

**ESTUDIO DE LOS HÁBITOS ALIMENTARIOS DE LA ANCHOVETA
HAWAIANA *Encrasicholina purpurea* FOWLER (PISCES: ENGRAULIDAE)
EN LA BAHÍA DE KANEOHE, HAWAI**

**FEEDING BEHAVIOR OF THE HAWAIIAN ANCHOVY
Encrasicholina purpurea FOWLER (PISCES: ENGRAULIDAE)
IN KANEOHE BAY, HAWAII**

Xavier Chiappa-Carrara¹
Manuel Gallardo-Cabello²
Margarita Caso-Chávez²

¹ División de Estudios de Posgrado
FES-Zaragoza
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado postal 9-020
09230 México DF

² Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado postal 70-305
04510 México DF

Recibido en febrero de 1995; aceptado en noviembre de 1995

RESUMEN

En este estudio se analizan las variaciones en el crecimiento de las diferentes partes del encéfalo, de los órganos de los sentidos y de otras estructuras relacionadas con la alimentación de la anchoveta hawaiana *Encrasicholina purpurea*. Se obtuvieron los valores del índice alométrico para las distintas partes del encéfalo en relación con la longitud estándar del pez. La relación entre el crecimiento de las lentes oculares y del pez es isométrica en organismos menores a 25 mm y alométrica positiva a partir de dicha talla. Asimismo, el crecimiento de las aletas pectorales muestra un comportamiento parecido. Durante el ciclo de vida de esta especie, la percepción visual de las presas tiene mayor importancia que la olfativa. La modalidad de captura de las presas por filtración ocurre sólo durante las etapas larvales. En los estadios adultos, *E. purpurea* utiliza únicamente el ataque directo a las presas, ya sea por deglución de los organismos o bien a través del mordisqueo.

Palabras clave: anchoveta hawaiana, encéfalo, *Encrasicholina*, hábitos alimentarios, órganos de los sentidos.

ABSTRACT

In this paper, data on growth of the encephalon, sense organs and other feeding-related structures in *Encrasicholina purpurea* are analyzed. Allometric indexes of length of the different parts of the encephalon in relation to standard length (SL) were obtained. Growth of ocular lenses is isometric in organisms less than 25 mm SL, whereas positive allometric values were obtained for individuals 25+ mm SL. Growth of pectoral fins showed a similar pattern. During the life history of this species,

visual perception is more important than olfactory sense for prey detection. Only larvae display filter-feeding, while adults feed through deglutition and biting.

Key words: encephalon, *Encrasicholina*, feeding behavior, Hawaiian anchovy, sense organs.

INTRODUCCIÓN

La profundización en el conocimiento de la morfología y el crecimiento de los órganos de los sentidos en los peces es sumamente importante, dado que constituyen uno de los sistemas que puede conseguir un alto grado de perfeccionamiento y diversidad en relación con el comportamiento alimentario de las especies (Angelescu, 1982a; Gallardo-Cabello, 1986). La evolución de dichos órganos está dirigida hacia la óptima utilización de los recursos disponibles, a la repartición de los hábitats y la ocupación de los distintos nichos ecológicos.

La importancia de la recepción olfatoria, gustativa y visual en los hábitos alimentarios de los peces ha sido estudiada por diversos autores (Matsui, 1942; DaFranca, 1952; Maurin, 1952; Geiger, 1954; Grassé, 1958; Pavlov, 1959, 1962; Malyukina y Yurkevich, 1967; Devitsyna, 1972; Gallardo-Cabello, 1986; Angelescu, 1982b; Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello, 1993). Sin embargo, no existen datos reportados en la literatura sobre estos aspectos para la anchoveta hawaiana, *Encrasicholina purpurea* Fowler (sin. *Stolephorus purpureus* Fowler).

Esta especie se distribuye en las áreas semi-encerradas eurihalinas del archipiélago de Hawai. Es importante económicamente puesto que se utiliza como la carnada principal en la pesquería del atún. La disponibilidad de esta especie es uno de los factores limitantes de esa industria (Comitini, 1977). Los estudios que se han realizado sobre la edad y el crecimiento de *E. purpurea* muestran que es una especie con un ciclo de vida corto, que alcanza la madurez sexual cuando la talla alcanza cerca de 35 mm de longitud estándar (Nakamura, 1970; Struhsaker *et al.*, 1975; Struhsaker y Uchiyama, 1976; Chiappa-Carrara, 1993). La edad máxima reportada para esta especie es de unos 200 días (Clarke, 1989).

La organización general del sistema nervioso de *E. purpurea*, según el esquema propuesto por Lagler *et al.* (1962), es la siguiente:

INTRODUCTION

Knowledge of the morphology and growth of the sense organs of fishes is important, because they are one of the systems that can reach a high degree of perfection and diversity in relation to the feeding behavior of species (Angelescu, 1982a; Gallardo-Cabello, 1986). The evolution of these organs is directed towards the optimum utilization of the available resources, habitat distribution and the filling of different ecological niches.

The importance of the olfactory, gustatory and visual reception in the feeding behavior of fishes has been studied by several authors (Matsui, 1942; DaFranca, 1952; Maurin, 1952; Geiger, 1954; Grassé, 1958; Pavlov, 1959, 1962; Malyukina and Yurkevich, 1967; Devitsyna, 1972; Gallardo-Cabello, 1986; Angelescu, 1982b; Chiappa-Carrara and Gallardo-Cabello, 1993). However, there are no reported data on these issues for the Hawaiian anchovy *Encrasicholina purpurea* Fowler (sin. *Stolephorus purpureus* Fowler).

The distribution of this species occurs in the euryhaline, semi-enclosed areas of the Hawaiian islands. *Encrasicholina purpurea* is economically important because it is employed as the main bait in the tuna fishery. The availability of this species is one of the limiting factors of that industry (Comitini, 1977). Studies on age and growth of *E. purpurea* show that this species presents a short life cycle, reaching sexual maturity at approximately 35 mm SL (Nakamura, 1970; Struhsaker *et al.*, 1975; Struhsaker and Uchiyama, 1976; Chiappa-Carrara, 1993). Maximum reported age for this species is 200 days (Clarke, 1989).

The general organization of the nervous system of *E. purpurea*, according to the scheme proposed by Lagler *et al.* (1962), is as follows:

Partes embrionarias / Embryonic parts	Partes del encéfalo / Parts of the encephalon
Telencéfalo / Telencephalon	1. Cerebro anterior (hemisferios cerebrales) / Forebrain
Prosencéfalo / Prosencephalon	Diencefalo, epífisis / Diencephalon, epiphysis
Mesencéfalo / Mesencephalon	2. Cerebro medio (lóbulos ópticos) / Middle brain
Metencéfalo / Metencephalon	3. Cerebelo / Cerebrum
Romboencéfalo / Rhomboencephalon	4. Médula oblonga / Medulla oblongata
Mielencéfalo / Myelencephalon	5. Médula espinal / Spinal cord
Pares craneales / Cranial pairs	I. Olfatorios / Olfactory
	II. Ópticos / Optical

De acuerdo con lo anterior, en el presente trabajo se analiza el crecimiento de las partes del encéfalo responsables de la adquisición de los datos ambientales que conforman, entre otros, el conjunto de reacciones conductuales llamadas hábitos alimentarios. Se aportan, por primera vez, referencias de estos temas sobre la especie en el área de estudio.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los datos biológicos fueron obtenidos de los ejemplares de *E. purpurea* provenientes de los muestreos realizados en la bahía de Kaneohe, en la isla de Oahu, Hawaii, 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 \times 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 formaldehído al 4%, neutralizado con agua de mar.

Para el análisis del crecimiento de las diferentes partes del encéfalo, los órganos de los sentidos y otras estructuras relacionadas con los hábitos alimentarios de *E. purpurea*, se obtuvieron las mediciones correspondientes de 184 ejemplares con una longitud estándar (LE) entre 4.0 y 50 mm. En la tabla 1, se presenta la distribución de las frecuencias porcentuales correspondientes a las clases de talla obtenidas.

This paper presents an analysis on the growth of different parts of the encephalon, which are responsible for the acquisition of environmental information, and conform the set of conductual reactions known as feeding behavior. Information on this topic is given for *E. purpurea* in the study area.

MATERIAL AND METHODS

Biological data were obtained from *E. purpurea* individuals collected in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii, from November 1991 to February 1992.

Samples of larval stages were collected during the day, employing a 1 m diameter and 5 m long plankton net, with a 335 μ m mesh size. Adults were caught shortly after sunset, employing a 60 \times 12 m purse seine, with a mesh size of 5 mm. In both cases, specimens were immediately stored in a 4% formalin solution, neutralized with sea water.

Data on growth of the encephalon, sense organs and other feeding-related structures of *E. purpurea* were obtained from 184 individuals with a standard length (SL) between 4.0 and 50.0 mm. Length frequency distribution of the sample appears in table 1.

For the qualitative description of the digestion stage of prey, alimentary tracts were removed, cutting from the beginning of the esophagus to the end of the intestine. Stomach contents were individually stored in a 4% formalin solution, neutralized with sea water, and examined with a stereoscope and an optic microscope.

Tabla 1. Frecuencias acumuladas de las muestras de acuerdo con las distintas clases de talla de *E. purpurea*.

Table 1. Cumulative frequencies of samples according to the different size classes of *E. purpurea*.

Clase de talla (mm)	Frecuencia acumulada (%)
≤ 5	5.4
6-10	13.6
11-15	33.7
16-20	59.8
21-25	70.7
26-30	79.9
31-35	85.9
36-40	91.3
41-45	96.2
46-50+	100.0

Para realizar la descripción cualitativa del estado de digestión de las presas, se obtuvieron los tractos digestivos de cada uno de los ejemplares, cortando desde el inicio del esófago hasta el final del intestino. Las vísceras fueron guardadas individualmente en formol, neutralizado al 4%. Se examinó el contenido estomacal con una lupa binocular estereoscópica y un microscopio óptico.

Se expuso el encéfalo practicando una incisión transversal en la cabeza del pez, cortando y separando la parte superior de la bóveda craneana. Las longitudes del telencéfalo, mesencéfalo y metencéfalo, así como el diámetro de las lentes oculares, se midieron con un vernier graduado. La longitud de las aletas pectorales se midió desde el borde superior, al nivel de su implantación, hasta el extremo final. El diámetro de la boca se midió en el sentido vertical de la abertura en posición abierta.

Para el estudio del aparato branquial, se obtuvieron las longitudes del primer arco branquial izquierdo (A) y se enumeraron las branquiespinas del mismo (B). A partir de los datos anteriores, se obtuvo el cociente A/B que expresa la distancia promedio entre las branquiespinas (James y Chiappa-Carrara, 1990).

Todas las mediciones se obtuvieron con una aproximación de 0.01 mm. Los parámetros de

The encephalon was exposed by making a transversal incision in the head, cutting and separating the cranial walls. Measurements of the telencephalon, mesencephalon, metencephalon and the diameter of the ocular lenses were performed with a graduated vernier. The length of the pectoral fins was measured from the implantation bud to their extreme. The diameter of the mouth was measured vertically, with a fully opened position.

For the analysis of the filtering system, the length of the first left branchial arch (A) and the number of gill rakers (B) were obtained. The ratio between the mean arch length and the number of gill rakers (A/B) defines an index of the gill raker gap (James and Chiappa-Carrara, 1990).

All measurements were obtained with an approximation of 0.01 mm. Relationships between variables and SL were calculated through least squares regression analysis. Statistical tests were computed to a significance level above 95% (Zar, 1974).

The ecological coefficient proposed by Teichmann (1954), expressed as the ratio between telencephalon and mesencephalon lengths (Gallardo-Cabello, 1986), was obtained to analyze and compare the importance of olfactory and visual reception for prey detection.

las relaciones funcionales entre las distintas variables y la LE fueron obtenidos mediante la aplicación del análisis de regresión, resuelto por la técnica de los mínimos cuadrados. La validez estadística de las estimaciones se calculó, para cada caso, como el nivel de significancia mayor al 95% (Zar, 1974).

Para analizar y comparar la importancia de la recepción olfatoria con respecto a la visual, se obtuvo el coeficiente ecológico propuesto por Teichmann (1954), que se expresa como la razón entre las longitudes del telencéfalo y del mesencéfalo (Gallardo-Cabello, 1986).

El campo visual de búsqueda del alimento de *E. purpurea* se determinó a partir de las observaciones de Hunter (1972), modificadas por Angelescu (1982b), Chiappa-Carrara (1988) y Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello (1993).

Los grupos de edad, así como las consideraciones sobre el crecimiento y la alimentación de esta especie fueron establecidos por Struhsaker y Uchiyama (1976), Johnson (1982), Chiappa-Carrara (1993) y Chiappa-Carrara *et al.* (en prep.).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Recepción olfatoria

El telencéfalo está formado, en su parte anterior, por los bulbos olfatorios que se prolongan formando los lóbulos olfatorios en su parte posterior. Éstos se encuentran relativamente bien desarrollados y ocupan una parte importante del cerebro de la anchoveta *E. purpurea*. Este hecho es común en los peces que dependen del olfato para la alimentación, como lo son varias especies bentónicas o aquellas pelágicas de hábitos nocturnos (Gallardo-Cabello, 1986; Chiappa-Carrara, 1993). En la fig. 1, se muestra la relación entre la longitud estándar de los ejemplares de *E. purpurea* y la longitud del telencéfalo, así como la curva potencial que expresa dicha relación. Se observa una disminución de la tasa de crecimiento del órgano conforme el pez envejece, indicando un cambio importante en los hábitos alimentarios de esta especie. La ecuación obtenida es:

$$\hat{y} = 0.11615X^{0.62721} \quad (F = 10260.5; p < 0.05)$$

The visual field of *E. purpurea* for prey detection was estimated according to the observations of Hunter (1972), modified by Angelescu (1982b), Chiappa-Carrara (1988) and Chiappa-Carrara and Gallardo-Cabello (1993).

Age groups, growth and dietary composition of this species were previously estimated by Struhsaker and Uchiyama (1976), Johnson (1982), Chiappa-Carrara (1993) and Chiappa-Carrara *et al.* (in prep.).

RESULTS AND DISCUSSION

Olfactory reception

The telencephalon consists of an olfactory forebrain bulb followed caudally by an olfactory lobe, which are well developed and occupy an important part in the brain of *E. purpurea*. This is a very frequent feature in fishes that depend on their olfactory sense for feeding, such as benthic or night feeding pelagic species (Gallardo-Cabello, 1986; Chiappa-Carrara, 1993). Figure 1 shows the relationship between SL and telencephalon length in *E. purpurea*, as well as the curve that describes this relationship. The growth rate of the organ decreases as fish age, indicating an important change in the feeding behavior of this species. The calculated expression is:

$$\hat{y} = 0.11615X^{0.62721} \quad (F = 10260.5; p < 0.05)$$

Visual reception

The mesencephalon is formed by the dorsal optic *tectum* and the ventral *tegmentum*. The *tectum* is divided into two optic lobes (*corpora bigemina*) by the longitudinal groove (Healey, 1957; Lagler *et al.*, 1962; Chiappa-Carrara, 1993). Anatomical structures in this part of the brain indicate that the *tectum* is related to vision and is important in the correlation of sensorial impulses.

Figure 2 shows the results obtained, as well as the fit of the potential model that expresses this relation. The equation is:

$$\hat{y} = 0.138846X^{0.66298} \quad (F = 34932.3; p < 0.05)$$

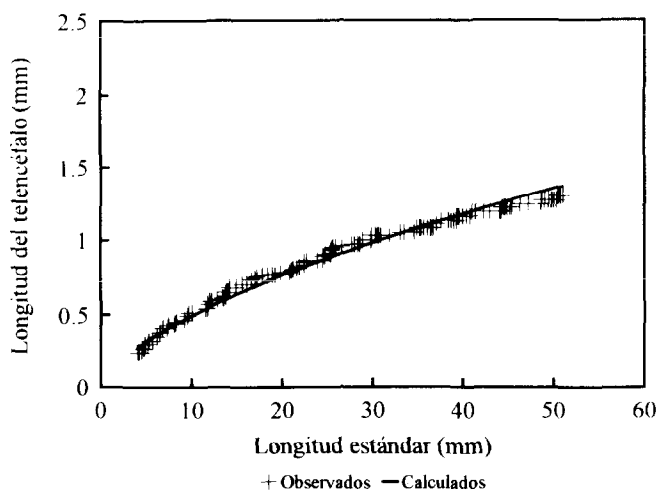


Figura 1. Longitud del telencéfalo (mm) en función de la longitud estándar (mm) de *E. purpurea* (n = 142; $R^2 = 0.9858$).

Figure 1. Telencephalon length (mm) as a function of the standard length (mm) of *E. purpurea* (n = 142; $R^2 = 0.9858$).

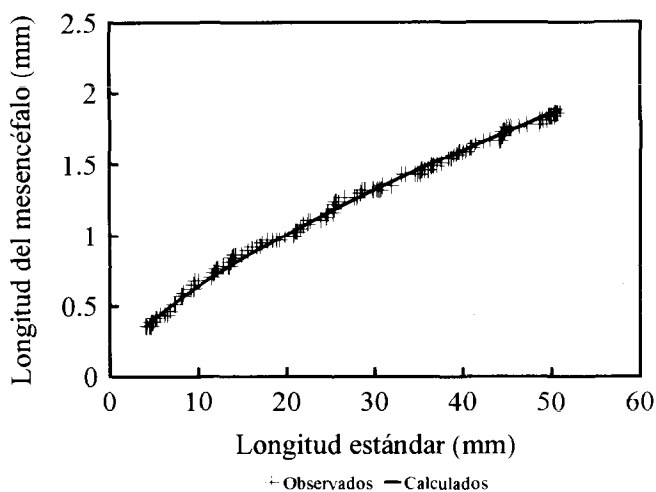


Figura 2. Longitud del mesencéfalo (mm) en función de la longitud estándar (mm) de *E. purpurea* (n = 114; $R^2 = 0.9957$).

Figure 2. Mesencephalon length (mm) as a function of the standard length (mm) of *E. purpurea* (n = 114; $R^2 = 0.9957$).

Tabla 2. Valores del índice de Teichmann (1954) para cada grupo de edad de *E. purpurea*.
Table 2. Teichmann (1954) index for each age group of *E. purpurea*.

Grupo de edad (meses)	Índice de Teichmann
0	0.771
1	0.769
2	0.755
3	0.732
4	0.723
5	0.703
6	0.701
7	0.697

Recepción visual

El mesencéfalo está constituido por el *tectum* óptico dorsal y por el *tegmentum* ventral. El *tectum*, a su vez, está dividido en dos lóbulos ópticos (*corpora bigemina*) por el surco longitudinal (Healey, 1957; Lagler *et al.*, 1962; Chiappa-Carrara, 1993). Las estructuras anatómicas presentes en esta sección del cerebro indican que el *tectum* está relacionado con la visión y es un centro importante para la correlación de los impulsos sensoriales.

En la fig. 2, se presenta la gráfica de los resultados obtenidos, así como el ajuste del modelo potencial que expresa dicha relación. La ecuación resultante es:

$$\hat{y} = 0.138846X^{0.66298} \quad (F = 34932.3; p < 0.05)$$

El exponente de esta relación es el que tiene el valor más alto en comparación con el crecimiento de las otras partes del cerebro consideradas.

En la tabla 2, se presentan los valores del coeficiente de Teichmann (1954) reunidos por grupos de edad. De acuerdo con los resultados obtenidos, se observa que a lo largo de todo el ciclo de vida de *E. purpurea*, la masa cerebral dedicada a la recepción de los estímulos visuales es más importante que aquella que recibe los estímulos olfatorios.

La recepción visual de los peces también está relacionada con el tamaño de las lentes

The exponent in this relationship has the highest value, compared to the growth of the other parts of the brain considered in this work.

Table 2 shows the Teichmann (1954) coefficient calculated for each age group. According to these results, the cerebral mass related to visual stimuli reception is more important than the mass associated with olfactory stimuli reception throughout the life cycle of *E. purpurea*.

The visual reception in fishes is also related to the size of the ocular lenses. Figure 3 shows the relation between the diameter of these structures and SL. When organisms reach 25 mm SL, an inflection point can be distinguished. At this point, an important change in feeding behavior, related to changes in dietary composition of the species, is observed. This is also the stage at which metamorphosis occurs (Chiappa-Carrara, 1993). The potential curve for fishes smaller than 25 mm SL ($n = 66$; $R^2 = 0.9936$) is described by:

$$\hat{y} = 0.03866X^{0.97739} \quad (F = 9941.9; p < 0.05)$$

The potential curve for fishes 25+ mm SL ($n = 84$; $R^2 = 0.9962$) is:

$$\hat{y} = 0.001745X^{1.94789} \quad (F = 21458.2; p < 0.05)$$

The allometric coefficient in the first case shows a value close to isometry ($b = 1$, $p < 0.05$). In the second case, the exponent value

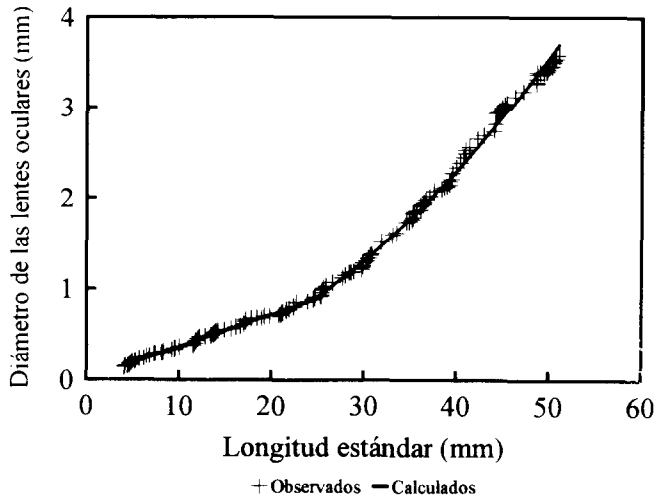


Figura 3. Diámetro de las lentes oculares (mm) en función de la longitud estándar (mm) de *E. purpurea*.

Figure 3. Diameter of ocular lenses (mm) as a function of the standard length (mm) of *E. purpurea*.

oculares. En la fig. 3, se muestra la gráfica de los resultados obtenidos en relación con el diámetro de estas estructuras en función de la LE. Se observa un punto de inflexión cuando los organismos alcanzan 25 mm de LE, que supone un cambio importante en los hábitos alimentarios de esta especie. La metamorfosis de esta especie ocurre en esta etapa (Chiappa-Carrara, 1993). A continuación se presentan las curvas potenciales de dicha relación:

$$\hat{y} = 0.03866X^{0.97739} \quad (F = 9941.9; p < 0.05)$$

que corresponde a los organismos menores de 25 mm de longitud ($n = 66$; $R^2 = 0.9936$), y

$$\hat{y} = 0.001745X^{1.94789} \quad (F = 21458.2; p < 0.05)$$

para aquellos peces mayores o iguales a los 25 mm de longitud ($n = 84$; $R^2 = 0.9962$).

De acuerdo con lo anterior, se observa que, en el primer caso, el coeficiente alométrico muestra un valor cercano a la isometría ($b = 1$, $p < 0.01$). En la segunda parte de la curva, el valor del exponente muestra un crecimiento alométrico positivo, indicando que el diámetro

shows a positive allometric growth, indicating that the ocular diameter has a tendency to grow throughout the fish's life cycle.

With respect to the dietary composition of *E. purpurea*, Johnson (1982) and Chiappa-Carrara (1993) reported that when fishes are two months old, with 25 mm SL, feeding of larvae is significantly more diverse than in previous stages. Likewise, as the organisms grow, less pigmented prey are more important in their diet. These facts, along with the observations on mesencephalon growth and ocular lenses, indicate that the visual detection of prey plays an increasingly important role in the species' food identification.

Locomotion

Several authors have established that there is a strong relation between the development of the cerebellum, or metencephalon, and the motion activity of fishes (Edinger, 1908; Franz, 1911, 1912, 1920; Tilney, 1923; Gallardo-Cabello, 1979). This brain organ develops from a widening of the dorsal spinal cord in the fourth ventricle of *E. purpurea*.

ocular tiende a crecer a lo largo de todo el ciclo de vida del pez.

En relación con la alimentación de *E. purpurea*, Johnson (1982) y Chiappa-Carrara (1993) reportaron que a la edad de dos meses, a la que corresponde una longitud promedio de unos 25 mm, la alimentación de las larvas es significativamente más diversa en comparación con los estadios anteriores. Asimismo, conforme los organismos crecen, las presas menos pigmentadas aumentan de número en la dieta. Estos hechos, conjuntamente con las observaciones sobre el crecimiento del mesencéfalo y de las lentes oculares, permiten inferir que la detección visual de las presas juega un papel cada vez más importante en la alimentación de esta especie.

Locomoción

Diversos autores han establecido la existencia de una estrecha relación entre el desarrollo del cerebelo, o metencéfalo, y la actividad motora del pez (Edinger, 1908; Franz, 1911, 1912, 1920; Tilney, 1923; Gallardo-Cabello, 1979). Este órgano se desarrolla a partir de un ensanchamiento de la médula dorsal en el cuarto ventricular del cerebro de *E. purpurea*.

En la fig. 4, se presenta la gráfica de los resultados obtenidos en relación con la longitud del metencéfalo y la del pez, así como la curva de la función potencial entre ambas variables. La ecuación obtenida es:

$$\hat{y} = 0.373642X^{0.449830} \quad (F = 56193.0; p < 0.05)$$

El gran tamaño del metencéfalo en el cerebro de *E. purpurea* indica que la actividad motora de esta especie es muy intensa e indispensable, tanto para perseguir y atrapar a las presas con velocidades de escape altas como para eludir los ataques de sus depredadores.

Parte importante del estudio de la locomoción y de la movilidad en los peces se relaciona con el desarrollo de las aletas pectorales (Gallardo-Cabello, 1986). En *E. purpurea*, estas estructuras aparecen después del tercer día de vida, por lo que los resultados que se presentan a continuación consideran únicamente a los organismos mayores de 6.0 mm de longitud.

Figure 4 shows the relation between the length of the metencephalon and the SL of the fish, as well as the potential plot. The calculated equation is:

$$\hat{y} = 0.373642X^{0.449830} \quad (F = 56193.0; p < 0.05)$$

The great size of the metencephalon of *E. purpurea* indicates that the motor activity of this species is very intense and essential, both to catch prey with a high escape speed and to elude the attack of predators.

Locomotive activity of fishes is related to the development of pectoral fins (Gallardo-Cabello, 1986). In *E. purpurea*, these structures appear after the third day of life, which is why the following results consider only organisms longer than 6.0 mm.

Figure 5 shows the graph of the relationship between the length of the pectoral fins and the SL of the fish. It is important to note that the development of these structures presents two inflection points. The first one occurs when larvae reach approximately 25 mm in length and the second one at 31 mm SL. The equations of the three straight lines representing differential growth of the fins with respect to SL are given below. For the length range from 6+ to 25 mm (n = 47; R² = 0.97), the equation is:

$$\hat{y} = -0.1520 + 0.0531X \quad (F = 1614.8; p < 0.05)$$

For individuals between 25+ and 31 mm SL (n = 27; R² = 0.96), the relation is given by:

$$\hat{y} = -2.6736 + 0.1562X \quad (F = 591.4; p < 0.05)$$

Finally, for organisms greater than 31 mm SL (n = 61; R² = 0.97), the equation is:

$$\hat{y} = 0.2765 + 0.0681X \quad (F = 1933.3; p < 0.05)$$

It is important to note that starting at 25 mm SL, fin growth is proportionally greater compared to previous stages of the life cycle of the fish. In relation to the feeding process of *E. purpurea*, Johnson (1982) and Chiappa-Carrara (1993) reported that, after this stage, the diet consists of more motile organisms, requiring greater natatory velocity for their capture.

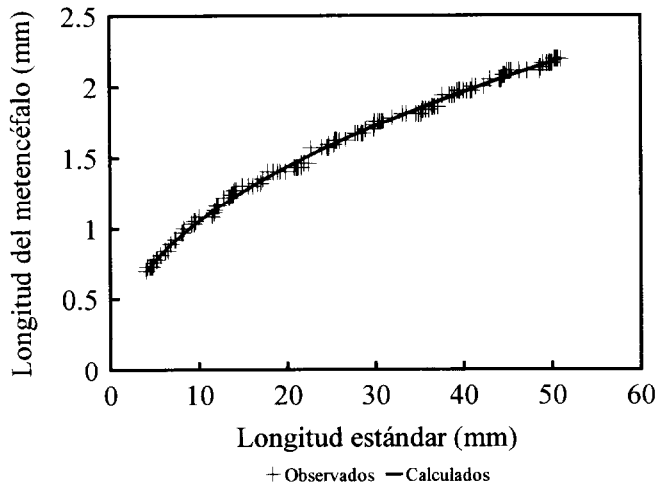


Figura 4. Longitud del metencéfalo (mm) en función de la longitud estándar (mm) de *E. purpurea* (n = 150; $R^2 = 0.9973$).

Figure 4. Metencephalon length (mm) as a function of the standard length (mm) of *E. purpurea* (n = 150; $R^2 = 0.9973$).

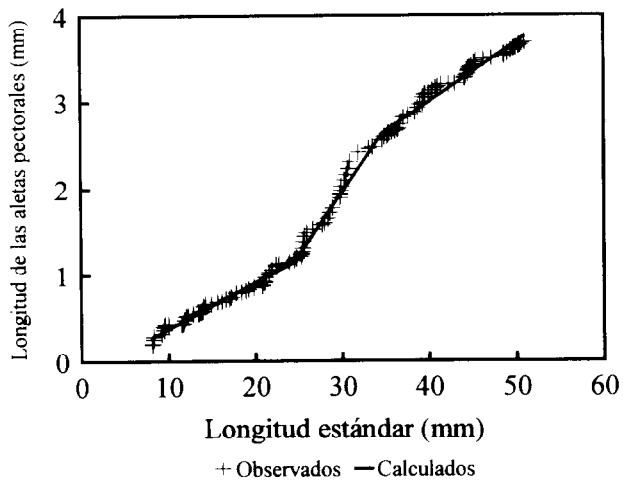


Figura 5. Longitud de las aletas pectorales (mm) en función de la longitud estándar (mm) de *E. purpurea*.

Figure 5. Pectoral fin length (mm) as a function of the standard length (mm) of *E. purpurea*.

En la fig. 5, se presenta la gráfica de la relación entre la longitud de las aletas pectorales y la del pez. Es importante notar que el desarrollo de estas estructuras presenta dos puntos de inflexión. Uno cuando las larvas alcanzan aproximadamente 25 mm de longitud y otro a los 31 mm de LE. A continuación se presentan las ecuaciones de las tres rectas que representan el crecimiento diferencial de las aletas, con respecto a la longitud del pez. Para el intervalo de longitud entre los 6+ y 25 mm ($n = 47$; $R^2 = 0.97$), la relación se expresa como:

$$\hat{y} = -0.1520 + 0.0531X \quad (F = 1614.8; p < 0.05)$$

Para los individuos cuya longitud está comprendida entre 25+ y 31 mm LE ($n = 27$; $R^2 = 0.96$), la ecuación es:

$$\hat{y} = -2.6736 + 0.1562X \quad (F = 591.4; p < 0.05)$$

Finalmente, para aquellos organismos mayores que 31 mm LE ($n = 61$; $R^2 = 0.97$), se obtuvo:

$$\hat{y} = 0.2765 + 0.0681X \quad (F = 1933.3; p < 0.05)$$

De acuerdo con lo expuesto, es importante notar que a partir de los 25 mm de longitud el crecimiento de las aletas es proporcionalmente mayor, comparado con las etapas precedentes del ciclo de vida del pez. En relación con la alimentación de *E. purpurea*, Johnson (1982) y Chiappa-Carrara (1993) reportaron que, a partir de este estadio, la dieta se compone de organismos más móviles, que requieren de velocidades de ataque mayores para ser capturados.

Búsqueda del alimento

La vista es uno de los principales sentidos que utiliza la anchoveta hawaiana para la búsqueda del alimento en el medio. La detección de las presas ocurre tanto en el plano vertical como horizontal, siendo fundamental para satisfacer los requerimientos tróficos y asegurar la supervivencia de la especie. De acuerdo con lo anterior, se calculó el campo visual de *E. purpurea*, siguiendo los criterios de Hunter (1972), modificados por Angelescu (1982b) y

Prey detection

Sight is one of the most important senses the Hawaiian anchovy utilizes when searching for food in the environment. Prey location takes place in both the horizontal and vertical planes and is essential to satisfy trophic requirements and to preserve the species. The visual field of *E. purpurea* in a static moment was calculated according to Hunter's (1972) criteria, modified by Angelescu (1982b) and Chiappa-Carrara and Gallardo-Cabello (1993). Results for a "typical" adult (40 mm SL) are as follows: 32 mm for eyesight vision on the x axis, 26 mm on y and 14.4 m on z . The area of the base of the resulting elliptical cone is 12 cm². Theoretically, this is the searching field for food of a Hawaiian anchovy, with the depicted features.

In this species, natatory speed while searching for food is 4.5 SL s⁻¹ (Johnson, 1982; Chiappa-Carrara, 1993). Thus, the typical individual would swim at 0.18 m s⁻¹. Assuming that the duration of the feeding process is 12 hours per day (Johnson, 1982), fish would be able to scan 9.33 m³ day⁻¹.

This result agrees with the absolute searching volume (ASV; Clarke, 1978) estimates calculated for this species. Chiappa-Carrara (1993) computed ASV of the order of 10 m³ day⁻¹ for prey whose densities are relatively low. If the feeding process only targeted this kind of prey, individuals would have to scan, in fact, about 10 m³ day⁻¹. It is interesting to note that Chiappa-Carrara (1993) obtained lower ASV values for prey with higher abundances. As Hawaiian anchovy predate on them, fish reduce the quantity of energy required to carry out the pursuing process.

Prey capture

The mouth of *E. purpurea* is positioned inferiorly and presents a wide opening in vertical and posterior directions with respect to the sagittal plane of the body. Lagler *et al.* (1962) classify this shape as non-extensible for prey attack. Maxillary and premaxillary bones are equipped with small teeth equidistantly

Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello (1993). Para un adulto "promedio" de 40 mm de LE, se determinó una longitud del campo de alcance visual de 32 mm en el eje x, 26 mm en el y, y 14.4 mm en el z. La base del cono resultante corresponde, en un momento estático, a la superficie de percepción que teóricamente constituye el campo de búsqueda del alimento, resultando en este caso de 12 cm²

La velocidad de búsqueda del alimento de *E. purpurea* es de 4.5 LE s⁻¹ (Johnson, 1982; Chiappa-Carrara, 1993), por lo que el individuo promedio nadaría con una rapidez de 0.18 m s⁻¹. Asumiendo que el periodo de alimentación es de 12 horas (Johnson, 1982), el pez rastreará 9.33 m³ día⁻¹.

Este resultado concuerda con los valores del volumen absoluto de búsqueda (ASV; Clarke, 1978), es decir, el volumen de agua que el organismo necesita rastrear para encontrar una presa determinada. Chiappa-Carrara (1993) calculó, para esta especie, valores del ASV de 10 m³ día⁻¹ para presas cuya concentración ambiental es relativamente baja. Esto indica que si el pez sólo se alimentara de estas presas, tendría que rastrear, en efecto, cerca de 10 m³ día⁻¹ para satisfacer sus necesidades tróficas. Es interesante notar que, en el trabajo mencionado, se obtuvieron valores menores del ASV para otras presas más abundantes, lo cual indica que al alimentarse de ellas, los peces reducen la cantidad de energía invertida para llevar a cabo el proceso alimentario.

Captura del alimento

La boca de *E. purpurea* se encuentra en posición inferior y tiene una abertura amplia en el sentido vertical y posterior, sobre el plano sagital del cuerpo. Este tipo de boca se clasifica como no extensible para el ataque a las presas (Lagler *et al.*, 1962). El maxilar y el premaxilar están provistos de pequeños dientes dispuestos equidistantemente en una sola hilera. No existen dientes sobre el vómer y la faringe.

En la fig. 6, se muestra la gráfica obtenida para la relación entre el diámetro de la boca y la LE. A pesar de que los datos observados presentan ciertas fluctuaciones, el ajuste del

disposed in one row. No teeth were found on the vomer and pharynx.

Figure 6 shows the relationship between the diameter of the mouth and the SL of the fish. Even if the observed data present some fluctuations, the linear fit is significant. The resulting equation is:

$$\hat{y} = -0.00945 + 0.06985X \quad (F = 42937.4; p < 0.05)$$

Prey ingestion

The first branchial arch shows long gill rakers adhered to the bone. They exhibit randomly disposed denticles on the interior border. The filtering system of *E. purpurea* retains food items in a mechanical manner. Gill rakers, acting together with denticles, constitute the retention mechanism of small prey in larval stages of this species. Due to the random pattern of denticles in the gill rakers and their uneven length, the geometry of gaps formed during the retention process vary with the position of the mouth and its open-and-close movements.

Figure 7 (a, b, c) shows the results concerning the filtration system. Relationships between the length of upper and lower branches of the first branchial arch (A), number of gill rakers on the arch (B) and the gill raker gap (A/B), as a function of SL, are plotted. Gill raker gap increases as fish grow. Thus, filtration system efficiency decreases and retention of smaller prey diminishes as a function of age.

There is a marked change in the feeding behavior of *E. purpurea* during its life cycle. During adulthood, this species utilizes discrete charges to individual items by either engorging or biting prey, depending on the relationship between predator size and prey size. Johnson (1982) and Chiappa-Carrara (1993) observed that individuals belonging to different size classes feed on dissimilar sets of prey. In this way, intraspecific competition for food under limited conditions is minimized.

Prey digestion

Digestion of prey items completes the trophic process necessary for the acquisition of

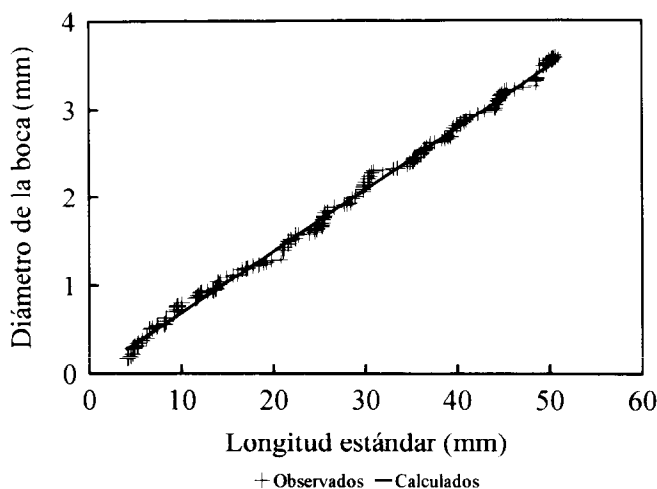


Figura 6. Diámetro de la boca (mm) en función de la longitud estándar (mm) de *E. purpurea* (n = 149; R² = 0.9965).

Figure 6. Diameter of the mouth (mm) as a function of the standard length (mm) of *E. purpurea* (n = 149; R² = 0.9965).

modelo lineal es significativo. La ecuación obtenida es:

$$\hat{y} = -0.00945 + 0.06985X \quad (F = 42937.4; p < 0.05)$$

Ingestión del alimento

El primer arco branquial presenta branquiespinas relativamente largas, adheridas al hueso del arco, que exhiben una serie de denticulos dispuestos aleatoriamente sobre su borde interno. El aparato branquial de *E. purpurea* retiene el alimento de forma mecánica. Las branquiespinas, conjuntamente con los denticulos, desempeñan el papel principal en la retención de las presas pequeñas en los estadios larvales de esta especie. Dado que los denticulos tienen longitudes diferentes y no tienen un patrón definido de posición en la branquiespina, la geometría de las aberturas que se forman en el proceso de retención varía con la posición de la boca y sus movimientos de apertura y cierre.

En la fig. 7 (a, b, c), se presentan los resultados concernientes al sistema de filtración. Se muestran las relaciones entre la longitud del

químico energía. The time food items spend in the digestive tract of the predator and the prey's own composition determine the state of digestion of the stomach contents. Organisms presenting hard structures formed by chitine, calcareous or siliceous substances show the longest residence times in stomachs. On the other hand, more fragile organisms are rapidly assimilated. For example, *Oikopleura longicauda*, larvacean tunicates and chaetognaths have short digestion times in the digestive tracts of *E. purpurea* (Johnson, 1982).

Engorged items preserve their structure in the esophagus, while prey that have been bitten present an important reduction in the peripheral somatic contents. In the union of the enzymatic digestion in the cardiac stomach, prey are compressed and fragmented, and totally transparent parts can be found. At the junction with the pyloric stomach, abdominal segments and appendixes of engorged organisms, like crustaceans, are separated from the body.

In the pyloric stomach, muscular folds act mechanically on prey cephalothoraxes. Somatic contents are thinly distributed in the stomach

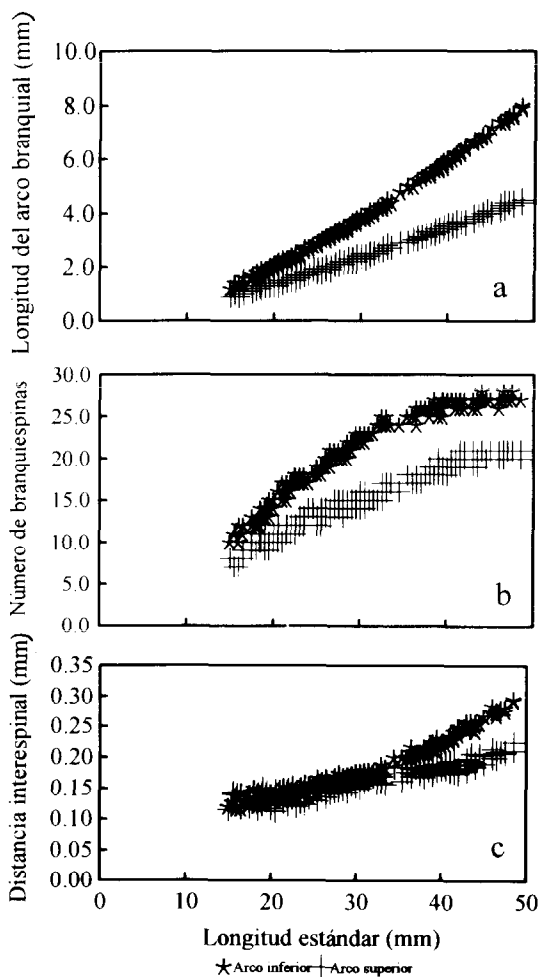


Figura 7. Mediciones de las componentes del sistema de filtración en función de la longitud estándar (mm) de *E. purpurea*. a) Longitud de los arcos branquiales (mm). b) Número de branquiespinas. c) Distancias interespinales (mm).

Figure 7. Components of the filtering system as a function of the standard length (mm) of *E. purpurea*. a) Length of branchial arch (mm). b) Number of gill rakers. c) Gill raker gap (mm).

primer arco branquial en sus ramas superior e inferior (A), el número de branquiespinas en dicho arco (B) y la distancia interespinal promedio (A/B), en función de la LE. Se observa que la distancia interespinal aumenta en relación a la LE, por lo que la eficiencia del sistema de filtración y, en consecuencia, la retención de las presas pequeñas, disminuye de acuerdo con el incremento en la edad.

and coloration of food items is no longer present.

In the intestine, this process is concluded and it is very difficult to identify individual prey. Only some hard parts of certain organisms, like the carapace of amphipods, mandibles with silica projections of copepods and mandible remains of chaetognaths, can be recognized.

Existe un cambio marcado en los hábitos alimentarios de *E. purpurea* en los distintos estadios de su ciclo de vida. Así, en la etapa adulta esta especie utiliza principalmente el proceso de ataque directo a presas individuales, ya sea por deglución de los organismos o bien a través del mordisqueo, dependiendo de la relación entre el tamaño del depredador y el de su presa. Johnson (1982) y Chiappa-Carrara (1993) observaron que los individuos de distintas tallas se alimentan de grupos de presas de tamaños diferentes, disminuyendo de esta manera la competencia intraespecífica por el alimento en condiciones limitantes.

Digestión del zooplancton

La digestión completa el proceso trófico para la adquisición de la energía química. Es importante señalar que el estado de digestión en que se presenta una presa en el contenido estomacal se debe tanto al tiempo que ha permanecido en el tracto digestivo del depredador como a su propia naturaleza. Así, los organismos que presentan exoesqueletos compuestos por quitina, sustancias calcáreas o silíceas, ofrecen un mayor tiempo de conservación en el estómago. Por el contrario, aquellas presas que no presentan estructuras duras son digeridas con más facilidad. Tal es el caso de *Oikopleura longicauda*, los tunicados larváceos y los quectognatos. Todos ellos presentan tiempos de digestión muy cortos en los tractos digestivos de *E. purpurea* (Johnson, 1982).

Las presas recién deglutidas mantienen totalmente su estructura en el esófago. En cambio, aquellos organismos que fueron mordisqueados en el proceso de ingestión, presentan una importante disminución del contenido somático. Durante el comienzo de la digestión enzimática en el estómago cardíaco, se produce una compresión del cuerpo de las presas y se observa cierta fragmentación del contenido interno, quedando partes totalmente transparentes. En la unión con el estómago pilórico, se desprenden los segmentos abdominales de los organismos enteros más frágiles y los apéndices de las presas, como los crustáceos.

En el estómago pilórico, los pliegues musculares de las paredes actúan mecánicamente

Quantitative analysis of the stomach contents showed mixing in excess of 85% between fragmented and intact prey. For this reason, it is possible to assume that *E. purpurea* does not display a specific sequence in the feeding process. Switching feeding behaviors depends mainly on prey density and preference.

CONCLUSIONS

Encrasicholina purpurea presents important changes in the development of different parts of the encephalon and sense organs, in relation to differences in the feeding behavior and diet. The relative importance of sight-related processes for prey detection over olfactory ones increases as fish grow. The metencephalon, or cerebellum, is well developed, indicating the great swimming activity of this species. The filtering system, even if well defined, is utilized for prey retention of small items only during larval stages. *Encrasicholina purpurea* adults catch their prey by means of direct strikes. The size relationship between predator and prey determines if biting or engorging are made evident.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to thank Thomas A. Clarke, of the Hawaii Institute of Marine Biology, for his support during the field work and comments on the manuscript, and Alan Alexander, also of the Hawaii Institute of Marine Biology, for his invaluable assistance during the sampling. Ricardo Vidal-Talamantes, of the Instituto de Investigaciones Oceanológicas (UABC), made important contributions to the manuscript.

English translation by the authors.

sobre el cefalotórax de las presas, vaciándose casi en su totalidad el contenido somático. Los organismos ingeridos son transparentes.

En el intestino se completa el proceso anterior y las presas son irreconocibles. Sólo pueden identificarse parcialmente los organismos más resistentes, como es el caso de los anfipodos por

su caparazón, los copépodos por sus mandíbulas con proyecciones de silicio y los quetognatos por los restos de sus mandíbulas.

En el análisis cualitativo del contenido estomacal se observó, en el bolo alimenticio, un alto porcentaje de mezcla ($\geq 85\%$) entre las presas deglutidas y aquellas que fueron ingeridas fragmentadas, por lo que no fue posible identificar una secuencia determinada en el proceso de alimentación. De esta manera, es posible suponer que la presencia de las presas depende, al menos parcialmente, de los hábitos alimentarios descritos para esta especie.

CONCLUSIONES

Encrasicholina purpurea presenta importantes cambios en el desarrollo de las distintas partes del encéfalo y los órganos de los sentidos, en relación con las variaciones en los hábitos alimentarios y la dieta. La importancia de la percepción visual de las presas, en relación con la olfativa, se incrementa conforme aumenta la edad de los individuos de esta especie. El metencéfalo, o cerebelo, se presenta bien desarrollado, indicando la gran actividad motora de esta especie. El aparato branquial está bien desarrollado, aunque la modalidad de captura de las presas por filtración ocurre sólo durante la etapa larvaria. Los individuos adultos de *E. purpurea* capturan a sus presas mediante el ataque directo, ya sea por deglución o a través del mordisqueo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Thomas A. Clarke, del Hawaii Institute of Marine Biology, la facilitación del equipo para la realización del presente estudio y sus valiosos comentarios al manuscrito; a Alan Alexander, del Hawaii Institute of Marine Biology, su invaluable apoyo en el trabajo de campo; a Ricardo Vidal Talamantes, del Instituto de Investigaciones Oceanológicas (UABC), sus comentarios y valiosas sugerencias al manuscrito.

REFERENCIAS

Angelescu, V. (1982a). Ecología trófica de la anchoita del mar argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoita*). Parte I. Morfología del

sistema digestivo en relación con la alimentación. **Congr. Latinoamer. Zool. Mérida**, 2: 1317-1350.

Angelescu, V. (1982b). Ecología trófica de la anchoita del mar argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoita*). Parte II. Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema. **Contrib. Inst. Nac. Invest. Des. Pesq. Mar del Plata**, 409, 83 pp.

Chiappa-Carrara, X. (1988). Consideraciones bioecológicas sobre el crecimiento, la alimentación y el contenido calórico de la dieta de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard, en las costas occidentales de Baja California. Tesis de maestría, UACPY-CCH, UNAM, 131 pp.

Chiappa-Carrara, X. (1993). Análisis de la edad, del crecimiento, de la dieta, de las tasas de digestión y de las preferencias tróficas de la anchoveta hawaiana *Encrasicholina purpurea* Fowler (Pisces: Engraulidae). Tesis doctoral, UACPY-CCH, UNAM, 142 pp.

Chiappa-Carrara, X. y Gallardo-Cabello, M. (1993). Estudio del régimen y hábitos alimentarios de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard (Pisces: Engraulidae), en Baja California, México. **Ciencias Marinas**, 19(3): 285-305

Clarke, T.A. (1978). Diel feeding patterns of 16 species of mesopelagic fishes from Hawaiian waters. **Fish. Bull.**, 76:495-513.

Clarke, T.A. (1989). 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. Wat. Exp. Sta., Vicksburg, MS**, 20 pp.

Comitini, S. (1977). An economic analysis of the state of the Hawaiian skipjack tuna fishery. **Sea Grant Tech. Rep., UNIHI-SEAGRANT-TR-78-01**, 46 pp.

DaFranca, P. (1952). *Merluccius merluccius* (L.), *Merluccius senegalensis* (Cadenat): seus caracteres distintivos. **Notas e estudos, Inst. Biol. Marit.**, 3: 37-56

Devitsyna, G.V. (1972). Morphology of the organs of olfaction in Gadidae. **J. Ichthyol.**, 12: 567-580.

- Edinger, P.A. (1908). **Vorlesungen über den Bau der Nervösen Zentralorgane**. F.C.W. Vogel, Leipzig, 123 pp.
- Franz, V. (1911). Über das Leinhirn in der Vergleichenden Anatomie. **Biol. Zentr.**, 31: 434-445.
- Franz, V. (1912). Das Kleinhirn der Knochenfische. **Zool. Jahro. Abt. Anat. Ontog.**, 32: 401-464.
- Franz, V. (1920). Zur Mikroskopischen Anatomie der Mormyden. **Zool. Jahro. Abt. Anat. Ontog.**, 42: 91-148.
- 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, **Universidad Central de Barcelona**, 420 pp.
- Gallardo-Cabello, M. (1986). Análisis de los hábitos alimenticios de la brótola *Phycis blennoides* (Brünnich, 1768) en el Mediterráneo occidental (Pisces: Gadidae). **An. Inst. Cienc. Mar Limnol.**, UNAM, 13(2): 173-186.
- Geiger, W. (1954). Le curveau de *Merluccius merluccius* (L.) et de *Merluccius senegalensis* (Cadenat). Contribution á l'étude comparative des deux espèces. **Bull. Inst. des Pêches du Maroc**, 2: 1-8.
- Grassé, P.P. (1958). **Traité de Zoologie**, Vol. 13. Masson et Cie. Editeurs, 568 pp.
- Healey, E.G. (1957). The nervous system. In: C. Brown (ed.), **The Physiology of Fishes**. Academic Press, New York, pp. 2-119.
- Hunter, J.R. (1972). Swimming and feeding behaviour of larval anchovy *Engraulis mordax*. **Fish. Bull.**, 70: 821-838.
- Johnson, L.R. (1982). Feeding chronology and daily ration of first-feeding larval Hawaiian anchovy, *Stolephorus purpureus*. M.Sc. thesis, **Univ. of Hawaii**, 78 pp.
- James, A.G. and Chiappa-Carrara, X. (1990). A comparison of field based studies on the trophic ecology of *Engraulis capensis* and *E. mordax*. In: M. Barnes and R.N. Gibson (eds.), **Trophic Relationships in the Marine Environment**. Aberdeen Univ. Press, pp. 208-221.
- Lagler, K.F., Bardach, J.E. and Miller, R.R. (1962). **Ichthyology**. John Wiley and Sons. 405 pp.
- Malyukina, G.A. and Yurkevich, G.V. (1967). The functional characteristics of the peripheral apparatus of the olfactory system in fish. **Povedeniye i retseptii ryb, Moscow**, p. 67.
- Matsui, K. (1942). Growth of brain of bonito and tuna with special reference to their water and fat contents. **Kagaku Nanyo (Sci. South Sea)**, 5, 16 pp.
- Maurin, C.L. (1952). Les merlus des Côtes Atlantiques du Maroc. **J. Conseil**, 18: 34-48.
- Nakamura, E.L. (1970). Synopsis of biological data on Hawaiian species of *Stolephorus*. In: J.C. Marr (ed.), **The Kuroshio: A Symposium on the Japanese Current**. East-West Center Press, Honolulu, pp. 425-446.
- Pavlov, D.S. (1959). Experiments on the feeding of the burbot at different illuminations. **Nauchn. dokl. vyssh. Shkoly Biol. nauk.**, 4: 23-45.
- Pavlov, D.S. (1962). Some data on the olfaction of *Gaidropsarus mediterraneus* (L.) and its importance in the search of food. **Vopr. Ikhtiol.**, 2: 76-91.
- Struhsaker, P. and Uchiyama, J.H. (1976). Age and growth of the nehu, *Stolephorus purpureus* (Pisces: Engraulidae), from the Hawaiian Islands as indicated by daily growth increments of sagittae. **Fish. Bull.**, 74: 9-17.
- Struhsaker, P., Baldwin, W.J. and Murphy, G.I. (1975). Environmental factors affecting stress and mortality of the Hawaiian anchovy (*Stolephorus purpureus*) in captivity. **Univ. Hawaii Sea-Grant Tech. Rep., UNIHI-SEAGRANT-TR-75-02**, 124 pp.
- Teichmann, H. (1954). Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische. **Z. Morphol. Oekol. Tiere**, 43: 94-105.
- Tilney, F. (1923). Genesis of cerebellar functions. **Arch. Neurol. Psychiat.**, 9: 137-169.
- Zar, H.J. (1974). **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, New York, 690 pp.