

**ESTUDIO DEL REGIMEN Y HABITOS ALIMENTARIOS DE
LA ANCHOVETA *Engraulis mordax* GIRARD (PISCES: ENGRAULIDAE),
EN BAJA CALIFORNIA, MEXICO**

**FEEDING BEHAVIOR AND DIETARY COMPOSITION OF THE
NORTHERN ANCHOVY, *Engraulis mordax* GIRARD
(PISCES: ENGRAULIDAE), OFF BAJA CALIFORNIA, MEXICO**

Xavier Chiappa-Carrara
Manuel Gallardo-Cabello

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado postal 70-305
04510 México, D.F.

Recibido en septiembre de 1992; aceptado en marzo de 1993

RESUMEN

Se analiza la dieta y el comportamiento alimentario de la anchoveta *Engraulis mordax* en la costa occidental de Baja California. El alcance visual de esta especie para la detección de presas es de 104 mm y el área de la base del cono de visión es de 125 cm². El número promedio de branquiespinas del primer arco branquial es 41 y la amplitud de los espacios interbranquiales aumenta con los grupos de edad. La dieta está constituida principalmente por diatomeas, huevecillos, dinoflagelados y protozoarios. El tamaño del alimento que la anchoveta filtra corresponde a un intervalo de 0.05 a 1.50 mm, mientras que la longitud de la presa que ataca es de 1.51 a 5.00 mm. La relación morfométrica entre la longitud del intestino y la del pez se expresa por una función potencial. El número de pliegues intestinales varía de acuerdo con los grupos de edad. Aunque el fitoplancton representa, por número, el mayor componente alimentario, los organismos del zooplancton aportan la mayor parte del carbono a la dieta. Conforme se incrementa la longitud de *E. mordax*, aumenta la longitud de sus presas.

ABSTRACT

Feeding behavior and dietary composition of northern anchovy, *Engraulis mordax*, off the west coast of Baja California are analyzed. The visual field for prey detection is 104 mm and the basal area of the vision cone is 125 cm². The mean number of gill rakers in the first lower branchial arch is 41; gill raker gap increases as fish grows. Diatoms, anchovy eggs, crustaceans, dinoflagellates and protozoans are the major by-number contributors to the diet of *E. mordax*. Filtering mechanism acts over a 0.05 to 1.50 mm range of prey length, while selective particulate feeding occurs from 1.51 to 5.00 mm prey size spectrum. The morphometric relationship between intestine length and fish length is expressed by potential functions, and the number of curvatures varies as fish grows. Although phytoplankton is the principal by-number component of the stomach contents, zooplankton prey are consistently the major source of carbon in the diet. Prey size increases as predator grows.

INTRODUCCION

Las rutas de transferencia de energía entre los niveles tróficos constituyen acciones

INTRODUCTION

Energy transfer routes between trophic levels constitute fundamental events in the

fundamentales para la regulación de la producción de las pesquerías. Lo anterior implica, entre otros, fenómenos como la muerte por inanición de larvas y juveniles, canibalismo, competencia y depredación.

De esta manera, los estudios de la dinámica trófica, considerados como parte del conocimiento global de la estructura y funcionamiento de una población, son indispensables para marcar tanto lineamientos generales como particulares en el manejo y administración de los recursos explotados comercialmente.

De acuerdo con lo anterior, en el presente trabajo, se analiza el régimen y los hábitos alimentarios de la anchoveta *Engraulis mordax* en el norte de Baja California. Se aportan por primera vez datos de esta especie en la zona de estudio mencionada, respecto al comportamiento para la búsqueda del alimento, morfometría del sistema de filtración (número de branquiespinas, desarrollo del primer arco branquial y amplitud de los espacios interbranquiales), identificación de las presas en el contenido estomacal, relación entre los tamaños del depredador y de la presa, desarrollo morfométrico del intestino y aporte del contenido de carbono de las presas a la dieta de la anchoveta.

MATERIAL Y METODOS

Los datos biológicos fueron obtenidos de 1,280 ejemplares de anchoveta *E. mordax*, provenientes de los muestreos realizados en la región que se localiza frente a las costas de Baja California, desde las Islas Coronado hasta Punta Eugenia (Fig. 1). Las muestras fueron producto de la captura comercial de los B/P *Calafia*, *Ciprés*, *Concepción*, *Kino*, *Libertador del Sur*, *Loreto*, *Sauzal*, *Tortugas* y *Vizcaíno*, pertenecientes a la Compañía Pesquera Zapata, S.A. de C.V. La obtención de los organismos se realizó al azar, mensualmente, separando un kilogramo de ellos por barco. Las capturas se realizaron hasta profundidades de 20 m, de enero a octubre de 1986, y de enero a junio de 1987. Durante los meses de noviembre y diciembre de 1986, la flota comercial no capturó poblaciones de la especie en estudio.

Los ejemplares capturados fueron conservados en una cámara frigorífica a -10°C. Los lotes de peces fueron estudiados en las 24

regulación de fisheries production. These routes regulate mortality due to starvation of larvae and juveniles, cannibalism, competition, and predation.

The tropho-dynamics approach, as part of the global knowledge of the structure and function of a population, is essential to address both general and particular strategies in the management of commercially exploited resources.

In this paper, an analysis of the feeding behavior and dietary composition of northern anchovy (*Engraulis mordax*), off Baja California, is carried out. This work constitutes the first documented contribution of data collected in this area on feeding behavior during search of prey, filtering system morphometry (number of gill rakers, first branchial arch development and gill raker gap amplitude), identification of prey in stomach contents, relationship between predator and prey size, morphometric development of intestine, and fresh carbon contents of prey.

MATERIAL AND METHODS

Biological data were collected from 1,280 northern anchovy (*E. mordax*) specimens, obtained from samplings carried out in the region located off the west coast of northern Baja California, from the Coronado Islands to Punta Eugenia (Fig. 1). Samples were obtained from the commercial catches of the purse seiners *Calafia*, *Ciprés*, *Concepción*, *Kino*, *Libertador del Sur*, *Loreto*, *Sauzal*, *Tortugas* and *Vizcaíno*, owned by the *Compañía Pesquera Zapata S.A. de C.V.* Monthly 1 kg random samples of fish were obtained from each boat. Catches were performed at a maximum depth of 20 m, from January to October 1986 and from January to June 1987. No commercial catches were obtained in November and December 1986.

Samples were immediately blast frozen at -10°C for processing in the laboratory within the next 24 hours. From each sample, the following data were assessed: boat name, catch area and volume, date, consecutive number, and total sample weight. Morphometric, weight and biological characteristics of each specimen are as follows:

- Standard length (SL). Measured to the nearest millimeter, from the mouth to the bifurcation of the caudal fin.

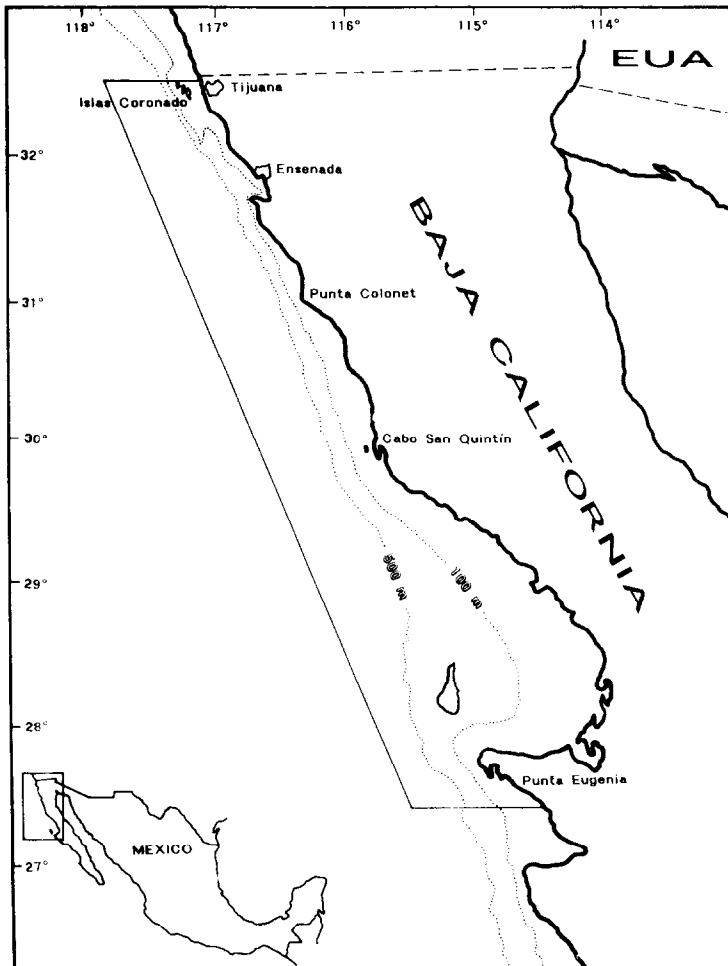


Figura 1. Localización del área de estudio.
Figure 1. Location of the study area.

horas siguientes. De cada uno de ellos, se consignaron en las hojas de muestreo los siguientes datos: nombre del barco, área, fecha y volumen de la captura, número consecutivo y peso total de la muestra. Las características morfométricas, ponderales y biológicas obtenidas para cada uno de los ejemplares son las siguientes:

- Longitud estándar. Se midió al milímetro más próximo, desde la punta del hocico hasta el punto de bifurcación de la aleta caudal.
- Peso. Se determinó el peso total de cada ejemplar, con aproximación a 0.1 g.

- Weight. Total weight, with 0.1 g approximation.

Alimentary tracts were removed and individually stored in 4% neutral formalin prepared according to Steedman (1976), then translated to 70% alcohol. Only the contents of the pyloric and cardiac stomachs were examined; food in the oesophagus and intestine was discarded to help reduce bias caused by differential digestion rates and gut passage times (Fisher, 1967; Gannon, 1976; Berg, 1979; Hyslop, 1980). Each sample was examined with a stereomicroscope and an inverted microscope using the enumeration technique described by Hasle (1976). Prey were identi-

Asimismo, 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, fijadas en formol neutralizado al 4% (Steedman, 1976), y se conservaron posteriormente en alcohol al 70%. Se examinó el contenido de los estómagos cardíaco y pilórico, así como el del esófago. Para el análisis cuantitativo de las presas, se descartaron los intestinos de los organismos con el objeto de reducir el error debido a las diferentes tasas de digestión del alimento (Fisher, 1967; Gannon, 1976; Berg, 1979; Hyslop, 1980). El contenido estomacal fue examinado con una lupa binocular estereoscópica y un microscopio óptico. Todas las presas fueron identificadas hasta el menor nivel taxonómico posible, utilizando las claves de Cupp (1943, 1950), Tregouboff y Rose (1957), y Rose (1975).

A partir del conteo de los diferentes componentes dietéticos, de acuerdo con la técnica de enumeración descrita por Hasle (1978), se calcularon los índices de frecuencia de ocurrencia de cada grupo (Hynes, 1950; Hyslop, 1980), expresados como el porcentaje de estómagos que contienen dicho componente con respecto al total. Asimismo, se calcularon los porcentajes numéricos de las presas (Windell y Bowen, 1978).

Se registraron los estadios de repleción gástrica, clasificando los estómagos de acuerdo con cuatro criterios, que van de vacío a lleno. La escala empleada se muestra en la sección correspondiente. Similarmente, se determinó el coeficiente de repleción gástrica, definido como el porcentaje del número de estómagos vacíos con respecto al total de estómagos. Para el análisis de las fases de digestión del contenido estomacal, se aplicaron los criterios de Carranza (1969), quien considera cuatro fases:

Fase 1. Material recién ingerido. La digestión aún no se inicia, las presas son fácilmente identificables.

Fase 2. Inicio de la digestión. El proceso digestivo se ha iniciado pero no está muy avanzado. El contenido puede ser determinado sin gran dificultad.

Fase 3. Digestión avanzada. Muchas de las estructuras de las presas han sido destruidas, por lo que su identificación es sólo parcial.

fied to the lowest possible level using taxonomic keys (Cupp, 1943, 1950; Tregouboff and Rose, 1957; Rose, 1975). Frequency of occurrence, defined as the percentage of stomachs containing each group, and numerical percentages of prey were calculated (Hynes, 1950; Windell and Bowen, 1978; Hyslop, 1980).

The degree of stomach fullness was recorded, classifying the stomach contents according to four criteria, from empty to full. The scale used is shown in the corresponding section. Similarly, the coefficient of gastric fullness was computed as the percentage of empty stomachs in relation to the total number of stomachs. Digestion state of stomach contents was analyzed following Carranza's (1969) criteria, who considers four phases:

Phase 1. Recently ingested material. Digestion has not started yet, hence prey can be easily identified.

Phase 2. Beginning of digestion. Digestive processes have started but are not advanced. Stomach contents can be recognized with slight difficulty.

Phase 3. Advanced digestion. Many prey structures have been destroyed, hence only partial identification can be achieved.

Phase 4. End of digestion. Stomach contents are digested and unknown.

Visual field for macroscopic prey detection was estimated according to observations by Hunter (1972), Angelescu (1982b) and Chiappa-Carrara (1988).

Length (L) and diameter (D) of all intact items were measured, and the D/L ratio, expressing the geometric form of the prey, was computed (Angelescu, 1982a). Prey dimensions were measured with an ocular micrometer: phytoplankton and microzooplankton to the nearest 1 μm and larger zooplankton to the closest 10 μm .

The first left gill arch was removed, its length obtained (A) and gill rakers counted (B). The mean arch length over the number of gill rakers ratio (A/B) defines an index of the gill raker gap. Similarly, intestine length measurements and numbering of intestine curvatures were performed for each length class.

Fase 4. Digestión concluida. El contenido estomacal está digerido y es irreconocible.

Asimismo, se determinó el campo visual de búsqueda de alimento (macroscópico) de la anchoveta, a partir de las observaciones de Hunter (1972), Angelescu (1982b) y Chiappa-Carrara (1988).

Por otra parte, se obtuvieron los datos sobre longitud (L) y diámetro de los cuerpos de las presas, y a partir de ellos se calculó el cociente D/L, que expresa la forma geométrica del organismo (Angelescu, 1982a). Las dimensiones de las presas íntegras se determinaron con un ocular micrométrico, midiendo fitoplancton y microzooplancton con aproximación de 1 μ m, y macrozooplancton con aproximación de 10 μ m.

También se midió la longitud del primer arco branquial izquierdo (A) de cada uno de los ejemplares y se contó el número de branquiespinas (B) de dicho arco. A partir de los datos anteriores, se determinó la relación A/B, cuyo cociente expresa la distancia promedio entre las branquiespinas. Similarmente, se obtuvieron la longitud y el número de dobladuras del intestino de cada uno de los ejemplares, en relación con los grupos de talla.

Finalmente, se obtuvieron los porcentajes promedio de las contribuciones de carbono de los componentes de la dieta, aplicando las relaciones propuestas por Beers (1966), Omory (1969), Parsons *et al.* (1984), Verity y Langdon (1984) y James (1987).

RESULTADOS Y DISCUSION

Búsqueda del alimento

El grado de repleción de los estómagos se determinó mediante la aplicación de un índice empírico de cuatro componentes, con base en el volumen del bolo alimenticio. Las escalas empleadas se muestran a continuación (abreviando capacidad = cap.):

| | | |
|-----|-------------|---------------------------------|
| I | Lleno | $3/4 \leq \text{cap. total}$ |
| II | Medio lleno | $1/2 < \text{cap. total} < 3/4$ |
| III | Medio vacío | $1/4 < \text{cap. total} < 1/2$ |
| IV | Vacío | $\text{cap. total} \leq 1/4$ |

La relación de dicho índice con respecto al peso del material ingerido es como sigue (abreviando peso del contenido = p.cont.):

Finally, data on food type, size and shape were employed to calculate the fresh carbon content of food items, using the relationships proposed by Beers (1966), Omory (1969), Parsons *et al.* (1984), Verity and Langdon (1984), and James (1987).

RESULTS AND DISCUSSION

Prey detection

The degree of stomach fullness was determined using an empirical index with four components, based on the volume of stomach contents. The scale used is as follows:

| | | |
|-----|------------|-------------------------------------|
| I | Full | $3/4 \leq \text{total capacity}$ |
| II | Half full | $1/2 < \text{total capacity} < 3/4$ |
| III | Half empty | $1/4 < \text{total capacity} < 1/2$ |
| IV | Empty | $\text{total capacity} \leq 1/4$ |

The relationship of this index with respect to the weight of ingested material is (weight of contents = wt. cont.):

| | | |
|-----|------------|--|
| I | Full | $1.36 \text{ g} \leq \text{wt. cont.}$ |
| II | Half full | $0.91 \text{ g} < \text{wt. cont.} < 1.35 \text{ g}$ |
| III | Half empty | $0.46 \text{ g} < \text{wt. cont.} < 0.90 \text{ g}$ |
| IV | Empty | $\text{wt. cont.} \leq 0.45 \text{ g}$ |

Similarly, the weight of stomach contents was evaluated as percentage of fish weight (Hureau, 1969), according to the following relationship:

| | | |
|-----|------------|-------------------------------------|
| I | Full | $10\% \leq \text{total weight}$ |
| II | Half full | $7\% < \text{total weight} < 9.9\%$ |
| III | Half empty | $4\% < \text{total weight} < 6.9\%$ |
| IV | Empty | $\text{total weight} \leq 3.9\%$ |

Based on the above, 43.7% of analysed stomachs were in stage I, that is, stomach weight was greater than 10% total fish weight. Pertaining to the second stage, 38.5% of stomachs were assessed, having a relationship between weight of contents and fish weight of 7 to 9%. In stage III, 14.3% of stomachs were classified, having weight relationships between 4 and 6.9%. Finally, 3.5% of stomachs were in stage IV, contents representing less than 3.9% of total fish weight.

The stomach fullness coefficient obtained was 0.035. So, it can be observed that the number of stomachs in stage IV (empty) was not considerable.

| | | | |
|-----|-------------|--------|---------------------|
| I | Lleno | 1.36 g | ≤ p. cont. |
| II | Medio lleno | 0.91 g | < p. cont. < 1.35 g |
| III | Medio vacío | 0.46 g | < p. cont. < 0.90 g |
| IV | Vacío | | p. cont. ≤ 0.45 g |

Similarmente, se evaluó el peso del alimento expresándolo como porcentaje del peso del pez (Hureau, 1969):

| | | | |
|-----|-------------|-----|---------------------|
| I | Lleno | 10% | ≤ peso total |
| II | Medio lleno | 7% | < peso total < 9.9% |
| III | Medio vacío | 4% | < peso total < 6.9% |
| IV | Vacío | | peso total ≤ 3.9% |

En relación con los índices de repleción gástrica se observó lo siguiente: 43.7% de los estómagos analizados se encontró en el estadio I, es decir, el peso del contenido estomacal fue mayor del 10% del peso total del pez; 38.5% estuvo en el estadio II, con una relación entre el peso del alimento y el del pez de 7% a 9.9%; 14.3% presentó el estadio III, con una relación entre los pesos de 4% a 6.9%; por último, 3.5% se encontró en el estadio IV, con una relación inferior a 3.9% del peso total.

El coeficiente de repleción gástrica obtenido fue 0.035. Como se observa, el número de estómagos en el estadio IV (vacío) no fue considerable.

Los resultados en relación con las fases de digestión del contenido estomacal son: 55% de los estómagos estaban en la fase 2; 30%, en fase 3; y 15%, en fase 4. Debido a que la digestión se inicia en el momento en que el alimento es ingerido y llega a la cavidad estomacal, es muy difícil encontrar íntegra alguna de las presas en el tracto digestivo, por lo que no se presentó la fase I de digestión.

En relación con los valores obtenidos para los índices y coeficientes de repleción gástrica y los correspondientes a la digestión del contenido estomacal, se observa que la mayoría de los estómagos analizados contenían alimento al inicio de la digestión. Esto se debe a que las capturas comerciales de las que provienen las muestras se realizan al amanecer, horas a las cuales la anchoveta se acerca a la superficie para alimentarse.

Lo anterior concuerda con las observaciones de Baxter (1967) y Loukashkin (1970), quienes afirman que *E. mordax* se alimenta principalmente durante el alba. De la misma

Results on digestion phases of stomach contents are as follows: 55% of the stomachs were in phase 2, 30% in phase 3, and 15% in phase 4. Since digestion starts at the moment food is ingested and reaches the stomach, it is sometimes difficult to find intact prey items in the digestive tract, so phase 1 of digestion was not present in the analyzed samples.

Values regarding stomach fullness indexes and coefficients, as well as those corresponding to the phases of digestion of stomach contents, show that the majority of the analyzed stomachs contained food items at the beginning of the digestive process. This is due to the fact that commercial catches, from which samples were obtained, are made at dawn. At this time, the anchovy migrates toward the surface to feed.

Baxter (1967) and Loukashkin (1970) also describe *E. mordax* as a dawn feeder, supporting the previous observations. Rojas de Mendiola (1971), Angelescu and Anganuzzi (1986), and James (1987) report similar data for *E. ringens*, *E. anchoita* and *E. capensis* off the coasts of Peru, Argentina and South Africa, respectively.

Sight is one of the principal senses that the anchovy utilizes for prey detection. Visual perception of macroscopic (>1.50 mm prey length) items occurs both in horizontal and vertical planes (Chiappa-Carrara, 1988; James and Chiappa-Carrara, 1990).

The visual field of a 130 mm (SL) and 19.5 g (total weight) anchovy, calculated according to the criteria in Hunter (1972) and Angelescu (1982b), is: 104 mm for eyesight vision in axis *x*, 46.8 mm in *y*, and 84.5 mm in *z* (Fig. 2). The area of the base of the cone formed by these axes is 125 cm², corresponding in a static moment to the perception field. This constitutes, theoretically, the searching field for food of an anchovy with the established characteristics.

To optimize the distance for food detection, individuals of *E. mordax* should maintain a minimum space between them equal to the maximum radius of the ellipsoidal cone. In this case, the distance is 0.65 times the fish length. Observations by Van Olst and Hunter (1970), and Rojas de Mendiola (1970) establish that distances between individuals in schools are less than 2.5 times the length of the fish. Hence, the theoretical value obtained (0.65 times the fish length) is comprised within the maximum value of 2.5.

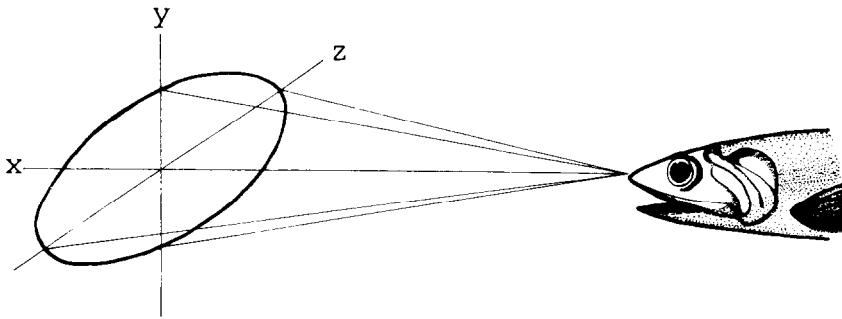


Figura 2. Campo visual de la anchoveta para la búsqueda del alimento.
Figure 2. Visual field of the anchovy for prey detection.

manera, Rojas de Mendiola (1971), Angelescu y Anganuzzi (1986), y James (1987) proporcionan datos similares para *E. ringens*, *E. anchoita* y *E. capensis*, en los mares del Perú, Argentina y Sudáfrica, respectivamente.

Es importante señalar que la vista es uno de los principales sentidos que utiliza la anchoveta para buscar alimento en el medio. El rastreo de las presas ocurre tanto en el plano vertical como en el horizontal, y solamente son detectables por medio de la visión las presas macroscópicas mayores de 1.50 mm (Chiappa-Carrara, 1988; James y Chiappa-Carrara, 1990).

Con base en los criterios expuestos por Hunter (1972) y Angelescu (1982b), se determinó el campo visual de una anchoveta de 130 mm de longitud estándar y 19.5 g de peso entero, como sigue: alcance visual de 104 mm en el eje de la visión x, 46.8 mm en el y, y 84.5 mm en el z (Fig. 2). La superficie de la base del cono formado por los ejes mencionados es de 125 cm² y corresponde, en un momento estático, al campo de percepción, que también constituye, teóricamente, el campo de búsqueda de alimento de una anchoveta con las características mencionadas.

Por otra parte, para optimizar la distancia en la detección del alimento, los individuos de *E. mordax* deben mantener en el cardumen un espacio mínimo entre ellos, igual al radio máximo del cono elipsoidal, que en este caso es 0.65 veces la longitud del individuo. Datos obtenidos por diversos autores permiten establecer que la distancia entre los individuos en los cardúmenes es menor de 2.5 veces la longitud del pez (Van Olst y Hunter, 1970; Rojas de Mendiola, 1971), por tanto, el

Filtering system

Number of gill rakers

Results concerning the number of gill rakers of the first lower arch, as a function of length classes, are given in table 1.

This table shows that the number of gill rakers in the first lower arch does not increase in relation to length classes. A mean number of 41 gill rakers was obtained.

Development of the first lower branchial arch

The values of the length of the first branchial arch, as a function of mean class length, are shown in table 2. A linear relationship was fitted using the "robust" regression method (Tukey, 1977). The following equation was computed:

$$BAL = 3.3840 + 0.1443 L_t$$

where BAL is the branchial arch length and L_t is the standard length of the fish. In table 2, values of the gill raker gap, as a function of length classes, are also shown.

As fish length increases, gill raker gap also augments. The surface of food retention varies, being greater in larger individuals. This allows individuals of different size to feed on dissimilar prey sizes. In this way, intraspecific competition for food is reduced.

Prey ingestion

A total of 156,590 prey items were identified (table 3), of which 27,773 (17.74%)

Tabla 1. Número de branquiespinas en el primer arco branquial, en relación con los grupos de talla.

Table 1. Number of gill rakes in the first lower arch, as a function of length classes.

| Longitud (mm) | Núm. de branquiespinas | Intervalo | S* |
|---------------|------------------------|-----------|------|
| 80 - 95 | 40.23 | 37 - 42 | 1.87 |
| 96 - 110 | 41.18 | 36 - 44 | 2.30 |
| 111 - 125 | 40.72 | 35 - 46 | 2.00 |
| 126 - 140+ | 40.40 | 36 - 45 | 1.84 |

* S = desviación estándar

Tabla 2. Relación entre longitud total (L_t), longitud del primer arco branquial (LAB), distancia interbranquial (D_i) y longitud de intestino (L_i) de la anchoveta *Engraulis mordax*.

Table 2. Standard length (L_t), first lower branchial arch length (BAL), gill raker gap (D_i), and intestine length (L_i) of *Engraulis mordax*.

| L_t (mm) | LAB (mm) | D_i | L_i (mm) |
|------------|----------|--------|------------|
| 80 | 14.92 | 0.3639 | 55.68* |
| 85 | 15.65 | 0.3817 | 62.80 |
| 90 | 16.37 | 0.3993 | 70.35 |
| 95 | 17.09 | 0.4168 | 78.32 |
| 100 | 17.81 | 0.4344 | 94.01** |
| 105 | 18.54 | 0.4522 | 98.30 |
| 110 | 19.26 | 0.4697 | 102.57 |
| 115 | 19.98 | 0.4873 | 106.82 |
| 120 | 20.70 | 0.5049 | 111.06 |
| 125 | 21.42 | 0.5224 | 115.29 |
| 130 | 22.14 | 0.5400 | 119.49 |
| 135 | 22.86 | 0.5576 | 123.69 |
| 140 | 23.59 | 0.5754 | 127.87 |
| 145 | 24.31 | 0.5929 | 132.04 |

* $L_i = 0.0093 L_t + 1.9848$

** $L_i = 1.3950 L_t - 0.9140$

resultado teórico obtenido de 0.65 veces la longitud de los peces está comprendido dentro de ese valor máximo.

Sistema de filtración

Número de branquiespinas

Los resultados obtenidos sobre el número de branquiespinas en el primer arco branquial,

could be identified to species level, 104,746 (66.89%) to genus, 3,544 (2.26%) to family and 8,413 (5.37%) to order. The remaining prey items, 12,114 (7.74%), could only be identified to levels greater than order.

According to the numerical percentages of main prey groups, diatoms occupy 55.5% of individual items in stomach contents, followed by ichthyoplankton (17.28%), mainly *E. mordax* eggs (14.64%). Crustaceans, dino-

Tabla 3. Número, porcentajes numéricos y frecuencias de ocurrencia de las presas de anchoveta *Engraulis mordax*.**Table 3.** Number, numerical percentages and frequencies of occurrence of the prey of *Engraulis mordax*.

| Componentes alimentarios | Núm. * | Núm. (%) | Frec. (%) |
|--------------------------------|--------|----------|-----------|
| Fitoplancton | | | |
| Diatomeas | | | |
| <i>Asterionella</i> sp. | 23.89 | 1.53 | 22.64 |
| <i>Asteronphalus heptactis</i> | 2.98 | 0.19 | 8.49 |
| <i>Biddulphia</i> sp. | 0.43 | 0.03 | 2.83 |
| <i>Coscinodiscus</i> sp. | 95.94 | 6.13 | 69.81 |
| <i>C. curvulatus</i> | 7.33 | 0.47 | 10.25 |
| <i>C. marginata</i> | 5.17 | 0.33 | 9.84 |
| <i>Navicula</i> sp. | 16.86 | 1.08 | 38.68 |
| <i>Nitzschia</i> sp. | 250.22 | 15.98 | 34.91 |
| <i>Pleurosigma</i> sp. | 0.83 | 0.05 | 4.72 |
| <i>Rhizosolenia</i> sp. | 34.21 | 2.18 | 48.11 |
| <i>Skeletonema</i> sp. | 8.79 | 0.56 | 10.38 |
| <i>Schröderella</i> sp. | 10.42 | 2.67 | 5.66 |
| <i>Surirella fastuosa</i> | 3.92 | 2.25 | 15.09 |
| <i>Thalassionema</i> sp. | 36.41 | 2.33 | 20.75 |
| <i>Thalassiosira</i> sp. | 22.41 | 1.43 | 28.30 |
| <i>Thalassiothrix</i> sp. | 309.33 | 19.75 | 15.09 |
| No identificado | 40.10 | 2.56 | 28.30 |
| Dinoflagelados | | | |
| <i>Ceratium</i> sp. | 27.33 | 1.75 | 33.96 |
| <i>Dinophysis</i> sp. | 73.10 | 4.67 | 59.43 |
| <i>D. tripos</i> | 14.83 | 0.95 | 3.20 |
| <i>D. recurva</i> | 1.67 | 0.11 | 2.76 |
| <i>Peridinium divergentia</i> | 12.61 | 0.81 | 23.58 |
| <i>Prorocentrum</i> sp. | 19.76 | 1.26 | 30.19 |
| Silicoflagelados | | | |
| <i>Dictyocha</i> sp. | 4.00 | 0.26 | 4.72 |
| Zooplancton | | | |
| Protozoarios | | | |
| Radiolarios | | | |
| <i>Spongontrochus</i> sp. | 37.12 | 2.37 | 29.25 |
| <i>Cenosphaera</i> sp. | 48.84 | 3.12 | 24.53 |
| No identificado | 4.42 | 0.28 | 15.09 |
| Tintínidos | 8.27 | 0.53 | 19.81 |
| Poliquetos | | | |
| Larvas | 0.50 | 0.03 | 1.89 |
| Moluscos | | | |
| Gasterópodos | | | |
| Naticidae | 1.77 | 0.11 | 5.66 |

Tabla 3 (Cont.)

| Componentes alimentarios | Num. * | Num. (%) | Frec. (%) |
|-----------------------------|---------|----------|-----------|
| Crustáceos | | | |
| Copepodos | | | |
| Calanoidea | 13.96 | 0.89 | 10.38 |
| Eucalanidae | 11.25 | 0.72 | 4.72 |
| Metritidae | 10.23 | 0.65 | 4.50 |
| No identificado | 21.67 | 1.38 | 59.43 |
| Misidáceos | 11.77 | 0.75 | 10.38 |
| Anfípodos | 23.58 | 1.51 | 27.36 |
| Eufásidos | 22.88 | 1.46 | 12.26 |
| Ostrácodos | | | |
| <i>Bythocypris</i> sp. | 19.30 | 1.23 | 4.50 |
| No identificado | 4.23 | 0.27 | 4.72 |
| Crustáceos no identificados | 29.97 | 1.91 | 29.25 |
| Ictiopláncton | 36.43 | 2.33 | 16.98 |
| Huevos de <i>E. mordax</i> | 229.22 | 14.64 | 78.30 |
| Huevos no identificados | 5.00 | 0.32 | 16.56 |
| Escamas | 2.95 | 0.19 | 15.09 |
| Materia orgánica | | | 80.19 |
| | 1565.90 | 100.00 | |

* x 10 exp 2

en relación con los grupos de talla, se muestran en la tabla 1.

Esta tabla muestra que el número de branquiespinas en el primer arco branquial no aumenta en relación con los grupos de talla, y se considera un promedio de 41 branquiespinas.

Desarrollo del primer arco branquial

En la tabla 2, se presentan los valores de longitud del primer arco branquial en relación con los grupos de talla. La función lineal, encontrada por el método de la regresión resistente (Tukey, 1977), se expresa:

$$LAB = 3.3840 + 0.1443 L_t$$

donde LAB es la longitud del arco branquial y L_t la longitud estándar del pez.

Asimismo, en la tabla 2 se muestran los valores de las relaciones entre la amplitud de los espacios branquiales o distancia interespinal y los grupos de talla.

Se observa que, conforme aumenta la longitud del pez, es mayor la amplitud de los

flagelados and protozoans supply 10.78%, 9.53% and 6.30% of prey items in stomach contents, respectively. Silicoflagellates, mollusks and polychaete larvae have lower values than those mentioned above, corresponding to 0.26%, 0.11% and 0.03%, respectively.

E. mordax utilizes two processes for food ingestion, filtration and discrete strikes to individual prey, which depend on both the relationship between predator size and prey size (Leong and O'Connell, 1969), and the relative abundance of available food (O'Connell, 1972).

Prey length (L) and diameter (D), as well as the D/L (body shape) values are presented in table 4. Based on these observations, filtered food is comprised in the range 0.05-1.50 mm maximum prey dimension. On the other hand, attacked items are established in the range 1.51-5.00 mm prey length.

Analysis of stomach contents showed low mixing between micro and macroscopic prey, mixing percentage being <10%. Prey in the cardiac stomach were found alternately arranged according to their size. This indicates that a sequence in the ingestion processes of

Tabla 4. Longitudes (L), diámetros (D) y relaciones D/L de las principales presas de *Engraulis mordax*.**Table 4.** Length (L), diameter (D) and D/L ratio of the main prey of *Engraulis mordax*.

| Forma del cuerpo | Grupo taxonómico | L (mm) | D (mm) | D/L | Alim. macro. | Alim. micro. |
|------------------|----------------------------|-------------|--------------|-------------|--------------|--------------|
| Tubular | Eufásidos | 1.25 - 4.75 | 0.60 - 0.89 | 0.19 - 0.48 | xx | |
| | Larvas de peces | 0.67 - 2.10 | 0.67 - 1.20 | 0.57 - 1.00 | x | x |
| | Tintínidos | 0.08 - 0.32 | 0.01 - 0.05 | 0.13 - 0.16 | | xx |
| Acicular | Diatomeas pennadas | 0.07 - 0.35 | 0.005 - 0.05 | 0.07 - 0.14 | | xx |
| Discoidal | Diatomeas céntricas | 0.05 - 0.30 | 0.05 - 0.30 | 1 | | xx |
| | Ovoide | | | | | |
| Ovoide | Copépodos | 0.90 - 3.67 | 0.20 - 1.57 | 0.22 - 0.43 | xx | |
| | Ostrácodos | 0.46 - 1.10 | 0.20 - 0.97 | 0.43 - 0.88 | | xx |
| | Huevos de <i>E. mordax</i> | 1.23 - 1.55 | 0.65 - 0.82 | 0.53 | x | x |
| Semiovoide | Anfípodos | 0.73 - 3.50 | 0.32 - 1.20 | 0.34 - 0.44 | x | x |
| | Radiolarios | 0.08 - 0.13 | 0.08 - 0.13 | 1 | | xx |
| Globosa | Larvas Naticidae | 0.30 - 0.90 | 0.15 - 0.49 | 0.50 - 0.54 | | xx |
| | Dinoflagelados | 0.47 - 0.83 | 0.23 - 0.40 | 0.48 - 0.49 | | xx |
| Esférica | Huevos | 0.06 - 0.10 | 0.06 - 0.10 | 1 | | xx |

espacios interbranquiales, con lo cual varía la superficie de retención del alimento, que es mayor en los individuos de mayor longitud.

Lo anterior permite que los individuos de diferentes tallas se alimenten de grupos de presas de tamaños distintos, y disminuye de esta manera la competencia intraespecífica por el alimento.

Ingestión de presas

Se identificaron un total de 156,590 organismos (tabla 3), de los cuales 27,773 (17.74%) pudieron ser reconocidos en el nivel de especie, 10,4746 (66.89%) en el de género, 3,544 (2.26%) en el de familia, 8,413 (5.37%) en el de orden, y el resto, 12,114 (7.74%), en niveles de grupos superiores al de orden.

Los principales grupos de presas y los porcentajes numéricos obtenidos muestran que las diatomeas ocupan 55.5% del total de los individuos en la dieta. Sigue en importancia el ictioplancton (mayormente los huevecillos de la propia *E. mordax*, 14.64%), con 17.28% del total de presas. Los crustáceos, dinoflage-

E. mordax exists, the alternation depending on local abundances of a certain size of prey in the environment. Differences in prey abundance, in turn, are related to diel migrations of zooplankton. These organisms have a tendency to concentrate in the upper layers of the ocean during hours of low luminous intensity. According to the previous analysis, ingestion of macroscopic items ($1.51 \text{ mm} \leq L \leq 5.00 \text{ mm}$) requires active search and capture during twilight hours. In numerous papers (Leong and O'Connell, 1969; Loukashkin, 1970; Rojas de Mendiola, 1971; Angelescu, 1982b; James, 1987), comparable results are presented for *E. mordax* and other species of engraulids.

Morphometric development and curvatures of the intestine

Intestine length, as a function of fish length, exhibited an inflexion point, indicating two growth modalities, expressed by the allometric coefficient b .

In the range 80-95 mm SL, intestine shows positive allometric growth, $b = 1.9848$.

Tabla 5. Ecuaciones, por grupos de talla, de la relación entre la longitud del intestino (L_i) y la del pez (L_t).

Table 5. Equations describing intestine length (L_i) as a function of fish length (L_t).

| Grupos de talla (mm) | b | Ecuación |
|----------------------|--------|--|
| 80 - 95 | 1.9848 | $L_i = 0.0093 L_t^{1.9848}$ $P > 0.01$ |
| 96 - 145 | 0.9143 | $L_i = 1.3950 L_t^{0.9140}$ $P > 0.05$ |
| 80 - 145 | 1.3990 | $L_i = 0.1338 L_t^{1.3990}$ $P > 0.05$ |

lados y protozoarios ocupan 10.78%, 9.53% y 6.30% de los contenidos estomacales, respectivamente. Los silicoflagelados, moluscos y poliquetos (larvas) representan valores menores con respecto a los mencionados anteriormente para otros grupos, y corresponden al 0.26%, 0.11% y 0.03%, respectivamente.

Por otra parte, para la ingestión de las partículas alimentarias, *E. mordax* utiliza dos procesos: la filtración y el ataque a las presas por medio del mordisqueo, que dependen de la relación entre el tamaño del depredador y su presa (Leong y O'Connell, 1969), así como del grado de abundancia relativa del alimento disponible (O'Connell, 1972).

En la tabla 4 se presentan los datos sobre longitud (L) y diámetro (D) del cuerpo de las presas, así como la relación D/L (forma del cuerpo). El tamaño del alimento filtrado abarcó un intervalo de 0.05 a 1.50 mm, y el de la presa atacada de 1.50 a 5.00 mm de longitud.

Los análisis del contenido estomacal mostraron un bajo porcentaje de mezcla en el bolo alimenticio entre el alimento micro y macroscópico (< 10%), es decir, que las presas encontradas en el estómago cardíaco estaban dispuestas de acuerdo con su tamaño, alternadamente, lo que indica que existe una secuencia en el proceso de ingestión de alimento en la anchoveta. Dicha secuencia depende, básicamente, de la abundancia de presas de un cierto tamaño en el ambiente, fenómeno relacionado con las migraciones nictemerales del zooplancton. Las mayores concentraciones de estos organismos ocurren durante las horas de poca intensidad luminosa. Por ello, para la ingestión de especies de tamaño macroscópico ($1.51 \leq T \leq 5.00$ mm), la anchoveta lleva a cabo búsqueda y captura activas durante las horas del crepúsculo. Lo

From 96 to 145 mm SL, intestine growth shows a tendency toward negative allometry, the regression coefficient being 0.9143. The equations describing intestine length (L_i) as a function of fish length (L_t), are shown in table 5.

Fitted values are presented in table 2.

Analyzed intestines showed two to four curvatures, varying with anchovy length. Organisms within the 80 to 95 mm (SL) range presented two elongated intestinal curvatures, positioned in the sagittal plane. Up to four curvatures on the intestine axis, reaching the anal opening, were observed in fish from 96 to 145 mm SL.

Food digestion

Phytoplankton

In the cardiac stomach, vegetal material appears as a compact mass, occasionally mixed with other kind of material. New-ingested cells of some diatoms, such as *Coscinodiscus* sp., *Thalassiosira* sp., *Asteronphalus heptactis*, *Nitzschia* sp. and *Skeletonema* sp., are complete, showing no partial rupture or separation of their valves. Cytoplasm looks granulous and there is no dispersion of the chloroplasts in the stomach contents. However, other diatom species exhibited faster digestion times. *Biddulphia* sp., *Rhizosolenia* sp., *Schröderella* sp. and *Thalassiothrix* sp. are some examples. Cytoplasmic contents of the cells of these organisms are present only in the extremes of their valves. It is possible that these cells originate from detritus ingested with the living material.

In the pyloric stomach, most of the diatom cells are broken or with their valves separated. In this way, the cytoplasmic con-

anterior concuerda con los estudios de Leong y O'Connell (1969), Loukashkin (1970), Rojas de Mendiola (1971), Angelescu (1982b) y James (1987) para ésta y otras especies de engráulidos.

Desarrollo morfométrico y número de dobladuras del intestino

El desarrollo del intestino en relación con la longitud del pez mostró un punto de inflexión e indica dos modalidades de crecimiento, expresadas por el coeficiente alométrico b .

Para el intervalo de talla comprendido entre 80 y 95 mm, el intestino mostró un crecimiento alométrico positivo, el valor del índice $b = 1.9848$. Respecto al resto de la vida de la anchoveta (96 a 145 mm de L_T) el crecimiento del intestino indicó tendencia hacia la alometría negativa, y se obtuvo un valor del coeficiente de regresión de 0.9143. La tabla 5 muestra las ecuaciones, por grupos de talla, de la relación entre la longitud del intestino (L_i) y la del pez (L_T).

En la tabla 2, se presentan los resultados obtenidos aplicando estas ecuaciones para cada uno de los casos.

Por otra parte, los intestinos de los individuos analizados tuvieron de 2 a 4 dobladuras, de acuerdo con la longitud de la anchoveta. En ejemplares del intervalo entre 80 y 95 mm de L_T , se observaron dos dobladuras intestinales alargadas, dispuestas en plano sagital, mientras que en organismos de tallas mayores (96 a 145 mm de L_T) se contaron hasta cuatro dobladuras sobre el eje del intestino, hasta el orificio anal.

Digestión del alimento

Fitoplancton

En el estómago cardíaco, el material vegetal apareció como una masa compacta, mezclada en ocasiones con otro tipo de material. Las células recién ingeridas de algunas diatomeas, como *Coscinodiscus* sp., *Thalassiosira* sp., *Asteronphalus heptactis*, *Nitzschia* sp. y *Skeletonema* sp., se encontraron enteras, sin rompimiento parcial o separación de las hemivalvas. El citoplasma presentó un aspecto granuloso y no hubo dispersión de los

tents of these organisms are dispersed in the stomach contents. This process of cellular rupture is mechanic and is produced by the action of the muscular folds of the stomach walls. Big cells, such as *Coscinodiscus marginatus* and *Rhizosolenia* sp., are the most susceptible to this process.

In the intestine, it is very difficult to recognize the vegetal material, except for some algae, such as *Pleurosigma* sp. and *Thalassionema* sp., whose valves contain a greater quantity of siliceous material (Tregouboff and Rose, 1957).

Zooplankton

In the cardiac stomach, new-ingested zooplankton prey (crustaceans) retain their structure, showing only an incipient reduction of the peripheral somatic content. At the beginning of digestion, a compression of the prey's body and a fragmentation of its inner content is observed. Some body parts are completely transparent, due to enzymatic action. In the union between the cardiac and the pyloric stomach, the abdominal segment and appendixes of prey are separated.

In the pyloric stomach, ingested organisms lose their pigmentation by the action of gastric acids. Muscular folds of the stomach walls act mechanically on the cephalothorax of prey. At this point, almost the totality of the somatic content of the organism is dispersed in the stomach.

In the intestine, digestive processes of the organisms are completed and it is very difficult to recognize individual prey items. Only those organisms presenting hard structures (shells and valves) can be recognized in the predator's stomach contents.

Carbon contribution of food components to the anchovy diet

The relationships employed for carbon content calculations for each prey group present in the stomach contents of *E. mordax*, are shown in table 6.

Fig. 3 shows the mean percentages of the carbon contributions of the dietary components, in relation to anchovy length classes. *E. mordax* eggs are the major carbon contributors to the anchovy diet (close to 90% of the total carbon content) in individuals of 80 to 90 mm SL. However, when the fish

Tabla 6. Relación entre longitud (mm), volumen (ml) y contenido de carbono de las presas de la anchoveta *Engraulis mordax*.

Table 6. Prey length (mm), volume (ml) and carbon content.

| Tipo de alimento | Conversiones de volumen a carbono | Referencia |
|-----------------------------------|---|------------------------------|
| Diatomeas | $\log_{10}C = 0.76 (\log_{10} \text{Vol}) - 0.352$ | Parsons <i>et al.</i> (1984) |
| Otros organismos del fitoplancton | $\log_{10}C = 0.94 (\log_{10} \text{Vol}) - 0.600$ | James (1987) |
| Tintínidos | $C \text{ pg}^* \times 10^3 = 0.445 + 0.053 (\text{Vol})$ | Verity y Langdon (1984) |

| | Regresiones longitud peso seco | Carbono como % del peso seco | |
|----------------------------|--------------------------------|------------------------------|--------------|
| Nauplios | $a = 80.627 d^4 \cdot 271$ | 35.0 - 48.0 | Beers (1966) |
| Copépodos | $a = 19.425 b^2 \cdot 590$ | 35.0 - 48.0 | James (1987) |
| Huevos de <i>E. mordax</i> | Volumen calculado** | 48.0 | James (1987) |
| Anfípodos | $a = 0.0050 d^2 \cdot 311$ | 26.0 - 48.0 | Omory (1969) |
| Eufásidos | $a = 0.0019 d^3 \cdot 190$ | 35.0 - 43.0 | Beers (1966) |

* Contenido de carbono, en picogramos.

** Volumen calculado usando la forma de un elipsoide de sección circular. El peso húmedo se calculó multiplicando el volumen por 1.1 (asumiendo que los huevos tienen una flotación neutral en el agua de mar). El peso seco se tomó como el 30% del peso húmedo calculado (James, 1987).

a = peso seco, en fg; b = longitud del prosoma, en mm; d = longitud total, en mm.

cloroplastos en el contenido estomacal. Sin embargo, existen otras especies de diatomeas, como *Biddulphia* sp., *Rhizosolenia* sp., *Schröderella* sp. y *Thalassiothrix* sp., que tienden a ser digeridas con mayor facilidad. Por tanto, el contenido citoplásmico de estos organismo se encontró solamente en los extremos de las hemivalvas. Es posible que las células en este estado provengan, en parte, del fitodetrito ingerido conjuntamente con el material vivo.

En el estómago pilórico, la mayoría de las células de las diatomeas están rotas o con las hemivalvas separadas, por lo que el contenido citoplásmico de estos organismos se encontró disperso en el contenido estomacal de la anchoveta. El proceso del rompimiento celular, en esta etapa, es mecánico, debido a la acción de los pliegues musculares en las paredes del estómago. Las células más grandes, como *Coscinodiscus marginatus* y *Rhizosolenia* sp., son las más susceptibles a este proceso.

grows, zooplankton organisms replace anchovy eggs. Thus, almost 35% of the carbon contribution to the anchovy diet is supplied by small crustaceans (<3 mm, prey length) in *E. mordax* individuals of 120 mm (SL), while almost 93% of the carbon contribution is provided by small crustaceans (<3 mm) and big crustaceans (>3 mm) in individuals of 141 + mm.

Though phytoplankton is the major by-number contributor to the anchovy stomach contents (table 3; Fig. 4), carbon from zooplankton organisms is the major contributor to the diet of this species. However, it is important to take into account that the number of eggs eaten by the anchovy is almost constant in all length classes (Fig. 4). Cannibalism may occur because the eggs of this species are present in the environment during a great portion of the year (Hunter and Leong, 1981; Hunter *et al.*, 1985; Chiappa-Carrara, 1988; Chiappa-Carrara and Gallardo-Cabello, 1989).

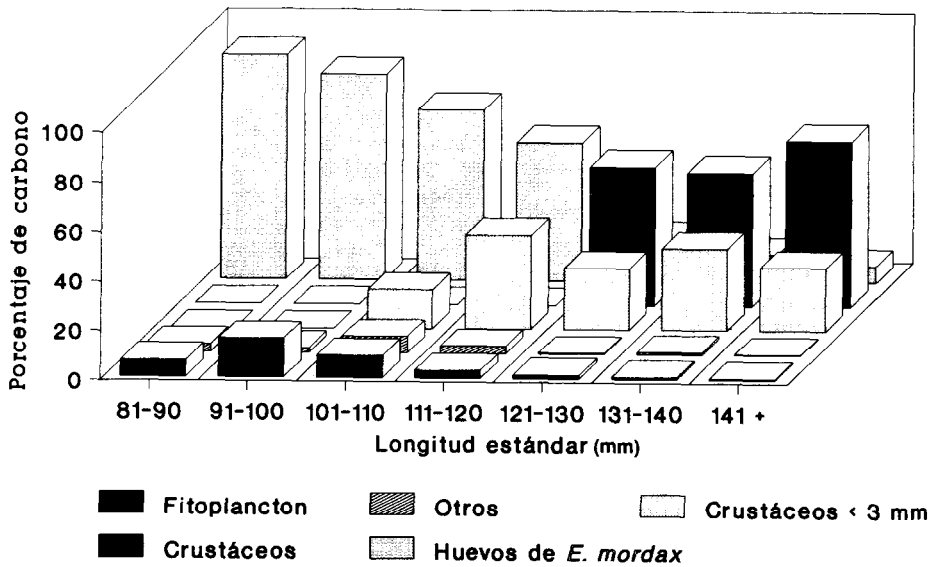


Figura 3. Relación entre el porcentaje del carbono de los principales grupos de presas y los grupos de talla de la anchoveta *Engraulis mordax*.

Figure 3. Relationship between the percentage of carbon of the main prey groups and length classes of *Engraulis mordax*.

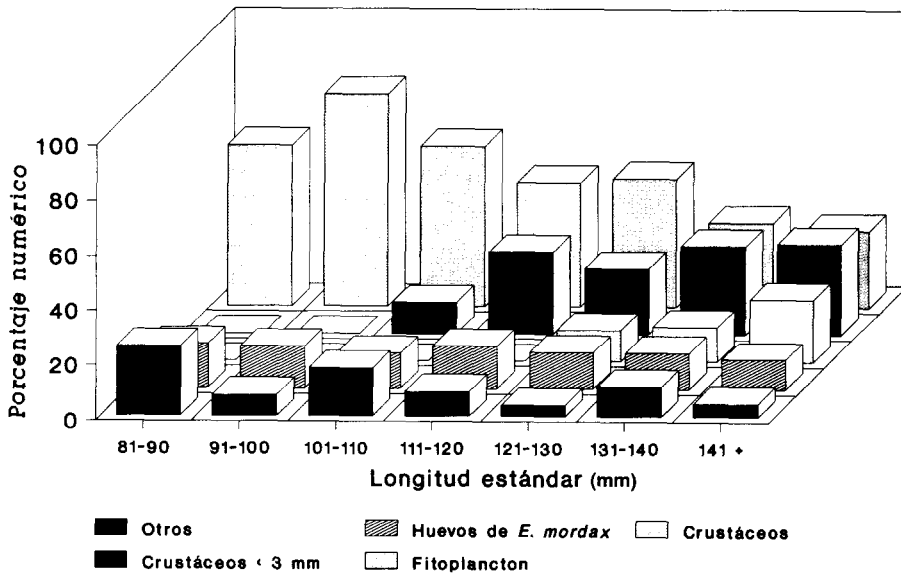


Figura 4. Relación entre el porcentaje numérico de los principales grupos de presas y los grupos de talla de la anchoveta *Engraulis mordax*.

Figure 4. Relationship between the numerical percentage of the main prey groups and length classes of *Engraulis mordax*.

En el intestino, el material vegetal fue, en su mayoría, irreconocible, a excepción de algunas algas, como *Pleurosigma* sp. y *Thalassionema* sp., que contienen mayor cantidad de silicio en sus frústulas (Tregouboff y Rose, 1957).

Zooplankton

En el estómago cardíaco, las presas del zooplankton (crustáceos) recién ingeridas mantuvieron su estructura, y solamente presentaron una reducción incipiente del contenido somático en su parte periférica. Al comienzo de la digestión, se observó una compresión del cuerpo de la presa, así como la fragmentación de su contenido interno, con partes totalmente transparentes, debido a la acción enzimática. En la unión entre los estómagos cardíaco y pilórico, se encontraron desprendidos tanto el segmento abdominal, como los apéndices de las presas.

En el estómago pilórico, los organismos ingeridos pierden su pigmentación debido a la acción de los ácidos gástricos. Los pliegues musculares de las paredes de este órgano actúan mecánicamente sobre el cefalotórax de la presa, vaciando casi en su totalidad el contenido somático.

En el intestino, donde se completa el proceso de la digestión, las presas fueron irreconocibles. Sólo ciertos organismos con estructuras duras (caparzones, testas y valvas) más resistentes a los jugos gástricos, se pudieron reconocer en el contenido estomacal del depredador.

Aporte del contenido de carbono de las presas a la dieta de la anchoveta

Las relaciones empleadas para calcular el contenido de carbono de los distintos grupos de presas presentes en el contenido estomacal de *E. mordax* se muestran en la tabla 6.

En la Fig. 3, se presentan los porcentajes promedio de las contribuciones de carbono de los componentes de la dieta, en relación con los grupos de talla de la anchoveta.

Los huevecillos de la propia *E. mordax* constituyen el principal aporte de carbono a la dieta de la anchoveta (cerca del 90% del contenido de carbono) en ejemplares de 80 a 90 mm de longitud estándar (L_T). Conforme el pez crece, los organismos del zooplankton

On the other hand, as the fish grows, prey of bigger size are predominant in the diet. Fig. 5 shows the mean percentages of carbon contribution for each prey group (according to their size), in relation to length classes of *E. mordax*.

In this way, prey size increases as anchovy grows. Anchovy eggs are gradually replaced by copepods in individuals of 120 mm SL and by eufausiids in individuals of 130+ mm SL.

Individuals of *E. mordax* of 130+ mm (SL) show greater prey diversity in their diet, in relation to food size, than individuals of smaller lengths.

During the present analysis, great quantities of prey smaller than the gill raker gap were found. This fact may represent two phenomena. First, bigger size prey can block the space between gill rakers, inducing the retention of smaller size organisms during the filtering process, or second, mouth movements generate changes in the geometry of gill raker gaps, assuring the retention of smaller size prey (Janssen, 1976; Chiappa-Carrara, 1988).

Though anchovies are considered plankton feeders, euriphagous and opportunists, *E. mordax* has developed important adaptive mechanisms to obtain the best proficiency of the food available in the environment. These mechanisms include high performance filtering system, prey accumulation in the buccal cavity (or gulping; Janssen, 1976), and selective particulate feeding. It is possible that direct attack is the preferred alimentary process utilized by anchovy. Bigger and more mobile prey might be more attractive to *E. mordax* (James, 1987; Valdés *et al.*, 1987; James and Chiappa-Carrara, 1990).

CONCLUSIONS

The visual field for prey detection of a 130 mm SL individual of *E. mordax*, is 104 mm in the x axis. The basal area of the vision cone is 125 cm².

The mean number of gill rakers in the first branchial arch is 41. These structures do not increase their number in relation to length classes.

The relationship between the growth of the first branchial arch and the standard length of the anchovy is expressed by a linear function.

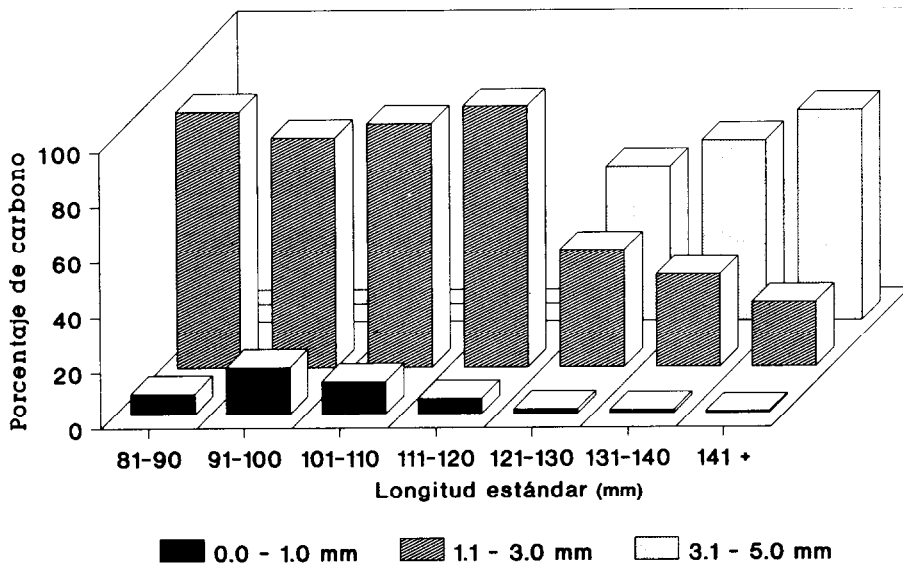


Figura 5. Relación entre el porcentaje del carbono de los distintos tamaños de las presas y los grupos de talla de la anchoveta *E. mordax*.

Figure 5. Relationship between the percentage of carbon of the different prey sizes and length classes of *Engraulis mordax*.

reemplazan a los huevecillos. Así, cerca del 35% de la contribución de carbono a la dieta de la anchoveta es proporcionada por crustáceos pequeños (< 3 mm), en ejemplares de *E. mordax* de 111 a 120 mm de L_t , mientras que aproximadamente 93% del aporte de carbono es provisto por crustáceos pequeños (< 3mm) y grandes (> 3mm), en ejemplares de 141 mm de L_t en adelante.

Aunque el fitoplancton es el mayor contribuyente en número a los contenidos estomacales de la anchoveta (tabla 3 y Fig. 4), es el que menos contenido de carbono aporta, en relación con el zooplancton, a la dieta de esta especie. Es importante señalar que las aportaciones porcentuales del número de huevecillos a la dieta se mantienen constantes a través de los distintas grupos de talla (Fig. 4). El canibalismo que sugieren estos resultados puede deberse, principalmente, a la gran disponibilidad de huevos de esta especie presentes en el medio (Hunter y Leong, 1981; Hunter *et al.*, 1985; Chiappa-Carrara, 1988; Chiappa-Carrara *et al.*, 1989).

Conforme se incrementa la longitud de la anchoveta, predominan presas de mayor tamaño en su dieta. En la Fig. 5 se muestran

The extent of the gill raker gap of the first branchial arch increases as standard length of *E. mordax* augments.

Diatoms, anchovy eggs, crustaceans, dinoflagellates and protozoans are the major by-number prey groups in the anchovy stomach contents.

E. mordax employs two processes for food ingestion: filtering and discrete prey attack (biting).

Filtering mechanism acts over a 0.05 to 1.50 mm range (prey length), while selective particulate feeding occurs from 1.51 to 5.00 mm prey size spectrum.

E. mordax shows a sequence in food ingestion processes according to the prey size spectrum. The anchovy carries out an active search and capture of its prey during the first hours of dawn.

Morphometric relationships between intestine length and fish standard length show allometric growth. Individuals smaller than 96 mm (SL) show a positive allometric growth, whereas individuals larger than 96 mm (SL) show a negative allometric growth.

Individuals of *E. mordax* smaller than 96 mm (SL) show two intestinal folds, while

los porcentajes promedio de las contribuciones de carbono de los grupos de presas (de acuerdo con su tamaño) con respecto a los grupos de talla de *E. mordax*.

De esta manera, conforme aumenta el tamaño del depredador, se incrementa el de la presa y los huevecillos de la propia especie van siendo substituidos, en términos de aporte de carbono, por copépodos, en ejemplares de 120 mm de L_T , y por eufásidos, en organismos de 130 mm de longitud estándar en adelante.

Es importante señalar que los ejemplares mayores de *E. mordax* (121 mm de L_T en adelante) presentan mayor variedad de presas en su dieta (de acuerdo con el tamaño del alimento) que los ejemplares de menor talla.

Durante el presente análisis, se encontraron muchas presas de menor tamaño a la distancia interespinal, lo cual sugiere dos fenómenos: que las presas de mayor tamaño obstruyan los espacios entre las branquiespinas, provocando la retención de organismos de menor talla durante el proceso de filtración, o bien, que en la anchoveta se produzcan cambios en la geometría de los espacios interbranquiales, durante los movimientos bucales, que permitan la retención de las presas de menor tamaño (Janssen, 1976; Chiappa-Carrara, 1988).

Lo anterior permite suponer que, aunque se considere a la anchoveta como un organismo plantófago, eurífago y oportunista, este pez presenta importantes mecanismos adaptativos para obtener el mejor aprovechamiento posible del alimento disponible en el medio. Estos mecanismos incluyen la filtración del alimento, su acumulación en la cavidad bucal (o *gulping*; Janssen, 1976) y el ataque a las presas. Posiblemente, este último es el modo alimenticio preferido por *E. mordax* (son más atractivas presas de mayor tamaño y movilidad), como ya ha sido expuesto por James (1987), Valdés *et al.* (1987) y James y Chiappa-Carrara (1990).

CONCLUSIONES

El alcance visual para detección de presas de un ejemplar de *E. mordax* de 130 mm de longitud estándar es de 104 mm y el área de la base del cono de la visión es de 125 cm².

El número promedio de las branquiespinas en el primer arco branquial es 41. Dichas estructura no aumentan en número con respecto a los grupos de talla.

Individuals larger than 96 mm (SL) show up to four intestinal folds.

Though phytoplankton is the major by-number contributor to the anchovy stomach contents, zooplankton organisms are the major carbon contributors to the diet of *E. mordax*.

Anchovy eggs are the major carbon contributors to the diet of *E. mordax* individuals of 80 to 90 mm (SL), while crustaceans are the major carbon contributors in individuals of 141 + mm.

Prey size increases as anchovy grows. Diversity indexes of prey are greater in individuals larger than 130 mm (SL).

The presence in the anchovy stomach contents of a great number of organisms whose size is smaller than the space between gill rakers, shows the existence of other food retention mechanisms in the buccal cavity (*gulping*).

ACKNOWLEDGEMENT

We would like to thank Ricardo Vidal Talamantes for his critical review of the manuscript and valuable comments.

English translation by the authors.

La relación entre el crecimiento del primer arco branquial y la longitud estándar de la anchoveta se expresa como una función lineal.

La amplitud de los espacios interbranquiales del primer arco branquial aumenta conforme se incrementa la longitud estándar de *E. mordax*.

Las diatomeas, huevecillos de la propia especie, crustáceos, dinoflagelados y protozoarios son los principales grupos de presas, por porcentaje numérico, en el contenido estomacal de la anchoveta.

E. mordax utiliza dos procesos para la ingestión del alimento: filtrado y ataque a las presas (*mordisqueo*).

El tamaño del alimento filtrado abarca un intervalo de 0.05 a 1.50 mm y el de la presa atacada uno de 1.51 a 5.00 mm de longitud.

La anchoveta presenta una secuencia en los procesos de ingestión de las presas con respecto al tamaño de éstas. Para ingerir especies macroscópicas lleva a cabo búsqueda

y captura activas durante las primeras horas del día.

La relación morfométrica entre la longitud del intestino y la longitud estándar del pez se expresa de una manera potencial. Para ejemplares de longitudes menores de 96 mm, el coeficiente obtenido muestra un crecimiento alométrico positivo, mientras que en el caso de tallas superiores a los 96 mm, el índice de regresión expresa un crecimiento alométrico negativo.

Los ejemplares de *E. mordax* menores de 96 mm de longitud estándar presentan dos dobladuras intestinales, mientras que los de tallas superiores a la longitud mencionada tienen cuatro dobladuras sobre el eje del intestino.

Aunque el fitoplancton es el mayor contribuyente en número al contenido estomacal, los organismos del zooplancton son los que aportan el mayor contenido de carbono a la dieta de la anchoveta.

En los ejemplares de *E. mordax* de 81 a 90 mm de longitud estándar, sus propios huevecillos proveen la mayor contribución de carbono a la dieta, mientras que, en individuos de 141 mm en adelante, el mayor aporte de carbono es proporcionado por crustáceos.

Conforme aumenta la longitud de la anchoveta, se incrementa la proporción de las presas de mayor tamaño en el contenido estomacal. Es más variada la dieta en ejemplares mayores de 121 mm de longitud estándar que en individuos de talla inferior.

La presencia en los contenidos estomacales de numerosos organismos de menor talla que la distancia interespinal de *E. mordax*, permite suponer la existencia de mecanismos de retención del alimento relacionados con los procesos de acumulación de alimento en la cavidad bucal.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos manifestar nuestro agradecimiento a Ricardo Vidal Talamantes por la revisión crítica del manuscrito y sus acertados comentarios.

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. En: P.J. Salinas (ed.), **Zoología Neotropical. Actas VIII Congr. Latinoamer. Zool.**, Mérida, Venezuela, 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.
- Angelescu, V. y Anganuzzi, A. (1986). Ecología trófica de la anchoita (Engraulidae: *Engraulis anchoita*) del mar Argentino. Parte III: Requerimiento trófico individual en relación con el crecimiento, ciclo sexual y las migraciones estacionales. **Rev. Invest. Des. Pesq.**, 5: 194-223.
- Baxter, J.L. (1967). Summary of biological information on the northern anchovy *Engraulis mordax* Girard. **Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.**, 11: 110-116.
- Beers, J.R. (1966). Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargasso Sea off Bermuda. **Limnol. Oceanogr.**, 11(4): 520-528.
- Berg, J. (1979). Discussion of methods of investigating the food of fishes with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). **Mar. Biol.**, 50(3): 263-273.
- Carranza, J. (1969). Informe preliminar sobre la alimentación y hábitos alimenticios de las principales especies de peces de las zonas de los planos piloto de Yávaros y Esquinapa. 3er informe de contrato de estudios EI-69-51, **Instituto de Biología, UNAM, y SRH**, 28 pp.
- Cupp, E.E. (1943). Marine plankton diatoms of the west coast of North America. **Bull. Scripps Inst. Oceanogr.**, 5(1): 1-238.
- Cupp, E.E. (1950). Marine plankton of the western coast of North America. **Bull. Scripps Inst. Oceanogr.**, 5: 1-237.
- Chiappa-Carrara, X. (1988). Consideraciones bioecológicas sobre la alimentación, crecimiento, hábitos alimenticios y contenido calórico de la dieta de las poblaciones de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard, localizadas en las costas occidentales de Baja California. Tesis, **UACPYP-CCH-UNAM**, 131 pp.

- Chiappa-Carrara, X., Gallardo-Cabello, M. y Jacob-Cervantes, M. (1989). Análisis del régimen alimentario de tres poblaciones de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard (Pisces: Engraulidae), en el norte de Baja California. **An. Inst. Cienc. del Mar. y Limnol., UNAM, México**, 16(2): 361-378.
- Fisher, Z. (1967). Food consumption and food preference in larvae of *Lestes sponsa* (L.) astatic water environment. **Pol. Archs Hydrobiol.**, 14(27): 59-71.
- Gannon, J.E. (1976). The effects of differential digestion rates of zooplankton by alewife, *Alosa pseudoharengus*, on determinations of selective feeding. **Trans. Am. Fish. Soc.**, 105 (1): 89-95.
- Hasle, G.R. (1978). The inverted microscope method. In: A. Sournia (ed.), **Phytoplankton manual**. UNESCO Monographs of Oceanographic Methodology, 6: 88-96.
- Hunter, J.R. (1972). Swimming and feeding behaviour of larval anchovy *Engraulis mordax*. **Fish. Bull.**, 70(3): 821-838.
- Hunter, J.R. and Leong, R. (1981). The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. **Fish. Bull.**, 79(2): 215-230.
- Hunter, J.R., Lo, N.C.H. and Leong, R.J.H. (1985). Batch fecundity in multiple spawning fishes. In: R. Lasker (ed.), **An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fishes: application to northern anchovy, *Engraulis mordax***. NOAA Tech. Rep. NMFS, 36: 67-77.
- Hureau, J.C. (1969). Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nothotheniidae). **Bull. Inst. Oceanogr. Monaco**, 68: 1-44.
- Hynes, H.B.N. (1950). The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. **J. Anim. Ecol.**, 19: 35-38.
- Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis. A review of methods and their application. **J. Fish. Biol.**, 17: 411-429.
- James, A.G. (1987). Feeding ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. **S. Afr. J. Mar. Sci.**, 5: 673-692.
- 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.
- Janssen, J. (1976). Feeding modes and prey size selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*). **J. Fish. Res. Bd. Canada**, 33(9): 1972-1975.
- Leong, R.C. and O'Connell, C.P. (1969). A laboratory study of particule and filter feeding of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). **J. Fish. Res. Bd. Canada**, 26: 557-582.
- Loukashkin, A.S. (1970). On the diet and feeding behavior of the northern anchovy *Engraulis mordax* (Girard). **Proc. of Calif. Acad. of Sciences**, XXXVII (13): 419-458.
- O'Connell, C.P. (1972). The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). **J. Fish. Res. Bd. Canada**, 29(3): 285-293.
- Omory, M. (1969). Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. **Mar. Biol.**, 3: 4-10.
- Parsons, T.R., Maita, Y. and Lalli, C.M. (1984). **A manual of chemical and biological methods for seawater analysis**. Pergamon Press, New York, 173 p.
- Rojas de Mendiola, B. (1971). Some observations on the feeding of the Peruvian anchoveta *Engraulis rigens* J. in two regions of the Peruvian coast. In: Gordon and Breach (eds.), **Fertility of the sea**. Science Publish., 2: 417: 440.
- Rose, M. (1975). **Manuel de planctologie méditerranéenne**. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, tomo I, 187 p.
- Steedman, H.F. (1976). **Zooplankton fixation and preservation**. UNESCO monographs on oceanographic methodology, 4, 350 pp.
- Tregouboff, G. et Rose, M. (1957). **Manuel de planctologie méditerranéenne**. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, tomos I y II, 546 pp.
- Tukey, J. (1977). **Exploratory data analysis**. Reading, MA.: Addison-Wesley Publ., New York, 412 pp.

- Valdés, E.S., Shelton, P.A., Armstrong, M.J. and Field, J.G. (1987). Cannibalism in south african anchovy: egg mortality and egg consumption rates. In: A.I.L. Paine, J.A. Gulland and K.H. Brink (eds.), **The Benguela and Comparable Ecosystems**. **S. Afr. J. Mar. Sci.**, 5: 613-622.
- Van Olst, J.C. and Hunter, J.R. (1970). Some aspects of the organization of fish schools. **J. Fish. Res. Bd. Canada**, 27(7): 1225-1238.
- Verity, P.G. and Langdon, C. (1984). Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. **J. Plankt. Res.**, 6(5): 857-869.
- Windell, J.T. and Bowen, S.H. (1978). Methods for study the fish diets based on analysis of stomach contents. In: T. Bagned (ed.), **Methods for the assessment of fish production in fresh waters**, 3rd ed., Oxford Blackwell Scientific Publ., pp. 219-226.