



Latin American Journal of Aquatic Research

E-ISSN: 0718-560X

lajar@ucv.cl

Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Chile

Espinoza, Carlos; Vera, Víctor; Perea, Ángel; Buitrón, Betsy; Rojas, Pablo; Sigurd Kjesbu, Olav
Efecto de la ración alimenticia sobre la maduración gonadal y acumulación de grasa de anchoveta
peruana (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842) en cautiverio

Latin American Journal of Aquatic Research, vol. 37, núm. 2, 2009, pp. 181-190

Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Valparaiso, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=175014501005>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Research Article

Efecto de la ración alimenticia sobre la maduración gonadal y acumulación de grasa de anchoveta peruana (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842) en cautiverio

Carlos Espinoza¹, Víctor Vera¹, Ángel Perea², Betsy Buitrón², Pablo Rojas¹ & Olav Sigurd Kjesbu³

¹Laboratorio de Biología Experimental, Instituto del Mar del Perú
Esquina Gamarra y General Valle s/n, Chucuito, Callao, Perú

²Laboratorio de Biología Reproductiva, Instituto del Mar del Perú
Esquina Gamarra y General Valle s/n, Chucuito, Callao, Perú

³Institute of Marine Research, Bergen, Norway

RESUMEN. Se evaluó el efecto de la ración alimenticia sobre la tasa de maduración gonadal, el desempeño de las gónadas maduras y la redistribución de la energía consumida en gónada, músculo o grasa corporal en ejemplares de anchoveta peruana *Engraulis ringens* en condiciones de cautiverio. Estos resultados ayudan a comprender los procesos reproductivos ocurridos en el medio natural ante alteraciones de factores ambientales tales como los eventos El Niño y La Niña, de gran implicancia en el ecosistema y las pesquerías del Pacífico oriental. El tiempo transcurrido desde el estadio inmaduro hasta vitelogénico fue de 45 días bajo condiciones alimenticias energéticamente óptimas y temperatura alrededor de 16,5°C (46,1 cal g⁻¹ pez día⁻¹). Las hembras alimentadas con 138,3 cal g⁻¹ pez día⁻¹ alcanzaron la máxima vitelogénesis en 30 días y, aunque el alimento fue excesivo, no incrementaron su masa muscular pero sí presentaron mayor acumulación de grasa corporal y presencia de ovocitos más grandes, lo cual indica un incremento en el almacenamiento energético en la hembra y su progenie. Los ovocitos vitelogénicos de los peces alimentados con 46,1 cal g⁻¹ pez día⁻¹ presentaron atresia más rápida que los ovocitos vitelogénicos de peces alimentados con 138,3 cal g⁻¹ pez día⁻¹. Aunque la cantidad de alimento fue adecuada, las hembras no desovaron durante el experimento. En machos, la disponibilidad de alimento también aceleró la maduración gonadal pero la expulsión de espermatozoides parece haber estado condicionada por la presencia de hembras con ovocitos en máximo estado de vitelogénesis.

Palabras clave: atresia, vitelogénesis, lípidos, índice gonadosomático, anchovy, *Engraulis ringens*, factor de condición de Fulton, Perú.

Effect of feeding ration on gonad maturation and fat accumulation in Peruvian anchovy (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842) in captivity

ABSTRACT. We analyzed the effect that feeding rations have on gonad maturation, mature gonad performance, and the redistribution of the energy taken up by the gonads, muscle, and body fat in captive specimens of Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*). These results help us understand the reproductive processes occurring in the natural environment given changes in the environmental factors such as El Niño and La Niña events, which heavily affect the ecosystem and fisheries in the East Pacific. The specimens required 45 days under optimal feeding conditions (46.1 cal g⁻¹ fish day⁻¹) and at a temperature of 16,5°C to go from an unyolked to a vitellogenic stage. Those females fed 138.3 cal g⁻¹ fish day⁻¹ reached maximum vitellogenesis in 30 days. Despite the excessive amount of food, the specimens' muscle mass did not increase. However, greater body fat accumulation and larger vitellogenic oocytes were observed, indicating augmented energy storage for the female and her offspring. The yolked oocytes from fish fed 46.1 cal g⁻¹ fish day⁻¹ became atretic earlier than oocytes from fish fed 138.3 cal g⁻¹ fish day⁻¹. Although the food supply was adequate, the females did not spawn during the experiment. In males, food availability also accelerated gonad maturation, but the release of sperm was apparently conditioned by the presence of females with oocytes in the advanced vitellogenic stage.

Keywords: atresia, vitellogenesis, lipids, gonadosomatic index, anchoveta, *Engraulis ringens*, Fulton's condition factors, Perú.

Corresponding author: Carlos Espinoza (cespinoza@imarpe.gob.pe)

INTRODUCCIÓN

Durante muchos años, las investigaciones sobre el proceso reproductivo de anchoveta peruana *Engraulis ringens* se centraron principalmente en la evaluación espacio-temporal de la fracción de hembras desovantes o de huevos y larvas (Ayón, 2000, 2001; Buitrón & Perea, 2001; Perea & Buitrón, 2004), siendo escasos los trabajos que explican el funcionamiento de los procesos en sí y el efecto de variables ambientales sobre su reproducción (Castro & Hernández, 2000; Castro *et al.*, 2000; Cubillos *et al.*, 2001).

Es necesario evaluar el efecto de la variabilidad de factores como temperatura, salinidad y disponibilidad de alimento sobre las tasas de maduración gonadal y atresia ovocitaria en esta especie, ya que es conocido que tales cambios modifican la calidad y cantidad de los desoves y por consiguiente el reclutamiento en peces (Lluch-Belda *et al.*, 1991; Funamoto & Auki, 2002; Takasuka *et al.*, 2005). Al respecto, existe poca información disponible en la literatura, sólo algunos trabajos que reportan los cambios en la fecundidad y la biomasa desovante (Lambert & Dutil, 2000; Buitrón & Perea, 2000), siendo necesario más investigación que permita comprender procesos.

En ese sentido, experimentos en laboratorio pueden dar información complementaria sobre alimentación y procesos tales como reproducción y crecimiento; permitiendo ajustar o validar parámetros utilizados en modelos pesqueros (Peñailillo & Araya, 1996; Olivar *et al.*, 2000; Garrido *et al.*, 2007). En el caso de anchoveta peruana, el objetivo del presente trabajo es determinar el efecto de dos diferentes condiciones alimenticias sobre la tasa de maduración gonadal, la calidad de los ovocitos vitelogénicos y la redistribución de la energía consumida hacia músculo, gónada o reserva de grasa. Una de las raciones, equivalente al consumo energéticamente óptimo bajo condiciones ambientales promedio de esta especie (Villavicencio, 1981; Tsukayama & Sánchez, 1981), mientras que la segunda a una cantidad energética excesiva, alcanzada por ejemplo en condiciones ambientales La Niña.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ejemplares adultos de anchoveta peruana ($n = 1298$; talla promedio de $13,7 \pm 1,1$ cm) fueron capturados en

la bahía del Callao (Perú) durante agosto del 2003, utilizando un sistema de red izada y luces de atracción según metodología descrita por Espinoza *et al.* (2008) (Fig. 1). El acondicionamiento al cautiverio de los peces capturados se realizó durante 30 días, en estanques cilíndricos de fibra de vidrio de 10 m^3 de capacidad con flujo de agua continuo durante el día, temperatura constante de $16,5^\circ\text{C}$, fotoperiodo de 10 L–14 O y alimentados con LARVAL AP100® ($4,53 \text{ Kcal g}^{-1}$) y alimento extruído para peces de $2 \times 3 \text{ mm}$ ($4,61 \text{ Kcal g}^{-1}$) marca NICOVITA según metodología descrita por Espinoza *et al.* (2008).

Condiciones experimentales

Para el experimento se utilizó el alimento extruído mencionado anteriormente y se evaluó dos raciones diarias de alimentación, 46 cal g^{-1} pez (R1) y 138 cal g^{-1} pez (R2). La primera ración fue equivalente al de una condición alimenticia energéticamente óptima bajo condiciones ambientales promedios (Villavicencio, 1981; Tsukayama & Sanchez, 1981), mientras que la segunda de una cantidad energética excesiva, alcanzada por ejemplo en condiciones ambientales La Niña. En ambos casos, la ración fue distribuida en dos tomas al día, y la cantidad de alimento fue recalculada de acuerdo a los cambios de biomasa durante el experimento, el cual tuvo una duración de 72 días.

Se realizaron cuatro muestreos invasivos, al inicio del experimento (S1), a los 30 (S2), 45 (S3) y 72 (S4) días. Un total de 20 individuos por tratamiento fueron sacrificados en cada muestreo (anestesiados con MS222 a 80 mg L^{-1} y sacrificados por decapitación) registrándose sexo, longitud total (LT), peso total (PT) y peso de gónada (PG) de cada pez. Estos datos fueron utilizados para calcular el índice gonadosomático ($\text{IGS} = \text{PG} \cdot 100 \cdot (\text{PT} - \text{PG})^{-1}$) y los factores de condición parcial.

El porcentaje de grasa corporal (%G) fue determinado utilizando el método de extracción con benceno descrito por Tello (1966). El IGS y el %G fueron comparados con datos de peces silvestres (capturados durante el mismo periodo experimental), obtenidos de reportes internos del programa de monitoreo pesquero del IMARPE. Las gónadas fueron procesadas utilizando el método de infiltración en parafina (Humason, 1979) y los individuos fueron clasificados de acuerdo

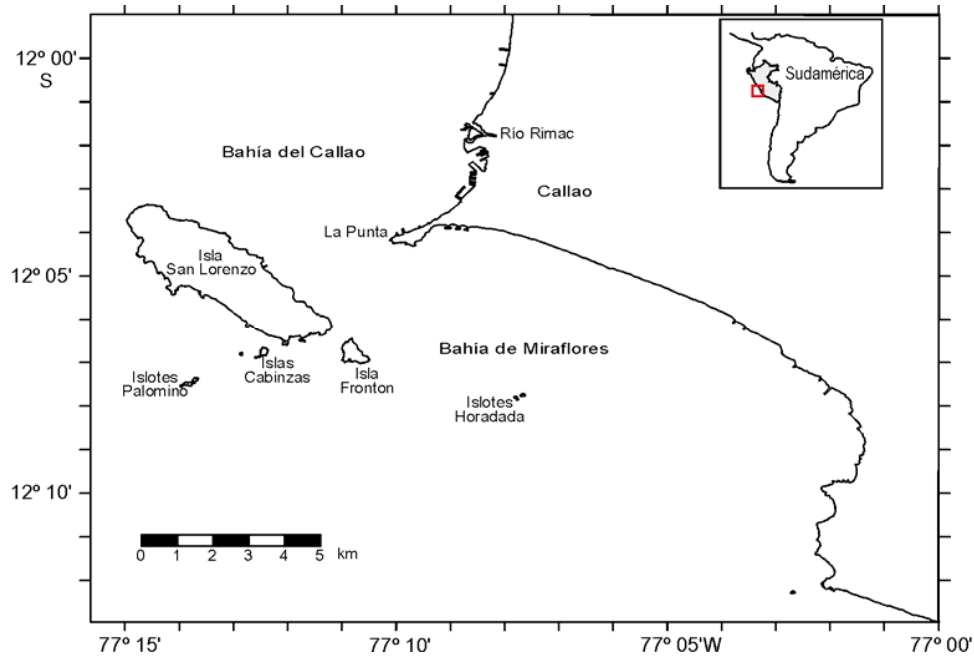


Figura 1. Zona de captura de ejemplares de anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) utilizados para el experimento en el Laboratorio de Biología Experimental del IMARPE.

Figure 1. Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) fishing grounds used for the experiment carried out at the IMARPE Experimental Biology Laboratory.

a su desarrollo gonadal, siguiendo la descripción de Hunter & Goldberg (1980) modificada para *E. ringens* por Buitrón *et al.* (1997). Se calculó la talla de ovocitos vitelogénicos, a partir de los cortes histológicos utilizando imágenes digitales obtenidas con un equipo Nikon DS-Li, así como la incidencia y prevalencia de atresia alfa (α) según descripción de Hunter & Macewicz (1985a).

Procesamiento de datos

Para comparar la distribución de la energía consumida (hacia crecimiento somático, acumulación de grasa corporal y desarrollo gonadal) durante el periodo de maduración gonadal, se utilizó el factor de condición de Fulton (FCF) dividido en factores de condición parcial (Bradford, 1993):

Factor de condición de Fulton (FCF) = $(PT/LT^3) 1000$

Factor de condición somático (FCS) = $(PS/LT^3) 1000$

Factor de condición lipídico (FCL) = $(PTG/LT^3) 1000$

Factor de condición gonadal (FCG) = $(PG/LT^3) 1000$

donde; PS = peso somático = $PT - PG - PTG$; PTG = peso total de grasa = $PT \cdot \%G$. El peso es presentado en gramos y la longitud en centímetros.

Para evaluar la tasa de maduración gonadal, las gónadas fueron clasificadas en cinco estadios, según el

tipo de células gaméticas predominantes, así los testículos fueron clasificados en: EG (espermatogonias), E1 (espermatoцитos primarios), E2 (espermatoцитos secundarios), ET (espermátidas) y EZ (espermatozoides); mientras que los ovarios: OI (ovocitos inmaduros), OP (ovocitos parcialmente vitelogénicos), OV (ovocitos vitelogénicos), OH (ovocitos hidratados) y FPO (folículos post-ovulatorios) (Hunter & Macewicz, 1985b). Para comparar la talla de ovocitos maduros, se midió el perímetro en vez del diámetro debido a la forma elipsoidal de ovocitos de anchoveta y a su deformidad en las secciones histológicas. El nivel de atresia fue comparado, mediante el porcentaje de ovocitos con atresia α por ovario (intensidad de atresia) (Hunter & Macewicz, 1985b). Sin embargo, debido a que todos los ovarios presentaron ovocitos con atresia α , se calculó también la prevalencia de atresia α (Witthames, 2003), es decir el número de ovarios con atresia α , agrupados en tres diferentes niveles: 1) ovarios con 5% o menos ovocitos con atresia α , 2) ovarios con 5 a 50% de ovocitos con atresia α , y 3) ovarios con más del 50% de ovocitos con atresia α .

Análisis estadístico

Se evaluó la normalidad de los datos utilizando el test de Lilliefors y la homogeneidad de varianzas con el

test de Cochran. En todos los test estadísticos se consideró un nivel de significancia de 0,05 y se utilizó el programa SYSTAT 8,0 para Windows.

Para determinar la significancia de las diferencias de FCF, FCS, talla de ovocitos e intensidad de atresia entre días del mismo tratamiento, se utilizó análisis de varianza (ANDEVA para mediciones repetidas para FCF y FCS y ANDEVA de una vía para talla de ovocitos e intensidad de atresia) y el test de Tukey. Para las comparaciones entre tratamientos del mismo día se utilizó el test t-Student. Para las comparaciones de FCG y FCL, se utilizó análisis de covarianza (ANCOVA) para descartar posibles desviaciones de la talla del pez sobre los resultados. Finalmente, se utilizó el test de chi-cuadrado para determinar la significancia de las diferencias en las frecuencias de los estados de madurez gonadal y en la prevalencia de atresia.

RESULTADOS

Factor de condición

El FCF de hembras y machos incrementó con ambas raciones (ANDEVA, $p < 0,05$). Este aumento fue significativo a los 30 días con la ración R2 y a los 45 días con la ración R1 (Fig. 2). El FCS no varió significativamente durante los 72 días en machos ni en hembras (ANDEVA, $p > 0,05$) con ambos tratamientos (Fig. 2). Tampoco hubo diferencias significativas del FCS entre los dos tratamientos en cada muestreo realizado (test t-Student, $p > 0,05$).

El FCG tuvo significativo incremento a lo largo del experimento. En hembras alimentadas con R1, el incremento fue significativo a partir del día 45 (ANDEVA, $p < 0,05$). En el caso de las alimentadas con R2, el incremento fue significativo a los 30 días, alcanzando su valor máximo el día 45 (ANDEVA, $p < 0,05$). En machos alimentados con R1 el incremento fue lento pero constante hasta el día 72, mientras que en los alimentados con R2, el incremento fue significativo a los 30 días (ANDEVA, $p < 0,05$) con un máximo a los 45 días.

El FCL se incrementó de manera continua y significativa durante todo el experimento (Fig. 2). El FCL tuvo un incremento más rápido en los peces alimentados con R2, en los que el incremento fue significativo a los 30 días (ANDEVA, $p < 0,05$). Fue a este tiempo en que se observó diferencias significativas entre los valores de ambos tratamientos (test t-Student, $p > 0,05$).

En el segundo mes del experimento, el IGS de los machos y el %G de ambos sexos en el experimento fueron mayores que los valores del medio natural

reportados por el programa de monitoreo de pesquerías del IMARPE (Tabla 1).

Maduración gonadal y talla de ovocitos

En ambos tratamientos, el porcentaje de hembras vitelogenadas se incrementó durante el experimento (Fig. 3). En el tratamiento R1, se incrementó significativamente desde 22,2% hasta un máximo de 91,7% el día 45 (test chi-cuadrado, $p < 0,05$). En las hembras alimentadas con R2, el aumento fue desde 28,6% hasta 81,8% en 30 días (test chi-cuadrado, $p < 0,05$), manteniendo un incremento continuo hasta el final del experimento. Además, fueron observadas diferencias significativas en las tallas de los ovocitos vitelogénicos de ambos tratamientos en los días 45 y 72 (test t-Student, $p < 0,01$) (Fig. 4).

En machos, el porcentaje de peces con espermatozoides no varió significativamente entre los alimentados con R1 y R2 (test chi-cuadrado, $p > 0,05$) (Fig. 3).

Atresia ovocitaria

El promedio de ovocitos con atresia α en los ovarios (intensidad de atresia) disminuyó en ambos tratamientos de manera significativa a los 30 días (ANDEVA, $p < 0,05$) (Fig. 5). En el tratamiento con R1, la intensidad de atresia disminuyó desde 34% al inicio del experimento hasta 2% el día 45, luego del cual aumentó a 18% el día 72. En las hembras alimentadas con R2, la intensidad de atresia disminuyó desde 23% al inicio del experimento hasta 3% el día 30, luego del cual aumentó hasta 10% el día 72. Se observaron diferencias significativas entre ambos tratamientos al evaluar la prevalencia de atresia $\alpha \geq 50\%$ el día 72 (test chi-cuadrado, $p < 0,05$) (Fig. 6).

DISCUSIÓN

El aumento del FCF a lo largo del experimento se debió exclusivamente al incremento de la masa gonadal y a la acumulación de grasa corporal. Los bajos valores de FCG de hembras al inicio del experimento se debieron a la poca cantidad de ovocitos vitelogénicos y la alta incidencia de atresia; sucediendo lo inverso a los 30 días del experimento. Es necesario tomar precaución al considerar los valores de intensidad de atresia de este estudio, debido a que se usó estándares de conteo, los cuales implican generalmente una subestimación del número de células más pequeñas (células atrésicas) (Andersen, 2003). Existen instrumentos estereológicos que podrían haber evitado este problema, pero estos instrumentos son muy laboriosos (Andersen, 2003). Sin embargo, ya que el propósito del

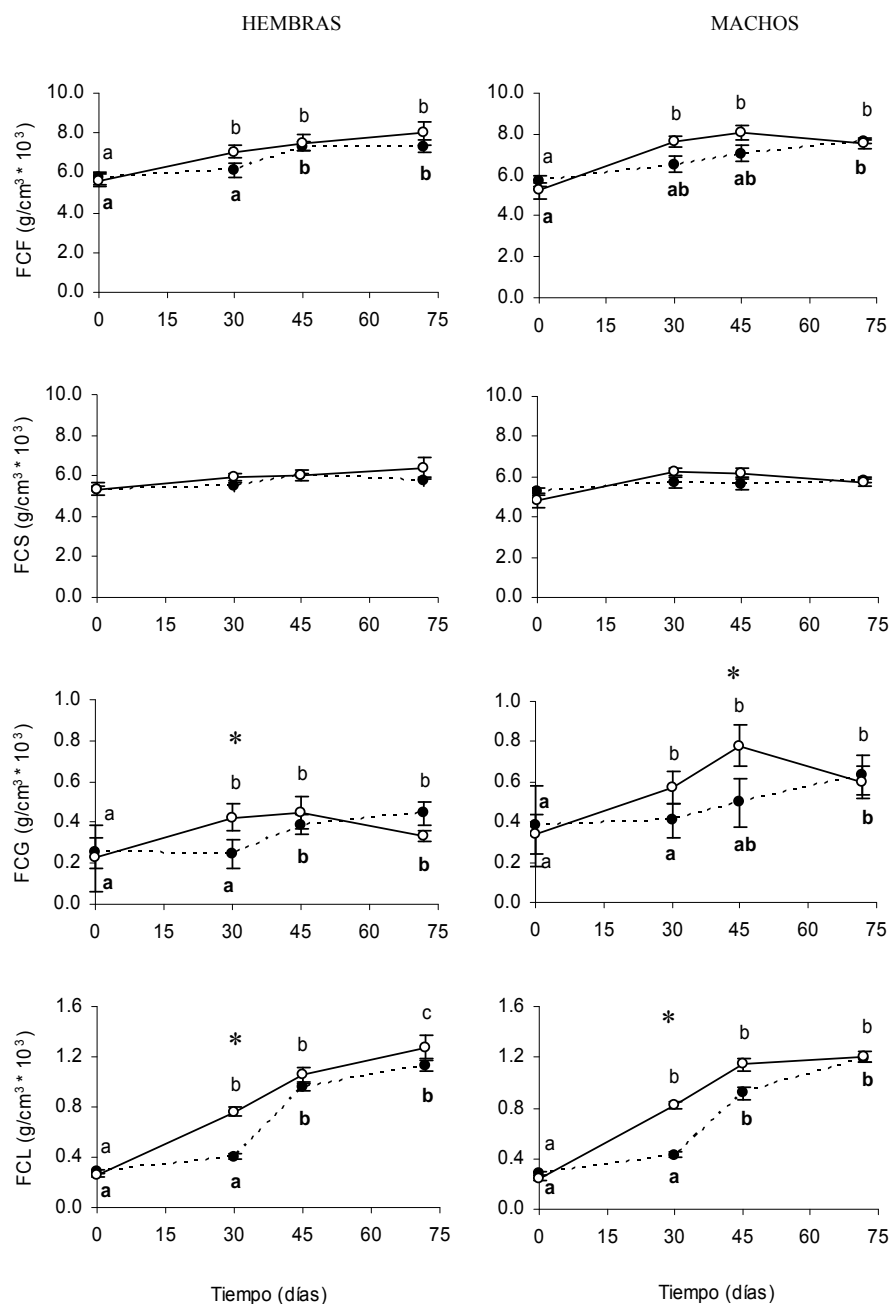


Figura 2. Factores de condición parcial de ejemplares de anchoveta peruana mantenidos en cautiverio. FCF: Factor de condición de Fulton; FCS: factor de condición somático; FCG: factor de condición gonadal; FCL: factor de condición lipídico. Círculos negros corresponden a individuos alimentados con tasa alimenticia diaria de 46 cal g⁻¹ pez día⁻¹ y los círculos blancos a individuos alimentados con 138 cal g⁻¹ pez día⁻¹. Valores representan media y las barras de error representan el error estándar. Diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas entre días del mismo tratamiento, mientras que asteriscos representan diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos del mismo día ($p < 0,05$).

Figure 2. Partial factor conditions of captive Peruvian anchovy specimens. FCF: Fulton's condition factor; FCS: somatic condition factor; FCG: gonad condition factor; FCL: lipid condition factor. Black circles correspond to individuals fed a daily portion of 46 cal g⁻¹ fish day⁻¹ and white circles to individuals fed 138 cal g⁻¹ fish day⁻¹. The values given are means and the error bars show standard errors. Different letters indicate statistically significant differences between days of the same treatment and asterisks indicate statistically significant differences between treatments on the same day ($p < 0.05$).

Tabla 1. Valores de índice gonadosomático (IGS) y porcentaje de grasa corporal (%G) de ejemplares de anchoveta peruana en cautiverio y del programa de monitoreo pesquero del 2003 (PMP) (Callao). R1: peces en cautiverio alimentados con una ración de 46 cal g⁻¹ pez día⁻¹. R2: peces en cautiverio alimentados con una ración de 138 cal g⁻¹ pez día⁻¹. Valores indican media \pm error estándar.

Table 1. Gonadosomatic index values (IGS) and percentage of total body fat (%G) for captive Peruvian anchovy and from the Fishing Monitoring 2003 Program (PMP) (Callao). R1: captive fish fed a ration of 46 cal g⁻¹ fish day⁻¹. R2: captive fish fed a ration of 138 cal g⁻¹ fish day⁻¹. Values indicate average \pm standard error.

			Octubre	Noviembre	Diciembre
IGS (%)	Hembras	PMP	5,23 \pm 0,14	4,69 \pm 0,31 ^a	5,70 \pm 0,22 ^b
		R1	4,41 \pm 1,16	4,79 \pm 0,60 ^a	6,40 \pm 0,73 ^b
		R2	3,61 \pm 2,29	6,13 \pm 0,58 ^b	4,43 \pm 0,46 ^a
	Machos	PMP	6,28 \pm 0,22 ^a	4,78 \pm 0,30 ^a	6,42 \pm 0,26 ^a
		R1	9,73 \pm 1,29 ^b	6,67 \pm 0,97 ^a	9,04 \pm 1,50 ^b
		R2	6,02 \pm 1,16 ^a	9,38 \pm 0,75 ^b	8,60 \pm 1,10 ^b
Grasa (%)		PMP	5,81 \pm 1,03	5,24 \pm 0,56 ^a	3,39 \pm 0,00 ^a
		R1	4,94 \pm 0,68	10,33 \pm 1,33 ^b	15,44 \pm 1,57 ^b
		R2	4,67 \pm 1,01	12,19 \pm 0,84 ^b	15,97 \pm 0,48 ^b

Diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas entre valores del mismo mes ($p < 0,05$). Los valores de grasa son presentados indistintamente del sexo, de acuerdo al protocolo tomado para PMP.

presente trabajo fue la comparación entre los dos tratamientos, más que los niveles de intensidad de atresia, la técnica resulta apropiada.

El FCG de hembras del tratamiento R2 se incrementó rápidamente hasta el día 30. La evaluación histológica de las gónadas mostró un aumento del número de ovocitos vitelogénicos en el tratamiento R2 durante este mismo periodo, pero sin evidencia de desove, es decir no hubo presencia de folículos pos-ovulatorios, ni ovocitos hidratados, ni ovocitos con núcleo migratorio.

Los peces en el tratamiento R1 tuvieron un ligero retraso en el aumento de la masa gonadal en comparación con los del tratamiento R2, en los cuales se incrementó considerablemente el día 45 en hembras y lentamente en machos. Sin embargo, el análisis histológico sugiere que el FCG en hembras no continuaría incrementándose por más tiempo, debido a la poca cantidad de ovocitos vitelogénico y al aumento de atresia.

Es evidente que la mayor cantidad de alimento dado a los peces en el tratamiento R2 permitió que sus gónadas madurasen 15 días más rápido que los alimentados con la ración R1. Las reservas almacenadas en los ovocitos de peces alimentados con la ración R2, permitieron que los ovocitos tuviesen mayor tiempo de vida antes del inicio de la atresia. Esto indica que la

mayor disponibilidad de alimento no solo aceleró la maduración gonadal, sino que también mejoró la calidad de las reservas alimenticias. Así, los ovocitos pudieron mantenerse durante mayor tiempo, a la espera de un desove. El análisis del contenido energético de los ovocitos podrían confirmar lo anterior.

Es bien conocido que el inicio de los procesos atresicos en ovocitos de peces son causados por perturbaciones de las condiciones estándares de su medio ambiente (e.g. súbita variación de temperatura, depredadores, estrés) (West, 1990; Wootton, 1990); y que la velocidad en que los ovocitos experimentan atresia sería determinada por la calidad de los mismos, lo cual dependería principalmente de la condición alimenticia del pez. Los experimentos de Hunter & Macewicz (1985b) muestran que ovocitos vitelogénicos de *E. mordax* evidencian atresia al tercer día posterior a un periodo de ayuno, y que diariamente el 13,5% de hembras alcanza el 50% de ovocitos con atresia α . Los resultados obtenidos indican que la anchoveta peruana podría mantener sus ovocitos vitelogénicos y sin atresia, esperando el gatillaje del desove, aproximadamente durante 15 días. Así, ejemplares de anchoveta peruana con mejor condición alimenticia durante el pre-desove pudieron haber tenido ovocitos con más reservas, los cuales pudieron permanecer en el ovario por más tiempo sin experimentar atresia.

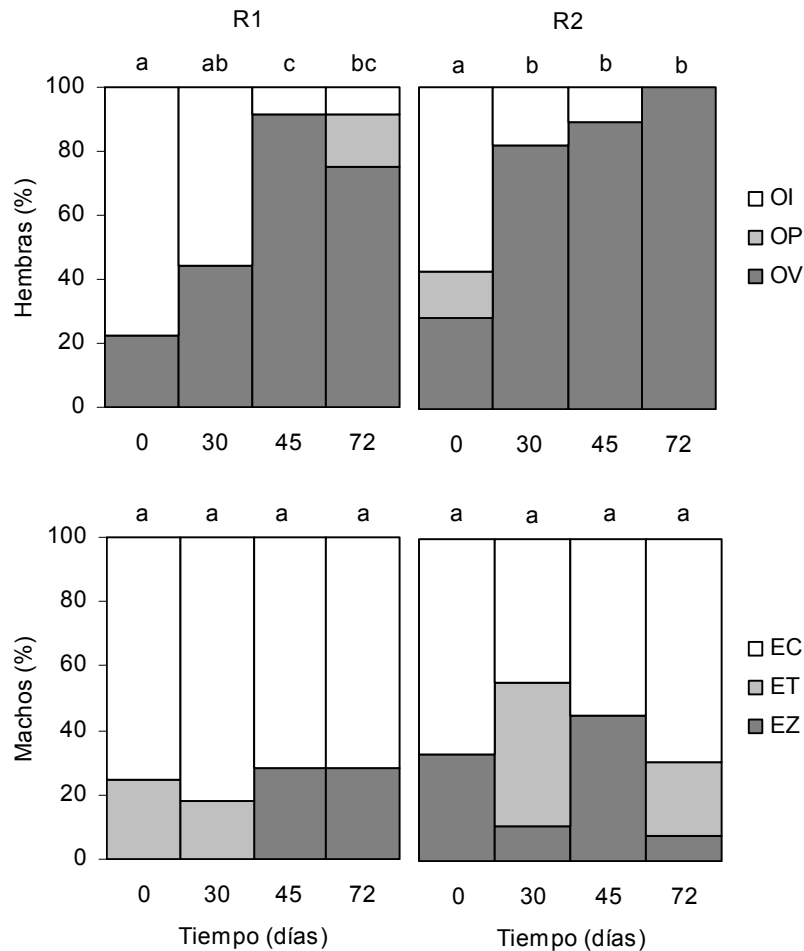


Figura 3. Variación temporal del desarrollo gamético de ejemplares de anchoveta peruana mantenidos en cautiverio. OI: ovarios con ovocitos inmaduros. OP: ovarios con ovocitos parcialmente vitelogénicos. OV: ovarios con ovocitos vitelogénicos. EC: testículos con espermatocitos. ET: testículos con espermátides. EZ: testículos con espermatozoides. R1: individuos alimentados con 46 cal g⁻¹ pez día⁻¹; R2: individuos alimentados con 138 cal g⁻¹ pez día⁻¹. Diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas de OV ó EZ entre días ($p < 0,05$).

Figure 3. Temporal variation in gamete development of captive Peruvian anchovy specimens. OI: ovaries with unyolked oocytes. OP: ovaries with partially yolked oocytes. OV: ovaries with yolked oocytes. EC: testes with spermatocytes. ET: testes with spermatids. EZ: testes with sperm (spermatozoa). R1: individuals fed 46 cal g⁻¹ fish day⁻¹; R2: individuals fed 138 cal g⁻¹ fish day⁻¹. Different letters indicate statistically significant differences of OV or EZ between days ($p < 0.05$).

Al respecto, existe escasa información disponible en la literatura, conociéndose sólo la influencia que tiene la condición alimenticia sobre la fecundidad y mortalidad de peces desovantes (Lambert & Dutil, 2000). En anchoveta peruana, se conoce que la disminución de la calidad y cantidad de alimento, como lo sucedido durante periodos El Niño, disminuye su fecundidad parcial y frecuencia de desove; lo cual es compensado por una prolongada estación reproductiva (Buitrón & Perea, 2000). Sin embargo, en el caso de un súbito cambio desfavorable de alguna de las condiciones ambientales pocos días antes del desove, los ovocitos vitelogénicos podrían experimentar atresia,

con la subsiguiente pérdida de la cohorte de ovocitos. Durante épocas de mejores condiciones nutricionales, como en periodos fríos en los que el zooplankton es abundante (Ayón *et al.*, 2004), la anchoveta no sólo almacenaría gran cantidad de energía como grasa corporal, sino también como energía en cada uno de los ovocitos al sintetizar el vitelo.

La disminución de machos con espermatozoides los días 30 y 72, representaría la ocurrencia de espermiaciones, lo cual coincide con el aumento del número de hembras vitelogénicas. La presencia de machos expulsantes pudo haber sido estimulada por feromonas emitidas por hembras en dicho estadio de madurez

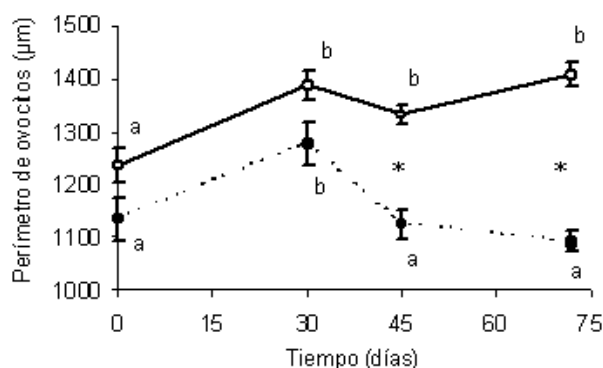


Figura 4. Talla de ovocitos vitelogénicos en ejemplares de anchoveta peruana mantenidos en cautiverio. Círculos negros corresponden a individuos alimentados con 46 cal g⁻¹ pez día⁻¹ y círculos blancos a individuos alimentados con 138 cal g⁻¹ pez día⁻¹. Barras representan error estándar y asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos del mismo día ($p < 0,05$).

Figure 4. Size of yolked oocytes in captive Peruvian anchovy. Black circles correspond to individuals fed 46 cal g⁻¹ fish day⁻¹ and white circles to individuals fed 138 cal g⁻¹ fish day⁻¹. Bars represent standard errors and asterisks indicate significant differences between treatments on the same day ($p < 0.05$).

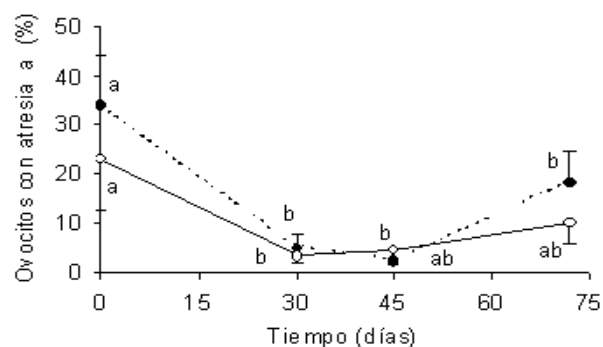


Figura 5. Intensidad de atresia α en ovocitos vitelogénicos de ejemplares de anchoveta peruana mantenidos en cautiverio. Círculos negros corresponden a individuos alimentados con 46 cal g⁻¹ pez día⁻¹ y círculos blancos a individuos alimentados con 138 cal g⁻¹ pez día⁻¹. Diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas entre días del mismo tratamiento ($p < 0,05$).

Figure 5. Observed intensity of α atretic yolked oocytes of captive Peruvian anchovy. Black circles correspond to individuals fed 46 cal g⁻¹ fish day⁻¹ and white circles to individuals fed 138 cal g⁻¹ fish day⁻¹. Different letters indicate statistically significant differences between days of the same treatment ($p < 0.05$).

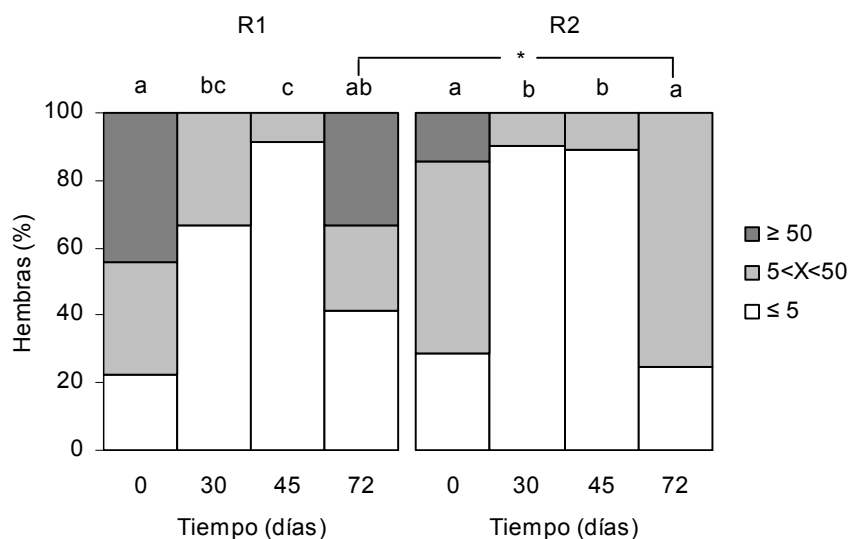


Figura 6. Prevalencia de ovarios de anchoveta peruana con tres diferentes intensidades de atresia α : con 50% o más ovocitos atrésicos (≥ 50); entre 5% y 50% de ovocitos atrésicos ($5 < x < 50$); menos de 5% de ovocitos atrésicos (≤ 5). R1: individuos alimentados con 46 cal g⁻¹ pez día⁻¹; R2: individuos alimentados con 138 cal g⁻¹ pez día⁻¹. Diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas entre días del mismo tratamiento y asteriscos indican diferencias entre tratamientos del mismo día ($p < 0,05$).

Figure 6. Prevalence of ovaries of captive Peruvian anchovy with three different intensities of α atresia: 50% or more atretic oocytes (≥ 50); 5 to 50 % atretic oocytes ($5 < x < 50$); less than 5% atretic oocytes (≤ 5). R1: individuals fed 46 cal g⁻¹ fish day⁻¹. R2: individuals fed 138 cal g⁻¹ fish day⁻¹. Different letters indicate statistically significant differences between days of the same treatment and asterisks indicate differences between treatments on the same day ($p < 0.05$).

gonadal. Sin embargo, ello no tuvo un efecto de retroalimentación positivo hacia el desove de las hembras. Lo que indica que ni la presencia de machos expulsantes, ni la disponibilidad de alimento por sí, actúan como factores decisivos en la maduración final y desove en anchoveta peruana, sino que estos factores actúan como aceleradores sólo de la maduración inicial y vitelogénesis. En este sentido, la interrupción de la maduración de los ovocitos sucedió al final del proceso, ya que fue observada atresia sólo en ovocitos vitelogénicos; ello como consecuencia de un bloqueo endocrino que impidió se desencadene la maduración final de los ovocitos y el desove (FAO, 1986; Yaron, 1995; Zohar & Mylonas, 2001).

Por otro lado, la acumulación de grasa corporal registró altos valores comparados con los registrados por el programa de monitoreo pesquero de los últimos meses del 2003 y con el patrón estacional descrito por Tsukayama (1989). Este parámetro se incrementó continuamente sin observarse ninguna disminución.

Los análisis de datos del seguimiento pesquero de la anchoveta peruana, muestran una relación inversamente directa entre la fracción de hembras desovantes y el porcentaje de grasa corporal (datos en informes internos del IMARPE). Esto y lo observado en el presente experimento indicarían que esta especie usa casi la totalidad de sus reservas lipídicas para el gasto energético relacionado al acto reproductivo propiamente dicho. Al respecto, Schülein *et al.* (1995) mencionan que los clupeiformes son eficientes anabolizadores y catabolizadores de reservas lipídicas, las que serían requeridas para movimiento y reproducción. En tal sentido, los peces del experimento pudieron almacenar tal cantidad de grasa corporal por varias razones, ausencia de predadores, menor actividad natatoria y principalmente ausencia de desove.

En resumen, los resultados del presente estudio muestran que el tiempo de madurez gonadal con $46,1 \text{ cal g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ sería de 45 días. Los individuos alimentados con $138,3 \text{ cal g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ maduraron sus gónadas en 30 días y, aunque el alimento fue más que suficiente, no incrementaron su masa muscular, sino que el exceso enérgico de sus necesidades reproductivas fue exclusivamente almacenado como grasa corporal. A la vez, estos peces mostraron ovocitos de mayor tamaño, lo cual indica un aumento en el almacenamiento energético para su descendencia y finalmente tasas de atresia más lentas en los ovocitos vitelogénicos.

La disponibilidad de alimento aceleraría o retardaría la tasa de maduración gonadal pero la expulsión de semen de los machos estaría regulada por la presencia de hembras maduras, mientras que el desove de las mismas estaría regulado por otro u otros factores o la interacción de varios de ellos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el proyecto "Determinación experimental en ambientes controlados de los rangos de tolerancia de especies indicadoras a los cambios en las principales variables ambientales".

Agradecemos al Blg. Victor Yepez (IMARPE), al Dr. Gordon Swartzman (University of Washington) y al Dr. James Kennedy (University of Bergen) por sus aportes y correcciones en la revisión de este artículo.

REFERENCIAS

- Andersen, T. 2003. Unbiased stereological estimation of cell numbers and volume fractions: the disector and the principles of point counting. In: O.S. Kjesbu, J.R. Hunter & P.R. Withames (eds.). Modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold-water fish and squids. Fisker Hav., 12(12): 11-18.
- Ayón, P. 2000. Distribución y abundancia de huevos de anchoveta en un área seleccionada (7° - 9° S). Crucero BIC José Olaya Balandra 9908-09. Inf. Inst. Mar Perú, 154: 13-22.
- Ayón, P. 2001. Distribución y abundancia de huevos y larvas del stock norte-centro de la anchoveta peruana en el invierno 2000. Inf. Inst. Mar Perú, 162: 11-21.
- Ayón, P., S. Purca & R. Guevara-Carrasco. 2004. Zooplankton volume trends off Perú between 1964 and 2001. ICES J. Mar. Sci., 61: 478-484.
- Bradford, R. 1993. Differential utilization of storage lipids and storage proteins by northwest Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). J. Fish Biol., 43: 811-824.
- Buitrón, B. & A. Perea. 2000. Aspectos reproductivos de la anchoveta peruana durante el periodo 1992-2000. Bol. Inst. Mar Perú, 19: 45-53.
- Buitrón, B. & A. Perea. 2001. Fecundidad y frecuencia de desove de la anchoveta durante el invierno 2000. Inf. Inst. Mar Perú, 162: 29-33.
- Buitrón, B., A. Perea & A. Pellegrino. 1997. Estado reproductivo de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* durante los veranos 1996 y 1997. Inf. Inst. Mar Perú, 127: 72-81.
- Castro, L.R., Salinas, G.R. & E.H. Hernández. 2000. Environmental influences on winter spawning of the anchoveta, *Engraulis ringens*, off Central Chile. Mar. Ecol. Prog. Ser., 197: 247-258.
- Castro, L.R. & E.H. Hernández. 2000. Early life stages survival of the anchoveta, *Engraulis ringens*, off central Chile during the 1995 and 1996 winter spawning season. Trans. Am. Fish. Soc., 129: 1107-1117.

- Cubillos, L., D. Arcos, D. Bucarey & M. Canales. 2001. Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37°S, 73°W): a consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquat. Living Resour.*, 14: 115-124.
- Espinoza, C., A. Perea, J. Calderón, C. Salazar, B. Buitrón, V. Vera, E. Mecklenburg & P. Rojas. 2008. Captura y acondicionamiento en cautiverio de anchoveta peruana (*Engraulis ringens*). *Inf. Inst. Mar Perú*, 34(4): 269-277.
- Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). 1986. La carpa común. Parte 1: producción masiva de huevos y pre-alevines. Colección FAO: Capacitación, Roma, 87 pp.
- Funamoto, T. & I. Auki. 2002. Reproductive ecology of Japanese anchovy off the Pacific coast of eastern Honshu, Japan. *J. Fish Biol.*, 60: 154-169.
- Garrido, S., A. Marçalo, J. Zwolinski & C. Van der Lingen. 2007. Laboratory investigation on the effect of prey size and concentration on the feeding behaviour of *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 330: 189-199.
- Humason, G. 1979. Animal tissue techniques. W.H. Freeman, San Francisco, 661 pp.
- Hunter, J. & S. Goldberg. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *US Fish. Bull.*, 77: 641-652.
- Hunter, J. & B. Macewicz. 1985a. Measurements of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: R. Lasker (eds.). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy (*Engraulis mordax*). NOAA Technical Rep. NMFS, 36: 79-94.
- Hunter, J. & B. Macewicz. 1985b. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. *US Fish. Bull.*, 83: 119-136.
- Lambert, Y. & J.D. Dutil. 2000. Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57: 815-825.
- Lluch-Belda, D., D. Lluch-Cota, S. Hernandez-Vazquez, C. Salinas-Zavala & R. Schwartzlose. 1991. Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current System. *CalCOFI Rep.*, 32: 105-111.
- Olivar, M., P. Ambrosio & I. Catalán. 2000. A closed water recirculation system for ecological studies in marine fish larvae: growth and survival of sea bass larvae fed with live prey. *Aquat. Living Resour.*, 13: 29-35.
- Peñailillo, J. & M. Araya. 1996. Formation moment and periodicity of the growth microincrements in the otoliths of pejerrey larvae (*Austromenidia regia*) maintained in the laboratory. *Invest. Mar.*, Valparaíso, 24: 31-38.
- Perea, A. & B. Buitrón. 2004. Fecundidad, frecuencia de desove y estado de madurez gonadal de la anchoveta peruana durante el invierno austral 2001. *Inf. Inst. Mar Perú*, 32(2): 119-122.
- Schüle, F., A. Boyd & L. Underhill. 1995. Oil-to-meal ratios of pelagic fish taken from the northern and the southern Benguela systems: seasonal patterns and temporal trends, 1951-1993. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 15: 61-82.
- Takasuka, A., Y. Oozeki, H. Kubota, Y. Tsuruta & T. Funamoto. 2005. Temperature impacts on reproductive parameters for Japanese anchovy: comparison between inshore and offshore waters. *Fish. Res.*, 76: 475-482.
- Tello, F. 1966. Contenido de grasa en la anchoveta peruana (*Engraulis ringens* J.) en relación con algunos aspectos biológicos. Tesis de Bachiller., UNMSM, Lima, 50 pp.
- Tsukayama, I. 1989. Dynamics of the fat content of Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*). In: D. Pauly, P. Muck, J. Mendo & I. Tsukayama (eds.). The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings, 18: 125-131.
- Tsukayama, I. & G. Sánchez. 1981. Estimado de consumo de alimento en anchovetas adultas. *Bol. Inst. Mar Perú*, (Vol. Extra., ICANE): 254-257.
- Villavicencio, Z. 1981. Investigación preliminar de los requerimientos energéticos de anchoveta adulta (metabolismo estándar y actividad). *Bol. Inst. Mar Perú* (Vol. Extra., ICANE): 193-205.
- West, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 41: 199-222.
- Withames, P. 2003. Methods to assess maturity and realised fecundity illustrated by studies on Dover sole *Solea solea*. In: O.S. Kjesbu, J.R. Hunter & P.R. Withames (eds.). Modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold-water fish and squids. *Fisken Hav.*, 12: 125-137.
- Wootton, R. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman & Hall, London, 404 pp.
- Yaron, Z. 1995. Endocrine control of gametogenesis and spawning induction in the carp. *Aquaculture*, 129: 49-73.
- Zohar, Y. & C. Mylonas. 2001. Endocrine manipulations of spawning in culture fish: from hormones to genes. *Aquaculture*, 197: 99-136.

Received: 28 November 2008; Accepted: 5 March 2009