

Análisis del crecimiento de la anchoveta hawaiana *Encrasicholina purpurea* Fowler (Pisces: Engraulidae) en la Bahía de Kaneohe, Oahu, Hawai

Xavier Chiappa-Carrara¹, Manuel Gallardo-Cabello²,
Margarita Caso-Chávez² y Ana Laura Ibáñez-Aguirre³

¹Unidad de Investigación en Ecología Marina, FES-Zaragoza, UNAM, Apdo. Postal 9-0230, México 15000 D.F.

²Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Apdo. Postal 70-305, C.P. 04510, México, D.F.

³Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apdo. Postal 55-535, México 09340, D.F.

Chiappa-Carrara, X., M. Gallardo-Cabello, M. Caso-Chávez y A.L. Ibáñez-Aguirre, 1997. Análisis del crecimiento de la anchoveta hawaiana *Encrasicholina purpurea* Fowler (Pisces: Engraulidae) en la Bahía de Kaneohe, Oahu, Hawai. *Hidrobiológica* 7: 1-8.

RESUMEN

En este trabajo, se realizó un análisis sobre el crecimiento de la anchoveta hawaiana *Encrasicholina purpurea*. Se calcularon las constantes del crecimiento de la ecuación de Brody-von Bertalanffy y el crecimiento ponderal. Los parámetros del crecimiento obtenidos son: $L_{\infty}=49.7$ mm, $W_{\infty}=8.4$ g, $k=0.4$, $t_0=-0.1$. La longevidad ($A_{0.95}$) es poco más de 7 meses y la tasa de mortalidad natural (M) es de 0.4. Existen diferencias en el crecimiento entre sexos. Los machos de esta especie alcanzan en menos tiempo una talla cercana a L_{∞} , muestran una longevidad menor y una tasa de mortalidad natural mayor, en relación a las hembras. El crecimiento en longitud de esta especie es muy rápido durante las primeras fases del desarrollo y, en general, es mayor durante la primavera y el verano, presentándose un crecimiento compensatorio en peso a partir del quinto mes de vida.

Palabras clave: Engraulidae, Crecimiento, Crecimiento compensatorio, *Encrasicholina*.

ABSTRACT

In this study, growth of *Encrasicholina purpurea* is analyzed. A general growth curve based upon the Brody-von Bertalanffy equation was determined. The following results were found: $L_{\infty}=49.7$ mm, $W_{\infty}=8.4$ g, $k=0.4$, $t_0=-0.1$. Longevity ($A_{0.95}$) is close to 7 months, and the natural mortality rate (M) is 0.4. Males grow faster than females, show a lower $A_{0.95}$ and a higher M . Individuals grow fast during the first developmental stages, compensatory growth in weight being exhibited from the fifth month of life. Growth rates are consistently higher during spring and summer.

Key words: Engraulidae, Growth, Compensatory growth, *Encrasicholina*.

INTRODUCCIÓN

La anchoveta hawaiana, *Encrasicholina purpurea* Fowler (prev. *Stolephorus purpureus*), es la especie planctívora dominante de las áreas semi-encerradas eurihalinas del archipiélago de Hawai (Clarke, 1989a). Económicamente es importante puesto que se utiliza como carnada en la pesquería del atún. La disponibilidad de esta

especie es uno de los principales factores limitantes de esta industria (Comitini, 1977).

Los estudios sobre la edad y el crecimiento de *E. purpurea* son escasos. Struhsaker y Uchiyama (1976) encontraron que el periodo de mayor crecimiento de esta especie ocurre durante los primeros veinte días después de la eclosión, hasta que las larvas alcanzan unos 20 mm

de longitud. Asimismo, estos autores concluyeron que, a partir de esta talla, los incrementos en longitud son menores y se expresan linealmente. Similarmente, se sabe que *E. purpurea* no es una especie longeva (Nakamura, 1970; Struhsaker *et al.*, 1975; Struhsaker y Uchiyama, 1976). La edad máxima reportada para esta especie es de unos 200 días (Clarke, 1989a).

Sin embargo, no se han realizado estudios recientes que provean mayor información sobre las características del crecimiento y de la longevidad de esta especie. Asimismo, no se ha investigado la existencia de diferencias estacionales o regionales en el crecimiento, diferencias del crecimiento entre sexos, crecimiento compensatorio y mortalidad natural.

De acuerdo con lo anterior, en este trabajo se presenta un estudio sobre el crecimiento de la anchoveta hawaiana *E. purpurea*, aplicando diferentes técnicas para la obtención de las constantes del crecimiento de la ecuación de Brody (1927) y von Bertalanffy (1938). Asimismo, se realizó un análisis sobre la bondad de los métodos empleados. Para ello, se han empleado los datos de edad-longitud de la población de *E. purpurea* que habita en la bahía de Kaneohe, localizada en la costa noreste de la isla de Oahu (Figura 1).

A partir del análisis realizado fue posible determinar la longitud de los peces a cada edad, desarrollar las ecuaciones del crecimiento, obtener datos sobre el crecimiento ponderal

y compensatorio, calcular la edad límite o longevidad y la mortalidad natural. También se detectaron diferencias en el crecimiento entre los sexos y con respecto a la periodicidad estacional, que fueron relacionadas con la intensidad de la actividad reproductora y con la disponibilidad del alimento.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los ejemplares de *E. purpurea* se obtuvieron de los muestreos realizados en la bahía de Kaneohe, de noviembre de 1990 a febrero de 1992. Las recolecciones de las muestras biológicas de los estadios larvales de esta especie se realizaron durante el día, utilizando una red de plancton de 1 m de diámetro, 5 m de longitud y con una luz de malla de 335 μ m. Los individuos adultos se capturaron poco después del ocaso, utilizando una red de cerco de 60 x 12 m, con una abertura de malla de 5 mm. En ambos casos, las muestras fueron preservadas inmediatamente después de su captura en una solución de alcohol etílico al 70%.

Los datos morfométricos, ponderales y biológicos obtenidos para cada ejemplar fueron los siguientes.

Longitud. En los individuos menores de 25 mm, cuyo proceso de flexión aún no ha terminado, se midió la longitud desde la punta del hocico hasta el punto de terminación del notocordio, con una aproximación de 0.01 mm. Para las etapas posteriores, se midió la longitud estándar (*LE*) con una aproximación de 0.1 mm.

Peso. Se determinó el peso total de cada ejemplar (*W*), con una aproximación de 0.01 mg.

Sexo. Al efectuar un corte longitudinal desde el orificio anal hasta los arcos branquiales y separar las vísceras, quedan al descubierto las gónadas, pudiéndose determinar *in visu* el sexo. Las fases de maduración sexual de las hembras fueron asignadas siguiendo los criterios propuestos por Clarke (1987).

Por otra parte, se extrajeron 550 otolitos *sagittae* de las cápsulas óticas. Se cortó el basioccipital por su parte superior, que al ser levantado deja al descubierto dichas cápsulas. Los otolitos fueron limpiados con agua y guardados individualmente en un portaobjetos numerado, sumergidos en el medio de contraste Euparal®.

La determinación de la edad se realizó mediante la enumeración de las bandas de crecimiento diario depositadas en los otolitos. El análisis de los anillos opacos e hialinos se realizó considerando las observaciones de Struhsaker y Uchiyama (1976) sobre el tiempo de formación de las bandas y las de Chiappa-Carrara *et al.* (1996) sobre el

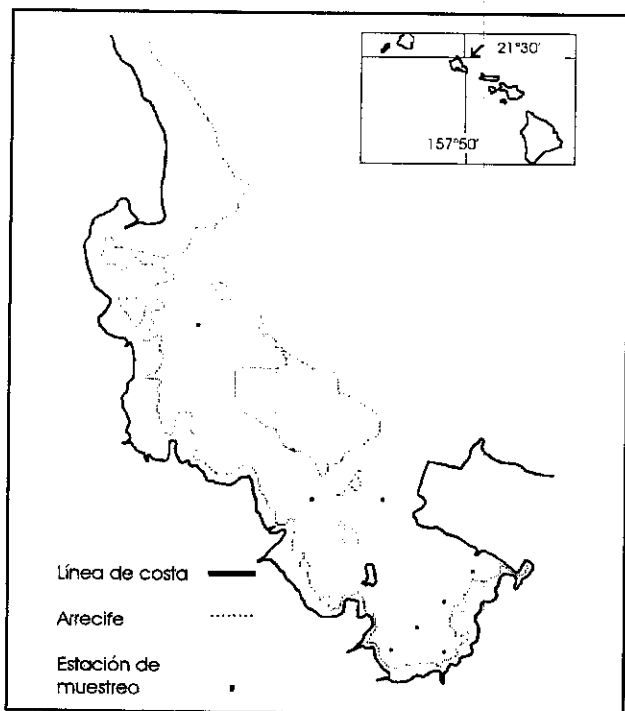


Figura 1. Mapa de localización del área de estudio.

Tabla 1. Longitudes medias (mm) empleadas para la obtención de las constantes de crecimiento de *E. purpurea*.

Grupo de edad (meses)	Hembras	Machos	Especie
"0"			2.17
"1"			18.20
"2"	25.5	24.0	29.90
"3"	35.0	33.0	36.00
"4"	40.0	38.5	40.20
"5"	44.0	42.5	43.30
"6"	47.0	44.5	45.70
"7"	49.5		49.50
n	147	188	550

momento en que se forma el núcleo de la *sagitta* y la primera banda de crecimiento. Lo cual permitió identificar ocho grupos de edad (expresados en meses) y las longitudes medias de los individuos correspondientes (Tabla 1).

El cálculo de las constantes de la ecuación de Brody (1927) y von Bertalanffy (1938) se realizó por medio de la aplicación de los métodos propuestos por Ford (1933) y Walford (1946), Gulland (1965), Tomlinson y Abramson (1961), Allen (1966) y Prager *et al.* (1989). Por último, se aplicó el método de ajuste de los parámetros del crecimiento por medio de la resolución de la expresión logarítmica:

$$\ln(L_{\infty} - L_t) = (\ln L_{\infty} + kt_0) - k, \quad \text{Beverton (1954)}$$

En la solución de esta ecuación se utilizaron los valores de L_{∞} obtenidos mediante la aplicación de las técnicas señaladas.

Las comparaciones entre las curvas de crecimiento obtenidas se realizaron utilizando tanto la suma de las diferencias al cuadrado entre los valores observados y los calculados ($\sum e_i^2$), como la "T" de Hotelling (Bernard, 1981). En esta prueba se asume que las distribuciones de probabilidad de los grupos a partir de los que se realizan las estimaciones de L_{∞} , k y t_0 , son normales, con varianzas homoscedásticas.

Para la obtención de la edad límite o longevidad ($A_{0.95}$) y la determinación de la tasa de mortalidad natural (M) se emplearon los métodos de Taylor (1958a; 1958b; 1959; 1960; 1962).

La obtención de la relación longitud-peso se llevó a cabo por medio de la aplicación de la función exponencial

$$W_t = \alpha L_t^b \quad (\text{Ricker, 1975}).$$

El incremento instantáneo en peso (K) se expresó como $\frac{dW}{dt} = KW$. Integrando esta ecuación, es posible despejar K , resultando:

$$K = \frac{\ln W_{t+1} - \ln W_t}{t}$$

La expresión matemática del crecimiento teórico en peso se obtuvo sustituyendo L_t y L_{∞} en la ecuación del crecimiento en longitud de Brody-von Bertalanffy, por W_t y W_{∞} obtenidos a partir de la relación longitud-peso.

Finalmente, el crecimiento compensatorio se estimó mediante el análisis de las amplitudes de los cuartiles de los diagramas de cajas en paralelo del peso seco de los organismos agrupados de acuerdo con los distintos grupos de edad (Salgado-Ugarte, 1992). En este caso, el valor de tendencia central es la mediana, mientras que la amplitud de los cuartiles se considera como una medida de dispersión. El intervalo de los datos se representa por medio de barras verticales.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Crecimiento en longitud

Los valores de los parámetros del crecimiento de la ecuación de Brody-von Bertalanffy obtenidos para *E. purpurea* por medio de los métodos empleados, se muestran en la Tabla 2. De acuerdo con los valores obtenidos para cada parámetro, se han desarrollado las curvas del crecimiento para la anchoveta hawaiana y obtenido las diferencias de los valores calculados de las tallas para cada edad, con respecto a las longitudes medias observadas (Tabla 3).

Los métodos que mejor ajustaron los datos, proporcionando las sumas de las diferencias al cuadrado ($\sum e_i^2$) más bajas, fueron los de Allen (1966) y Prager *et al.* (1989). Sin

Tabla 2. Constantes de la ecuación de crecimiento de *E. purpurea* obtenidas por distintos métodos.

Método empleado	L_{∞} (mm)	k	t_0 (meses)
Ford-Walford y Gulland	50.035	0.413	-0.087
Regresión de Beverton		0.416	-0.059
Tomlinson y Abramson	49.694	0.417	-0.109
Regresión de Beverton		0.435	-0.003
Allen	49.698	0.417	-0.890
Regresión de Beverton		0.435	-0.004
Prager <i>et al.</i>	49.700	0.417	-0.109

Tabla 3. Sumas de las diferencias al cuadrado (Σe_i^2) calculadas a partir de las curvas de crecimiento de *E. purpurea*.

Método empleado	Σe_i^2
Ford-Walford y Gulland	2.139
Regresión de Beverton	3.294
Tomlinson y Abramson	1.720
Regresión de Beverton	7.343
Allen	1.718
Regresión de Beverton	7.275
Prager <i>et al.</i>	1.718

embargo, el ajuste obtenido por medio del método de Tomlinson y Abramson (1961) no difiere de manera significativa ($F = 0.156, p \geq 0.01$) de aquel obtenido por medio de las técnicas propuestas por Allen (1966) y Prager *et al.* (1989).

Lo anterior puede deberse a los supuestos que estos métodos tienen para su aplicación. La metodología propuesta por Tomlinson y Abramson (1961) requiere que las muestras se presenten en intervalos regulares de tiempo y que su tamaño (n) sea igual para cada grupo de edad. Asimismo, es necesario que las varianzas de los grupos sean homoscedásticas ($\sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \dots = \sigma_n^2$), como lo requiere la aproximación de Stevens (1951) utilizada en la resolución de este método por Gallardo-Cabello y Chiappa-Carrara (1990). En este estudio, las varianzas de los grupos cumplen con dicho supuesto.

La solución por medio de iteraciones no-lineales de Allen (1966) de la ecuación

$$L_t = L_\infty - (L_\infty e^{k t_0} e^{-k t}),$$

desarrollada a partir de las técnicas propuestas por Pimentel-Gomes (1953), así como las aproximaciones del método del "fishparm" (Prager *et al.*, 1989), no requieren que las muestras estén dispuestas en intervalos regulares de tiempo ni que sean del mismo tamaño. Asimismo, las varianzas de los grupos no tienen que cumplir con el supuesto de la homoscedasticidad. Por lo que se obtuvo un buen ajuste de los datos a la ecuación del crecimiento con estos tres métodos.

En la Tabla 4 se presentan las longitudes teóricas para cada edad y en la figura 2 el desarrollo de la curva calculada con los parámetros obtenidos por medio de la aplicación del método de Allen (1966) y del "fishparm" (Prager *et al.*, 1989). Durante los tres primeros meses de vida, *E. purpurea* presenta un crecimiento rápido en longitud con incrementos

Tabla 4. Longitudes teóricas a cada edad de la anchoveta hawaiana *E. purpurea*.

Grupo de edad (meses)	Longitud estándar (mm)
0	2.226
1	18.413
2	29.081
3	36.111
4	40.744
5	43.796
6	45.809
7	47.173

de 16.2 mm, 10.7 mm y 7.0 mm en promedio, respectivamente. A partir del tercer mes, la tasa de crecimiento disminuye. Los resultados obtenidos muestran que el crecimiento de esta especie no es lineal en ninguna etapa del ciclo de vida, como fue propuesto por Struhsaker y Uchiyama (1976).

El valor de la edad límite ($A_{0.95}$) que se calculó para la población estudiada de *E. purpurea* es de 7.1 meses y la tasa de mortalidad natural (M) es de 0.4220.

Crecimiento según el sexo

En la Tabla 5 se muestran los parámetros del crecimiento calculados con el método de Allen (1966) y del "fishparm" (Prager *et al.*, 1989), así como los valores de $A_{0.95}$ y de M , tanto para las hembras como para los machos de *E. purpurea*.

Las diferencias en los parámetros del crecimiento entre los sexos se presentan frecuentemente entre las

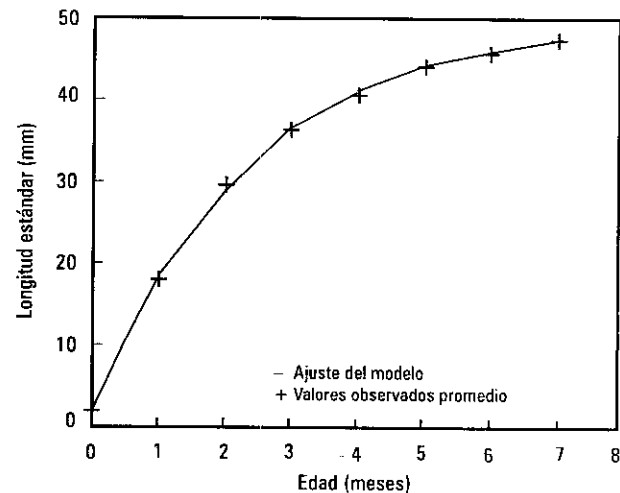


Figura 2. Curva teórica del crecimiento en longitud de *E. purpurea*.

Tabla 5. Valores de los parámetros del crecimiento, $A_{0.95}$ y M calculados para las hembras y los machos de *E. purpurea*.

Parámetro	Hembras	Machos
L_{∞} (mm)	53.579	48.628
k	0.367	0.452
t_0 (meses)	0.218	0.495
$A_{0.95}$ (meses)	8.360	7.070
M	0.358	0.424

especies de la familia Engraulidae (Gallardo-Cabello, 1985). El valor de k obtenido para los machos de *Encrasicholina purpurea* es más elevado que el de las hembras, por lo que estos alcanzan en menos tiempo una talla cercana a L_{∞} . En consecuencia se produce una curva de crecimiento significativamente más convexa ($T^* = 5.54$, $p \leq 0.05$). Es importante notar que en los muestreos sólo se capturaron hembras de "7" meses de edad, con una talla mayor de los machos más longevos (Figura 3).

Las diferencias en las tasas de crecimiento entre los sexos son muy notorias en el segundo y en el tercer mes de vida. Los incrementos en longitud son de 9.0 mm en los machos y de 9.5 mm en las hembras, en el segundo mes. En el tercero, estos son de 5.5 mm y de 5.0 mm, respectivamente. Esta brusca reducción se relaciona con el momento de la primera maduración sexual, que en esta especie se presenta en organismos de unos 35 mm de LE. Este valor concuerda con las observaciones de Leary *et al.* (1975) y de Clarke (1987).

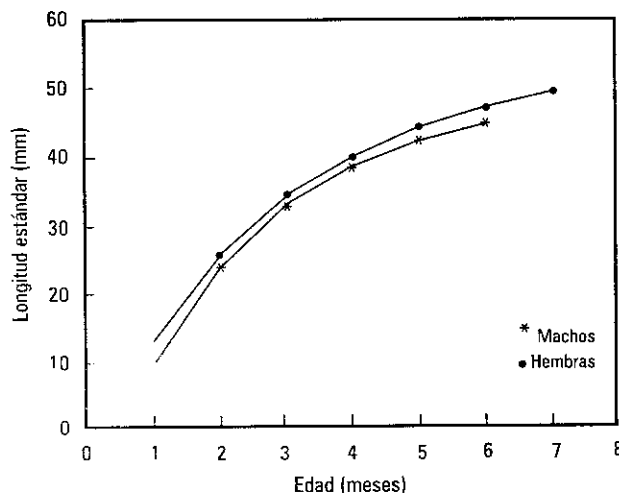


Figura 3. Curva del crecimiento y valores de la longitud observada de los machos (*) y de las hembras (●) de *E. purpurea*.

De acuerdo con las ecuaciones de crecimiento desarrolladas previamente, la longitud de 35 mm corresponde a los individuos que han cumplido tres meses de edad. Dado que la longevidad de esta especie es baja (de siete a ocho meses de edad) la asíntota de la curva se alcanza rápidamente, por lo que no se presentan acumulaciones de ácidos grasos en el hígado.

Diferencias estacionales en el crecimiento

En la Tabla 6, se presentan los valores de las constantes de la ecuación de crecimiento de *E. purpurea*, de acuerdo con cuatro meses de muestreo. Se observa que la magnitud de k varía, siendo más alta para aquellos individuos capturados en el mes de noviembre tanto de 1990 como de 1991. Esto se debe a que los organismos han transcurrido la mayor parte de su vida en los meses de la primavera y del verano. En estas épocas la temperatura del agua es mayor (Chiappa-Carrara *et al.*, 1997) y existe una mayor disponibilidad del alimento (Watson y Leis, 1974; Hirota y Szyper, 1976; Chiappa-Carrara, 1993), por lo que la tasa instantánea de crecimiento más elevada se presenta en esos períodos. Chiappa-Carrara *et al.* (1996) reportan que la amplitud de las bandas de crecimiento depositadas en los otolitos en el verano es mayor que en el resto del año.

Crecimiento en peso

Las ecuaciones que describen las relaciones longitud-peso son las siguientes:

$$W_t = 1.49 \times 10^{-3} L_t^{3.384},$$

considerando el peso entero (mg) *versus* la longitud estándar (mm), y

$$W_t = 3.20 \times 10^{-4} L_t^{3.397},$$

para el peso seco (mg).

Los valores del exponente (b) de la relación longitud-peso reportados en la literatura, permiten definir los siguientes intervalos: $3.109 \leq b \leq 3.366$, considerando el peso entero (Struhsaker *et al.*, 1975; Clarke, 1987); $3.584 \leq b \leq 3.606$, para el peso seco (Struhsaker *et al.*, 1975); y $3.250 \leq b$

Tabla 6. Valores de los parámetros del crecimiento de *E. purpurea* calculados para cuatro meses de muestreo.

Parámetro	Nov. 1990	Mar. 1991	Jul. 1991	Nov. 1991
k	0.461	0.350	0.446	0.489
L_{∞} (mm)	47.051	54.554	47.164	47.758
t_0 (meses)	-0.094	-0.089	-0.136	-0.085

Tabla 7. Pesos teóricos (mg) a cada edad (meses) y crecimiento relativo en peso (K) de *E. purpurea*.

Grupo de edad (meses)	Peso seco (mg)	K
0	30.54	
1	240.07	2.06
2	560.31	0.85
3	890.42	0.46
4	1170.57	0.27
5	1390.22	0.17
6	1540.93	0.11
7	1650.94	0.07

≤ 3.470 , para el peso somático (Clarke, 1989b). Dichos intervalos incluyen a los valores que se presentan en este trabajo.

Empleando los valores de los parámetros de las ecuaciones descritas anteriormente, se han calculado los pesos teóricos de *E. purpurea* a diferentes edades. Con estas estimaciones se obtuvieron los coeficientes de crecimiento relativo (K , Tabla 7). A partir de estos resultados es posible apreciar que los valores de K disminuyen conforme aumenta la edad.

Crecimiento compensatorio

El crecimiento compensatorio ha sido definido como el proceso que permite que aquellos peces que durante las primeras fases del crecimiento han alcanzado longitudes o pesos relativamente bajos, tiendan posteriormente a presentar un crecimiento mayor al "normal" (Sund, 1911; Gilbert, 1914; Watkin, 1927; Ford, 1933; Scott, 1949; Ricker, 1969; Gallardo-Cabello, 1979). De esta manera y considerando un intervalo de tiempo adecuado, la mayoría de los organismos tenderán a alcanzar tallas o pesos similares, produciéndose una reducción en la dispersión de los valores de dichos parámetros al incrementarse la edad.

Cuando las magnitudes de las varianzas de las clases de talla representadas en la muestra no difieren significativamente, es difícil analizar el crecimiento compensatorio. En la figura 4 se presenta un método novedoso para realizar estas observaciones, basado en los diagramas de caja en paralelo (Salgado-Ugarte, 1992) del peso seco de *E. purpurea* en función de la edad. Se observa que la dispersión de los cuartiles es mayor en los grupos de edad "2", "3" y "4", disminuyendo considerablemente en las edades posteriores. En este caso, el crecimiento compensatorio se presenta a partir del quinto mes de vida, edad en la que se observa el punto de inflexión en la relación entre la longitud y la edad.

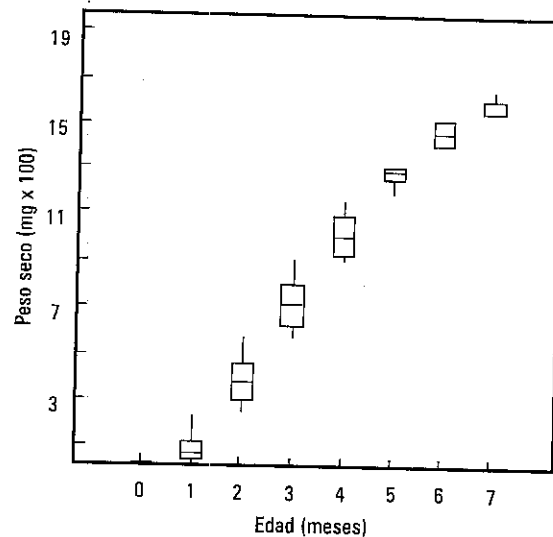


Figura 4. Diagramas de caja en paralelo del peso seco de los ejemplares de *E. purpurea* en relación a cada grupo de edad.

CONCLUSIONES

La curva teórica del crecimiento de *E. purpurea* que se asemeja más a los valores de la relación edad-longitud observados por medio de la lectura de los otolitos *sagittae*, es la calculada aplicando las constantes de la ecuación obtenidas por los métodos de Allen (1966) y Prager et al. (1989).

El crecimiento en longitud de esta especie es mayor durante la primavera y el verano, épocas en que la temperatura del agua y la disponibilidad del alimento son mayores.

Los valores del coeficiente de regresión calculados para las relaciones talla-peso de *E. purpurea*, indican que se trata de un crecimiento alométrico positivo.

El crecimiento instantáneo en peso de la especie disminuye conforme aumenta la edad.

Los datos obtenidos sugieren la existencia de un crecimiento compensatorio que se presenta a partir del quinto mes de edad.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Thomas A. Clarke, de la Universidad de Hawai en Manoa, por sus valiosos comentarios y constante apoyo logístico para la realización del presente estudio. A Alan Alexander, del Instituto de Biología Marina de Hawai por su activa colaboración en el trabajo de campo. Al M.C. Jorge

A. Rosales C. del CICESE y al Dr. Carlos Robinson Mendoza del ICMYL, por la revisión crítica del manuscrito y sus acertados comentarios.

LITERATURA CITADA

- ALLEN, K. R., 1966. A method of fitting growth curves of the von Bertalanffy type to observed data. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 23: 163-177.
- BERNARD, D. R., 1981. Multivariate analysis as a means of comparing growth in fish. *Journal of Fisheries and Aquatic Science* 38: 233-236.
- BEVERTON, R. J. H., 1954. Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations. *US Fish and Wildlife Services, Fisheries Laboratory of Beaufort, Miscellaneous Contributions* 2: 181 p.
- BRODY, S., 1927. Growth rates. *University of Missouri Agriculture Experimental Station Bulletin* 97: 123.
- CHIAPPA-CARRARA, X., 1993. Análisis de la edad, crecimiento y dinámica alimentaria de la anchoveta hawaiana *Encrasicholina purpurea* Fowler. Tesis doctoral, UACPyP-CCH, UNAM, 142 p.
- CHIAPPA-CARRARA, X., M. GALLARDO-CABELLO y M. CASO-CHÁVEZ, 1996. Age determination of *Encrasicholina purpurea* Fowler (Pisces: Engraulidae) bases on otolith analysis. *Hidrobiológica* 6(1-2): 1-8.
- CHIAPPA-CARRARA, X., L. SANVICENTE-AÑORVE, A. MONREAL-GÓMEZ y D. SALAS DE LEÓN, 1997. Composición, estructura y variaciones estacionales del zooplancton en la bahía de Kaneohe, Hawaii. *Hidrobiológica* 7: 41-50.
- CLARKE, T. A., 1987. Fecundity and spawning frequency of the Hawaiian anchovy or nehu, *Encrasicholina purpurea*. *Fisheries Bulletin* 85: 127-138.
- CLARKE, T. A., 1989a. Species Profiles: Life histories and environmental requirements of coastal vertebrates and invertebrates, Pacific Ocean region. Report 4, The Hawaiian anchovy or nehu, *Encrasicholina purpurea* (Engraulidae). *Tech. Rep. EL-89-10, US Army Eng. Water Experimental Station, Vicksburg, MS*, 20 p.
- CLARKE, T. A., 1989b. Seasonal differences in spawning, egg size, and early development of the Hawaiian anchovy or nehu, *Encrasicholina purpurea*. *Fisheries Bulletin* 87: 593-600.
- COMITINI, S., 1977. An economic analysis of the state of the Hawaiian skipjack tuna fishery. *Univ. Hawaii Sea-Grant Tech. Rep., UNIH-SEAGRANT-TR-78-01*, 46 p.
- FORD, E., 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924 to 1933. *Journal of Marine Biology Assessment UK, NS*, 19: 305-384.
- GALLARDO-CABELLO, M., 1979. Características biológicas de *Phycis blennoides* (Brünnich, 1768) con especial referencia a algunas modificaciones debidas al efecto de la explotación pesquera. Tesis doctoral, Univ. Central de Barcelona, 420 p.
- GALLARDO-CABELLO, M., 1985. Análisis del crecimiento de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard, en aguas de Baja California Norte (Pisces: Engraulidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 12: 235-252.
- GALLARDO-CABELLO, M., y X. CHIAPPA-CARRARA, 1990. Estudio de las variaciones en el crecimiento, la longevidad y la mortalidad natural de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard (Pisces: Engraulidae) en el norte de Baja California, durante los años de 1986-1987. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 17: 131-146.
- GILBERT, C. H., 1914. Contributions to the life history of the sockeye salmon, I. *Rep. BC Comm. Fish.* 53-78.
- GULLAND, J. A., 1965. Manual of methods for fish stock assesment. Part I: Fish population analysis. *FAO Fisheries Technical Paper* 40: 189 p.
- HIROTA, J., y J. P. SZYPER, 1976. Standing stock of zooplankton size-classes and trophic levels in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaiian Islands. *Pacific Science* 30: 341-361.
- LEARY, D. F., G. I. MURPHY y M. MILLER, 1975. Fecundity and length at first spawning of the Hawaiian anchovy, or nehu (*Stolephorus purpureus* Fowler) in Kaneohe Bay, Oahu. *Pacific Science* 29: 171-180.
- NAKAMURA, E.L., 1970. Synopsis of biological data on Hawaiian species of *Stolephorus*. pp. 425-446. En: J. C. MARR (Ed.), *The Kuroshio: a symposium on the Japanese Current*. East-West Center Press, Honolulu.
- PIMENTEL-GOMES, F., 1953. The use of Mitscherlich's regression law in the analysis of experiments with fertilizers. *Biometrics* 9: 498-516.
- PRAGER, M. H., S. B. SAILA y C. W. RECKSIEK, 1989. Fishparm: a microcomputer program for parameter estimation of nonlinear models in fishery science. *Old Dominion University, Oceanography Technical Report 87-10*, 18 p.
- RICKER, W. E., 1969. Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production, and yield. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26: 479-541.
- RICKER, W. E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Reserach Board of Canada* 191: 382 p.
- SALGADO-UGARTE, I. H., 1992. *El Análisis Exploratorio de Datos Biológicos. Fundamentos y aplicaciones*. Marc Ediciones y UNAM. 243 p.

- SCOTT, D. C., 1949. A study of a stream population of rock bass. *Investigations on Indiana Lakes and Streams* 3: 169-234.
- STEVENS, W.L., 1951. Asymptotic regression. *Biometrics*, 7: 247-267.
- STRUHSAKER, P., W. J. BALDWIN y G. I. MURPHY, 1975. Environmental factors affecting stress and mortality of the Hawaiian anchovy (*Stolephorus purpureus*) in captivity. *University of Hawaii Sea-Grant Technical Report, UNIHI-SEAGRANT-TR-75-02*, 124 p.
- STRUHSAKER, P. y J. H. UCHIYAMA, 1976. Age and growth of the nehu, *Stolephorus purpureus* (Pisces: Engraulidae), from the Hawaiian Islands as indicated by daily growth increments of sagittae. *Fisheries Bulletin* 74: 9-17.
- SUND, O., 1911. Undersøkelser over Brislingen i Norske farvande væsentlig paa grundlag av 'Michael Sars' togt 1908. *Aarsberetning Vedkommende Norges Fiskerei* 3: 357-410.
- TAYLOR, C. C., 1958a. A note on Lee's phenomenon in Georges Bank Haddock. *Special Publications ICNAF* 1: 243-251.
- TAYLOR, C. C., 1958b. Cod growth and temperature. *Journal du Conseil* 23: 366-370
- TAYLOR, C. C., 1959. Temperature and growth of the Pacific razor clam. *Journal du Conseil* 25: 93-101.
- TAYLOR, C. C., 1960. Temperature growth and mortality of the Pacific cockle. *Journal du Conseil* 26: 177-224.
- TAYLOR, C. C., 1962. Growth equations with metabolic parameters. *Journal du Conseil* 27: 270-286.
- TOMLINSON, P. K. y N. J. ABRAMSON, 1961. Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares. *Fisheries Bulletin* 116: 3-69.
- VON BERTALANFFY, L., 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10: 181-213.
- WALFORD, L. A., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biology Bulletin* 90: 141-147.
- WATKIN, E. E., 1927. Investigations of Cardigan Bay herring. *Reports on Marine and Freshwater Investigations* 2: 1-13.
- WATSON, W. y J. M. LEIS, 1974. The ichthyoplankton of Kaneohe Bay, Hawaii. *University of Hawaii Sea-Grant Technical Report UNIHI-SEAGRANT-TR-75-01*, 178 p.

Recibido: 6 de junio de 1996.

Aceptado: 1 de abril de 1997.