

EVIDENCIA DE DIFERENTES TASAS DE ALIMENTACIÓN DENTRO DE UN CARDUMEN DE ANCHOVETA

EVIDENCE OF DIFFERENT FEEDING RATES WITHIN AN ANCHOVY SHOAL

Carlos Robinson
Virgilio Arenas

Laboratorio de Ecología de Pesquerías
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM
Apartado postal 70-305, 04500
México, DF
México

Recibido en septiembre de 1994; aceptado en marzo de 1995

RESUMEN

Un cardumen de anchoveta (*Engraulis mordax*) fue capturado y muestreado en Baja California, México. Se midieron y pesaron los peces, y se contó el número de branquiespinas de su primer arco branquial izquierdo. Se pesó el contenido estomacal y se registró el número de microplanctones. Se encontró que el peso del contenido estomacal se incrementa con el peso del pez, así como el número de microplanctones. Sin embargo, el número de microplanctones por gramo de pez y peso de contenido estomacal disminuye conforme el pez crece. El número de branquiespinas no se incrementa con la longitud del pez. Los resultados obtenidos en el muestreo siguen un patrón similar al calculado por medio de ecuaciones propuestas anteriormente con datos del laboratorio. Por tanto, se sugiere que dentro de un cardumen de anchoveta, compuesto por individuos de diferentes tallas, pueden existir diferentes tasas de alimentación.

Palabras clave: cardumen, anchoveta, alimento, competencia.

ABSTRACT

A single shoal of northern anchovy (*Engraulis mordax*) was captured and sampled in Baja California, Mexico. The fish were sized, weighed and the first branchial arch of the left side was used for counting the number of gill rakers. The stomach content was weighed and the number of microplankters recorded. It was found that the weight of the stomach content increases with fish length as well as the number of microplankters. However, the number of microplankters per gram of fish and stomach content weight decreases with fish length. The number of gill rakers does not increase with fish length. The results follow a similar pattern to that observed using equations obtained from previous laboratory studies. It is suggested that within a shoal of anchovies, composed of differently sized individuals, different rates of feeding may exist.

Key words: shoal, northern anchovy, food, competition.

INTRODUCCIÓN

La competencia por alimento es uno de los mayores procesos que regulan la abundancia y

INTRODUCTION

Competition for food is one of the major processes that regulate the abundance and

distribución de los organismos (Rubenstein, 1981). El fenómeno es bien conocido en peces (Keen, 1982), pero ha sido poco estudiado en especies gregarias.

En un cardumen, los individuos tienen el problema particular de que los otros miembros son competidores potenciales por el alimento. Se ha sugerido que conforme los beneficios de pertenecer a un cardumen se incrementan (e.g., protección contra predadores o un forrajeo más eficiente), la posibilidad de obtener alimento decrece (Bertram, 1978; Pitcher *et al.*, 1983). Puesto que un incremento en el número de peces en un cardumen puede inducir a la competencia por alimento, el tamaño de los cardúmenes observado en el mar podría ser resultado del balance entre los costos y beneficios de asociarse.

En especies que forman cardumen, una estrategia para reducir la competencia por el alimento es un comportamiento más independiente y separado de los individuos (Morgan, 1988). En especies pelágicas, con mayor tendencia a asociarse, se ha referido un incremento en la distancia entre peces (Olst van y Hunter, 1970; Eggers, 1976). Otra estrategia para reducir la competencia es el segregarse en grupos de tallas similares. De esta manera, los individuos dentro del cardumen puede igualar la competencia cuando el recurso es limitado (Pitcher *et al.*, 1985).

El papel de los hábitos alimentarios de la anchoveta.

Estudios sobre los hábitos alimentarios de la anchoveta (*Engraulis mordax*) sugieren que las diferencias en tasas de alimentación pueden tener una función importante en la regulación de la competencia por alimento dentro de un cardumen. La anchoveta es capaz de utilizar dos estrategias de alimentación dependiendo del tamaño y concentración de las partículas, mordisqueo y filtrado (Leong y O'Connell, 1969). Estos autores encontraron por medio de experimentos sobre alimentación (modo de mordisqueo) de la anchoveta, con ejemplares adultos de *Artemia*, que se produce la ecuación $w = 18.1 T^{0.359} W^{1.138}$, donde w es el peso del alimento

distribución de organismos (Rubenstein, 1981). This phenomenon is well known among fishes (Keen, 1982), but it has not been extensively studied in shoaling species.

In a shoal of fish, individuals have the particular problem that other members of the shoal are potential food competitors. It has been suggested that as the benefits of being in a large group increase (e.g., protection against predators or more efficient forage), the possibility of gathering food decreases (Bertram, 1978; Pitcher *et al.*, 1983). Since an increase in the number of fish in a shoal may induce competition for food, the observed shoal size in the wild would reflect a balance between the costs and benefits of grouping.

In shoaling fish species, a strategy to reduce competition for food is a more independent and separated behavior (Morgan, 1988) which, in pelagic species with their higher schooling tendency, has been referred to as an increase in inter-fish distance (Olst van and Hunter, 1970; Eggers, 1976). Another strategy to reduce food competition is to segregate into groups with similar sizes. In this way, individuals in a shoal can equalize competition when the resource is limited (Pitcher *et al.*, 1985).

The role of feeding habits in the anchovy

Studies on feeding habits of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) suggest that differences in feeding rates may play an important role in the regulation of food competition within shoals. The northern anchovy is capable of feeding by both filtering or biting discrete particles depending on the particle size and concentration (Leong and O'Connell, 1969). These authors found through feeding trials with *Artemia* adults (biting mode), the equation $w = 18.1 T^{0.359} W^{1.138}$ is produced, where w is the weight of food consumed in milligrams; T , the feeding time in minutes; and W , fish weight in grams. Accordingly, a 3.6 g anchovy feeding during 30 min consumes 263.6 mg. Maintaining the same 30 min of feeding but using an anchovy weighing 11.3 g, increases consumption to 969.1 mg (conditions stated by Leong and O'Connell to use the equation were: fish

consumido en miligramos; T , el tiempo de alimentación en minutos; y W , el peso del pez en gramos. Por tanto, una anchoveta de 3.6 g que comiera durante 30 min consumiría 263.6 mg. Manteniendo los mismos 30 min pero utilizando una anchoveta de 11.3 g, ésta consumiría 969.1 mg (las condiciones propuestas por Leong y O'Connell para utilizar la ecuación fueron: peso de peces entre 3.6 y 11.3 g, periodos de alimentación no mayores de 60 min y densidades entre 1 y 25 ejemplares de *Artemia* por litro). Si se consideran los miligramos de alimento consumido por gramos de peso de anchoveta, resulta que el pez pequeño consume 73.2 mg de *Artemia*, mientras que para el pez grande el resultado es 85.7 mg.

Al analizar la relación para nauplios de *Artemia* (modo de filtrado), Leong y O'Connell obtienen la ecuación $n = 6.31 T^{0.970} W^{0.520} D^{0.594}$, donde n es el número de nauplios consumidos y D , la densidad de nauplios por litros. De acuerdo con esto, un pez de 2.38 g, que filtra durante 30 min en una densidad de 500 consumiría 10,760 nauplios. Utilizando un pez de 12.31 g, el resultado sería 25,290 nauplios (condiciones: periodos de alimentación no mayores de 60 min, densidades entre 292 y 1,120 nauplios por litro y peso de peces entre 2.38 y 12.31 g).

Consideremos ahora el número de nauplios consumidos por gramo de pez. El resultado es una relación inversa entre peso del pez y número de nauplios consumidos. Por ejemplo, una anchoveta de 2.38 g consume 4,521 nauplios por gramo, mientras una anchoveta de 12.31 g consume 2,050 nauplios por gramo. Estas comparaciones indican que cuando las partículas grandes son la fuente de alimento, las anchovetas grandes consumen más partículas. Sin embargo, cuando las partículas pequeñas son la fuente, las anchovetas pequeñas consumen más alimento por gramo de pez. El análisis sugiere que dentro de un cardumen de anchoveta, compuesto por individuos de diferentes tamaños, puede existir una diferente tasa de alimentación dependiendo del tamaño de partícula encontrada.

El objetivo del presente trabajo es comparar estos resultados con el análisis del contenido es-

weighing between 3.6 and 11.3 g, feeding periods not greater than 60 min and densities between 1 and 25 *Artemia* per liter). In terms of milligrams of food consumed per gram of anchovy, a small fish consumes 73.2 mg of *Artemia* per gram of weight, whereas for the large fish, the result is 85.7 mg.

In analyzing the relation for *Artemia* nauplii (filtering mode), Leong and O'Connell presented the equation $n = 6.31 T^{0.970} W^{0.520} D^{0.594}$, where n is the number of nauplii consumed and D is the density of nauplii per liter. Therefore, a fish weighing 2.38 g, filtering during 30 minutes on a density of 500 nauplii consumes 10,760 nauplii. Maintaining the same parameters but using a fish weighing 12.31 g, the result is 25,290 (conditions: feeding periods not greater than 60 min, densities ranging between 292 and 1,120 nauplii per liter and fish weighing between 2.38 and 12.31 g).

The equation predicts an inverse correlation between fish weight and the number of nauplii consumed. For instance, a 2.38 g anchovy consumes 4,521 nauplii per gram, whereas a 12.31 g anchovy consumes 2,054 nauplii per gram. These comparisons indicate that when large particles are the food source, large anchovies consume more particles. However, when small particles are the source, small anchovies consume more food per gram of fish than large anchovies. The analysis suggests that a food resource partitioning may exist within a shoal of anchovies consisting of differently sized individuals.

The objective of the present study is to compare these results with the analysis of the stomach content of individuals from the same shoal in the wild. The goal is to understand the mechanisms that allow large shoals of anchovies to exist.

MATERIALS AND METHODS

During the middle of the anchovy fishing season off the coasts of Baja California, Mexico, the sonar on board the fishing vessel *Loreto* detected a large shoal between 10 and 20 m deep. The shoal was first detected at about 6:00 am in front of San Quintín, BC. During

tomacal de individuos provenientes de un mismo cardumen en el mar. La idea es conocer los mecanismos que permiten la existencia de grandes cardúmenes de anchoveta.

MATERIALES Y MÉTODOS

A la mitad de la temporada de pesca de anchoveta, enfrente de las costas de Baja California, México, el registro del sonar a bordo del barco cerquero Loreto registró un cardumen grande entre los 10 y 20 m de profundidad. El cardumen fue primeramente detectado cerca de las seis de la mañana enfrente de San Quintín, BC. Durante las dos horas que el cardumen fue seguido, el ecograma siempre mostró un solo grupo compacto.

El cardumen fue capturado y la captura estimada en 30 t de anchoveta. Durante la succión de la captura hacia la bodega del barco, se tomaron aleatoriamente muestras de peces, cada tres minutos. Se muestrearon aproximadamente 1,000 anchovetas. Los peces fueron dejados morir por asfixia e inyectados con 10% de formalina en los músculos y la cavidad gástrica antes de ser preservados en formalina al 4%. En el laboratorio, se midieron y pesaron los peces y se contaron las branquiaespinas del primer arco branquial izquierdo. El contenido estomacal presente en el esófago, el estómago pilórico y fondo del estómago (Loukashkin, 1970) fue removido, pesado y, posteriormente, separado con un demolidor de tejidos. Las muestras fueron analizadas en un microscopio invertido en aliquotas del 2% para conteo de microplancton (Round, 1981). Zooplancton y otros materiales más grandes fueron identificados, pero no se cuantificaron.

Para el análisis de microplancton, se registró el número de cada género o especie encontrada en el estómago. El número total de cada género o especie se expresa como el porcentaje del total de organismos encontrados en todos los peces examinados. Para estimar la frecuencia de aparición, se registró el número de anchovetas en las cuales se presentó cada uno de los organismos. Los porcentajes de éstos se calcularon en relación con el número de estómagos que tuvieron alimento.

the two hours the shoal was followed, the echotraces always showed a single, compacted group.

The shoal was captured by purse seine and the total catch was estimated at 30 t of anchovies. During the suction of the catch from the net to the hold of the ship, samples of fish were randomly taken every three minutes. Approximately 1,000 anchovies were sampled. The fish were allowed to die by asphyxiation and were injected with 10% formalin in the muscles and gastric cavity before being preserved in 4% buffered formalin. At the laboratory, the fish were sized, weighed and the first branchial arch of the left side was used for counting the number of gill rakers. The stomach contents present in the esophagus, pyloric stomach and fundus of the stomach (Loukashkin, 1970) were removed, weighed and later desegregated with a tissue grinder. Samples were analyzed under an inverted microscope in 2% aliquots for microplankton counting (Round, 1981). Zooplankton and other large materials were identified but not quantified.

For microplankton analysis, the number of each genera or species in each stomach was recorded. The total number of individuals of each genera or species was then expressed as a percentage of the total number of organisms found in all the fish examined. To estimate the frequency of occurrence, the number of anchovies in which each of the organisms occurred was noted. These percentages were calculated relative to the number of stomachs that contained food.

RESULTS

The length of the fish sampled ($n = 955$) varied from 9.0 to 14.5 cm (mean 11.0, SD 1.79), which, according to Sakawa and Kimura (1975), is equivalent to 0.5 to 2 years of age (fig. 1). Total weight ranged between 3.0 and 16.9 g (mean 7.5, SD 1.62) (fig. 2). The number of gill rakers ranged between 37 and 46 (mean 41, SD 1.83), and did not increase with fish length ($r^2 = 0.005$, $F = 0.10$, $P > 0.5$).

Of the 955 anchovies examined, only 47 (4.9%) presented empty stomachs. The fresh

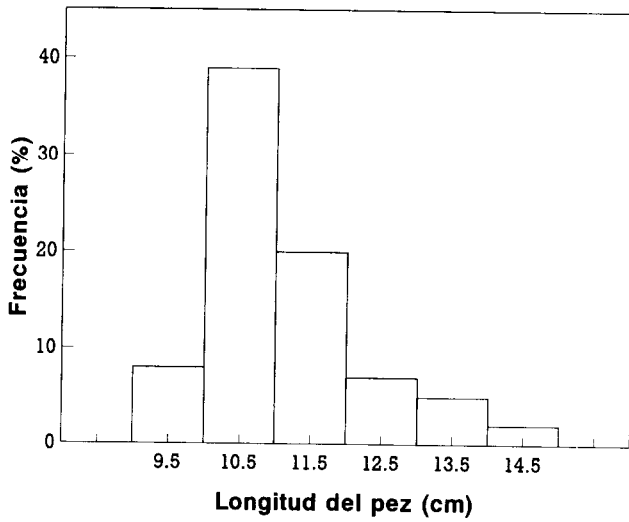


Figura 1. Distribución relativa de frecuencias de talla.
Figure 1. Relative frequency distributions of fish length.

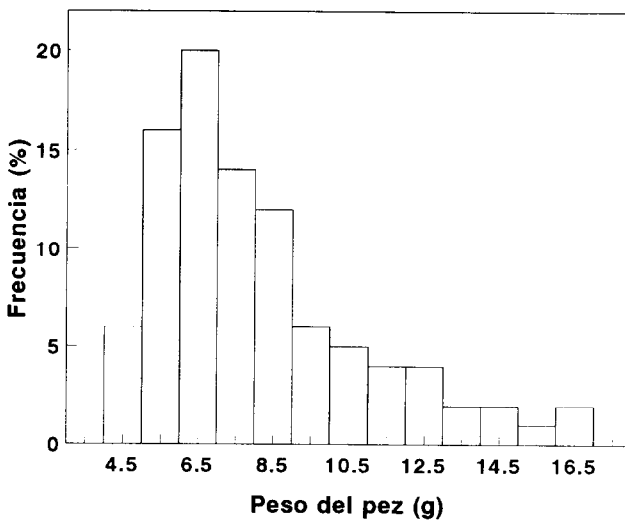


Figura 2. Distribución relativa de frecuencias de peso.
Figure 2. Relative frequency distributions of fish weight.

RESULTADOS

La longitud de los peces muestreados ($n = 955$) varió de 9.0 a 14.5 cm (media 11.0, DE 1.79) (fig. 1), equivalentes de 0.5 a 2 años de edad, según los datos de laboratorio de Sakawa y Kimura (1975). El peso de las anchovetas varió de 3.0 a 16.9 g (media 7.5, DE 1.62) (fig. 2). El número de branquiespinas varió de 37 a 46 (media 41, DE 1.83) y no se registró cambio o correlación con la talla ($r^2 = 0.005$, $F = 0.10$, $P > 0.5$).

De las 955 anchovetas examinadas, sólo 47 (4.9%) presentaron estómagos vacíos. El peso fresco del contenido estomacal varió de 0.022 a 0.60 g (media 0.058, DE 0.065) y fue positivamente correlacionado con el peso de los peces ($r^2 = 0.84$, $F = 21.2$, $P < 0.05$) (fig. 3). El zooplancton en el contenido estomacal fue en su mayoría representado por eufásidos adultos, copépodos (corcycidae, eucalanidae, metritidae). También se encontraron misidáceos, anfípodos, cladóceros, talacidos, ostrácodos, decápodos, escamas de peces y hojuelas de micas.

El microplankton estuvo presente en todas las anchovetas analizadas. Las especies o géneros, con su abundancia y frecuencia de aparición se presentan en la tabla 1. El número de microplanktones varió grandemente, de 7,000 hasta 40,000 organismos (media 8,000, DE 10,000) y se incrementó con el peso del pez ($r^2 = 0.70$, $F = 9.5$, $P < 0.05$) (fig. 4). El número de microplanktones por gramo de pez mostró una correlación inversa con el peso del pez ($r^2 = -0.81$, $F = 17.83$, $P < 0.05$) (fig. 5). El número de microplanktones por gramo de contenido estomacal también varió inversamente respecto al peso del contenido estomacal ($r^2 = -0.83$, $F = 20.9$, $P < 0.05$) (fig. 6).

DISCUSIÓN

Los resultados siguen un patrón similar a los calculados en la introducción utilizando los datos presentados por Leong y O'Connell (1969). En el presente trabajo, conforme la anchoveta crece, la cantidad de alimento consumido se incrementa. Sin embargo, cuando el número de microplankton es relacionado con el

weight of the stomach content varied from 0.022 to 0.60 g (mean 0.058, SD 0.065) and was positively correlated with fish weight ($r^2 = 0.84$, $F = 21.34$, $P < 0.05$) (fig. 3). The zooplankton in the stomach contents were mostly adult euphausiids and copepods (corcycidae, eucalanidae, metritidae). Mysids, amphipods, cladocerans, thaliaceans, ostracods, decapods, fish scales and mica flakes were also found.

Microplankton was present in every sample analyzed. The species or genera, number and frequency of occurrence are presented in table 1. The number of microplankters varied greatly, from 7,000 to 40,000 (mean 8,000, SD 10,000) and increased with fish weight ($r^2 = 0.70$, $F = 9.51$, $P < 0.05$) (fig. 4). The number of microplankters per gram of fish showed an inverse correlation with fish weight ($r^2 = -0.81$, $F = 17.83$, $P < 0.05$) (fig. 5). The number of microplankters per gram of stomach content also showed an inverse correlation with stomach content weight ($r^2 = -0.83$, $F = 20.9$, $P < 0.05$) (fig. 6).

DISCUSSION

The results follow a similar pattern to those calculated in the introduction using Leong and O'Connell's (1969) equations. In the present study, as the anchovy grows, the amount of food consumed increases. However, when the number of microplankters is related to both fish weight and weight of stomach content, small fish consume more particles per unit weight than large fish. According to the results, small anchovies seem to be better at filter feeding on small particles. All of this suggests that within a shoal of anchovies composed of differently sized individuals a different feeding rate does exist.

A food resource partitioning as proposed here may induce a reduction in food competition. Specifically, it signifies differences in the time needed to consume a certain amount of food. This can be seen throughout the data presented by Leong and O'Connell (1969). A 2.38 g anchovy needs about 21,600 nauplii to consume 10% its own weight, while a 12.31 g fish needs about 112,000 nauplii (the average

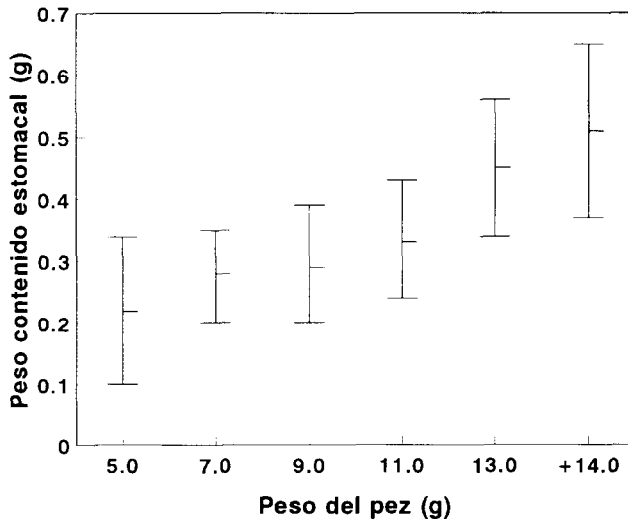


Figura 3. Relación entre peso del contenido estomacal y peso de la anchoveta. Los valores fueron obtenidos para cada dos gramos de peso del pez. Las barras verticales indican 95% de intervalos de confianza de la media.

Figure 3. Relationship between stomach content weight and anchovy weight. Values were obtained by pooling every two grams of fish weight. Vertical bars indicate 95% confidence intervals of the mean.

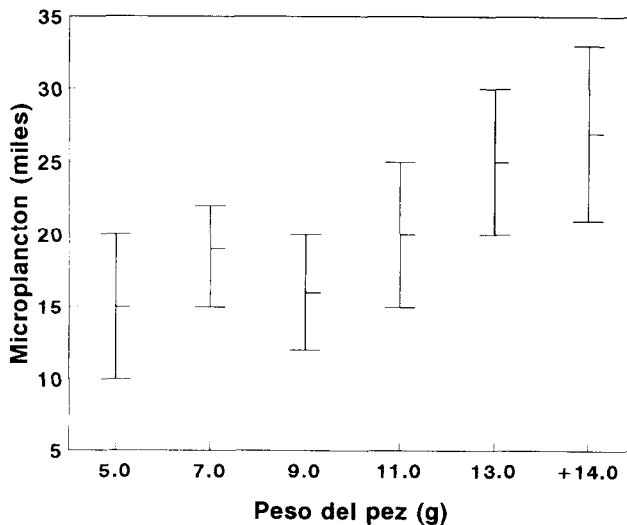


Figura 4. Valor medio de microplankton para diferentes valores de peso del pez. Los valores fueron obtenidos para cada dos gramos del peso de la anchoveta. Las barras verticales indican el 95% de intervalos de confianza de la media.

Figure 4. Mean number of microplankters along the fish weight. Values were obtained by pooling every two grams of anchovy weight. Vertical bars indicate 95% confidence intervals of the mean.

Tabla 1. Contenidos estomacales en la anchoveta *Engraulis mordax*.**Table 1.** Stomach contents of the anchovy *Engraulis mordax*.

Elemento alimenticio	Número (%)	Frecuencia de aparición (%)
<i>Amphora</i> sp.	5.92	11.11
<i>Bacteriastrum elegans</i>	1.77	8.17
<i>Biuddulphia</i> sp.	0.65	0.22
<i>Coscinodiscus concinus</i>	2.59	12.33
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	1.75	0.77
<i>Ditylum briightwelli</i>	0.98	2.22
<i>Dynophysis</i> sp.	2.87	4.44
<i>Exuviaella</i> sp.	14.96	42.22
<i>Eutintinnus pacificus</i>	0.79	6.66
<i>Gonyaulax</i> sp.	0.32	0.22
<i>Gramatophora marina</i>	0.58	8.88
<i>Navicula distans</i>	21.33	80.12
<i>Nitzchia pacifica</i>	1.05	11.11
<i>Nitzchia pungens</i>	0.37	6.66
<i>Peridinium</i> sp.	1.39	11.11
<i>Pleurosigma</i> sp.	0.23	2.22
<i>Rhizosolenia styliformis</i>	1.05	1.88
<i>Rhizosphaera</i> sp.	15.93	40.00
<i>Skeletonema costatus</i>	6.14	13.33
<i>Thalassiosira subtilis</i>	0.10	0.55
<i>Thalassionema nitzchioides</i>	19.26	75.55

peso del pez y el peso del contenido estomacal, los peces pequeños consumen proporcionalmente más partículas que los peces grandes. De acuerdo con los resultados, las anchovetas más pequeñas parecen ser más eficientes para filtrar pequeñas partículas. Lo que todo esto sugiere es que dentro de un cardumen de anchoveta compuesto por peces de diferentes tamaños existe diferenciación en las tasas de alimentación.

Una repartición de alimento como la aquí propuesta puede dar como resultado una reducción de la competencia por el alimento, lo que significa específicamente diferencias en el tiempo necesario para obtener cierta cantidad de alimento. Esto se puede apreciar utilizando otra vez los datos de Leong y O'Connell (1969). Una anchoveta de 2.38 g necesita aproximadamente 21,600 nauplios para obtener el 10% de su propio peso, mientras que una anchoveta de

nauplius weight obtained by Leong and O'Connell was 0.011 mg). Using the equation proposed for nauplii with a density of 500 nauplii per liter and solving for time, the small fish needs 61.6 min to consume 10% of its weight, whereas the large fish needs 139.2 min. This signifies that the small anchovy is 2.26 times faster in obtaining 10% its weight than the large one.

In considering the time needed when *Artemia* adults are the food source, a 3.6 g anchovy needs 360 mg and 71 min to consume 10% its own weight. However, an 11.3 g anchovy needs 46 min to consume 1,130 mg of *Artemia*. This means that the large anchovy is 1.54 times faster in obtaining the 10% than the small anchovy (the times to consume 10% using *Artemia* nauplii and adults under three different concentrations are presented in fig. 7).

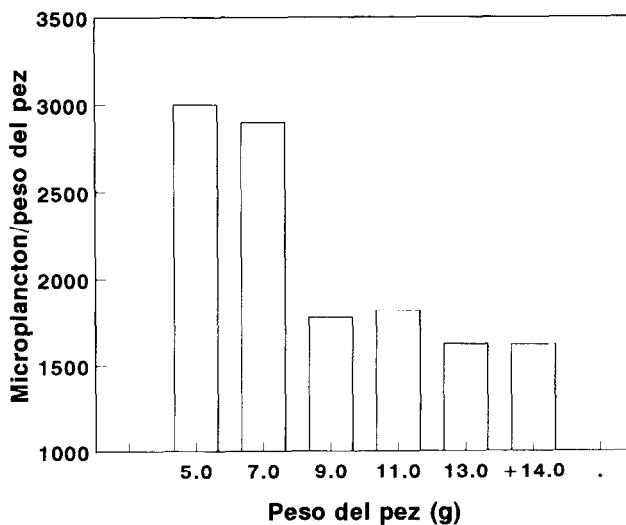


Figura 5. Número de microplankton por peso del pez. Los valores fueron obtenidos para cada dos gramos de peso de la anchoveta.

Figure 5. Number of microplankters per fish weight. Values were obtained for every two grams of fish weight.

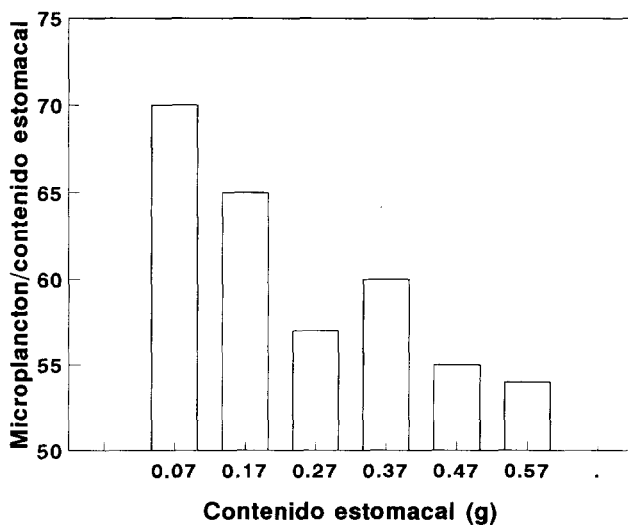


Figura 6. Número de microplankton por peso del contenido estomacal. Los valores fueron obtenidos para cada 0.10 g de contenido estomacal.

Figure 6. Number of microplankters per stomach content weight. Values were obtained for every 0.10 g of stomach content.

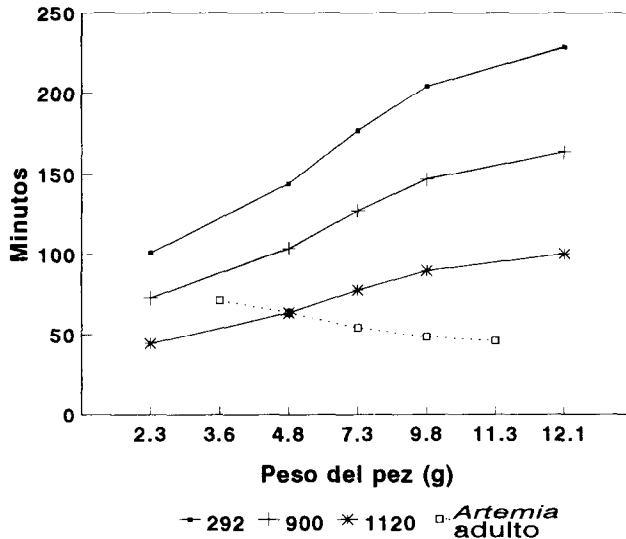


Figura 7. Tiempo que necesita una anchoveta para obtener el 10% de su propio peso. Los resultados son presentados bajo tres concentraciones de nauplios de *Artemia* por litro (292, 900 y 1,120) y sólo con adultos de *Artemia*. Se obtuvieron utilizando la ecuación presentada por Leong and O'Connell (1969).

Figure 7. Time necessary to consume 10% of body weight. Results are presented under three concentrations of *Artemia* nauplii per liter (292, 900 and 1,120) and with *Artemia* adults. Values were obtained using the equations presented by Leong and O'Connell (1969).

12.31 g necesita cerca de 112,000 nauplios (el peso medio de un nauplio presentado por Leong y O'Connell es de 0.011 mg). Resolviendo en el tiempo la ecuación propuesta para nauplios, con una densidad de 500 nauplios por litro, resulta que la anchoveta más pequeña necesita 61.6 min para obtener el 10%, mientras que la anchoveta más grande necesita 139.2 min. Esto significa que la anchoveta pequeña es 2.26 veces más rápida para obtener el 10% de su peso que la anchoveta grande.

Si se considera ahora el tiempo necesario cuando la fuente de alimento son adultos de *Artemia*, una anchoveta de 3.6 g emplearía 71 min y 360 mg de *Artemia* para obtener el 10% de su peso, mientras que una anchoveta de 11.3 g emplearía 46 min y 1,130 mg de dicha especie. Esto es, la anchoveta más grande es 1.54 veces más rápida para obtener su 10% que la anchoveta pequeña (los tiempos para obtener el 10% con nauplios y adultos de *Artemia* bajo tres concentraciones se presentan en la fig. 7).

The differences in feeding rates within the shoal may be explained by the capability of large anchovies to swim faster and bite more frequently. The direct nature of biting probably overcomes the escape response of the prey (O'Connell, 1972). However, when filter feeding is the mode, differences may be explained by changes in the structure of the filter apparatus. This may be due to the increment in distance between the gill rakers. A microscopic examination of the filter apparatus shows that a 9 cm fish has a gap between the gill rakers of 0.299 mm, whereas the distance in a 14.5 cm fish is 0.510 mm.

Support for this hypothesis is presented by Gibson (1988). This author studied the structure, morphometry and retention capability of the gill rakers in the herring (*Clupea harengus*). In this fish, the number of gill rakers increases until the fish reaches a length of about 50 mm. The increment is much lower after this. The mean gap distance in the first arch is described

Las diferencias en tasas de alimentación cuando la anchoveta se alimenta por mordisqueo pueden ser explicadas por la capacidad de las anchovetas más grandes de nadar más rápidamente. La naturaleza del mordisqueo probablemente supere la respuesta de evasión de la presa (O'Connell, 1972). Sin embargo, cuando la alimentación se hace por filtración, las diferencias pueden ser explicadas por cambios en la estructura del aparato filtrador de la anchoveta. Esto puede deberse al incremento de las distancias entre branquiespinas. Un examen microscópico del aparato filtrador de la anchoveta muestra que un pez de 9 cm de largo tiene una distancia entre branquiespinas de 0.299 mm, mientras que en una anchoveta de 14.5 cm la distancia es de 0.510 mm.

Esta hipótesis puede apoyarse en el estudio de Gibson (1988) sobre la estructura y morfometría del aparato filtrador y capacidad de retención del arenque (*Clupea harengus*). En este clupeido, el número de branquiespinas se incrementa hasta que el pez alcanza unos 50 mm de longitud. Después de esto el incremento es mucho menor. La distancia entre branquiespinas para el primer arco branquial responde a una relación alométrica negativa conforme al pez crece. Adicionalmente, Gibson realizó experimentos sobre capacidad de retención de nauplios de diferentes tallas que fueron añadidos a un tanque de experimentación donde se encontraban arenques de dos tallas (110 y 150 cm de longitud). Después de un tiempo de alimentación, el porcentaje de retención de los nauplios más pequeños por los peces chicos fue de 14.1%, mientras que para los peces grandes el resultado fue de 5.2%. Gibson menciona que "la diferencia en porcentaje prusiblemente refleja los espacios más largos entre branquiespinas presentados por los peces más grandes" (pág. 959).

Diferentes composiciones de dieta relacionadas con cambios en las estructuras de las branquiespinas han sido reportadas para otras especies formadoras de cardúmenes. Shen (1969) encontró que en la anchoveta (*Engraulis japonica*) la alimentación por fitoplancton aumenta gradualmente conforme se desarrollan las branquiespinas. Rojas de Mendiola (1971) en-

by a negatively allometric relationship with increases in total length. Gibson also performed experimental observations of retention capabilities. Differently sized nauplii were added to an experimental tank containing two sizes of herring (110 and 150 mm total length). After the feeding period, the percentage of retention of the smaller nauplii by the smaller fish was 14.1%, while the result for the larger fish was 5.2%. Gibson states that "the difference in the two percentages presumably reflects the larger spaces between the gill rakers in the bigger fish" (p. 959).

Different diet compositions related to changes in the gill raker structure have been reported for other shoaling species. Shen (1969) found that in the anchovy *E. japonica* the intake of phytoplankton gradually increases according to the developmental stage of the gill rakers. Rojas de Mendiola (1971) reported different filtering habits of the anchoveta *Engraulis ringens*. In northern Peru, the anchoveta feeds mainly on zooplankton, while in the South, it feeds principally on phytoplankton. The difference was related to the number of gill rakers, reduced in the North and increasing towards the South.

Advantages of food resource partitioning

The food of the anchovy is a patchily distributed heterogeneous resource. In this kind of environment, the ratio of biting to filtering varies with the relative concentration of small or large particles (O'Connell, 1972). Resource partitioning within a shoal may reduce the acute competition for food to individuals of the same size and morphometry. This may allow for the existence of large groups composed of differently sized individuals.

The benefits for an individual to belong to a large group are many. In a large shoal, individuals may increase foraging efficiency (Schoener, 1971), reduce search time for food (Pulliam and Caraco, 1984) and spend less time being vigilant against a predator's attack and forage longer (Pitcher, 1986). Furthermore, predators as a group are more successful at capturing prey (Major, 1978), have better protec-

contró diferentes hábitos filtradores en la anchoveta peruana *E. ringens*. En el norte del Perú, la anchoveta se alimenta principalmente de zooplancton, mientras que en el sur se alimenta mayormente de fitoplancton. Las diferencias fueron relacionadas con el número de branquiespinas, que son reducidas en el norte y se incrementan hacia el sur.

Ventajas de la repartición del recurso alimenticio

El alimento de la anchoveta es un recurso heterogéneo distribuido por manchas. En estas condiciones, la importancia relativa del mordisqueo y/o filtración varía de acuerdo con la disponibilidad de partículas grandes o pequeñas de alimento (O'Connell, 1972). Una repartición de recursos alimenticios dentro del cardumen puede reducir la fuerza de la competencia por el alimento a individuos de las mismas talla y morfometría. Esto permite la existencia de grandes grupos compuestos por individuos de varias tallas.

Para un individuo, los beneficios de pertenecer a un grupo grande son muchos. Los grupos grandes pueden incrementar su eficiencia alimentaria (Schoener, 1971), reducir el tiempo de búsqueda de alimento (Pulliam y Caraco, 1984), emplear menos tiempo en estar vigilantes contra el posible ataque de un depredador y dedicar más tiempo a alimentarse (Pitcher, 1986). Además, como predador dentro de un grupo grande, el individuo es más eficaz capturando sus presas (Major, 1978), tiene mejor protección contra ataques de depredadores (Magurran *et al.*, 1985) y puede reducir el error de navegación cuando migra (Larking y Walton, 1969).

REFERENCIAS

- Bertram, B.C.R. (1978). Living in groups: predator and prey. In: J.R. Krebs and N.B. Davies (eds.), **Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach**. John Wiles, New York, pp. 64-96.
- Eggers, D.M. (1976). Theoretical effect of schooling by planktivorous fish predators on rate of prey consumption. **J. Theor. Biol.**, 33: 1964-1971.
- Gibson, R.N. (1988). Development, morphometry and particle retention capability of the gill rakers in the herring, *Clupea harengus* L., **J. Fish. Biol.**, 32: 949-962.
- Keen, W.H. (1982). Behavioral interactions and body size differences in competition for food among juvenile brown bullhead (*Ictalurus nebulosus*). **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, 39: 316-320.
- Larkin, P.A. and Walton, A. (1969). Fish school size and migration. **J. Fish. Res. Bd. Canada**, 26: 1372-1374.
- Leong, R.J.H. and O'Connell, C.P. (1969). A laboratory study of particulate 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. Calif. Acad. Sciences**, 37(13): 419-458.
- Magurran, A.E., Oulton, W.J. and Pitcher, T.J. (1985). Vigilant behaviour and shoal size in minnows. **Z. Tierpsychol.**, 67: 167-178.
- Major, P.F. (1978). Predator-prey interactions in two schooling fishes *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. **Anim. Behav.**, 26: 760-777.
- Morgan, M.J. (1988). The effect of hunger, shoal size and the presence of a predator on shoal cohesiveness in bluntnose minnows, *Pimephales notatus* Rafinesque. **J. Fish. Biol.**, 32: 963-971.
- 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: 285-293.
- Olst, J.C. van and Hunter, J.R. (1970). Some aspects of the organization of fish schools. **J. Fish. Res. Bd. Canada**, 27: 1225-1238.

English translation by the authors.

- Pitcher, T.J. (1986). Functions of shoaling behaviour in teleosts. In: T.J. Pitcher (ed.), **The Behaviour of Teleost Fishes**: Croom-Helm, London, pp. 294-337.
- Pitcher, T.J., Magurran, A.E. and Allan, J.R. (1983). Shifts of behaviour with shoal size in cyprinids. **Proc. 3rd Brit. Freshw. Fish. Conf.**, 220-228.
- Pitcher, T.J., Magurran, A.E. and Eduards, J.I. (1985). Schooling mackerel and herring choose neighbours of similar size. **Mar. Biol.**, 86: 319-322.
- Pulliam, H.R. and Caraco, T. (1984). Living in groups: is there an optimal group size? In: J.R. Krebs and N.B. Davies (eds.), **Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach**. Blackwell, Oxford, pp. 122-147.
- Rojas de Mendiola, B. (1971). Some observations on the feeding of the Peruvian anchoveta *Engraulis ringens* J. in two regions of the Peruvian coast. In: Gordon and Breach (eds.), **Fertility of the Sea**, Science Publish., pp. 417-440.
- Round, F.E. (1981). **The Ecology of Algae**. Cambridge University Press, U.K.
- Rubenstein, D.I. (1981). Individual variation and competition in the everglades pygmy sunfish. **J. Anim. Ecol.**, 50: 337-350.
- Sakagawa, G.T. and Kimura, M. (1975). Growth of laboratory-reared northern anchovy (*Engraulis mordax*) from southern California. **NAOAA, National Marine Fisheries Center**, La Jolla, California, Anchovy Workshop Meeting, July 21-22, 1975.
- Schoener, T.W. (1971). Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 2: 369-404.
- Shen, S.C. (1969). Comparative study of the gill structure and feeding habits of the anchovy *Engraulis japonica* (Hout). **Bull. Inst. Zool. Academia Sinica**, 8: 21-35.