

Una estrategia reproductiva inesperada: el caso de *Sardinella aurita* de las costas de Venezuela y sus relaciones con la surgencia costera¹

Pierre Fréon

Ecólogo pesquero

Mustafa El Khattabi

Estudiante

Jeremy Mendoza

Biólogo pesquero

Ramón Guzmán

Biólogo pesquero

I Introducción

La pesquería de sardina (*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847) en el oriente de Venezuela es de carácter estrictamente artesanal, utilizando pequeñas embarcaciones y redes de cerco. Las operaciones

¹ Esta contribución es la traducción al castellano del artículo publicado por Fréon *et al.* (1997) en la revista *Marine Biology*. Solo se agregaron tres apéndices.

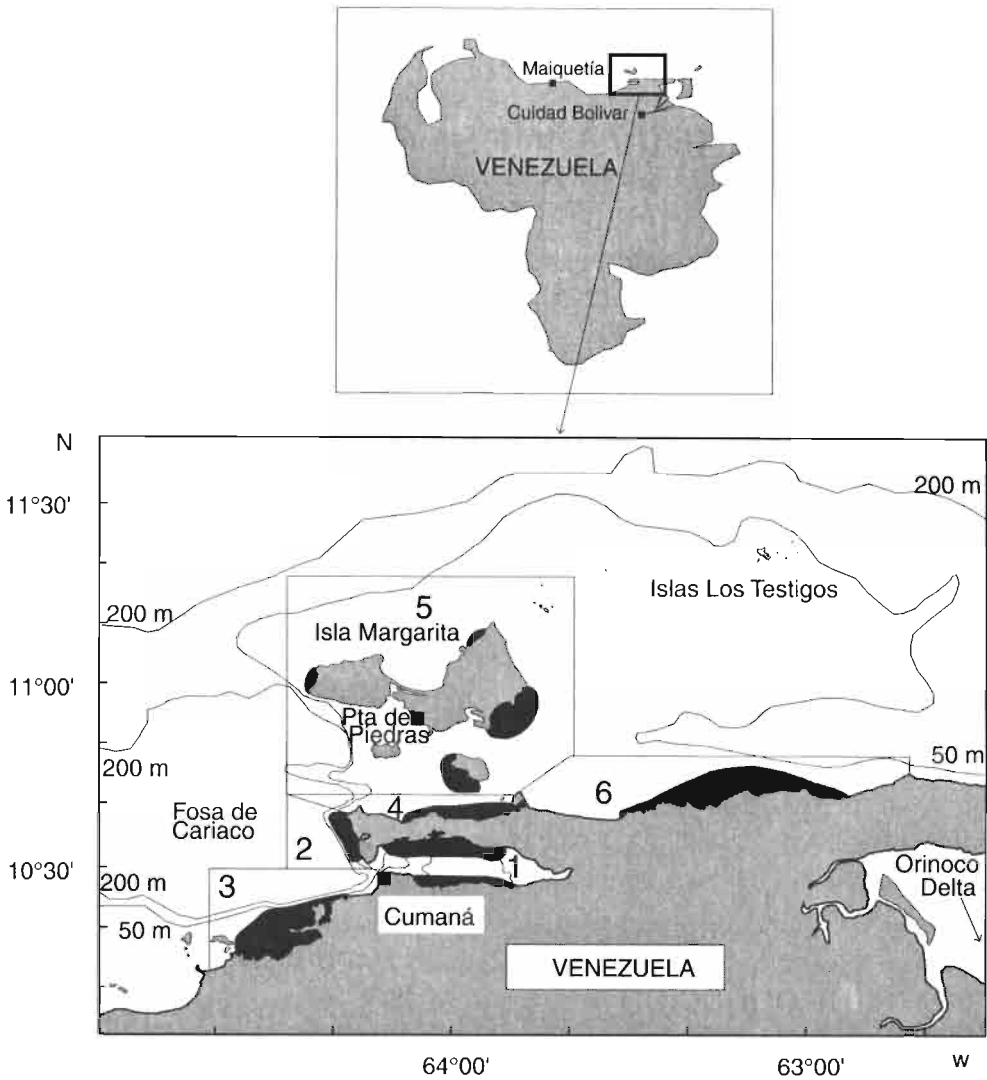


Figura 1
Localización de los placeres de pesca (áreas en negro) en seis sectores geográficos (1 Golfo de Cariaco; 2 Araya oeste; 3 Santa Fe; 4 Araya norte; 5 Margarita; 6 Carúpano) ubicadas en el área principal de la población en Venezuela.
Locations of fishing grounds (black areas) in six fishing sectors (1 Cariaco Gulf; 2 West Araya; 3 Santa Fe; 4 North Araya; 5 Margarita; 6 Carúpano) situated in main area of distribution of Venezuelan population (<50 m depth)

de pesca se restringen a un estrecho cinturón costero que raras veces excede cinco millas náuticas, cubriendo una pequeña porción, sobre fondos someros inferiores a 50 m, del área total de distribución del stock (Fig. 1). A finales de la década de 1980 la captura total estuvo alrededor de 50.000 t (Guzmán *et al.* este volumen). La plataforma presenta una orientación en sentido este-oeste a lo largo del margen suroriental del Mar Caribe. Esta orientación, el régimen de vientos alisios y la compleja topografía de la plataforma (cabos, valles submarinos y bancos costa afuera) favorecen la presencia de eventos de surgencia de enero a junio (Herrera y Febres, 1975). Hay un elevado influjo de agua de la descarga del Orinoco, estimado en $36.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ de valor promedio anual (Monente, 1990), con niveles máximos en agosto y septiembre. El efecto combinado de la surgencia costera inducida por el viento en la estación seca y del aporte de los ríos en la estación húmeda genera niveles relativamente altos de producción primaria, altamente variables en el espacio y el tiempo, con valores máximos de $3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en áreas de surgencia costera hasta valores mínimos de $0,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ costa afuera de las principales fuentes de surgencia (Varela *et al.*, este volumen).

Si bien los rasgos biológicos mayores de *Sardinella aurita* en el oriente de Venezuela son relativamente bien conocidos, la revisión realizada por Huq (este volumen) demostró la ausencia de conocimientos sobre algunos aspectos importantes del ciclo de vida de la especie en esta región. Aunque hay datos disponibles sobre el crecimiento y la alimentación (Huq, op. cit.), la estrategia reproductiva, su variabilidad interanual en relación a cambios ambientales y el esquema reproductivo son relativamente poco conocidos y, por lo tanto, investigados en este estudio. Hay consenso general que los criaderos se presentan en la parte sur del área de distribución (golfos de Cariaco y Santa Fe), los cuales sirven también como áreas de retención. Sin embargo, de acuerdo a diversos estudios contrapuestos revisados por Huq (op. cit.) las áreas de criadero efectivamente se presentan en el sur o, al contrario, en el área del norte expuesta a los vientos alisios y al transporte costa afuera. Esto contrasta con los estudios de Parrish *et al.* (1983) y de Bakun y Parrish (1990) sobre la ecología reproductiva de pequeños pelágicos costeros, quienes demostraron que la reproducción ocurre en áreas y períodos en los cuales la turbulencia y el transporte costa afuera son bajos, es decir, condiciones que favorecen la sobre-

vivencia larval. Sus análisis estuvieron fundamentados en diferentes casos de importantes áreas de surgencia de margen oceánico oriental y un caso de margen occidental (sur de Brasil) referente a *S. aurita*. ¿Son compatibles estas características de la especie descritas por Huq en el nororiente de Venezuela con lo reportado por Parrish *et al.* (1983) y Bakun y Parrish (1990), y con lo propuesto por Roy *et al.* (1992) sobre la ventana ambiental óptima para el reclutamiento ($5 \text{ m s}^{-1} < \text{velocidad del viento} < 6 \text{ m s}^{-1}$)?

El período de reproducción de *Sardinella aurita* es también objeto de alguna controversia, aun cuando la mayor parte de las investigaciones (revisadas por Huq, este volumen) indican mayor actividad de desove entre noviembre y febrero, es decir, aproximadamente seis meses después del final del período de surgencia. En los peces la maduración de las gónadas requiere una gran cantidad de energía y, por lo tanto, generalmente ocurre durante o justo después del período del año favorable a la alimentación (Hoar 1969; Woodhead 1960; Potts and Wootton 1984; Wootton 1992). ¿Como puede entonces *S. aurita* equilibrar su presupuesto energético si se reproduce principalmente en la estación menos productiva en el oriente de Venezuela? ¿Puede esto explicarse por el influjo de nutrientes provenientes del Río Orinoco en la época de lluvias de julio a octubre? En pequeños pelágicos, el desarrollo de las gónadas es generalmente responsable de un incremento en la condición de los individuos. En Senegal y Costa de Marfil, por ejemplo, Camarena (1986) y Le Loeuff *et al.* (1993), respectivamente, encontraron una relación positiva sin desfase temporal entre cambios en el índice gonadosomático y el factor de condición de *S. aurita*. Morimoto (1991) reportó lo mismo para la sardina japonesa *Sardinops melanostictus*. ¿Puede *Sardinella aurita* en el oriente de Venezuela almacenar grasas durante la estación de surgencia para reproducirse posteriormente?

En este trabajo tratamos de responder a las interrogantes arriba expuestas utilizando una combinación de datos biológicos y ambientales. Numerosos ejemplos de la literatura han mostrado que el análisis de los estadios de madurez sexual, distribuciones de frecuencias de tallas y factor de condición revelan aspectos importantes de la reproducción y alguna información sobre migraciones. Una cantidad poco usual de datos disponibles, conjuntamente con técnicas de análisis multivariado, nos han permitido proponer algunas respuestas a las preguntas anteriormente señaladas.

■ Materiales y métodos

Datos biológicos

Datos del Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias (FONAIAP) del Ministerio de Agricultura y Cría de Venezuela,

Año	N1	N2
56	440	440
57	437	437
58	1.004	1.004
59	746	746
61	1.246	1.246
62	687	687
63	942	942
64	1.115	1.115
65	1.105	1.105
66	1.065	1.065
67	5.664	5.664
68	4.145	4.145
69	1.010	1.010
71	1.793	1.920
72	1.372	1.372
73	2.142	2.142
75	2.050	2.146
76	5.087	5.087
77	6.827	8.716
78	2.069	2.954
79	1.587	4.853
81	2.379	2.579
82	7.260	8.229
83	4.982	5.182
84	5.167	5.167
85	5.471	5.571
86	7.067	7.067
87	5.725	5.825
88	4.984	4.984
89	2.946	2.946
Total	88.514	96.346

■ Tabla 1

Número de observaciones anuales en el conjunto de datos: N1 todas las variables, N2 todas las variables, exceptuando peso.

Number of yearly observations in the data set: N1 all variables, N2 all variables except weight.

M e s													
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	TOTAL
Sexo													
Machos	2.838	3.471	4.284	3.280	4.802	5.248	4.533	4 686	5.233	4.200	3.645	1.838	48.058
Hembras	2.804	3.381	4.016	3.289	4.865	4.686	4.636	4 782	5.426	4.373	3.712	1.868	47.838
Inmaduros*	0	37	94	0	49	42	0	0	0	28	85	117	452
Sector 1	995	1.855	2.377	1.841	3.280	3.939	2.781	2 472	2.661	1.842	1.770	1.096	26.909
2	1.069	998	1.103	867	1 179	413	735	606	1.644	885	723	771	10.993
3	2.294	2.113	2.979	1.101	702	1.071	1.682	1 189	1.093	811	1.120	601	16.756
4	199	300	244	119	660	340	660	1 588	1.406	1.334	892	480	8.222
5	824	1.445	1.518	2.451	3.739	3.627	3.142	3 128	3.403	3.025	2.347	785	29.434
6	259	178	173	190	156	586	169	485	452	704	590	90	4.032
TOTAL	5.640	6.889	8.394	6.569	9.716	9.976	9.169	9 468	10.659	8.601	7.442	3.823	96.346

* individuos jóvenes, sexo indeterminado

■ Tabla 2

Número de observaciones mensuales para todas las variables, exceptuando peso, por sexo y sector de pesca.

Number of monthly observations for all variables except weight, by sex and fishing sector.

para el período entre julio de 1956 y septiembre de 1989, fueron utilizados en este estudio. Muestras de 60 a 100 individuos de *Sardinella aurita* provenientes de uno o varios lances fueron obtenidos mensualmente durante el desembarque en plantas procesadoras. Se registró un total de 96.346 observaciones individuales distribuidas irregularmente sobre el período de estudio (Tabla 1), con mayor número de observaciones disponibles en los años más recientes (posteriores a 1973). En algunos años no se realizaron actividades de muestreo (1960, 1970, 1974 y 1980), debido a limitaciones de personal o a la ausencia de operaciones de pesca. Los muestreos provenían de seis sectores geográficos: Golfo de Cariaco, Araya oeste, Santa Fe, Araya norte, Margarita y Carúpano (Fig. 1, Tabla 2).

Para cada individuo la información registrada fue: fecha y sector de captura, longitud total en mm, peso en g, sexo y estadio de madurez sexual. Sin embargo, los datos de peso solamente estuvieron disponibles para 88.514 individuos (92% del total de observaciones). La observación macroscópica de las gónadas permitió separar los individuos en machos, hembras e inmaduros y definir ocho estadios de madurez sexual para machos y hembras, según Simpson y González (1967). Resumidamente, los estadios del 0 al 3 corresponden a juveniles, los estadios 4, 5 y 6 están próximos al comienzo o final de la reproducción y el estadio 7 corresponde a la reabsorción de huevos².

Se establecieron regresiones lineales trimestrales entre los logaritmos de los valores de longitud y peso. Se eliminaron del conjunto de datos los individuos que aparecieron fuera del intervalo de confianza del 99% en cada trimestre, asumiendo la presencia de un error de transcripción o de medición del peso. Luego de aplicar este filtro empírico se retuvieron 88.364 observaciones completas en el conjunto de datos.

² Según Simpson y González (1967), "estadio 0 = ovarios cilíndricos, translúcidos y alargados alrededor de 2 mm de ancho; 1 = más vascularizados y de un ancho de 2.5 a 3 mm; 2 = ovarios todavía mayormente translúcidos, con coloración anaranjada-roja, ocupan alrededor de la mitad de la cavidad corporal inocuada y contienen algunos huevos pequeños opacos; 3 = ovarios ocupan casi dos terceras partes de la cavidad corporal inocuada y contienen numerosos huevos opacos; 4 = ovarios ocupan la totalidad de la cavidad corporal inocuada; 5 = maduros: los huevos son transparentes y fácilmente expulsados con una ligera presión; 6 = recientemente desovados; 7 = ovario flácido y los huevos restantes están siendo reabsorbidos."

Factor de condición

Se utilizó el factor de condición individual (CF_i) propuesto por Le Cren (1951) y recomendado en el caso de crecimiento alométrico (ver Fréon, 1986 para una revisión):

$$CF_i = 100 W_i / W_{st_i} = 100 W_i / a L_i^b, \quad (1)$$

donde:

W_i = peso total individual observado;

W_{st_i} = peso total individual teórico;

$W_{st_i} = a L_i^b$, donde L_i = longitud individual, y a y b son constantes de la relación longitud-peso $W = a L^b$ ajustada por regresión funcional.

El procedimiento de estimación y los resultados se presentan en el Apéndice 1.

Un muestreo desigual en el espacio y el tiempo limita el uso de análisis de series de tiempo. En tales casos, estimados no sesgados de la medias por sector, mes o año pueden obtenerse por medio del modelo lineal generalizado (GLM, McCullag y Nelder 1989; SAS Institute Inc. 1989). La media corregida ("media poblacional esperada" o "LSmeans") estimada por el método de mínimos cuadrados representa un estimador no sesgado del factor de condición para un área y tiempo determinados. La ecuación del modelo es:

$$CF_{i,j,k,l} = m + a_i + b_j + c_k + d_{j,k} + e_{i,j} + f_{i,k} + g_{i,j,k,l} + \varepsilon_{i,j,k,l}, \quad (2)$$

donde m es una constante, $a \dots f$ son parámetros dependientes de los "efectos principales" relacionados a las variables de $año_i$, mes_j , $sector_k$ (variables de clase), respectivamente, y sus interacciones, g es el parámetro relacionado con la covariada L observada en el año i , mes j , sector k con l repeticiones, y ε es el residuo. En un primer análisis los individuos fueron separados por sexo, pero en vista de la similaridad de los resultados obtenidos, éstos fueron subsiguientemente agrupados.

Estadios de madurez sexual

Debido a la escasez de observaciones sobre gónadas en estadios de madurez 5 y 6 (1% y 0,6%, respectivamente), los cuales ocurren solamente durante y justo después del desove, se combinaron los estadios de madurez 4, 5 y 6 para describir los individuos maduros de ambos sexos (vale agregar que los estadios 5 y 6 siguen el mismo patrón estacional que el estadio 4, aunque este último es más abundante: 7,3%). La proporción de estos tres estadios combinados en las distribuciones de frecuencias de tallas (número de individuos por intervalo de clase de 1 cm) permitió estimar la longitud de primera madurez (Lm_{00}) y la longitud promedio de madurez sexual (Lm_{50}).

Un índice reproductivo (*REPROD*) fue estimado a partir de los individuos de tallas mayores que Lm_{00} (92. 834 individuos). *REPROD* es el cociente de los individuos en estadios reproductivos al número total de individuos de tallas mayores que Lm_{00} . En vista de la similaridad de los resultados se agruparon ambos sexos. Puesto que *REPROD* es una proporción se intentó ajustar un modelo logístico, ya que la distribución teórica es una binomial, utilizando la función de enlace “logit” (McCullag y Nelder 1989; procedimiento GENMOD, SAS Institute Inc. 1993). El modelo inicialmente retenido incluía las mismas interacciones que la Ecuación (2); no obstante el soporte lógico SAS no fue capaz de asignar suficiente memoria para ajustar este modelo debido al elevado número de interacciones. Solamente fue posible ajustar un modelo sin interacciones relativas al año:

$$E(REPROD_{i,j,k,l}) = f(x) = f(m + a_i + b_j + c_k + d_{j,k} + e L_{i,j,k,l}), \quad (3)$$

donde $f(x) = \exp(x)/(1+\exp(x))$, la función logística; m es una constante; $a \dots d$ son parámetros dependientes respectivamente en los efectos principales *B-año*_{*i*} (“año biológico”, es decir, el período de 12 meses entre agosto del año en curso y julio del año siguiente), *Mes*_{*j*}, *Sector*_{*k*} y sus interacciones; e = parámetro relacionado con la covariada *L* observada en el Año *i*, *Mes* *j*, *Sector* *k*, con *l* repeticiones. También se ajustó un modelo generalizado de la misma forma que la Ec. (2) por aproximación de la distribución binomial por una distribución normal:

$$REPROD_{i,j,k,l} = m + a_i + b_j + c_k + d_{j,k} + e_{i,j} + f_{i,k} + gL_{i,j,k,l} + \varepsilon_{i,j,k,l} \quad (4)$$

Variables ambientales

Datos de velocidad y dirección del viento de las estaciones meteorológicas costeras de Cumaná (período 1969 a 1989) y Punta de Piedras en la Isla de Margarita (período 1972 a 1989) fueron tomados de Aparicio y Contreras (este volumen) para la primera estación y de Campo y Velásquez (1991) para la segunda. Primero se consideró utilizar el transporte de Ekman estimado por Aparicio y Contreras (op. cit.) como un índice de surgencia. Sin embargo, imágenes satelitales muestran afloramientos de fitoplancton no sólo en aquellas partes de la línea de costa orientada a lo largo del eje del viento (en concordancia con la teoría de Ekman), sino también en otras áreas (Müller-Karger y Varela 1990). Esto está relacionado con la compleja topografía submarina (islas y bancos) de la región y a la existencia de un mecanismo particular en el Golfo de Cariaco, en el cual el agua superficial es transportada hacia afuera del mismo por los vientos predominantes y, subsecuentemente, reemplazada por aguas frías y ricas en nutrientes provenientes de la vecina Fosa de Cariaco (Richards 1960; Okuda *et al.* 1978). Por lo tanto, hemos estimado un segundo índice de surgencia independiente de la dirección del viento. Para ello, se estimó la velocidad media del viento en cada estación meteorológica. La estación de Cumaná está más influenciada por el efecto de la masa continental que la estación de la Isla de Margarita, especialmente con relación a los vientos alisios del noreste predominantes (Fig. 1). En consecuencia, la media anual de la velocidad del viento es 2 m s^{-1} más baja que la obtenida en la isla de Margarita (Aparicio y Contreras, este volumen). Este segundo índice de surgencia calculado es la media anual de las anomalías positivas de ambas estaciones, bajo la hipótesis simplificadora que los vientos promedios no intervienen significativamente en el proceso de enriquecimiento. Este índice mostró cambios temporales similares a los del transporte de Ekman (puesto que los vientos de velocidad más alta que el promedio provienen generalmente del este), exceptuando el año 1972 en la estación de Cumaná (Aparicio y Contreras, op. cit.). Finalmente, datos de viento de la estación meteorológica de Maiquetía (Fig. 1) fueron también utilizados, ya que cubren un período más largo (1956 a 1989) que las demás estaciones.

Se utilizaron registros del nivel mensual de las aguas en Ciudad

Bolívar como un indicador de la descarga del Río Orinoco. Este registro existe desde principios de siglo y fue tomado de Aparicio (este volumen).

Análisis multivariado

Se realizó un Análisis de Correspondencias Múltiples (ACM) sobre la mayor parte de las variables disponibles, seguido de una clasificación jerárquica sobre los cuatro primeros ejes. Puesto que los resultados obtenidos del ACM se ajustaron a los obtenidos por los métodos antes mencionados, éstos se presentan junto a la metodología utilizada en el Apéndice 3.

Resultados

Proporción sexual y longitud a la primera madurez

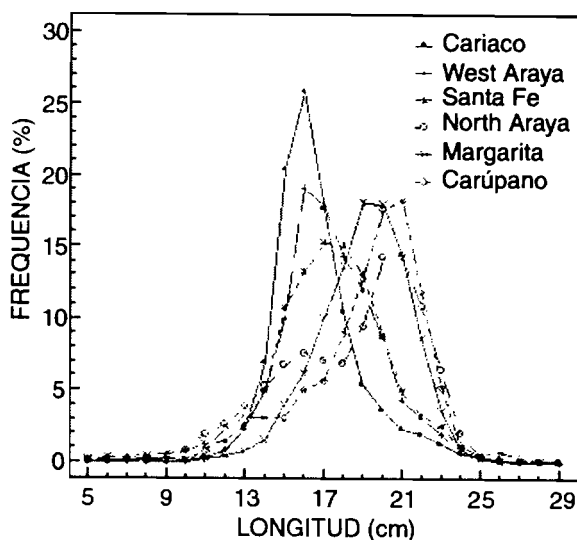
La proporción sexual de todas las muestras de *Sardinella aurita* no fue estadísticamente diferente de la unidad (s = no de hembras/no de machos = 0,995; $\chi^2 = 0,50$; $p = 0,48$), pero varió en función de la longitud (Apéndice 2).

La reproducción comienza a 15 cm (Lm_{00}) y alrededor de 50% de los individuos están maduros a 20 cm ($Lm_{50} = 19,7$ cm; Apéndice 2).

Variabilidad espacial y temporal en longitud

Las distribuciones de frecuencias de tallas como función de los sectores geográficos presentaron un gradiente norte-sur (Fig. 2). En el Área Sur (sectores del golfo de Cariaco, Araya oeste y Santa Fe) las longitudes modales estuvieron entre 16 cm y 18 cm, mientras que en el Área Norte (sectores de Araya norte, Isla de Margarita y

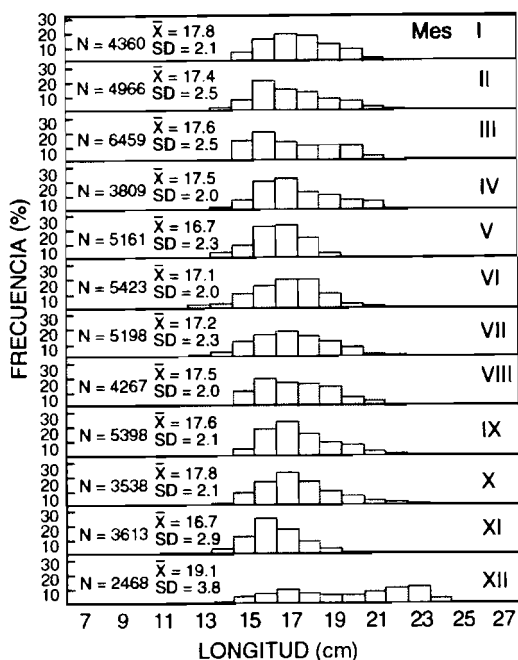
Figura 2
Distribución de frecuencias
de tallas en cada sector de
pesca (datos combinados
1956 a 1989)
*Length-frequency
distributions in each fishing
sector (combined data for
1956 to 1989)*



Carúpano) se encontraron entre 19 cm y 21 cm. Sin embargo, el rango de las distribuciones fue amplio en todos los sectores ($10 \text{ cm} < L < 24 \text{ cm}$), y ciertos sectores del Área Norte (Araya norte y Carúpano) mostraron frecuencias bimodales, en las cuales la moda secundaria (13 cm a 16 cm) incluía clases de longitud que eran más pequeñas o iguales a las modas primarias en el área del sur.

Se presentó estacionalidad en la abundancia relativa de individuos $> 19 \text{ cm}$ en el Área Sur, con un mínimo de mayo a junio y un máximo en diciembre (Fig. 3a). La estacionalidad observada fue fuerte, como lo ejemplifica la presencia de una moda a 22 cm en diciembre; sugiriendo inmigración en vez de crecimiento, el cual es relativamente lento a esta longitud ($0,5 \text{ cm mes}^{-1}$). Sin embargo, no fue evidente una tendencia compensatoria en la abundancia relativa de individuos $> 19 \text{ cm}$ en la distribución de frecuencias de tallas en el Área Norte (Fig. 3b).

(a)



(b)

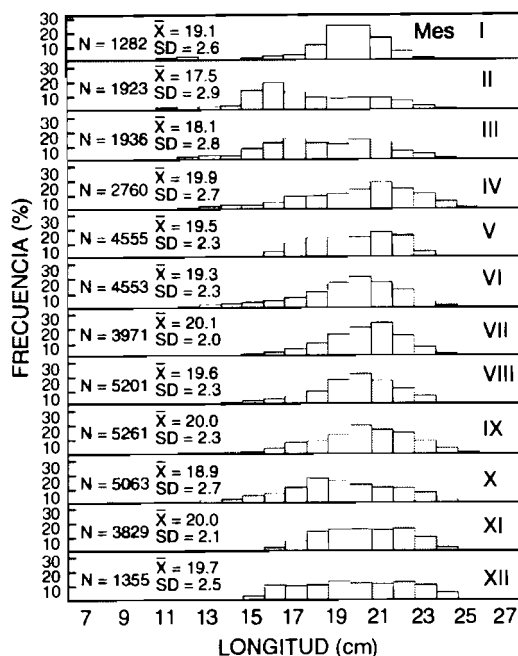


Figura 3

Distribución mensual de frecuencias de talla en los sectores del Área Sur (sectores del Golfo de Cariaco, Araya oeste y Santa Fe) (a) y del Área Norte (sectores de Araya norte, Margarita y Carúpano) (b), durante el período 1956–1989.

Monthly length frequency distributions (a) in the Southern Area (sectors Gulf of Cariaco, Araya west and Santa Fe) and (b) in the Northern Area (sectors north Araya, Margarita and Carúpano) during the period 1956–1989.

Variabilidad espacial en el factor de condición e índice reproductivo

Una regresión del tipo funcional arrojó los siguientes valores para la relación longitud-peso, donde b es significativamente mayor que 3 ($p < 0.001$; Apéndice 1):

$$W = (1.0377 \cdot 10^{-6}) L^{3.399}, \quad r = 0.98. \quad (5)$$

Los Modelos Lineales Generalizados (Ecuaciones 2 y 4) explicaron 49% de la varianza total en el factor de condición y 32% de la del índice reproductivo, respectivamente; todos los efectos e interacciones fueron significativos ($p < 0,0001$; Tablas 3 y 4). En ambos casos, la interacción entre año y mes fue la que más contribuyó a la suma de cuadrados (SS), pero dado el elevado número de grados de libertad correspondiente (df), el valor de los cuadrados medios fue relativamente pequeño y similar al de las otras interacciones. El

Fuente de variación	df	SS	MS	F
Modelo	(422)	522,4	1,2380	198,6*
Error	(87.939)	548,3	0,0062	—
Total Corregido	(88.361)	1.070,7	—	—
Año	(29)	54,86	1,8916	303,4*
Mes	(11)	7,45	0,6777	108,7*
Sector	(5)	11,75	2,3499	376,9*
Mes.Sector	(53)	19,25	0,3633	58,3*
Año.Mes	(247)	122,18	0,4947	79,3*
Año.Sector	(71)	67,28	0,9476	152,0*
Longitud	(1)	27,1	27,1082	4 347,7*

* $p < 0,001$

■ Tabla 3

Fuentes de variabilidad del factor de condición entre 1956 y 1989 resultantes del ajuste del modelo lineal generalizado (2). df: grados de libertad. F: test de Fisher.

Sources of condition factor variability between 1956 and 1989 resulting from the fit of general linear model (2). df: degree of freedom. F: Fisher's test.

valor más alto de los cuadrados medios, en ambos casos, se relacionó con la longitud (la única variable cuantitativa, por lo tanto $df = 1$), seguido por el año y sector para el factor de condición y por el año y mes para el índice reproductivo. El esquema de muestreo fue desafortunadamente demasiado desequilibrado para tomar en cuenta todas las interacciones en el estimado del “LSmeans”. Hemos, por lo tanto, ajustado los siguientes modelos, los cuales permitieron estimar los “LSmeans” por sector, año y mes, pero que no permitieron estudiar en detalle las interacciones relativas al año:

$$CF_{i,j,k,l} = m + a_i + b_j + c_k + d_{j,k} + gL_{i,j,k,l} + \varepsilon_{i,j,k,l}, \quad (6)$$

$$REPROD_{i,j,k,l} = m + a_i + b_j + c_k + d_{j,k} + fL_{i,j,k,l} + \varepsilon_{i,j,k,l}, \quad (7)$$

donde la notación es idéntica a la de las ecuaciones (2) y (4), respectivamente. Estos dos modelos generales explican 29% y 21%

Fuente	df	SS	MS	F
Modelo	(439)	25.005.563	56.960	98*
Error	(92.395)	53.483.522	579	—
Total Corregido	(92.834)	78.489.085	—	—
Sector	(5)	105.932	21.186	37*
B-año	(34)	2.041.177	60.035	104*
Mes	(11)	936.850	85.168	147*
Mes.sector	(55)	990.458	18.688	32*
B-año.mes	(246)	6.087.250	24.745	43*
B-año.sector	(83)	1.882.520	22.681	39*
Longitud	(1)	1.955.555	1.955.555	3.378*

* $p < 0,001$

■ Tabla 4

Fuentes de variabilidad en el índice reproductivo entre 1956 y 1989 resultantes del ajuste del modelo lineal generalizado (4) (B-año biológico, es decir, periodo de 12 meses entre agosto del año en curso y julio del año siguiente).

Sources of variability in reproductive index between 1956 and 1989 resulting from fit of general linear model (Eq. 4) (B-year biological year, i.e. 12 months period between August of current year and July of following year).

Criterio para evaluar la bondad de ajuste ($df = 92.834$)		
Criterio	Valor	F
Desviación	39.152,5	0,4062
Pearson χ^2	75.329,3	0,7816
Log verosimilitud	-19.576,2	—
Estadísticas de verosimilitud		
Fuente	df	χ^2
B-año	(33)	5.518,9*
Mes	(11)	1.147,9*
Sector	(5)	319,4*
Mes-sector	(55)	2.605,9*
Longitud	(1)	5.792,9*

* $p < 0.0001$)

■ Tabla 5

Estadísticas principales de la regresión logística aplicada a la Ec. (3) relativa al índice reproductivo entre 1956 y 1989 (B-año = año biológico, es decir, período de 12 meses entre agosto del año en curso y julio del año siguiente).

Main statistics of logistic regression applied to Eq. (3) relative to reproductive index between 1956 and 1989 (B-year = biological year, that is the 12 month period between August of the current year and July following year).

de la varianza total, respectivamente. En la regresión logística (Ec. 3) todos los criterios para evaluar la bondad de ajuste son significativamente diferentes de 1 ($p < 0,001$), y todos los efectos son significativos de acuerdo a los valores de sus χ^2 (Tabla 5). La contribución relativa de las variables independientes y los promedios predictivos por *Sector*, *B-año* y *Mes* de las ecuaciones (3) y (7) son similares. Los promedios corregidos del factor de condición distinguen al Área Sur, donde los valores no exceden de uno, del Área Norte donde son mayores que la unidad (Fig. 4). Esta diferenciación no se presenta para el índice reproductivo, ya que los dos valores extremos corresponden a sectores del Área Norte: 18% para Araya norte y 10% para Margarita.

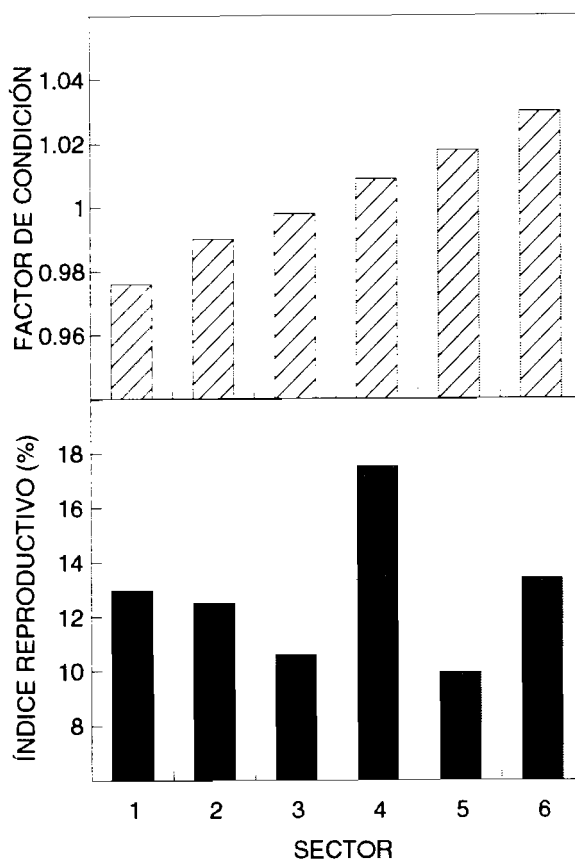


Figura 4
Factor de condición e índice reproductivo en función de los sectores de pesca (promedios predictivos 1956–1989)

Condition factor and reproductive index as a function of fishing sector (LSmeans of combined data for 1956 to 1989)

Variabilidad temporal en el factor de condición y la surgencia

A pesar de su pequeña amplitud (0,97 a 1,07), el factor de condición mostró una clara variabilidad estacional, con un máximo en agosto y un mínimo en diciembre-enero (Fig. 5). Se trató de relacionar esta variabilidad con las dos fuentes de producción en la región: surgencia costera y descarga del río Orinoco. El incremento del factor de condición en febrero empezó justo después del inicio de la surgencia costera y, como era de esperarse, una serie de vientos fuertes acompañó este aumento hasta junio. Pero fue después de este período que el factor de condición alcanzó sus máximos valores, de julio a octubre, correspondiendo a la estación

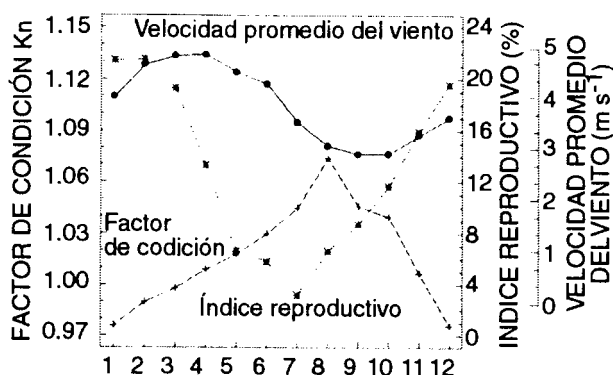


Figura 5

Cambios mensuales en la velocidad del viento en Cumaná y Punta de Piedras (ver Fig. 1) de 1972 a 1989, del factor de condición e índice reproductivo de 1956 a 1989 (promedios predictivos de datos anuales)

Monthly changes in mean wind speed in Cumaná and Punta de Piedras (see Fig. 1) from 1972 to 1989, and in condition factor and reproductive index from 1956 to 1989 (LS means of yearly data combined)

de lluvias y descarga máxima del río Orinoco (Aparicio, este volumen).

Ya que la mayor parte de los fenómenos biológicos y ambientales son estacionales, buscamos la confirmación de la relación entre fuentes de producción y factor de condición por medio del análisis de tendencias anuales. La variabilidad interanual del factor de condición (0,91 a 1,08) fue superior al rango de variación estacional (Fig. 6). Notesé que la tendencia a la disminución desde 1977 ocurrió cuando el muestreo era regular e intensivo (excepto para los años 1979 y 1980). Esta tendencia es similar a la observada para los dos índices de surgencia obtenidos de las estaciones meteorológicas en el área ($r = 0,52$ y $0,49$; $p < 0,05$). La serie de vientos más larga de la estación meteorológica de Maiquetía, la cual se ubica alrededor de 300 km al oeste de la zona de estudio, presenta una tendencia aun más marcada y, por lo tanto, altamente correlacionada con la serie del factor de condición ($r = 0,85$; $p < 0,001$). Sin embargo, los valores significativos de r se presentan sencillamente por la similitud de las tendencias en el factor de condición y el

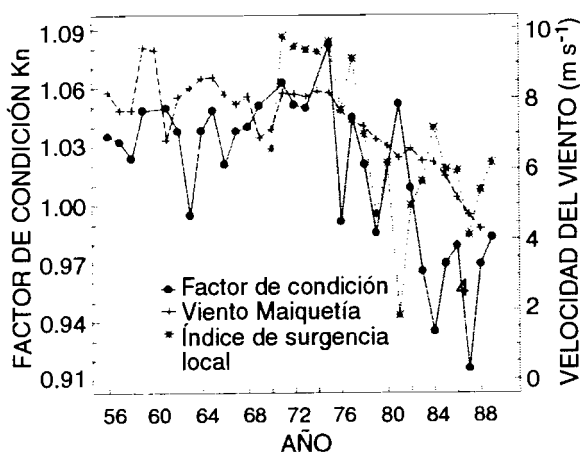


Figura 6

Cambios en el factor de condición medio (promedios predictivos 1956 a 1989), velocidad del viento en Maiquetía (1956 a 1989) y segundo índice de surgencia local (ver texto) para el nororiente de Venezuela (1975 a 1989)

Changes in average condition factor (LS means 1956 to 1989), wind speed at Maiquetia (1956 to 1989) and second local upwelling index (see text) for northeastern Venezuela (1975 to 1989)

índice de surgencia, pero no reflejan el hecho que los mínimos y máximos puntuales de las dos series no se corresponden. No se encontraron relaciones de tipo lineal o no-lineales entre el factor de condición y la descarga del río Orinoco

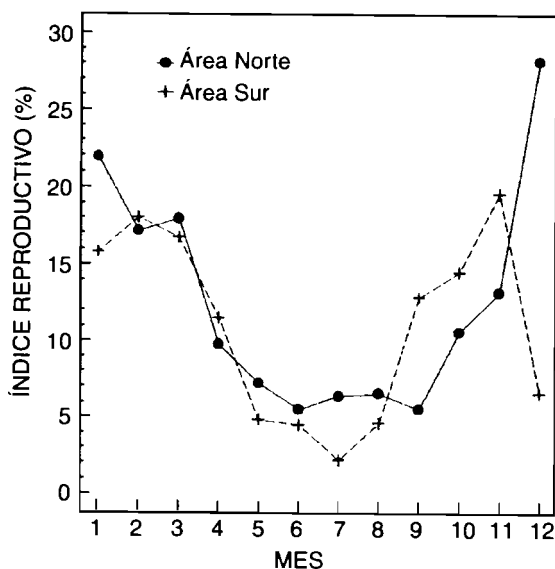
Variabilidad temporal en el índice reproductivo y el índice de surgencia

El período reproductivo de *Sardinella aurita* mostró una fuerte estacionalidad. Se extendió desde noviembre a mayo, es decir de cinco a seis meses después del máximo del factor de condición, cuando más del 16% de los individuos mayores que 15 cm estaban en estadios de madurez 4, 5 o 6 (Fig. 5). Un análisis detallado por sectores geográficos reveló una considerable variabilidad espacial y temporal. El pico de diciembre a enero se debió esencialmente a individuos del Área Sur. Por otra parte, la reproducción en el Área Norte disminuyó marcadamente en diciembre (Fig. 7). Adicionalmente, el aparentemente extenso período reproductivo enmascara la fuerte variabilidad interanual (aunque para análisis específicos del “Lsmeans” de la interacción B-año-mes se tuvo que agrupar los seis sectores, inicialmente utilizados en la ecuación (4), en las dos Áreas (Sur y Norte) para evitar un modelo desequilibrado; resultados

■ Figura 7

Cambios mensuales en el índice reproductivo en Área Sur (sectores de Cariaco, Araya oeste y Santa Fe) y Área Norte (sectores Araya norte, Carúpano y Margarita) de los placentes de pesca (promedios predictivos para datos combinados 1956-1989)

Monthly changes in reproductive index in Southern Area (Cariaco, west Araya and Santa Fe sectors) and Northern Area (north Araya, Carúpano and Margarita sectors) of fishing grounds (LSmeans of combined data for 1956 to 1989)

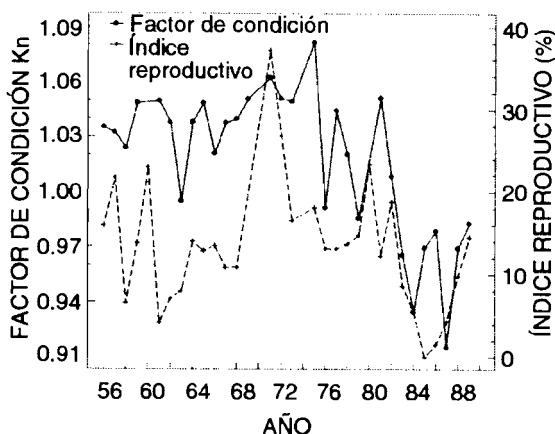


no mostrados). La duración del período reproductivo varía en función del año y puede ser temprano o tardío. Hemos tratado sin éxito de caracterizar los años tempranos o tardíos por variaciones paralelas en el factor de condición, índice de surgencia y/o descarga del Orinoco. Aun cuando se encontró una correlación significativa entre el factor de condición y el índice reproductivo anual (Fig. 8;

■ Figura 8

Comparación de cambios en el factor de condición promedio (enero a diciembre) e índice reproductivo promedio (sobre el "año biológico"; ver leyenda de la Tabla 3) de 1956 a 1989 (promedios predictivos)

Comparison of changes in mean condition factor (January to December) and mean reproductive index (over the "biological year"; see legend to Table 3) from 1956 to 1989 (LSmeans)



$r = 0,56$; $p < 0,002$), ésto refleja esencialmente la similitud entre las tendencias de las series correspondientes y no relaciones a corto plazo. En paralelo a la relación previamente mencionada entre factor de condición y velocidad del viento en Maiquetía, el índice reproductivo y la velocidad del viento en Maiquetía también parecen estar relacionados, pero en este caso el coeficiente de correlación es menor ($r = 0,47$; $p < 0,01$).

Los cambios estacionales en la longitud promedio durante el período reproductivo mostraron diferencias entre sectores. Para individuos en estadios de madurez 4, 5 y 6 (Fig. 9) hubo diferencias significativas entre las áreas Sur y Norte solamente durante los

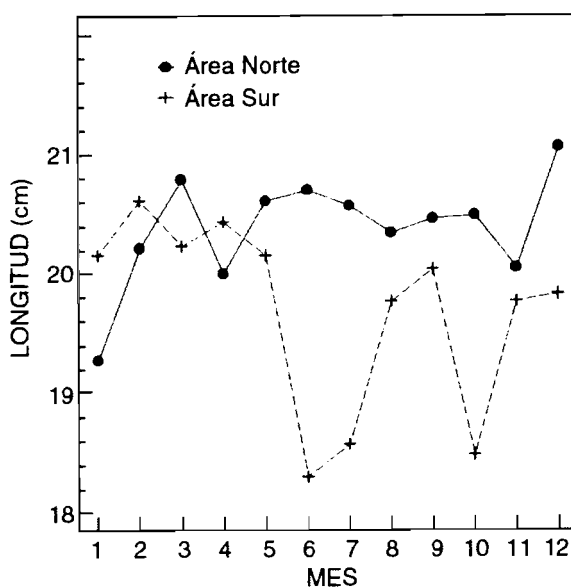


Figura 9

Cambios mensuales en la longitud promedio de los estadios de madurez 4, 5 y 6 entre enero y diciembre en Área Sur (sectores de Cariaco, Araya oeste y Santa Fe) y Área Norte (sectores Araya norte, Carúpano y Margarita) de los placeres de pesca (promedios predictivos de datos combinados 1956 a 1989)

Monthly changes in mean length of Maturity Stages 4, 5 and 6 between January and December in Southern Area (Cariaco, west Araya and Santa Fe sectors) and Northern Area (north Araya, Carúpano and Margarita sectors) areas (LS means of combined data for 1956 to 1989)

meses de junio a julio, cuando la reproducción es mínima, y en octubre. Durante el período reproductivo, las longitudes promedios difirieron solamente de un cm entre el norte y el sur. Este resultado contrasta con las amplias diferencias en longitud promedio observada entre sectores cuando se considera la población en su totalidad (Fig. 2).

Discusión

Ciclo de vida

La amplia distribución de jóvenes reclutas (Fig. 2) e individuos maduros (Fig. 4) indica que las zonas de criadero de *Sardinella aurita* en Venezuela no se restringen al área sur, en contraste con la hipótesis prevaleciente reportada por Huq (este volumen). No obstante, individuos mayores que 19 cm fueron abundantes en el área del sur solamente durante el período reproductivo (Fig. 3), lo cual sugiere fuertemente la ocurrencia de una migración reproductiva del norte al sur durante diciembre-enero. Esto se confirma por la similitud de la longitud promedio de los individuos reproductores sobre la totalidad de la región durante la estación de máxima reproducción (Fig. 9). En consecuencia, de lo anteriormente expuesto se puede proponer el siguiente ciclo de vida. En primer lugar, la reproducción ocurre fundamentalmente de noviembre a marzo. En el área del sur la estación reproductiva es corta con un pico generalmente en diciembre, e involucra individuos jóvenes que se han desarrollado en esta área durante su primer año de vida e individuos más viejos que han migrado rápidamente del área del norte. La migración de los individuos jóvenes hacia el área del norte ocurre después de su primera reproducción, probablemente a partir del mes de febrero, cuando los individuos más viejos regresan después de su corta migración reproductiva hacia el área sur (un esquema similar fue propuesto por Boëly *et al.* (1982) para la misma especie en el Senegal). En el área del norte la reproducción

se extiende por un período de tiempo mayor y los datos promediados revelan dos picos próximos (noviembre y febrero). Estos resultados son confirmados por el análisis multivariado (Apéndice 3).

En el área del sur, la irregularidad del desove en combinación con la relativa abundancia de individuos jóvenes sugiere que hay un reclutamiento significativo procedente de la reproducción que ocurre en el área norte. No conocemos por medio de cuales mecanismos (transporte pasivo de huevos y larvas o migración activa de juveniles) y a que edad ocurre el reclutamiento a los criaderos del sur.

La mayor limitación de nuestro análisis yace en la naturaleza desequilibrada del diseño muestral y en la presencia de interacciones espaciales y temporales en el factor de condición y el índice reproductivo (esta limitación fue parcialmente corregida por los estimados de “Lsmeans”). En cuanto se refiere al ciclo de vida de *Sardinella aurita*, la limitación mayor proviene del uso de artes de pesca comercial que submuestrearon las clases de tallas pequeñas, especialmente inferiores a 14 cm. Adicionalmente, la cobertura espacial estuvo limitada a ciertas áreas de pesca costeras, mientras que cruceros hidroacústicos (Cárdenas, este volumen) y muestreos de huevos (López 1972) han mostrado que durante ciertos años una fracción importante de la población, especialmente individuos grandes, pueden presentarse en los límites norte y este del área de distribución. Finalmente, puesto que el índice reproductivo es la proporción de individuos cercanos a la reproducción en relación con los individuos potencialmente aptos a reproducirse ($L_i > L_{m00}$), independientemente de la abundancia absoluta del primero (información no disponible), este índice puede presentar un sesgo.

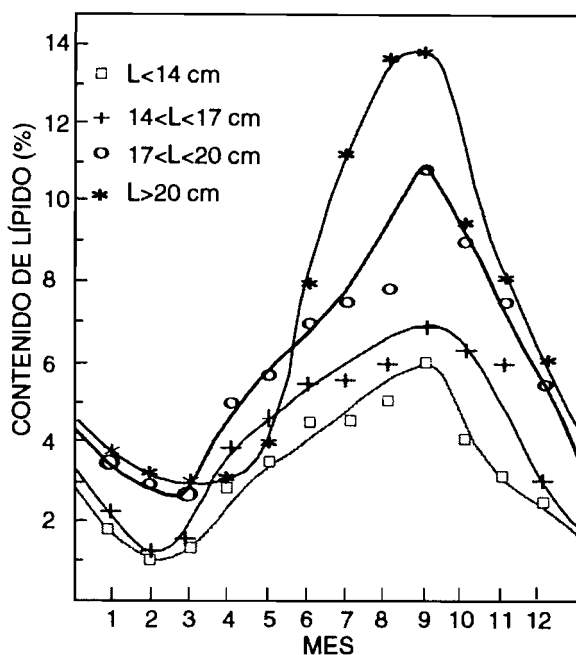
Estrategia reproductiva

Sardinella aurita en esta región presentó una fuerte alometría positiva y una proporción de sexos próxima a la unidad y balanceada, en concordancia con reportes previos para esta especie (Fontana y Pianet 1973; Boëly 1978; Fontana 1981; Huq, este volumen).

Un incremento importante del índice gonadosomático durante el período reproductivo debería incrementar el valor del factor de condición. Curiosamente, en el área de estudio, el pico reproducti-

vo no coincidió con el máximo del factor de condición, que se presenta cinco meses antes, sino con el mínimo. El incremento sostenido en el factor de condición de enero a junio puede deberse a una acumulación de reservas energéticas asociada con la alta productividad relacionada con la surgencia. La persistencia de los altos valores del factor de condición hasta octubre es difícil de explicar en el contexto de un presupuesto energético balanceado, especialmente el marcado incremento de julio a agosto. Probablemente esté relacionado con el enriquecimiento en nutrientes de la descarga del Orinoco, el cual alcanza valores máximos durante este período (Aparicio, este volumen). En el estudio del contenido de lípidos de esta especie entre septiembre de 1968 y mayo de 1971, Tornos *et al.* (1971) confirmaron el almacenamiento de grasas al final del período de surgencia, especialmente para tallas superiores a 17 cm (valor mínimo = 3% en marzo; valor máximo = 14% de agosto a septiembre; Fig. 10). Se concluye, por lo tanto, que la energía disponible durante el período de máxima producción planctónica no fue inmediatamente utilizada para la reproducción, sino almacenada como grasas y metabolizada para la reproducción varios

Figura 10
Estacionalidad del contenido de lípidos de muestras tomadas entre septiembre 1968 y mayo de 1971 (Tornos *et al.* 1971).
Fat content seasonality from samples taken between September 1968 and May 1971 (Tornos *et al.* 1971).



meses después. Esta estrategia de almacenaje es energéticamente costosa (Wootton 1979), y pudiera reflejarse en la pequeña longitud total máxima alcanzada por esta especie en esta área: 29 cm comparada con 39 cm en el área de Mauritania-Senegal donde la productividad es similar o ligeramente mayor (Fréon 1986), o 31 cm en Côte d'Ivoire y Ghana donde la productividad es menor (Marchal, 1993; Le Loeuff *et al.* 1993). En una revisión de la literatura sólo encontramos un ejemplo de una estrategia similar en un clupéido, *Sardina pilchardus* de las costas argelinas (Tomasini *et al.* 1989). Generalmente, *Sardinella aurita* es considerada como una especie oportunista que desova en diferentes condiciones espacio-temporales una vez satisfechos los requerimientos energéticos, pero cuyo período principal de desove corresponde al final del período de surgencia cuando el plancton es todavía abundante (Fréon 1986; Cury y Fontana 1988).

Utilizando el enfoque comparativo, Bakun (1996) definió tres requerimientos necesarios en un habitat adecuado para la reproducción de peces pelágicos: enriquecimiento (surgencia, mezcla, etc.), procesos de concentración (estabilidad de la columna de agua, convergencia, formación de frentes) y retención del ictioplancton al interior de un habitat apropiado. Esta combinación ideal se logra cuando los valores mensuales de velocidad del viento en la costa son del orden de 5 a 6 m s⁻¹ en corrientes de margen oriental de los océanos (Roy *et al.* 1992). Esta velocidad es mayor que el promedio mensual máximo para las dos estaciones continentales del presente estudio, pero corresponde con el valor máximo registrado en abril en Punta de Piedras (Isla de Margarita). En Venezuela desoves masivos al momento del máximo de surgencia, lo cual ocurre solamente en ciertos años, pudieran estar controlados por la cantidad de energía disponible en los meses precedentes a la maduración gonádica. Desoves masivos al momento del máximo del factor de condición (alrededor de agosto) se verían beneficiados por la ventaja combinada de baja turbulencia, lo cual minimizaría la dispersión de larvas y presas (Lasker 1981; Peterman y Bradford 1987), así como también de la baja intensidad del transporte costa afuera de las larvas; pero tendría la desventaja de ocurrir al comienzo de un período relativamente extenso de escasez de presas. Esta desventaja aparentemente es superada por el almacenamiento de energía en forma de lípidos, lo que permite un desfase reproductivo

de varios meses y permite colocar el desove en un período que precede al máximo de productividad biológica. Adicionalmente, la turbulencia moderada durante este período aumentaría la tasa de encuentro entre elementos del plancton y las larvas (Rothschild y Osborn 1988; MacKenzie y Leggett 1991). El transporte costa afuera de larvas puede estar limitado por la moderada intensidad de la surgencia, comparada con la de sistemas de margen oriental de los océanos, y por los complejos rasgos topográficos de la plataforma y la línea de costa (Fig. 1). Estos factores conjuntamente con la relativa extensión de la plataforma (Bakun *et al.* 1991) permitiría la presencia de numerosas zonas de retención [por ejemplo, efectos de islas y cabos, doble célula de circulación similar a las descritas por Jacques y Tréguer (1986)], aunque no se dispone de datos actualmente para explorar esta hipótesis. Finalmente, no se puede excluir la posible deflexión de la corriente superficial alrededor de la península de Araya, lo cual llevaría las larvas hacia la entrada del Golfo de Cariaco. Las larvas podrían entonces, por medio de migraciones verticales, penetrar al golfo utilizando la corriente subsuperficial resultante de la deriva superficial inducida por el viento (Richards, 1960). Esto explicaría la relativamente alta abundancia de juveniles en el golfo, a pesar de la irregularidad interanual de la reproducción en esta área de criadero.

La influencia de la variabilidad ambiental anual (velocidad del viento o descarga del Orinoco) sobre la biología de *Sardinella aurita* no se presentó de manera obvia en nuestros resultados. Esta se presenta sólo a través de la correlación, posiblemente espuria, observada entre la velocidad promedio del viento registrada en una estación meteorológica costera distante del área de estudio y el factor de condición de la población sobre un período de 30 años. Aunque las variaciones interanuales en el factor de condición se correlacionaron con las variaciones del índice reproductivo, nuestro ensayo para establecer una relación entre este último y el índice de surgencia no fueron exitosos. Este tipo de relación ha podido establecerse en otros casos, por ejemplo, en el ecosistema de la corriente de Benguela (Schüleín *et al.* 1995). Podría ser que en aguas venezolanas la variabilidad reproductiva interanual dependa de otros factores, a menos que los datos disponibles hayan sido insuficientes.

En conclusión, el resultado más resaltante es la observación de una estrategia reproductiva particular de *Sardinella aurita* en función de condiciones ambientales y topográficas que son distintas a las que se presentan en los márgenes orientales de los océanos. Esta estrategia consiste en desoves masivos en estratos espacio-temporales aparentemente subóptimos y efectuada por una utilización de la energía que no es típica de la especie. En algunos años, la estrategia poco usual del almacenamiento de energía fue reemplazada, u ocurrió de manera simultánea, con el esquema típico de utilización inmediata de la energía, lo cual sugiere cierto grado de oportunismo en la estrategia reproductiva de esta población. El desfase temporal entre el desove y la estación de surgencia permite a las larvas y juveniles crecer cuando las presas son más abundantes. Esta particular estrategia reproductiva y cierto grado de oportunismo en *S. aurita* explican las contradicciones aparentes en los resultados previamente obtenidos en el oriente de Venezuela.

Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento al Prof. M. Huq por proveer parte de la información utilizada en este trabajo. Asimismo, damos las gracias también al Dr F. Laloe por la ayuda brindada con aspectos estadísticos y a los Drs J. J. Albaret y P. Borsa por las mejoras en el manuscrito.

I Referencias

- APARICIO CASTRO, R., (este volumen) — Revisión de las características oceanográficas de la plataforma nororiental de Venezuela.
- APARICIO, CASTRO, R. y CONTRERAS, R., (este volumen) — Indices de surgencia costera inducida por el viento para la region nororiental de Venezuela.
- BAKUN, A., 1996 — *Patterns in the Ocean: Ocean Processes and Marine Population Dynamics*. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA and Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico: 323 p.
- BAKUN, A. y PARRISH, R. H., 1990 — Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: the Brazilian sardine (*Sardinella aurita*). *J. Cons. CIEM* 46 (3): 269–283.
- BAKUN, A., ROY, C. y CURY, Ph., 1991 — *The comparative approach: latitude-dependence and effects of wind forcing on reproductive success*. Int. Cons. Expl. Sea. SARP theme. Sess. V, H: 45 p.
- BOËLY, T., 1978 — *Biologie des deux espèces de sardinelles: Sardinella aurita (Valenciennes 1847) et Sardinella maderensis (Lowe 1841) des côtes sénégalaises*. Doctoral Dissertation. Université de Paris VI: 286 p.
- BOËLY, T., CHABANNE, J., FRÉON, P. y STÉQUERT, B. 1982 — *Cycle sexuel et migrations de Sardinella aurita sur le plateau continental ouest africain des îles Bissagos à la Mauritanie*. Rapp. P-v. Reun. CIEM 180: 350–355.
- CAMARENA, T., 1986 — *Les principales espèces de poissons pélagiques côtiers au Sénégal: biologie et évaluation des ressources*. These de Doctorat . Université de Bretagne Occidentale, France: 188 p.
- CAMPOS, M. y VELASQUEZ, F. R., 1991 — Resumen climatológico de la estación meteorológica de Punta de Piedras, Estado Nueva Esparta, Venezuela; período: 1966–1989. Document Scientifique Pôle de Recherche Océanologique et Halieutique Caraïbe, Fort-de-France 29: 79 p.
- CÁRDENAS, J., (este volumen) — *Distribución y abundancia ictica, con énfasis especial en la sardina, determinada por medio hidroacústicos*.
- CURY, Ph. y FONTANA A., 1988 — *Compétition et stratégies démographiques comparées de deux espèces de sardinelles (Sardinella aurita et Sardinella maderensis) des côtes ouest africaines*. *Aquat. Living Resour.* 1: 165–180.
- DERVIN, C., 1988 — *Comment interpréter les résultats d'une analyse factorielle des correspondances ?* Imp Institut Technique des Céréales et des Fourrages. Paris. 75 p.
- ESCOFIER, B. y PAGES, J., 1988 — *Analyses factorielles simples et multiples: objectifs, méthodes et interprétation*. Dunod, Paris. 241 p.
- FONTANA, A., 1981 — *Milieu marin et ressources halieutiques de la République Populaire du Congo*. Paris, Orstom, Trav. et Doc. 339 p.

- FONTANA, A. y PIANET, R., 1973 — *Biologie des sardinelles*, Sardinella eba (Val.) et Sardinella aurita (Val.) des côtes du Congo et du Gabon. Orstom Pointe-Noire, Doc. Cent. 31: 40 p.
- FRÉON, P. 1986 — *Réponses et adaptations des stocks de Clupeidés d'Afrique de l'Ouest a la variabilité du milieu et de l'exploitation: analyse et réflexion a partir de l'exemple du Sénégal*. Doctoral Dissertation. Université d'Aix-Marseille II; ORSTOM Editions, Paris, 287 p.
- FRÉON, P., EL KHATTABI, M., MENDOZA, J. y GUZMÁN, R. 1997 — Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* off the coast of Venezuela. *Marine Biology*, 128(3): 363–372.
- GUZMÁN, R., FRÉON, P. y MENDOZA, J. (este volumen) — La pesquería de sardina *Sardinella aurita* en el Oriente de Venezuela, su evolución espacio-temporal: período 1973–1989.
- HERRERA, L. y FEBRES, G. 1975 — Kinematics of the wind generated velocity field in the surface waters off eastern Venezuela, Caribbean Sea. *Bol. Inst oceanogr Univ Oriente* (Cumaná, Venezuela) 14: 165–186
- HOAR, W. S. 1969 — Reproduction Chapter 1. In: W.S. Hoar y Randall D.J. (eds) *Fish physiology*, vol. 3 Academic Press, New York: 1–485
- HUQ, M. F., (este volumen) — Estado del conocimiento biológico pesquero de la sardina, *Sardinella aurita* Valenciennes 1847 en el oriente Venezuela.
- JACQUES, G. y TRÉGUER, P. 1986 — Ecosystèmes pélagiques marins. *Collection Ecologie*, 19. Masson, Paris.
- LASKER, R. 1981 — *Marine fish larvae. Morphology, ecology and relation to fisheries*. University of Washington Press, Seattle.
- LE CREN, E.D., 1951 — The length weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20: 201–219.
- LE LOEUFF, P., MARCHAL, E. y AMON KOTHIAS, J. B. (Eds) (1993) — *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire*. Orstom Editions, Paris: 588 p.
- LÓPEZ, H. 1972 — *Distribución y abundancia estimada de huevos de sardina Sardinella anchovia en la región Oriental de Venezuela, 1968–1969*. Proyecto de Investigacion y Desarrollo Pesquero, Ministerio de Agricultura y Cría – PNUD-FAO. Ministerio de Agricultura y Cría, Venezuela, Informe Técnico, 46: 27 p.
- MACKENZIE, B. R. y LEGGETT, W. C. 1991 — Quantifying the contribution of small-scale turbulence to the encounter rates between larval fish and their zooplankton prey: effects of wind and tide. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73: 149–160
- MATHEWS, J. P., 1964 — *The pilchard of South Africa* (*Sardinops ocellata*). *Adm. South West Africa Mar. Res. Lab., Investigational Rep.* 10: 96 p.
- MARCHAL, E. 1993 — *Biologie et écologie des poissons pélagiques côtiers du littoral ivoirien*. In: Le Loeuff P, Marchal E y Amon Kothias JB (Eds) *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire*. Paris, Orstom: 237–269.
- MCCULLAG, P. y NELDER, J. A., 1989 — *Generalized linear models*. Chapman and Hall, London.
- MONENTE, J. A. (1990) — Influencia del río Orinoco. Materia en suspensión. *Mems Soc Cienc nat, La Salle*, 49–50 (131, 134): 347–360
- MORIMOTO, H., 1991 — *Relationships between reproductive ability and nutritional body condition in Japanese*

- sardine*. Int. Counc. Expl. Sea. Pelagic Fish Committee. Session V, H: 19 p.
- MÜLLER-KARGER, F. y VARELA, R. 1990 — Influjo del río Orinoco en el mar Caribe: observaciones con el CZCS desde el espacio. *Mems Soc Cienc nat, La Salle*, 49–50 (131–134): 361–390
- OKUDA, T., BENÍTE, Z. J. A., BONILLA, J. R. y CEDEÑO, G., 1978 — Características hidrográficas del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 17 (1 y 2): 69–88.
- PARRISH, R. A., BAKUN, A., HUSBY, D. M. y NELSON, C. S., 1983 — Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. In: Sharp, G. and Csirke, J. (Eds.) Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. *FAO Fish. Rep.* 291 (3): 731–777.
- PETERMAN, M. R. y BRADFORD, M. J. 1987 — *Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy* (*Engraulis mordax*). Science, Wash., DC 235: 354–356
- POTTS, G. W. y WOOTON, J. R., 1984 — *Fish Reproduction: strategies and tactics*. Academic Press: 410 p.
- RICHARDS, F. A., 1960 — Some chemical and hydrographic observations along the north coast of South America. I. Cabo Tres Puntas to Curacao, including Cariaco Trench and the Gulf of Cariaco. *Deep Sea Res.*, 7: 163–182.
- ROTHSCHILD, B. J. y OSBORN, T. R. 1988 — The effect of turbulence on planktonic contact rates. *J. Plankton Res.* 10: 465–474.
- ROY, C., CURY, P. y KIFANI, S., 1992 — Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromise. *S. Afr. J. mar. Sci.* 12: 135–146
- ROUX, M., 1985. Algorithme de classification. Masson, Paris: 142 p.
- SAS INSTITUTE INC., 1989 — SAS/STAT User's Guide, Version 6. SAS Institute Inc, Cary North Carolina, 2: p 846
- SAS INSTITUTE INC., 1993 — SAS/STAT Software: the GENMOD Procedure, release 6.09. SAS Institute Inc, Cary North Carolina, Technical Report P-243: p 88
- SCHÜLEIN, F. H., BOYD, A. J. y UNDERHILL, L. G., 1995 — Oil-to-meal ratios of pelagic fish taken from the northern and southern Benguela system: seasonal patterns and temporal trends (1951–1993). *S. Afr. J. Mar. Sci.* 15: 61–82.
- SIMPSON, J. G. y GONZÁLEZ, G., 1967 — *Algunos aspectos de las primeras etapas de vida y el medio ambiente de la sardina, Sardinella anchovia, en el Oriente de Venezuela*. Serie Recursos y Explotación Pesquera, Ministerio de Agricultura y Cría, Venezuela. 1 (2): 39–84.
- TOMASINI J. L., BOUCHEREAU, J. L. y BENSATLA-THALET, A., 1989 — Reproduction et condition chez la sardine (*Sardina pilchardus*) Walbaum, 1792) des côtes oranaises (Algérie). *Cybiurn* 13 (1): 37–50.
- TORNES, E., GEORGE, P. y SÁNCHEZ, D., 1971 — *Variación en el contenido de grasa y sólidos no grasos en cuatro especies de importancia industrial en Venezuela*. Proyecto de Investigación y Desarrollo Pesquero, Ministerio de Agricultura y Cría – PNUD-FAO. Ministerio de Agricultura y Cría, Venezuela, Informe Técnico, 35: 30 p.
- VARELA, R., CARVAJAL, F. y MÜLLER-KARGER F. (este volumen) — El fitoplancton en la plataforma nororiental de Venezuela.

WOODHEAD, A. D., 1960 — Nutrition and reproductive capacity in fish. *Proc. Nutr. Soc.*, 19: 23–28.

WOOTTON, R. J., 1979 — *Energy cost of egg production and environmental determinants of*

fecundity in teleost fishes. Symposia of Zoological Society of London. Academic Press, 44: 133–155.

WOOTTON, R. J., 1992 — *Ecology of Teleost Fishes* (2nd Ed.), Chapman and Hall. 404 p.

Apéndice 1: Estimado de los parámetros de la relación longitud-peso

Se ajustó la relación:

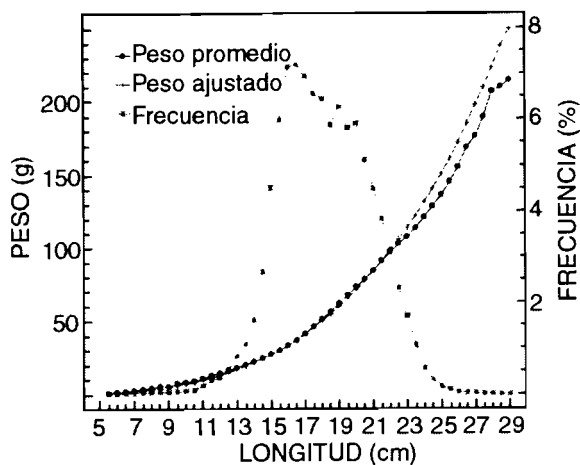
$$W = a L^n \quad (A1)$$

donde L es la longitud total para un individuo, W el peso, a y n son constantes. Por tratarse de un estudio biométrico, hemos retenido el ajuste por el eje mayor o regresión de Tessier (ver Fréon, 1986 para una revisión bibliográfica).

Al ajustar la ecuación (1) a 88.364 observaciones filtradas se obtuvo:

$$W = 1,0377 \cdot 10^{-6} L^{3.399} \quad r = 0.98 \quad (A2)$$

Ya que no es posible visualizar la nube de puntos, la calidad del ajuste se representa sobre la misma figura por la curva teórica, la curva de los valores promedios observados por intervalos de clase de 0,5 cm y el histograma de frecuencias de tallas (Fig. A1.1). Aunque el ajuste es satisfactorio para el rango de longitudes 13–22 cm, que representa 94% del número total de observaciones y explica el alto valor del coeficiente de correlación r , no ocurre así para los intervalos de clase extremos. En efecto, los individuos grandes siempre presentan en promedio un peso inferior al valor teórico. Al contrario, los individuos pequeños son en promedio más pesados que los valores teóricos, lo cual debido a efectos de escala no es aparente sobre la figura A1.1., pero aparece claramente sobre la figura A1.2. en la cual se presenta el factor de condición por talla y sexo. Aun cuando las clases de longitud extremas sólo representan 6% de la muestra total, el número absoluto de observaciones es importante (1.813 individuos <13 cm y 3.546 ≥ 22 cm). Por lo tanto, es legítimo pensar que se presenta un posible cambio de alometría a medida que procede el crecimiento, especialmente con-



■ Figura A1.1
Relaciones longitud-peso observadas (valores promedios de intervalos de clase de 0,5 cm) y teóricas (ecuación (A5)) y distribución de frecuencias de tallas muestreada (1956-1989).

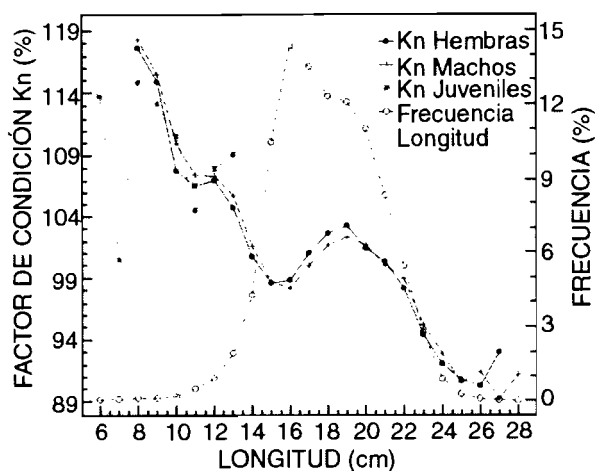
Observed (0.5 cm class means) and theoretical (equation (A5)) length-weight relationships and sample length frequency distribution (1956-1989).

siderando que un cambio de pendiente puede apreciarse alrededor de 22 cm en la figura A1.2., mientras que entre 17 y 22 cm la relación es prácticamente lineal. Tomando en consideración lo anterior, hemos recalculado la relación longitud-peso para tres grupos de longitud:

$$-L < 13 \text{ cm:} \quad W = 1,8630 \cdot 10^{-6} L^{3,300} \quad r = 0,96 \quad (\text{A3})$$

$$-13 \text{ cm} < L < 22 \text{ cm:} \quad W = 2,0967 \cdot 10^{-6} L^{3,261} \quad r = 0,97 \quad (\text{A4})$$

$$-L > 22 \text{ cm:} \quad W = 4,3265 \cdot 10^{-8} L^{3,974} \quad r = 0,70 \quad (\text{A5})$$



■ Figura A1.2
Factor de condición como función de la longitud y sexo (ecuación (6) en el cuerpo del texto) y distribución de frecuencias de tallas muestreada (1956-1989).

Condition factor as a function of length and sex (equation (6) in the main body text) and sample length frequency distribution (1956-1989).

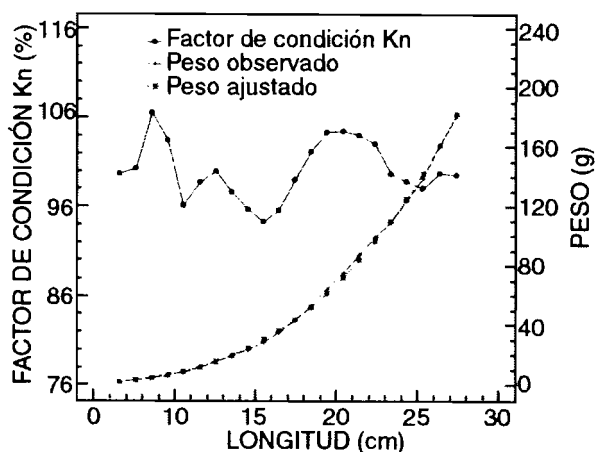
La figura A1.1 sugiere que el ajuste no está forzado por los puntos extremos, como es generalmente el caso cuando la distribución de los datos es homogénea. En consecuencia, se hizo un ajuste de regresión de Tessier utilizando valores promedios de longitud y peso por intervalos de clase de un cm. Se obtuvo un mejor ajuste global y un valor menor de n , aun cuando se observaron residuos mayores en las clases de tallas más abundantes (Fig. A1.3):

$$W = 4.1803 \cdot 10^{-6} L^{3.133} \quad (A6)$$

Aun cuando no tenga mayores consecuencias sobre otros resultados obtenidos, se puede especular sobre el significado de las desviaciones de la curva teórica de 2% de los individuos pequeños y 4% de los de mayores tallas. Dos interpretaciones son posibles. En la primera ocurre un doble cambio de alometría, lo que justificaría el uso de las relaciones (A3), (A4) y (A5) para describir la evolución teórica del peso en función de la longitud y para estimar el factor de condición individual. Esta interpretación contradice observaciones realizadas sobre la misma especie en otras regiones (Boëly, 1978; Fontana y Pianet, 1973). La segunda interpretación asume alometría constante. En este caso se puede retener la relación (A6), por ajuste de valores promedios por clase de talla, o la relación (A2) del ajuste del conjunto total de datos. En el primer caso, el factor de condición en función de la longitud sería mucho más estable

■ Figura A1.3
Relaciones longitud-peso
observadas (valores
promedios de intervalos de
clase de 1 cm) y teóricas
(ecuación (9)) y factor de
condición correspondiente
en función de la longitud.

*Observed (1 cm class
means) and theoretical
(equation (9)) length-weight
relationship and
corresponding condition
factor as a function of
length.*



y sin tendencia. En el segundo caso, la Fig. A1.2. puede interpretarse considerando que el aumento de peso es mayor para los individuos jóvenes como consecuencia del desarrollo en estratos espacio-temporales favorables (golfos de Cariaco y Santa Fe, norte de Araya, donde la producción primaria es más elevada y/o de mayor extensión en el tiempo, Varela *et al.*, este volumen). Mientras que los individuos grandes estarían en promedio por debajo del peso esperado, quizás debido a migraciones en mayor escala y un consumo más rápido de las reservas de lípidos durante la maduración de las gónadas. Sin embargo, un análisis más fino mostró que los individuos grandes pueden alcanzar valores del factor de condición, estimado de la relación (A_2), por encima de 100% en estratos espacio-temporales favorables (septiembre-octubre en los sectores del norte y agosto en los sectores del sur). Por lo tanto, se retuvo la segunda interpretación en la estimación del factor de condición por medio de la relación (A_2).

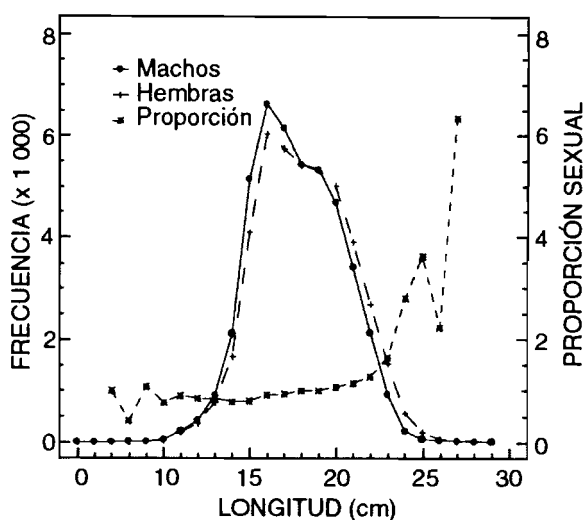
Las diferencias en la relación longitud-peso reportadas en la literatura (ver Huq, este volumen, para una revisión) están asociadas con los diferentes métodos de regresión utilizados (ajuste sobre el conjunto de datos o valores promedios, regresión de Y sobre X o eje mayor), tamaños de las muestras y rangos de longitudes observados. En todo caso, esta especie muestra, sin lugar a dudas, una alometría positiva considerando que el exponente de la relación longitud-peso es siempre mayor que tres para todos los intervalos de talla analizados. La pronunciada pendiente para las clases de talla mayores que 23 cm probablemente esté incrementada por la sensibilidad de la regresión a valores extremos.

Apéndice 2:

Proporción de sexos, L_{m00} , L_{m50} y factor de condición en función de la madurez sexual

A pesar de un valor global no significativamente diferente de uno, la proporción sexual fue significativamente menor a uno ($p < 0,01$) para las clases de tallas entre 13 y 17 cm y mayor que uno ($p < 0,01$) en las clases de tallas entre 20 y 27 cm (Fig. A2.1). Este se incrementó abruptamente y sobrepasó el valor de dos más allá de los 24 cm, donde el número de individuos todavía no es despreciable (771, 231, 71 y 22 individuos, respectivamente). Para los dos últimos intervalos de talla (28 y 29 cm) solamente se observaron ejemplares hembras. Este patrón también se observó en las poblaciones del oeste africano en Senegal (Boëly, 1978), Costa de Marfil y Ghana (Marchal, 1993) y el Congo (Fontana, 1981). Por lo tanto, parece que las hembras de esta especie tienen una longevidad mayor que los machos o alcanzan mayores longitudes máximas.

Figura A2.1
Evolución del número de machos y hembras en función de la longitud y la proporción sexual correspondiente (1956–1989).
Evolution of number of males and females as a function of length and corresponding sex ratio (1956–1989).



La curva de frecuencias acumulada de los individuos que han alcanzado o sobrepasado el estadio de madurez 4 (Fig. A2.2) indica que la reproducción comenzó a los 15 cm (Lm_{00}) y que 50% de los individuos estaban maduros a partir de 19,7 cm (Lm_{50}) y que todos los individuos se habían reproducido a 25 cm (Lm_{100}). En Senegal, Boëly (op. cit.) indica valores mayores ($Lm_{50} = 23,2$ cm y $Lm_{100} = 31,1$ cm después de la conversión a longitud total según la ecuación propuesta por este autor), mientras que en Côte d'Ivoire y Ghana (Marchal 1993) se observaron valores similares a los obtenidos en este estudio ($Lm_{50} = 18,4$ cm). En el Congo, Fontana (1981) reportó valores de Lm_{00} (20,2 cm) más altos que los reportados en Venezuela, pero valores similares de Lm_{100} (25,7 cm), lo cual implica un incremento más marcado en la madurez en función de la longitud. Vale destacar que esta especie alcanza una longitud máxima de solo 29 cm en Venezuela, comparado a los valores más altos en otros países (39 cm en Senegal, 31 cm en Costa de Marfil y Ghana, y 37 cm en el Congo), pero esta longitud no es estrictamente proporcional a la longitud de maduración (ver discusión en el cuerpo principal del trabajo).

El factor de condición de las hembras aumentó de 98% en el estadio 0 a 106% en el estadio 6 y, como era de esperarse, presentó una

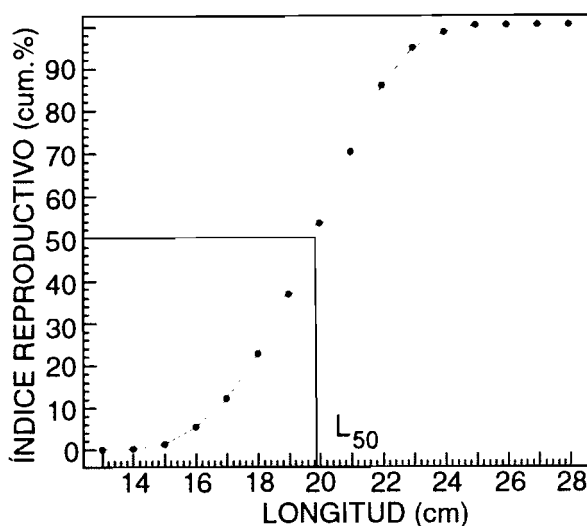
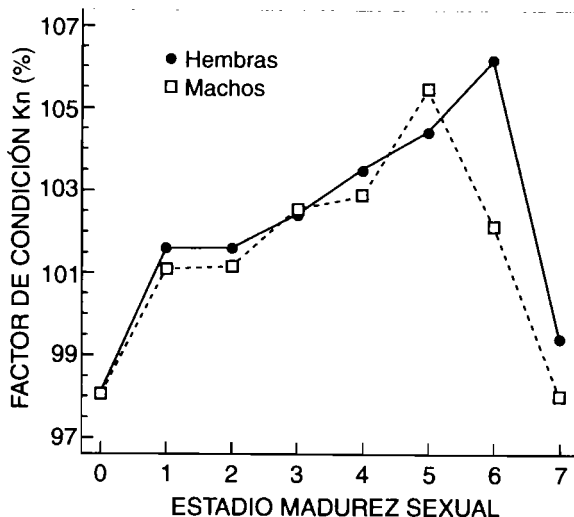


Figura A2.2
Longitud de frecuencias
acumuladas de individuos
que han alcanzado o
sobrepasado el estadio de
madurez 4 (1956-1989).

*Cumulative length frequency
of individuals which have
reached or passed maturity
stage 4 (1956-1989).*

disminución marcada en el estadio 7 (Fig. A2.3). Vale destacar la importante diferencia entre machos y hembras en el estadio 6, lo cual pudiera estar relacionado con las dificultades de identificar este estadio en machos (pero recuerdesé que los estadios 4, 5 y 6 fueron agrupados en este análisis).

Figura A2.3
Factor de condición en función
del estadio de madurez sexual
y sexo (1956–1989)
*Condition factor as a function
of maturity stage and sex
(1956–1989).*



Apéndice 3: Análisis multivariado

■ Análisis de correspondencias múltiple

Con el objeto de obtener una representación global de la información contenida en el conjunto de datos, se utilizó un análisis de correspondencias múltiple (ACM). Este método presenta dos ventajas: en primer lugar los efectos no-lineales pueden ponerse en evidencia y, en segundo término, permite la asociación de variables cualitativas (estratos de tiempo y espacio, estadios de madurez, etc.) y cuantitativas (longitud, factor de condición, etc.). Se retuvieron cinco variables (longitud, factor de condición, estadios de madurez, épocas y sector), las cuales fueron codificadas en 26 clases diferentes.

A fin de evitar sesgos, la codificación se realizó con un número equilibrado de observaciones en las diferentes clases, en vez de codificar clases que tuvieran el mismo intervalo de amplitud. En efecto, la distancia en el espacio multivariado al centro de gravedad (baricentro) depende del número de observaciones (Escofier y Pagès, 1988). Para las variables cualitativas el estado de la variable generalmente representa una modalidad. De esta manera las contribución de una variable a la varianza del eje es la suma de la contribución de todas las clases posibles, lo cual permite medir la relación entre la variable y el eje.

Las variables fueron codificadas de la siguiente manera:

Longitud, codificada en cinco clases con igual número de observaciones: t1 ($L < 159$ mm), t2 ($159 \text{ mm} < L < 173$ mm), t3 ($173 \text{ mm} < L < 187$ mm), t4 ($187 \text{ mm} < L < 204$ mm) y t5 ($L > 204$ mm).

Factor de condición, representada por cinco clases con igual número de observaciones: fc1 (fc 92,43), fc2 (92,43 < fc 98,11), fc3 (98,11 < fc 103,2), fc4 (103,2 < fc 108,71) y fc5 (fc > 108,71).

Madurez sexual, Considerando la elevada abundancia de las cuatro clases correspondientes a los estadios de madurez de 0 a 3 éstas no se modificaron y fueron codificadas como: ma1, ma2, ma3, ma4. Los menos abundantes individuos maduros (estadios 4 y 5) y post-desovantes (estadios 6 y 7) fueron agrupados en una sola clase: ma5.

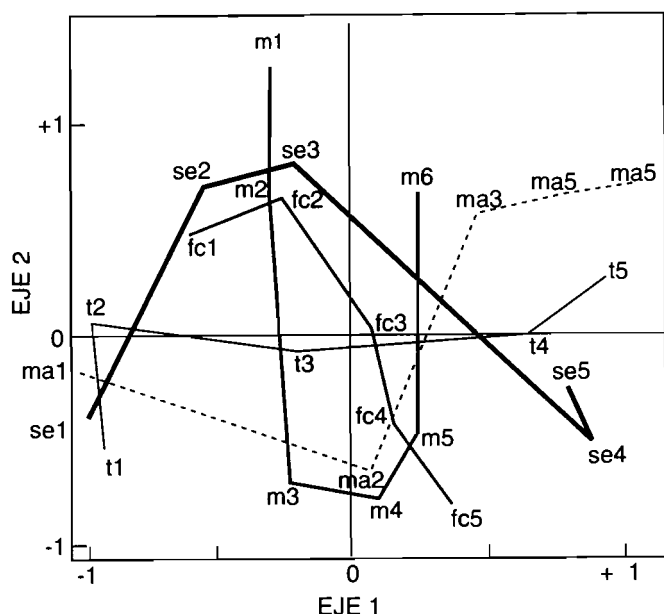
Epocas; Retuvimos seis bimestres de m1 a m6 desde el comienzo del año.

Sector; el sector 6 fue poco muestreado; por lo tanto estas observaciones fueron sumadas a las del vecino sector 5 (el código sc5 identifica los dos sectores agrupados). En consecuencia esta variable presenta cinco clases: sc1, sc2, sc3, sc4 y sc5.

La estacionalidad de la pesquería y la variabilidad del muestreo en el espacio y el tiempo determinan el desigual número de observaciones en las clases de las dos últimas variables, pero estas desviaciones no son muy grandes y tienen un impacto menor sobre el análisis. El sexo fue inicialmente retenido como una variable, pero fue suprimido posteriormente debido a su escasa contribución a la varianza total. El año fue también considerado inicialmente como una variable, pero igualmente fue suprimido debido a las dificultades en interpretar su influencia, fundamentalmente asociada con la alta variabilidad en la tasa de muestreo.

Puesto que el análisis de conjunto de datos codificados disyuntivamente conduce a una visión pesimista de la información extraída (Dervin, 1988), los valores propios obtenidos del ACM son siempre pequeños. Los dos primeros ejes explican la mayor parte de la variabilidad en el espacio y el tiempo, aun cuando sólo representan, respectivamente, 6,64% y 5,34 % de la varianza total.

Tres variables (longitud, estadio de madurez y sector) contribuyen de manera equivalente para explicar 91,4% de la varianza del primer eje. En el segundo eje, las variables bimestre y factor de condición contribuyen, respectivamente, con 37,8% y 24,1% de la varianza total explicada por este eje.



■ Figura A3.1

Proyección de las variables de clase sobre los ejes 1 y 2 del análisis de correspondencias múltiple.

Projection of variable classes on axes 1 and 2 from multiple correspondence analysis.

En el primer eje (Fig. A3.1) se observa una asociación de las pequeñas tallas (t1, t2) con individuos inmaduros (ma 1) y los sectores (sc1, y secundariamente sc2 y sc3) considerados como criaderos. Este grupo se opone a los individuos de grandes tallas (t4, t5) con estadios avanzados de madurez (ma3, ma4) o en período de desove (ma5) asociados con los sectores sc4 y sc5 considerados como las principales áreas reproductivas.

En el segundo eje se observa un primer grupo formado por los bimestres m1, m2 y m6, asociado con los sectores sc2 y sc3, con bajo factor de condición (fc1, fc2), relacionado en cierto grado con individuos maduros, y un segundo grupo formado por el resto de los bimestres del año, elevado factor de condición (fc4, fc5) y juveniles (ma2).

Clasificación jerárquica

La clasificación jerárquica permite distribuir objetivamente las diferentes clases en grupos homogéneos. Una solución interesante consiste en utilizar las coordenadas de las clases en los primeros ejes obtenidos del ACM como datos de entrada. Esta técnica presenta dos ventajas. Primero, las nuevas variables obtenidas del ACM no están correlacionadas, por lo tanto, limita la información redundante de variables asociadas (Roux, 1985). Segundo, al retener solamente los ejes principales se selecciona los elementos que estructuran la matriz de datos. En este caso se utilizaron los cuatro primeros ejes (Fig. A3.2). Entre los diferentes métodos disponibles para evaluar distancias, se utilizó la más comúnmente usada distancia euclidiana.

Pueden distinguirse cuatro grupos de los cuales el segundo puede dividirse en dos subgrupos:

Grupo 1: incluye el sector 4, las mayores tallas (t5) y los individuos maduros (ma5), en asociación con el último bimestre (m6).

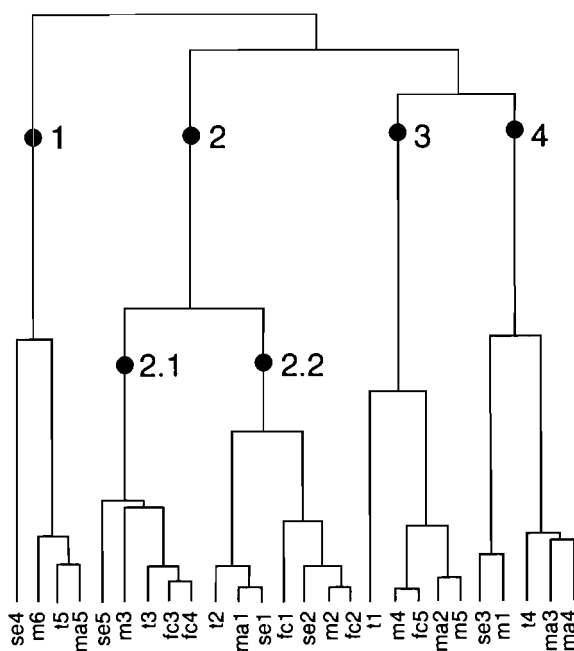
Grupo 2: representa una asociación de valores medios (fc3 y fc4; subgrupo 2.1) o bajos (fc1, fc2; subgrupo 2.2) del factor de condición, con tallas intermedias (t2, t3), juveniles (ma1), los meses de la estación de surgencias (m2 y m3) y los sectores 5 y 6 (sc5, subgrupo 2.1) o 1 y 2 (sc1, sc2; subgrupo 2.2).

Grupo 3: Incluye individuos muy pequeños (t1), juveniles (ma2) con elevados valores del factor de condición (al menos cuando los estimados se derivan de la relación longitud-peso (2); Apéndice 1). Estos son dominantes durante los meses siguientes a la estación de surgencias (m4 y m5). Ningún sector está asociado con este grupo, lo cual indica que estos individuos no tienen una región específica.

Grupo 4: solamente incluye el sector 3, fuertemente asociado con el primer bimestre y debilmente asociado con individuos relativamente grandes (t4) y a los estadios de madurez ma3 y ma4.

La clasificación jerárquica completa el primer plano del ACM y provee más información sobre la naturaleza e importancia de la relación entre clases y/o variables, especialmente considerando que

se toman en cuenta cuatro ejes. En particular, se observa que, aunque los individuos del segundo grupo de tallas (16–17 cm) están en estrecha relación con los sectores 1 y 2, los individuos más pequeños no están asociados con un sector específico. Por lo tanto, no se puede calificar exclusivamente a los sectores del sur como áreas de criadero. El sector 3 se distingue de los otros dos sectores del sur y puede calificarse como de tipo intermedio. Los elevados valores del factor de condición no se asocian con estadios de madurez avanzados, meses o sectores relacionados con la reproducción. Lo anterior confirma la particularidad de esta especie en Venezuela: el almacenamiento de grasas durante la estación de surgencia y la reproducción subsiguiente presentándose de cuatro a seis meses después.



■ Figura A3.2

Clasificación jerárquica de la proyección de las variables de clase en los primeros cuatro ejes del análisis de correspondencias múltiple.

Hierarchical classification of variable classes from their projection on the first four axes of multiple correspondence analysis.



La sardina (*Sardinella aurita*)

Su medio ambiente y explotación
en el Oriente de Venezuela

The sardine (*Sardinella aurita*)

*Its environment and exploitation
in Eastern Venezuela*

Editores científicos/Scientific editors

Pierre Fréon

Jeremy Mendoza

IRD
Editions