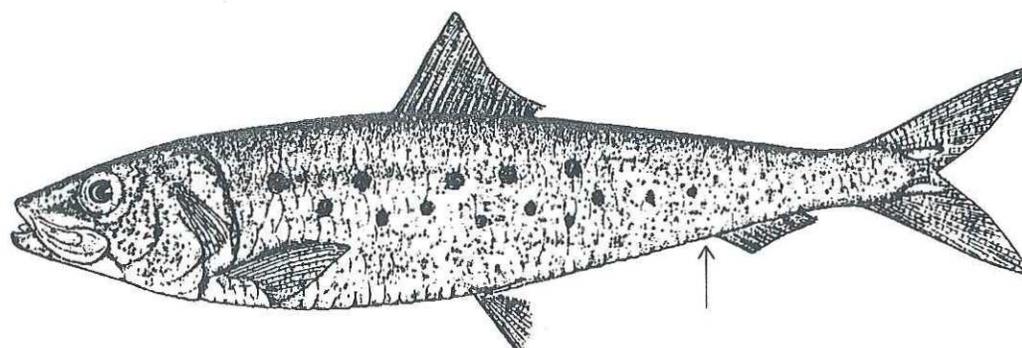
Estas consideraciones acerca de la estrategia de alimentación de cada pez concuerdan con otras características morfológicas y fisiológicas observadas por diferentes autores. Por ejemplo, el órgano epibranchial, cuya función es formar el bolo alimenticio, es de mayor tamaño y grado de desarrollo en peces con hábitos micrófagos (Nelson, 1967a). Efectivamente en la sardina este órgano es más grande que en la anchoveta (Blaxter y Hunter, 1982; Van der Lingen, 1994).

Por otra parte, O'Connell (1963) encontró que la anchoveta tiene menor acuidad visual, menor discernimiento en condiciones de luz intensa, y mejor visión en ambientes turbios o de poca luz, que la sardina. Se puede interpretar que la anchoveta muere sin definir con claridad su objetivo, simplemente ve la sombra producida por un parche de plancton o por un organismo y muere. En cambio la sardina, por las menores dimensiones de su boca, y particularmente cuando se alimenta por succión, necesita ver con mayor discernimiento a su presa.

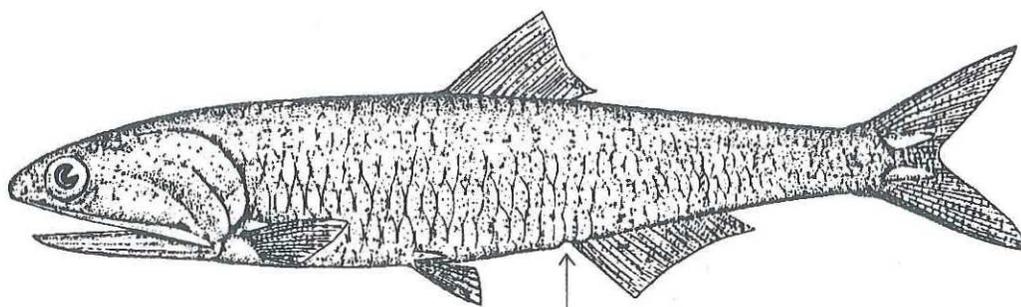
Otra característica que confirma las observaciones realizadas en este trabajo es la longitud del tubo digestivo, que puede inferirse a partir de la posición de la cloaca (Fig. 34). Esta característica es utilizada a menudo para diferenciar

larvas de sardina y anchoveta (Matarese *et al.*, 1989). En ambos peces la cloaca se encuentra antes de la aleta anal, pero esta aleta tiene una posición diferente en cada pez. En la anchoveta las aletas dorsal y anal están separadas por 0-2 miómeros. En cambio en la sardina se encuentran separadas por 6-8 miómeros (Matarese *et al.*, 1989). Esto podría implicar que el tubo digestivo de la sardina es más largo que el de la anchoveta, por lo que se podría suponer que la primera tiende a ser más herbívora y la última más carnívora.

Otra forma más de analizar la relación entre la morfología funcional de la boca y la de los arcos branquiales es comparar la morfología de alimentación de estos peces a una red de plancton. En general para una misma boca de red, una luz de malla menor requiere una red más larga para conservar la filtración. Se observó que en peces con un área de boca ( $\sim$  boca de red) de  $60 \text{ mm}^2$ , los espacios entre branquiespinas ( $\sim$  luz de malla) resultaron semejantes (debido a la variabilidad de los datos no se pudieron definir valores), pero la distancia entre el extremo exterior de la boca y el extremo interior del arco branquial, o el órgano epibranchial ( $\sim$  longitud de red) fue mayor en la sardina (41 mm) que en la anchoveta (25 mm). La mayor longitud de lo que correspondería a la red de la sardina concuerda con el hecho de que en general los espacios interbranquiales son menores que en la anchoveta. Los menores espacios pueden causar un flujo más lento del agua a través de los arcos branquiales, por



SARDINA



ANCHOVETA

Figura 34. Vista total de sardina y anchoveta con especificación (flecha) de la posición de la cloaca en cada una de las especies.

lo tanto es necesaria una mayor distancia entre los arcos y la boca, para disminuir la presión frente a la boca que sería causada por esa menor velocidad. En el caso de la anchoveta los espacios interbranquiespinales probablemente ejercen menor resistencia, por lo que no es necesaria tanta distancia entre la boca y los arcos branquiales.

Hasta aquí, para todas las consideraciones hechas en relación a los ejemplares mayores de 60 mm, solamente se tuvieron en cuenta las tallas de los mismos para simplificar el análisis. No obstante como se mencionó anteriormente, la sardina tiene una longitud media y una tasa de crecimiento mayores. Esto significa que una sardina y una anchoveta de tallas similares tienen edades diferentes, lo cual debe tomarse en cuenta para sacar conclusiones. Considerando que las longitudes estándar de una sardina y una anchoveta de 2 años son aproximadamente de 198 mm y 111 mm respectivamente (Mosher y Eckles, 1954; Gallardo-Cabello, 1985), se infirió en las gráficas obtenidas para las diferentes variables que caracterizan las estructuras de alimentación, qué diferencias existirían entre dos ejemplares de misma edad. Con respecto al aparato filtrador se encontró que el arco branquial y consecuentemente el área de filtración de sardina son mayores que los de anchoveta. Asimismo resultó que la longitud de las branquiespinas es ligeramente mayor en la sardina y el espacio interbranquiespinal similar en ambas especies (aunque este último resultado debe tomarse con reservas dada la dificultad de ajustar una línea a los datos). En

cuanto a la boca la longitud de la mandíbula resultó levemente mayor en la sardina. Para las demás variables absolutas (número de branquiespinas, características de los denticulos, altura, ancho y área de la boca) y para todas las variables relativas la relación entre sardina y anchoveta fue la misma que la descrita para comparar entre tallas similares. Sin duda, sería interesante realizar un estudio completo comparando la morfología de alimentación de sardina y anchoveta para todo el espectro de edades, no obstante esto va más allá de los objetivos de este trabajo.

Con base en las observaciones anteriores, se puede suponer que el mayor tamaño del arco branquial y del área de filtración en la sardina (comparada con una anchoveta de la misma edad) constituye un elemento que favorece la filtroalimentación, lo cual concuerda con las interpretaciones realizadas anteriormente. Con respecto al espacio entre branquiespinas resulta incierto sacar conclusiones. En cuanto a la longitud de la mandíbula, dado que no es una variable determinante en el grado de apertura de la boca, tampoco es relevante para inferir la alimentación de estos peces.

Estas observaciones realizadas para comparar dos ejemplares de la misma edad no parecen estar en desacuerdo con las comparaciones entre peces de la misma talla. No obstante existen algunas otras consideraciones respecto a la diferencia en las tallas medias de sardina y anchoveta, que deben tomarse en cuenta. Por su mayor longitud media y tal vez por su boca de forma más

hidrodinámica, la sardina nada más rápido que la anchoveta. Esto implica que es capaz de filtrar un volumen considerable de agua por unidad de tiempo, a pesar de las menores dimensiones de su boca. A su vez la anchoveta posee un cuerpo de menor longitud, por lo que requiere un menor aporte alimenticio. A pesar de no estar tan adaptada como la sardina para la búsqueda de alimento, parece poder compensarlo con una boca de mayores dimensiones y una talla media menor. Estas suposiciones pueden dar lugar a otros estudios. En lo que se refiere a este trabajo, estas ideas concuerdan con los resultados obtenidos.

Si se acepta la premisa de que una morfología de alimentación diferente implica una alimentación diferente, entonces se puede considerar que en tallas de entre 30 y 60 mm de longitud estándar la sardina y la anchoveta podrían tener dietas similares, y en tallas mayores de 60 mm estas dos especies podrían presentar dietas distintas. Dada la incertidumbre en cuanto a las tallas menores de 60 mm, se realizarán interpretaciones principalmente para las tallas mayores.

Desde las características de la boca hasta las diferentes variables medidas de los arcos branquiales, no cabe duda de que estas dos especies poseen características morfológicas diferentes. Aunque la morfología no permite definir con precisión el tipo y/o tamaño del alimento, es posible deducir algunos grandes rasgos de la dieta de cada pez. La forma y tamaño de la boca de sardina y la ausencia de dientes, así como el número de branquiespinas, los reducidos

espacios entre las mismas y la regularidad de sus dentículos, ponen en evidencia a un pez principalmente filtrador y capaz de retener partículas de tallas relativamente pequeñas y con escasa movilidad. En cambio en la anchoveta el amplio movimiento de la boca, la presencia de dientes, el menor número de branquiespinas, los espacios relativamente grandes entre las mismas y la irregularidad de sus dentículos, parecen ser característicos de un pez más adaptado para la retención y manejo de organismos móviles y capaz de filtrar organismos de tallas relativamente más grandes.

A partir de estas conclusiones puede establecerse que difícilmente podría ocurrir desplazamiento competitivo entre la sardina monterrey y la anchoveta norteña. Estas dos especies parecen consumir diferentes fracciones del plancton disponible. Sin embargo resulta apresurado descartar la posibilidad de un cierto traslapeo entre sus espectros alimenticios.

La hipótesis de las diferentes respuestas frente a los cambios climáticos parece ser la más apropiada de acuerdo con los resultados de este trabajo, para intentar explicar la variabilidad poblacional. Dependiendo del régimen climático, se puede suponer que van a predominar en la columna de agua determinados grupos taxonómicos del plancton. Si como se concluyó en este trabajo, la sardina y la anchoveta tienen diferentes capacidades de aprovechamiento del alimento disponible, según las condiciones climáticas prevalecientes, una de estas especies se va a ver favorecida.

Por ejemplo, se ha reportado una disminución considerable en la biomasa de macrozooplancton (80% entre 1951 y 1993) en la Corriente de California (Roemmich y McGowan, 1995). Según los autores esta disminución fue causada por el calentamiento de la capa superficial, produciéndose mayor estratificación, y por lo tanto un menor aporte de nutrientes desde el fondo. Esto lleva a una disminución en la productividad primaria y asimismo a una menor población de zooplancton.

Para explicar esta disminución del macrozooplancton, se podría suponer que por la escasa concentración de nutrientes, los organismos fitoplanctónicos de menor tamaño se ven favorecidos, por tener una mayor relación superficie:volumen, y por lo tanto ser más eficientes para captar nutrientes. Debido a lo anterior surgiría un eslabón de organismos del microzooplancton (que generalmente no se encuentran en las zonas de surgencias) capaces de alimentarse del fitoplancton de pequeñas tallas, que el macrozooplancton (copépodos y eufásidos) no es capaz de filtrar (Ryther, 1969). De esta manera el macrozooplancton que generalmente se alimenta de fitoplancton de gran tamaño estaría en desventaja. Se podría suponer que si la anchoveta tiene características morfológicas que no le permiten alimentarse en forma eficiente de organismos relativamente pequeños, entonces su población va a verse afectada por estas condiciones, y efectivamente la población de anchoveta se encuentra en este momento en niveles bajos. En cambio la sardina que tiene estructuras de filtración

mejor adaptadas para captar organismos pequeños, no tendría dificultades para alimentarse. Actualmente la población de sardina está en aumento.

Dado que las diferencias en la capacidad de aprovechamiento del alimento se dan principalmente entre organismos juveniles tardíos y adultos, se podría suponer que el control poblacional se está ejerciendo a través de la fecundidad. Al disponer de menor cantidad de alimento, o del tipo de alimento para cuyo aprovechamiento el pez no es eficiente, la población ve su condición fisiológica alterada. De esta manera la fecundidad disminuye considerablemente y en consecuencia la población comienza a decrecer.

En resumen, dado que la sardina y la anchoveta poseen características morfológicas de alimentación diferentes, se consideró que están adaptadas para consumir partículas alimenticias de diferentes tallas. Por lo tanto, dependiendo de las condiciones climáticas predominantes, y suponiendo que éstas determinen cambios en los grupos de tallas del plancton disponible, la población de sardina, o la de anchoveta según el caso, se verá favorecida sobre la otra. Esta podría ser una nueva hipótesis para intentar explicar la variabilidad poblacional observada en estas especies.

## VI. CONCLUSIONES

1. En cuanto a las características del aparato filtrador se observaron diferencias considerables entre la sardina monterrey y la anchoveta norteña, a partir de aproximadamente 60 mm de longitud estándar. Para peces del mismo tamaño, la longitud del arco branquial y de las branquiespinas, el espacio interbranquiespinal, y el área de filtración, fueron mayores en la anchoveta que en la sardina. El número de branquiespinas en cambio resultó mayor en la sardina. Los dentículos mostraron mayor número y longitud promedio en la anchoveta. Asimismo se observó una orientación variable de los mismos en la anchoveta, pero muy ordenada en la sardina.
2. En la sardina la boca tiene posición terminal y forma de tendencia tubular. La boca de la anchoveta es subterminal inferior y posee amplio movimiento. Para ejemplares del mismo tamaño, la altura y el ancho de la boca, así como la longitud de la mandíbula resultaron mayores en la anchoveta. Ésta posee además pequeños dientes en el borde de toda la boca, mientras que la sardina no tiene dientes.
3. En base a estas diferencias en la morfología funcional de alimentación, se concluyó que la anchoveta norteña es capaz de filtrar un mayor volumen de agua por unidad de tiempo que una sardina de la misma longitud, así como captar partículas alimenticias de mayor tamaño. La sardina monterrey en cambio está mejor adaptada para filtrar alimento de tallas relativamente

pequeñas. Por lo tanto se sugiere que la competencia no es un factor importante para explicar la variabilidad poblacional de estas dos especies en la Corriente de California.

4. La conclusión anterior contribuye a una posible hipótesis acerca de las variaciones poblacionales invertidas de la sardina y la anchoveta. Si efectivamente según que el régimen climático sea más frío o más cálido (en la Corriente de California), predominan grupos taxonómicos del plancton de mayores o menores tallas respectivamente, según el caso la anchoveta o la sardina va a estar mejor adaptada para captar el alimento. De esta manera la población de una de ellas va a verse favorecida sobre la otra.

## VII. RECOMENDACIONES

- Sería interesante medir las mismas variables del aparato filtrador y de la boca utilizadas en este trabajo pero en las tallas que no se pudieron cubrir aquí, tanto en sardina como en anchoveta. Esto permitiría tener una visión más amplia de las posibles características de la dieta de estos peces a lo largo de su desarrollo ontogénico.
- Determinar cómo varía la composición taxonómica y de tallas del plancton en la Corriente de California, a lo largo de un período de al menos varias décadas. De esta manera se podría definir el espectro alimenticio disponible bajo diferentes condiciones ambientales, para compararlo con las variaciones en las poblaciones de sardina y anchoveta.

**LITERATURA CITADA**

- Ahlstrom, E.H. 1960. Synopsis on the biology of the Pacific Sardine (*Sardinops caerulea*). *FAO Fisheries Biology Synopsis*. 17: 408-451.
- Ahlstrom, E.H. 1967. Co-occurrences of sardine and anchovy larvae in the California Current region off California and Baja California. *CalCOFI Rep.* 11: 117-135.
- Alexander, R. Mc N. 1967. Functional design in fishes. Hutchinson of London (Ed.). London. 106 pp.
- Alvarez Borrego, S. y J.R. Lara Lara. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. En: J.P. Dauphin y B.R.T. Simoneit (eds.). *The Gulf and Peninsular Provinces of the Californias. Memoir 47 of the American Association of Petroleum Geologists. Chapter 26, pp. 555-567.*
- Angelescu, V. 1982. Ecología trófica de la anchoíta del Mar Argentino (*Engraulis anchoíta*, Engraulidae). Parte 1. Morfología del sistema digestivo en relación con la alimentación. *Contrib. Inst. Nac. Invest. Desarr. Pesq. Argent.* 404: 1317-1350.
- Arthur, D.K. 1956. The particulate food and food resources of the larvae of three pelagic fishes, especially the Pacific sardine, *Sardinops caerulea* (Girard). PhD Thesis.

- Arthur, D.K. 1976. Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California Current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, and *Trachurus symmetricus*. *Fish. Bull.* 74(3):517-530.
- Barnes, R.S.K. y R.N. Hughes. 1982. An Introduction to Marine Ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 339 pp.
- Baumgartner, T.R., A. Soutar y V. Ferreira Bartrina. 1992. Reconstruction of the history of Pacific sardine and northern anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa Barbara Basin, California. *CalCOFI Rep.*, 33:24-40.
- Bayliff, H. 1963. El alimento y los hábitos de alimentación de la anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, en el Golfo de Panamá. *Bull. Inter. Am. Trop. Tuna Comm.* 7: 397-459.
- Bernal, P.A. y D.B. Chelton. 1983. Variabilidad biológica de baja frecuencia y gran escala en la Corriente de California, 1949-1978. En: G.D. Sharp y J. Csirke (Eds.). Actas de la consulta de expertos para examinar los cambios en la abundancia y composición por especies de recursos de peces neríticos. San José, Costa Rica, 18-29 abril 1983. *FAO Fish. Rep.* 291(3):713-729.
- Berner, L. Jr. 1959. El alimento de las larvas de la anchoa nortea *Engraulis mordax*. *Bull. Inter. Am. Trop. Tuna Comm.* 4(1): 16-22.

- Blaxter, J.H.S. 1969. Development: eggs and larvae. En: W.S. Hoar, D.J. Randall (eds.). *Fish Physiology*. Academic Press, NY. Vol. III: 177-252.
- Blaxter, J.H.S. y J.R. Hunter. 1982. The biology of the clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol.*, 20:1-223.
- Branch, G.M., A. Barkai, P.A.R. Hockey y L. Hutchings. 1987. Biological interactions: causes or effects of variability in the Benguela ecosystem? En: A.I.L. Payne, J.A. Gulland y K.H. Brink (eds.). *The Benguela and Comparable Ecosystems*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 5:425-445.
- Butler, J.L. 1987. Comparison of the early life history parameters of Pacific sardine and northern anchovy and implications for species interactions. PhD Thesis. Univ. of California, San Diego. 242 pp.
- Butler, J.L. y D. Pickett. 1988. Age-specific vulnerability of Pacific sardine, *Sardinops sagax*, larvae to predation by northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* 86(1):163-167.
- Butler, J.L. 1991. Mortality and recruitment of Pacific sardine, *Sardinops sagax caerulea*, larvae in the California current. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 1713- 1723.
- Butler, J.L., P.E. Smith y N. Chyan Hueilo. 1993. The effect of natural variability of life history parameters on anchovy and sardine population growth. *CalCOFI Rep.* 34:104-111.

- Caldera Rincón, M., M.F. Huq y I. Ramírez Arredondo. 1988. Aspectos alimenticios de la sardina *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Pisces: Clupeidae) de los alrededores de la región noroccidental de la Península de Araya y alrededores de las islas de Coche y Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente* 27 (1&2):129-143.
- California Department of Fish and Game. 1974. Review of the pelagic wet-fisheries for 1971 and 1972. *CalCOFI Rep.*, 17:7.
- California Department of Fish and Game. 1993. Review of some California fisheries for 1992. *CalCOFI Rep.*, 34:7-20.
- Clark, F.N. y J.B. Phillips. 1952. The northern anchovy (*Engraulis mordax mordax*) in the California fishery. *Cal. Fish and Game* 38(2):189-207.
- Cisneros Mata, M.A., M.O. Nevárez Martínez y M.G. Hammann. 1995. The rise and fall of the Pacific Sardine *Sardinops sagax caeruleus* Girard, in the Gulf of California, Mexico. *CalCOFI Rep.* 36: 136-143.
- Crawford, R.J.M. 1987. Food and population variability in five regions supporting large stocks of anchovy, sardine and horse mackerel. En: A.I.L. Payne, J.A. Gulland y K.H. Brink (eds.). *The Benguela and Comparable Ecosystems*. S. *Afr. J. Mar. Sci.* 5:735-758.
- Crawford, R.J.M., L.G. Underhill, L.V. Shannon, D. Lluch Belda, W.R. Siegfried y C.A. Villacastin Herrero. 1989. An empirical investigation of trans-oceanic

- linkages between areas of high abundance of sardine. En: T. Kawasaki, S. Tanaka, Y. Toba y A. Taniguchi (eds.). Long Term Variability of Pelagic Fish Populations and their Environment. Pergamon Press. Oxford. pp. 319-332.
- Crowder, L.B. 1985. Optimal foraging and feeding mode shifts in fishes. *Environm. Biol. Fish.* 12(1):57-62.
- Cury, P. y C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *J. Can. Fish. Aq. Sci.* 46(4):670-680.
- Cushing, D.H. 1981. Fisheries biology; a study in population dynamics. 2nd. edition. The Univ. of Wisconsin Press. London. 295pp.
- Chiappa-Carrara, X. y M.Gallardo-Cabello. 1993. Estudio del regimen y hábitos alimentarios de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard (Pisces: Engraulidae) en Baja California, México. *Ciencias Marinas* 19(3):285-305.
- De Ciechowski, J. Dz. 1967. Investigations of food and feeding habits of larvae and juveniles of the argentine anchovy *Engraulis anchoita*. *CalCOFI Rep.* 11:58-66.
- Dempster, P., D.J. Baird y M.C.M. Beveridge. 1995. Can fish survive by filter-feeding on microparticles? Energy balance in tilapia grazing on algal suspensions. *J. Fish Biol.* 47:7-17.

- Durbin, A.G. 1979. Food selection by plankton feeding fishes. En: Clepper, H. (ed.). Predator-Prey Systems in Fisheries Management. Sport. Fishing Institute. Washington. pp.203-218.
- Eppley, R.W. y O. Holm Hansen. 1986. Primary production in the Southern California Bight. En: M.J. Bowman, R.T. Barber y C. Mooers (eds.). Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies; Plankton Dynamics of the Southern California Bight. Springer Verlag. Berlin. pp. 176-209.
- FAO Anuario. 1991. Estadísticas de pesca. Capturas y desembarques. Vol. 72. 654 pp.
- Friedland, K.D. 1985. Functional morphology of the branchial basket structures associated with feeding in the atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* (Pisces: Clupeidae). *Copeia* (4):1018-1027.
- Gallardo-Cabello, M. 1985. Análisis del crecimiento de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard, en aguas de Baja California Norte (Pisces: Engraulidae). *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 12(1):235-252.
- Gerking, S.D. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press. San Diego. 416 pp.
- Gibson, R.N. 1988. Development, morphometry and particle retention capability of the gill rakers in the herring, *Clupea harengus* L. *J. Fish. Biol.* 32:949-962.

- Hammann, G.M. 1985. El desarrollo del aparato filtrador en sábalo americano (*Alosa sapidissima*), un pez planctívoro: un estudio preliminar. *Ciencias Marinas*, 11(2):5-20.
- Hammann, M.G., M.O. Nevarez-Martínez y J.A. Rosales-Casián. 1991. Pacific sardine and northern anchovy in the Gulf of California, Mexico. Current results of Sarp Mexico. International Council for the Exploration of the Sea. Pelagic Fish Committee, Session V: SARP. 17pp.
- Hand, C.H. y L. Berner Jr. 1959. Food of the Pacific Sardine (*Sardinops caerulea*). *Fish. Bull.* 164:175-180.
- Hart, J.L. 1973. Pacific Fishes of Canada. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 180. 740 pp.
- Hewitt, R.P. 1988. Historical review of the oceanographic approach to fishery research. *CalCOFI Rep.* 29:27-41.
- Hiyama, Y. y F. Yasuda. 1957. The methods of utilization of plankton by fishes. *Records of oceanographic Works in Japan (special number)*. pp 67-70.
- Holmgren-Urba, D.T. 1993. Fluctuaciones poblacionales de peces pelágicos en el Golfo de California en los últimos 250 años. Tesis de Maestría. CICESE. Ensenada, B.C., México. 81pp.
- Holmgren-Urba, D.T. y T.R. Baumgartner. 1993. A 250-year history of pelagic fish abundances from the anaerobic sediments of the central Gulf of California. *CalCOFI Rep.*, 34:60-68.

- Hoogenboezem, W. 1993. Importance of mucus in filter-feeding of bream (*Abramis brama*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50:472-479.
- Hunter, J.R. y H. Dorr. 1982. Thresholds for filter feeding northern anchovy, *Engraulis mordax*. *CalCOFI Rep.* 23:198-204.
- Hyatt, K.D. 1979. Feeding strategy. En: W.S. Hoar, D.J. Randall y J.R. Brett (eds.). *Fish Physiology*. Vol. VIII. Bioenergetics and growth. Academic Press. NY. pp.71-119.
- Isaacs, J.D. 1965. Larval sardine and anchovy interrelationships. *CalCOFI Rep.* 10:102-140.
- Iwai, T. 1955. The pharyngeal pockets of the sardine, *Sardinops caerulea* (Girard). *Calif. Fish. Game*, 41:113-116.
- Jordán, R. 1983. Variabilidad de los recursos pelágicos en el Pacífico sudeste. *FAO Fish. Rep.* 291(2):113-129.
- Kawasaki, T. 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers? Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. En: G.D. Sharp y J. Csirke (Eds.). Actas de la consulta de expertos para examinar los cambios en la abundancia y composición por especies de recursos de peces neríticos. San José, Costa Rica, 18-29 abril 1983. *FAO Fish. Rep.* 291(3):1065-1080.

- Kawasaki, T. 1991. Long-term variability in the pelagic fish populations. En: T. Kawasaki, S. Tanaka, Y. Toba y A. Taniguchi (eds.). Long Term Variability of Pelagic Fish Populations and their Environment. Pergamon Press. Oxford. pp.47-60.
- King, D.P.F. y P.R. Macleod. 1976. Comparison of the food and the filtering mechanism of pilchard *Sardinops ocellata* and anchovy *Engraulis capensis* off South West Africa, 1971-1972. *Sea Fish. Branch. Inv. Rep.*, (iii):1-29.
- Kirchoff, H. 1958. Funktionell-anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. *Zool. Jb. Anatom.* 76:461-540.
- Koslow, J.A. 1981. Feeding selectivity of schools of northern anchovy, *Engraulis mordax*, in the Southern California Bight. *Fish. Bull.* 79(1):131-142.
- Langeland, A. y T. Nost. 1995. Gill raker structure and selective predation on zooplankton by particulate feeding fish. *J. Fish. Biol.* 47:719-732.
- Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull., U.S.*, 73:453-462.
- Leong, R.J.H. y C.P. O'Connell. 1969. A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *J. Fish. Res. Board Can.* 26(3):557-582.

- Li, X.Y., T. Kawasaki y H. Honda. 1992. The niches of the far eastern sardine and japanese anchovy. *As. Fish. Sci.* 5:315-326.
- López Martínez, J. 1991. Alimentación de juveniles y adultos de sardina monterrey *Sardinops sagax caeruleus* (Girard), en el norte de isla Tiburón durante invierno de 1990. Tesis de Maestría. CICESE, Ensenada, B.C. 127 pp.
- Loukashkin, A.S. 1970. On the diet and feeding behavior of the northern anchovy *Engraulis mordax* (Girard). *Proc. Calif. Acad. Sci. 4th Series.* 37(13):419-458.
- Lluch-Belda, D., R.J.M. Crawford, T. Kawasaki, A.D. MacCall, R.H. Parrish, R.A. Schwartzlose y P.E. Smith. 1989. World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 8:195-205.
- Lluch-Belda, D., D.B. Lluch-Cota, S. Hernández-Vázquez, C.A. Salinas-Zavala y R.A. Schwartzlose. 1991. Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current system. *CalCOFI Rep.* 32: 105-111.
- Lluch-Belda, D., R.A. Schwartzlose, R. Serra, R. Parrish, T. Kawasaki, D. Hedgecock y R.J.M. Crawford. 1992. Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. *Fish. Oceanogr.*, 1(4):339-347.

- MacCall, A.D. 1979. Population estimates for the waning years of the Pacific sardine fishery. *CalCOFI Rep.* 20:72-82.
- MacNeill, D.B. y S.B. Brandt. 1990. Ontogenetic shifts in gill-raker morphology and predicted prey capture efficiency of the alewife, *Alosa pseudoharengus*. *Copeia* 1:164-171.
- Mc Gowan, J.A. 1974. The nature of oceanic ecosystems. En: *The Biology of the Oceanic Pacific* (C.B. Miller, ed.). Oregon State University Press, Corvallis. pp.9-28.
- Magnuson, J.J. y J.G. Heitz. 1971. Gill raker apparatus and food selectivity among mackerels, tunas and dolphins. *Fish. Bull.* 69(2):361-370.
- Mann, K.H. y J.R.N. Lazier. 1991. *Dynamics of Marine Ecosystems; Biological-Physical Interactions in the Oceans*. Blackwell Scientific Publications. Boston. 466 pp.
- Matarese, A.C., A.W. Kendall Jr., D.M. Blood y B.M. Vinter. 1989. *Laboratory Guide to Early Life History Stages of Northeast Pacific Fishes*. NOAA Technical Report NMFS 80. October 1989. U.S. Department of Commerce. 652 pp.
- Miller, C.B., H.P. Batchelder, R.D. Brodeur y W.G. Pearcy. 1985. Response of the zooplankton and ichthyoplankton off Oregon to the El Niño event of 1983. En: W.S. Wooster y D.L. Fluharty, eds. *El Niño North, Niño Effects in the*

- Eastern Subarctic Pacific Ocean. Washington Sea Grant Program, Univ. of Washington, Seattle. 313 pp.
- Mosher, K.H. y H.H. Eckles. 1954. Age determination of Pacific sardines from otoliths. Fish and Wildlife Service, United States Department of the Interior. Research Report 37. 40 pp.
- Nelson, G.J. 1967a. Epibranchial organs in lower teleostean fishes. *J. Zool., Lond.* 153:71-89.
- Nelson, G.J. 1967b. Gill arches of teleostean fishes of the family Clupeidae. *Copeia* 2:389-399.
- O'Connell, C.P. 1963. The structure of the eye of *Sardinops caerulea*, *Engraulis mordax*, and four other pelagic marine teleosts. *J. Morph.* 113:287-330
- O'Connell, C.P. 1972. The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the Northern Anchovy (*Engraulis mordax*). *Jour. Fish. Res. Brd. Can.* 29(3):285-293.
- O'Connell, C.P. 1981. Development of organ systems in the northern anchovy *Engraulis mordax* and the other teleosts. *American Zoologist* 21:429-446.
- Parrish, R.H., A. Bakun, D.M. Husby y C.S. Nelson. 1983. Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. En: G.D. Sharp y J. Csirke (Eds.). Actas de la consulta de expertos para examinar los cambios en la

abundancia y composición por especies de recursos de peces neríticos.

San José, Costa Rica, 18-29 abril 1983. FAO Fish. Rep. 291(3):731-777.

Parrish, R.H., D.L. Mallicoate y K.F. Mais. 1985. Regional variations in the growth and age composition of northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* 83(4):483-496.

Pedrín Osuna, O.A., Ma.L. Granados Gallegos y A.C. Villavicencio. 1993. Análisis de la explotación de la anchoveta (*Engraulis mordax*, Girard 1856) en la costa occidental de la península de Baja California, México, del período 1974 a 1989. Inst. Nal. Pesca., Sría. de Pesca., México, *Ciencia Pesquera.* (9):49-62.

Robinson, C. y V. Arenas. 1995. Evidencia de diferentes tasas de alimentación dentro de un cardumen de anchoveta. *Ciencias Marinas* 21(3):281-293.

Roemmich, D. y J. Mc Gowan. 1995. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California Current. *Science*, 267:1324-1326.

Rosen, R.A. y D.C.Hales. 1981. Feeding of paddlefish, *Polyodon spathula*. *Copeia* 1981:441-455.

Rothschild, B.J. 1989. On the causes for variability of fish populations - the linkage between large and small scales. En: T. Kawasaki, S. Tanaka, Y. Toba y A. Taniguchi (eds.). Long Term Variability of Pelagic Fish Populations and their Environment. Pergamon Press. Oxford. pp.367-376.

- Ryther, J.H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, 166:76.
- Sanderson, S.L. y R. Wassersug. 1990. Suspension-feeding vertebrates. *Scientific American*. march 1990. pp 96-101.
- Santander H.J., J. Alheit, A.D. MacCall y A. Alamo. 1983. Egg mortality of the peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) caused by cannibalism and predation by sardines (*Sardinops sagax*). En: G.D. Sharp y J. Csirke (Eds.). Actas de la consulta de expertos para examinar los cambios en la abundancia y composición por especies de recursos de peces neríticos. San José, Costa Rica, 18-29 abril 1983. FAO Fish. Rep. 291(3):1011-1026
- Sharp, G.D. 1989. Climate and fisheries: cause and effect. A system review. En: T. Kawasaki, S. Tanaka, Y. Toba y A. Taniguchi (eds.). Long Term Variability of Pelagic Fish Populations and their Environment. Pergamon Press. Oxford. pp. 234-258.
- Sheldon, R.W., A. Prakash y W.H. Sutcliffe, Jr. 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Oceanogr.* 17:327-340.
- Smith, P.E. 1972. The increase in spawning biomass of northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull., U.S.* 70: 849-874.
- Smith, P.E. y R.W. Eppley. 1982. Primary production and the anchovy population in the Southern California Bight: comparison of time series. *Limnol. Oceanogr.* 27(1):1-17.

- Smith, P.E. y H.G. Moser. 1988. CALCOFI time series: an overview of fishes. *CalCOFI Rep.* 29:66-77.
- Tsukayama, K.I. y M.A. Alvarez V. 1981. Fluctuaciones en el stock de anchovetas desovantes durante las temporadas reproductivas de primavera 1964-1978. Investigación cooperativa de la anchoveta y su ecosistema (ICANE) entre Perú y Canadá. Callao 1981, Perú. *Bol. Inst. Mar Perú. Vol. extraordinario.* pp.50-54.
- Uotani, I. 1985. The relation between the development of feeding organs and feeding modes of the anchovy. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Nissuishi.* 51(2):197-204.
- Van der Lingen, C.D. 1994. Effect of particle size and concentration on the feeding behaviour of adult pilchard *Sardinops sagax*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 109:1-13.
- Vidal-Talamantes, R. 1989. Anchoveta. En: M. Siri Chiesa y P. Moctezuma (eds.) La pesca en Baja California. Universidad Autónoma de Baja California. 212 pp.
- Vidal-Talamantes, R. 1995. Desarrollo de la pesquería de anchoveta norteña (*Engraulis mordax*) en Baja California, durante el período 1972-1992. *Ciencias Marinas* 21(3):243-263.

- Werner, E.E. 1974. The fish size, prey size, handling time relations in several sunfishes and some implications. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 31:1531-1536.
- Whitehead, P.J.P. 1988. FAO Species catalogue. Clupeoid fishes of the world (suborder clupeioidi). Part 1. Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. Part 2. Engraulididae. *FAO Fish. Synop.* 125(7) Part 1, 303 pp, and Part 2, 579 pp.
- Wolf, P. 1992. Recovery of the Pacific sardine and the California sardine fishery. *CalCOFI Rep.*, 33:76-86.
- Wootton, R.J. 1990. Ecology of Teleost Fishes. Chapman and Hall (eds.). London. 404 pp.
- Wright, D.I., W.J. O'Brien y Ch. Luecke. 1983. A new estimate of zooplankton retention by gill rakers and its ecological significance. *Trans. Am. Fish. Soc.* 112:638-646.
- Yasuda, F. 1960a. The relationship of the gill structure and food habits of some coastal fishes in Japan. *Records of Oceanographic Works in Japan.* 5(2):139-152.
- Yasuda, F. 1960b. The feeding mechanism in some carnivorous fishes. *Records of Oceanographic Works in Japan.* 5(2):153-159.

## APÉNDICES

### 1 Cálculo del número de Reynolds y del grosor de la capa frontera

Número de Reynolds: (2)  $Re = u \times d/\nu$  (Mann y Lazier, 1991)

$u$  = velocidad del agua entre las branquiespinas

$d$  = dimensión típica, en este caso ancho de las branquiespinas

$\nu$  = viscosidad del medio

Para la velocidad del agua, se simplificó considerando que es la velocidad de nado del pez. Se consideró la velocidad media de una sardina durante la alimentación, a partir de datos de Van der Lingen (1994): 1.9 Longitudes de cuerpo por segundo.

Para peces de 100 mm de longitud, la velocidad sería de  $0.19 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Dado que el ancho de las branquiespinas no se midió, se calculó mediante la fórmula propuesta por Hammann (1985):

$$(3) \quad W = [T - G (R + 1)] / R$$

$T$  = Longitud total del arco branquial

$G$  = Espacio medio entre branquiespinas

$R$  = Número de branquiespinas

Para la sardina  $W = 120 \times 10^{-6} \text{ m}$

Para la anchoveta  $W = 160 \times 10^{-6} \text{ m}$

La viscosidad cinemática del agua es de  $10^{-6} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ . Se utilizó este valor para simplificar dado que la viscosidad varía en función de la temperatura y la salinidad.

Según la fórmula (2), los números de Reynolds calculados fueron:

Para la sardina **Re = 23**

Para la anchoveta **Re = 30**

Grosor de la capa frontera: (4)  $\delta = (x \times \nu / u)^{1/2}$  (Mann y Lazier, 1991)

$x$  = distancia desde el punto del cuerpo de primer contacto con el agua

$\nu$  = viscosidad del medio =  $10^{-6} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$

$u$  = velocidad del agua entre las branquiespinas =  $0.19 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$

Para la distancia  $x$ , se consideró la mitad del ancho medio de las branquiespinas calculado anteriormente.

Según la fórmula (4), el grosor de la capa frontera fue:

Para la sardina  $\delta = 18 \times 10^{-6} \text{ m} = 18 \mu\text{m}$

Para la anchoveta  $\delta = 21 \times 10^{-6} \text{ m} = 21 \mu\text{m}$

Si se multiplica por dos esta distancia, dado que hay una branquiespina de cada lado, el espacio interbranquiespinal queda reducido a:

Para la sardina  $G = 125 - (18 \times 2) = 89 \mu\text{m}$

Para la anchoveta  $G = 200 - (21 \times 2) = 158 \mu\text{m}$

## 2. Cálculo del volumen del cono representativo de la boca

Volumen de un cono: (5)  $V = \pi \times R^2 \times h/3$

R = radio de la base del cono

h = altura del cono

Para calcular el radio R, se utilizó el área de la boca:

(6) Area de un círculo =  $\pi \times R^2$

Por lo tanto:  $R = \sqrt{A/\pi}$

Para peces de 130 mm de longitud estándar, el área de la boca fue de 32 mm<sup>2</sup> para la sardina y 164 mm<sup>2</sup> para la anchoveta.

Para la sardina R = 3.2 mm

Para la anchoveta R = 7.2 mm

Para estimar la altura del cono se midió la distancia entre el extremo anterior de la boca y la ubicación del órgano epibranchial, que representaría el punto donde termina el cono.

Para la sardina h = 32 mm

Para la anchoveta h = 38 mm

Con base en la fórmula (5):

Para la sardina V = 0.337 ml

Para la anchoveta V = 2.075 ml



