

Alimentación y relaciones tróficas de peces costeros de la zona norte de Chile

Marianela Medina, Miguel Araya & Claudio Vega

Departamento de Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Casilla 121, Iquique, Chile

e-mail: marianela.medina@unap.cl

RESUMEN. Se analiza la alimentación y relaciones tróficas de especies ícticas de la zona costera del norte de Chile considerando la importancia relativa de las presas, diversidad y sobreposición trófica interespecífica. Se capturó un total de 632 ejemplares con arpón mediante buceo apnea de mayo de 1998 a mayo de 1999. Se colectó 16 especies aunque sólo ocho fueron consideradas en los análisis por su mayor frecuencia en las capturas. Estas especies fueron *Paralabrax humeralis*, *Hemilutjanus macrophthalmos*, *Cheilodactylus variegatus*, *Pinguipes chilensis*, *Anisotremus scapularis*, *Acanthistius pictus*, *Semicossyphus maculatus* y *Oplegnathus insignis*. Los resultados indican que todas las especies son carnívoras con comportamientos tróficos carcinófagos e ictiófagos principalmente en las dos primeras especies de peces, con *Rhynchocynetes typus* como presa principal y moluscos gastrópodos, poliquetos y equinodermos en las otras especies. La mayoría presenta tendencia a la eurifagia, con excepción de *S. maculatus* y *O. insignis*. Las interacciones tróficas entre especies muestran baja sobreposición dietaria al nivel de similitud promedio de un 30%, indicando que estas especies serían generalistas en sus hábitos tróficos pudiendo cambiar sus estrategias alimentarias evitando así la competencia por los recursos presas.

Palabras claves: alimentación, relaciones tróficas, peces costeros, norte de Chile.

Feeding and trophics relationships of coastal fish off northern Chile

ABSTRACT. The feeding and trophic relationships of the fish species from the coastal zone of northern Chile were analyzed. The analysis was carried out considering the relative importance of the preys, diversity and inter-specific trophic superposition. A total of 632 individuals belonging to 16 species were collected through dive during the period between May 1998 and May 1999. Out of these, eight species were selected considering their highest frequency in the samples: *Paralabrax humeralis*, *Hemilutjanus macrophthalmos*, *Cheilodactylus variegatus*, *Pinguipes chilensis*, *Anisotremus scapularis*, *Acanthistius pictus*, *Semicossyphus maculatus* and *Oplegnathus insignis*. The results showed that the analyzed species are carnivorous with carcinophagous and ichthyophagous behaviors. This is more evident in *P. humeralis* and *H. macrophthalmos*, for which the principal prey was *Rhynchocynetes typus*. For the other ones the principal preys were gastropods mollusks, polychaetes and echinoderms. Except from *S. maculatus* and *O. insignis* most of the species showed a tendency to euriphagy. The trophic interactions showed a low dietary overlap with a 30% of similarity wich indicates that the species would have a trophic range that would allow them to be able to change their alimentary strategy avoiding competition for preys.

Key words: feeding, trophic relationships, coastal fishes, northern Chile.

INTRODUCCIÓN

La zona norte de Chile se caracteriza por la abundancia de peces costeros y alta diversidad de especies. Muchas especies son de importancia en la pesca artesanal, además de aquellas foráneas que apa-

recen durante años con eventos de El Niño y que también constituyen recursos alternativos (Soto, 1985; Hoyos *et al.*, 1985).

La escasa literatura existente sobre la alimenta-

ción de peces costeros en esta zona es más bien descriptiva, siendo enfocada sobre una o varias especies (Gallardo, 1979; Fuentes, 1981a, 1981b, 1982; Jaime & Kong, 1992), donde son escasos los análisis sobre interacciones tróficas intra e interespecíficas y cambios en la conducta trófica con el crecimiento de estos peces.

No obstante, en los últimos años destacan los estudios de Cifuentes & Vargas (1998) y Vargas *et al.* (1999a, 1999b) sobre interacciones tróficas de peces en ambientes costeros arenosos y rocosos, que son comunes en el submareal del litoral de Iquique. Los análisis de la composición trófica frecuentemente son más cualitativos que cuantitativos al no incluir la contribución en peso o volumen de las presas en la dieta, que son de gran importancia como parámetros de entrada en análisis que están a la vanguardia en la última década, como la modelación ecotrófica. En estos trabajos con enfoque ecosistémico (Arreguín-Sánchez *et al.*, 1993; Arreguín-Sánchez & Manickchand-Heileman, 1998; Blanchard *et al.*, 2002; Ortiz & Wolff, 2002), se estima el consumo de alimento y biomasa de varias especies o grupos de especies, se cuantifican las relaciones predador-presa; además de analizar los flujos entre los elementos del ecosistema y evaluar el impacto de especies recursos en la estructura comunitaria, que posteriormente sirven para el manejo integrado de ecosistemas marinos (Christensen & Pauly, 1993; Walters *et al.*, 1997; Pauly *et al.*, 2000).

La importancia del manejo integrado de los ecosistemas marinos es que a nivel comunitario, uno de los principales roles ecológicos de los peces, es controlar la estructura específica y numérica de consumidores a través de la competencia y depredación, transportar y contribuir con el flujo energético entre hábitats y límites de los ecosistemas. Con el enfoque ecosistémico se considera también al hombre, a través de las pesquerías y sus consecuencias, estableciendo relaciones del tipo predador-presa con los recursos pesqueros, tal como si se tratara de un componente más del sistema.

Ante lo expuesto, existe la necesidad de incrementar el conocimiento sobre el complejo ictiológico del norte de Chile y sobre cada especie en particular, y de esta manera establecer a futuro, las bases adecuadas para un desarrollo sostenible del ecosistema costero y de los recursos ícticos litorales. El presente estudio tiene por objetivo analizar la composición alimentaria de las especies ícticas

costeras del norte de Chile, así como las posibles relaciones tróficas entre ellas, considerando la importancia relativa de las presas, diversidad y sobreposición dietaria interespecífica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los muestreos de peces costeros se realizaron cubriendo la zona litoral desde Mejillones del Norte ($19^{\circ}48'S$) hasta Punta Urco ($21^{\circ}40'S$), lugares que son principalmente de sustrato rocoso (Fig. 1). Los peces fueron capturados mensualmente con arpón mediante buceo apnea, de mayo de 1998 a mayo de 1999 (Tabla 1). *In situ* se realizó la determinación taxonómica de los ejemplares utilizando la literatura *ad-hoc* (Chirichigno, 1998; Mann, 1954), composición de especies y abundancia, en términos de número de ejemplares capturados por especie. A cada ejemplar se le registró la longitud total ($\pm 1,0$ mm) y el peso ($\pm 0,1$ g), para luego extraer el estómago, que fue conservado en formalina al 10%. En

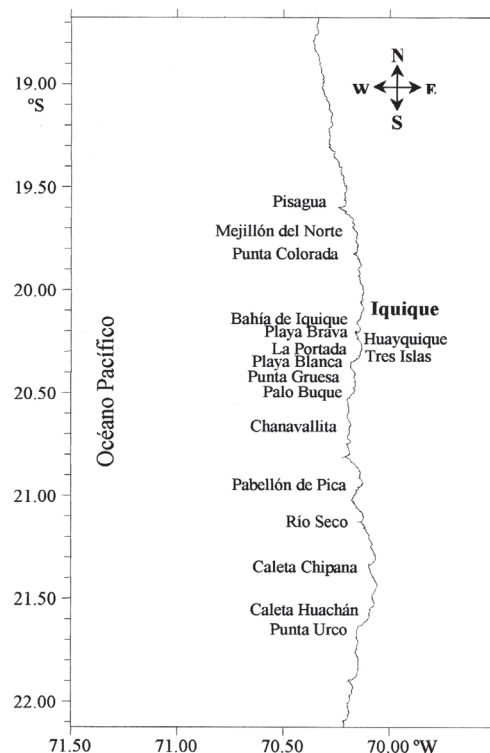


Figura 1. Ubicación geográfica de los lugares de muestreo de peces submareales del norte de Chile.

Figure 1. Geographical location of the places of sampling from present study.

Tabla 1. Fecha, lugar de captura, número de ejemplares muestreados y número de especies icticas, entre invierno de 1998 y otoño de 1999.

Table 1. Date, capture place, number of fish and number of species, between winter 1998 and autumn 1999.

Muestreo	Fecha	Lugar	N° de peces	N° de especies
1	11/05/98	Palo Buque	33	5
2	13/05/98	Huayquique	12	4
3	25/05/98	Huayquique	2	2
4	28/05/98	Punta Gruesa	1	1
5	06/06/98	Chipana	20	4
6	06/06/98	Chipana	16	5
7	26/06/98	Punta Gruesa	2	2
8	21/07/98	Pabellón de Pica	35	8
9	22/07/98	Pabellón de Pica	23	3
10	01/08/98	Chanavayita	9	3
11	05/08/98	Mejillón del Norte	19	5
12	06/08/98	Mejillón del Norte	9	5
13	11/08/98	Playa Blanca	5	2
14	22/08/98	Pisagua	23	5
15	22/08/98	Pisagua	3	2
16	22/08/98	Pisagua	3	2
17	11/09/98	Pisagua	14	5
18	12/09/98	Pisagua	17	5
19	12/09/98	Pisagua	14	3
20	30/09/98	Punta Urco	28	5
21	27/10/98	Punta Colorada	24	7
22	11/11/98	Tres Islas	15	5
23	28/11/98	La Portada	31	5
24	17/12/98	Punta Urco	57	10
25	29/12/98	Punta Urco	30	7
26	16/01/99	Pabellón de Pica	19	6
27	20/01/99	Huachan	43	9
28	11/02/99	Huayquique	3	2
29	13/03/99	Río Seco	16	7
30	14/03/99	Río Seco	9	3
31	18/03/99	Huayquique	3	3
32	20/03/99	Río Seco	13	6
33	21/03/99	Río Seco	15	7
34	02/04/99	Río Seco	15	3
35	03/04/99	Río Seco	5	4
36	04/04/99	Río Seco	5	2
37	13/04/99	Playa Brava	9	3
38	18/05/99	Bahía Iquique	5	2
39	19/05/99	Bahía Iquique	24	1
40	23/05/99	Río Seco	9	4

el laboratorio, los estómagos fueron analizados individualmente, identificando y separando las presas hasta el taxon más específico posible. Las presas fueron contadas y pesadas (peso húmedo, $\pm 0,001$ g) por especie, después de remover el exceso de agua utilizando papel absorbente.

El tamaño mínimo de muestra se calculó mediante curvas de diversidad trófica acumulada para cada especie (Fasola *et al.*, 1997; Quijada & Cáceres, 2000). El tamaño de muestra se calculó en las especies más abundantes en las capturas (Tabla 2), alcanzando la curva una asíntota con el valor más bajo en *Semicossyphus maculatus* (8) y el más alto en *Paralabrax humeralis* (21).

El análisis del contenido estomacal se realizó utilizando los métodos numéricos, de frecuencia y gravimétrico, expresados en porcentaje (Hyslop, 1980).

La importancia relativa de cada taxon de presa en la dieta del predador se determinó con el Índice de Importancia Relativa, IIR (Pinkas *et al.*, 1971 *vide* Hyslop, 1980). Este índice ha sido criticado debido a su supuestamente cuestionable importancia biológica (Schmitter-Soto & Castro-Aguirre, 1996), como por la falta de precisión en las estimaciones (Tirasin & Jorgensen, 1999). No obstante, se escogió porque es una medida práctica de la importancia trófica que incorpora el número relativo de organismos, relevante en la teoría de forraje y el porcentaje del volumen o peso como un probable reflejo del contenido calórico del alimento (Wallace, 1981 *vide* Schmitter-Soto & Castro-Aguirre, 1996) facilitando, además, los estudios comparativos.

En este estudio se utilizó la expresión modificada por Arancibia *et al.* (1995) a la forma logarítmica para disminuir las excesivas diferencias numéricas entre valores, cuya expresión es:

$$IIR = \ln [(N + P) * F + 1]$$

donde: N es el número de presas de cada taxon en los estómagos del predador, P es el peso y F es la frecuencia de aparición, expresados en porcentaje.

La diversidad trófica de las especies ícticas se calculó mediante el índice de diversidad de Shannon y Wiener (H'), adoptándose el criterio de Berg (1979) en que el carácter eurifágico de los predadores se refleja en altos valores de H' y el carácter estenofágico por bajos valores. Por otra parte, el grado de sobreposición trófica entre los peces se determinó calculando el porcentaje de similitud mediante el Índice de Similitud de Bray-Curtis (Bloom, 1981), cuya expresión es:

$$IST = \frac{2 \sum_{i=1}^m \min(X_{ij}, X_{kj})}{\sum_{i=1}^m (X_{ij} + X_{kj})}$$

donde X_{ij} es la ocurrencia (porcentaje en peso) del j -ésimo taxon de presa en el predador i ; X_{kj} es la ocurrencia (porcentaje en peso) del mismo taxon de presa en el predador k . El criterio de enlace es el de pares no ponderados, utilizando promedios aritméticos (UPGMA). La determinación de los grupos tróficos se realizó utilizando la metodología propuesta por Arancibia (1988), que consiste en obtener el promedio de las similitudes entre pares de variables.

Se aplicó además, el test no paramétrico de Kruskal-Wallis para probar diferencias significativas entre la composición alimentaria de las especies ícticas.

RESULTADOS

Se capturó 632 ejemplares pertenecientes a 16 especies de peces del submareal de la zona norte. En orden decreciente de importancia en la captura en número, las especies fueron *Paralabrax humeralis* (Valenciennes, 1828), *Cheilodactylus variegatus* (Valenciennes, 1833), *Pinguipes chilensis* (Molina, 1782), *Anisotremus scapularis* (Tschudi, 1844), *Acanthistius pictus* (Tschudi, 1845), *Semicossyphus maculatus* (Jenyns, 1842), *Hemilutjanus macrophthalmos* (Tschudi, 1845) y *Oplegnathus insignis* (Kner, 1867) (Tabla 2). En los análisis del contenido estomacal y relaciones tróficas entre peces costeros se utilizaron aquellas especies consideradas dominantes, es decir, a las ocho especies ícticas más frecuentes en las capturas, totalizando 324 ejemplares. La especie *Isacia conceptionis*, no se consideró en los análisis de alimentación debido al bajo número de estómagos con alimento (2 estómagos) (Tabla 3).

Tabla 2. Composición de especies de la ictiofauna, rango de talla, rango de peso y número de ejemplares capturados.

Table 2. Composition of species of the ichthyofauna, length range, weight range and number of fishes.

Nombre científico	Nombre vernacular	Longitud total (cm)		Peso total (g)		Total
		Mínimo	Máximo	Mínimo	Máximo	
<i>Paralabrax humeralis</i>	Cabrilla	18	54,5	31	2.462	181
<i>Cheilodactylus variegatus</i>	Pintacha	13	43	31	1.035	136
<i>Pinguipes chilensis</i>	Rollizo	21,5	49	112	1.574	71
<i>Anisotremus scapularis</i>	Sargo	13	37	34	896	58
<i>Isacia conceptionis</i>	Cabinza	17	25,5	48	183	39
<i>Hemilutjanus macrophthalmos</i>	Apañado	14	46,5	39	1.741	38
<i>Acanthistius pictus</i>	Vieja colorada	26	44,5	349	1.862	31
<i>Semicossyphus maculatus</i>	Pejeperro	18	54,5	96	2.462	25
<i>Oplegnathus insignis</i>	San Pedro	13	40,5	60	1.621	14
<i>Paralichthys microps</i>	Lenguado ojos chicos	22,5	41	108	798	12
<i>Prolatilus jugularis</i>	Blanquillo	25	26	126	199	6
<i>Nexilosus latifrons</i>	Castañeta	16	25	78	379	6
<i>Labrisomus philippii</i>	Tomollo	26	35	277	635	6
<i>Aplodactylus punctatus</i>	Jerguilla	26	40	249	862	5
<i>Aphos porosus</i>	Bagre	20	28	60	265	3
<i>Aunchenionchus</i> sp.	Chasque	15	32	40	604	1
Total						632

Composición del alimento y diversidad trófica por especie íctica

Hemilutjanus macrophthalmos (apañado)

Se determinaron 10 taxa de presas distribuidos entre moluscos, crustáceos, peces y algas con un valor de diversidad trófica de 2,10. El mayor porcentaje en peso estuvo representado en el grupo peces principalmente por *Austromenidia regia* (45%), siendo además, la presa de mayor importancia relativa (IIR = 4,9) en la dieta de *H. macrophthalmos*. Le siguieron presas como teleósteos indeterminados y *Agathotoma ordinaria* (Tabla 4).

Paralabrax humeralis (cabrilla común)

P. humeralis presentó una dieta mayoritariamente a base de crustáceos y peces (Tabla 5). Se registraron en total 39 taxa de presas distribuidas en moluscos, crustáceos, poliquetos, equinodermos y peces. Presentó una alta diversidad trófica con un valor de 3,36 y mostró ser claramente eurifágica en sus hábitos alimentarios. El alimento principal estuvo representado por teleósteos indeterminados con un valor de importancia relativa de 6,36, presentando además el mayor porcentaje en peso y en frecuencia de aparición. Le siguieron en importancia los crustáceos *Rhynchocinetes typus*, *Pseudosquillaopsis lessoni* y especímenes indeterminados.

Semicossyphus maculatus (pejeperro)

La composición de la dieta estuvo representada por 10 taxa de presas entre moluscos, crustáceos y equinodermos. El alimento principal fue *Pagurus villosus* (IIR = 7,2), pero en cuanto a la contribución en peso y ocurrencia estuvo dado por *Chiton cumingsi*. La diversidad trófica fue de 1,99 mostrando una tendencia a la estenofagia en relación a las otras especies (Tabla 6).

Cheilodactylus variegatus (pintacha)

La especie presentó un amplio espectro trófico, determinándose 35 taxa de presas y una diversidad trófica de 2,61 (Tabla 7). La dieta estuvo constituida mayoritariamente por moluscos y crustáceos con alta diversidad de especies, además de poliquetos y equinodermos. Una importante presencia en peso correspondió a *Tetrapygus niger*, *Fissurella latimarginata* y *Phragmatopoma moerchi* con valores de 35%, 13% y 11% respectivamente. El alimento principal correspondió a *P. moerchi* (IIR = 6,3), *T. niger* (IIR = 6,2) y secundariamente, a los crustáceos *Pagurus* sp. y amphipoda (Tabla 7).

Pinguipes chilensis (rollizo)

La diversidad trófica de este predador fue de 3,17 determinándose 36 taxa de presas durante el período de estudio. La composición trófica estuvo domi-

Tabla 3. Número total de estómagos por especie y porcentaje de estómagos con alimento, alimento digerido y vacíos.

Table 3. Total number of stomachs for species and percentage with content, digested and empty.

Especie	Total	% c/alimento	% digeridos	% vacíos
<i>Paralabrax humeralis</i>	181	50	9	41
<i>Cheilodactylus variegatus</i>	136	70	4	26
<i>Pinguipes chilensis</i>	71	76	8	15
<i>Anisotremus scapularis</i>	58	40	17	43
<i>Isacia conceptionis</i>	39	5	44	51
<i>Hemilutjanus macrophthalmos</i>	38	37	0	63
<i>Acanthistius pictus</i>	31	65	10	26
<i>Semicossyphus maculatus</i>	25	68	16	16
<i>Oplegnathus insignis</i>	14	79	7	14
<i>Paralichthys microps</i>	12	45	0	55
<i>Prolatilus jugularis</i>	6	17	17	67
<i>Labrisomus philippii</i>	6	83	17	0
<i>Chromis crasma</i>	6	67	17	17
<i>Aplodactylus punctatus</i>	5	0	80	20
<i>Aphos porosus</i>	3	67	0	33
<i>Aunchenionchus</i> sp.	1	0	100	0

nada principalmente por especies de moluscos y crustáceos, entre los que destacaron con un alto porcentaje en peso, número y frecuencia *Gari solida* y *Cancer setosus*. Se destacó también la presencia de Echiuirida, Polychaeta indeterminado y *Ophiactis kroyeri*, siendo estos últimos las presas de mayor importancia relativa en la dieta (Tabla 8).

Oplegnathus insignis (San Pedro)

La diversidad trófica fue de 1,72, determinándose 7 taxa de presas, indicando una tendencia hacia la estenofagia (Tabla 9). La composición trófica estuvo dominada en peso, número y frecuencia de aparición por *Chiton cumingsi*, seguido de *Fissurella* sp., *T. niger* y *Austromegabalanus psittacus*. Estos invertebrados junto a *Ch. cumingsi*, constituyen las presas de mayor importancia relativa en la dieta del predador (IIR = 4,8; IIR = 4,8 y IIR = 4,4 respectivamente) (Tabla 9).

Anisotremus scapularis (sargo)

El espectro trófico estuvo constituido por 26 taxa presas con una diversidad trófica de 3,29. La composición trófica estuvo dominada por moluscos, siendo *Ch. cumingsi* la presa con mayor contribución en peso, número, frecuencia e importancia relativa (IIR = 6,7). Los invertebrados *Pagurus gaudichaudi* y *Semimytilus algosus* contribuyeron

secundariamente a la dieta de *A. scapularis*, con valores de importancia relativa de 4,7 y 4,5 respectivamente (Tabla 10).

Acanthistius pictus (vieja colorada)

Esta especie presentó una amplitud trófica constituida de 11 taxa de presas con un valor de diversidad trófica de 2,16 (Tabla 11). La composición trófica mostró un predominio de crustáceos, siendo el alimento principal *R. typus* con un valor de IIR = 8,4 y secundariamente presas de teleósteos indeterminados y peces de la familia Blennidae (IIR = 6,5 y 4,7), crustáceos indeterminados (IIR = 5,0) y *Pachycheles grossimanus* (IIR = 4,3) (Tabla 11).

Sobreposición trófica

La similitud dietaria interespecífica reveló un considerable grado de separación entre las especies ícticas del litoral, con un nivel de similitud promedio de 30,4% (Fig. 2). Sobre este nivel se observó la clara conformación de dos grupos tróficos de acuerdo al porcentaje de peso húmedo del alimento. El primer grupo estuvo conformado sólo por *A. pictus* y *P. humeralis*, siendo las presas principales *R. typus* y teleósteos indeterminados. El segundo grupo trófico interespecífico fue constituido por cuatro especies (*A. scapularis*, *C. variegatus*, *O. insignis* y *S. maculatus*), siendo las presas principales *Ch.*

Tabla 4. Porcentaje en peso (%P), número (%N), frecuencia de ocurrencia (%F) e índice de importancia relativa (ln(IIR)) por ítemes presa de *Hemilutjanus macrophthalmos* del submareal del norte de Chile. H': índice de diversidad de Shannon-Wiener y S: número de taxa-presa.

Table 4. Diet composition expressed by percentage in weight (%P), number (%N), occurrence frequency (%F) and index of relative importance (ln(IIR)) for items prey of *Hemilutjanus macrophthalmos*. H': diversity index of Shannon-Wiener and S: taxa-prey number.

Presas	%P	%N	%F	Ln(IIR)
Mollusca				
<i>Agathotoma ordinaria</i>	0,4	33,3	2,6	4,5
<i>Mitrella unifasciata</i>	0,2	9,1	2,6	3,2
Cephalopoda				
<i>Loligo gahi</i>	13,9	3,0	2,6	3,8
Crustacea				
<i>Rhinchocinetes typus</i>	3,9	6,1	5,3	4,0
Larvas de crustáceo	0,2	27,3	2,6	4,3
Indeterminado	0,9	6,1	5,3	3,6
Pisces				
<i>Chromis crusma</i>	22,6	3,0	2,6	4,2
<i>Austromenidia regia</i>	45,4	3,0	2,6	4,9
Teleósteo indeterminado	12,2	9,1	5,3	4,7
Algae	0,3		2,6	
H' =	2,13			
S =	10			

Tabla 5. Porcentaje en peso (%P), número (%N), frecuencia de ocurrencia (%F) e índice de importancia relativa (ln(IIR)) por ítemes presas de *Paralabrax humeralis* del submareal del norte de Chile. H': índice de diversidad de Shannon-Wiener y S: número de taxa-presa.

Table 5. Diet composition expressed by percentage in weight (%P), number (%N), occurrence frequency (%F) and index of relative importance (ln(IIR)) for items prey of *Paralabrax humeralis*. H': diversity index of Shannon-Wiener and S: taxa-prey number.

Presas	%P	%N	%F	ln(IIR)
Mollusca				
<i>Rissoina inca</i>	0,0	0,5	0,5	0,2
<i>Mitrella unifasciata</i>	0,1	1,9	1,4	1,3
<i>Nassarius gayi</i>	0,2	4,7	1,4	2,1
Gastropoda indeterminado	0,8	2,4	1,4	1,7
Cephalopoda				
<i>Octopus mimus</i>	5,8	1,9	1,9	2,7
Cephalopoda indeterminado	0,1	0,9	1,0	0,7
Crustacea				
Euphausiacea	0,1	3,3	1,0	1,4
<i>Pagurus edwardsii</i>	0,0	0,5	0,5	0,2
<i>Pagurus</i> sp.	0,1	1,4	1,4	1,2
<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	0,1	0,5	0,5	0,3
<i>Liopetrolisthes mitra</i>	0,1	0,9	1,0	0,7
<i>Pilumnoides perlatus</i>	0,1	1,4	1,4	1,2
<i>Rhynchocinetes typus</i>	4,0	20,3	11,0	5,6
<i>Paraxanthus barbiger</i>	2,7	0,9	1,0	1,5
<i>Synalpheus spinifrons</i>	0,3	1,4	1,4	1,2
<i>Petrolisthes desmaresti</i>	3,3	3,8	3,3	3,2
<i>Petrolisthes</i> sp.	0,3	1,9	1,4	1,4
<i>Pachycheles grossimanus</i>	0,5	1,9	1,9	1,7
<i>Pseudosquilla lessona</i>	12,7	5,2	4,8	4,5
<i>Cancer setosus</i>	3,2	2,4	1,4	2,2
<i>Cancer edwardsii</i>	0,5	0,9	0,5	0,5
<i>Taliepus dentatus</i>	2,0	0,5	0,5	0,8
<i>Pinnixa transversalis</i>	0,2	2,4	1,4	1,5
Xanthidae	0,4	0,5	0,5	0,4
<i>Mursia gaudichaudi</i>	0,3	0,5	0,5	0,3
Brachyura indeterminado	0,5	0,9	1,0	0,8
Indeterminado	2,0	15,6	13,8	5,5
Polychaeta				
<i>Pherusa</i> sp.	0,7	0,9	1,0	0,9
Indeterminado	0,2	0,9	1,0	0,7
Echiurida				
Indeterminado	0,8	0,5	0,5	0,5
Echinodermata				
<i>Ophiactis kroyeri</i>	0,1	0,9	1,0	0,7
Ophiuridae indeterminado	0,2	0,9	1,0	0,7
Pyrosomidae	0,7	0,5	0,5	0,5
Pisces				
<i>Doydixon laevifrons</i>	0,2	0,9	0,5	0,4
Blennidae	7,3	0,9	1,0	2,2
<i>Paralichthys adspersus</i>	0,7	0,5	0,5	0,4
<i>Aplodactylus punctatus</i>	13,5	0,5	0,5	2,0
Teleósteo indeterminado	35,1	12,3	11,0	6,3
Algae	0,3		0,9	
H' =	3,36			
S =	39			

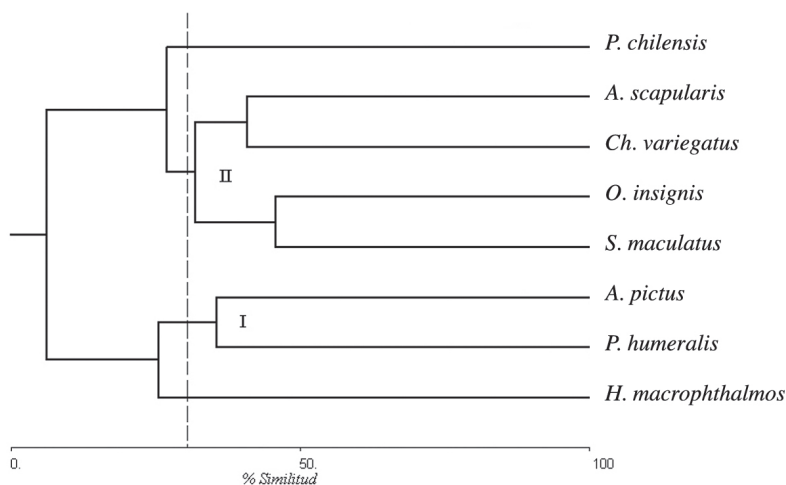


Figura 2. Dendrograma de similitud trófica (método UPGMA) para ocho peces costeros del norte de Chile. La línea punteada indica el nivel de separación de grupos (30,4%).

Figure 2. Dendrogram of trophic similarity of eight coastal fishes of the north of Chile. Dotted line indicates the level of separation of groups (30.4%).

Tabla 6. Porcentaje en peso (%P), número (%N), frecuencia de ocurrencia (%F) e índice de importancia relativa (ln(IIR)) por ítemes presas de *Semicossyphus maculatus* del submareal del norte de Chile. H': índice de diversidad de Shannon-Wiener y S: número de taxa-presa.

Table 6. Diet composition expressed by percentage in weight (%P), number (%N), occurrence frequency (%F) and index of relative importance (ln(IIR)) for items prey of *Semicossyphus maculatus*. H': diversity index of Shannon-Wiener and S: taxa-prey number.

Presas	%P	%N	%F	ln(IIR)
Mollusca				
<i>Brachidontes granulata</i>	0,1	0,9	4,0	1,7
<i>Tegula atra</i>	2,3	1,9	4,0	2,9
<i>Nassarius gayi</i>	0,7	0,9	8,0	2,6
Polyplacophora				
<i>Chiton cumingsi</i>	30,8	14,2	28,0	7,1
<i>Chiton</i> sp.	0,3	0,9	4,0	1,8
Crustacea				
<i>Pagurus edwardsi</i>	6,6	17,0	16,0	5,9
<i>Pagurus villosus</i>	8,3	45,3	24,0	7,2
<i>Pagurus</i> sp.	3,0	14,2	16,0	5,6
Echinodermata				
<i>Ophiactis kroyeri</i>	0,6	0,9	4,0	2,0
<i>Tetrapygyus niger</i>	47,4	3,8	8,0	6,0
H' =	1,99			
S =	10			

Tabla 7. Porcentaje en peso (%P), número (%N), frecuencia de ocurrencia (%F) e índice de importancia relativa (ln(IIR)) por ítemes presas de *Cheilodactylus variegatus* del submareal del norte de Chile. H': índice de diversidad de Shannon-Wiener y S: número de taxa-presa.

Table 7. Diet composition expressed by percentage in weight (%P), number (%N), occurrence frequency (%F) and index of relative importance (ln(IIR)) for items prey of *Cheilodactylus variegatus*. H': diversity index of Shannon-Wiener and S: taxa-prey number.

Presas	%P	%N	%F	ln(IIR)
Mollusca				
<i>Brachidontes granulata</i>	0,1	0,1	0,7	0,1
<i>Semimytilus algosus</i>	6,2	1,9	2,2	2,9
<i>Aulacomya ater</i>	0,1	1,0	0,7	0,6
<i>Agathotoma ordinaria</i>	0,0	0,1	0,7	0,1
<i>Tegula atra</i>	0,0	0,1	1,5	0,2
<i>Tegula luctuosa</i>	0,2	0,4	2,9	1,0
<i>Turritella cingulata</i>	1,5	7,6	2,2	3,0
<i>Collisella</i> sp.	1,2	4,8	0,7	1,7
<i>Mitrella unifasciata</i>	0,9	3,7	6,6	3,5
<i>Nassarius gayi</i>	0,6	0,8	2,2	1,4
<i>Fissurella crassa</i>	1,5	0,4	1,5	1,3
<i>Fissurella latimarginata</i>	13,5	1,5	2,9	3,8
<i>Fissurella limbata</i>	1,5	0,1	0,7	0,8
<i>Fissurella</i> sp.	4,2	1,0	1,5	2,2
Polyplacophora				
<i>Chiton cumingsi</i>	5,3	2,3	3,7	3,4
Crustacea				
<i>Balanus laevis</i>	0,7	0,2	1,5	0,8
Amphipoda	0,3	8,7	11,0	4,6
<i>Pagurus edwardsii</i>	3,6	1,6	3,7	3,0
<i>Pagurus villosus</i>	0,1	3,0	0,7	1,2
<i>Pagurus</i> sp.	3,1	13,4	6,6	4,7
<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	0,1	0,5	0,7	0,4
<i>Allopetrolisthes spinifrons</i>	1,1	0,8	2,2	1,6
<i>Liopetrolisthes mitra</i>	0,0	0,6	1,5	0,7
<i>Pilumnoides perlatus</i>	2,6	1,2	6,6	3,3
<i>Synalpheus spinifrons</i>	0,1	0,1	2,2	0,4
<i>Petrolisthes desmaresti</i>	0,6	0,7	2,2	1,4
Brachyura indeterminado	0,0	0,2	0,7	0,2
Larvas de crustáceo	1,0	8,5	3,7	3,6
Indeterminado	0,4	0,1	0,7	0,3
Polychaeta				
<i>Phragmatopoma moerchi</i>	11,2	25,5	14,7	6,3
Indeterminado	1,0	1,2	4,4	2,4
Echinodermata				
<i>Ophiactis kroyeri</i>	1,8	1,3	7,4	3,2
<i>Tetrapygeus niger</i>	35,4	5,7	12,5	6,2
Ophiuridae indeterminado	0,1	0,1	0,7	0,1
Indeterminado	0,1	0,5	0,7	0,4
H' =	2,06			
S =	35			

Tabla 8. Porcentaje en peso (%P), número (%N), frecuencia de ocurrencia (%F) e índice de importancia relativa (ln(IIR)) por ítemes presas de *Pinguipes chilensis* del submareal del norte de Chile. H': índice de diversidad de Shannon-Wiener y S: número de taxa-presa.

Table 8. Diet composition expressed by percentage in weight (%P), number (%N), occurrence frequency (%F) and index of relative importance (ln(IIR)) for items prey of *Pinguipes chilensis*. H': diversity index of Shannon-Wiener and S: taxa-prey number.

Presas	%P	%N	%F	ln(IIR)
Nemertea indeterminado	0,0	0,4	1,4	0,5
Mollusca				
<i>Protothaca thaca</i>	3,8	5,8	7,0	4,2
<i>Brachidontes granulata</i>	0,1	0,4	1,4	0,5
<i>Semele solida</i>	3,4	2,3	4,2	3,2
<i>Gari solida</i>	5,1	6,5	8,5	4,6
<i>Tegula atra</i>	0,1	0,4	1,4	0,5
<i>Tegula luctuosa</i>	0,0	0,4	1,4	0,4
<i>Turritella cingulata</i>	0,0	0,8	1,4	0,7
<i>Aeneator fontainei</i>	0,0	0,4	1,4	0,5
<i>Diplodonta inconspicua</i>	0,1	0,4	2,8	0,9
<i>Polinices uber</i>	0,3	0,8	1,4	0,9
<i>Rissoina inca</i>	0,0	0,4	1,4	0,5
<i>Mitrella unifasciata</i>	0,0	0,4	1,4	0,5
<i>Nassarius gayi</i>	0,1	0,4	1,4	0,5
Polyplacophora				
<i>Chiton cumingsi</i>	1,9	1,9	5,6	3,1
<i>Tonica elegans</i>	0,1	0,8	2,8	1,3
Crustacea				
Amphipoda	0,0	1,9	1,4	1,3
<i>Pagurus villosus</i>	0,5	3,1	2,8	2,4
<i>Pagurus</i> sp.	0,0	0,4	2,8	0,7
<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	0,1	1,2	2,8	1,5
<i>Liopetrolisthes mitra</i>	0,0	0,8	1,4	0,7
<i>Rhinchoyetes typus</i>	0,0	0,4	2,8	0,8
<i>Paraxanthus barbiger</i>	0,5	0,4	1,4	0,8
<i>Synalpheus spinifrons</i>	0,3	1,5	2,8	1,8
<i>Petrolisthes desmaresti</i>	0,2	0,8	1,4	0,9
<i>Cancer setosus</i>	21,5	1,2	4,2	4,6
Indeterminado	0,0	0,4	1,4	0,4
Echiurida	24,0	1,2	5,6	5,0
Polychaeta	0,0	0,4	1,4	0,4
<i>Phragmatopoma moerchi</i>	0,9	0,4	1,4	1,0
<i>Pherusa</i> sp.	0,5	3,8	5,6	3,2
Lumbrineridae	9,0	17,7	18,3	6,2
Indeterminado				
Echinodermata	18,4	25,0	21,1	6,8
<i>Ophiactis kroyeri</i>	4,8	3,8	11,3	4,6
<i>Tetrapygyus niger</i>	2,3	6,2	4,2	3,6
Ophiuridae indeterminado				
Cephalochordata				
<i>Branchiostoma elongatum</i>	1,8	7,3	2,8	3,3
H' =	3,17			
S =	36			

Tabla 9. Porcentaje en peso (%P), número (%N), frecuencia de ocurrencia (%F) e índice de importancia relativa (ln(IIR)) por ítems presas de *Oplegnathus insignis* del submareal del norte de Chile. H': índice de diversidad de Shannon-Wiener y S: número de taxa-presa.

Table 9. Diet composition expressed by percentage in weight (%P), number (%N), occurrence frequency (%F) and index of relative importance (ln(IIR)) for items prey of *Oplegnathus insignis*. H': diversity index of Shannon-Wiener and S: taxa-prey number.

Presas	%P	%N	%F	ln(IIR)
Mollusca				
<i>Scurra parasitica</i>	0,1	1,0	2,6	1,3
<i>Fissurella limbata</i>	1,5	1,0	2,6	2,0
<i>Fissurella</i> sp.	7,8	7,9	7,7	4,8
Polyplacophora				
<i>Chiton cumingsi</i>	40,8	55,4	7,7	6,6
<i>Chiton</i> sp.	0,5	5,9	2,6	2,9
Crustacea				
<i>Austromegabalanus psittacus</i>	6,1	26,7	2,6	4,4
Echinodermata				
<i>Tetrapygyus niger</i>	43,2	2,0	2,6	4,8
H' =	1,72			
S =	7			

Tabla 10. Porcentaje en peso (%P), número (%N), frecuencia de ocurrencia (%F) e índice de importancia relativa (ln(IIR)) por ítems presas de *Anisotremus scapularis* del submareal del norte de Chile. H': índice de diversidad de Shannon-Wiener y S: número de taxa-presa.

Table 10. Diet composition expressed by percentage in weight (%P), number (%N), occurrence frequency (%F) and index of relative importance (ln(IIR)) for items prey of *Anisotremus scapularis*. H': diversity index of Shannon-Wiener and S: taxa-prey number.

Presas	%P	%N	%F	ln(IIR)
Mollusca				
<i>Protothaca thaca</i>	2,1	0,5	1,7	1,7
<i>Perumytilus purpuratus</i>	1,7	2,4	1,7	2,1
<i>Semimytilus algosus</i>	7,1	18,7	3,4	4,5
<i>Aulacomya ater</i>	5,0	1,9	1,7	2,6
<i>Diloma nigerrima</i>	0,1	2,9	1,7	1,8
<i>Tegula luctuosa</i>	2,8	6,7	1,7	2,9
<i>Crassilabrum crassilabrum</i>	0,1	0,5	1,7	0,7
<i>Tricolia macleani</i>	0,2	3,8	1,7	2,1
<i>Mitrella unifasciata</i>	0,4	5,3	1,7	2,4
<i>Nassarius gayi</i>	0,5	1,0	1,7	1,3
<i>Fissurella latimarginata</i>	0,2	0,5	1,7	0,8
<i>Fissurella limbata</i>	3,0	0,5	1,7	1,9
<i>Fissurella</i> sp.	2,0	0,5	1,7	1,7
Polyplacophora				
<i>Chiton cumingsi</i>	41,4	14,8	13,8	6,7
<i>Chiton</i> sp.	0,8	1,0	1,7	1,4
Crustacea				
<i>Balanus laevis</i>	1,6	3,8	3,4	3,0
<i>Pagurus edwardsii</i>	0,6	2,4	3,4	2,4
<i>Pagurus villosus</i>	0,3	1,4	1,7	1,4
<i>Pagurus gaudichaudi</i>	6,3	24,4	3,4	4,7
<i>Pagurus</i> sp.	0,3	3,3	1,7	2,0
<i>Pseudosquillopsis lessoni</i>	0,7	0,5	1,7	1,1
Echiurida	7,6	0,5	1,7	2,7
Echinodermata				
<i>Ophiactis kroyeri</i>	2,5	2,4	1,7	2,2
Pisces				
Teleósteo indeterminado	4,9	0,5	1,7	2,3
Algae	4,4		3,4	
<i>Lessonia</i> sp.	3,7		1,7	
H' =	3,29			
S =	26			

Tabla 11. Porcentaje en peso (%P), número (%N), frecuencia de ocurrencia (%F) e índice de importancia relativa (ln(IIR)) por ítemes presas de *Acanthistius pictus* del submareal del norte de Chile. H': índice de diversidad de Shannon-Wiener y S: número de taxa-presa.

Table 11. Diet composition expressed by percentage in weight (%P), number (%N), occurrence frequency (%F) and index of relative importance (ln(IIR)) for items prey of *Acanthistius pictus*. H': diversity index of Shannon-Wiener and S: taxa-prey number.

Presas	%P	%N	%F	ln(IIR)
Mollusca				
<i>Rissoina inca</i>	0,0	2,0	3,2	2,0
<i>Nassarius dentifer</i>	0,6	4,0	6,5	3,4
Crustacea				
<i>Rhynchocinetes typus</i>	9,9	60,0	61,3	8,4
<i>Synalpheus spinifrons</i>	0,1	4,0	6,5	3,3
<i>Allopetrolisthes punctatus</i>	9,8	2,0	3,2	3,7
<i>Petrolisthes</i> sp.	0,7	4,0	9,7	3,8
<i>Pachycheles grossimanus</i>	1,3	6,0	9,7	4,3
<i>Squilla</i> sp.	2,0	2,0	3,2	2,6
Indeterminado	3,0	6,0	16,1	5,0
Pisces				
Blennidae	31,4	2,0	3,2	4,7
Teleósteo indeterminado	41,2	8,0	12,9	6,5
H' =	2,16			
S =	11			

cumingi, *Semimytilus algosus* y *M. unifasciata*. Las especies de peces predadores *P. chilensis* y *H. macrophthalmos*, presentaron los valores más bajos de similitud trófica segregándose claramente del resto de los peces, debido a la mayor predación sobre Polychaeta indeterminado y *O. kroyeri* en el primero y sobre peces en el segundo. A través del test no paramétrico se probó además, que las especies ícticas analizadas presentaron diferencias significativas (Kruskal-Wallis $p < 0,003$) en la composición alimentaria.

DISCUSIÓN

La composición de la ictiofauna submareal del litoral norte de Chile analizada en este estudio muestra especies que son típicas de esta zona y que ya fueron señaladas por Viviani (1975), quien fue uno de los primeros en caracterizar la estructura y dinámica de las comunidades intermareales de la zona costera de Iquique, incluyendo además, aspectos de los hábitos alimentarios de algunos peces costeros de aguas someras. Este ensamble de peces presentó patrones tróficos característicos descritos en trabajos más recientes (Vargas *et al.*, 1999a, 1999b), donde se analizan los cambios interanuales en la ali-

mentación y relaciones tróficas de peces submareales utilizando muestras recolectadas en tres campeonatos nacionales de caza submarina.

De las especies obtenidas en las capturas, ocho de ellas fueron categorizadas como dominantes por su frecuencia en las capturas (Sánchez & Prenski, 1996). Dentro de estas especies dominantes se tienen en primer lugar a *P. humeralis* con un amplio espectro de presas caracterizándolo como eurifágico, de hábitos tróficos carcinófago e ictiófago, siendo el alimento principal *R. typus* y los teleósteos indeterminados. Estos resultados coinciden con lo señalado por Viviani (1975) y Vargas *et al.* (1999a, 1999b) en el norte de Chile y por Chávez (1986 *vide* Vargas *et al.*, 1999b), quien realizó un análisis del tracto digestivo de *P. humeralis* en la región costera de Antofagasta.

Otros dos serránidos dominantes en las capturas fueron *H. macrophthalmos* y *Acanthistius pictus* con un comportamiento trófico carcinófago e ictiófago similar al de *P. humeralis*. Este comportamiento trófico ya había sido comunicado por Mann (1954) y Moreno & Castilla (1980) de acuerdo a observaciones generales hechas en estos serránidos de las costas de Chile. Vargas *et al.* (1999b) encontraron en *A. pictus* del submareal de Iquique, que los crus-

táceos representaron entre el 50% y 100% del total de las presas, siendo *R. typus* el alimento principal en número y frecuencia.

En relación con *S. maculatus*, esta especie presenta un comportamiento trófico esencialmente carnívoro predando principalmente sobre moluscos gastrópodos, poliplacóforos, crustáceos y equinodermos. Estudios sobre el nicho alimentario de esta especie en el norte de Chile, fueron realizados por Gallardo (1979), Fuentes (1981a, 1981b) y Vargas *et al.* (1999b), quienes coinciden en que esta especie es un carnívoro generalista, a diferencia de este estudio en que presentó una clara tendencia a la estenofagia en comparación con las otras especies analizadas. Esto se debería al número de estómagos con contenido analizados, el cual no cubrió totalmente el nicho alimentario. Por otra parte, Fuentes (1981b) señaló que *S. maculatus* no presentó diferencias significativas en la composición de la dieta en un gradiente latitudinal, coincidiendo con lo encontrado por Moreno *et al.* (1979) y Vásquez (1989) en la zona central.

En el caso de *C. variegatus* que fue otra de las especies dominantes en los muestreos, los resultados indicaron que esta especie es un predador con una dieta muy diversificada, donde los crustáceos y moluscos son los grupos más frecuentemente consumidos. Hoyos *et al.* (1985) caracterizaron a *C. variegatus* junto con *O. insignis* y *A. punctatus* del Perú como omnívoros coincidiendo con lo señalado por Viviani (1975) para esta especie en el norte de Chile. Vegas & Rojas (1987) estudiando algunos peces del litoral rocoso del Perú reafirman el carácter carnívoro de esta especie, siendo las presas dominantes en unos casos los mitílidos y en otros los poliquetos. Varas & Ojeda (1990) estudiando los ensambles de peces costeros de la zona central indican la presencia de *C. variegatus* pero con bajo porcentaje de representatividad en las muestras (< 3%), siendo las presas más importantes moluscos gastrópodos y bivalvos.

P. chilensis presentó un amplio espectro trófico con preferencias por presas como moluscos, crustáceos, poliquetos y equinodermos, coincidiendo con lo comunicado por Vargas *et al.* (1999b) para esta misma especie en la zona norte y por Silva & Stuardo (1985) en la zona centro-sur, pero en este caso variando en las preferencias por las especies presas de crustáceos, siendo las más importantes *Neotrypaea uncinata* y *Pinnixa* sp. Silva & Stuardo (1985) señalan que esto demuestra las diferencias faunísticas

de los diversos hábitats estudiados y además, de acuerdo con otros autores como Moreno & Zamorano (1980 *vide* Silva & Stuardo 1985) *P. chilensis* es considerado un predador generalista, debido a que la composición de su dieta va a depender de la naturaleza bentónica del hábitat frecuentado.

Con respecto a *O. insignis* la literatura es escasa, se tiene sólo lo comunicado por Viviani (1975) quien la describe como una especie carnívora dentro de las comunidades intermareales de la zona costera de Iquique. En este estudio, se verifica el comportamiento carnívoro y estenofágico, probablemente debido al bajo número de individuos analizados.

En *A. scapularis* de la zona norte se han realizado últimamente algunos estudios que indican que esta especie sería de gran importancia en la estructuración de las asociaciones litorales, al ser capaz de utilizar recursos tróficos tanto de ambientes arenosos como rocosos (Vargas *et al.*, 1999a). Vegas & Rojas (1987) lo describen como carnívoro en el litoral de Perú por preda sobre anfípodos caprelidos y gammáridos, ofiúrideos y pequeñas algas rojas. En este estudio demostró ser una especie eurifágica, predando sobre moluscos gastrópodos, poliplacóforos, crustáceos, equinodermos, peces y algas, catalogándolo entonces como un carnívoro generalista.

Con relación a las interacciones tróficas interespecíficas, se caracterizaron por una baja sobreposición dietaria. Esta tendencia fue observada en forma interanual entre los años 1979, 1987 y 1996 con un nivel de similitud promedio del 46% (Vargas *et al.* 1999b). Estos autores señalaron una baja sobreposición interanual en la dieta de peces carnívoros costeros del submareal de la zona norte, probablemente debido a modificaciones de su hábitat y por lo tanto de sus presas, por la frecuente presencia de eventos El Niño en la región. Este habría afectado las praderas de macroalgas como *Lessonia*, cuyos micro-hábitats son utilizados por parte de *P. humeralis*, *S. maculatus*, *P. chilensis* entre otros (Soto 1985; Núñez & Vásquez, 1987 *vide* Vargas *et al.* 1999b) e influyendo en la posterior recuperación de estos micro-hábitats en períodos post El Niño. Cambios distribucionales como en la estructura trófica de una comunidad de peces también fueron observados por Hoyos *et al.* (1985) en la costa peruana durante un período anterior a El Niño y durante El Niño, donde concluyen que las especies

ícticas estudiadas pueden cambiar las estrategias alimenticias, a causa de reducciones de las especies presas principales en conjunto con una menor disponibilidad de éstas en el medio, confirmando así sus tendencias generalistas.

De acuerdo con esto, la estructura trófica de los peces costeros del submareal del norte de Chile puede cambiar. Esto significa que ante cualquier eventualidad producida en el medio, las especies ícticas cambian sus estrategias alimenticias evitando la competencia por el recurso alimenticio. Los resultados indican que las especies estudiadas son generalistas en sus hábitos tróficos, lo cual queda en evidencia debido a los bajos niveles de superposición trófica y a los cambios temporales en la dieta señalados por Vargas *et al.* (1999b).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Dirección de Investigación de la Universidad Arturo Prat por el financiamiento a esta investigación (Proyecto DI 09/98) y a los estudiantes José Sánchez, Soledad La Piedra, Félix Cisterna, Marco Bustos y Pamela Fuentes, de las carreras de Biología Marina y Biología Pesquera de esta Universidad, por su colaboración en la obtención de las muestras y los muestreos biológicos. Finalmente, hacemos extensivos nuestros agradecimientos a tres revisores anónimos por sus valiosas críticas, comentarios y sugerencias al manuscrito.

REFERENCIAS

- Arancibia, H. 1988.** Cluster analysis: the use of simple statistical method in the identification of groups. ICES. C.M/D:12 Statistics Cttee., Ref. Demersal Fish Cttee., 18 pp.
- Arancibia, H., L. Miranda, S. Núñez, G. Vásquez & E. Yáñez. 1995.** Determinación de las relaciones tróficas del recurso jurel. En: H. Arancibia, L. Vilugrón & D. Arcos (eds.). Estudio biológico pesquero sobre el recurso jurel en la zona centro-sur, V a IX Regiones. Informe Final, Proyecto FIP 94-19. Instituto de Investigación Pesquera Octava Región: 260 pp.
- Arreguín-Sánchez, F., J.C. Seijo & E. Valero-Pacheco. 1993.** An application of Ecopath to the continental shelf ecosystem of Yucatan, Mexico, pp 269-278. En: V. Christensen & D. Pauly (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems, ICLARM Conference Proceedings, 26: 390 pp.
- Arreguín-Sánchez, F. & S. Manickhand-Heileman. 1998.** The trophic role of lutjanid fish and impacts of their fisheries in two ecosystems in the Gulf of Mexico. J. Fish Biol., 53(Supl. A): 143-153.
- Berg, J. 1979.** Discussion of methods of investigating the food of fishes with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). Mar. Biol., 50: 263-273.
- Blanchard, J.L., J.K. Pinnegar & S. Mackinson. 2002.** Exploring marine mammal-fishery interactions using 'Ecopath whit Ecosim': modelling the Barents Sea Ecosystem. Sci. Ser. Tech Rep., CEFAS Lowestoft, 117: 52 pp.
- Bloom, S.A. 1981.** Similarity indices in community studies: potential pitfalls. Mar. Ecol. Prog. Ser., 5: 125-128.
- Cifuentes, S. & M. Vargas. 1998.** Relaciones tróficas de tres especies de esciénidos (Pisces, Sciaenidae) residentes de un área de crianza del norte de Chile (21°19'S; 70°04'W). Bol. Soc. Biol., Concepción, 69: 71-81.
- Chirichigno, N. 1998.** Clave para identificar los peces marinos del Perú. Inst. Mar Perú-Callao, Publ. Esp., 496 pp.
- Christensen, V. & D. Pauly (eds.). 1993.** Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conference Proceedings, 26: 390 pp.
- Fasola, M., L. Canova, F. Foschi, O. Novelli & M. Bressan. 1997.** Resource use by a Mediterranean rocky slope fish assemblage. Mar. Ecol., 18(1): 51-66.
- Fuentes, H. 1981a.** Nicho alimentario de *Pimelometopon maculatus* (Pérez, 1889) (Pisces; Labridae) en Playa Blanca, Iquique. Bol. Soc. Biol., Concepción, 51: 109-111.
- Fuentes, H. 1981b.** Feeding habitat of *Semycosyphus maculatus* (Labridae) in coastal waters of Iquique in northern Chile. Japan. J. Ichthyol., 27: 309-315.
- Fuentes, H. 1982.** Feeding habitats of *Graus nigra* (Labridae) in coastal waters of Iquique in northern Chile. Japan. J. Ichthyol., 29: 95-98.
- Gallardo, M. 1979.** Observaciones sobre la dieta del pejeperro, *Pimelometopon maculatus* (Pisces:

- Labridae) en punta de Piedra, Iquique. Arch. Biol. Med. Exper., 12: 514.
- Hoyos, L., J. Tarazona, B. Shiga & V. Chiong. 1985.** Algunos cambios en la ictiofauna y sus relaciones tróficas durante el Fenómeno "El Niño" en la bahía de Ancón. En: W. Arntz, A. Landa & J. Tarazona (eds.). "El Niño" su impacto en la fauna marina. Bol. Inst. Mar Perú- Callao, Boletín Extraordinario: 163-171.
- Hyslop, E.J. 1980.** Stomach contents analysis. A review of methods and their application. J. Fish. Biol., 17: 411-429.
- Jaime, A. & I. Kong. 1992.** Alimentación y estructuras tróficas de *Menticirrus ophicephalus* (Jenys, 1842), *Paralonchurus peruanus* (Steindachner, 1875) y *Sciaena deliciosa* (Tschudi, 1845) del norte de Chile. Estud. Oceanol., 11: 61-78.
- Mann, G. 1954.** La vida de los peces en aguas chilenas. Instituto de Investigaciones Veterinarias, Universidad de Chile, Santiago, 343 pp.
- Moreno, C.A., W. Duarte & J. Zamorano. 1979.** Variación latitudinal del número de especies de peces en el sublitoral rocoso: una explicación ecológica. Arch. Biol. Med. Exper., 12: 169-178.
- Ortiz, M. & M. Wolf. 2002.** Dynamical simulation of mass-balance trophic models for benthic communities of north-central Chile: assessment of resilience time under alternative management scenarios. Ecol. Model., 148: 277-291.
- Pauly, D., V. Christensen & C. Walters. 2000.** Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools evaluating ecosystem impact of fisheries. ICES J. Mar. Sci., 57: 697-706.
- Quijada, P.A. & C.W. Cáceres. 2000.** Patrones de abundancia, composición trófica y distribución espacial del ensamble de peces intermareales de la zona centro-sur de Chile. Rev. Chil. Hist. Nat., 73: 739-747.
- Sánchez, F. & L.B. Prenske. 1996.** Alimentación de especies demersales en el golfo de San Jorge. Rev. Invest. Des. Pesq., Mar del Plata, 10: 57-71.
- Silva, M. & J. Stuardo. 1985.** Alimentación y relaciones tróficas generales entre algunos peces demersales y el bentos de bahía Coliumo (Provincia de Concepción, Chile). Gayana, Zool., 49: 77-102.
- Schmitter-Soto, J.J. & J.J. Castro-Aguirre. 1996.** Trophic comparison among Triglidae (Pisces: Scorpaeniformes) off Baja California Sur, Mexico. Rev. Biol. Trop., 44: 803-311.
- Soto, R. 1985.** Efectos del fenómeno El Niño 1982-83 en ecosistemas de la I Región. Invest. Pesq. (Chile), 32: 199-206.
- Varas, E. & F.P. Ojeda. 1990.** Intertidal fish assemblages of the central Chilean coast: diversity, abundance and trophic patterns. Rev. Biol. Mar., 25: 59-70.
- Vargas, M., P. Fuentes, P. Hernández, A. Olivares & P. Rojas. 1999a.** Relaciones tróficas de cinco peces costeros comunes en el área submareal del norte de Chile (20°11'S-20°20'S). Rev. Biol. Trop., 47(3): 601-604.
- Vargas, M.E., R.A. Soto & G.L. Guzmán. 1999b.** Cambios interanuales en la alimentación de peces submareales del norte de Chile entre los 20°11' y 20°20'S. Rev. Biol. Mar. Oceanogr., 34(2): 197-210.
- Vásquez, J. 1989.** Estructura y organización de huirales submareales de *Lessonia trabeculata*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, 261 pp.
- Vegas, M. & E. Rojas. 1987.** Estudio de algunos peces marinos relacionados con el litoral rocoso del Perú. 2° Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima-Perú, 11: 249-263.
- Viviani, C.A. 1975.** Las comunidades marinas litorales en el norte grande de Chile. Publ. Ocasional, Lab. Ecol. Marina, Iquique, 196 pp.
- Walters, C., V. Christensen & D. Pauly. 1997.** Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Rev. Fish Biol., 7: 139-172.

