

**INTER - AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION**  
**COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL**

Bulletin — Boletín  
Vol. VII, No. 6

(Completing the Volume)  
(Completando el Volumen)

**THE FOOD AND FEEDING HABITS OF THE ANCHOVETA,  
*CETENGRAULIS MYSTICETUS*, IN THE GULF OF PANAMA**

**EL ALIMENTO Y LOS HABITOS ALIMENTICIOS DE LA  
ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS*,  
EN EL GOLFO DE PANAMA**

by — por  
**WILLIAM H. BAYLIFF**

La Jolla, California  
1963

**CONTENTS — INDICE**  
**ENGLISH VERSION — VERSION EN INGLES**

	Page
SUMMARY.....	399
INTRODUCTION.....	399
MATERIALS AND METHODS.....	400
OBSERVATIONS ON THE ANATOMY AND HISTOLOGY OF THE FEEDING APPARATUS AND DIGESTIVE TRACT.....	402
Gill rakers.....	402
Oesophagus and stomach.....	403
Intestine.....	403
RESULTS.....	404
Stomach contents.....	404
Juvenile fish.....	404
Gross appearance.....	404
Organisms in the stomachs.....	404
Volume.....	406
Tuna-boat samples.....	406
Adult fish.....	406
Gross appearance.....	406
Organisms in the stomachs.....	407
Volume.....	409
Tuna-boat samples.....	409
Bottom samples.....	410
DISCUSSION.....	410
Mode of feeding.....	410
Juvenile fish.....	411
Adult fish.....	412
Validity of the results.....	416
APPENDIX.....	417
FIGURE — FIGURA.....	420
TABLES — TABLAS.....	421

**SPANISH VERSION — VERSION EN ESPAÑOL**

	Página
RESUMEN.....	433
INTRODUCCION.....	433
MATERIAL Y METODOS.....	434
OBSERVACIONES SOBRE LA ANATOMIA E HISTOLOGIA DEL APARATO DE ALIMENTACION Y DEL TRACTO DIGESTIVO.....	436
Branquispinas.....	437
El esófago y el estómago.....	437
El intestino.....	438
RESULTADOS.....	438
Contenido estomacal.....	438
Peces juveniles.....	438
Apariencia general.....	438
Organismos en los estómagos.....	439
Volumen.....	441
Muestras de los barcos atuneros.....	441
Peces adultos.....	441
Apariencia general.....	441
Organismos en los estómagos.....	442
Volumen.....	444
Muestras de los barcos atuneros.....	445
Muestras de fondo.....	445
ANALISIS.....	446
Forma de alimentación.....	446
Peces juveniles.....	447
Peces adultos.....	448
Validez de los resultados.....	452
APENDICE.....	453
LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA.....	456

THE FOOD AND FEEDING HABITS OF THE ANCHOVETA,  
*CETENGRAULIS MYSTICETUS*, IN THE GULF OF PANAMA

by

William H. Bayliff

SUMMARY

The gill rakers of both juvenile and adult anchovetas are long and numerous, with many fine processes which make a very efficient straining apparatus. The stomach is modified into a gizzard. The intestine undergoes heteronomous growth, and attains about eight times the standard length in adults.

The stomach contents of 39 samples of juvenile fish and 120 adult fish were examined. Diatoms were the principal food of all the sizes of fish examined, from 29 to 153 millimeters. Silicoflagellates, dinoflagellates, pollen grains, foramaniferans, rotifer shells, crustaceans, and eggs, probably of crustaceans, were also found in small amounts.

*Coscinodiscus*, a diatom, was the most important item found in the stomachs of the juvenile fish. No strong differences were observed in the feeding habits of different sizes of juveniles. Even taking into account their smaller size, the juveniles had smaller volumes of material and lesser numbers of organisms in their stomachs than did the adults.

The stomachs of the adult fish, unlike those of the juveniles, usually contained considerable quantities of mud. *Melosira*, *Coscinodiscus*, and *Thalassionema*, all diatoms, were the most important organisms found in the stomachs of the adults. The incidence of *Melosira* was much higher in the stomachs of fish from the areas to the east of the entrance of the Panama Canal than from those to the west. No seasonal differences in the food were observed. The volume of material in the stomachs ranged from almost none to nearly 1.0 milliliter, with an average of a little more than 0.2 milliliter.

Twenty-six bottom samples were examined; the organisms found corresponded very closely to those encountered in the stomachs of the adult fish.

It is concluded that the juvenile anchovetas are chiefly or entirely filter feeders of the pelagic zone. The adults, however, are mostly ilio-phagous feeders, but possibly do some feeding upon plankton as well.

INTRODUCTION

One aspect of the work of the Inter-American Tropical Tuna Commission is the investigation of the biology of the fishes used for bait for the capture of tropical tunas in the eastern Pacific Ocean. These species are also of importance, in some cases, for other fisheries. Such studies are desirable in order that, if and when the need for conservation of the stocks becomes evident, the requisite scientific basis is available to ensure the designing of effective measures.

The anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, is the most important bait species, and hence has received more attention than any of the others. Investigations of various phases of the biology of the anchoveta and of its relationships with the environment have been completed, and other studies are in progress. Schaefer (1954) and Harder (1958) have made some very brief observations on its feeding habits and on the anatomy of its digestive tract but, except for these, nothing was known of this important aspect of the life history of the anchoveta before the present study.

Unfortunately, diagnostic characters have not been found for distinguishing larval and postlarval anchovetas from similar stages of the other anchovies which occur in the Gulf of Panama. Therefore the studies reported here were confined to juveniles and adults.

Acknowledgment is extended to Dr. Milner B. Schaefer, Director of Investigations, and Mr. Clifford L. Peterson, head of the bait section of the Inter-American Tropical Tuna Commission, for valuable advice and assistance. Messrs. Gerald V. Howard (now with the U. S. Bureau of Commercial Fisheries) and Franklin G. Alverson were chiefly responsible for making the collections of anchovetas from tuna boats, while Messrs. Antonio Landa, Izadore Barrett, and Edward F. Klima (now with the U. S. Bureau of Commercial Fisheries), in addition to the writer, made most of the other collections. Dr. D. B. McMillan, Department of Zoology, University of Western Ontario, London, Ontario, prepared and examined histological sections of the gizzard of the anchoveta. Particular thanks are extended to Dr. Taro Kanaya, Institute of Geology and Paleontology, University of Tohoku, Sendai, Japan, Mr. Theodore J. Smayda, Narragansett Marine Laboratory, University of Rhode Island, Kingston, Rhode Island, and Mr. Robert W. Holmes, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California, for invaluable assistance with the identification of the diatoms.

#### MATERIALS AND METHODS

The fish used in this study were taken from the collections at the Panama and San Diego laboratories of the Inter-American Tropical Tuna Commission. Most of those at the Panama laboratory had been captured by staff members with cast nets, trawls, or other means and preserved with 10-per cent formalin shortly after capture, the belly often having been slit in order to facilitate the entrance of the formalin. A few of them, however, had been obtained from commercial shrimp trawlers or from the landings of purse-seine boats at the local reduction plants; these fish, naturally, were not preserved until several hours after death. Most of the San Diego collections were obtained from tuna clippers. These fish were brought frozen to the laboratory several weeks or months after capture and preserved with formalin at that time.

A 1½-inch plastic pipe, 2 feet long, tied to the end of a 12-foot pole, was used to take core samples of the bottom in the areas inhabited by adult anchovetas. The top inch or so of the core was preserved with 10-per cent formalin solution in sea water.

The study material consisted of 120 collections of adult fish, 34 collections of juveniles, and 26 bottom samples. These are listed in Tables 1, 2, and 3. The locations of the areas are shown in Figure 1. The areas were selected mostly according to what appeared to be natural geographical groupings. Isla Chepillo was separated from Panamá Viejo because the food found in the stomachs of fish from the two areas differed. Punta Mangle and Isla Majé were combined because there were so few collections from these areas. Five of the collections of juveniles were divided into two groups, as shown in the table, the larger fish in one group and the smaller ones in the other, on account of the wide range in size of the fish. These groups are considered as separate samples unless otherwise specified.

All the fish were measured from the tip of the snout to the posterior end of the silvery area on the caudal peduncle.

The contents of the stomach and oesophagus of one fish from each collection of adults were removed and preserved in a glass vial with 10-per cent buffered formalin in a 3-per cent salt solution, taking care to scrape and rinse out the entire contents. Throughout this report "stomach contents" refers to the contents of both the stomach and oesophagus, except when it is obvious that the contents of the oesophagus are not included.

The techniques were nearly the same for the juvenile fish. The stomach contents were usually removed from 10 fish from each collection instead of 1, however, and combined in a single vial. The oesophagi were discarded without trying to remove their contents.

Each bottom sample was thoroughly shaken, a small portion of the mixture was transferred to a plastic vial, and the rest was discarded.

The vial containing the stomach contents or bottom sample was shaken thoroughly and its contents, or a portion thereof, was added to a solution of 50 milliliters of 3-per cent salt solution and 1 milliliter of Lugol's iodine in a beaker. The mixture was agitated to mix it thoroughly and then allowed to stand for at least 30 minutes. The contents of the beaker, or a portion thereof, was then filtered through a 47-millimeter, Type HA (pore size, 0.45 micron) Millipore filter, and the procedure of Holmes (1962) was followed from that point on, using Beechwood creosote as the clearing agent. Large particles of mucous-like material were removed from the filters with forceps during the filtration. Due to the small amount of material in the stomachs of the juvenile fish, the entire contents of the stomachs of these were filtered in every case.

The slides were usually examined at 430 magnifications, but when there were very few organisms on a slide the examination was made at 258 or 100 magnifications. The organisms which could not be identified at the lower magnifications were examined at 430 magnifications. In addition, each slide was examined in its entirety at 60 magnifications to determine the presence or absence of crustaceans or crustacean fragments.

Most of what appeared on the slides was amorphous, unidentifiable material, which had to be disregarded. The counts of the organisms included only the intact or only slightly damaged ones. The numbers of "units" and the numbers of organisms were tabulated. A unit consisted of an organism, a colony of organisms, or an organism in the process of cell division. When a unit consisted of a colony of organisms the number of cells in the colony was tabulated as well, and when a unit consisted of an organism in the process of cell division this fact was also recorded. One hundred units were enumerated on each slide, and when this total was reached any additional units that were in the field were also enumerated. All the units were enumerated in the few cases when their numbers were less than 100 on the entire slide. Crustaceans and/or crustacean fragments were recorded as being present or absent.

The diatoms were identified only to genus in most cases, but some notes as to the species are given in the Appendix. In addition to the assistance provided by Dr. Taro Kanaya, Mr. Theodore J. Smayda, and Mr. Robert W. Holmes, mentioned in the Introduction, the following references were used to identify the diatoms: Hustedt (1927-1962); Fritsch (1935); Hagelstein (1939); Cupp (1943); Hustedt (1955); Curl (1959); and von Chohnoky (1960). The system of Hustedt (1927-1962) was used to classify the diatoms.

#### OBSERVATIONS ON THE ANATOMY AND HISTOLOGY OF THE FEEDING APPARATUS AND DIGESTIVE TRACT

A detailed anatomical and histological description of the feeding apparatus and digestive tract of the anchoveta is beyond the scope of this report, so only those aspects which are of particular importance in relation to the feeding habits are discussed.

##### Gill rakers

The function of the gill rakers as a straining device for food has been mentioned for the California sardine, *Sardinops caerulea* (Scofield, 1934), the South African sardine, *S. ocellata* (Davies, 1957), the menhaden, *Brevoortia tyrannus* (June, 1957), the gizzard shad, *Dorosoma cepedianum* (Kutkuhn, 1958), the threadfin shad, *D. petenense* (Haskell, 1959), the milkfish, *Chanos chanos* (Chandy and George, 1960), and several species of mullets, *Mugil* spp. (Thomson, 1954) and *M. tade* (Pillay, 1953). The gill rakers of at least four of these, the California sardine, menhaden, gizzard shad, and *Mugil tade*, become capable of filtering out smaller particles as the fish grow older.

The gill rakers of five anchovetas of different lengths, covering most of the size range of the species, were examined. Certain measurements and counts on the first left gill arch of each were made to evaluate the relative straining capacity of the gill rakers of the different sizes of fish. From these figures, shown in Table 4, it is concluded that: the gill rakers are about the same length relative to the length of the gill arch in all sizes of fish (d); the gill rakers are more closely spaced on the gill arch in the

smaller fish (f); the processes on the gill rakers are longer in relation to the rakers on the smaller fish (h); the processes are more closely spaced on the gill rakers in the smaller fish (j). Thus the straining apparatus of the juvenile fish is even finer than that of the adults, which is in contrast to this relationship for the California sardine, menhaden, gizzard shad, and *Mugil tade*. The anchoveta does not have spiny nodules on the tips of the processes of the gill rakers, as do the California sardine (Scofield, 1934) and *Mugil tade* (Pillay, 1953).

#### **Oesophagus and stomach**

The occurrence of a gizzard-like stomach has been mentioned for the gizzard shad, *Dorosoma cepedianum* (Wier and Churchill, 1945), the threadfin shad, *D. petenense* (Haskell, 1959), the milkfish, *Chanos chanos* (Chandy and George, 1960), several species of mullets, *Mugil* spp. (Thomson, 1954) and *M. tade* (Pillay, 1953), *Mulloidies auriflamma* (Al-Hussaini, 1946), *Gadusia chapra* (Kapoor, 1958), and *Colisia fasciata* (Chandy and George, 1960). The gizzard is believed to serve to triturate the food to facilitate its digestion. Wier and Churchill (1945), Al-Hussaini (1946), Pillay (1953), Kapoor (1958), and Chandy and George (1960) discuss in detail the histology of the gizzard.

The walls of the stomach of the anchoveta are thick and muscular and apparently incapable, or nearly so, of distension. The interior surface is smooth, but exhibits some slight irregularity that somewhat increases its surface area. The oesophagus is much thinner-walled than the stomach and is capable of expansion. When contracted the inner surfaces of the walls have several very deep longitudinal folds which are continuous throughout its length, but when expanded the folds disappear. Sometimes only a part of the organ is expanded. The expanded oesophagi observed in this study were not filled with food.

Histological examination showed the stomach to be a typical gizzard, with thick layers of muscle and a horny lining. The lining consists of horny, tooth-like structures set in tubular pits, the teeth penetrating the epithelium. When the contents were removed from the stomachs flakes of whitish, or sometimes dark gray, material were sometimes also dislodged. Microscopic examination revealed that this was the epithelium, sometimes accompanied by some of the toothlike structures mentioned above, together with a hardened, mucous-like secretion.

#### **Intestine**

It is well-known that the intestines of herbivorous fish tend to be much longer than those of carnivorous ones (Barrington, 1957). Heteronomous growth of the intestine has been recorded for many of these species including the gizzard shad, *Dorosoma cepedianum* (Miller, 1960) and the milkfish, *Chanos chanos*, and mullet, *Mugil cephalus* (Hiatt, 1947).

The five anchovetas whose gill rakers were examined (Table 4) were dissected and the lengths of their alimentary tracts measured. Following the system of Harder (1958), the measurements were made from the tip

of the lower jaw to the anus. Obviously the length of the intestine increases at a much greater rate than the standard length in juvenile fish (1).

## RESULTS

### Stomach contents

During their first few months of life the young anchovetas are found chiefly near the surface over deep water. Upon attaining the length of about 100 millimeters they move close to the shore in regions where there are extensive mud flats (Howard and Landa, 1958). Because of this distinct change in their habitat, the separation into "juveniles" and "adults" was made on this basis. Three collections of very small fish taken in shallow water in Balboa Harbor were included among the juveniles.

#### Juvenile fish

##### *Gross appearance*

The juvenile fish usually had only fragments of crumbly, amorphous material in their stomachs; this material was usually whitish, but occasionally dark gray or nearly black. There seemed to be no relationship between the gross appearance of the stomach contents and the amount or type of organisms therein. The stomach contents of fish from the same collection were strikingly similar in appearance and volume.

##### *Organisms in the stomachs*

Table 5 lists the items found in the stomachs of different sizes of juvenile anchovetas. The percentages were obtained by calculating the percentage that each kind of organism made up of the number of organisms counted on each slide, and then averaging all these percentages for each size group of fish. The numbers of occurrences can be evaluated by referring to the number of samples constituting each size group, shown in the table.

Diatoms were obviously the dominant item enumerated. Pennate diatoms were slightly more abundant than centric diatoms in the two smaller size groups of fish, while centric diatoms were more numerous in the three larger size groups of fish. The two smaller size groups contained only nine samples, and four of these samples contained inordinately high numbers of sigmoid diatoms or *Surirella*, which were chiefly responsible for making the percentages of pennate diatoms higher in these two size groups. It is thus possible that this was a sampling artifact and that the actual incidence of centric diatoms is higher among the smaller fish than the data indicate.

Among the centric diatoms, *Coscinodiscus*, *Cyclotella*, *Actinoptychus*, and *Biddulphia* were found in most of the samples in fairly constant numbers, and in that order of abundance. *Cyclotella* was more important in the smaller fish, while *Actinoptychus* was found more frequently in the larger ones. *Melosira*, a bottom-dwelling form, appeared sometimes in the stomachs, but was not as important as its numbers would indicate because of its small size. *Sceletonema* was sometimes abundant and sometimes

absent. *Chaetoceros* appeared most often as resting spores, but sometimes as single cells or short chains.

Among the pennate diatoms, *Navicula* and *Nitzschia* appeared in most of the samples and in relatively constant numbers. The unidentified pennate diatoms were probably mostly *Navicula* and related genera. *Thalassionema*, sigmoid diatoms, and *Surirella* were sometimes abundant and sometimes absent. The incidence of *Thalassionema* in the largest size group was about the same as in the adult fish, so perhaps this reflects a change in the feeding habits of the largest juveniles. The higher incidence of sigmoid diatoms in the smaller fish is due to the presence of these diatoms in large numbers in the stomachs of the fish from one collection which was divided into two parts, one for each of the two smallest size groups.

Among the other organisms, silicoflagellates occurred in small, relatively constant numbers, while dinoflagellates and pollen grains were more variable.

Crustaceans and/or crustacean fragments were observed on 22 of the 39 slides. As mentioned earlier, the entire stomach contents of the juvenile fish of each sample were examined for crustaceans. Therefore, unlike the other organisms, the lack of crustaceans in an enumeration indicated the total absence of crustaceans in the stomachs of the fish from that sample.

In only two of the samples did crustaceans make up a considerable portion of the recognizable items in the stomachs. One of these was a group of 10 fish 33 to 54 millimeters in length from a collection made at Isla Morro de Taboga on February 2, 1956. About 90 to 95 per cent of the volume of recognizable food in the stomachs of these fish was crustaceans. The other was a group of 10 fish 69 to 75 millimeters in length from a collection taken at Isla Taboguilla on February 8, 1956. Roughly one third of the volume of recognizable food in the stomachs of these fish was crustaceans. The fish from both of these samples had very few diatoms in their stomachs, so perhaps crustaceans are a food of second choice when diatoms are scarce.

Table 6 lists the important organisms of the stomach contents of the fish of the samples from the collections which were divided into two parts on account of the wide range of the sizes of the fish. They are expressed as percentages of the numbers of organisms enumerated on the slides, and only the items which made up more than 10 per cent of the food of at least one of the pair of samples are considered. It is apparent that the different sizes of fish in the same collection usually had consumed roughly the same proportions of each food item, so there seems to be little or no selectivity of feeding by the different sizes of fish within the size ranges considered.

Since the numbers of collections are small for most of the areas, no attempt was made to analyze the stomach contents by area.

The lack of sufficient numbers of collections also prohibited their being divided into time intervals. Since juvenile fish occur for only about

3 months of the year, however, it is unlikely that important seasonal differences in their feeding habits during this period would take place. Grouping the fish by size, as has been done in Table 5, also groups the fish roughly by date collected, as can be seen from the dates in the table.

#### *Volume*

No attempt was made to measure the volumes of food in the stomachs of the juvenile fish. It was apparent, though, that even taking into account their smaller size, the juveniles had much smaller volumes of food and much lesser numbers of organisms in their stomachs than did the adults.

#### *Tuna-boat samples*

As pointed out on page 409, the collections of adult fish made by tuna fishermen presented some problem due to the possibility that some of the fish might have been retained for a long period of time in the bait wells of the boats before being killed, and thus could have had an unnatural diet, or not have fed at all. Fourteen collections of juvenile fish made by tuna fishermen were available, but three of these were not used, the stomachs having been empty, or nearly so. The stomach contents of the 11 fish which were used in the analysis did not differ conspicuously from those of the fish collected by research personnel and preserved shortly after their capture.

#### **Adult fish**

##### *Gross appearance*

The stomachs of adult anchovetas usually contained appreciable quantities of material. This matter had a grayish or brownish color and varied from a soupy to a clay-like consistency. It consisted principally of mud or occasionally sand, diatoms and other minute organisms, and unidentified matter. The amounts and proportions of all these components varied greatly. The material tended to clump together to some extent in small pellets, which could be broken up by vigorous shaking in a vial with formalin. The stomachs of most of the fish from the tuna-boat samples, and some of the other samples as well, contained only fragments of whitish, crumbly material which probably consisted mostly of mucous or some similar secretion. This material, when broken up by shaking, yielded only a very few diatoms. Tampi (1958) observed a similar substance in otherwise empty stomachs of milkfish, *Chanos chanos*.

The amount of organisms in the stomachs varied greatly; hence, even though approximately the same quantity of stomach contents was filtered in each case, the concentrations of organisms on the slides were highly variable. There was no way to tell in advance from the gross appearance of the stomach contents how great was the concentration of organisms, except that it was known that the stomachs with only whitish crumbs in them contained few organisms.

The oesophagi generally contained little or no material, but sometimes when the matter in the stomach was especially soupy an appreciable

amount of material was found in the oesophagus as well. Thus it may be that the soupy stomach contents are evidence of very recent feeding. Fragments of whitish, amorphous material appeared also in the oesophagi.

*Organisms in the stomachs*

Table 7 lists by areas the organisms enumerated in the stomachs of the adult anchovetas. The percentages in the table for all the areas except Isla Verde and Panamá Viejo were obtained by calculating the percentage that each kind of organism made up of the total count of organisms on each slide, and then averaging those percentages for each area. For the Isla Verde and Panamá Viejo areas the monthly averages of the individual percentages were first calculated, and then these were averaged to get the overall averages. The numbers of occurrences can be evaluated by referring to the number of samples for each area, shown in the table.

In five of the seven areas centric diatoms outnumbered pennate diatoms, and the two areas where pennate diatoms were more numerous were the two areas with the least numbers of collections.

Among the centric diatoms, *Melosira*, *Coscinodiscus*, *Skeletonema*, *Actinopterychus*, *Biddulphia*, and *Cyclotella*, in approximately that order, were the most important. *Coscinodiscus* was the only genus of diatoms that was encountered on every slide. *Melosira* and *Skeletonema* varied greatly in abundance from sample to sample and both, particularly *Skeletonema*, were often entirely absent. The other four genera were observed in much more nearly constant numbers. Since *Coscinodiscus*, on the average, is considerably larger than *Melosira*, it is probable that this is the most important food of the adult anchovetas.

Among the pennate diatoms, *Thalassionema*, *Navicula*, and *Nitzschia* were the most important. The first was sometimes abundant and sometimes absent in the samples, while the other two were nearly always present in modest amounts. The unidentified pennate diatoms were probably mostly *Navicula* and related genera.

None of the other organisms were of much importance in the diet of the adult anchovetas. Silicoflagellates and pollen grains were the most frequently observed, and rotifer shells were abundant in the stomachs of a few of the fish.

Crustaceans and/or crustacean fragments appeared on 32 of the 120 slides. The entire slide was examined in each case for crustaceans, but each slide usually contained only a portion of the stomach contents of one fish. Therefore the lower incidence of occurrence of crustaceans in the stomachs of the adult fish in comparison to those of the juveniles is not necessarily conclusive. It should be noted, however, that the proportion of crustaceans in the total volume of food of the adults was much lower than that of the juveniles, and did not make up a significant proportion of the volume of food in the stomachs of any of the adults.

The most conspicuous variation from area to area is that of *Melosira*. This organism is apparently a much more important food to the east than

to the west of the entrance of the Panama Canal. The highest percentage occurrence of *Melosira* in the stomach of a fish taken to the west of the entrance of the Canal was 57.1 per cent, and this was *M. nummuloides* rather than *M. sulcata*, which was by far the predominant species of *Melosira* observed. *M. nummuloides* was encountered rarely, and then only as a few cells, in all the other samples. A slide made from a portion of the stomach contents of another fish from the same collection had no *M. nummuloides* and only a few *M. sulcata* (2.8 per cent). If this slide were substituted for the original one the percentage of *Melosira* would decrease to 5.4 for the Isla Verde area. The highest incidence of *M. sulcata* on a slide of the stomach contents of a fish taken to the west of the entrance of the Panama Canal was 22.6 per cent.

Since *Melosira* was the predominant organism in the food of the fish from some areas, but was only a minor constituent of the food of the fish from others, the percentage occurrences of the other organisms were automatically reduced when *Melosira* was abundant, and vice versa. To eliminate this effect the percentages of the other organisms are given in Table 8 in relation to all organisms other than *Melosira*. Aside from *Melosira*, few variations likely to be significant were encountered among the different areas. *Coscinodiscus* was more abundant in the stomachs of fish from the Panamá Viejo area, while *Actinoptychus* and *Biddulphia* were less abundant there. *Thalassionema* was more abundant in the stomachs of the fish from the Bahía Parita area; however this organism varied greatly in abundance from sample to sample, so its abundance in the stomachs of the fish from an area from which only six collections were available should not be considered to be of much significance.

There are two distinct seasons in Panama, the dry season, which lasts from about mid-December to about mid-April, and the rainy season. The dry season is caused by strong northerly winds, which also cause upwelling in the Gulf of Panama, with consequent effects on the environment (Schaefer, Bishop, and Howard, 1958; Forsbergh, 1963). The months showing the greatest effects of upwelling, as measured by the surface water temperatures, are March, February, April, and January, in that order. Therefore seasonal changes in the feeding of the adult fish would most likely involve differences between these four months and the others.

For only two areas, Isla Verde and Panamá Viejo, were there enough samples to divide the data into monthly intervals. These data are shown in Tables 9 and 10. The figures were calculated in the manner explained for Table 7. No apparent seasonal differences in the composition of the stomach contents of the fish from either area are discernible. Several genera (*Coscinodiscus*, *Actinoptychus*, *Biddulphia*, *Navicula*) at first glance appear to have been more abundant in the stomachs of the fish from the Isla Verde area in March and April. Lower incidence in the stomachs of the very erratically-occurring genera, *Melosira* and *Thalassionema*, however, is most likely to have been the cause of the higher incidence of the other genera at this time.

### *Volume*

The stomach contents were allowed to settle in the vials in which they were preserved, and the volumes were estimated. Six categories were recognized and given the following index numbers: 0, nearly empty; 1, less than 0.2 milliliter, but not nearly empty; 2, 0.2 to 0.4 milliliter; 3, 0.4 to 0.6 milliliter; 4, 0.6 to 0.8 milliliter; 5, 0.8 to 1.0 milliliter.

Table 11 gives the volumes of material found in the stomachs of the fish from the different areas. The average index for all the areas combined was 1.7, which corresponds to a little over 0.2 milliliter of material. Chi-square contingency tests were conducted to compare the distributions of the volumes of material in the stomachs of the fish from different areas with that for the fish from all areas combined. For only one area, Isla Verde, was the hypothesis that the distribution was the same as that for all the areas combined rejected at the 5-per cent level (Chi-square = 8.61, d. f. = 3,  $P = 0.05-0.02$ ). The higher incidence of nearly empty stomachs in the fish from this area was chiefly responsible for the difference. What meaning this might have, or whether it was due merely to a sampling artifact, is not known.

January, February, March, and April are the months showing the greatest effects of upwelling, as mentioned earlier, and Howard and Landa (1958) have shown that the growth of adult anchovetas is accelerated during this period. It therefore seems likely that the quantities of food consumed would be greater during these four months than during the others. In Table 12 the data are tabulated by month for all the areas combined. A Chi-square contingency test was conducted to compare the distribution of the volumes of material in the stomachs of the fish caught in January, February, March, and April and that of the fish caught in the other months with the distribution for all the months combined. A Chi-square value of 4.12 with 3 degrees of freedom was obtained. The probability of such a variation occurring by chance alone is between 0.25 and 0.10, so the hypothesis that there is no difference between the amounts of material in the stomachs in the months of greatest upwelling and the other months is not rejected.

### *Tuna-boat samples*

A total of 46 collections of adult anchovetas taken by tuna fishermen was available for study. The fishermen were instructed to kill and freeze the fish immediately after capture, but apparently in some cases they were retained alive in the bait wells of the boats for a period of time. The stomach contents were removed from 1 fish of each of the 46 collections. Twelve of the stomachs contained appreciable quantities of mud, 5 contained very little, and the remaining 29 none at all. In contrast, of the 100 samples from other sources, 72 of the stomachs contained appreciable quantities of mud, 10 very little, and 18 none at all. All of the samples from sources other than tuna boats were included in the study. It was feared, however, that the fish held in the bait wells of the tuna boats might have ingested pelagic organisms, including some from the open

ocean, which ordinarily would not be part of their diet. All of the tuna-boat samples containing at least some mud were included in the study. Of the remaining 29, only 3 were included. The inclusion of these was made on the basis of the greater amount of detritus present in these stomachs and the general similarity of the contents to those of the fish with plenty of mud in their stomachs. The 20 tuna-boat samples that were retained had an average index of fullness of the stomachs of 1.4, only slightly lower than the index of 1.7 obtained for all the data combined.

Ten of the 20 slides of the stomach contents of fish from the tuna-boat collections, but only 22 of the 100 other slides, contained crustaceans and/or crustacean fragments.

One rejected tuna-boat sample, taken August 4, 1952 near the mouth of Río Antón, is noteworthy. While most of the rejected slides contained very few organisms, this slide was heavily covered with very large *Coscinodiscus concinnus* Smith, up to 310 microns in diameter. Most of these were badly broken fragments. Next in numerical importance on that slide were silicoflagellates, and dinoflagellates were more common than usual.

#### **Bottom samples**

The bottom samples, listed in Table 3, consisted mostly of mud, but some of them contained also sand. Table 13 lists, by areas, the organisms observed in the bottom samples. The figures were obtained in the same manner as those for Table 7, except that monthly averages were not calculated for any of the areas.

It is apparent that the relative abundance of the various organisms of the bottom samples was quite similar to that of the stomach contents of the adult fish (Table 7). Diatoms were by far the predominant organisms. *Melosira*, *Coscinodiscus*, and *Thalassionema* were the most abundant diatoms, as they were in the stomach-content samples. The relative importance of each of these genera in the four areas in question was strikingly close to its relative importance in the stomachs of the adult fish from the same areas.

Three genera, *Cyclotella*, *Coscinodiscus*, and *Thalassionema*, were encountered in all the samples.

*Bacteriastrum*, *Biddulphia*, and *Nitzschia*, which are mostly pelagic forms, were less common in the bottom samples than in the stomach-content samples of adult fish. Examination of the slides at low magnification revealed foraminiferans to be considerably more abundant in the bottom samples than in the stomach-content samples.

Only one crustacean was observed in the 26 samples. Faecal pellets, probably mostly of copepods, were observed in some of the samples.

## **DISCUSSION**

#### **Mode of feeding**

Some species of fish feed upon larger organisms as larvae and/or juveniles, and then change to smaller items as they grow older. The Cali-

ifornia sardine, *Sardinops caerulea*, for example, feeds mostly upon copepods throughout its life, but the larger juveniles and adults consume greater proportions of phytoplankton (Hand and Berner, 1960). Yamashita (1957) made similar observations of the far eastern sardine, *S. melanosticta*, and the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*. June (1957) stated that the menhaden, *Brevoortia tyrannus*, feeds mostly upon copepods as larvae, but as adults consumes predominantly "microscopic plants and animals, including diatoms and flagellates." Miller (1960) reported that the gizzard shad, *Dorosoma cepedianum*, eats mostly protozoans and crustaceans during its first few weeks of life, and after that period consumes chiefly minute plants. Rao and Rao (1957) found that fish larvae are the principal item of the diet of the smaller Indian mackerel, *Rastrelliger kanagurta*, while the larger ones consume chiefly phytoplankton. Accompanying these changes in the feeding habits of many of the fish are increases in the straining capacity of the gill rakers and heteronomous growth of the intestine.

The changes in the feeding habits of these fish occur at different stages of their development: at about 25 millimeters for the gizzard shad, 60 millimeters for the far eastern sardine and Japanese anchovy, 85 millimeters for the California sardine, and 90 millimeters for the Indian mackerel. It is possible that the anchoveta undergoes a similar change in its feeding but, if so, the change must occur when they are less than 30 millimeters in length. Anchovetas under about 25 millimeters in length are not distinguishable from other anchovies, however (Klima, Barrett, and Kinnear, 1962), so the feeding of the larvae could not be investigated.

#### **Juvenile fish**

The gill rakers of the smallest anchoveta examined (31 millimeters) were fully developed morphologically, and as capable as those of the adults of straining phytoplankton from the water (Table 4). The relatively shorter intestine of the juvenile fish, on the other hand, suggests a carnivorous diet. Examination of the stomach contents showed phytoplankton, not zooplankton, to be the principal item of the diet of the juveniles, though zooplankton made up a greater proportion of the food of the juveniles than of the adults.

There has been considerable controversy and speculation over the relative importance of filter feeding and particulate feeding in the California sardine, *Sardinops caerulea* (Hand and Berner, 1960). Among juvenile anchovetas, however, the incidence of zooplankton in the stomachs is low and the zooplankters that are ingested are minute, so filter feeding must be more important than particulate feeding, if the latter is practiced at all.

A small amount of mud was found in the stomach of one fish 82 millimeters in length captured at Isla Melones on March 11, 1960. The stomachs of five other fish from the same collection were examined, and all of these also contained mud. The presence of mud in the stomachs

suggests that the fish were feeding on the bottom and should be included with the adult fish, but their small size, the early date, and the location all indicate them to be juveniles. In addition to the mud, the stomachs contained material resembling phytoplankton. *Skeletonema costatum* was the dominant organism in the stomachs, and many dinoflagellates were also present. Both of these are organisms of the pelagic community. *Melosira sulcata* and pennate diatoms, more likely to be found in the stomachs of bottom-feeding fish, were nearly absent. Therefore, in spite of the presence of mud in their stomachs, the fish were included with the juveniles. Perhaps they were in a transitional stage, wandering back and forth between the two environments and feeding in both. Scofield (1934) found traces of mud in the stomach of a single juvenile California sardine, though this species is never an iliophagous feeder as far as is known.

#### Adult fish

A number of species of fish are iliophagous feeders as adults, including the gizzard shad, *Dorosoma cepedianum* (Wier and Churchill, 1945), the threadfin shad, *D. petenense* (Haskell, 1959), the Perth herring, *Fluvialosa vlaminghi* (Thomson, 1957), the milkfish, *Chanos chanos* (Hiatt, 1947; Tampi, 1958; Chandy and George, 1960; Schuster, 1960), the mullets, *Mugil* spp. (Hiatt, 1947; Sarojini, 1951; Pillay, 1953; Thomson, 1954), *Mulloidides auriflamma* (Al-Hussaini, 1946), *Gadusia chapra* (Kapoor, 1958), and *Colisia fasciata* (Chandy and George, 1960). The fact that they have gizzards has been mentioned for all but the Perth herring, and probably it has one too.

Gizzard shad (Wier and Churchill, 1945), milkfish (Schuster, 1960), mullets (Günther, 1861; Hiatt, 1947; Pillay, 1953; Thomson, 1954; Ebeling, 1957), and *Mulloidides auriflamma* (Al-Hussaini, 1946) have been observed actually ingesting material from the bottom. Wier and Churchill (1945) stated that gizzard shad were observed to stir up mud from the bottom with their tails and then apparently swallow it. Mullet have been seen to take mud and/or sand from the bottom into their mouths and then eject it. Thomson (1954) stated, "The buccal cavity is lined by a stratified epithelium with abundant taste-buds and mucous cells. The solid matter contained in the water is strained by the gill rakers. Material of suitable size passes to the oesophagus by muscular contraction — presumably only when the taste buds advise that food is present. Otherwise the sand or mud particles are ejected from the mouth. This characteristic spitting reaction which may be clearly seen in an aquarium and in fish feeding on shallow banks, reveals the presence of mullet to the fishermen who describe the muddy patches produced as 'mullet water'." These observers all placed emphasis on the ejection of coarse particles from the mouth. However it is likely that fine particles of mud pass through the gill rakers along with the water, while the diatoms, etc., are retained by the gill rakers, so the stomach has a higher concentration of organic matter than the original mud.

Wier and Churchill (1945) described iliophagous feeding by the gizzard shad in an artificial environment, but Kutkuhn (1958) and Miller (1960) placed emphasis on its phytoplankton-feeding proclivities. It is probably a facultative feeder, perhaps preferring phytoplankton when it is available. Haskell (1959) inferred from the stomach contents of the threadfin shad that it was both an iliophagous and a phytoplankton feeder. Chacko (1945, 1949) considered the milkfish to be a plankton feeder because it consumed microscopic plants and animals, many of them elements of the plankton, while Hiatt (1947) considered it to be chiefly an iliophagous feeder and browser upon epiphytes. Schuster (1960) pointed out that the phytoplankton observed in the stomachs by Chacko (1945, 1949) could easily have settled to the bottom before being consumed. He considered the milkfish to be a facultative feeder. Chacko and Venkatraman (1945) found chiefly diatoms in the stomachs of 12 species of mullets, and on this basis stated them to be plankton feeders. Subsequent investigators (Hiatt, 1947; Sarojini, 1951; Pillay, 1953; Thomson, 1954) have all regarded them to be chiefly iliophagous feeders and browsers upon epiphytes.

The feeding of the anchoveta has not actually been observed in its natural habitat. The stomach contents alone will not suffice to determine its exact mode of feeding, for in its shallow-water habitat pelagic organisms sink to the bottom before dying and disintegrating and minute benthic organisms, detritus, and mud are swept off the bottom by the action of waves and currents.

The presence of mud in the stomachs of most of the anchovetas examined demonstrates that it feeds upon material from the bottom, either ingested directly from the bottom or filtered out of the water. The striking similarity between the composition of the organisms in the stomach contents and in the bottom samples is an indication that most or all of the material in the stomachs is material from the bottom rather than true plankton.

The digestive tract of the anchoveta is similar to that of the gizzard shad, which has been reported to stir up mud from the bottom with its tail and then to ingest it, and to that of the milkfish, mullets, and *Mulloides auriflamma*, which have been observed to ingest material from the bottom with their mouths. Fishermen generally use diving birds as an indication of the presence of anchovetas in an area, and then look for especially muddy areas, which they consider to be caused by feeding anchovetas stirring up the bottom, to decide exactly where to set their nets. This is evidence that the anchovetas actually stir up the bottom, presumably in the process of feeding, rather than by feeding entirely upon what bottom material is swept up by waves and currents.

The presence of mud in the stomachs is presumably evidence of recent feeding on material from the bottom, but the lack of mud does not necessarily indicate feeding on true plankton, however, but merely the

lack of recent feeding on bottom material. Almost all of the stomachs lacking mud had very few organisms in them, as if the fish had not been feeding at all.

Assuming that the adult anchoveta gets its food mainly from the bottom, it is difficult to establish whether or not it normally does any feeding at all on true plankton. In 1958, 1959, and 1960 large numbers of adult anchovetas were held in live boxes anchored in clear water about 15 meters deep in the harbor at Isla Taboga (Bayliff and Klima, 1962). This area is not a normal habitat of adult anchovetas. On May 26, 1960, some of these were released near the live boxes when the experiments in which they were involved were terminated. They disappeared immediately, but the following day a group of anchovetas, presumably made up of the ones released the day before, was observed swimming rapidly in a very tight school beneath the live boxes. The fish were observed to have their operculi wide open, so presumably must have collected phytoplankton on their gill rakers if there was any at all present in the water. This is evidence that they are capable of feeding on plankton, but gives no proof that they ever actually do so in their natural environment.

The presence in the stomachs of considerable quantities of *Bacteriastrium*, a pelagic diatom, may indicate feeding upon plankton. In one sample from the stomach contents of a fish caught at Panamá Viejo between November 28 and December 11, 1958, *Bacteriastrium* made up 15.4 per cent of the organisms enumerated, while in another from a fish caught at Playa Coco on December 21, 1954, it made up 31.4 per cent of the organisms. In no other sample did the percentage of *Bacteriastrium* exceed 5 per cent (except for a replicate sample, shown in Table 15, which is not included among the 120 on which the study is based). The material from the stomachs of both these fish contained no mud, and had the appearance of phytoplankton. It is not certain that plankton feeding was taking place, however, and even if it was *Bacteriastrium* is not an infallible indicator of feeding exclusively upon plankton, for it was found in smaller amounts in the stomachs of a number of fish which contained mud.

In 1958 and 1959 the fish of the live-box experiments mentioned above were fed finely ground corn meal, which they were observed to make active efforts to ingest, and in 1960 they were not fed. Whether they were fed or not the fish became extremely emaciated, but in all three years substantial numbers survived for several weeks or months in the live boxes. Superficial comparison of the condition of the fish among the three years gives no indication that the corn meal was of any benefit. There was an abundance of filamentous algae growing on the interior walls of the live boxes, but the fish were not observed to attempt to browse upon this as milkfish (Schuster, 1960) and mullet, *Mugil tade* (Pillay, 1953), probably would do.

A number of fish held long periods of time in the live boxes were preserved when the experiments were terminated. The stomach contents

of one of these, a specimen 121 millimeters in length which had been caught June 8, 9, or 10, 1959, and held in captivity until December 22, 1959, were examined. The stomach contained less than 0.1 milliliter of material. Pelagic diatoms and fragments of pelagic diatoms were the most important recognizable constituent, followed by pieces of filamentous algae and dinoflagellates. As with the stomach contents of all the fish, considerable unrecognizable material was present.

The fish whose stomach contents were examined was a nearly-ripe female. The gonad width was 8 millimeters, the maximum egg length about 0.7 millimeter, and the upper mode of egg lengths about 0.6 millimeter. According to Howard and Landa (1958), this fish would be almost ready to spawn and, since anchovetas are all immature in June when the fish were introduced into the live box, it obviously had matured in confinement. Spawning occurs principally in November and December (Howard and Landa, 1958), so the sexual development had been nearly normal in spite of the diet.

With only one exception, only diatoms and other very minute organisms were found in the digestive tracts of adult anchovetas. The exception was a collection of 22 fish 114 to 130 millimeters in length captured with a single drag of an otter trawl on December 30, 1957, off the mouth of Río Juan Díaz. The entire stomach contents of all these fish were examined at 18 and 27 magnifications. Sixteen of the stomachs contained nothing unusual, three contained one to three copepods about 1 millimeter in length, two contained fish scales, and one contained larger crustaceans and a few fish scales.

The fish scales, which were about  $1\frac{1}{2}$  to 3 millimeters in diameter and appeared to be those of clupeid or engraulid fish, were clumped together at the posterior end of the oesophagus. One of the fish had 19 scales, one had 20, and the one with the larger crustaceans had 4 scales. No bones were observed. This, plus the fact that the scales must have come from fairly large fish, makes it appear highly unlikely that the anchovetas actually were preying upon fish. In addition, the scales of many clupeids and engraulids are easily dislodged, so that this is a common occurrence in fishing operations, and probably in nature as well. Chacko and Venkatraman (1945) observed fish scales in the stomachs of an Indian mullet, *Mugil jerdoni*, which probably feeds in the same manner as the anchoveta, but offered no explanation as to their origin. Lewis (1929) observed scales in the stomachs of California sardines, *Sardinops caerulea*, and attributed their presence to the ingestion of loose scales when the fish were gulping for water on the barge shortly after capture. It does not seem likely that the anchovetas acquired the scales in exactly this manner, for the trawl catches are usually rather small and are spread out in a very thin layer on the deck of the boat. However it is quite possible that the scales were ingested in the trawl while it was being dragged along the bottom. It is also possible that the fish ingested the scales along with mud from the bottom, or else took them from the water as they

drifted toward the bottom. Perhaps the scales were in the area in unusual abundance due to predatory fish or birds feeding on large schools of clupeids or engraulids, or to the washing down of a shrimp boat's deck after a large catch of these fish.

There were five fragments of larger crustaceans in the stomach of one fish. These represented at least two individuals, both decapods, and each of these two probably had been a little over 1 centimeter long. Whether the fish captured these alive or consumed them after they were dead is not known.

A collection of 21 anchovetas had been made the same day off the mouth of Río Pacora, also with a single drag of an otter trawl. The stomach contents of 10 of these fish were examined and nothing unusual was found in them aside from the fact that coarse sand was present in varying amounts.

No larger crustaceans or fish scales were observed in the stomach contents of any of the other fish, all of which were examined with the naked eye. Therefore it appears that the fish captured off Río Juan Díaz on that date had been feeding in an unusual manner.

#### **Validity of the results**

The stomach-content data in this report were based upon 120 collections of adult and 34 collections of juvenile anchovetas. Usually the stomach contents of only 1 fish from each collection of adults, and not more than 10 fish from each collection of juveniles, were removed. In the latter case the stomach contents of the several fish were pooled before examination. In most cases only a portion of the stomach contents of each adult fish was used for making the slides. Then only a portion of the organisms on each slide was enumerated, unless there were less than 100 units on the entire slide. Thus the collections were samples of the fish that were available, the fish from the collections whose stomach contents were removed were subsamples of these samples, and the organisms enumerated were further subsamples. Samples were taken from all the collections that were available in an attempt to make the results as nearly representative as possible, without examining a greater number of specimens, of the average stomach contents of the anchoveta. Similarly, the organisms were enumerated in fields distributed over the entirety of each slide in order to eliminate possible bias due to non-random distribution of the organisms on the slides.

Since the nature of the sampling distributions at the various stages of sampling is not known, there is no means to assess accurately the degree to which the resultant frequencies of occurrences of the organisms are representative of those within the stomachs of the entire anchoveta population. Consequently the data must be interpreted with caution. From gross and microscopic examination of the stomach contents of specimens from collections made in the same area on the same day or 1 or 2 days apart (Table 14) and of replicate specimens from the same collections

(Table 15) it appears, however, that the sampling variability, while not specified, is not so great to render invalid the limited conclusions which have been drawn.

In addition to the considerations discussed above, there remains the problem of how indicative the organisms enumerated are of the elements from which the fish derive their nutrition. The minute size and/or the lack of exoskeletons resistant to decay and digestion of some organisms, such as bacteria and naked flagellates, made it impossible to detect their presence in the stomachs. In addition, the method of enumeration does not take into account the variations in size or nutritive value among the various kinds of organisms, so their relative frequencies in numbers do not necessarily reflect their relative contributions to the nutrition of the fish. Further, it is not known how important a role organic detritus plays in the nutrition of the fish, nor the relative importance of the various components in the origin of the detritus.

Diatoms and flagellates are the principal producers of organic matter in most parts of the sea, including the Gulf of Panama. Diatoms have been shown to be a major item of the diet and armored flagellates to be only a minor component, but how important are naked flagellates is not known. In the shallow-water habitat of the anchoveta many of the pelagic organisms probably reach the bottom before dying, or at least before disintegrating. In addition, enough sunlight apparently reaches the bottom to permit the growth of benthic diatoms. Thus a considerable proportion of the food ingested by the adult fish, feeding on or near the bottom, is living or recently dead diatoms, and possibly naked flagellates, and the detritus is probably mostly of the same origin, plus bacteria which break down the organisms. Thus the anchoveta is near the bottom of the food chain, consuming live organisms which were recently formed from inorganic matter and dead organisms and detritus which are undergoing transformation to inorganic matter.

#### APPENDIX

This appendix contains observations on the identity of the organisms found in the stomachs of anchovetas. Although no attempt was made to identify the diatoms further than to genus, some species were recognized. In addition, Dr. Taro Kanaya and Mr. Theodore J. Smayda identified a considerable number of species on the slides they examined. The genera (or higher groups) not listed are those for which no species (or genera) were identified. It should not be construed that the species listed were the only ones observed; in many cases others were seen but not identified.

*Melosira*. *M. sulcata* (Ehrenberg) was by far the most abundant representative of this genus. *M. nummuloides* (Dillwyn) was noted on a few slides, and was abundant on one.

*Stephanopyxis*. *S. turris* (Greville and Arnott).

*Skeletonema*. *S. costatum* (Greville).

*Cyclotella*. *C. striata* (Kützing) and *C. stylorum* Brightwell were observed, the former being more common.

*Coscinodiscus*. The following species were observed in approximately the order of abundance given: *C. lineatus* Ehrenberg, *C. Rothii* var. *subsalsa* (Juhlin-Dannfelt), *C. Rothii* (Ehrenberg), *C. excentricus* Ehrenberg, *C. curvatulus* Grunow, *C. oculus iridis* Ehrenberg, *C. divisus* Grunow, *C. perforatus* var. *Pavillardii* (Forti), *C. denarius* Schmidt, *C. marginatus* Ehrenberg, *C. radiatus* Ehrenberg, *C. perforatus* Ehrenberg, and *C. argus* Ehrenberg (probably).

*Actinoptychus*. *A. undulatus* (Bailey) was by far the dominant representative of this genus. *A. splendens* (Shadbolt) appeared on a few of the slides.

*Asteromphalus*. *A. Hiltonianus*.

*Actinocyclus*. *A. Ehrenbergi* Ralfs and *A. subtilis* (Gregory) were observed, the former being more common.

*Rhizosolenia*. *R. setigera* Brightwell, *R. Bergonii* Peragallo, *R. calcar avis* Schultz, and *R. leptocylindrus* were noted, the first predominating.

*Chaetoceros*. The setae were a common item on the slides, but the cells themselves were encountered only infrequently, usually as resting spores.

*Triceratium*. *T. favus* Ehrenberg and *T. dubium* Brightwell were observed, the former predominating.

*Biddulphia*. *B. alternans* (Bailey) and *B. aurita* (Lyngbye) were the two most common species noted. *B. longicruris* Greville, *B. mobiliensis* Bailey, *B. rhombus* (Ehrenberg), and *B. sinensis* Greville were also observed. Spines, probably of *B. sinensis*, were a common item on the slides.

*Thalassionema*. *T. nitzschioides* Grunow.

*Thalassiothrix*. *T. longissima* Cleve and Grunow and *T. Frauenfeldii* Grunow.

*Campyloneis*. *C. Grevillei* (Smith).

*Diploneis*. *D. bombus* Ehrenberg.

*Navicula*. *N. lyra* var. *subcarinata* Grunow, *N. gastrum* Ehrenberg, and *N. patula* Smith.

Sigmoid diatoms. These consisted entirely, or almost entirely, of *Gyrosigma* and *Pleurosigma*, though it is possible that a few *Nitzschia* may have been included. *Pleurosigma elongatum* Smith was the only species identified.

*Nitzschia*. *N. panduriformis* Gregory and an unidentified species were the most common representatives of this genus. The other species identified were *N. insignis* var. *Smithi* Ralfs, *N. longissima* (Brébisson), *N. delicatissima* Cleve, and *N. paradoxa* (Gmelin).

*Surirella*. *S. fluminensis* (Grunow).

Unidentified pennate diatoms. *Navicula* and *Nitzschia* are believed to be the principal constituents of this category. Without doubt some other genera, some listed in the tables and some not, are also included.

Silicoflagellates. *Dictyocha*, *Ebria*, and *Mesocena*.

Dinoflagellates. *Gymnodinium*, *Peridinium*, and *Ceratium*.

In addition to the genera and species listed in the tables and above, Dr. Kanaya and Mr. Smayda observed the following forms which were either not observed or not identified by the writer in the course of the enumeration of the organisms on the slides: *Endictya robusta*, *Thalassiosira decipiens* (Grunow), *Eupodiscus* sp., *Roperia tessellata* (Roper), *Lithmodesmium undulatum* Ehrenberg, *Tabellaria* sp., *Raphoneis surirella* (Ehrenberg), *Pseudoeunotia doliolus* (Wallich), *Cymatopleura* sp., *Stauroneis* sp., *Trachyneis aspera* (Ehrenberg), and coccolithophores.

Only small copepods were identified among the crustaceans encountered in the stomachs, except for the decapods mentioned on page 416.

The eggs were probably those of crustaceans.

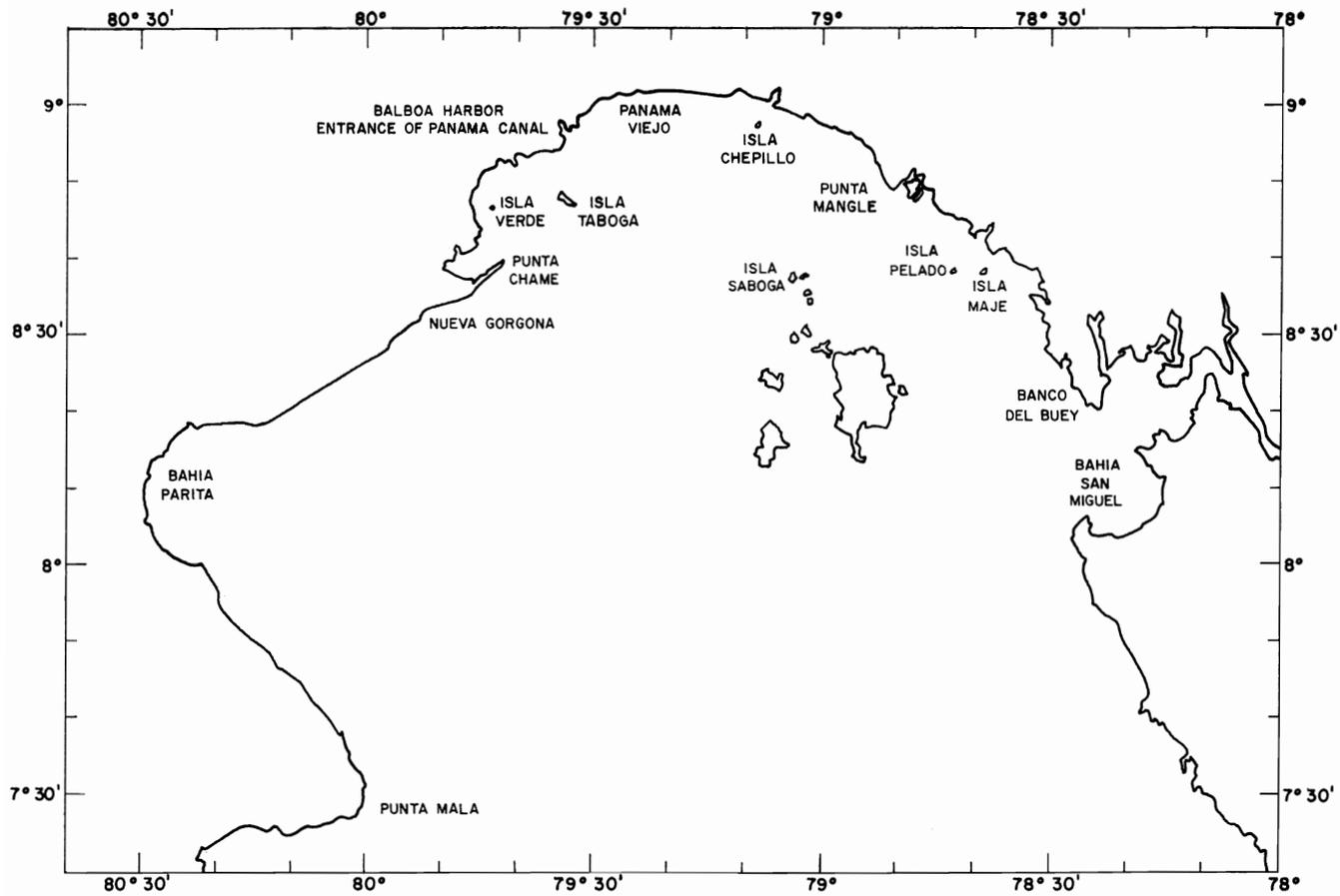


FIGURE 1. Map of the Gulf of Panama, showing the areas mentioned in the text and tables.

FIGURA 1. Mapa del Golfo de Panamá, mostrando las áreas mencionadas en el texto y en las tablas.

**TABLE 1. Collections of juvenile anchovetas from which the samples employed in this study were taken.**

**TABLA 1. Recolecciones de anchovetas juveniles de las cuales se tomaron las muestras empleadas en este estudio.**

Area	Date	Number of fish in sample	Range of lengths of fish in sample
Area	Fecha	Número de peces en la muestra	Amplitud de las longitudes de los peces en la muestra
Punta Mala	20 Feb. 56	1	73
Nueva Gorgona	30 Mar. 54	1	85
Isla Taboga area			
Isla Taboga	16 Feb. 55	10	36-51
" "		10	65-77
" "	16 Feb. 56	10	60-80
" "	28 Feb. 56	10	45-65
" "	27 Feb. 57	10	49-70
" "		10	87-109
" "	28 Feb. 58	10	34-42
Isla Taboguilla	17 Feb. 55	10	42-48
" "		10	62-69
" "	8 Feb. 56	10	69-75
" "	1 Mar. 56	1	95
" "	9 Mar. 56	1	92
" "	27 Feb. 57	10	73-92
" "	20 Mar. 60	1	81
Isla Morro de Taboga	16 Feb. 55	10	35-46
" " " "		10	52-65
" " " "	25 Feb. 55	10	58-67
" " " "	2 Feb. 56	10	33-54
Isla Melones	17 Feb. 56	9	44-70
" "	11 Mar. 60	1	82
Isla Terapa	17 Feb. 55	10	45-63
Isla Tortola	5 Mar. 55	1	99
Isla Urava	20 Feb. 56	10	48-76
Roca Linga	17 Feb. 55	10	52-68
Balboa Harbor area			
Balboa Yacht Club	30 Jan. 58	10	30-33
" " "	6 Feb. 58	10	29-33
		10	38-55
Pier 20	30 Jan. 58	10	35-51
Isla Chepillo	7 Feb. 54	1	60
" "	4 Mar. 55	1	74
Isla Saboga area			
Isla Saboga	20 Mar. 54	1	84
" "	13 May 54	1	105
Isla Pacheca	16 Apr. 54	1	113
" "	28 Mar.-1 Apr. 54	1	110
Punta Mangle	14 Feb. 55	1	74
Isla Pelado	10 Feb. 54	1	51
Banco del Buey	9 Feb. 54	1	65

**TABLE 2. Collections of adult anchovetas from which the samples employed in this study were taken.**

**TABLA 2. Recolecciones de anchovetas adultas de las cuales se tomaron las muestras empleadas en este estudio.**

Area	Number of collections	Range of lengths of fish in samples
Area	Número de colecciones	Amplitud de las longitudes de los peces en las muestras
Bahía Parita area (Río Antón, Aguadulce, Punta Antón)	6	109-141
Punta Chame area (Punta Chame, "Chame," Río Chame)	14	92-150
Isla Verde area (Isla Verde, Bahía Chorrera, Ensenada Vique, Isla Grande, "Chorrera," Isla Gallo, Isla Gato, Palo Seco, Playa Coco, Punta Salazar)	32	96-153
Panamá Viejo area (Panamá Viejo, Río Juan Díaz, Río Pacora, Tocumen, Playa Miramar, Puerto de Panamá, Río Tapia)	41	109-150
Isla Chepillo area (Isla Chepillo, Río Chinina)	7	106-126
Punta Mangle-Isla Majé area (Punta Mangle, Punta Mangle-Río la Maestra, Punta de la Plata, Río Chiman)	5	102-132
Mahía San Miguel area (Bahía San Miguel, Garachiné, Río Congo, Río Sabana, Río Sucio-Río Chanití)	14	110-142
Gulf of Panama (exact location unknown)	1	108

**TABLE 3. Bottom samples employed in this study.**

**TABLA 3. Muestras del fondo empleadas en este estudio.**

Area	Number of samples
Area	Número de muestras
Isla Verde area (Isla Verde, Bahía Chorrera, Ensenada Vique)	6
Panamá Viejo area (Panamá Viejo, Río Juan Díaz, Río Pacora)	17
Punta Mangle-Isla Majé area (Isla Majé, Punta de la Plata)	2
Bahía San Miguel area (Garachiné)	1

TABLE 4. Measurements and counts of the gill rakers and alimentary tracts of anchoveñas.

TABLA 4. Cuentas y medidas de las branquispinas y del tracto alimenticio de las anchoveñas.

Area — Area	Isla Grande	Isla Verde	Isla Taboguilla	Isla Taboga	Balboa Yacht Club
Date — Fecha	20-28 Mar. 56	29 Mar. 56	9 Mar. 56	16 Feb. 55	30 Jan. 58
(a) Length of fish in millimeters Longitud del pez en milímetros	150	118	92	59	31
(b) Length of gill arch in millimeters Longitud del arco branquial en milímetros	51	44	29	20	9.5
(c) Length of longest gill raker in millimeters Longitud de la branquispina más grande en milímetros	15.0	11.6	9.1	5.7	2.7
(d) b/c	3.40	3.79	3.19	3.51	3.52
(e) Number of gill rakers Número de las branquispinas	119	118	97	78	43
(f) b/e x 10	4.29	3.73	2.99	2.56	2.21
(g) Length of longest process on longest gill raker in microns Longitud de la protuberancia más grande sobre la branquispina más grande en micrones	440	274	267	180	144
(h) c/g x 100	3.41	4.23	3.41	3.17	1.88
(i) Numbers of pairs of process on longest gill raker Número de pares de protuberancias sobre la branquispina más grande	222	199	152	110	52
(j) c/i x 100	6.76	5.83	5.99	5.18	5.19
(k) Length of alimentary tract in millimeters Longitud del tracto alimentario en milímetros	1226	1003	501	208	51
(l) k/a	8.17	8.50	5.45	3.53	1.65

**TABLE 5. Items found in the stomachs of different sizes of juvenile anchovetas.**  
**TABLA 5. Materias encontradas en el estómago de anchovetas juveniles de diferentes tamaños.**

Range of lengths Amplitud de las longitudes	29-33		33-55		44-76		60-92		87-113	
Range of dates Fechas	30 Jan.- 6 Feb.		30 Jan.- 28 Feb.		7 Feb.- 28 Feb.		8 Feb.- 30 Mar.		27 Feb.- 13 May	
Number of samples Número de muestras	2		7		12		11		7	
	Per cent	Occur- rences								
	Por- cen- taje	Ocu- rren- cias								
<b>Diatoms</b>										
<i>Melosira</i>	15.8	2	2.6	4	4.5	8	6.0	8	5.1	2
<i>Stephanopyxis</i>	0.6	1			0.1	1				
<i>Skeletonema</i>			2.0	3	8.4	5	12.0	4	0.3	1
<i>Cyclotella</i>	11.2	2	8.7	7	9.1	11	5.9	8	2.1	2
<i>Coscinodiscus</i>	13.8	2	19.7	7	33.9	12	20.0	11	15.5	6
<i>Actinoptychus</i>	3.6	2	2.7	6	2.5	8	7.7	9	14.1	6
<i>Asteromphalus</i>							0.1	1		
<i>Actinocyclus</i>							0.6	2		
<i>Bacteriastrum</i>			0.8	3	0.6	7	0.2	3	1.8	2
<i>Chaetoceros</i>			2.9	2	0.7	4	1.0	4	2.8	3
<i>Triceratium</i>							0.8	3	0.1	1
<i>Biddulphia</i>	1.2	2	1.2	6	1.2	6	2.8	8	2.1	3
<i>Eunotogramma</i>					0.1	1	0.4	1		
<i>Hemidiscus</i>					0.2	1	0.5	2		
Unidentified centric					0.2	2				
Total centric	46.4	2	40.7	7	61.5	12	57.9	11	44.0	7
<i>Grammatophora</i>					0.3	2	0.1	1	0.5	1
<i>Licmophora</i>			0.1	1	0.1	1	0.2	1		
<i>Plagiogramma</i>									0.4	1
<i>Thalassionema</i>			2.8	4	3.6	9	2.6	6	18.8	5
<i>Thalassiothrix</i>					0.5	3	0.1	1		
<i>Campyloneis</i>									0.4	1
<i>Cocconeis</i>					0.4	2	0.2	2		
<i>Diploneis</i>					0.1	1				
<i>Navicula</i>	1.6	2	2.7	6	0.8	7	1.2	5	7.2	3
Sigmoid	24.2	2	9.9	5	1.4	8	3.2	7	0.1	1
<i>Amphora</i>	3.8	2	1.7	4	0.6	5	0.3	2		
<i>Nitzschia</i>	1.4	1	5.2	7	3.8	10	3.4	7	3.3	4
<i>Surirella</i>	1.6	2	14.0	6	5.7	8	8.6	7	1.1	2
<i>Campylodiscus</i>			0.1	1	0.2	2				
Unidentified pennate	13.8	2	13.7	7	10.5	11	8.2	10	7.7	7
Total pennate	46.6	2	50.2	7	27.9	11	28.2	10	39.4	7
Unidentified diatoms			0.1	1	0.2	1				
Total diatoms	93.0	2	91.1	7	89.6	12	86.0	11	83.4	7
<b>Non-diatoms</b>										
Silicoflagellates	1.0	1	2.5	6	3.5	9	1.9	8	2.1	4
Dinoflagellates	2.6	1	1.7	2	1.2	3	7.0	5	0.5	2
Pollen grains	2.7	2	1.8	3	1.7	5	1.0	4	7.4	3
Foraminiferans	0.3	1	1.1	4	0.6	6	0.5	4	0.8	1
Rotifer shells							0.1	1	0.5	1
Crustaceans		1		4		5		7		5
Eggs			0.7	2	1.5	6	2.3	2	0.8	3
Unidentified	0.5	1	1.2	4	1.9	9	1.2	6	4.5	4
Total non-diatoms	7.0	2	8.9	7	10.4	11	14.0	11	16.6	7
Total	100.0		100.0		100.0		100.0		100.0	

**TABLE 6. Comparison of the items found in the stomachs of anchovetas from the samples divided into two groups.**

**TABLA 6. Comparación de las materias encontradas en el estómago de anchovetas de diferentes muestras divididas en dos grupos.**

Area — Area	Balboa Yacht Club		Isla Morro de Taboga		Isla Taboguilla		Isla Taboga		Isla Taboga	
Date — Fecha	6 Feb. 58		16 Feb. 55		17 Feb. 55		16 Feb. 55		27 Feb. 57	
Range of lengths Amplitud de las Longitudes	29-33	38-55	35-46	52-65	42-48	62-69	36-51	65-77	49-70	87-109
<i>Cyclotella</i>			6.9	16.5	20.2	24.0				
<i>Coscinodiscus</i>	12.5	4.0	25.5	14.7	23.9	29.0	15.2	6.3	12.6	16.8
Sigmoid	43.3	47.6								
<i>Nitzschia</i>	2.9	12.9			11.9	8.0				
<i>Surirella</i>			25.5	25.7			62.1	45.0		
Unidentified pennate	14.4	11.3	15.7	20.2	11.0	13.0	1.5	11.7	17.1	5.6
Dinoflagellates									11.7	0.0
Pollen grains									14.4	46.7

TABLE 7. Items found in the stomachs of adult anchovetas from different areas.

TABLA 7. Materias encontradas en el estómago de anchovetas adultas de diferentes áreas.

Area — Area	Bahía Parita		Punta Chame		Isla Verde		Panamá Viejo		Isla Chepillo		Punta Mangle- Isla Majé		Bahía San Miguel		Gulf of Panama (exact location unknown)	
Number of samples Número de muestras	6		14		32		41		7		5		14		1	
	Per- cent	Occur- rences	Per- cent	Occur- rences	Per- cent	Occur- rences	Per- cent	Occur- rences								
	Por- cen- taje	Ocu- rren- cias	Por- cen- taje	Ocu- rren- cias	Por- cen- taje	Ocu- rren- cias	Por- cen- taje	Ocu- rren- cias								
Diatoms																
<i>Melosira</i>	4.3	4	3.4	8	6.6	20	58.2	41	37.1	5	9.3	4	35.8	14	0.7	1
<i>Skeletonema</i>	12.9	3	12.5	9	8.5	20	2.6	19	12.8	4	8.8	4	8.9	7	45.5	1
<i>Cyclotella</i>	2.0	3	3.4	13	3.2	26	1.4	30	0.8	4	6.0	5	4.4	14	0.7	1
<i>Coccinodiscus</i>	13.9	6	20.3	14	17.1	32	16.8	41	8.8	7	16.9	5	18.7	14	28.0	1
<i>Actinocyclus</i>	2.7	4	4.5	12	6.2	30	0.6	22	8.7	6	2.6	4	3.8	14	0.7	1
<i>Asteromphalus</i>					0.02	1										
<i>Actinocyclus</i>	0.1	1			0.1	3	0.03	2					0.04	1		
<i>Rhizosolenia</i>					0.02	1										
<i>Bacteriastrium</i>	0.4	1	0.8	6	1.9	12	0.4	5			0.1	1	0.2	1	2.8	1
<i>Chaetoceros</i>			0.1	1												
<i>Triceratium</i>			0.6	5	0.8	12	0.01	1			1.1	1	0.2	3		
<i>Biddulphia</i>	3.0	5	5.6	14	4.4	30	0.3	15	0.8	2	2.3	4	3.6	12	2.1	1
Total centric	39.2	6	51.2	14	49.0	32	80.2	41	69.0	7	47.2	5	75.6	14	80.4	1
<i>Rhabdonema</i>					0.05	1					0.4	2				
<i>Grammatophora</i>	0.1	1			0.02	1					0.2	1	0.2	2		
<i>Litnophora</i>			0.1	1	0.1	3	0.02	2			0.2	1				
<i>Synedra</i>					0.6	3										
<i>Thalassionema</i>	44.5	6	15.7	14	23.1	30	8.5	34	16.2	7	20.0	5	8.0	13	8.4	1
<i>Cocconeis</i>													0.1	2		
<i>Diploneis</i>	0.3	2			0.04	2					0.2	1	0.1	2		
<i>Navicula</i>	0.6	4	2.5	12	2.2	24	1.3	20	0.9	3	1.2	3	1.0	6		
Sigmoid	0.7	4	1.6	10	1.1	20	0.4	19	0.5	4	2.8	4	0.6	7		
<i>Nitzschia</i>	1.6	6	3.9	10	5.1	29	3.0	34	3.0	5	9.2	4	0.8	8	7.0	1
<i>Surirella</i>	0.3	2	0.3	4	0.7	13	0.1	8			0.8	3	0.9	8		
<i>Campylodiscus</i>					0.1	3	0.01	2	0.1	1	0.2	1	0.4	3		
Unidentified pennate	10.7	6	11.4	14	14.3	32	5.6	39	10.2	7	15.5	5	6.5	13	2.8	1
Total pennate	58.9	6	35.5	14	47.3	32	18.9	41	30.8	7	50.6	5	18.6	14	18.2	1
Unidentified diatoms			0.1	1	0.05	2	0.04	2	0.1	1	0.2	1	0.6	6		
Total diatoms	98.0	6	86.9	14	96.3	32	99.1	41	99.8	7	97.9	5	94.8	14	98.6	1
Non-diatoms																
Silicoflagellates	1.0	3	2.7	10	1.5	20	0.4	9			1.0	4	2.2	5		
Dinoflagellates			0.3	3	0.1	4	0.1	5					0.1	3		
Pollen grains			1.9	4	0.9	8	0.1	4	0.1	1	0.2	1	2.0	4		
Formaniferans			0.9	5	0.2	4	0.03	1					0.04	1		
Rotifer shells			6.3	2	0.02	1										
Crustaceans				5		13		5		2				6		1
Eggs	0.1	1			0.1	2	0.1	1					0.2	3		
Unidentified	0.9	4	0.9	8	0.9	13	0.2	7	0.1	1	0.9	2	0.6	7	1.4	1
Total non-diatoms	2.0	5	13.1	13	3.7	26	0.9	18	0.2	3	2.1	5	5.2	13	1.4	1
Total	100.0		100.0		100.0		100.0		100.0		100.0		100.0		100.0	



TABLE 9. Items found in the stomachs of adult anchovetas from the Isla Verde area, by month.

TABLA 9. Materias encontradas en el estómago de anchovetas adultas del área de la Isla Verde, por meses.

Month — Mes	January		February		March		April		May		June		July		August		September		October		November		December		Total						
Number of samples Número de muestras	1	0	3	4	1	4	2	5	3	4	2	3	4	2	3	4	2	3	32												
	Per cent	Occur- ences																													
	Por- cen- taje	Ocu- rren- cias																													
Diatoms																															
<i>Melosira</i>	0.8	1			1.5	1	5.2	3			25.5	4	10.2	1	5.5	2	5.9	2	5.4	3	8.5	1	4.6	2	6.6	20					
<i>Skeletonema</i>	15.6	1									8.0	3	28.3	2	5.5	4	2.3	2	6.3	4	5.2	1	21.8	3	8.5	20					
<i>Cyclotella</i>	5.7	1			4.2	3	2.7	3	1.5	1	1.3	2	1.2	2	1.8	5	4.4	2	2.7	3	1.6	2	8.2	2	3.2	26					
<i>Coscinodiscus</i>	14.8	1			20.4	3	34.0	4	8.3	1	17.1	4	10.0	2	14.6	5	19.6	3	16.0	4	14.2	2	19.5	3	17.1	32					
<i>Actinoptychus</i>	3.3	1			9.9	3	14.4	4	0.8	1	3.8	3	8.3	2	3.9	5	6.2	3	4.5	3	10.3	2	2.9	3	6.2	30					
<i>Asteromphalus</i>																			0.2	1					0.02	1					
<i>Actinocyclus</i>															0.3	2	0.3	1							0.1	3					
<i>Rhizosolenia</i>															0.2	1			0.2	1					0.02	1					
<i>Bacteriastrum</i>	0.8	1			0.3	1					1.2	1	1.7	2	0.5	2			0.2	1	2.4	1	13.6	3	1.9	12					
<i>Triceratium</i>	0.8	1			0.6	2	2.0	2							0.9	3	1.2	2	2.9	1			0.9	1	0.8	12					
<i>Biddulphia</i>	3.3	1			10.2	3	8.3	4	6.0	1	0.8	2	2.0	2	4.4	5	6.3	3	3.7	4	1.3	2	2.6	3	4.4	30					
Total centric	45.1	1			47.1	3	66.6	4	16.5	1	57.8	4	61.8	2	37.7	5	46.2	3	42.0	4	43.7	2	74.1	3	49.0	32					
<i>Rhabdonema</i>							0.5	1																	0.05	1					
<i>Grammatophora</i>							0.2	1																	0.02	1					
<i>Licmophora</i>					0.3	1	0.2	1					0.3	1											0.1	3					
<i>Synedra</i>											3.7	1			2.3	1			0.2	1					0.6	3					
<i>Thalassionema</i>	36.1	1			18.9	3	0.5	2	52.6	1	19.4	4	21.5	2	21.3	5	9.7	3	38.3	4	28.1	2	7.5	3	23.1	30					
<i>Diploneis</i>															0.2	1			0.2	1					0.04	2					
<i>Navicula</i>	1.6	1			8.1	3	3.2	3	3.0	1	1.5	3	0.9	2	0.8	3	0.9	2	1.8	4	0.5	1	1.4	1	2.2	24					
Sigmoid	0.8	1			1.3	2	3.2	4	0.8	1	0.3	2	0.7	1	2.2	3	0.9	2	1.4	2			0.6	2	1.1	20					
<i>Nitzschia</i>	4.9	1			5.5	3	3.6	4	1.5	1	3.8	4	4.2	2	20.6	5	4.5	3	2.4	2	1.9	1	3.7	3	5.1	29					
<i>Surirella</i>					2.6	1	1.6	3			0.4	1	1.0	1	0.5	2			0.6	3	0.5	1	0.3	1	0.7	13					
<i>Campylodiscus</i>															0.2	1	0.3	1	0.2	1					0.1	3					
Unidentified pennate	7.4	1			11.8	3	8.8	4	24.8	1	8.0	4	6.9	2	13.5	5	36.6	3	8.0	4	22.7	2	8.5	3	14.3	32					
Total pennate	50.8	1			48.7	3	21.8	4	82.7	1	37.1	4	35.6	2	61.6	5	52.9	3	53.1	4	53.6	2	22.0	3	47.3	32					
Unidentified diatoms													0.3	1									0.2	1	0.05	2					
Total diatoms	95.9	1			95.8	3	88.4	4	99.2	1	94.9	4	97.8	2	99.3	5	99.1	3	95.1	4	97.3	2	96.3	3	96.3	32					
Non-diatoms																															
Silicoflagellates	2.5	1			2.9	3	2.9	4			2.7	3	0.7	1	0.5	2			1.1	2	0.9	1	2.7	3	1.5	20					
Dinoflagellates							0.9	2			0.2	1							0.4	1					0.1	4					
Pollen grains					0.3	1	2.2	1	0.8	1	1.1	1	0.2	1			0.3	1	3.2	1	1.7	1			0.9	8					
Formaniferans	0.8	1			0.7	2	0.2	1																	0.2	4					
Rotifer shells													0.2	1											0.02	1					
Crustaceans					2		4					3			1									1	13						
Eggs													0.3	1										0.6	1	0.1	2				
Unidentified	0.8	1			0.3	1	5.4	4			1.1	2	0.7	1	0.2	1	0.6	1	0.2	1			0.3	1	0.9	13					
Total non-diatoms	4.1	1			4.2	3	11.6	4	0.8	1	5.1	4	2.2	2	0.7	2	0.9	2	4.9	2	2.7	2	3.7	3	3.7	26					
Total	100.0				100.0		100.0		100.0		100.0		100.0		100.0		100.0		100.0		100.0		100.0		100.0						



**TABLE 11. Volumes of material in the stomachs of adult anchovetas from different areas.****TABLA 11. Volumen del material en el estómago de anchovetas adultas de diferentes áreas.**

Area — Area	Number of fish Número de peces	Index of fullness — Índice de abundancia						Average Promedio
		0	1	2	3	4	5	
Bahía Parita	6	1	2	3				1.3
Punta Chame	14	1	4	8	1			1.6
Isla Verde	32	10	5	11	5		1	1.5
Panamá Viejo	41	6	10	20	3	1	1	1.7
Isla Chepillo	7		1	6				1.9
Punta Mangle- Isla Majé	5		2	2		1		2.0
Bahía San Miguel	14		9	4	1			1.4
Gulf of Panama (exact location unknown)	1	1						0.0
Number of fish	120	19	33	54	10	2	2	1.7

**TABLE 12. Volumes of material in the stomachs of adult anchovetas from all areas combined, by month.****TABLA 12. Volumen del material en el estómago de anchovetas adultas de todas las áreas combinadas, por meses.**

Month — Mes	Number of fish Número de peces	Index of fullness — Índice de abundancia						Average Promedio
		0	1	2	3	4	5	
January	10	2	2	4		1	1	1.9
February	10	1	3	4	2			1.7
March	13	3		8		1	1	1.9
April	7	1	2	3	1			1.6
May	7	1	2	4				1.4
June	6	4	1	1				0.5
July	10	1	3	5	1			1.6
August	11	1	3	5	2			1.7
September	12	2	5	5				1.2
October	8	1	3	3	1			1.5
November	14		3	9	2			1.9
December	12	2	6	3	1			1.2
Total	120	19	33	54	10	2	2	1.7

TABLE 13. Organisms found in the bottom samples from different areas.

TABLA 13. Organismos encontrados en las muestras del fondo de diferentes áreas.

Area — Area	Isla Verde		Panamá Viejo		Punta Mangle- Isla Majé		Bahía San Miguel	
Number of samples Número de muestras	6		17		2		1	
	Per cent	Occur- rences	Per cent	Occur- rences	Per cent	Occur- rences	Per cent	Occur- rences
	Por- cen- taje	Ocu- rren- cias	Por- cen- taje	Ocu- rren- cias	Por- cen- taje	Ocu- rren- cias	Por- cen- taje	Ocu- rren- cias
Diatoms								
<i>Melosira</i>	9.8	4	65.6	17	0.4	1	32.6	1
<i>Skeletonema</i>	9.3	4	1.3	2				
<i>Cyclotella</i>	5.2	6	1.7	17	7.3	2	3.0	1
<i>Coscinodiscus</i>	20.2	6	18.9	17	15.8	2	18.5	1
<i>Actinoptychus</i>	5.7	5	0.8	12	0.5	1	8.1	1
<i>Bacteriastrum</i>			0.03	1				
<i>Chaetoceros</i>	0.2	1	0.1	1	1.7	1		
<i>Triceratium</i>	2.6	5	0.02	1				
<i>Biddulphia</i>	0.6	3	0.2	5	0.4	1	1.5	1
Total centric	53.7	6	88.5	17	26.2	2	63.7	1
<i>Rhadonema</i>			0.04	1				
<i>Licmophora</i>	0.3	1						
<i>Diatoma</i>	0.2	1						
<i>Thalassionema</i>	17.4	6	3.0	17	31.0	2	11.1	1
<i>Thalassiothrix</i>							0.7	1
<i>Diploneis</i>	0.2	2	0.02	1				
<i>Navicula</i>	1.1	5	0.4	9	0.9	2	0.7	1
Sigmoid	2.5	5	0.5	9	1.7	1	1.5	1
<i>Amphora</i>	0.2	2	0.2	5	0.5	1		
<i>Nitzschia</i>	3.6	6	1.3	15	0.8	1	1.5	1
<i>Surirella</i>	0.6	2			0.5	1	0.7	1
Unidentified pennate	16.4	6	5.4	17	33.5	2	17.0	1
Total pennate	42.7	6	10.8	17	69.0	2	33.3	1
Unidentified diatoms	0.1	1						
Total diatoms	96.5	6	99.4	17	95.3	2	97.0	1
Non-diatoms								
Silicoflagellates	1.0	4	0.02	1	0.5	1	0.7	1
Foraminiferans	1.0	4	0.4	8				
Crustaceans				1				
Unidentified	1.4	4	0.2	6	4.2	2	2.2	1
Total non-diatoms	3.5	6	0.6	13	4.7	2	3.0	1
Total	100.0		100.0		100.0		100.0	



**TABLE 15. Comparison of the items found in the stomachs of replicate samples of anchovetas from the same collection.**

**TABLA 15. Comparación de las materias encontradas en el estómago de muestras duplicadas de anchovetas de la misma colección.**

<b>Area — Area</b>	<b>Río Chame</b>		<b>Isla Verde</b>		<b>Punía Salazar</b>		<b>Isla Verde</b>	
<b>Date — Fecha</b>	<b>1 Dec. 57</b>		<b>27 Apr. 55</b>		<b>25 Jan. 55</b>		<b>28 Dec. 54</b>	
<b>Lengths — Longitudes</b>	<b>150</b>	<b>150</b>	<b>103</b>	<b>111</b>	<b>114</b>	<b>112</b>	<b>117</b>	<b>123</b>
<i>Melosira</i>			11.5	4.4	57.1	2.8		
<i>Sceletonema</i>	21.6	7.0			14.3	0.0	53.5	80.4
<i>Cyclotella</i>					2.9	22.6		
<i>Coscinodiscus</i>	21.6	11.6	20.5	27.8	1.0	10.4		
<i>Actinoptychus</i>			14.8	5.6				
<i>Bacteriastrum</i>					4.8	13.2		
<i>Biddulphia</i>			20.5	35.6				
<i>Thalassionema</i>	19.2	47.3			1.9	20.8		
Unidentified pennate	10.4	7.0			3.8	18.9	11.1	8.7

EL ALIMENTO Y LOS HABITOS DE ALIMENTACION DE LA  
ANCHOVETA. *CETENGRAULIS MYSTICETUS*,  
EN EL GOLFO DE PANAMA

por

William H. Bayliff

RESUMEN

Las branquispinas de las anchovetas, tanto en las juveniles como en las adultas, son largas y numerosas, con varias protuberancias finas que hacen de ellas un aparato filtrador muy eficiente. El estómago está modificado en una molleja. El intestino está sometido a un crecimiento heterónimo, y llega a alcanzar unas ocho veces la longitud estándar en las adultas.

Fué examinado el contenido estomacal de 39 muestras de peces juveniles y de 120 adultos. Las diatomeas fueron el alimento principal de todos los peces que fueron examinados cuyo tamaño varió entre los 29 y 153 milímetros. Se encontraron también en cantidades silicoflagelados, dinoflagelados, granos de polen, foraminíferos, conchas de rotíferos, crustáceos y huevos, probablemente de crustáceos.

*Coscinodiscus*, una diatomea, fué el alimento más importante encontrado en los estómagos de los peces juveniles. No se observaron mayores diferencias en los hábitos de alimentación en los juveniles de diferentes tamaños. Aún tomando en cuenta su tamaño menor, los juveniles tenían volúmenes más pequeños de material y un número menor de organismos en sus estómagos que los adultos.

Los estómagos de los peces adultos, diferentes a los de los juveniles, contenían por lo general considerables cantidades de fango. *Melosira*, *Coscinodiscus* y *Thalassionema*, todas ellas diatomeas, fueron los organismos más importantes encontrados en los estómagos de los adultos. La contribución de *Melosira* fué mucho más alta en los estómagos de los peces procedentes de las áreas al este de la entrada del Canal de Panamá que la de aquellos provenientes del oeste. No se observaron diferencias estacionales en la alimentación. El volumen de material en los estómagos varió de casi cero a cerca de 1.0 mililitros, con un promedio de un poco más de 0.2 mililitros.

Se examinaron 26 muestras de fondo; los organismos encontrados correspondieron muy cercanamente a los hallados en los estómagos de los peces adultos.

Se ha llegado a la conclusión de que las anchovetas juveniles son principalmente ó enteramente filtradoras de alimentos de la zona pelágica. Las adultas, sin embargo, son en su mayoría iliófagas, pero posiblemente se alimentan también de plancton.

INTRODUCCION

Uno de los aspectos del trabajo de la Comisión Interamericana del Atún Tropical es la investigación de la biología de los peces que se em-

plean como carnada para la captura de los atunes tropicales en el Océano Pacífico Oriental. Estas especies son también de importancia, en algunos casos, para otras pesquerías. Dichos estudios son deseables, para qué si y cuando la necesidad de conservación de los stocks se hace evidente, puede contarse con las bases científicas requeridas para asegurar la aplicación de medidas efectivas.

La anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, es la especie de carnada más importante y, en consecuencia, ha sido objeto de una atención mayor que cualquiera de las otras. Se han completado investigaciones en varias fases de la biología de la anchoveta y sus relaciones con el ambiente, además de otros estudios que se encuentran en progreso. Schaefer (1954) y Harder (1958) han hecho observaciones muy breves sobre los hábitos de la alimentación y sobre la anatomía de su aparato digestivo; fuera de ésto, nada se conocía acerca del importante aspecto de la historia natural de la anchoveta antes del presente estudio.

Desafortunadamente, no se han encontrado caracteres diagnósticos para poder distinguir las anchovetas larvales y postlarvales de los estados similares de las otras anchovetas que aparecen en el Golfo de Panamá. Consecuentemente los estudios presentados en este trabajo se limitan a juveniles y adultos.

Se agradece al Dr. Milner B. Schaefer, Director de Investigaciones de la Comisión Interamericana del Atún Tropical, y al Sr. Clifford L. Peterson, jefe de la sección de estudios sobre peces de carnada de la misma Comisión, por su valioso asesoramiento y ayuda. Los señores Gerald V. Howard (quién trabaja actualmente con el U. S. Bureau of Commercial Fisheries) y Franklin G. Alverson fueron los principales recolectores de anchovetas en los barcos atuneros, mientras que los señores Antonio Landa, Izadore Barrett y Edward F. Klima (quién trabaja actualmente con el U. S. Bureau of Commercial Fisheries) hicieron, junto con el autor de este trabajo, la mayor parte de las otras recolecciones. El Dr. D. B. McMillan, Department of Zoology, University of Western Ontario, London, Ontario, preparó y examinó las secciones histológicas de la molleja de la anchoveta. Se hace extensivo un agradecimiento especial por la inapreciable ayuda en la identificación de las diatomeas al Dr. Taro Kanaya, Institute of Geology and Paleontology, University of Tohoku, Sendai, Japón; al Sr. Theodore J. Smayda, Narragansett Marine Laboratory, University of Rhode Island, Kingston, Rhode Island; y al Sr. Robert W. Holmes, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California.

#### MATERIAL Y METODOS

Los peces que se emplearon en este estudio fueron tomados de las recolecciones de los laboratorios de la Comisión Interamericana del Atún Tropical en Panamá y San Diego. La mayor parte de los que se encontraban en el laboratorio de Panamá habían sido capturados por miembros del personal de la Comisión con atarrayas, redes de arrastre y por otros medios; fueron conservados en formalina al 10 por ciento poco después de su

captura; a menudo se les hizo una incisión en la parte ventral para facilitar la entrada de la formalina. Sin embargo, unos pocos habían sido obtenidos en barcos arrastreros comerciales de camarones o en los desembarques de barcos rederos en las plantas locales de reducción; estos peces, naturalmente, no fueron conservados sino varias horas después de haber muerto. La mayoría de las recolecciones de San Diego fueron obtenidas de los barcos atuneros. Estos peces fueron traídos al laboratorio congelados varias semanas o meses después o meses después de su captura, y desde ese momento fueron conservados en formalina.

Para obtener muestras de fondo en las áreas habitadas por anchovetas adultas, se usó un tubo plástico de 1½ pulgadas por 2 pies de largo, sujeto al extremo de una pértiga de 12 pies. De esta muestra de fondo, aproximadamente la pulgada superior fué conservada en una solución de formalina al 10 por ciento en agua del mar.

El material bajo estudio consistió en 120 recolecciones de peces adultos, 34 de juveniles y 26 muestras de fondo. Estas aparecen en las Tablas 1, 2 y 3. Las localidades de las áreas se muestran en la Figura 1. Las áreas fueron seleccionadas, lo más de acuerdo posible, con lo que parecía ser agrupaciones naturales geográficas. La Isla Chepillo fué separada de Panamá Viejo porque difería el alimento encontrado en los estómagos de los peces de las dos áreas. Punta Mangle y la Isla Majé fueron combinadas debido a las pocas recolecciones de esas áreas. Cinco de las recolecciones de juveniles fueron divididas en dos grupos, según se muestra en la tabla: los peces de mayor tamaño en un grupo y los de menor tamaño en el otro; ésto se hizo a causa de la amplia variación encontrada en los tamaños de los peces. Estos grupos se consideran como muestras separadas a menos que se especifique de otro modo.

Todos los peces fueron medidos de la punta del hocico al extremo posterior del área plateada en el pedúnculo caudal.

El contenido del estómago y del esófago de uno de los peces, de cada recolección de adultos, fué removido y conservado en una redoma de vidrio con formalina buffer al 10 por ciento en una solución de sal al 3 por ciento, teniendo cuidado de raspar y enjuagar todo el contenido. Al hacer mención de este informe del "contenido estomacal," se hace referencia no solamente a lo encontrado en el estómago, sino también en el esófago, excepto cuando se dá la evidencia de que el material contenido en el esófago no está incluido.

Se aplicaron casi las mismas técnicas a los peces juveniles. El contenido estomacal, sin embargo, fué generalmente removido de 10 peces de cada recolección, y no de uno sólo, y colocado conjuntamente en una redoma. Los esófagos fueron descartados sin tratar de remover su contenido.

Cada muestra de fondo fué muy bien agitada; una pequeña parte de la mezcla fué colocada en una redoma plástica y el resto descartado.

La redoma con el contenido estomacal, ó con la muestra de fondo, fué agitada muy bien y su contenido, ó una parte del mismo, fué agre-

gado en un recipiente, a una solución compuesta de 50 mililitros de sal diluida al 3 por ciento y de 1 mililitro de yodo de Lugol. La mezcla fué agitada para mezclarla completamente y luego se dejó en reposo por lo menos unos 30 minutos. El contenido de este recipiente, o una parte del mismo, fué filtrado entonces a través de un filtro Millipore de 47 milímetros, tipo HA (tamaño del poro, 0.45 micras) y de allí en adelante se siguió el procedimiento de Holmes (1962), usando creosota de Beechwood como agente para hacer el material translucido. Las partículas grandes de material semejante al mucus fueron removidas de los filtros con pinzas durante la filtración. Debido a la pequeña cantidad de material encontrado en los estómagos de los peces juveniles, fué filtrado en cada caso el contenido total de los estómagos.

Las placas microscópicas fueron generalmente examinadas a una amplificación de 430, pero cuando había muy pocos organismos en una placa el examen se hizo a una amplificación de 258 ó de 100. Los organismos que no pudieron identificarse en las amplificaciones menores fueron examinados a 430. Además, cada placa fué examinada en su totalidad a una ampliación de 60 con el objeto de determinar la presencia ó la ausencia de crustáceos ó fragmentos de éstos.

Casi todo lo que se veía en las placas era material amorfo que no pudo ser identificado y fué abandonado. Los conteos de los organismos incluyeron sólo los que se encontraban intactos o muy ligeramente dañados. Las cantidades de "unidades" y de organismos fueron tabuladas. Una unidad consiste de un organismo, una colonia de organismos ó un organismo en el proceso de división de células. Cuando una unidad consistía en una colonia de organismos, el número de células en la colonia fué también tabulado, y cuando una unidad consistía en un organismo en el proceso de división de células, este hecho también fué anotado. En cada placa se enumeraban 100 unidades y, cuando este total se alcanzaba, cualquiera unidad adicional que se encontró en el campo era también enumerada. Todas las unidades fueron enumeradas en los pocos casos en que su número fué menor de 100 en toda la placa. Los crustáceos y/o los fragmentos de éstos fueron registrados como presentes o como ausentes.

Las diatomeas fueron identificadas en la mayoría de los casos solamente por su género, pero en el Apéndice se ofrecen algunas anotaciones referentes a las especies. Además de la ayuda proporcionada por el Dr. Taro Kanaya, el Sr. Theodore J. Smayda y el Sr. Robert W. Holmes, a quienes se mencionó en la Introducción, se usaron las siguientes referencias para la identificación de las diatomeas: Hustedt (1927-1962); Fritsch (1935); Hagelstein (1939); Cupp (1943); Hustedt (1955); Curl (1959); y von Chohnoky (1960). El sistema de Hustedt (1927-1962) fué usado para clasificar las diatomeas.

#### **OBSERVACIONES SOBRE LA ANATOMIA E HISTOLOGIA DEL APARATO DE ALIMENTACION Y DEL TRACTO DIGESTIVO**

Quedaría fuera del tema de este trabajo dar una detallada descripción anatómica e histológica del aparato de alimentación y del tracto digestivo

de la anchoveta, por lo que solamente se exponen aquellos aspectos que son de mayor importancia en relación a los hábitos de alimentación de dicha especie.

### **Branquispinas**

La función de las branquispinas como un dispositivo para filtrar los alimentos ha sido mencionada con respecto a la sardina de California, *Sardinops caerulea* (Scofield, 1934); a la sardina sudafricana, *S. ocellata* (Davies, 1957); al sábalo *Brevoortia tyrannus* (June, 1957); a la alosa de molleja, *Dorosoma cepedianum* (Kutkuhn, 1958); a la alosa aleta de hebra, *D. petenense* (Haskell, 1959); al bango, *Chanos chanos* (Chandy y George, 1960); y a diversas especies de lisas, *Mugil* spp. (Thomson, 1954); y al *M. tade* (Pillay, 1953). Las branquispinas de por lo menos cuatro de éstos, la sardina de California, el sábalo, la alosa de molleja y el *Mugil tade*, llegan a ser capaces de filtrar partículas más pequeñas conforme el pez va alcanzando más edad.

Se examinaron las branquispinas de cinco anchovetas de diferentes longitudes que comprendían la mayoría de los tamaños dentro del margen de la especie. Ciertas mediciones y conteos en el primer arco branquial izquierdo de cada una fueron hechas a fin de determinar la relativa capacidad filtradora que tienen las branquispinas de los peces de diferentes tamaños. De estas cifras, que se dan en la Tabla 4, se ha llegado a las siguientes conclusiones: las branquispinas son más o menos de la misma longitud en relación a la longitud del arco branquial en todos los tamaños de peces (d); las branquispinas están más estrechamente espaciadas en el arco branquial de los peces de tamaños más pequeños (f); las protuberancias en las branquispinas son más largas en relación con las branquispinas en los peces de tamaños más pequeños (h); las protuberancias están más estrechamente espaciadas en las branquispinas de los peces de tamaños más pequeños (j). De este modo, el aparato filtrador de los peces juveniles es aún más fino que el de los adultos, lo que está en contraste con esta relación para la sardina de California, el sábalo, la alosa de molleja y el *Mugil tade*. La anchoveta no tiene nódulos espinosos en los extremos de las protuberancias de las branquispinas, como los tiene la sardina de California (Scofield, 1934) y el *Mugil tade* (Pillay, 1953).

### **El esófago y el estómago**

La aparición del estómago en forma de molleja se ha mencionado con referencia a la alosa de molleja, *Dorosoma cepedianum* (Wier y Churchill, 1945); a la alosa de aleta de hebra, *D. petenense* (Haskell, 1959); al bango, *Chanos chanos* (Chandy y George, 1960); a diversas especies de lisas, *Mugil* spp. (Thomson, 1954) y al *M. tade* (Pillay, 1953); al *Mulloidés auri-flamma* (Al-Hussaini, 1946); al *Gadusia chapra* (Kapoor, 1958); y al *Colisia fasciata* (Chandy y George, 1960). La molleja se considera que sirve para triturar el alimento y facilitar su digestión. Wier y Churchill (1945), Al-Hussaini (1946), Pillay (1953), Kapoor (1958) y Chandy y George (1960) han discutido detalladamente la histología de la molleja.

Las paredes del estómago de la anchoveta son gruesas y musculares, y aparentemente incapaces o casi incapaces de distensión. La superficie interior es suave, pero muestra alguna ligera irregularidad que en alguna forma aumenta un poco su área superficial. El esófago tiene paredes mucho más delgadas que el estómago y es susceptible a expandirse. Cuando se contrae la superficie interior de las paredes se producen varios pliegues longitudinales muy profundos que se continúan en toda su extensión, pero cuando se expande los pliegues desaparecen. Algunas veces sólo una parte del órgano se expande. Los esófagos expandidos que fueron observados en este estudio no estaban llenos de alimento.

El examen histológico demostró que el estómago es una molleja típica con capas gruesas de músculo y un forro córneo. El forro está constituido por estructuras córneas como dientes colocadas en cavidades tubulares; los dientes penetran el epitelio. Cuando el contenido fué sacado de los estómagos, también fueron desalojadas, algunas veces, escamas de un material blancuzco o, en ocasiones, gris oscuro. El examen microscópico reveló que ésto era el epitelio, acompañado a veces por algunas de las estructuras como dientes que se mencionaron antes, junto con una secreción endurecida semejante al mucus.

#### **El intestino**

Es bien sabido que los intestinos de los peces herbívoros tienden a ser mucho más largos que los de los carnívoros (Barrington, 1957). El crecimiento heterónimo del intestino ha sido anotado para muchas de estas especies incluyendo la alosa de molleja, *Dorosoma cepedianum* (Miller, 1960) el bango, *Chanos chanos*, y la lisa, *Mugil cephalus* (Hiatt, 1947).

Las cinco anchovetas cuyas branquias se examinaron (Tabla 4) fueron disecadas, y se midieron las longitudes de sus tractos digestivos. Siguiendo el sistema de Harder (1958), las mediciones fueron hechas desde la punta de la mandíbula inferior al ano. Evidentemente, la longitud del intestino aumenta en una proporción mucho mayor que la longitud estándar en los peces juveniles (1).

### **RESULTADOS**

#### **Contenido estomacal**

Durante los pocos primeros meses de vida las anchovetas jóvenes se encuentran principalmente cerca de la superficie sobre aguas profundas. Al alcanzar una longitud alrededor de 100 milímetros se traslada a lugares cerca de la costa en regiones en donde hay extensos bajíos de fango (Howard y Landa, 1958). Se basó en este cambio tan diferente en su habitat, para hacer la separación de los "juveniles" y los "adultos." Tres recolecciones de peces muy pequeños capturados en aguas de poca profundidad en el Puerto de Balboa fueron incluidas entre los juveniles.

#### **Peces juveniles**

##### *Apariencia general*

Los peces juveniles generalmente tenían sólo fragmentos de material amorfo desmoronado en sus estómagos; este material era casi siempre

blancuzco, pero ocasionalmente gris oscuro o casi negro. No parecía haber relación entre la apariencia general del contenido de los estómagos y la cantidad o tipo de organismos que en ellos se encontraba. El contenido estomacal en los peces de la misma recolección fué notablemente similar en apariencia y volumen.

#### *Organismos en los estómagos*

La Tabla 5 contiene los ítems encontrados en los estómagos de anchovetas juveniles de diferentes tamaños. Los porcentajes fueron obtenidos mediante el cálculo del porcentaje que cada clase de organismos formó del número de organismos contado en cada placa microscópica, y luego para cada grupo de tamaño de los peces se hizo el promedio de todos estos porcentajes. El número de ocurrencias puede ser avaluado refiriéndose al número de muestras que constituyen cada grupo de tamaño, indicado en la tabla.

Las diatomeas fueron evidentemente los ítems predominantes. Las diatomeas de simetría bilateral fueron ligeramente más abundantes que las diatomeas de simetría radial en los dos grupos de peces de tamaños menores, mientras que las diatomeas de simetría radial fueron más numerosas en los tres grupos de peces de tamaños mayores. Los dos grupos de tamaños menores contenían sólo nueve muestras, y cuatro de estas muestras contenían cantidades excesivamente elevadas de diatomeas sigmoides o *Surirella*, que contribuyeron principalmente a hacer más altos los porcentajes de las diatomeas de simetría bilateral en esos dos grupos de tamaños. Es posible, entonces, que ésto sea una muestra accidental y que en realidad la incidencia de las diatomeas de simetría radial sea más alta entre los peces más pequeños que la indicada por los datos.

Entre las diatomeas de simetría radial, *Coscinodiscus*, *Cyclotella*, *Actinopterychus* y *Biddulphia* fueron encontrados en la mayoría de las muestras en cantidades más o menos constantes, y en ese mismo orden de abundancia. *Cyclotella* fué más importante en los peces más pequeños, mientras que *Actinopterychus* se encontró con más frecuencia en los más grandes. *Melosira*, una forma habitante del fondo, apareció algunas veces en los estómagos, pero no resultó tan importante como podrían indicar las cantidades en que fué encontrada a causa de la pequeñez de su tamaño. *Skeletonema* fué algunas veces abundante y otras ausente. *Chaetoceros* apareció más a menudo como esporos latentes y a veces como células simples o en forma de cadenas cortas.

Entre las diatomeas de simetría bilateral, *Navicula* y *Nitzschia* aparecieron en la mayoría de las muestras y en cantidades relativamente constantes. Las diatomeas de simetría bilateral que no fueron identificadas probablemente eran en su mayoría de *Navicula* y de géneros relacionados. *Thalassionema*, diatomeas sigmoides y *Surirella* se mostraron abundantes algunas veces y otras ausentes. La incidencia de *Thalassionema* en el grupo de tamaño mayor fué más o menos la misma observada en los peces adultos, de manera que ésto tal vez refleje un cambio en los hábitos de alimen-

tación de los juveniles más grandes. La incidencia mayor de las diatomeas sigmoides en los peces más pequeños es debida a la presencia de estas diatomeas en grandes cantidades en los estómagos de los peces de una recolección que fué dividida en dos partes, correspondientes a los dos grupos de tamaños más pequeños.

Entre los otros organismos, los silicoflagelados aparecieron en cantidades pequeñas, relativamente constantes, mientras que los dinoflagelados y los granos de polen se presentaron en forma más variable.

Los crustáceos y/o los fragmentos de éstos fueron observados en 22 de las 39 placas. Como se dijo anteriormente, para determinar la presencia de crustáceos, el contenido estomacal de los peces juveniles de cada muestra fué completamente examinado. Por esta razón, al contrario de otros organismos, la falta de crustáceos en una enumeración indicó la ausencia total de éstos en los estómagos de los peces de esa muestra.

En sólo dos de las muestras los crustáceos constituyeron una porción considerable de los ítems reconocibles encontrados en los estómagos. Una de éstas fué la de un grupo de 10 peces de 33 a 54 milímetros de longitud de una recolección hecha en la Isla Morro de Taboga el 2 de febrero de 1956. Alrededor del 90 al 95 por ciento del volumen de alimento que fué reconocido en los estómagos de esos peces fué de crustáceos. La otra muestra se componía de un grupo de 10 peces de 69 a 75 milímetros de longitud de una recolección tomada en la Isla Taboguilla el 8 de febrero de 1956. Aproximadamente un tercio del volumen de alimento que fué reconocido en los estómagos de esos peces fué de crustáceos. Los peces de estas dos muestras tenían muy pocas diatomeas en sus estómagos, por lo que tal vez los crustáceos sean un alimento de segunda preferencia cuando las diatomeas esten escasas.

La Tabla 6 contiene la lista de los organismos importantes del contenido estomacal de los peces de las muestras tomadas de las recolecciones que fueron divididas en dos partes debido a la amplitud de alcance de los tamaños de los peces. Se dan como porcentajes de las cantidades de organismos enumerados en las placas, y solamente se consideraron los ítems que constituyeron más del 10 por ciento del alimento de por lo menos una de las dos muestras. Parece que los peces de diferentes tamaños en una misma recolección habían por lo general consumido aproximadamente las mismas proporciones de cada ítem alimenticio, por lo que parece haber poca ó ninguna selectividad en la alimentación de los diferentes tamaños de peces dentro de los márgenes de tamaños considerados.

Como el número de recolecciones fué bajo en la mayoría de las áreas, no se intentó analizar el contenido estomacal por áreas.

La carencia de cantidades suficientes de recolecciones también ha imposibilitado su división por intervalos de tiempo. Desde que los peces juveniles aparecen sólo durante unos 3 meses del año, no es probable sin embargo que hubiera lugar a importantes diferencias estacionales en sus

costumbres alimenticias durante ese período. La agrupación de peces por tamaños, como se ha hecho en la Tabla 5, agrupa también los peces aproximadamente por fecha de recolección, como puede apreciarse por las fechas que aparecen en dicha tabla.

#### *Volumen*

No se intentó medir el volumen de alimentos encontrado en los estómagos de los peces juveniles. No obstante parece que aún tomando en cuenta su tamaño menor, en comparación con los adultos, los juveniles contenían un volumen mucho menor de alimentos y menos cantidades de organismos en sus estómagos.

#### *Muestras de los barcos atuneros*

Como se ha hecho notar en la página 445, las recolecciones de peces adultos hechas por los pescadores de atún han presentado algunos problemas debido a la posibilidad de que algunos de los peces hubieran sido retenidos durante largo tiempo en los tanques de carnada de las embarcaciones antes de que se mataran, por lo que pueden haber tenido una dieta innatural, o no haber tenido alimento alguno. Fueron disponibles 14 recolecciones de peces juveniles hechas por los pescadores de atún, pero 3 de ellas no fueron utilizadas por haber tenido los estómagos vacíos o casi vacíos. El contenido estomacal de los 11 peces que fueron utilizados en el análisis no difirió notoriamente del de los peces recogidos por el personal de investigación y conservados poco después de su captura.

#### **Peces adultos**

##### *Apariencia general*

Los estómagos de las anchovetas adultas usualmente contenían cantidades apreciables de material. Este tenía un color grisáceo o pardusco y variable de una consistencia acuosa a una consistencia como la de la arcilla. Dicho material estaba principalmente constituido por fango o ocasionalmente arena, por diatomeas y otros organismos diminutos y por material no identificado. Las cantidades y proporciones de todos estos componentes variaron mucho. Este material tiende hasta cierto punto a formar pequeñas bolas o bodeques, que podrían ser deshechos al agitarlos vigorosamente en una redoma con formalina. Los estómagos de la mayoría de los peces de las muestras de los barcos atuneros, y también algunas de las otras muestras, contenían solamente fragmentos de material blancuzco desmoronable que probablemente estaba constituido en su mayor parte por mucus o por alguna secreción similar. Este material, al desintegrarse por agitación, produjo solamente muy pocas diatomeas. Tampi (1958) observó una substancia similar en los estómagos de los bangos, *Chanos chanos*, que no contenían otro material.

La cantidad de organismos en los estómagos varió considerablemente por lo que, aún cuando en cada caso fué filtrada aproximadamente la misma cantidad de contenido estomacal, las concentraciones de organismos en las placas microscópicas resultaron muy variables; no hubo manera de predecir qué tan grande fué la concentración de organismos de la apariencia

total del contenido estomacal, debiendo exceptuarse el conocimiento que se tenía de que los estómagos con sólo boronas blancuzcas contenían pocos organismos.

Los esófagos generalmente contenían poco o ningún material, pero algunas veces cuando la materia en el estómago era especialmente acuosa se encontraba también una cantidad apreciable de la misma en el esófago. Así, puede ser que el contenido estomacal acuoso sea una evidencia de una ingestión reciente de alimentos. También aparecían en los esófagos fragmentos de material blancuzco amorfo.

#### *Organismos en los estómagos*

La Tabla 7 contiene una lista por áreas de los organismos enumerados en los estómagos de las anchovetas adultas. Los porcentajes en la tabla para todas las áreas exceptuando Isla Verde y Panamá Viejo fueron obtenidos mediante el cálculo del porcentaje que cada clase de organismo proveyó en la cuenta total de organismos en cada placa microscópica, y luego promediando esos porcentajes por cada área. En cuanto a las áreas de Isla Verde y Panamá Viejo se calcularon primero los promedios mensuales de los porcentajes individuales, y luego éstos fueron promediados para obtener los promedios globales. El número de apariciones puede ser evaluado al referirse al número de muestras de cada área, lo cual es mostrado en la tabla.

En cinco de las siete áreas las diatomeas de simetría radial sobrepasaron las diatomeas de simetría bilateral; y las dos áreas en que estas últimas eran más numerosas fueron las dos áreas con el número más bajo de recolecciones.

Entre las diatomeas de simetría radial, *Melosira*, *Coscinodiscus*, *Skeletonema*, *Actinoptychus*, *Biddulphia* y *Cyclotella* fueron en ese orden aproximadamente las más importantes. *Coscinodiscus* fué el único género que se encontró en cada una de las placas. *Melosira* y *Skeletonema* variaron en su abundancia considerablemente de una muestra a otra y en ambas, particularmente *Skeletonema*, que a menudo estuvo por completo ausente. Los otros cuatro géneros se observaron en cantidades mucho más constantes. Como *Coscinodiscus*, que en promedio es considerablemente más grande que *Melosira*, es probable que ésta constituya el alimento más importante de la anchoveta adulta.

Entre las diatomeas de simetría bilateral, *Thalassionema*, *Navicula* y *Nitzschia* fueron las más importantes. La primera se manifestó abundante algunas veces y otras ausente en las muestras, mientras que las otras dos estuvieron casi siempre presentes en cantidades moderadas. Las diatomeas de simetría bilateral que no fueron identificadas eran probablemente en su mayoría *Navicula* y géneros relacionados.

Ninguno de los otros organismos fué de mucha importancia en la dieta de las anchovetas adultas. Los que se observaron con más frecuencia fueron los silicoflagelados y los granos de polen, y se encontraron abundantes conchas de rotíferos en los estómagos de unos pocos peces.

Crustáceos y/o fragmentos de éstos aparecieron en 32 de las 120 placas. Para determinar la presencia de crustáceos cada placa fué examinada en su totalidad, pero cada una de las placas contenía por lo general sólo una porción del contenido estomacal de un pez. Consecuentemente, la incidencia más baja en la aparición de crustáceos en los estómagos de peces adultos en comparación con la observada en los juveniles no es necesariamente determinativa. Sin embargo, debe notarse que la proporción de crustáceos en el volumen total de alimento de los adultos fué mucho más baja que la observada en los juveniles, y no constituyó una proporción significativa del volumen de alimento en el estómago de ninguno de los peces adultos.

La variación más notoria de una área a otra se observó en *Melosira*. Este organismo aparentemente es un alimento mucho más importante en el este que en el oeste de la entrada del Canal de Panamá. El porcentaje más alto de aparición de *Melosira* encontrado en el estómago de un pez capturado al oeste de la entrada del Canal fué de 57.1 por ciento, y fué de *M. nummuloides* en vez de *M. sulcata*, que fué, con mucho, la especie predominante de *Melosira* observada. *M. nummuloides* se encontró rara vez, y entonces sólo como unas pocas células, en todas las otras muestras. Una placa preparada con una porción del contenido estomacal de otro pez de la misma recolección no contenía *M. nummuloides* y sólo unos pocos *M. sulcata* (2.8 por ciento). Si esta placa fuera substituída por la original el porcentaje de *Melosira* disminuiría a 5.4 en el área de Isla Verde. La incidencia más alta de *M. sulcata* en una placa preparada con el contenido estomacal de un pez capturado al oeste de la entrada del Canal de Panamá fué del 22.6 por ciento.

Como *Melosira* fué el organismo predominante en el alimento de los peces de algunas áreas, pero sólo un elemento de menor importancia en el alimento de los peces de otras áreas, el porcentaje de aparición de los otros organismos fué automáticamente reducido cuando *Melosira* fué abundante, y viceversa. Para eliminar este efecto los porcentajes de los otros organismos se dan en la Tabla 8 en relación a todos los otros organismos con la excepción de *Melosira*. Aparte de *Melosira*, se encontraron pocas variaciones que parecían ser significativas entre las diferentes áreas. *Coscinodiscus* se mostró más abundante en los estómagos de los peces del área de Panamá Viejo, mientras que *Actinoptychus* y *Biddulphia* fueron menos abundante en los estómagos de los peces del área de Bahía Parita; sin embargo, este organismo varió considerablemente en abundancia de una muestra a otra, por lo que su abundancia en los estómagos de los peces de una área en la que sólo se pudo disponer de seis recolecciones no debe considerarse como de mucha significación.

Hay dos estaciones diferentes en Panamá: la estación seca, que dura desde cerca de la mitad de diciembre hasta mediados de abril, y la época lluviosa. La estación seca se debe a los fuertes vientos del norte, que también causan el afloramiento en el Golfo de Panamá, con los efectos consiguientes en el ambiente (Schaefer, Bishop y Howard, 1958; Forsbergh,

1963). Los meses que muestran los mayores efectos del afloramiento, según lo indican las temperaturas de la superficie del mar, son en el orden siguiente: marzo, febrero, abril y enero. En consecuencia, los cambios estacionales en la alimentación de los peces adultos parece que son los que más implican las diferencias entre estos cuatro meses y los otros.

En sólo dos áreas, Isla Verde y Panamá Viejo, hubo muestras suficientes como para separar los datos en intervalos mensuales. Estos datos aparecen en las Tablas 9 y 10. Las cifras fueron calculadas en la forma que se explicó respecto a la Tabla 7. No son perceptibles diferencias estacionales aparentes en la composición del contenido estomacal de los peces de cualquiera de las áreas. A primera vista diversos géneros (*Coscinodiscus*, *Actinopterychus*, *Biddulphia*, *Navicula*) parecen haber sido más abundantes en los estómagos de los peces del área de Isla Verde en marzo y abril. Una incidencia más baja en los estómagos de los géneros que se presentan erráticamente, *Melosira* y *Thalassionema*, es sin embargo la causa más probable de la incidencia mayor de los otros géneros durante estos meses.

#### *Volumen*

Se dejaron asentar los contenidos estomacales en las redomas en que fueron conservados y se estimaron sus volúmenes. Se reconocieron seis categorías y se dieron los números siguientes de índice: 0, casi vacío; 1, menos de 0.2 mililitros, pero no casi vacío; 2, 0.2 a 0.4 mililitros; 3, 0.4 a 0.6 mililitros; 4, 0.6 a 0.8 mililitros; 5, 0.8 a 1.0 mililitros.

La Tabla 11 da el volumen del material encontrado en los estómagos de los peces de las diferentes áreas. El índice promedio de todas las áreas combinadas fué 1.7, que corresponde a un poco más de 0.2 mililitros de material. Se efectuaron pruebas de contingencia del Ji-cuadrado para comparar las distribuciones de los volúmenes del material en los estómagos de los peces de las diferentes áreas con el correspondiente al de los peces de todas las áreas combinadas. Para una sola área, Isla Verde, hubo la hipótesis de que la distribución era la misma que la correspondiente a todas las áreas combinadas rechazada al nivel del 5 por ciento (Ji-cuadrado = 8.61, d.f. = 3, P = 0.05-0.02). La incidencia mayor de dos estómagos casi vacíos en los peces de dicha área fué la causa principal de la diferencia. No se sabe que significado tenga ésto o si ello fué debido simplemente a una muestra accidental.

Enero, febrero, marzo y abril son los meses que exhiben los efectos máximos del afloramiento, como se dijo anteriormente, y Howard y Landa (1958) han demostrado que el crecimiento de las anchovetas adultas se acelera durante este período. En consecuencia parece probable que la cantidad de alimento consumido durante estos cuatro meses es mayor que durante los otros meses. En la Tabla 12 los datos han sido tabulados por mes para todas las áreas combinadas. Una prueba de contingencia de Ji-cuadrado fué hecha para comparar la distribución de los volúmenes del material en los estómagos de los peces capturados en enero, febrero, marzo y abril y el de los peces capturados en los otros meses con la distribución

correspondiente a todos los meses combinados. Se obtuvo un valor de Ji-cuadrado de 4.12 con 3 grados de libertad. La probabilidad de que tal variación ocurra solamente por azar está entre 0.25 y 0.10, por lo que no se rechaza la hipótesis de que no hay diferencia entre las cantidades de material en los estómagos en los meses de mayor afloramiento y en los otros meses.

#### *Muestras de los barcos atuneros*

Se dispuso para el estudio de un total de 46 recolecciones de anchovetas adultas tomadas por los pescadores de atún. Se les dió instrucción a los pescadores de matar y congelar los peces inmediatamente después de su captura, pero aparentemente en algunos casos fueron mantenidos vivos durante algún tiempo en los tanques de carnada de los barcos. Se removió el contenido estomacal de un pez de cada una de las 46 recolecciones. Doce de los estómagos contenían cantidades considerables de fango, 5 contenían muy poco y los 29 restantes absolutamente nada. En contraste, de las 100 muestras obtenidas de otras fuentes, 72 de los estómagos contenían cantidades considerables de fango, 10 muy poco, y 18 absolutamente nada de fango. Todas las muestras de fuentes distintas a la de los barcos atuneros fueron incluidas en el estudio. Sin embargo, se temió que los peces mantenidos en los tanques para carnada de los barcos atuneros podían haber ingerido organismos pelágicos, incluyendo algunos de alta mar, que ordinariamente no formaban parte de su dieta. Todas las muestras de los barcos atuneros que contenían por lo menos un poco de fango se incluyeron en el estudio. De las 29 muestras restantes, sólo 3 fueron incluidas. La inclusión de éstas se hizo sobre la base de la mayor cantidad de detritus que se observó en los estómagos y de la similitud general del contenido encontrado en aquellos de los peces con mucho fango en sus estómagos. Las 20 muestras de los barcos atuneros que fueron retenidas tenían un índice promedio de llenura en sus estómagos de 1.4, sólo ligeramente más bajo que el índice de 1.7 que correspondió a todos los datos combinados.

Diez de las 20 placas microscópicas del contenido estomacal de los peces de las recolecciones de los barcos atuneros, pero sólo 22 de las otras 100 placas, contenían crustáceos y/o fragmentos de éstos.

Una muestra tomada de un barco atunero el 4 de agosto de 1952 cerca de la desembocadura del Río Antón, la cual fué descartada, es digna de mención. Mientras que casi todas las placas rechazadas contenían muy pocos organismos, esta placa estaba densamente cubierta con *Coscinodiscus concinnus* Smith muy grandes, hasta de 310 micras de diámetro. La mayor parte de éstos estaban muy fragmentados. Seguidamente en importancia numérica se encontraron en esta placa silicoflagelados; y los dinoflagelados fueron más comunes que lo corriente.

#### **Muestras de fondo**

Las muestras de fondo, cuya lista aparece en la Tabla 3, estaban formadas en su mayor parte de fango, pero algunas de ellas también contenían arena. La Tabla 13 ofrece una lista, por áreas, de los organismos

observados en las muestras de fondo. Las cifras fueron obtenidas del mismo modo que las de la Tabla 7, con la excepción de que los promedios mensuales no fueron calculados respecto a ninguna de las áreas.

Aparentemente la abundancia relativa de los diversos organismos encontrados en las muestras de fondo fueron muy similares a la del contenido estomacal de los peces adultos (Tabla 7). Las diatomeas fueron, con mucho, los organismos predominantes. *Melosira*, *Coscinodiscus* y *Thalassionema* fueron las diatomeas de mayor abundancia, como lo fueron en las muestras del contenido estomacal. La importancia relativa de cada uno de estos géneros en las cuatro áreas en cuestión fué notablemente cercana a la importancia relativa que tuvieron en los estómagos de los peces adultos procedentes de las mismas áreas.

Tres géneros, *Cyclotella*, *Coscinodiscus* y *Thalassionema*, fueron encontrados en todas las muestras.

*Bacteriastrum*, *Biddulphia* y *Nitzschia*, que son en su mayoría formas pelágicas, fueron menos comunes en las muestras de fondo que en las muestras del contenido estomacal de los peces adultos. El examen de las placas microscópicas a una ampliación baja reveló que los foraminíferos eran considerablemente más abundantes en las muestras de fondo que en las del contenido estomacal.

Solamente un crustáceo fué observado en las 26 muestras. En algunas de las muestras fueron también observadas pelotillas fecales, probablemente en su mayoría de copépodos.

## ANALISIS

### Forma de alimentación

Algunas especies de peces se alimentan de organismos grandes como larvas y/o juveniles, y luego cambian a ítems más pequeños conforme aumentan en edad. La sardina de California, *Sardinops caerulea*, por ejemplo, se alimenta en su mayoría de copépodos durante toda su vida, pero las juveniles grandes y las adultas consumen proporciones mayores de fitoplancton (Hand y Berner, 1960). Yamashita (1957) hizo observaciones similares sobre la sardina del lejano oriente, *S. melanosticta*, y la anchoa japonesa, *Engraulis japonicus*. June (1957) manifestó que el sábalo, *Brevoortia tyrannus*, se alimenta durante su estado larval de copépodos, pero en su estado adulto consume predominantemente "plantas y animales microscópicos, incluyendo diatomeas y flagelados." Miller (1960) informó que la alosa de molleja, *Dorosoma cepedianum*, come principalmente protozoarios y crustáceos durante sus primeras semanas de vida, y después de ese período consume sobre todo plantas diminutas. Rao y Rao (1957) encontró que las larvas de peces son los ítems principales de la dieta de la macarela india más pequeña, *Rastrelliger kanagurta*, mientras que las grandes consumen principalmente fitoplancton. Acompañando estos cambios en los hábitos alimenticios de muchos de los peces se observan aumentos en la capacidad filtradora de las branquias y en el crecimiento heterónimo del intestino.

Los cambios en los hábitos de alimentación de estos peces ocurren en diferentes estados de su desarrollo, a saber: en la alosa de molleja cuando alcanza unos 25 milímetros; en la sardina del lejano oriente y en la anchoa japonesa, a los 60 milímetros; en la sardina de California, a los 85 milímetros; y en la macarela india, a los 90 milímetros. Es posible que la anchoveta sufra un cambio similar en su alimentación pero, si así fuera, el cambio debe de ocurrir cuando mide menos de 30 milímetros de longitud. Las anchovetas de menos de unos 25 milímetros de longitud no se distinguen de las otras anchoas (Klima, Barrett y Kinnear, 1962), por lo que no se pudo investigar la alimentación de las larvas.

#### **Peces juveniles**

Las branquiaspinas de la anchoveta más pequeña examinada (31 milímetros) tenían morfológicamente un completo desarrollo, y eran tan eficientes como las de las adultas para filtrar el fitoplancton del agua (Tabla 4). El intestino relativamente más corto de los peces juveniles hace pensar, por otra parte, en una dieta carnívora. El examen del contenido estomacal mostró que el fitoplancton, y no el zooplancton, era el ítem principal de la dieta de los juveniles, aún cuando el zooplancton constituyó una proporción mayor del alimento en los juveniles que en los adultos.

Ha habido una controversia y una especulación considerables sobre la relativa importancia de la alimentación filtrada y del alimento en partículas en la sardina de California, *Sardinops caerulea* (Hand y Berner, 1960). Sin embargo entre las anchovetas juveniles la incidencia de zooplancton en los estómagos es baja y los organismos del zooplancton que han sido ingeridos son diminutos, por lo que la alimentación filtrada debe ser más importante que la alimentación en partículas, si es que ésta última es practicada en modo alguno.

Una pequeña cantidad de fango fué encontrada en el estómago de un pez de 82 milímetros de longitud capturado en la Isla Melones el 11 de marzo de 1960. Se examinaron también los estómagos de otros cinco peces de la misma recolección, y todos ellos contenían también fango. La presencia de fango en los estómagos sugiere que los peces se alimentan en el fondo y que deben ser incluidos con los peces adultos, pero su tamaño pequeño, la fecha temprana y la localización indica que se trataba de juveniles. Además de fango, los estómagos contenían material parecido al fitoplancton. *Skeletonema costatum* fué el organismo dominante en los estómagos, y muchos dinoflagelados también estaban presentes. Ambos son organismos de la comunidad pelágica. *Melosira sulcata* y las diatomeas de simetría bilateral, más probables de ser halladas en los estómagos de los peces que se alimentan en el fondo, estaban casi ausentes. Consecuentemente, a pesar de la presencia de fango en sus estómagos, los peces fueron incluidos con los juveniles. Tal vez se encontraban en un estado de transición, errantes aquí y allí entre los dos ambientes que los rodeaban y alimentándose en ambos. Scofield (1934) encontró rastros de fango en el estómago de un ejemplar juvenil de la sardina de California,

a pesar de que esta especie no es nunca de alimentación iliófaga hasta donde ha podido saberse.

#### **Peces adultos**

Algunas especies de peces son de alimentación iliófaga como los adultos, incluyendo la alosa de molleja, *Dorosoma cepedianum* (Wier y Churchill, 1945), la alosa de aleta de hebra, *D. petenense* (Haskell, 1959), el arenque de Perth, *Fluviolosa vlaminghi* (Thomson, 1957), el bango, *Chanos chanos* (Hiatt, 1947; Tampi, 1958; Chandy y George, 1960; Schuster, 1960), las lisas, *Mugil* spp. (Hiatt, 1947; Sarojini, 1951; Pillay, 1953; Thomson, 1954), *Mulloides auriflamma* (Al-Hussaini, 1946), *Gadusia chapra* (Kapoor, 1958), y *Colisia fasciata* (Chandy y George, 1960). El hecho de que ellos tienen mollejas ha sido mencionado con respecto a todos exceptuando el arenque de Perth, que probablemente también tiene una.

La alosa de molleja (Wier y Churchill, 1945), el bango (Schuster, 1960), las lisas (Günther, 1861; Hiatt, 1947; Pillay, 1953; Thomson, 1954; Ebeling, 1957), y *Mulloides auriflamma* (Al-Hussaini, 1946) han sido actualmente observados cuando ingieren material del fondo. Wier y Churchill (1945) manifiestan que las alosas de molleja fueron observadas al remover con sus colas el fango del fondo y luego aparentemente tragarlo. Las lisas se han visto al tomar fango y/o arena del fondo en su boca y luego arrojarlo. Thomson (1954) escribió: "La cavidad bucal está forrada por un epitelio estratificado con abundantes papilas gustatorias y células mucosas. La materia sólida contenida en el agua es filtrada por las branquias. El material de tamaño conveniente pasa al esófago por contracción muscular—presumiblemente sólo cuando las papilas gustatorias avisan que hay alimento. De otro modo, las partículas de arena o de fango son arrojadas de la boca. Esta reacción característica de escupir, que puede observarse claramente en un acuario y cuando los peces se alimentan en bajíos, revela la presencia de las lisas a los pescadores, quienes denominan las manchas de fango producidas por estos peces con la expresión de 'agua de lisa'." Todos estos observadores han puesto énfasis al referirse a la expulsión de las partículas gruesas de la boca. Sin embargo parece que las partículas finas de fango pasan a través de las branquias junto con el agua, mientras que las diatomeas, etc., son retenidas por las branquias, y así el estómago tiene una concentración más alta de materia orgánica que el fango original.

Wier y Churchill (1945) describieron la alimentación iliófaga de la alosa de molleja en un ambiente artificial, pero Kutkuhn (1958) y Miller (1960) pusieron énfasis en la propensión de este pez a alimentarse de fitoplancton. Este es probablemente un pez hábil para alimentarse, prefiriendo tal vez el fitoplancton cuando es disponible. Haskell (1959) dedujo por el contenido estomacal de la alosa de aleta de hebra que este pez era tanto de alimentación iliófaga como fitoplanctónica. Chacko (1945, 1949) consideró que el bango come plancton porque consume plantas y animales

microscópicos, muchos de ellos elementos del plancton, mientras que Hiatt (1947) lo conceptuó como principalmente iliófago y ramoneador de epifitos. Schuster (1960) hizo notar que el fitoplancton observado en los estómagos por Chacko (1945, 1949) pudo fácilmente haberse asentado en el fondo antes de ser consumido. Consideró el bango como un pez hábil para su alimentación. Chacko y Venkatraman (1945) encontraron principalmente diatomeas en los estómagos de 12 especies de lisas, y sobre esta base las denominaron como ingestoras de plancton. Los investigadores subsiguientes (Hiatt, 1947; Sarojini, 1951; Pillay, 1953; Thomson, 1954) consideraron unánimemente que esas especies son principalmente iliófagas y ramoneadoras de epifitos.

La alimentación de la anchoveta realmente no ha sido observada en el ambiente natural en que habita. El contenido estomacal por sí solo no es suficiente para determinar la forma exacta en que se alimenta, ya que en las aguas someras en que viven los organismos pelágicos se hunden hasta el fondo antes de morir y de ser desintegrados y los organismos bénticos diminutos, detritus y fango son barridos del fondo por la acción de las olas y de las corrientes.

La presencia de fango en los estómagos de la mayoría de las anchovetas examinadas demuestra que se alimentan con el material del fondo, ya sea ingerido directamente del fondo o filtrado del agua. La notable similitud entre la composición de los organismos en el contenido estomacal y en las muestras de fondo es una indicación de que la mayor parte o todo el material encontrado en los estómagos procede del fondo en vez de plancton verdadero.

El tracto digestivo de la anchoveta es similar al de la alosa de muelleja, del que se ha dicho que remueve el fango del fondo con su cola, para luego ingerirlo, y al del bango, las lisas y el *Mulloidés auriflamma*, los cuales han sido observados ingiriendo material del fondo. Los pescadores generalmente tienen a las aves buceadoras como indicadoras de la presencia de anchovetas en un área, y luego buscan las áreas especialmente fangosas, las cuales consideran producidas por las anchovetas que, al comer, remueven el fondo, y así decidir exactamente donde echar sus redes. Esto nos dá la evidencia de que las anchovetas realmente remueven el fondo, presumiblemente en el proceso de su alimentación, en vez de alimentarse completamente con el material del fondo que es barrido y levantado por las olas y las corrientes.

La presencia de fango en los estómagos es presumiblemente una evidencia de una ingestión reciente de material del fondo, pero la falta de fango no indica, sin embargo, necesariamente una alimentación con plancton verdadero, sino simplemente la ausencia de una alimentación reciente de material del fondo. Casi todos los estómagos en que no se encontró fango contenían muy pocos organismos, como si los peces no se hubieran alimentado en modo alguno.

Suponiendo que la anchoveta adulta toma su alimento principalmente

del fondo, es difícil establecer si normalmente consume o no algún alimento de plancton verdadero. En 1958, 1959 y 1960 fueron mantenidas grandes cantidades de anchovetas adultas en viveros anclados en aguas claras a unos 15 metros de profundidad en el puerto de la Isla Taboga (Bayliff y Klima, 1962). Esta área no es la habitación normal de las anchovetas adultas. El 26 de mayo de 1960 algunas de esas anchovetas fueron liberadas cerca de los viveros cuando los experimentos con ellas fueron terminados. Desapareciendo inmediatamente, pero al día siguiente se observó un grupo de anchovetas, presumiblemente formado por las que se liberaron la víspera, que nadaban rápidamente bajo los viveros formando un cardumen muy apretado. Se observó que los peces tenían ampliamente abiertos los opérculos, por lo que presumiblemente debían de haber recogido fitoplancton en sus branquias si era que había alguno en el agua. Esta es una evidencia de que son capaces de alimentarse de plancton, pero esto no prueba de que realmente lo hacen en su ambiente natural.

La presencia en los estómagos de cantidades considerables de *Bacteriastrium*, una diatomea pelágica, puede indicar alimentación de plancton. En una muestra del contenido estomacal de un pez que se capturó en Panamá Viejo entre el 28 de noviembre y el 11 de diciembre de 1958, *Bacteriastrium* constituyó el 15.4 por ciento de los organismos enumerados, mientras que en otra de un pescado cogido en Playa Coco el 21 de diciembre de 1954 constituyó el 31.4 por ciento de los organismos. En ninguna otra muestra el porcentaje de *Bacteriastrium* excedió el 5 por ciento (excepto en una muestra duplicada que figura en la Tabla 15, que no está incluida entre las 120 muestras en que el estudio está basado). El material de los estómagos de ambos peces no contenía fango, y tenía la apariencia de fitoplancton. Sin embargo, no es seguro que hubiera tenido lugar alimentación de plancton, y aunque así fuera, *Bacteriastrium* no es un indicador infalible de alimentación exclusiva de plancton, ya que fué hallado en cantidades pequeñas en los estómagos de unos peces que contenían fango.

En 1958 y 1959 las peces mencionados anteriormente de los experimentos en los viveros fueron alimentados con harina de maíz finamente molida, la cual hicieron esfuerzos para ingerirla según se observó, y en 1960 no se les dió alimento. Siendo o nó alimentados los peces llegaron a una extenuación extrema, pero durante los tres años sobrevivieron por varias semanas o meses cantidades substanciales de peces en los viveros. Una comparación superficial de la condición de los peces entre los tres años no indica de que la harina de maíz fuera de algún beneficio. Hubo abundancia de algas filamentosas que crecían en las paredes interiores de los viveros, pero no se observó que los peces trataran de ramonear en ellas como probablemente lo hubiera hecho el bango (Schuster, 1960) y la lisa, *Mugil tade* (Pillay, 1953).

Algunos de los peces mantenidos en los viveros por períodos largos de tiempo fueron conservados después de terminar los experimentos. Fué

examinado el contenido estomacal de uno de éstos, un espécimen de 121 milímetros de longitud que había sido capturado el 8, 9 o el 10 de junio de 1959 y mantenido en cautividad hasta el 22 de diciembre de 1959. El estómago contenía menos de 0.1 mililitros de material. Diatomeas pelágicas y fragmentos de éstas eran los constituyentes de mayor importancia reconocibles, seguidos de pedazos de algas filamentosas y dinoflagelados. Como ocurrió con el contenido estomacal de todos los peces, se presentó considerable material irreconocible.

El pez cuyo contenido estomacal fué examinado era el de una hembra casi sexualmente madura. La anchura de las gónadas era de 8 milímetros; la longitud máxima de los huevos, de unos 0.7 milímetros; y la longitud modal superior de éstos, cerca de unos 0.6 milímetros. De acuerdo con Howard y Landa (1958), este pez debía de estar casi listo para desovar y, yá que las anchovetas no se encuentran maduras en junio que fué el tiempo en que los peces se introdujeron en los viveros, evidentemente maduró en el confinamiento. El desove aparece generalmente en noviembre y diciembre (Howard y Landa, 1958), por lo que el desarrollo sexual había sido más o menos normal a pesar de la dieta.

Únicamente con una excepción fueron encontradas solamente diatomeas y otros organismos muy diminutos en los tractos digestivos de las anchovetas adultas. La excepción fué una recolección de 22 peces de 114 a 130 milímetros de longitud capturados con una rastra de una red de arrastre el 30 de diciembre de 1957 frente a la desembocadura del Río Juan Díaz. El total del contenido estomacal de todos estos peces fué examinado a una ampliación de 18 y 27. Dieciseis de los estómagos no contenían nada que no fuera común, tres contenían de uno a tres copépodos de más o menos un milímetro de longitud, dos contenían escamas de peces y uno contenía crustáceos más grandes y unas pocas escamas de peces.

Las escamas de los peces, que eran de  $1\frac{1}{2}$  a 3 milímetros en diámetro y parecían ser de peces clupeidos o engráulidos, estaban agrupadas en el extremo posterior del esófago. Uno de los peces tenía 19 escamas; otro, 20; y el que contenía crustáceos más grandes tenía 4 escamas. No se observaron huesos. Esto, además del hecho de que las escamas debían de haber provenido de peces algo grandes, hizo pensar que era muy improbable que las anchovetas actualmente estuvieran haciendo presa de peces. Además, las escamas de muchos clupeidos y engráulidos se desprenden fácilmente, por lo que resulta un hecho común en operaciones de pesca, y probablemente también en la naturaleza. Chacko y Venkatraman (1945) observaron escamas de peces en el estómago de una lisa india, *Mugil jerdoni*, que probablemente se alimenta de la misma manera que la anchoveta, pero no dieron explicación acerca de su origen. Lewis (1929) halló escamas en los estómagos de las sardinias de California, *Sardinops caerulea*, y atribuyó su presencia a la ingestión de escamas sueltas cuando los peces tratan de tragar agua en el lanchón poco tiempo después de ser capturados. No parece que las anchovetas adquirieran las escamas exactamente del mismo

modo, ya que las capturas de las redes de arrastre son generalmente reducidas y se esparcen en una capa muy delgada sobre la cubierta de la embarcación. Sin embargo, es muy posible que las escamas fueran ingeridas en la red mientras ésta era arrastrada a lo largo del fondo. También es posible que los peces ingirieran las escamas junto con el fango del fondo, o además que las tomaran del agua al moverse hacia el fondo. Tal vez las escamas se encontraban en abundancia poco común dentro del área debido a los peces o a las aves voraces que llegan a comer en los cardúmenes grandes de clupeidos o engráulidos, o al lavado de la cubierta de un barco camaronero después de una captura grande de estos peces.

Se encontraron cinco fragmentos de crustáceos más grandes en el estómago de un pez. Esos fragmentos representaban por lo menos dos especímenes, ambos decápodos, y cada uno de ellos podía haber medido un poquito más de un centímetro de longitud. No se sabe si el pez capturó esos crustáceos vivos o los consumió después de muertos.

El mismo día se había hecho una recolección de 21 anchovetas frente a la desembocadura del Río Pacora, también en un solo arrastre de una red de arrastre. Se examinó el contenido estomacal de 10 de esos peces y no se encontró en ellos nada desusado aparte del hecho de que había arena gruesa en cantidades variables.

No se observaron crustáceos mayores ni escamas de peces en el contenido estomacal de ninguno de los otros peces, los cuales fueron todos examinados a simple vista. En consecuencia, parece que las anchovetas capturadas frente al Río Juan Díaz habían estado alimentándose en esa fecha en forma desusada.

#### **Validez de los resultados**

Los datos sobre el contenido estomacal en este informe se basaron en 120 recolecciones de anchovetas adultas y en 34 de juveniles. Generalmente fué removido el contenido estomacal de un solo pez de cada recolección de adultos, y de no más de 10 ejemplares de cada recolección de juveniles. En cuanto a éstos últimos el contenido estomacal de cada grupo de peces fué combinado antes de su examen. En la mayoría de los casos sólo una porción del contenido estomacal de cada pez adulto fué usada para preparar las placas microscópicas. Entonces sólo una parte de los organismos en cada placa fué enumerada, a menos que hubiera un número menor de 100 unidades en toda la placa. Así las recolecciones fueron muestras de los peces que estaban disponibles, los peces de las recolecciones cuyo contenido estomacal fué removido eran submuestras de esas muestras, y los organismos enumerados eran submuestras ulteriores. Las muestras fueron tomadas de todas las recolecciones que estaban disponibles con el propósito de obtener resultados tan cercamente representativos como fuese posible, sin el examen de un número mayor de especímenes, del promedio del contenido estomacal de la anchoveta. De modo similar, los organismos fueron enumerados en campos distribuidos sobre la totalidad de cada placa a fin de eliminar posibles errores debidos a la distribución no casual de los organismos en las placas.

Como no se conoce la naturaleza de las distribuciones del muestreo en los diversos estados del mismo, no hay medio de determinar con exactitud el grado en que las frecuencias resultantes de la aparición de los organismos son representativas de aquéllos dentro de los estómagos de la población entera de anchovetas. Consecuentemente los datos deben ser interpretados con cuidado. Del examen a simple vista y microscópico del contenido estomacal de los especímenes de las recolecciones hechas en la misma área en el mismo día o con 1 o 2 días de diferencia (Tabla 14) y de los especímenes duplicados de las mismas recolecciones (Tabla 15) parece, sin embargo, que la variabilidad del muestreo, aunque no está especificada, no es tan grande como para invalidar las conclusiones limitadas que se han inducido.

Además de las consideraciones expuestas anteriormente, queda el problema de hasta qué punto son indicativos los organismos enumerados de los elementos de los cuales derivan los peces su nutrición. El tamaño y/o la falta de exoskeletones que resisten al deterioro y a la digestión de algunos organismos, tales como bacterias y flagelados sin armazón, hace imposible de descubrir su presencia en los estómagos. Además, el método de enumeración no toma en cuenta las variaciones en el tamaño o el valor nutritivo de las diversas clases de organismos, por lo que las relativas frecuencias de las cantidades no reflejan necesariamente su relativa contribución a la nutrición de los peces. Además, no se sabe la importancia del papel que pueda desempeñar en la nutrición de los peces el detritus orgánico ni la importancia relativa de los diversos componentes en el origen del detritus.

Las diatomeas y los flagelados son los principales productores de materia orgánica en la mayor parte del mar, incluyendo el Golfo de Panamá. Las diatomeas han demostrado ser los organismos más importantes de la dieta y los flagelados con armazón sólo un componente de menor trascendencia, pero no se sabe la importancia que tienen los flagelados sin armazón. En las aguas someras en que habita la anchoveta muchos de los organismos pelágicos alcanzan probablemente el fondo antes de morir, o por lo menos antes de desintegrarse. Además suficiente luz del sol alcanza aparentemente el fondo para permitir el crecimiento de las diatomeas bentónicas. De manera que una parte considerable del alimento adquirido por los peces adultos, que lo ingieren en el fondo o cerca de éste, está constituido por diatomeas vivas o que acaban de morir, y posiblemente por flagelados sin armazón; el detritus es probablemente en su mayor parte del mismo origen, además de las bacterias que destruyen los organismos. Así pues, la anchoveta está cerca del fondo de la cadena alimenticia, consumiendo organismos vivos los cuales estaban recientemente formados de materia inorgánica y organismos muertos y detritus que estaban bajo la transformación de la materia inorgánica.

#### APENDICE

Este apéndice contiene observaciones sobre la identidad de los organismos hallados en el estómago de las anchovetas. Aunque no se hizo el

intento de identificar las diatomeas más allá del género, se reconocieron algunas especies. Además, el Dr. Taro Kanaya y el Sr. Theodore J. Smayda identificaron un número considerable de especies en las placas microscópicas que examinaron. Los géneros (o grupos más altos) que no figuran en las listas son aquéllos cuyas correspondientes especies (o géneros) no fueron identificados. No debe interpretarse que las especies enumeradas fueron solamente las observadas; en muchos casos otras fueron vistas pero no identificadas.

*Melosira*. *M. sulcata* (Ehrenberg) fué con mucho el representativo más abundante de este género. *M. nummuloides* (Dillwyn) fué vista en unas pocas placas, y se manifestó abundante en una de ellas.

*Stephanopyxis*. *S. turris* (Greville y Arnott).

*Skeletonema*. *S. costatum*. (Greville.)

*Cyclotella*. *C. striata* (Kützing) y *C. stylorum* Brightwell fueron observadas, siendo la primera más común.

*Coscinodiscus*. Las siguientes especies fueron observadas aproximadamente en el orden de abundancia que se da a continuación: *C. lineatus* Ehrenberg, *C. Rothii* var. *subsalsa* (Juhlin-Dannfelt), *C. Rothii* (Ehrenberg), *C. excentricus* Ehrenberg, *C. curvatulus* Grunow, *C. oculus iridis* Ehrenberg, *C. divisus* Grunow, *C. perforatus* var. *Pavillardi* (Forti), *C. denarius* Schmidt, *C. marginatus* Ehrenberg, *C. radiatus* Ehrenberg, *C. perforatus* Ehrenberg y *C. argus* Ehrenberg (probablemente).

*Actinoptychus*. *A. undulatus* (Bailey) fué con mucho el representativo dominante de este género. *A. splendens* (Shadbolt) apareció en unas pocas placas.

*Asteromphalus*. *A. Hiltonianus*.

*Actinocyclus*. *A. Ehrenbergi* Ralfs y *A. subtilis* (Gregory) fueron observados, siendo el primero más común.

*Rhizosolenia*. *R. setigera* Brightwell, *R. Bergonii* Peragallo, *R. calcaravis* Schultze y *R. leptocylindrus* fueron observados; el primero predominó.

*Chaetoceros*. Las setas fueron un ítem común en las placas, pero las células por sí mismas fueron encontradas sólo con muy poca frecuencia, por lo general como esporos latentes.

*Triceratium*. *T. favus* Ehrenberg y *T. dubium* Brightwell fueron observados; predominó el primero.

*Biddulphia*. *B. alternans* (Bailey) y *B. aurita* (Lyngbye) fueron las dos especies más comunes que se vieron. *B. longricuris* Greville, *B. mobiliensis* Bailey, *B. rhombus* (Ehrenberg) y *B. sinensis* Greville fueron observadas también. Espinas, probablemente de *B. sinensis*, fueron un ítem común en las placas.

*Thalassionema*. *T. nitzschioides* Grunow.

*Thalassiothrix*. *T. longissima* Cleve y Grunow y *T. Frauenfeldii* Grunow.

*Campyloneis*. *C. Grevillei* (Smith).

*Diploneis*. *D. bombus* Ehrenberg.

*Navicula*. *N. lyra* var. *subcarinata* Grunow, *N. gastrum* Ehrenberg y *N. patula* Smith.

Diatomeas sigmoides. Consistieron éstas enteramente, o casi enteramente, de *Gyrosigma* y *Pleurosigma*, aunque es posible que unas pocas *Nitzschia* hayan sido incluidas. *Pleurosigma elongatum* Smith fué la única especie identificada.

*Nitzschia*. *N. panduriformis* Gregory y una especie no identificada fueron los representativos más comunes de este género. Las otras especies identificadas fueron *N. insignis* var. *Smithi* Ralfs, *N. longissima* (Brébisson), *N. delicatissima* Cleve y *N. paradoxa* (Gmelin).

*Surirella*. *S. fluminensis* (Grunow).

Diatomeas de simetría bilateral no identificadas. *Navicula* y *Nitzschia* se consideran las principales constituyentes de esta categoría. Sin duda, algunos otros géneros, unos figuran en las tablas y otros no, están también incluidos.

Silicoflagelados. *Dictyocha*, *Ebria* y *Mesocena*.

Dinoflagelados. *Gymnodinium*, *Peridinium* y *Ceratium*.

Además de los géneros y especies cuya lista aparece en las tablas y que han sido ya mencionadas, el Dr. Kanaya y el Sr. Smayda observaron las formas siguientes, las cuales no fueron vistas o no fueron identificadas por el autor en el curso de la enumeración de los organismos en las placas. *Endictya robusta*, *Thalassiosira decipiens* (Grunow), *Eupodiscus* sp., *Roperia tessellata* (Roper), *Lithmodesmium undulatum* Ehrenberg, *Tabellaria* sp., *Raphoneis surirella* (Ehrenberg), *Pseudoeunotia doliolus* (Wallich), *Cymatopleura* sp., *Stauroneis* sp., *Trachyneis aspera* (Ehrenberg) y cocolitóforos.

Solamente fueron identificados pequeños copépodos entre los crustáceos encontrados en los estómagos, con la excepción de los decápodos mencionados en la página 452.

Los huevos eran probablemente de crustáceos.

## LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA

Al-Hussaini, A. H.

- 1946 The anatomy and histology of the alimentary tract of the bottom-feeder, *Mulloides auriflamma* (Forsk.).  
Jour. Morph., Vol. 78, pp. 121-153.

Barrington, E. J. W.

- 1957 The alimentary canal and digestion.  
pp. 109-161. In M. E. Brown, The Physiology of Fishes, Vol. 1, Metabolism, New York, Academic Press, Inc., xiii, 447 pp.

Bayliff, W. H., and E. F. Klima

- 1962 Live-box experiments with anchovetas, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama.  
Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Vol. 6, No. 8, pp. 333-404 (English), 405-446 (Spanish).

Chacko, P. I.

- 1945 On the food and alimentary canal of the milk-fish *Chanos chanos* (Forsk.).  
Current Sci., Vol. 14, No. 9, pp. 242-243.

- 1949 Food and feeding habits of the fishes of the Gulf of Mannar.  
Proc. Indian Acad. Sci., Part B, Vol. 29, No. 3, pp. 83-97.

Chacko, P. I., and R. S. Venkatraman

- 1945 On the food of mullets.  
Current Sci., Vol. 14, No. 3, p. 79.

Chandy, M., and M. G. George

- 1960 Further studies on the alimentary tract of the milk-fish *Chanos* in relation to its food and feeding habits.  
Proc. Nat. Inst. Sci. India, Part B, Vol. 26, No. 3, pp. 126-134.

Cholnoky, B. J. von

- 1960 Beitrage sur Kenntnis der Diatomeenflora von Natal (Südafrika)  
Nova Hedwigia, Vol. 2, No. 1-3, 128 pp.

Cupp, E. E.

- 1943 Marine plankton diatoms of the west coast of North America.  
Bull. Scripps Inst. Ocean., Vol. 5, No. 1, pp. 1-238.

Curl, H., Jr.

- 1959 The phytoplankton of Apalachee Bay and the northeastern Gulf of Mexico.  
Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, Vol. 6, pp. 277-320.

Davies, D. H.

- 1957 The South African pilchard (*Sardinops ocellata*). Preliminary report on feeding off the west coast, 1953-56.  
Inves. Rep. Div. Fish. South Africa, No. 30, 40 pp.

- Ebeling, A. W.  
1957 The dentition of eastern Pacific mullets, with special reference to adaption and taxonomy.  
*Copeia*, No. 3, pp. 173-185.
- Forsbergh, E. D.  
1963 Some relationships of meteorological, hydrographic, and biological variables in the Gulf of Panama.  
*Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.*, Vol. 7, No. 1, pp. 1-54 (English), 55-109 (Spanish).
- Fritsch, F. E.  
1935 *The Structure and Reproduction of the Algae*, Vol. 1.  
Cambridge University Press, xvii, 791 pp.
- Günther, A.  
1861 *Catalogue of the Fishes of the British Museum*, Vol. 3.  
London, xxv, 586 pp.
- Hagelstein, R.  
1939 Diatomaceae.  
*In Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands*, Vol. 8, No. 3, pp. 313-450, *New York Acad. Sci.*
- Hand, C. H., and L. Berner, Jr.  
1959 Food of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*).  
*Fish. Bull. U. S. Fish Wildlife Serv.*, Vol. 60, No. 164, pp. 175-184.
- Harder, W.  
1958 The intestine as a diagnostic character in identifying certain clupeoids (Engraulididae, Clupeidae, Dussumieriidae) and as a morphometric character for comparing anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) populations.  
*Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.*, Vol. 2, No. 8, pp. 365-380 (English), 381-388 (Spanish).
- Haskell, W. L.  
1959 Diet of the Mississippi threadfin shad, *Dorosoma petenense atchafalaya*, in Arizona.  
*Copeia*, No. 4, pp. 298-302.
- Hiatt, R. W.  
1947 Food-chains and the food cycle in Hawaiian fish ponds.—Part I. The food and feeding habits of mullet (*Mugil cephalus*), milkfish (*Chanos chanos*), and the ten-pounder (*Elops machnata*).  
*Trans. Amer. Fish. Soc.*, Vol. 74, pp. 250-261.
- Holmes, R. W.  
1962 The preparation of marine phytoplankton for microscopic examination and enumeration on molecular filters.  
*Spec. Sci. Rep. — Fish. U. S. Fish Wildlife Serv.*, No. 433, iii, 6 pp.

Howard, G. V., and A. Landa

- 1958 A study of the age, growth, sexual maturity, and spawning of the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) in the Gulf of Panama. Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Vol. 2, No. 9, pp. 389-437 (English), 438-467 (Spanish).

Hustedt, F.

- 1927-1962 Die Kieselalgen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz mit Berücksichtigung der übrigen Laender Europas sowie der angrenzenden Meeresgebeite.

*In* Dr. L. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz, Band 7, Teil 1, Lief. 1-5, 920 pp., 1927-1930; Teil 2, Lief. 1-6, 845 pp., 1931-1959; Teil 3, Lief. 1-2, 348 pp., 1961-1962 (incomplete).

- 1955 Marine littoral diatoms of Beaufort, North Carolina. Bull. Duke Univ. Mar. Sta., No. 6, 67 pp.

June, F. C.

- 1957 Biological investigation of Atlantic coast menhaden. Proc. Gulf Carib. Fish. Inst., No. 9, pp. 99-106.

Kapoor, B. G.

- 1958 The morphology and histology of the alimentary tract of a plankton feeder *Gadusia chapra* (Hamilton). Ann. Mus. Stor. Nat. Genova, Vol. 70, pp. 8-32.

Klima, E. F., I. Barrett, and J. E. Kinnear

- 1962 Artificial fertilization of the eggs, and rearing and identification of the larvae of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*. Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Vol. 6, No. 4, pp. 153-165 (English), 166-178 (Spanish).

Kutkuhn, J. H.

- 1958 Utilization of plankton by juvenile gizzard shad in a shallow prairie lake. Trans. Amer. Fish. Soc., Vol. 87, pp. 80-103.

Lewis, R. C.

- 1929 The food habits of the California sardine in relation to the seasonal distribution of microplankton. Bull. Scripps Inst. Ocean., Tech. Ser., Vol. 2, No. 3, pp. 155-180.

Miller, R. R.

- 1960 Systematics and biology of the gizzard shad (*Dorosoma cepedianum*) and related fishes. Fish. Bull. U. S. Fish Wildlife Serv., Vol. 60, No. 173, pp. 371-392.

Pillay, T. V. R.

- 1953 Studies on the food, feeding habits and alimentary tract of the grey mullet, *Mugil tade* Forskal. Proc. Nat. Inst. Sci. India, Part B, Vol. 19, No. 6, pp. 777-827.

Rao, K. V. N., and K. P. Rao

- 1957 Differences in the food of the young and the adult Indian mackerel, *Rastrelliger kanagurta* (Cuv.).  
Nature, Vol. 180, No. 4588, pp. 711-712.

Sarojini, K. K.

- 1951 The fishery and biology of the Indian grey mullets—a review.  
Jour. Zool. Soc. India, Vol. 3, No. 1, pp. 159-179.

Schaefer, M. B.

- 1954 Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1953.  
Ann. Rep. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. 1953, pp. 18-50 (English), 51-87 (Spanish).

Schaefer, M. B., Y. M. M. Bishop, and G. V. Howard

- 1958 Some aspects of upwelling in the Gulf of Panama.  
Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Vol. 3, No. 2, pp. 77-111 (English), 112-132 (Spanish).

Schuster, W. H.

- 1960 Synopsis of biological data on milkfish *Chanos chanos* (Forsk.), 1775.  
F. A. O. Fish. Biol. Synop., No. 4, vi, 59 pp.

Scofield, E. C.

- 1934 Early life history of the California sardine (*Sardina caerulea*), with special reference to distribution of eggs and larvae.  
Fish Bull. Calif. Div. Fish Game, No. 41, 48 pp.

Tampi, P. R. S.

- 1958 On the food of *Chanos chanos* (Forsk.).  
Indian Jour. Fish., Vol. 5, No. 1, pp. 107-117.

Thomson, J. M.

- 1954 The organs of feeding and the food of some Australian mullet.  
Austral. Jour. Mar. Fresh. Res., Vol. 5, No. 3, pp. 469-485.  
1957 The food of Western Australian estuarine fish.  
Fish. Bull. Fish. Dept. West. Austral., No. 7, 13 pp.

Wier, H. C., and E. P. Churchill

- 1945 The anatomy and histology of the digestive system of the gizzard shad *Dorosoma cepedianum* (LeSueur).  
Proc. South Dakota Acad. Sci., Vol. 25, pp. 34-43.

Yamashita, H.

- 1957 On the relation between the food and the shape of the intestines of sardine, jack mackerel, mackerel and their kindred species found in the west coast of Kyushu.  
Bull. Sekai Reg. Fish. Res. Lab., Vol. 11, pp. 55-68.