

HABITOS TROFICOS DE DOS ESPECIES DE PECES
PELAGICOS: *STRANGOMERA*
BENTINCKI (NORMAN, 1936) Y *ENGRAULIS RINGENS* JENYNS, 1842
EN EL LITORAL DE LA REGION DEL BIOBIO, CHILE*.

Trophic habits of two pelagic fish species *Strangomera bentincki*
(Norman, 1936) and *Engraulis ringens* Jenyns 1842 in the littoral
of the Biobío Region, Chile

ALBERTO ARRIZAGA, MARTA FUENTEALBA, CLAUDIO ESPINOZA,
JAVIER CHONG Y CIRO OYARZUN**

RESUMEN

La sardina común (*Strangomera bentincki*) y la anchoveta (*Engraulis ringens*) son especies nerítico-pelágicas que constituyen la segunda pesquería en importancia de la Región del Biobío. En el presente trabajo se analizan los hábitos alimentarios de estas especies en el área de operación de la flota pelágica costera. Para esto se recolectaron muestras mensuales de estómagos de cada una de las especies indicadas durante los años 1989, 1990 y 1991, correspondiendo 3.161 a anchoveta y 4.946 a sardina común.

Durante todo el período de estudio, no se encontró una diferencia significativa en la ingesta de cada una de ellas, lo que se ratificó al utilizar el índice de similitud de Bray-Curtis que entregó un valor de similitud de 0.994.

Los alimentos más importantes corresponden a elementos del fitoplancton, mientras que el zooplancton estuvo representado en menos de un 1%.

Al comparar los contenidos gástricos de ambas especies se observa que *Skeletonema* es la presa con mayor frecuencia de aparición, la que llegó a un 95%, expresado esto como presencia poblacional y como ocurrencia por talla.

Los dos clupeoideos presentan, entonces, una misma estrategia en el uso del recurso alimento.

ABSTRACT

The Chilean herring (*Strangomera bentincki*) and the South Pacific anchovy (*Engraulis ringens*) are pelagic species that support the second most important fishery in the Biobío Region, Chile.

To understand the feeding ecology of these species in the fishery area, monthly samples of fish stomachs were collected for both species, during 1989, 1990 and 1991. In total 8.107 (3.161 for anchovy and 4.946 for the Chilean herring) were analyzed.

Results indicate that feeding ecology relationships of both species are similar since not significant differences were found between both trends (Bray-Curtis index=0.994). The zooplankton being less than 1%. The most important food item was the diatoms, with *Skeletonema* spp, as the items with highest frequency of occurrence (less than 95%). Both clupeoid species seem to present the same feeding strategy to use food resources.

KEYWORDS: Trophic ecology. Pelagic fishes. Clupeids, Plankton feeders. Chilean herring.

** Facultad de Ciencias, Univ. Católica de la Santísima Concepción. Casilla 297, Concepción.

* Financiado con Proyecto DIUC N° INB-185-A, Pontificia Universidad Católica de Chile y Proy. Des. Pesquero CHD Canadá, Grant 91-0250. Trabajo presentado en 1992 en las XII Jornadas de Ciencias del Mar.

INTRODUCCION

Schoener (1974) postula que una población puede ser caracterizada por su posición en un espacio multidimensional integrado por variables ambientales, las cuales son importantes en la segregación de los nichos de especies que coexisten espacial y temporalmente.

En el caso de los peces filtradores, el número de las branquiespinas tiene una relación directa con la eficiencia y selección de los organismos filtradores (King y Macleod, 1976). Los peces de una determinada población tienen preferencias por cierto tipo de presas, pudiendo desarrollar un alto grado de especialización en su comportamiento frente a la dieta.

Entre los clupeoideos que habitan aguas chilenas se encuentran la sardina común *Strangomera bentincki* (Norman, 1937), y la anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, especies nerítico-pelágicas simpátricas, que en la pesquería de la VIII Región son muy importantes, siendo superadas en las capturas sólo por el jurel *Trachurus symmetricus* (Ayres, 1855).

Hulot y Hermosilla (1960) y Arrizaga e Inostroza (1979) y Arrizaga (1981), señalan que la sardina común y la anchoveta ocupan un lugar importante en la trama trófica del sistema pelágico y demersal del Pacífico sur oriental, frente al litoral de la Región del Bío Bío.

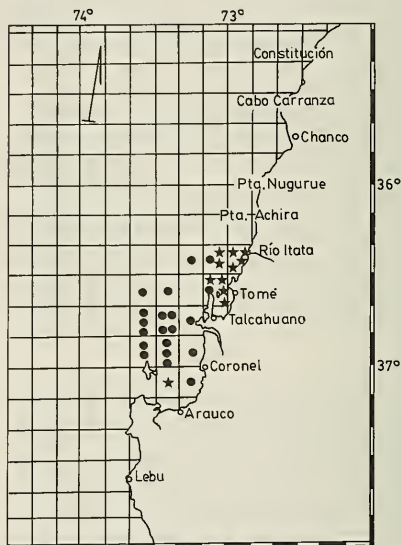
El conocimiento actual de los hábitos alimentarios de los representantes de los Clupeiformes en aguas del Pacífico sur oriental, es escaso. Entre los estudios se encuentran los de Rojas de Mendiola *et al.* (1969), que estudian el contenido estomacal de la anchoveta en las costas peruanas. Arrizaga e Inostroza (1979), que entregan antecedentes generales del espectro trófico de la sardina común; Balbontín (1979), que entrega información de la alimentación de sardinas y anchovetas juveniles en cautiverio y Arrizaga (1983), que hace un estudio de la variación estacional de la alimentación de la sardina. Sin embargo, es necesario indicar que a nivel mundial la literatura es abundante, siendo los trabajos más relevantes los de Goode (1884); Brodskii y Jankovskaia (1935); Davies (1957); Yamashita (1957 a y b); Harder (1958); Hand y Berner (1959); Bayliff (1963); De Ciechowski (1967 a); Shen (1969); Laukashkin (1970); Rojas de Mendiola *et al.* (1969); Durbin y Durbin (1975); Cushing (1978); Arrizaga (1983); Gibson y Ezzi (1985); Wallace-Fincham (1987) y James (1987).

En este trabajo se analiza información acerca de la variación trófica estacional de la sardina común

(*Strangomera bentincki*) y la anchoveta (*Engraulis ringens*), en el litoral de la Región del Bío Bío, y en base a la información analizada se pone a prueba la hipótesis de que estas dos especies constituyen un gremio trófico.

MATERIALES Y METODOS

Las muestras de sardinas y anchovetas fueron obtenidas en las áreas de operación de la flota cerquera de Talcahuano, entre los años 1989 y 1991 (Fig. 1).



- ★ Capturas menores a 20 toneladas
- Capturas mayores a 20 toneladas

Fig. 1. Area de muestreo

Se analizó un total de 8.107 ejemplares, obteniéndose mensualmente una muestra de ambas especies, los ejemplares fueron medidos en su longitud total, procediéndose luego a extraer los estómagos, los que fueron conservados en formalina al 10%.

Cada contenido estomacal se diluyó en un volumen constante de 20 ml. Para la estimación de la abundancia de presas se utilizó el criterio de la gota alícuota (con un volumen de 0,0025 ml (Savage, 1937).

La identificación de las presas se realizó hasta

nivel genérico, utilizando claves (Rivera, 1968; Rivera *et al.* 1973; Hermsilla, 1973 y Arcos, 1975).

Por cada rango de talla de 1 cm de longitud total, se obtuvieron 5 réplicas de gotas alícuotas del contenido gástrico, para ser observadas al microscopio, homogenizándose la solución antes de cada observación.

La similitud entre los contenidos gástricos por estación del año, y entre las dos especies, se midió con el índice de Bray-Curtis (Bloom, 1981).

RESULTADOS

En la estación estival, las diatomeas se presentan como las presas más importantes en términos de presencia para el contenido estomacal de ambas especies, siendo las más representativas en orden de abundancia ejemplares de los géneros *Skeletonema*, *Nitzchia*, *Coscinodiscus*. Sin embargo, de éstas la presa que aparece como más notable dentro del

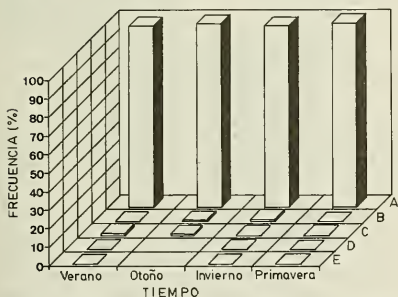


Fig. 2. Espectro trófico de *S. bentincki* (A=*Skeletonema*, B= *Coscinodiscus*, C= *Nitzchia*, D=*Leptocylindrus*, E=Resto de copépodos).

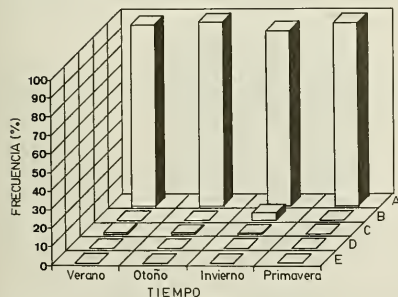


Fig. 3. Espectro trófico de *E. ringens* (A=*Skeletonema*, B=*Coscinodiscus*, C=*Nitzchia*, D=*Leptocylindrus*, E= Resto de copépodos).

espectro trófico de ambos peces es *Skeletonema* con un alto porcentaje en la frecuencia de aparición (Figuras 2 y 3). Una menor representatividad se observa para los restos de copépodos y dinoflagelados con frecuencias de aparición bajo el 1%. El total de presas para *Strangomera bentincki* durante esta época fue de 11 y de 10 para *Engraulis ringens*. Al efectuar un análisis por talla para las dos especies, se observa que la presa más importante fue *Skeletonema* tanto en *Strangomera bentincki* como en *Engraulis ringens* (Figuras 4 a y 5 a).

Durante el otoño el espectro trófico para ambas especies, estuvo conformado esencialmente por diatomeas, apareciendo en orden de abundancia *Skeletonema*, *Coscinodiscus*, *Nitzchia*, *Navicula*, *Chaetoceros* y en el caso de *Engraulis ringens* se encontraron restos de copépodos. Nuevamente en esta estación los representantes del género *Skeletonema* son los dominantes en el espectro trófico de ambas especies. En la primera de las citadas sólo se presentaron cuatro presas, en cambio en la anchoveta se encontró un espectro formado por seis.

Al hacer el análisis por talla para las dos especies en estudio durante esta época del año, se observa nuevamente la dominancia de *Skeletonema* (Figuras 4 b y 5 b).

En la temporada de invierno de nuevo las diatomeas hacen el mayor aporte a la dieta de estos peces, presentándose en ambos en el siguiente orden de importancia: *Skeletonema*, *Coscinodiscus* y *Nitzchia*, apareciendo con una menor frecuencia en los contenidos gástricos de la sardina común *Leptocylindrus*, *Lichmophora*, *Chaetoceros* y *Bidulphia*, presentando además, restos de copépodos. En la anchoveta los representantes de *Leptocylindrus* y *Chaetoceros* aparecieron con valores menores que los encontrados en la sardina común.

Al analizar los contenidos gástricos por talla se ve el mismo comportamiento que en las temporadas anteriores, en todo el rango encontrado, para ambas especies se observa la dominancia de *Skeletonema* (Figuras 4 c y 5 c).

Durante la temporada de primavera en los contenidos gástricos de *Strangomera bentincki* se encontraron siete géneros representados en el siguiente orden de importancia: *Skeletonema*, *Nitzchia*, *Coscinodiscus*, restos de Copépodos, *Leptocylindrus*, *Bidulphia* y *Chaetoceros*.

Para *Engraulis ringens*, los contenidos gástricos presentaron coincidentemente también un número de siete presas, las que aparecieron en el siguiente orden de importancia: *Skeletonema*, *Nitzchia*,

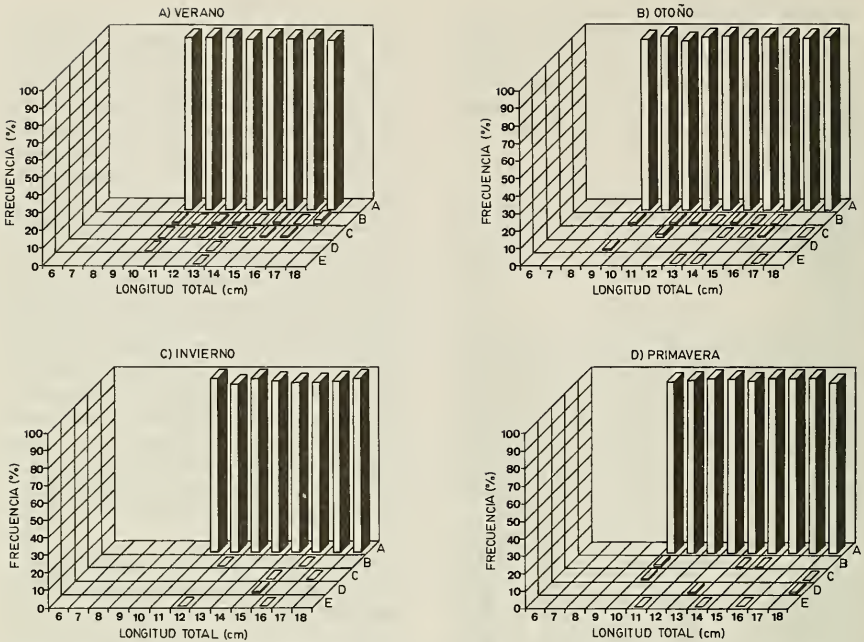


Fig. 4. Espectro trófico de *S. bentincki* por tamaño en diferentes estaciones del año: A) verano, B) otoño, C) invierno, D) primavera. (A=*Skeletonema*, B=*Coscinodiscus*, C=*Nitzschia*, D=*Leptocylindrus*, E=Resto de copépodos).

Coscinodiscus, *Bidulphia*, restos de Copépodos, *Leptocylindrus* y *Coconeis*.

Debemos señalar que en esta temporada, al igual que en las otras, nuevamente fue el género *Skeletonema* el de mayor importancia.

En el análisis por talla para ambas especies nos

indica nuevamente la dominancia de *Skeletonema* en todos los tamaños analizados (Figuras 4 d y 5 d).

En relación con los resultados del índice de similitud de Bray-Curtis para las cuatro estaciones, nos muestra un valor de 0.994, lo que indica que el comportamiento alimentario de ambas especies es equivalente (Tabla 1).

Tabla 1. Porcentaje de similitud en contenidos estomacales de sardina común *Strangomera bentincki* (sobre la diagonal) y anchoveta *Engraulis ringens* (bajo la diagonal) en diferentes épocas del año, según índice de Bray-Curtis.

	VERANO	OTOÑO	INVIERNO	PRIMAVERA	S
Verano	—	0,987	0,992	0,984	A
Otoño	0,989	-	0,987	0,994	R
Invierno	0,965	0,955	-	0,982	D
Primavera	0,988	0,997	0,955	—	I
					N
					A

ANCHOVETA

DISCUSION

Las investigaciones en el medio natural, relacionadas con la alimentación, comportamiento trófico y ecología trófica de los representantes del grupo de los Clupeoideos es restringida. Uno de los primeros aportes es el trabajo desarrollado por Hardy (1924), en *Clupea harengus*, en las costas de Gran Bretaña, indicando que esta especie centra su alimentación en elementos constituyentes del zooplancton, fundamentalmente copépodos.

(Du Plessis, 1959; *fide* James, 1987) encontró que existía una estrecha relación entre la abundancia relativa de fitoplancton y zooplancton, y la disponibilidad de *Sardinops ocellata* en las aguas del Atlántico Sudafricano, con un espectro trófico en que predominan elementos de fitoplancton en relación al zooplancton (en una proporción de 2:1). Sin embargo, Postel (1960; *fide* Arrizaga, 1981) indica para

otra especie del Atlántico Sudafricano, *Sardinella aurita*, una fuerte tendencia a la zoofagia, ya que prácticamente el 95% de la dieta está constituida por elementos del zooplancton.

En especies mediterráneas, como *Sardina pilchardus*, Gómez Larrañeta (1960), indica que la dieta es esencialmente zooplantófaga. Blackburn (1959; *fide* Arrizaga, 1981), informa que la especie de aguas australianas y neozelandesas *Sardinops neopilchardus*, tiene una fuerte tendencia a la ingesta de microcrustáceos (copépodos, ostrácodos, eufáusidos y misidáceos), aunque también encontró larvas de moluscos y diatomeas.

Debemos indicar que en formas larvales de sardina y anchoveta, se ha encontrado una fuerte tendencia zooplantófaga (Andreu, 1960; De Ciechowski, 1967; Shen, 1969; Arthur, 1976), seguramente porque las estructuras de las branquiespinas hacen físicamente imposible la selección de partícu-

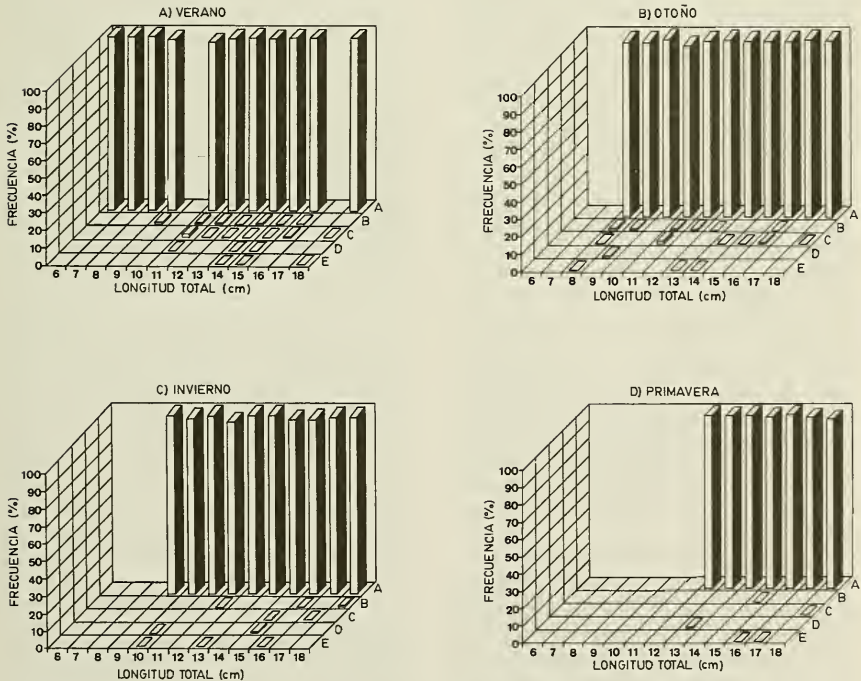


Fig. 5. Espectro trófico de *E. ringens* por tamaño en diferentes estaciones del año: A) verano, B) otoño, C) invierno, D) primavera. (A=*Skeletonema*, B=*Coscinodiscus*, C=*Nitzschia*, D=*Leptocylindrus*, E= Resto de copépodos).

las de menor tamaño (Balbontín, 1979; Arrizaga e Inostroza, 1979, y Arrizaga, 1981).

Es interesante destacar que en muchas especies de este grupo se producen modificaciones en la dieta a medida que aumentan de edad. En la sardina de África del Sur y Namibia *Sardinops ocellata*, King y Macleod (1976) indican que el cambio de hábito alimentario se produce alrededor de los 10 mm de longitud, pasando de una zoofagia estricta a una dieta mixta de fitoplancton y zooplancton. Un comportamiento similar al anterior fue informado por Scofield (1934) para la sardina de California *Sardinops caerulea*, indicando el autor citado que el cambio de alimentación se producía en esta especie a los 96 mm de longitud.

En los representantes de la familia Engraulidae, también se han observado cambios semejantes según indican King y Macleod (*op. cit.*), para la anchoa del Cabo *Engraulis capensis*. De Ciechowski (1967 a), indica que la anchoa argentina *Engraulis anchoita*, presenta también un cambio de dieta pasando de una zoofagia casi estricta a una fitofagia absoluta, ocurriendo esto cuando los individuos alcanzan los 90 mm de longitud. En la anchoveta del Perú *Engraulis ringens*, la alimentación de los adultos presenta, como se dijo anteriormente, una variedad latitudinal. En sectores de la costa norte, se basa fundamentalmente en elementos de fitoplancton; en cambio en el sur, presenta un espectro trófico mixto (Rojas de Mendiola, *op. cit.*). Kubo (1961: *vide* Hayasi, 1967), indica que la alimentación de la anchoa del Japón *Engraulis japonicus*, se basa esencialmente en elementos del fitoplancton; lo mismo indica Bayliff (1963) para *Cetengraulis mysticetus* en la zona del Golfo de Panamá.

Los Clupeoideos de aguas del Océano Índico presentan un comportamiento alimentario algo diferente. Vijayaraghaven (1953) indica que varias especies del género *Sardinella* tendrían preferencia por el zooplancton, sin embargo Nair (1960), indica que la sardina de aceite de la India *Sardinella longiceps* en la edad adulta tiene preferencia estricta por los elementos del fitoplancton, teniendo como presa más destacada en su dieta a los representantes del género *Fragilaria*.

Los trabajos de laboratorio en ecología trófica son en la actualidad muy numerosos, en la mayoría de ellos se procede a desarrollar modelos experimentales en los cuales se relacionan efectos de velocidad de desplazamiento versus concentración de presas, o bien, relacionan los gastos respiratorios mientras desarrollan actividades tróficas. Trabajos con alimentos granulados de dimensiones conoci-

das, son utilizados para determinar tamaños de selección de presas en representantes de este grupo.

Existe otra escuela que busca relacionar en las fases larvales la formación de parches con la mecánica del desove de la población parental y la distribución espacial de las presas (Durbin *et al.*, 1981; O'Connell, 1970, 1972; Balbontín, 1979; Roderick *et al.*, 1969; De Silva y Balbontín, 1974; Janssen, 1976a, b; Sheldon, 1977).

Las relaciones entre filtración e ingesta de huevos en representantes de este grupo (Clupeoidei) han sido tratadas por Mac Call (1980), Hunter y Kimbrell (1980).

Pero a pesar de esta lista de trabajos de laboratorio, es necesario destacar que trabajos experimentales en el medio natural son escasos. En este sentido, es interesante citar las experiencias desarrolladas por Koslow (1981) en la anchoveta de California, *Engraulis mordax*. Sin duda que los trabajos más recientes de James (1987) efectuadas en la anchoveta de Namibia y África del sur en relación con el comportamiento trófico de esta especie hace un importante aporte al señalar que *Engraulis capensis* es una especie omnívora, señalando que la especie citada tiene preferencia por el mesozooplancton, especialmente por copépodos calanóideos y eufáusidos, el fitoplancton se presentó según este autor en ejemplares de tallas pequeñas, existiendo además un cambio en la composición de la dieta, dependiendo esto de la hora del día. James (*op. cit.*) señala además el comportamiento alimentario de una serie de especies de clupeoideos estudiados por distintos autores en distintos lugares del mundo, señalando que son pocas las especies que se presentan como fitófagas, indicando que la mayoría actúa como omnívoros microfágicos, indica además que los reportes de una fuerte herbivoría, se debería a un inadecuado muestreo y a usos de análisis subjetivos en los métodos de examen del contenido estomacal. Sin embargo, a pesar de las apreciaciones de James (*op. cit.*) varios autores (Bayliff, 1963, 1969; Durbin y Durbin, 1975; Cushing, 1978; Rojas de Mendiola, 1971; Holanov y Tash, 1978; Angelescu, 1981, 1982; Angelescu y Anganuzzi, 1981; Koslow, 1981; Angelescu y Fuster de la Plaza, 1962; Arrizaga, 1983; James y Findlay (en prensa) señalan que existen especies de clupeoideos que dependiendo de la latitud geográfica se presentarían como más o menos fitófagos, pero que en general en el contenido de las dietas de estas especies aparecería una fuerte fitofagia. Lo anterior ratificaría el comportamiento trófico encontrado para las especies estudiadas en el litoral de la Región del Bío Bío en Chile.

De los resultados además se desprende que ambas especies tienen un comportamiento trófico similar, lo cual es ratificado por el valor obtenido de la aplicación del índice de Bray-Curtis, *vide* Bloom (1981) entre estaciones para cada una de las especies estudiadas y entre especies (Tabla I) y por los

resultados observados en las muestras analizadas. Lo que estaría indicando entonces que ambas especies constituyen un gremio trófico. Esto es corroborado, además, por los resultados obtenidos por Riffo, 1993, cuando compara la alimentación larval para estas especies en esta misma área de estudio.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los pescadores artesanales de embarcaciones de pesca de cerco por las facilidades dadas para la obtención de las muestras. Al Dr. M. George-Nascimento por la revisión crítica de este manuscrito y a la colega Patricia Quiroz por su dedicación en el escrito del mismo.

Un especial reconocimiento al DIUC de la

Pontificia Universidad Católica por haber aportado parte de los fondos para esta investigación y al IDRC del Canadá, quien nos ha permitido seguir obteniendo valiosa información de los recursos hidrobiológicos utilizados por el subsector pesquero artesanal y muy especialmente al colega Ramón Buzeta B.

BIBLIOGRAFIA

- Andreu, B., 1960. Sobre la aparición de las branquiespinas en las formas juveniles de la sardina (*Sardina pilchardus*, Walb.) Bol. Soc. esp. Hist. Nat. Sec. Biol. 58: 199-216.
- Angelescu, V., 1981. Ecología trófica de la anchoita del Mar Argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoita*) 1. Morfología del sistema digestivo en relación con la alimentación. In Eight Latinoamerican Congress of Zoology, Mérida, Venezuela, 2: 1317-1349.
- Angelescu, V., 1982. Ecología trófica de la anchoita del Mar Argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoita*) 2. Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema. Contrn. Inst. Nac. Invest. Desar. Pesq. Mar del Plata 409: 83 pp.
- Angelescu, V. & Anganuzzi, 1981. Resultados sobre la alimentación de la anchoita (*Engraulis anchoita*) en el área explotada por el B/1 "Shinkai Maru" durante las campañas VI (21/09/78 - 12/10/78) y VIII (20/11/78 - 19/12/78) en el Mar Argentino. Contrn. Inst. Nac. Invest. Desar. Pesq. Mar del Plata 383: 281-298.
- Angelescu, V. & M.L. Fuster de la Plaza, 1962. El papel de la anchoita en la bioeconomía general del Mar Argentino. Sector Bonaerense. Resultados preliminares F.A.O. Informes de Pesca 12: 1-13.
- Arcos, D., 1975. Copépodos calanoides de la Bahía de Concepción, Chile, conocimiento sistemático y variación estacional. Gayana, (Zool.), 36: 1-38.
- Arrizaga, A. & Inostroza, 1979. Estudio preliminar del contenido estomacal de la sardina común, *Clupea (Strangomera) bentincki*, Norman, 1936, Pisces, Clupeidae, en la VIII Región-Chile. Acta Zoológica. Lilloana. 35: 509-515.
- Arrizaga, A., 1981. Nuevos antecedentes biológicos para la sardina común. *Clupea (Strangomera) bentincki*, Norman, 1936. Bol. Soc. Biol. Concepción, 52: 5-66.
- Arrizaga, A., 1983. Variación estacional en la alimentación de la sardina común. *Clupea (Strangomera) bentincki*, Norman 1936. (Pisces, Clupeidae) en la Región del Bío Bío, Chile. Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile 54: 7-26.
- Balbontin, F., 1979. Estudio experimental sobre selección de alimentos y comportamientos alimentarios en anchoveta y sardina de Chile (Pisces, Clupeiformes). Rev. Biol. Mar. Valparaíso, 16(3): 211-220.
- Bayliff, W.H., 1963. The food and feeding habits of the anchoveta *Cetengraulis mysticetus* in the Gulf of Panamá. Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Com m., 7: 399-459.
- Bayliff, W.H., 1969. Synopsis of biological data on the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus* Günther, 1866). FAO Fish. Synop. 43: v + 49 pp.
- Bloom, S.A., 1981. Similarity indices in community studies: potential pitfalls. Mar. Ecol. Prog. Ser., 5: 125-128.
- Bainbridge, V., 1963. The food, feeding habits and distribution of the Bonga. *Etmalosa dorsalis* (Cuvier y Valenciennes). J. Cons. Int. Expl. Mer., 28(2): 270-284.
- Brodskii, K.A. & J. Lankovshaia, 1935. On feeding of the Far Eastern sardine. Vestnik Dal'nevost. Fil. Akad. Nauk SSSR 13: 103- 114. (In Russian).
- Cushing, D.H., 1978. Upper trophic levels in upwelling areas. In: Upwelling Ecosystems. Boje, R.M. Tomczak (Eds.) New York; Springer: 101-110.

- Davies, D.H., 1957. The South African pilchard (*Sardinops ocellata*) Preliminary report on feeding off the West Coast, 1953 - 56. Invest. Rep. Div. Fish. S. Afr., 30: 40 pp.
- De Ciechowski, J.D., 1967a. Present state of the investigations on the Argentine anchovy *Engraulis anchoita* (Hubbs & Marini). Rep. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest., 11: 58-71.
- De Ciechowski, J.D., 1967b. Investigations of food and feeding habits of larvae and juveniles of the Argentine anchovy *Engraulis anchoita*. Rep. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest., 11: 72-81.
- De Silva, S.S., 1973. Food and feeding habits of the herring *Clupea harengus* and sprat *C. sprattus* in inshore waters of the west coast of Scotland. Mar. Biol., 20: 282-290.
- De Silva, S.S. & F. Balbontín, 1974. Laboratory studies on food intake growth and food conversion of young herring *Clupea harengus* (L.). J. Fish. Biol., 6: 645-658.
- Durbin, A.G. & E.G. Durbin, 1975. Grazing rates of the Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* as a function of particle size and concentration. Mar. Biol. 33: 265-277.
- Durbin, A.G.; E.G. Durbin; P.G. Verity & T.J. Smayda, 1981. Voluntary swimming speeds and respiration rates of a filter-feeding planktivore, the Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* (Pisces: Clupeidae). Fishery Bull., 78: (4): 877-886.
- Gibson, R. N. & I. A. Ezz, 1985. Effect of particle concentration on filter-and-particulate feeding in the herring *Clupea harengus*. Mar. Biol., 88: 109-116.
- Gómez-Larrañeta, M., 1960. Synopsis of biological data on *Sardina pilchardus* of the Mediterranean and adjacent seas. Inst. Invest. Pesq. Lab. Grao-Castellón. FAO. Fish. Biol. Synop. 9. 1: 1-77.
- Goode, G. B., 1884. The Fisheries and Fishery Industries of the United States I. Natural History of Useful Aquatic Animals. Washington; Government Printing Office: 895 pp.
- Hand, C. H. & L. Berner, 1959. Food of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). Fish. Bull., U.S. 60 (164): 175-184.
- Harder, W., 1958. The intestine as a diagnostic character in identifying certain clupeoids (Engraulidae, Clupeidae, Dussumieriidae) and as a morphometric character for comparing anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) populations. Bull. inter-Am. trop. Tuna Commn., 2(8): 367-388.
- Hayasi, S., 1967. A note on the biology and fishery of the Japanese anchovy *Engraulis japonica* (Houttuyn). Rep. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest., 11: 44-57.
- Hermosilla, J., 1973. Contribución al conocimiento sistemático de los Dinoflagelados de la Bahía de Concepción, Chile. Gayana, (Zool.) 24: 1,149.
- Holanov, S.H. & J.C. Tash, 1978. Particulate and filter feeding in Threadfin shad, *Dorosoma petenense*, at different light intensities. J. Fish Biol. 13: 619-625.
- Hulot, A. & Hermosilla I., 1960. Posición de *Merluccius gayi* (Guichenot) en la cadena alimenticia del Pacífico frente a la zona de Concepción (Chile). Actas I Congr. Sudamer. de Zool. 17: 115-122.
- Hunter, J.R. & C.A. Kimbrell, 1980. Early life history of Pacific mackerel, *Scomber japonicus*. Fish. Bull., U.S., 781: 89-101.
- James, A.G., 1987. Feeding ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy, *Engraulis capensis* Gilchrist. In: The Benguela and the Comparable Ecosystems. Payne, A.I.L., Gulland J.A. & K. H. Brink (Eds.). S. Afr. J. mar. Sci., 5: 673-692.
- James A.G. & K. Findlay. (in press). The effect of particle size and concentration on the feeding behavior, selectivity and rates of ingestion of food by the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. Mar. Ecol. Prog. Ser.
- Janssen, J., 1976a - Selectivity of artificial filter feeder and suction feeders on calanoid copepods. Am. Midl. Nat. 95: 491-493.
- Janssen, J., 1976b. Feeding modes and prey size selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*). J. Fish Res. Bd. Can., 33: 1972-1975.
- King, D.P.F. & P.R. MacLeod, 1976. Comparison of the food and age filtering mechanism of pilchard *Sardinops ocellata* and anchovy *Engraulis capensis* off South West Africa, 1971-1972, Investl. Rep. Sea Fish. Brch. S. Afr., 111: 29 pp.
- Koslow, J.A., 1981. Feeding selectivity of schools of northern anchovy, *Engraulis mordax*, in the Southern California Bight. Fish. Bull., U.S., 79(1): 131-142.
- Kubo, I., 1961. Summary of Fishery Biology, particular to Living Resources in Japan. Tokyo; Koseisyakoseikaku: 369 pp. (In Japanese).
- Loukashkin, A.S., 1970. On the diet and feeding behaviour of the northern anchovy, *Engraulis mordax* Girard. Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 37(13): 419-458.
- Mac Call, A.D., 1980. Population models for the northern anchovy (*Engraulis mordax*). Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer., 77: 292-306.
- Nair, R.C., 1960. Synopsis of the biology and fishery of the Indian sardines. F.A.O. Fish. Biol. Synop. 11: 329-414.
- Nakai, Z.; K. Honjo; T. Kidachi; H. Suzuki; T. Yokota; T. Tsujita; E. Ozasa; Y. Shojoma & S. Nishimura, 1962. Relationships between food organisms and size of recruitment of iwashi. Suisan Sigen ni kasuru kyodo kenkyu siusin kaigi hokokunsho, Syowa, 36: 102-121. (In Japanese).
- O'Connell, C.P., 1970. The effect of food density on survival and growth of early post yolk-sac larvae of the Northern anchovy (*Engraulis mordax* Girard), in the laboratory. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 5: 187-197.
- 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. Can., 29: 285-293.
- O'Connell, C.P. y J.R. Zweifel, 1972. A laboratory study

- of particulate and filter feeding of the Pacific mackerel, *Scomber japonicus*. Fish. Bull., U.S., 70: 973-981.
- Riffo, R., 1993. Comparación de la dieta de tres especies de Clupeiformes sintópicas en la Bahía de Concepción, Chile. La sardina común *Strangomera bentincki* (Norman, 1936), sardina española, *Sardinops sagax* Jenyns 1842 y anchoveta, *Engraulis ringens* Jenyns 1842. 26 págs. (en prensa Revista Chilena de Historia Natural).
- Rivera, R.P., 1968. Sinopsis de las Diatomeas de la Bahía de Concepción, Chile. Gayana (Bot.) (18): 1-93.
- Rivera, R.; O. Parra & M. González, 1973. Fitoplancton del Estero Lengua, Chile. Gayana, (Bot.) (23): 1-30.
- Roderick, J.; H. Leong & P. O'Connell, 1969. A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). J. Fish. Res. Bd. Can., 26: 557-582
- 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: Fertility of the Sea Costlow J. D. (Ed.) New York: Gordon and Breach: 417-440 (Sci. Publ. 2).
- Rojas de Mendiola, B.; N. Ochoa; R. Calienes & O. Gómez, 1969. Contenido estomacal de anchoveta en cuatro áreas de la costa peruana. Inf. Inst. Mar del Perú 27: 1-29
- Savage, R.E., 1937. The food of North Sea herring 1930-1934. Min. Agri. Fish. Invest., London, Ser II, 5(5):80-130.
- Schoener, T.W., 1974. Resources partitioning in ecological communities. Science, 185: 27-39.
- Scofield, E.C., 1934. Early life history of the California sardine (*Sardinops caerulea*), with special reference to distribution of eggs and larvae. Fish. Bull., 41: 48 pp.
- Sheldon, W.H., 1977. Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. J. Fish Res. Bd. Can., 34: 2344-2353.
- Shen, S.C., 1969. Comparative study of the gill structure and feeding habits of the anchovy, *Engraulis japonica* (Hout.). Bull. Inst. Zool. Acad. Sinica, 8: 21-38.
- Vijayaraghavan, P., 1953. Food of the sardines of Madras coast. J. Univ. Madras Ser., B. 23: 29-39.
- Volkova, L. A., 1973. The effect of the light intensity on the availability of food organisms to some fishes of Lake Baikal. J. Ichthyol., 13: 591-602.
- Wallace-Fincham, B.P., 1987. The food and feeding of *Etrumeus whiteheadi* Wongratana, 1983, off the Cape Province of South Africa. M. Sc. Thesis, University of Cape Town: 117 pp.
- Yamashita, H., 1975a. Relations of the foods of sardine, jack mackerel, and so on in the waters adjacent to west Kyushu. Bull. Seikai reg. Fish. Res. Lab. 11: 45-53 (In Japanese).
- Yamashita, H., 1957b. On the relation between the food and the shape of the intestines of sardine, jack mackerel and their kindred (sic.) species found in the west coast of the Kyushu. Bull. Seikai reg. Fish. Res. Lab. 11: 55-68. (In Japanese).