

Research Article

Alimentación de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el norte de Chile (18°25'-25°40'S) en diciembre de 2010

Marianela Medina¹, Liliana Herrera¹, Jorge Castillo², Jeannelle Jaque¹ & Natalia Pizarro¹

¹Facultad de Recursos Naturales Renovables, Universidad Arturo Prat

Av. Playa Brava 2120, Iquique, Chile

²Departamento de Evaluaciones Directas, Instituto de Fomento Pesquero

P.O. Box 8V, Valparaíso, Chile

Corresponding author: Marianela Medina (mmedina@unap.cl)

RESUMEN. Se analiza la dieta de *Engraulis ringens* para determinar posibles diferencias en su comportamiento alimentario por longitud y gradiente latitudinal. Las muestras se obtuvieron entre 18°25'S y 24°40'S durante el crucero de evaluación hidroacústica del reclutamiento de *E. ringens*, realizado entre el 1 y 20 de diciembre de 2010. El análisis comprendió la determinación de la dieta contenida en un total de 294 estómagos, provenientes de 18 estaciones de muestreo y distribuidos en tres clases de longitud (pre-reclutas, reclutas y adultos). La dieta se describió mediante los métodos numéricos de frecuencia de ocurrencia e índice de importancia relativa, además de la similitud dietaria por longitud y latitud, y especialización trófica. *E. ringens* registró un amplio espectro trófico, tanto de presas fitoplanctónicas como zooplanctónicas, con una alta predominancia de fitoplancton por sobre zooplancton en 2,5 órdenes de magnitud, por rango de longitud y latitud. Los componentes de mayor importancia relativa en la dieta fueron las diatomeas de los géneros *Rhizosolenia* y *Chaetoceros*, y Copepoda dentro del zooplancton. El análisis de la similitud trófica intraespecífica mostró una alta sobreposición entre los grupos de longitud, conformando una "unidad trófica". Mientras que el análisis latitudinal reveló una alta sobreposición trófica con tendencia a formar dos "unidades tróficas", pero sin seguir un patrón definido. Los resultados, confirman el carácter de depredador generalista y oportunista de *E. ringens* en la zona norte de Chile durante el periodo analizado.

Palabras clave: *Engraulis ringens*, alimentación, ecología trófica, norte de Chile.

Feeding of anchovy (*Engraulis ringens*) in northern Chile (18°25'-24°40'S), during December 2010

ABSTRACT. *Engraulis ringens* diet, in order to determine possible differences in their feeding behavior by size and latitudinal gradient is analyzed. The samples were obtained between 18°25'S and 24°40'S, during the hydroacoustic recruitment assessment cruise conducted between 1 and 20 December 2010. The analysis included the determination of the diet composition in a total of 294 stomachs from 18 sampling stations and distributed in three size classes (pre-recruits, recruits and adults) they were determinate. The diet was described by numerical method, frequency of occurrence and relative importance index, plus dietary similarity in size and latitude and trophic specialization. *E. ringens* showed a wide trophic spectrum, both phytoplankton and zooplankton prey with a high prevalence of phytoplankton on zooplankton, over 2.5 orders of magnitude in size and latitude range. The components of relative importance in the diet were diatoms of the genus *Rhizosolenia* and *Chaetoceros* and Copepoda in the zooplankton. The analysis of intraspecific trophic similarity showed a high overlap between size groups, forming a "trophic unit". While the latitudinal analysis revealed a high trophic overlap with a tendency to form two "trophic units", but without a definite pattern. The results confirm the nature of a generalist and *E. ringens* in opportunistic predator of *E. ringens* in northern Chile during the period analyzed.

Keywords: *Engraulis ringens*, feeding, trophic ecology, northern Chile.

INTRODUCCIÓN

La anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, es un pez pelágico pequeño que forma grandes y densos cardúmenes superficiales y de amplia distribución geográfica en el Pacífico suroriental. Se distribuye desde Punta Aguja (6°00'S), en el norte del Perú, hasta el sur de Chile (44°00'S), y longitudinalmente desde la costa hasta 160 mn mar afuera (FAO, 1985). Su distribución está asociada a la extensión del Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH), también referido como Sistema de Corrientes Perú-Chile (Montecino *et al.*, 2006), una de las áreas más productivas dentro de los sistemas de corrientes de borde oriental (Mann & Lazier, 2006). Esta alta productividad es favorecida por el ascenso permanente de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes que mantiene una alta producción nueva, canalizada vía zooplancton, hacia una de las pesquerías más ricas del mundo como la anchoveta (Bernal *et al.*, 1983; Cushing, 1990; Nixon & Thomas, 2001).

Desde el punto de vista de la ecología trófica en estos ecosistemas, la trama trófica pelágica en el SCH se caracteriza por ser relativamente corta. Además de zooplancton (principalmente copépodos y eufáusidos), se puede distinguir tres niveles tróficos de consumidores: peces pequeños pelágicos planctívoros, dominados por anchoveta (*E. ringens*) y sardina (*Sardinops sagax*), peces depredadores de mayor tamaño y depredadores superiores (Neira *et al.*, 2004; Thiel *et al.*, 2007).

En la zona norte de Chile, la pesquería de anchoveta es la de mayor importancia ecológica y económica, cuya abundancia, distribución espacial, niveles de agregación, éxito de reclutamiento y rendimiento pesquero, dependen de las condiciones oceanográficas y de las alteraciones ambientales que ocurren periódicamente en la región (Thiel *et al.*, 2007).

Los antecedentes disponibles sobre los hábitos alimentarios de la anchoveta en la zona norte de Chile, específicamente para la fracción juvenil y adulta son escasos y los estudios disponibles han quedado en literatura gris. Sin embargo, para la fracción larval, principalmente de la zona central de Chile, la literatura es variada, encontrándose entre otros, los trabajos de Llanos *et al.* (1996), Balbontín *et al.* (1997), Hernández & Castro (2000), Llanos-Rivera *et al.* (2004) y Yañez-Rubio *et al.* (2011).

Un estudio sobre la composición alimentaria, con énfasis en los reclutas, fue realizado en el marco del crucero de la evaluación hidroacústica del reclutamiento de la anchoveta en la zona norte por Castillo *et al.* (2002), donde los resultados indicaron que la alimentación de la fracción recluta no se restringe solamente a fitoplancton, sino que también compo-

nentes zooplanctónicos constituyeron presas de importancia, particularmente los copépodos. Este resultado coincide con lo señalado por Rebolledo & Cubillos (2003), durante el crucero de evaluación hidroacústica de la anchoveta y sardina común (*Strangomera bentincki*) de la zona centro-sur de Chile, indicando que los ítems presa más abundantes en los estómagos fueron copépodos y diatomeas del género *Skeletonema*, representando más del 80% en relación con la abundancia de otras presas.

En el caso de la anchoveta de la costa peruana, la literatura es numerosa y data desde la década de los 50' siendo recopilada por Pauly & Tsukayama (1987) y Pauly *et al.* (1989). En ella se señala que la anchoveta es un pez planctívoro, con diferencias tróficas en función de su tamaño y distribución espacial (latitudinal y distancia a la costa), ampliamente determinadas por la oferta de alimento del ambiente, y que forman parte de su estrategia de alimentación (Espinoza *et al.*, 1999; Espinoza & Blaskovic, 2000). Por años se pensó que la anchoveta era eminentemente filtradora y se alimentaba principalmente de fitoplancton (Rojas, 1953; Rojas de Mendiola, 1969), pero que también consumía zooplancton calificándola como omnívora (Pauly *et al.*, 1989; Rojas de Mendiola, 1989). Sin embargo, Espinoza & Bertrand (2008) mediante la estimación del contenido de carbono de las presas, demostraron que la dieta de la anchoveta recibe el mayor aporte de nutrientes procedente de presas zooplanctónicas, fundamentalmente de eufáusidos y copépodos.

Por sus hábitos planctívoros, constituye un elemento clave en la trama trófica pelágica del ecosistema costero de la zona norte de Chile, ya que al depredar sobre plancton, incorpora a la biomasa una considerable proporción de energía disponible en el ecosistema, cumpliendo el rol de intermediario en la canalización del flujo de energía desde los primeros niveles tróficos hacia los superiores, donde es aprovechada por diversos depredadores tope como peces, mamíferos marinos y aves (Pauly & Tsukayama, 1987; Pauly *et al.*, 1989; Neira *et al.*, 2004; Thiel *et al.*, 2007; Espinoza & Bertrand, 2008).

La localización en el nivel de la trama trófica de los peces, mediante la determinación de la composición de la dieta, permite circunscribir los estudios de oferta ambiental de alimento y en consecuencia, es posible establecer cuan favorable puede ser el medio ambiente para la población. De este modo, se incorpora otra fuente de información que ayuda a comprender eventuales cambios espaciales y temporales en su distribución y abundancia. Por otra parte, y debido a la importancia pesquera de la anchoveta y a su rol clave en el ecosistema pelágico de la zona norte de Chile, y atendiendo al enfoque ecosistémico para el manejo de

las pesquerías, se requiere disponer, entre otras fuentes de información, del conocimiento de su dinámica trófica (Pauly & Christensen, 2000; FAO, 2003).

A la luz de los antecedentes sobre la dinámica trófica de la anchoveta de la costa de Perú y la escasa información sobre estos aspectos de la anchoveta del norte de Chile, se postula que esta especie del ecosistema pelágico del norte de Chile presenta un comportamiento trófico similar, dada su amplia distribución geográfica en el SCH, una de las cuatro regiones de mayor productividad pesquera del mundo, que sostiene una de las pesquerías más importantes en términos de volumen, como la anchoveta compartida entre Perú y Chile (HCLME, 2003; Montecino *et al.*, 2006; Serra *et al.*, 2012) y que dicho comportamiento trófico ha sido descrito para otras especies del género *Engraulis* pertenecientes a las principales aéreas de afloramiento del planeta (van der Lingen *et al.*, 2009).

Por lo expuesto anteriormente, el presente trabajo tiene como objetivo determinar la composición trófica de la anchoveta en el norte de Chile y establecer eventuales diferencias en tamaño y distribución latitudinal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras de anchoveta se obtuvieron a bordo del B/I Abate Molina durante el "Crucero de Evaluación Hidroacústica del Reclutamiento de *Engraulis ringens*" entre los 18°25'S y 24°40'S (Fig. 1) desde el 1 al 20 de diciembre de 2010, en el marco del proyecto FIP 2010-13. Los ejemplares fueron capturados en 18 lances de pesca realizados con una red de arrastre a media agua de cuatro paneles modelo Engel® de 118 m de largo, 168 mallas de circunferencia en la boca, tamaño de malla estirada en las alas y cielo de 1800 mm, 12 mm en el túnel y copo, con portalones tipo Suberkrüb de 4,5 m² de área y 750 kg de peso seco (300 kg peso húmedo). En los lances con profundidad superior a 10 m, se utilizó una sonda de red acústica para la verificación de la profundidad y comportamiento de la red.

Las muestras se separaron en tres grupos de longitud de acuerdo a Castillo *et al.* (2002): pre-reclutas (<80 mm); reclutas (80-120 mm) y adultos (>120 mm), con un mínimo de 30 individuos por cada grupo de longitud. Para cada ejemplar se registró la longitud total (LT, mm), peso total (PT, g), siendo luego disectado, sexado y eviscerado. Los estómagos extraídos se depositaron individualmente en bolsas plásticas etiquetadas y conservados en formalina al 5% neutralizada con bórax para su posterior análisis.

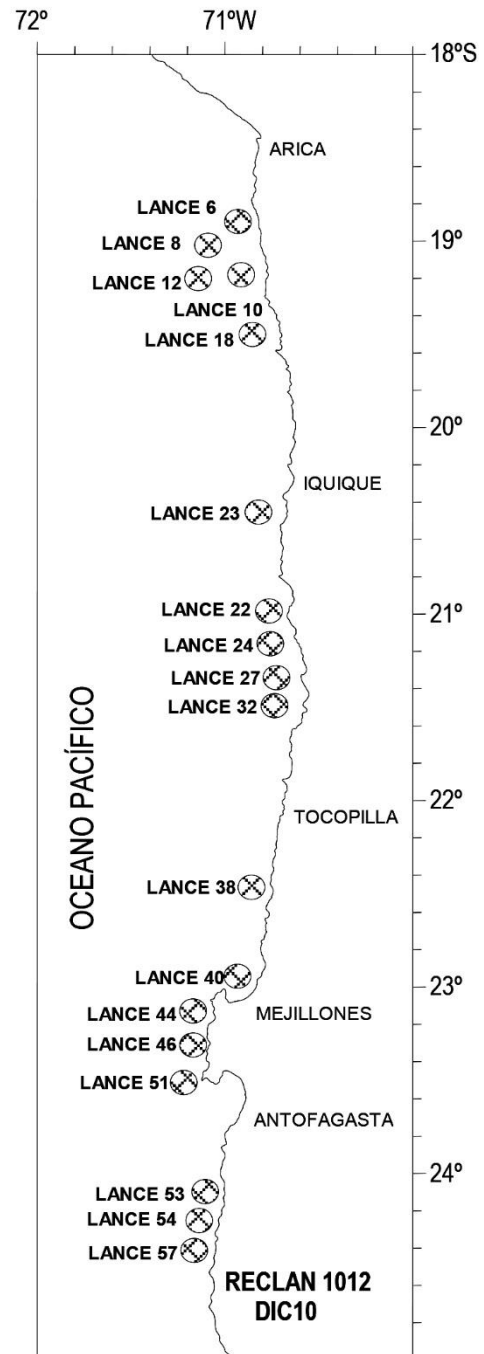


Figura 1. Área de estudio y localización de las zonas de pesca, en el norte de Chile (18°25' - 24°40'S).

En el laboratorio, se vació el contenido estomacal y se homogenizó en formalina al 5%, luego se tamizó a través de una malla de 210 µm. El material filtrado fue diluido en 20 mL de agua destilada para identificar y contar la fracción fitoplanctónica mediante el método de la alícuota. El material retenido en el tamiz, correspondiente a los elementos zooplanctónicos, también fue diluido en 20 mL de agua destilada para su identi-

ficación y recuento (Manrique & Molina, 1993; Espinoza *et al.*, 1999). Debido al alto grado de digestión que presentó el contenido estomacal, el fitoplancton se determinó a nivel de género, de acuerdo a los trabajos de Cupp (1943), Riccard (1987), Taylor (1976) y Tomas (1997), mientras que el zooplancton a nivel de grupos mayores, se determinó utilizando literatura especializada (Boltovskoy, 1981; Santander *et al.*, 1981; Palma & Kaiser, 1993).

El análisis del contenido estomacal se realizó utilizando los descriptores cuantitativos propuestos por Hyslop (1980) expresados en porcentaje para cada taxa de presa: método numérico (%N) y frecuencia de ocurrencia (%FO). Las categorías de presa con frecuencias de ocurrencia <4% se agruparon en el ítem presa "otros". La importancia de las diferentes categorías taxonómicas en la dieta se expresó usando el índice de importancia relativa (%IIR) obtenido del producto entre el valor de %N y de %FO (Govoni *et al.*, 1986; Morote *et al.*, 2010).

Para determinar si la anchoveta presentó algún grado de especialización en su comportamiento alimenticio se utilizó el Índice de Levin (Bi) (Krebs, 1989). Este índice mide la amplitud trófica de una especie otorgándole la condición de especialista o generalista, con base en el siguiente algoritmo:

$$Bi = \frac{\left[\left(\frac{1}{\sum p_j^2} \right) - 1 \right]}{n - 1}$$

donde Bi = índice de Levin, p_j^2 = proporción de la dieta de las especies j y n = número total de taxa presas presentes en la dieta. Los valores de este índice fluctúan de 0 a 1, valores <0,6 indican una dieta dominada por pocas presas y corresponde a un depredador especialista y valores >0,6 revelan dietas de depredadores generalistas, que consumen un amplio rango de presas sin preferencia por alguna específica (Krebs, 1989).

El grado de similitud alimentaria por latitud y rangos de longitud se determinó con el Índice de Similitud (IS) de Bray-Curtis (Bloom, 1981). El criterio de enlace fue el de pares no ponderados, utilizando promedios aritméticos (UPGMA). Los rangos de IS varían de 0 (sin presas en común) y 1 (superposición completa, 100%). La variable utilizada en este análisis fue el valor de abundancia de las categorías presa transformado a $\log_{10}(X+1)$, para reducir la importancia de las presas más abundantes (Espinoza & Blaskovic, 2000; Canto-Maza & Vega-Cendejas, 2008). La significancia de la sobreposición trófica y como criterio de separación de grupos se usó el valor de similitud $\geq 60\%$ (Zaret & Rand, 1971; Wallace, 1981).

Para comparar la alimentación entre rangos de longitud y latitud se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Espinoza *et al.*, 1999; Morote *et al.*, 2010) sobre la base de la contribución de cada categoría de presas transformadas a $\log_{10}(X+1)$. Estos análisis se realizaron con el programa PAST.exe (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Se analizó un total de 294 estómagos pertenecientes a ejemplares entre 65 y 155 mm LT, distribuidos en tres clases de longitud, correspondiendo 42 ejemplares al grupo de prerreclutas, 149 a reclutas y 103 a adultos.

Se identificó un total de 44 categorías de presas, de las cuales 21 correspondieron a la fracción fitoplanctónica y 23 a la fracción zooplanctónica. Dentro del fitoplancton las diatomeas fueron las presas dominantes con el 93,4% de la abundancia total, destacando el género *Rhizosolenia* con un aporte del 60% a la abundancia total y una importancia relativa del 64,5%. Luego se ubicó *Chaetoceros* con una contribución al total de 21,6% y 15,6% de importancia relativa. Los flagelados contribuyeron con un 6,6% a la abundancia total, siendo *Ceratium* el de mayor importancia relativa (%IIR = 4,6%) (Tabla 1).

Dentro del zooplancton, Copepoda contribuyó con el 77,5% al total de presas, correspondiendo las mayores abundancias al suborden Calanoida (%N = 34,4%), seguido de las familias Paracalanidae y Calanidae (%N = 14,3% y 6,8%, respectivamente). Estos grupos presentaron además, las mayores frecuencias de ocurrencia e importancia relativa en la dieta. También destacaron las larvas de Pelecypoda (%IIR = 9,4) y Apendicularia (%IIR = 4,7%). La presencia de huevos de anchoveta fue de 3 huevos/estómago con un %IIR = 0,50. (Tabla 2). Se debe considerar que el periodo del estudio corresponde con el descanso reproductivo de la especie, por lo cual supone una baja disponibilidad de huevos en el medio. En la categoría "otros zooplancteres" se incluyó Ostracoda, Cladocera, Amphipoda, Chaetognatha, Pteropoda, Mysidacea y huevos de invertebrados e indeterminados, por presentarse en la dieta con frecuencia de ocurrencia <4%.

El valor resultante del Índice de Levin indicó una estrategia generalista en la dieta de la anchoveta, ya que el valor fue de $Bi = 0,967$ para un total de 44 categorías de presas planctónicas.

El análisis de la composición trófica por clase de longitud y considerando grupos mayores de categorías de presas, reveló que las diatomeas fueron extremadamente dominantes en términos de su contribución numérica porcentual y frecuencia de ocurrencia en las

Tabla 1. Composición dietaria de *Engraulis ringens* expresada en términos de abundancia relativa (%N), frecuencia de ocurrencia (%FO) e índice de importancia relativa (%IIR) para la fracción de ítems presa de fitoplancton.

Item presa	%N	%FO	%IIR
Diatomeas			
<i>Chaetoceros</i>	21,63	31,97	15,62
<i>Coscinodiscus</i>	9,17	59,86	12,39
<i>Cilyndrotheca</i>	0,08	8,84	0,02
<i>Eucampia</i>	0,43	9,52	0,09
<i>Guinardia</i>	0,06	4,08	0,01
<i>Lioloma</i>	0,20	16,33	0,07
<i>Lithodesmium</i>	0,06	5,44	0,01
<i>Odontella</i>	0,12	15,31	0,04
<i>Proboscia</i>	0,05	4,42	0,00
<i>Pseudo-nitzschia</i>	0,52	18,03	0,21
<i>Rhizosolenia</i>	59,97	47,62	64,50
<i>Thalassionema</i>	0,78	21,09	0,37
<i>Thalassiosira</i>	0,23	10,54	0,06
Otras Diatomeas	0,10	9,18	0,02
Flagelados			
<i>Ceratium</i>	4,14	49,66	4,64
<i>Dictyocha</i>	0,10	4,08	0,01
<i>Dinophysis</i>	0,09	14,29	0,03
<i>Diplopsalis</i>	0,92	43,20	0,90
<i>Prorocentrum</i>	0,05	7,82	0,01
<i>Protopteridinium</i>	1,26	35,03	1,00
Otros Flagelados	0,04	8,84	0,01

tres clases de longitud y en consecuencia la categoría de presa de mayor importancia relativa en la dieta con valores >90% IIR (Tabla 3).

Los flagelados, si bien fueron las presas más abundantes en los adultos (>120 mm LT), su aporte fue muy bajo respecto al de las diatomeas en las tres clases de longitud (Tabla 3).

La contribución numérica porcentual de Copepoda fue extremadamente baja respecto a diatomeas y flagelados, no superando el 1% en las tres clases de longitud. En términos de importancia relativa en la dieta, Copepoda fue el grupo principal (%IIR = 0,88), dentro del zooplancton en los prerreclutas y con 100% de ocurrencia en los estómagos analizados. Los grupos secundarios correspondieron a Euphausiacea y Teleósteos en reclutas y adultos, y larvas de invertebrados en las tres clases de longitud (Tabla 3).

Para visualizar mejor la contribución de las principales categorías de presas planctónicas por clase de longitud se representó la abundancia transformada a $\log_{10}(X+1)$ donde claramente se aprecia que en las tres clases de longitud tanto diatomeas como flagelados fueron dominantes, seguidos de Copepoda. Los grupos

Tabla 2. Composición dietaria de *Engraulis ringens* expresada en términos de abundancia relativa (%N), frecuencia de ocurrencia (%FO) e índice de importancia relativa (%IIR) para la fracción de ítems presas zooplanctónica.

Item presa	%N	%FO	%IIR
Copepoda			
Calanidae	6,82	50,68	8,29
<i>Eucalanus</i>	1,13	16,10	0,44
Paracalanidae	14,43	43,49	15,05
<i>Centropages</i>	1,70	18,84	0,77
<i>Acartia</i>	0,29	4,11	0,03
Calanoida	34,42	63,36	52,28
<i>Oncaea</i>	2,92	28,42	1,99
<i>Corycaeus</i>	5,80	28,77	4,00
<i>Oithona</i>	0,63	4,79	0,07
<i>Microsetella</i>	3,15	14,38	1,09
Copepoda inteterminados	6,20	32,53	4,84
Ostracoda	0,14	7,19	0,02
Euphausiacea	4,08	5,82	0,57
Appendicularia	4,74	22,60	2,57
Larvas Cifonauta	0,08	5,14	0,01
Larvas Pelecypoda	9,38	27,05	6,08
Cypris Cirripedia	0,11	5,48	0,01
Larvas Crustacea	1,44	27,40	0,94
Huevos indeterminados	0,40	11,64	0,11
Huevos invertebrados	0,43	5,82	0,06
Otros zooplancteres	0,59	16,78	0,24
Huevos <i>E. ringens</i>	0,91	22,95	05,0
Teleósteos	0,21	7,53	0,04

Euphausiacea y Teleósteos fueron importantes en la dieta de reclutas y adultos (Fig. 2).

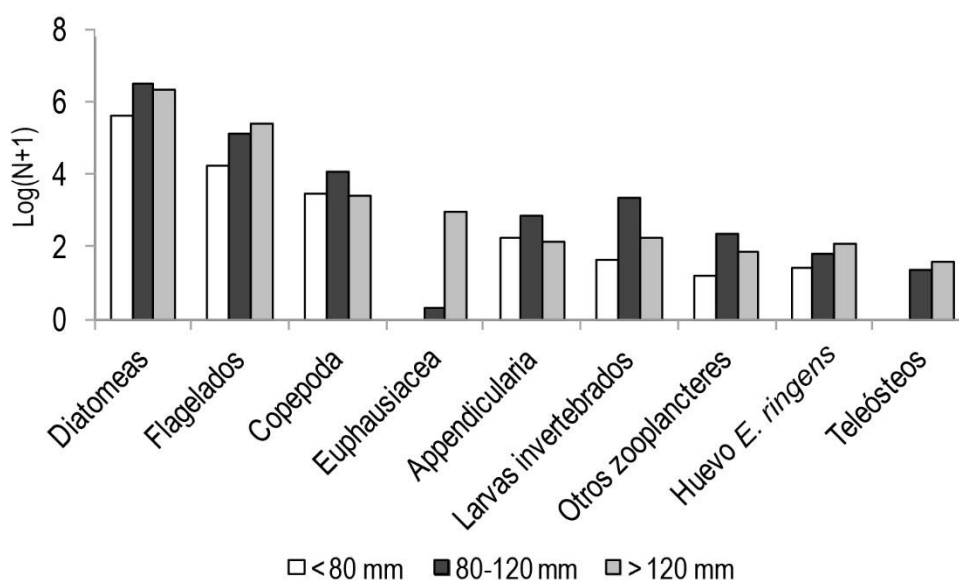
La similitud trófica intraespecífica reveló un alto grado de similitud entre clases de longitud, conformando una “unidad trófica” al unirse con un promedio de IS = 85,6%, siendo significativo al superar el valor de similitud de 60% (Fig 3). El grupo de pre-reclutas tiende a segregarse del resto a un nivel de similitud del 83%, probablemente debido a la menor abundancia de las principales categorías de presas y ausencia de Euphausiacea y Teleósteos.

La comparación de la dieta por clase de longitud, a través del análisis de varianza de Kruskal-Wallis, no reveló diferencias significativas ($H = 2, 27; P = 0,435$).

El fitoplancton fue el principal componente de la dieta en prácticamente todas las latitudes, siendo las diatomeas las que tuvieron la mayor contribución

Tabla 3. Composición trófica de *Engraulis ringens* por rango de longitud, expresada en abundancia relativa (%N), frecuencia de ocurrencia (%FO) e índice de importancia relativa (%IIR) por grupos mayores de ítems presas.

Rango de longitud (mm)	<80			80-120			>120		
Número de estómagos	N = 40			N = 147			N = 160		
Item presa	%N	%FO	%IIR	%N	%FO	%IIR	%N	%FO	%IIR
Diatomeas	95,55	72,50	96,48	95,51	83,67	96,14	89,30	86,79	91,54
Flagelados	3,75	50,00	2,61	4,03	70,75	3,43	10,54	66,98	8,34
Copepoda	0,63	100,00	0,88	0,36	85,71	0,37	0,11	83,02	0,10
Euphausiacea	0,00	0,00	0,00	0,00	0,68	0,00	0,04	14,15	0,01
Appendicularia	0,04	35,00	0,02	0,02	27,89	0,01	0,01	10,38	0,00
Larvas invertebrados	0,01	42,50	0,01	0,07	53,06	0,04	0,01	518,9	0,00
Otros zooplancteres	0,00	17,50	0,00	0,01	51,02	0,00	0,00	23,58	0,00
Huevos <i>E. ringens</i>	0,01	25,00	0,00	0,00	18,37	0,00	0,00	28,30	0,00
Teleósteos	0,01	27,50	0,00	0,00	10,20	0,00	0,00	10,38	0,00

**Figura 2.** Composición dietaria en grupos mayores de presas expresada en Log(N+1) de la abundancia relativa por rango de longitud de *Engraulis ringens*.

numérica porcentual. Las excepciones fueron los flagelados del género *Ceratium* con una contribución numérica de 52% a los 22°26'S y *Prorocentrum* junto con "otros flagelados" que aportaron más del 50% a los 24°10'S. Las diatomeas del género *Coscinodiscus* fueron un aporte importante a la dieta, con altas concentraciones en la zona norte hasta los 21°12'S, con un máximo de 60% a los 21°2'S; *Chaetoceros* también tuvo una mayor representatividad desde los 23°02' hacia el norte, con un máximo de 76% a 21°2'S, mientras que *Rhizo-solenia* fue más abundante en los estómagos al sur de los 23°19'S, llegando al 100% en los 24°13'S (Fig. 4).

En el componente zooplanctónico, Copepoda presentó la mayor contribución numérica porcentual en los estómagos de casi todas las zonas de pesca (Fig. 5), con un mínimo de 10% a los 23°34'S y un máximo de 98% a los 19°35'S. Las larvas de invertebrados dominaron en la dieta a los 20°34'S con un 89% y Euphausiacea sólo se presentó a los 24°18'S con el 51%.

El dendrograma de similitud alimentaria entre latitudes, considerando todos los componentes planctónicos (Fig. 6), reveló una alta similitud de las categorías de presas presentes en los estómagos de anchoveta con un nivel de similitud promedio de 71,2%

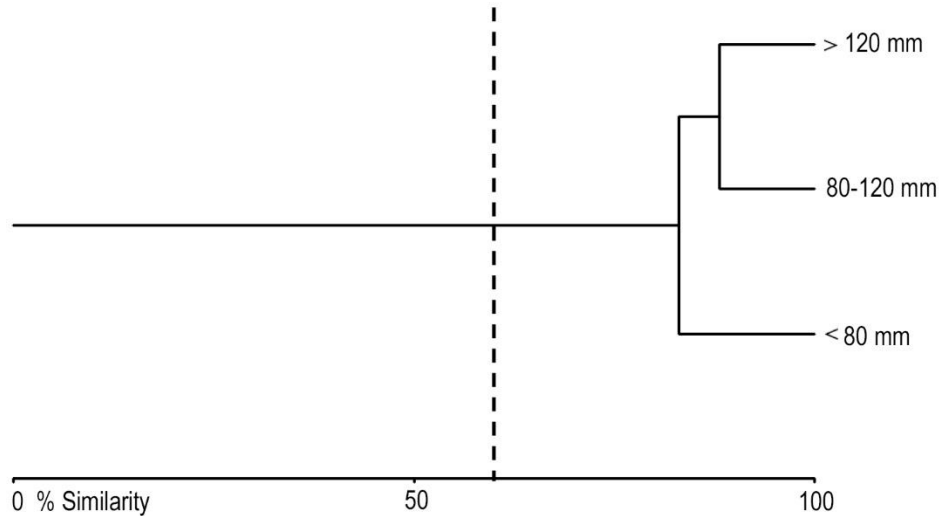


Figura 3. Dendrograma de similitud trófica por rango de longitud de *E. ringens*. La línea punteada indica el nivel de significancia de la similitud ($\geq 60\%$).

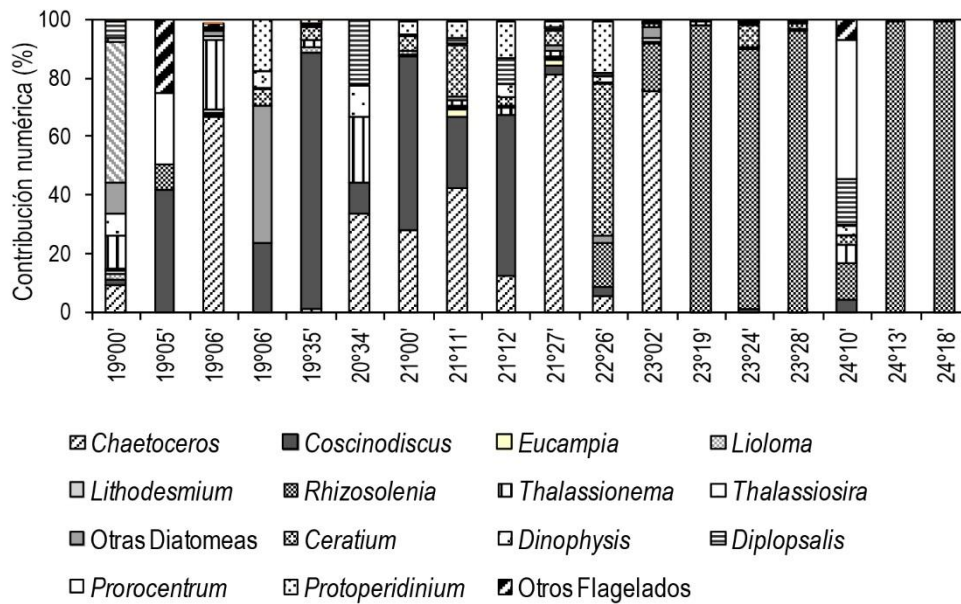


Figura 4. Contribución numérica (%) de los principales grupos fitoplanctónicos en estómagos de *E. ringens* por latitud.

siendo significativa al superar el valor del 60% de similitud. Por sobre el nivel de significancia se habrían conformado dos grandes “unidades tróficas”, la primera entre 19°00’S y 21°12’S y la segunda entre 21°00’S y 23°28’S (Fig. 6). La latitud 24°13’S se segregó del resto con un valor de IS = 51%, probablemente debido a la presencia de sólo siete categorías de presas planctónicas y con sólo el género *Rhizosolenia* en el fitoplancton.

A pesar que el dendrograma mostró una alta sobreposición trófica entre latitudes, el análisis de

varianza de Kruskal-Wallis reveló la existencia de diferencias significativas ($H = 17,450; P = 0,001$) de los componentes tróficos entre latitudes.

DISCUSIÓN

La composición de la dieta de la anchoveta durante el periodo analizado, demostró un comportamiento planctívoro con predominancia, en términos de la contribución numérica, de fitoplancton sobre zooplancton en 2,5 órdenes de magnitud. Sin embargo, esta

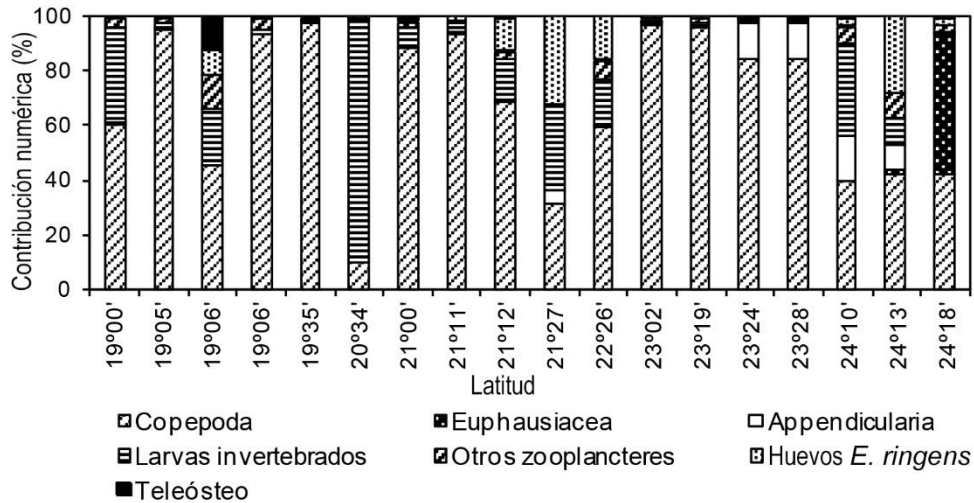


Figura 5. Contribución numérica (%) de los principales grupos zooplanctónicos en estómagos de *E. ringens* por latitud.

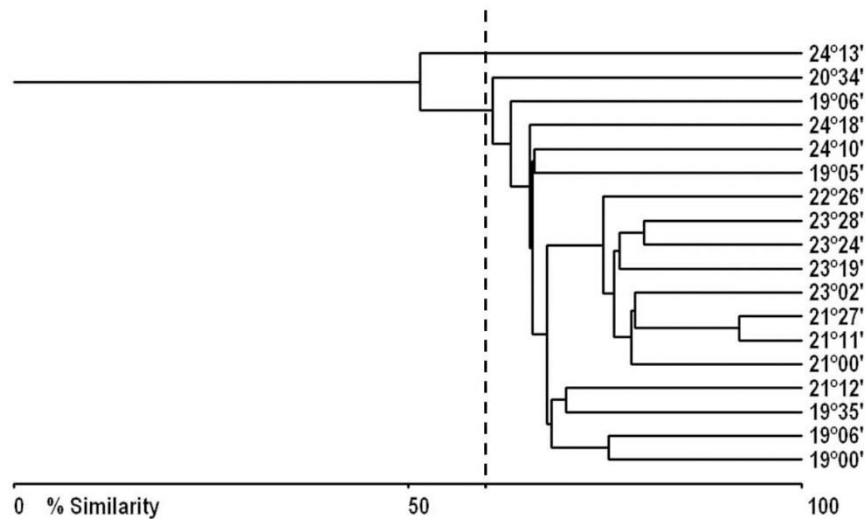


Figura 6. Dendrograma de similitud dietaria de *E. ringens* entre latitudes del área de estudio. La línea punteada indica el nivel de significancia de la similitud ($\geq 60\%$).

extremadamente alta contribución de fitoplancton (por sobre el 99% del total de presas), no permite sostener que los hábitos alimentarios de la anchoveta sean exclusivamente fitoplanctófagos, donde diatomeas y flagelados serían las presas de mayor importancia en la dieta.

Por ejemplo, en Perú, los altos niveles de abundancia de anchoveta prioritarias en sistemas de surgencia se debían a que era capaz de utilizar directa y eficientemente la producción primaria a través de una cadena trófica muy corta y se la definió de conducta fitófaga (Ryther, 1969; Rojas de Mendiola, 1969). Posteriormente, otros estudios sugirieron que los clupeidos consumían tanto fitoplancton como zooplancton (Cushing, 1978). Luego se determinó que el

consumo de zooplancton por la anchoveta en el mar peruano era tan importante como el de fitoplancton, describiéndose un comportamiento alimentario asociado a cambios ontogenéticos, estacionalidad, ubicación espacial y a las fluctuaciones del medio con presencia o no de periodos fríos y cálidos (Álamo, 1989; Pauly *et al.*, 1989; Álamo & Espinoza, 1998; Blaskovic *et al.*, 1998; Espinoza & Blaskovic, 2000; Espinoza *et al.*, 1999, 2000).

En este estudio, de acuerdo al valor del índice de Levin, la anchoveta abarcó un amplio espectro trófico, evidenciando ser claramente una especie generalista, que aprovecha un gran número de recursos de manera simultánea. El espectro trófico comprendió 44 categorías de presas, donde las diatomeas de los

géneros *Rhizosolenia* y *Chaetoceros*, el grupo zooplanctónico Copepoda fueron los componentes de mayor importancia relativa en la dieta.

Este amplio espectro trófico coincide con lo informado en estudios sobre la dieta de la anchoveta de Perú, en los cuales se han identificado 132 taxones a nivel de género, entre fitoplancton y zooplancton, revelando su carácter de forrajero omnívoro (Espinoza & Bertrand, 2008), con rangos de tamaño de presas que varían en varios órdenes de magnitud, desde decenas de micrómetros (microflagelados) a decenas de milímetros como peces (e.g., *Vinciguerria lucetia*) (Konchina, 1991 en Espinoza & Bertrand, 2008).

De igual manera lo hacen los ítems presa dominantes, ya que de acuerdo a lo señalado por diferentes autores, la dieta de la anchoveta de Perú se encuentra dominada por diatomeas solitarias y formadoras de cadenas, destacando los géneros *Coscinodiscus*, *Ditylum*, *Thalassiosira*, *Chaetoceros* y *Rhizosolenia*, y los dinoflagelados *Protoperidinium* y *Ceratium* (Pauly *et al.*, 1989; Álamo & Espinoza, 1998; Espinoza *et al.*, 1999, 2000; Espinoza & Bertrand, 2008), y por zooplancton, principalmente copépodos, de los subórdenes Calanoida (*Eucalanus*, *Calanus* y *Centropages*) y Cyclopoida (*Corycaeus*), siendo ítems de menor importancia los eufáusidos, anfípodos, huevos de anchoveta, y peces como *Vinciguerria* sp. y Myctophidae (Pauly *et al.*, 1989; Blaskovic *et al.*, 1998; Espinoza *et al.*, 1999, 2000; Espinoza & Bertrand, 2008).

Es interesante destacar que si bien los estudios sobre contenido estomacal permiten evaluar directamente el tipo y taxa de presas consumidas, ha sido señalado que existiría en ellos una magnificación de la importancia de las presas muy pequeñas (rangos de tamaño en μm) en perjuicio de la presas de mayor tamaño (rangos de tamaño en mm) (James, 1987 en Espinoza & Bertrand, 2008), mientras que los métodos basados en el peso de la presa (gravimétricos) o en el valor nutricional (contenido de carbono, valor calórico o energético) pueden ser ecológicamente más relevantes. Al respecto se ha demostrado que aún cuando el fitoplancton presente una mayor importancia numérica, como ocurrió en este estudio, el zooplancton es lejos el componente más importante en términos de su contribución al carbono dietario, con eufáusidos y copépodos con los mayores aportes porcentuales (67,5% y 26,3% respectivamente) (Álamo *et al.*, 1996; Espinoza & Bertrand, 2008).

Para obtener una nueva perspectiva de la dieta de la anchoveta de Perú durante su ciclo de vida y de su variabilidad espacio-temporal, Espinoza & Bertrand (2014) analizaron las variaciones ontogenéticas de la dieta desde 1954 utilizando el método del contenido de

carbono. Sus resultados revelaron que juveniles y adultos son en gran parte zooplanctívoros, donde destacan eufáusidos y copépodos calanoideos, mientras que el fitoplancton sólo realiza un aporte menor o igual al 4,4% al contenido de carbono. Además, señalan un aumento gradual de la contribución de los eufáusidos con la clase de longitud, desde 25% en ejemplares de 4-6 cm a 80% o más en aquellos de tamaño de 18-20 cm LT. Estos resultados contradicen aquellos obtenidos con el método numérico, que indican que los ejemplares <10 cm se alimentan principalmente de zooplancton, y los de mayor tamaño de fitoplancton (Rojas de Mendiola, 1969; Espinoza *et al.*, 1999; Espinoza & Blaskovic, 2000), y finalmente, sumando sus propios antecedentes, Espinoza & Bertrand (2008, 2014) descartan la hipótesis que la anchoveta fuese fitoplanctívora en el norte de Perú y zooplanctívora en el sur (Rojas de Mendiola, 1971; Pauly *et al.*, 1989), demostrando que es zooplanctívora en toda su área de distribución.

El análisis simultáneo de la oferta ambiental de alimento permite categorizar la anchoveta como un depredador generalista y oportunista, ya que se evidenció una alta coincidencia entre el plancton presente en el área de estudio y la composición del contenido estomacal (Castillo *et al.*, 2011b). Esta coincidencia se reflejó tanto en la composición de las principales categorías de presas, así como también en las abundancias registradas en los diferentes rangos de longitud en su distribución latitudinal. Al respecto, la oferta de fitoplancton se caracterizó por la dominancia de las diatomeas sobre los flagelados, destacando las formas en cadena del género *Chaetoceros*, y dentro de los flagelados los géneros *Ceratium* y *Protoperidinium*, mientras que la componente zooplanctónica estuvo dominada por los copépodos, grupo que realizó una contribución a la abundancia total superior al 80%. Estos grupos corresponden a los componentes planctónicos más importantes y habituales de la zona de surgencia del norte de Chile, y sus abundancias pueden sufrir cambios asociados a la variabilidad propia del ecosistema (Merino *et al.*, 1990; Oliva, 1997; Herrera & Escribano, 2006; Aguilera *et al.*, 2009).

La similitud en la dieta de la anchoveta a distintas longitudes, es decir entre pre-reclutas, reclutas y adultos, permitió determinar la conformación de una “unidad trófica”, es decir, los tres grupos depredaron indistintamente sobre fito- y zooplancton, con un notorio dominio de fitoplancton en todos los tamaños. No obstante, se registraron diferencias en términos de las preferencias por ciertos ítems dependiendo de la clase de longitud, destacándose que eufáusidos y teleósteos sólo estuvieron presentes en ejemplares ≥ 80 mm LT. En la anchoveta de Perú se ha determinado un

notable cambio ontogenético definido por el incremento de eufáusidos a lo largo del espectro de longitud, acompañado de una disminución proporcional de copépodos, lo cual le proporcionaría una mayor ventaja energética (Espinoza, 2010; Espinoza & Bertrand, 2014). Los eufáusidos constituyen uno de los grupos dominantes del zooplancton marino, especialmente en áreas de alta productividad, donde se caracterizan por su elevada abundancia y baja diversidad (Gibbons *et al.*, 1999). En el Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH), están representados principalmente por *Euphausia mucronata* que tiene un rol clave en la trama trófica planctónica como herbívoros, constituyendo una de las principales vías de transferencia de la producción primaria hacia los niveles tróficos superiores (Antezana, 1970, 2010).

En relación a la variabilidad espacial, si bien latitudinalmente el componente planctónico de la dieta de la anchoveta evidenció una alta sobreposición, el análisis estadístico reveló que, en general, existen diferencias significativas en la contribución de las principales categorías de presas presentes en el gradiente latitudinal. Estas diferencias, se deben a que los principales componentes tanto fitoplancton como zooplancton, aunque no exhiben cambios latitudinales en su composición sí lo hacen respecto de sus abundancias, de manera que, a pesar que no se evidenciaron diferencias en la preferencia de fito- o zooplancton, sí las hubo respecto del aporte que hacen los taxa de cada grupo (Castillo *et al.*, 2002, 2011a).

Al respecto, las diferencias espaciales y temporales en la dieta, tanto en la diversidad de especies presas, riqueza, como en sus abundancias, estarían asociadas a las fluctuaciones ambientales y biológicas (Álamo *et al.*, 1996; Álamo & Espinoza, 1998; Blaskovic *et al.*, 1998; Espinoza *et al.*, 1999; Espinoza & Blascovic, 2000). Los cambios en las comunidades planctónicas como oferta alimenticia y en las preferencias dietarias de la anchoveta generados por las fluctuaciones ambientales, son clave en el estudio de la dinámica de esta especie, considerando que la zona norte del SCH es una región sujeta a una gran variabilidad interanual asociada a ciclos ENOS (Blanco *et al.*, 2002). Si bien se ha evidenciado que durante eventos El Niño la anchoveta puede consumir una componente planctónica propia de agua cálidas (Sánchez de Benites *et al.*, 1985), el gasto metabólico en estos periodos es mayor, debido al aumento de la temperatura y a la reducción de alimentos, lo que se traduce en una mayor mortalidad, menor biomasa y disminución del reclutamiento (Yañez *et al.*, 2008). Por otra parte, el cambio en el espectro de tamaños y composición del plancton, genera una reducción en la disponibilidad y calidad de presas alimenticias para larvas y juveniles,

siendo causa de mortalidad de los primeros estadios (Ulloa *et al.*, 2001).

Cabe destacar que estos estudios de alimentación generalmente se encuentran asociados a la factibilidad de obtener las muestras desde la realización de los cruceros de evaluación hidroacústica del recurso anchoveta, los cuales se ciñen al periodo de reclutamiento (primavera-verano), por lo cual es recomendable replicar estas investigaciones en otras épocas, particularmente durante el invierno que constituye el periodo principal de desove, como una forma de resolver las interrogantes respecto del comportamiento trófico de la especie y también de otros aspectos referentes al grado de depredación de la anchoveta sobre sus propios huevos.

De los resultados obtenidos en este estudio, sobre la composición trófica de la anchoveta por clase de longitud y gradiente latitudinal, se verificó que la anchoveta de la zona norte de Chile, presentó un comportamiento trófico similar al de la anchoveta del mar peruano, que también ha sido descrito para otras especies del género *Engraulis* (van der Lingen *et al.*, 2009). La anchoveta del SCH del norte de Chile puede cambiar su dieta en función de la oferta ambiental, que es influenciada por las fluctuaciones oceanográficas del medio, lo que apoya los resultados de Espinoza & Bertrand (2008, 2014) respecto de su gran plasticidad trófica, alimentándose de varios niveles tróficos con marcada preferencia por macrozooplancton.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Fondo de Investigación Pesquera por el financiamiento del Proyecto FIP N° 2010-03 "Evaluación Hidroacústica del Reclutamiento de anchoveta en la III y IV Regiones, año 2011", en el cual se incluyó la determinación de los componentes tróficos planctónicos de la anchoveta entre la XV y II Regiones; al Instituto de Fomento Pesquero por el trabajo en conjunto que permitió realizar los análisis de las muestras e información y al profesor Eduardo Oliva por su ayuda en la determinación de ciertas especies de zooplancton.

REFERENCIAS

- Aguilera, V., R. Escribano & L. Herrera. 2009. High frequency responses of nanoplankton and microplankton to wind-driven upwelling off northern Chile. *J. Mar. Syst.*, 78: 124-135. doi:10.1016.
- Álamo, A. 1989. Stomach contents of anchoveta (*Engraulis ringens*), 1974-1982. In: D. Pauly, P. Muck, J. Mendo & I. Tsukayama (eds.). *The Peruvian*

- upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings, 18: 105-108.
- Álamo, A. & P. Espinoza. 1998. Variaciones alimentarias en *Engraulis ringens* y otros recursos pelágicos durante invierno-primavera de 1997. Inf. Inst. Mar Perú, 130: 45-52.
- Álamo, A., I. Navarro, P. Espinoza & P. Zubiare. 1996. Espectro alimentario y ración de alimento de *Engraulis ringens* y de *Sardinops sagax*, y mortalidad de huevos de la anchoveta peruana por predación. Inf. Inst. Mar Perú, 119: 34-42.
- Antezana, T. 1970. Eufáusidos de la costa de Chile. Su rol en la economía del mar. Rev. Biol. Mar., 14(2): 19-27.
- Antezana, T. 2010. *Euphausia mucronata*: a key herbivore and prey of the Humboldt Current System. Deep-Sea Res. II, 57: 652-662.
- Balbontín, F., A. Llanos & V. Valenzuela. 1997. Sobreposición trófica e incidencia alimentaria en larvas de peces de Chile central. Rev. Chil. Hist. Nat., 70: 381-390.
- Bernal, P., F. Robles & O. Rojas. 1983. Variabilidad física y biológica en la región meridional del sistema de corrientes Chile-Perú. FAO Fish. Rep., 291(3): 683-711.
- Blanco, J.L., M-E. Carr, A.C. Thomas & P.T. Strub. 2002. Hydrographic conditions off northern Chile during the 1996-1998 La Niña and El Niño events. J. Geophys. Res., 107(C3): 1-19.
- Blaskovic, V., F. Torriani & I. Navarro. 1998. Características tróficas de las principales especies pelágicas durante el otoño 1998. Crucero BIC José Olaya Balandra 9805-06 de Tacna a Máncora. Inf. Inst. Mar Perú, 137: 72-79.
- Bloom, S.A. 1981. Similarity indices in community studies: potential pitfalls. Mar. Ecol. Prog. Ser., 5: 125-128.
- Boltovskoy, D. 1981. Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, 936 pp.
- Canto-Maza, W.G. & M.E. Vega-Cendejas. 2008. Hábitos alimenticios del pez *Lagodon rhomboides* (Perciformes: Sparidae) en la laguna costera de Chelem, Yucatán, México. Rev. Biol. Trop., 56(4): 1837-1846.
- Castillo, J., J. Córdova, A. Saavedra, M. Espejo, P. Gálvez, M.A. Barbieri, J. Osses, H. Reyes, G. Arriagada, P. Barría, R. Gili, E. Oliva & C. Brieba. 2002. Evaluación del reclutamiento de anchoveta en la I y II Regiones, temporada 2001-2002. Informe Final Proyecto FIP N°2001-11: 207 pp.
- Castillo, J., A. Saavedra, F. Leiva, H. Reyes, M. Pizarro, F. Espíndola, V. Castati, C. Lang, C. Hernández, B. Leiva, F. Cerna, A. López, L. Herrera, G. Claramunt, E. Oliva, P. Moreno & M. Medina. 2011a. Evaluación hidroacústica del reclutamiento de la anchoveta en la XV, I y II Regiones, año 2010. Informe Final Proyecto FIP N° 2009-02: 223 pp.
- Castillo, J., A. Saavedra, F. Leiva, H. Reyes, M. Pizarro, V. Castati, C. Lang, M. San Martín, B. Leiva, F. Cerna, A. López & L. Herrera. 2011b. Evaluación hidroacústica del reclutamiento de la anchoveta en la XV, I y II Regiones, año 2011. Informe Final Proyecto FIP N°2010-13: 250 pp.
- Cupp, E.E. 1943. Marine plankton diatoms of the west coast of North America. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif., La Jolla, 5(1): 1-238.
- Cushing, D.H. 1978. Upper trophic levels in upwelling areas. In: R. Boje & N. Tomczak, (eds.). Upwelling ecosystems. Springer-Verlag, Berlín, pp.101-110.
- Cushing, D.H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mis-match hypothesis. Adv. Mar. Biol., 26: 249-294.
- Espinoza, P. 2010. Dinámica espacio-temporal en la ecología trófica de la anchoveta (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842; Pisces: Engraulidae) en el mar peruano. Tesis de Magister en Recursos Acuáticos con mención en Ecología Acuática. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, 73 pp.
- Espinoza, P. & V. Blaskovic. 2000. Cambios en la dieta de la anchoveta *Engraulis ringens* y su influencia en la dinámica de alimentación. Inf. Inst. Mar. Perú, 19: 21-27.
- Espinoza, P. & A. Bertrand. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current System. Prog. Oceanogr., 79: 215-227.
- Espinoza, P. & A. Bertrand. 2014. Ontogenetic and spatio-temporal variability in anchoveta *Engraulis ringens* diet off Peru. J. Fish Biol., 84: 422-435.
- Espinoza, P., I. Navarro & F. Torriani. 2000. Variaciones espaciales en la dieta de la anchoveta a finales de la primavera 1999. Crucero BICs José Olaya Balandra y SNP-2 9911-12. Inf. Inst. Mar Perú, 157: 72-76.
- Espinoza, P., V. Blaskovic, F. Torriani & I. Navarro. 1999. Dieta de la anchoveta *Engraulis ringens* según intervalos de talla. Crucero BIC José Olaya Balandra y BIC Humboldt 9906. Inf. Inst. Mar. Perú, 149: 41-84.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 1985. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-

- herrings. Part 2. Engraulididae. P.J.P. Whitehead, FAO Fish. Synop., 125(7): 305-579.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 2003. La ordenación pesquera. 2. El enfoque de ecosistemas en la pesca. FAO Orientaciones Técnicas para la Pesca Responsable, Roma, 4(Supl. 2): 133 pp.
- Gibbons, M.J., V. Spiridinov & G. Tarling. 1999. Euphausiacea. In: D. Boltovskoy (ed.). South Atlantic zooplankton. Backhuy Publishers, Leiden, pp. 1241-1279.
- Govoni, J.J., P.B. Ortner, F. Al-Yamani & L.C. Hill. 1986. Selective feeding of spot, *Leiostomus xanthurus*, and Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, larvae in the northern Gulf of Mexico. Mar. Ecol. Progr. Ser., 13: 175-183.
- Humboldt Current Large Marine Ecosystem (HCLME). 2003. Análisis diagnóstico transzonal (Transboundary Diagnostic Analysis, TDA). Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt (Humboldt Current Large Marine Ecosystem). GEF/UNIDO/UNDP/UNEP, 40 pp.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontol. Electron., 4(1): 9 pp.
- Hernández, E.H. & L.R. Castro. 2000. Larval growth of the anchoveta *Engraulis ringens* during the winter spawning season off central Chile. Fish. Bull., 98: 704-710.
- Herrera, L. & R. Escribano. 2006. Factors structuring the phytoplankton community in the upwelling site off El Loa River in northern Chile. J. Mar. Syst., 61: 13-38.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis. A review of methods and their application. J. Fish. Biol., 17: 411-429.
- Krebs, C. 1989. Ecological methodology. Harper & Row, New York, 550 pp.
- Llanos, A., G. Herrera & P. Bernal. 1996. Análisis del tamaño de las presas en la dieta de las larvas de cuatro clupeiformes en un área costera de Chile central. Sci. Mar., 60: 435-442.
- Llanos-Rivera, A, G. Herrera & P. Bernal. 2004. Food selective and diet overlap in larvae of Clupeiform species from central Chile. Cah. Biol. Mar., 45: 1-8.
- Manrique, F.A & R.E. Molina. 1993. Hábitos alimenticios de los peces pelágicos de importancia comercial en el Golfo de California, México. Mem. XXIII Reun. Intercamb. Exper. Invest. Des. Tec. Monterrey, N.L. Tomo I, pp. 170-178.
- Mann, K.H. & J.R.N. Lazier. 2006. Dynamic of marine ecosystems. Blackwell Publishing, Oxford, 496 pp.
- Merino, C., L. Herrera & E. Santander. 1990. Oceanografía biológica. Fitoplancton: composición, biomasa y distribución. Caracterización Bio-oceanográfica del área frente al Río Loa durante cruceros de reclutamiento. Parte III. Programa INPESCON 1990. Universidad Arturo Prat, Doc. Tec., 44C(4): 118-245.
- Montecino, V., P.T. Strub, F. Chavez, A. Thomas, J. Tarazona & T. Baumgartner. 2006. Bio-physical interactions off Western South-America. In: A.R. Robinson & K.H. Brink (eds.). The global coastal ocean: interdisciplinary regional studies and syntheses. The Sea, Harvard University Press, Cambridge, 14: 329-390.
- Morote, E., M.P. Olivar, F. Villate & I. Uriarte. 2010. A comparison of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) larvae feeding in the northwest Mediterranean: influence of prey availability and ontogeny. ICES J. Mar. Sci., 67(5): 897-908.
- Neira, S., H. Arancibia & L. Cubillos. 2004. Comparative analysis of trophic structure of commercial fishery species off Central Chile in 1992 and 1998. Ecol. Model., 172: 233-248.
- Nixon, S. & A. Thomas. 2001. On the size of the Peru upwelling ecosystem. Deep-Sea Res. I, 48: 2521-2528.
- Oliva, E. 1997. Variabilidad intra e interanual de la estructura comunitaria del zooplancton en el área de surgencia costera del norte de Chile (20,50°S-22,00°S): 1990-1992. Tesis de Magíster en Biología Marina, Universidad de Oriente, 220 pp.
- Palma, S. & K. Kaiser. 1993. Plancton marino en aguas chilenas. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso, 151 pp.
- Pauly, D. & I. Tsukayama. 1987. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM Studies and Reviews 15, IMARPE, Callao, Perú, GTZ, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines, 351 pp.
- Pauly, D. & V. Christensen. 2000. Trophic levels of fishes. In: R. Froese & D. Pauly (eds.). FishBase 2000: concepts, design and data sources. ICLARM, Manila, 181 pp.
- Pauly, D., P. Muck, J. Mendo & I. Tsukayama. 1989. The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18, IMARPE, Callao, Perú, GTZ, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines, 438 pp.
- Rebolledo, H. & L. Cubillos. 2003. Ítems alimentarios de la anchoveta y sardina común en la zona centro-sur durante el verano del 2003. Evaluación hidroacústica del reclutamiento de anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2002. Informe Final Proyecto FIP 2002-13: 203 pp.

- Riccard, M. 1987. Atlas du phytoplancton marin. Volume II. Diatomophycées. Éditions CNRS, Paris, pp. 40-219.
- Rojas, B. 1953. Estudios preliminares del contenido estomacal de las anchovetas. Bol. Cient. Cía. Adm. Guano, 1: 33-42.
- Rojas de Mendiola, B. 1969. The food of the Peruvian anchovy. J. Cons. Int. Explor. Mer, 32(3): 433-434.
- Rojas de Mendiola, B. 1971. Some observations on the feeding of the Peruvian anchoveta *Engraulis ringens* J. in two regions of the Peruvian coast. In: J.D. Costlow (ed.). Fertility of the sea. Gordon and Breach Science Publisher, New York, pp. 17-440.
- Rojas de Mendiola, B. 1989. Stomach contents of anchoveta (*Engraulis ringens*), 1953-1974. In: D. Pauly, P. Muck, J. Mendo & I. Tsukayama (eds.). The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings, 18: 97-104.
- Ryther, J.H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. Science, 166: 72-76.
- Sánchez de Benites G., A. Alamo & H. Fuentes. 1985. Alteraciones en la dieta alimentaria de algunos peces comerciales por efecto del Fenómeno "El Niño". In: W. Arntz, A. Landa & J. Tarazona (eds.). "El Niño". Su impacto en la fauna marina. Bol. Inst. Mar Perú-Callao, 135-142 pp.
- Santander, H., G. Lugo, S. Carrasco, H. Véliz & O. Castillo. 1981. Catálogo de zooplancton en el mar peruano. Boletín del IMARPE, 6: 75 pp.
- Serra, R., M. Akester, M. Bouchón & M. Gutierrez. 2012. Sustainability of the Humboldt Current Large Marine Ecosystem. In: K. Sherman & G. McGovern (eds.). Frontline observations on climate change and sustainability of large marine ecosystems. United Nations Development Programme, New York, pp. 112-134.
- Taylor, F.J.R. 1976. Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. A report on material collected by the R.V. "Anton Bruun" 1963, 1964. Bibl. Bot., 132: 1-234.
- Thiel, M., E. Macaya, E. Acuña, W. Arntz, H. Bastias, K. Brokordt, P. Camus, J. Castilla, L. Castro, M. Cortes, P. Clement, R. Escribano, M. Fernandez, J. Gajardo, C. Gaymer, I. Gomez, A. Gonzalez, H. Gonzalez, P. Haye, J. Illanes, J. Iriarte, D. Lancelloti, G. Luna-Jorquera, C. Luxoro, P. Manriquez, V. Marin, P. Muñoz, S. Navarrete, E. Perez, E. Poulin, J. Sellanes, H. Sepulveda, W. Stotz, F. Tala, A. Thomas, C. Vargas, J. Vasquez & J. Vega. 2007. The Humboldt Current System of northern and central Chile. Oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. Oceanogr. Mar. Biol., An. Rev., 45: 195-344.
- Tomas, C.R. 1997. Identifying marine phytoplankton. Academic Press, San Diego, 858 pp.
- Ulloa, O., R. Escribano, S. Hormazábal, R.A. Quiñones, M. Ramos & R.R. González. 2001. Evolution and biological effects of the 1997/1998 El Niño in northern Chile. Geophys. Res. Lett., 28(8): 1591-594.
- van der Lingen, C.D., A. Bertrand, A. Bode, R. Brodeur, L. Cubillos, P. Espinoza, K. Friedland, S. Garrido, X. Irigoien, C. Mollmann, R. Rodríguez-Sánchez, H. Tanaka & A. Temming. 2009. Trophic dynamics. In: D.M. Checkley Jr., C. Roy, J. Alheit & Y. Oozeki (eds.). Climate change and small pelagic fish. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 112-157.
- Wallace, R. 1981. An assesment of the diet-overlap indexes. Trans. Am. Fish. Soc., 110(1): 72-76.
- Yáñez, E., S. Hormazábal, C. Silva, A. Montecinos, M.A. Barbieri, A. Valdenegro, A. Órdenes & F. Gómez. 2008. Coupling between the environment and the pelagic resources exploited off northern Chile: ecosystem indicators and a conceptual model. Lat. Am. J. Aquat. Res., 36(2): 159-181.
- Yáñez-Rubio, A., A. Llanos-Rivera, L.R. Castro, G. Claramunt & L. Herrera. 2011. Variations in type, width, volume and carbon content of anchoveta *Engraulis ringens* food items during the early larval stages. J. Mar. Biol. Assoc., 91(06): 1207-1213.
- Zaret, T. & S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. Ecology, 52: 336-342.

Received: 10 June 2013; Accepted: 11 September 2014