



**Recopilación bibliográfica de la trama trófica de la anchoveta
(*Engraulis ringens*) en la zona norte de Chile: presas y
depredadores**



MARZO - 2020

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN APLICADA
DEL MAR**



**Recopilación bibliográfica de la trama trófica de la
anchoveta (*Engraulis ringens*) en la zona norte de
Chile: presas y depredadores**

**Centro de Investigación Aplicada del Mar
S.A. (CIAM)**

Director Ejecutivo: Carlos Merino Pinochet
Director Científico: Jorge Oliva López

Autora: Andrea Auger Lancellotti



RESUMEN EJECUTIVO

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 variaciones ambientales que ocurren periódicamente.

La tendencia en el manejo pesquero requiere entender el rol de las especies predatoras dentro del ecosistema para entender el efecto que la predación tiene sobre poblaciones explotadas, requiriéndose investigaciones pesqueras con integración ecotrófica y comprender el efecto que la predación tiene sobre las poblaciones explotadas y a su vez, entender el efecto que la explotación de ciertos recursos tendría sobre otros depredadores que dependen de ese mismo recurso.

La modelación de ecosistemas marinos y sus pesquerías ha permitido identificar los componentes bióticos y abióticos que juegan roles importantes en términos de la estructura y dinámica comunitaria, y se debiera avanzar hacia la identificación de las interacciones predador-presa que regulan la distribución y abundancia de las especies.

La necesidad de tomar en cuenta la estructura y función del ecosistema, y en particular la interacción entre las especies explotadas y su ambiente en la administración de recursos marinos, es de alta relevancia en la actualidad, incorporando además el escenario de cambio climático global incierto. Los modelos tróficos ecosistémicos podrían ser una pieza fundamental para ser utilizados como un complemento a los modelos monoespecíficos clásicos, permitiendo avanzar en una evaluación y manejo de los recursos pesqueros bajo un enfoque holístico.

La anchoveta es una especie clave en el ecosistema de la corriente de Humboldt. Sin embargo, aún existen discrepancias respecto a la categorización de esta especie dentro de la trama trófica.

Diversos estudios indicarían que la alimentación al menos para la fracción recluta no se restringe solamente a fitoplancton, sino que, también se alimenta de zooplancton.

Para el norte de Chile, estudios realizados indicaron que, dentro del rango de presas fitoplanctónicas consumidas por la anchoveta, las diatomeas fueron las presas dominantes, destacando los géneros *Rhizosolenia* y *Chaetoceros*, mientras que, para los flagelados, predominó el género *Ceratium*. Para



la fracción zooplanctónica, destacaron los copépodos del suborden Calanoida y las familias Paracalanidae y Calanidae. También destacaron las larvas de Pelecypoda y Appendicularia. La presencia de huevos de anchoveta habría sido baja. En la categoría “otros zooplancteres” se incluyó a Ostracoda, Cladocera, Amphipoda, Chaetognatha, Pteropoda, Mysidacea y huevos de invertebrados.

Estudios recientes han replanteado el rol trófico de la anchoveta en el ecosistema peruano. Si bien el volumen de fitoplancton consumido es aproximadamente el 99% del total, el aporte energético (medido como contenido de carbono) del zooplancton restante en la dieta (1%) corresponde al 94% del aporte energético total. Se concluye que de acuerdo al contenido de carbono tomado del sistema la anchoveta puede ser considerada como zooplanctófaga.

Los estudios revisados indican que la anchoveta puede cambiar su dieta en función de la oferta de alimento, característica que forma parte de su estrategia de forrajeo, la cual es influenciada por las fluctuaciones que ocurren en el medio ambiente. La categorización correspondería a un predador generalista y oportunista, con una gran plasticidad trófica y que puede alimentarse de varios niveles tróficos, con una marcada preferencia por el macrozooplancton. La estimación del contenido de carbono de sus presas, indicaron que la dieta de la anchoveta recibe el mayor aporte de nutrientes de presas zooplanctónicas, fundamentalmente de copépodos y eufáusidos.

En relación a los depredadores de la anchoveta, se indica que el langostino enano (*Pleuroncodes sp.*), en ciertas épocas, cuando comparten el mismo hábitat, actúa como un depredador de huevos de anchoveta. Por otra parte, en algunas ocasiones la anchoveta preda sobre el langostino enano.

Otros depredadores que se alimentan de anchoveta serían el bonito y la palometa, eventualmente el jurel, caballa y jibia. Diversas especies de aves marinas, principalmente aves guaneras (piqueros, cormoranes, pelícanos, pingüinos), los mamíferos marinos tales como el lobo marino común, los delfines (delfín común, delfín oscuro, delfín nariz de botella) y para los cetáceos misticetos, la ballena jorobada.

Se debe avanzar en el conocimiento sobre la dinámica trófica de la anchoveta, a través de estudios tendientes a actualizar y/o generar información referente a cambios espaciales y temporales en la dieta, tasas de ingestión y evacuación gástrica, ración diaria, aporte energético de los componentes tróficos principales, consumo poblacional y sus relaciones tróficas intra e interespecífica en el ecosistema pelágico del norte de Chile.

Tabla de contenidos

1. Introducción	7
2. Objetivos	8
3. Metodología	8
4. Antecedentes	9
4.1 Anchoveta <i>Engraulis ringens</i>, la especie clave del SCH: depredador y presa	11
4.1.1 Antecedentes sobre la alimentación de la anchoveta	12
4.2 Fitoplancton: diatomeas y flagelados	16
4.3 Copépodos	19
4.4 Eufáusidos	21
4.5 <i>Pleuroncodes sp.</i> (langostino enano, camaroncillo, garrapata, munida)	21
4.6 Depredadores de la anchoveta: peces pelágicos y depredadores de mayor tamaño presentes en el SCH	22
4.6.1 Peces pelágicos	23
4.6.1a <i>Trachurus murphyi</i> (jurel)	23
4.6.1b. <i>Sarda chiliensis</i> (bonito)	24
4.6.1c. <i>Scomber japonicus</i> (caballa)	24
5. Depredadores tope en el SCH: moderadores de stock y del equilibrio ecosistémico	25
5.1. <i>Coryphaena hippurus</i> (palometa, dorado de altura, perico)	25
5.2. <i>Dosidicus gigas</i> (jibia, pota, calamar gigante)	26
5.3. <i>Xiphias gladius</i> (albacora, pez espada).....	27
5.4. Condriictios	28
5.4.1. <i>Isurus oxyrinchus</i> (marrajo)	28
5.4.2. <i>Prionace glauca</i> (tiburón azulejo).....	28
5.5. Aves marinas	29
5.6. Mamíferos marinos	30
5.6.1 Cetáceos.....	30
5.6.2 Pinnípedos: <i>Otaria flavescens</i> (lobo marino común)	32
6. Modelamientos ecotróficos realizados en el Sistema de la Corriente de Humboldt	33
6.1. Modelo trófico para el norte de Chile	33



6.2. Modelo trófico para el Sistema Corriente de Humboldt de Perú	35
6.3 Ensamble ecológico de depredadores superiores de anchoveta en la Bahía de Mejillones	37
7. Literatura citada	43

1. Introducción

El Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH), es el sistema de surgencia más productivo a nivel mundial, sosteniendo a una de las pesquerías monoespecíficas más grande del mundo, como lo es la anchoveta (*Engraulis ringens*). Este Sistema de surgencia está sujeto a una gran variabilidad climática y a escenarios contrastantes entre años, y entender los cambios en la abundancia de especies de importancia comercial y sus interacciones con el ecosistema, es complejo de comprender en toda su magnitud (Weimerskirch et al., 2012).

Dentro del SCH, el subsistema natural está constituido por diversas especies, por comunidades pelágicas, por los hábitats oceánico y costero y, por el ecosistema en general (Barria et al., 2014). Desde el punto de vista de la ecología trófica, la trama trófica pelágica en el SCH se caracteriza por ser relativamente corta, en la cual, además de zooplancton, se distinguen tres niveles tróficos de consumidores: 1. peces pequeños pelágicos planctívoros, dominados por anchoveta y sardina (*Sardinops sagax*), 2. peces depredadores de mayor tamaño, tales como el jurel (*Trachurus murphyi*), la caballa (*Scomber japonicus*), el bonito (*Sarda chiliensis*) y 3. depredadores superiores, dentro de los cuales se encuentran peces de gran tamaño tales como la albacora (*Xiphias gladius*), el tiburón diamante o marrajo (*Isurus oxyrinchus*), el tiburón azul o azulejo (*Prionace glauca*), la palometa o perico o dorado de altura (*Coryphaena hippurus*), el calamar gigante o pota (*Dosidicus gigas*), además de otros depredadores como aves marinas, cetáceos odontocetos (delfines, cachalotes, orcas) y misticetos o ballenas con barbas (Barria et al., 2014; Medina et al., 2015). Cada una de estas especies, cumple un rol fundamental en el funcionamiento de este gran sistema, pero de las cuales hoy no hay conocimiento suficiente.

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 (Medina et al., 2015).

Por su parte, la distribución de los depredadores superiores, así como los cambios en su abundancia, dieta y reproducción, son un reflejo del estado del ecosistema evidenciando cambios que serían producto de distintos factores tanto naturales como antrópicos (sobreexplotación de recursos, contaminación), que afectan la producción o la fluctuación en la disponibilidad de presas. Conocer los roles funcionales y estructurales de los depredadores en el ecosistema marino, es un aspecto de suma importancia en el manejo del ambiente marino para monitorear el estado de salud del ecosistema y del futuro de las pesquerías (Goya, 2014).



Las investigaciones de las pesquerías se basan en estudios monoespecíficos, donde las poblaciones de peces explotados se gestionan teniendo en cuenta consideraciones ecológicas, pero basado en el manejo de los stocks de esas poblaciones de peces explotados (Alegre et al., 2014), centrando la pesca en especies de un determinado nivel trófico, sin considerar o valorizar a otras especies (i.e grandes depredadores), que también dependen del recurso o que podrían modificar a otros componentes del ecosistema, con el consiguiente efecto en cascada de las especies dependientes (Barria et al., 2014).

Actualmente, el paradigma del enfoque ecosistémico aplicado a pesquerías impone la necesidad de comprender los efectos de la pesquería en el ecosistema y los efectos del ecosistema en las pesquerías con una mirada holística (Medina et al., 2007).

2. Objetivos

- Reconocer, de acuerdo a la bibliografía disponible para la zona norte de Chile, cuál sería el alimento principal de la anchoveta (*E. ringens*) por talla, por estado y por estación del año.
- Identificar los depredadores principales de la anchoveta para la zona norte de Chile.

3. Metodología

Para lograr los objetivos propuestos en el presente trabajo, se revisó la información disponible en la web, tales como: publicaciones científicas, tesis de grado y páginas web con antecedentes de especies que participan como ítems presa relevantes dentro de la dieta de la anchoveta, como depredadores de la anchoveta y a su vez, de especies que actúan como moderadores de otros peces pelágicos, tales como los condriictios, los mamíferos marinos y las aves marinas presentes en el Sistema de la Corriente de Humboldt del norte de Chile. También se revisó información existente para la anchoveta, sus presas y depredadores presentes en el SCH del Perú, debido a las similitudes que existen para las relaciones tróficas entre el norte de Chile y sur del Perú y, debido a que las especies son consideradas transzonales entre ambos países.

Se recopiló antecedentes que correspondieran o explicaran en alguna medida, el comportamiento o las condiciones que se dan para la anchoveta, sus ítems presa relevantes, sus depredadores y de los depredadores tope para la zona norte de Chile.

4. Antecedentes

Las relaciones tróficas de las especies de importancia comercial representan uno de los principales aspectos a considerar en la evaluación ecosistémica. El conocimiento de la dieta de los recursos pesqueros ha sido reconocido como importante fuente de información para análisis complementarios de los mismos, relacionándolos con la distribución de tales recursos en el tiempo o espacio, migraciones, consumo y mortalidad por predación (Medina y Arancibia, 2002; Alegre et al., 2014).

La tendencia en el manejo pesquero requiere entender el rol de las especies predatoras dentro del ecosistema y, más específicamente, entender el efecto que la predación tiene sobre poblaciones explotadas, requiriéndose investigaciones pesqueras con integración ecotrófica, para intentar entender el efecto que la predación tiene sobre las poblaciones explotadas y a su vez, entender el efecto que la explotación de ciertos recursos tendría sobre otros depredadores que dependen de ese mismo recurso (Medina y Arancibia, 2002).

La modelación de ecosistemas marinos y sus pesquerías ha permitido identificar los componentes bióticos y abióticos que juegan roles importantes en términos de la estructura y dinámica comunitaria, pero el interés de investigadores y administradores de recursos marinos debe ir dirigido hacia la identificación de las interacciones predador-presa que regulan la distribución y abundancia de las especies, más allá de la mera evaluación de la biomasa de los recursos de importancia comercial (Medina et al, 2007)

El ecosistema pelágico del norte de Chile, abarca desde Arica (18° 21'S) hasta el sur de Taltal (26°S), estando influenciado por el sistema de corrientes de Chile- Perú, siendo uno de los sistemas más productivos del mundo debido a la acción combinada de las surgencias costeras y del transporte de nutrientes subantárticos (Medina et al., 2007). Históricamente, este sistema ha sustentado una relevante pesquería pelágica compuesta, en orden de importancia en los desembarques, por: anchoveta, sardina (*Sardinops sagax*), jurel (*Trachurus murphyi*), caballa (*Scomber japonicus*) y como fauna acompañante, bonito (*Sarda chiliensis*), cojinoba del norte (*Seriolella violacea*), entre otros, con fuertes variaciones en sus desembarques a través del tiempo debido a factores oceanográficos y pesqueros (Medina et al., 2007).

Considerar la estructura y función del ecosistema, y en particular la interacción entre las especies explotadas y su ambiente (biótico y abiótico) en la administración de recursos marinos, es de alta relevancia en la actualidad, dentro de un escenario de cambio climático global incierto. Tal es así que, los modelos tróficos ecosistémicos podrían ser utilizados como un complemento a los modelos



monoespecíficos clásicos, permitiendo una evaluación y manejo de los recursos pesqueros bajo un enfoque holístico (Medina et al., 2007).

Arancibia y Neira (2014), realizaron un análisis de especies del ecosistema en el norte de Chile, considerando presas desde fitoplancton y zooplancton hasta depredadores tope, aplicando modelos ecotróficos multiespecíficos con balance de masas, basados en la aproximación “Ecopath con Ecosim, versión 6.4”, identificando 21 grupos funcionales, donde la mortalidad por depredación sería la principal fuente de mortalidad en el sistema, particularmente en anchoveta y peces mesopelágicos, observando que la mortalidad por pesca también fue relevante en anchoveta (*E. ringens*), caballa (*Scomber japonicus*), palometa o dorado de altura (*Coriphaena hyppurus*) y jurel (*Trachurus murphyi*). Se identificaron grupos de depredadores tope, tales como la jibia (*Dosidicus gigas*), el lobo marino (*Otaria flavescens*), las aves marinas, odontocetos tales como el delfín común, otros cetáceos, los tiburones pelágicos y el pez espada (*Xiphias gladius*).

La anchoveta, debido a 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 niveles superiores, donde es aprovechada por diversos depredadores tope como peces, mamíferos marinos y aves (Medina et al., 2015).

En el presente trabajo bibliográfico se consideraron algunas especies que son características en torno al recurso anchoveta, ya sea formando parte de su dieta, como depredadores de esta especie o de eslabones tróficos superiores (**Figura 1**).

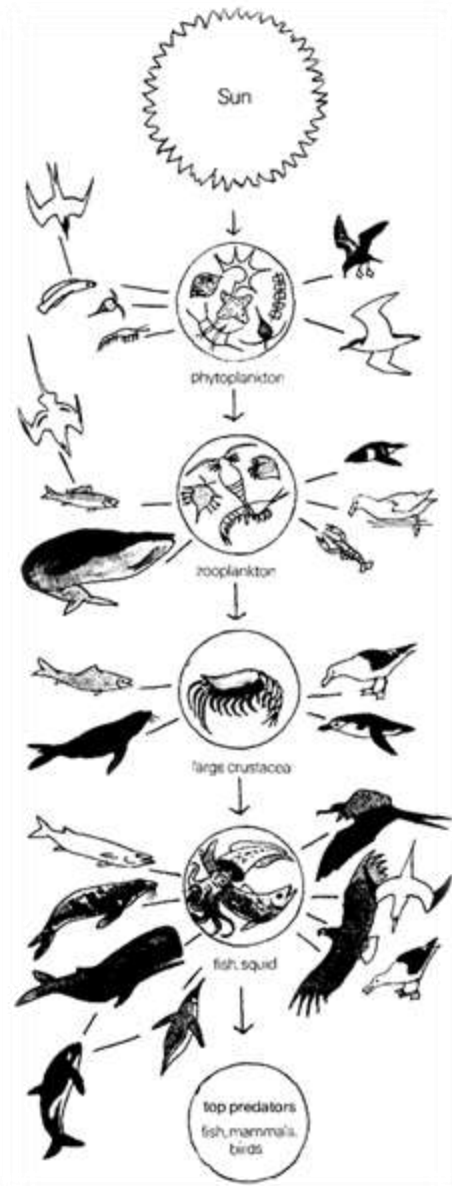


Figura 1. Cadena trófica simplificada (Shealer, 2002).

4.1 Anchoqueta *Engraulis ringens*, la especie clave del SCH: depredador y presa

La anchoqueta (*Engraulis ringens*) es una especie pelágica clave en el SCH, con una gran importancia ecológica, por ser el ítem presa principal de aves marinas, mamíferos marinos, de otros peces pelágicos y de mayor tamaño, y a su vez, con una importancia económica muy relevante, ya que es sustento para la industria pesquera, principalmente de cerco, la cual ha capturado más de 250 millones de toneladas de esta especie, en Perú, desde la década de 1950 (Espinoza, 2014).

4.1.1 Antecedentes sobre la alimentación de la anchoveta

De acuerdo a un estudio realizado para la zona norte de Chile por Medina et al., 2015, reporta que los antecedentes disponibles sobre los hábitos alimentarios de la anchoveta para esta zona, específicamente para individuos juveniles y adultos son escasos, con estudios que han quedado en literatura gris. Sin embargo, los autores antes mencionados indican que un estudio de evaluación hidroacústica realizado por Castillo et al. (2002) sobre la composición alimentaria de reclutas, indicó que la alimentación de la fracción recluta no se restringía solamente a fitoplancton, sino que, la anchoveta, también se alimentaría de zooplancton, observando que una de las presas importantes eran los copépodos.

A su vez, otro estudio citado en la investigación de Medina et al., 2015, el cual fue realizado por Rebolledo y Cubillos (2003), durante un crucero de evaluación hidroacústica en la zona centro-sur de Chile, donde se reportó que los ítems presa más abundantes en los estómagos de las anchovetas habían sido copépodos y diatomeas del género *Skeletonema*, representando más del 80% en relación con la abundancia de otras presas.

Por otra parte, Medina et al., 2015, citando a Espinoza y Bertrand (2008), comentaron que, mediante la estimación del contenido de carbono de las presas, la dieta de la anchoveta recibe el mayor aporte de nutrientes de presas zooplanctónicas, fundamentalmente de eufáusidos y copépodos.

En el caso de la anchoveta de la costa peruana, la literatura es más extensa y data desde la década de los 50, señalando que la anchoveta es un pez planctívoro, con diferencias tróficas en función de su tamaño y distribución espacial (latitud y distancia a la costa), donde su dieta estaría determinada por la oferta de alimento del ambiente, formando parte de su estrategia de forrajeo (Espinoza et al., 1999; Espinoza & Blaskovic, 2000).

Medina et al., 2015, postulan que la anchoveta del ecosistema pelágico del norte de Chile presenta un comportamiento trófico similar a lo reportado en Perú, dada su amplia distribución geográfica en el SCH.

Para la investigación realizada por Medina et al. (2015), las muestras de anchoveta fueron recolectadas 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, desde el 1 al 20 de diciembre de 2010. Las muestras fueron separadas en tres grupos: pre-reclutas (<80 mm); reclutas (80-120 mm) y

adultos (>120 mm). Estos autores, hallaron 44 categorías de presas, de las cuales 21 correspondieron a la fracción fitoplanctónica y 23 a la fracción zooplanctónica. Los autores comentaron que la composición de la dieta de la anchoveta demostró un comportamiento planctívoro con predominancia en términos de la contribución numérica, de fitoplancton (99% del total de presas), sobre el zooplancton, pero que no se podría afirmar que los hábitos alimentarios de la anchoveta son exclusivamente fitoplanctófagos. A continuación, se muestran los resultados obtenidos por Medina et al. (2015) en la **tabla 1** y **figura 2**.

Tabla 1. 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 (Medina et al., 2015).

Rango de longitud (mm)	<80			80-120			>120		
Número de estómagos	N = 40			N = 147			N = 160		
Ítem 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

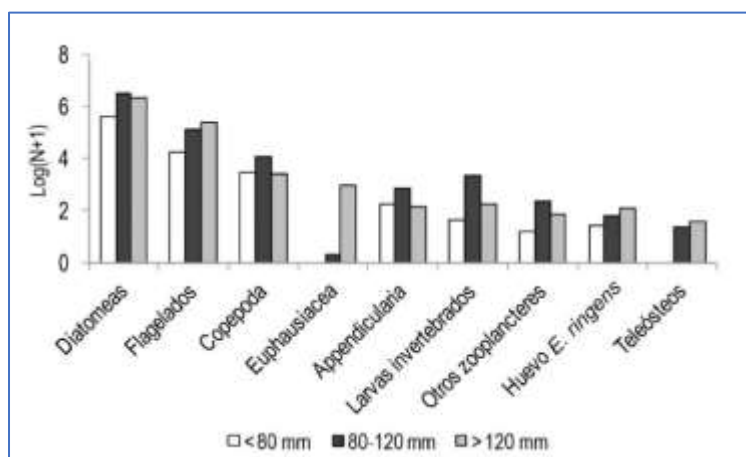


Figura 2. Composición dietaria en grupos mayores de presas expresada en $\text{Log}(N+1)$ de la abundancia relativa por rango de longitud de *Engraulis ringens* (Medina et al., 2015).



El trabajo de Medina et al., 2015, indicó que, dentro del rango de presas consumidas por la anchoveta, para el fitoplancton, las diatomeas fueron las presas dominantes, destacando el género *Rhizosolenia* seguido por el género *Chaetoceros*. Para los flagelados, el género *Ceratium* fue el de mayor importancia relativa. Para el zooplancton, los copépodos del suborden Calanoida habrían registrado las mayores abundancias, seguido de las familias Paracalanidae y Calanidae. También destacaron las larvas de Pelecypoda y Apendicularia. La presencia de huevos de anchoveta habría sido baja, 3 huevos/estómago. Consideraron, además, la categoría “otros zooplancteres” la cual incluyó a Ostracoda, Cladocera, Amphipoda, Chaetognatha, Pteropoda, Mysidacea y huevos de invertebrados.

Medina et al. (2015), indicaron que estos resultados demuestran la estrategia generalista en la dieta de la anchoveta, mostrando que las diatomeas fueron muy dominantes. Por su parte, en el estudio de los autores mencionados, los flagelados, fueron las presas más abundantes en los adultos (>120 mm LT), pero su aporte fue muy bajo respecto al de las diatomeas en las tres clases de longitud. La contribución numérica porcentual de Copépoda fue extremadamente baja respecto a diatomeas y flagelados en las tres clases de longitud.

Con respecto a la talla, Medina et al., 2015, reportan que, en términos de importancia relativa en la dieta, Copépoda fue el grupo principal dentro del zooplancton en los pre-reclutas 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. Para las tres clases de longitud, tanto diatomeas como flagelados fueron dominantes, seguidos de Copépoda. Los grupos Euphausiacea y Teleósteos fueron importantes en la dieta de reclutas y adultos. El fitoplancton fue el principal componente de la dieta en prácticamente todas las latitudes, siendo las diatomeas las que tuvieron la mayor contribución. 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'S hacia el norte, con un máximo de 76% a 21° 2'S, mientras que *Rhizosolenia* fue más abundante en los estómagos al sur de los 23° 19'S, llegando al 100% en los 24° 13'S. En el componente zooplanctónico, Copépoda presentó la mayor contribución numérica porcentual en los estómagos de casi todas las zonas de pesca. Las larvas de invertebrados dominaron en la dieta a los 20° 34'S y Euphausiacea sólo se presentó a los 24° 18'S.

El estudio realizado por Medina et al., 2015, muestra que la anchoveta tiene un amplio espectro trófico, siendo claramente una especie generalista que aprovecha un gran número de especies de manera simultánea, demostrado que aun cuando el fitoplancton está presente con una mayor presencia numérica, el zooplancton es el componente más importante en términos de su contribución al carbono dietario, donde los copépodos y eufáusidos presentan los mayores aportes porcentuales.



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, 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*) (Medina et al., 2015).

En el Perú, un trabajo realizado por Espinosa y Bertrand (2008), logró identificar 38 diatomeas, 16 dinoflagelados, 2 silicoflagelados, 1 fitoflagelado, 4 microflagelados, 9 tintinnidos, 34 copépodos y 28 otros ítems de microflagelados. Estos autores comentan que, si se consideran solo los números de presas, la dieta de anchoveta está dominada por el fitoplancton (99,5% de todas las presas) y que la fracción de zooplancton parece insignificante. Sin embargo, cuando se considera el contenido de carbono de las presas, el zooplancton se convierte en el componente más importante y contribuye con el 98% del carbono en la dieta, con un fuerte predominio de eufáusidos, seguido de copépodos.

Para el Perú, Espinoza (2014), llevó a cabo una investigación analizando el contenido estomacal de la anchoveta durante el período 1996–2003, demostrando que, si bien el fitoplancton dominaba la dieta de anchoveta en términos de abundancia numérica y comprendía más del 99% del ítem presa ingeridos, fue el contenido de carbono de los ítems presa el que indicó que el zooplancton era el componente dietético más importante, destacando a los eufáusidos, seguido por los copépodos.

El estudio de Espinoza (2014), también evidenció variaciones con respecto a la latitud, la distancia desde la costa y la temperatura, pero con una variabilidad que indicaba un alto grado de plasticidad en el comportamiento alimenticio de la anchoveta, demostrando que la anchoveta se alimenta principalmente de macro zooplancton, donde la importancia de los eufáusidos en la dieta de anchoveta parece estar directamente relacionada con la abundancia de éstos. Espinoza (2014), comenta que el efecto ascendente, también se observa a menor escala ya que la fracción de eufáusidos aumenta a medida que la anchoveta aumenta su talla, ya que, al poder seleccionar presas de mayor tamaño, los eufáusidos proporcionan una ventaja energética para la anchoveta en su ecosistema donde el agotamiento de oxígeno impone una fuerte restricción metabólica para los peces pelágicos.

Otro trabajo realizado por Espinoza (2010) para la anchoveta en Perú, mostraron que la dieta de la anchoveta cambia progresivamente a medida que aumenta su tamaño, reflejándose en la ingesta de presas de menor tamaño (*ie.* copépodos calanoideos) por los individuos más pequeños y de presas de mayor tamaño (*ie.* eufáusidos) por los individuos más grandes, concluyendo que la anchoveta despliega una fuerte plasticidad trófica y que puede explotar el alimento disponible en el ambiente sin mayor dificultad, descartando los patrones de alimentación, principalmente ontogénicos y espaciales, que fueron establecidos en estudios previos para esta especie en el SCH.

Pizarro et. al. (2019), utilizaron un enfoque de isótopos estables para examinar la ecología trófica de la anchoveta en la zona norte de Chile, demostraron que, la posición trófica de anchoveta



probablemente se ha subestimado. Indicaron que, sus estimaciones difieren del valor clásico (2.2), donde su trabajo basado en el contenido energético relativo y el análisis de isótopos estables sugiere que el valor es más alto, con valores de $\delta^{15}\text{N}$ que indican que la anchoveta presenta su posición trófica con un valor 3.5. Los resultados, basados en valores de isótopos estables, indicaron que la contribución del fitoplancton a los tejidos somáticos de anchoa es mínima y que el zooplancton representa la principal fuente de alimento asimilada por las anchovetas.

Pizarro et. al. (2019), indicaron que la dieta de anchoveta es más variable de lo que generalmente se considera, ubicándose esta especie en posiciones tróficas altas. Se ha vuelto cada vez más claro que las poblaciones de consumidores pueden incluir individuos que siguen estrategias tróficas especializadas. La inclusión de diferentes especialidades tróficas dentro de las poblaciones de anchoveta podría contribuir a su productividad al limitar la competencia intraespecífica y apoyar la alta producción de peces asociada con el Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH). El canibalismo y la depredación de huevos y larvas sugeridos en este estudio y ya reportado en peces Clupeiformes, permite el consumo de una presa rica en energía. Dado que las anchovetas pueden desovar durante todo el año en la región, esto puede resultar en un suministro permanente de presas en la etapa temprana de la vida de los depredadores.

4.2 Fitoplancton: diatomeas y flagelados

El fitoplancton, considerado la base de toda cadena trófica, incluye para la zona norte de Chile especies que son ítems presa importantes dentro de la dieta de la anchoveta. En el trabajo elaborado por Medina et al. (2015), se indicó que, dentro de la fracción de fitoplancton, para las diatomeas, destacaron los géneros *Rhizosolenia* y *Chaetoceros*, como las presas dominantes (**Tabla 2**). Por otra parte, los flagelados fueron las presas más abundantes en los individuos adultos de anchoveta (>120 mm LT), destacando al género *Ceratium*, pero con un aporte muy bajo con respecto a las diatomeas, para las tres clases de longitud consideradas en el estudio.

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 presa de fitoplancton (Medina et al., 2015).

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>Cylindrotheca</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>Protoperdinium</i>	1,26	35,03	1,00
Otros Flagelados	0,04	8,84	0,01

Medina et al., 2015, indicaron que, considerando sus análisis por latitud, los flagelados del género *Ceratium* tuvieron una contribución numérica de 52% en los 22° 26'S, mientras que el género *Prorocentrum*, en conjunto con otros flagelados, aportaron con más del 50% en los 24° 10'S.

Para las diatomeas, Medina et al., 2015, destacaron al género *Coscinodiscus* con un aporte importante a la dieta con altas concentraciones en la zona norte hasta los 21° 12'S y con un máximo de 60% en los 21° 02'S. Por otra parte, *Chaetoceros* tuvo una representatividad desde los 23° 02'S hacia el norte, con un máximo de 76% en los 21° 02'S y *Rhizosolenia* con una mayor abundancia en los estómagos al sur de los 23° 19'S, llegando al 100% en los 24° 13'S.

Por otra parte, la Universidad Arturo Prat (UNAP) y el Centro de Investigaciones Aplicadas del Mar (CIAM), realizaron en invierno del 2019, un crucero en la zona norte de Chile, considerando el área entre Arica (18° 25'S) y Mejillones (23° 00'S), para evaluar las condiciones oceanográficas y explorar su influencia sobre los primeros estadios de vida del recurso anchoveta., en sus resultados identificaron un total de 99 especies de microfitoplancton, de las cuales 52 correspondieron a diatomeas y 47 a flagelados. Entre las diatomeas destacaron a la especie *Guinardia delicatula* entre Arica (18°25'S) y punta Junín (19°40'S) y a *Dactyliosolen fragilissimus* en Chipana (21° 20'S). Para otros sectores, entre ellos Chucumata (20° 30'S), Tocopilla (22° 10'S) y Mejillones (23° 00'S), las concentraciones máximas no superaron las 50 cél/mL, destacando los géneros *Chaetoceros* y *Pseudonitzschia* (Herrera et al., 2019) (**Tabla 3**).

Tabla 3. Abundancia máxima (AM) (cél/mL) y aporte porcentual (AP) (%) de las especies y géneros de diatomeas que presentaron las mayores concentraciones celulares en agosto de 2019 (Herrera y Santander, 2019).

GRUPO	LOCALIDAD													
	Arica (18°25'S)		punta Madrid (19°00'S)		punta Junín (19°40'S)		Chucumata (20°30'S)		Chipana (21°20'S)		Tocopilla (22°10'S)		Mejillones (23°00'S)	
DIATOMEAS	AM	AP	AM	AP	AM	AP	AM	AP	AM	AP	AM	AP	AM	AP
<i>Chaetoceros curvisetus</i>											2,0	10,5		
<i>Chaetoceros lorenzianus</i>							6,2	20,9			1,8	8,1		
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>									264,0	89,7			21,6	37,9
<i>Fragilariopsis doliolus</i>							2,4	7,4					31,6	27,8
<i>Guinardia delicatula</i>	1.023,6	84,6	687,6	83,4	1.003,2	90,5								
<i>Pseudo-nitzschia sp.</i>							5,6	23,3			5,5	35,6	9,6	17,6

Para los flagelados, los autores mencionados indicaron que éstos limitaron la distribución de sus mayores abundancias para la zona entre Arica (18° 25'S) y punta Madrid (19° 00'S), hallándose bastante costeros en Arica (1-5 mn), con un máximo de 952 cél/mL a 5 mn en superficie (**Tabla 4**).

Tabla 4. Abundancia máxima (AM) (cél/mL) y aporte porcentual (AP) (%) de las especies y géneros de flagelados que presentaron las mayores concentraciones celulares en agosto de 2019 (Herrera y Santander, 2019).

GRUPO	LOCALIDAD													
	Arica (18°25'S)		punta Madrid (19°00'S)		punta Junín (19°40'S)		Chucumata (20°30'S)		Chipana (21°20'S)		Tocopilla (22°10'S)		Mejillones (23°00'S)	
FLAGELADOS	AM	AP	AM	AP	AM	AP	AM	AP	AM	AP	AM	AP	AM	AP
Colonia de flagelados	872,8	92,1	198,4	80,2										
<i>Gyrodinium sp.</i>					1,8	26,5	4,0	75,3	1,6	46,1	0,9	61,9	4,8	94,1
<i>Prorocentrum gracile</i>					0,4	8,5								
<i>Protoperdinium granii</i>					1,0	10,9								

4.3 Copépodos

Los copépodos son pequeños crustáceos que destacan dentro del zooplancton marino, por su gran abundancia y adaptabilidad a diversos tipos de ambientes. Estos organismos son principalmente filtradores, siendo la fracción básica del alimento de casi todas las especies filtradoras el fitoplancton. Ecológicamente esta gran abundancia de copépodos adquiere una notable significación en las tramas alimentarias o cadenas alimenticias marinas, ya que conforman un elevado porcentaje del eslabón de los consumidores primarios (herbívoros) y en menor porcentaje del grupo de los consumidores secundarios (carnívoros) (Palomares, et al., 1998).

Los copépodos constituyen una parte considerable como alimento de numerosas especies de peces de importancia económica como la anchoveta, la sardina, entre otros (Browman y Marcotte, 1987; Uye y Yamaoka, 1990). Por su parte Matsushita (1991), señala que el papel de los copépodos en las pesquerías indica que también los estadios naupliares de los copépodos, juegan un papel importante para la alimentación de las larvas de peces y junto con la turbulencia de la columna de agua, constituyen un factor de importancia para que las larvas de peces o estadios recién eclosionados encuentren a sus presas (alimento). Asimismo, los copépodos son consumidos por otros grupos integrantes del zooplancton como las medusas, los sifonóforos y los quetognatos (Alvariño, 1980).

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 componentes zooplanctónicos constituyeron presas de importancia, particularmente los copépodos. Este resultado coincide con lo señalado por Rebolledo y 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.

De acuerdo a Medina et al. (2015), los copépodos son un componente importante del zooplancton dentro de la dieta de la anchoveta, contribuyeron con el 77,5% para el total de presas, donde el suborden Calanoida, seguido por las familias Paracalanidae y Calanidae, presentaron las mayores abundancias (**Tabla 5**). Sin embargo, estos autores indicaron que la contribución numérica porcentual de Copépoda fue extremadamente baja respecto a diatomeas y flagelados, no superando el 1% en las tres clases de longitud. Sin embargo, en términos de importancia relativa en la dieta, Copépoda fue el grupo principal dentro del zooplancton para los pre-reclutas y con un 100% de ocurrencia en los

estómagos analizados (Medina et al., 2015). Estos autores indicaron a su vez que, los grupos secundarios correspondieron a Euphausiacea y Teleósteos en reclutas y adultos, y larvas de invertebrados en las tres clases de longitud.

Tabla 5. 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 (Medina et al., 2015).

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

Por otra parte, en el crucero bioceanográfico, Herrera y Santander, 2019, identificaron un total de 15 grupos de zooplancton, donde Copépoda presentó las mayores abundancias en gran parte de las estaciones que muestrearon. Estos autores, ubicaron en segundo lugar de importancia a las formas gelatinosas, tales como salpas y sifonóforos y a las larvas de anélidos entre las 20 y 40 mn de la costa. Sin embargo, estos autores indicaron que fueron los copépodos los que aportaron con más del 80% de la abundancia total. Las zonas que destacaron fueron frente a Chipana (21° 20'S), con focos secundarios en Punta Madrid (19° 00'S) y Mejillones (23° 00'S).

4.4 Eufáusidos

Los eufáusidos constituyen uno de los grupos dominantes del zooplancton marino, especialmente en áreas de alta productividad, caracterizándose por su elevada abundancia y baja diversidad, siendo representados en el SCH principalmente por *Euphausia mucronata* con un rol clave en la trama trófica planctónica, constituyendo una de las principales vías de transferencia de la producción primaria hacia los niveles tróficos superiores (Medina et al., 2015). Además de ser el ítem-presa de la anchoveta, también lo es para algunas especies de cetáceos misticetos o ballenas con barbas, tales como los rorcuales (Bastida et al, 2007).

Los eufáusidos se encuentran por sobre el nivel trófico que ocupan los copépodos, siendo dominada esta fracción por *E. mucronata*. Sobre los eufáusidos, se ubican los peces mesopelágicos (ie. *Vincigerria* y mictófidios), por lo que emergen como consumidores secundarios, ubicándose casi al mismo nivel trófico en que se posicionaría la anchoveta como predador, refutando la hipótesis de que en el SCH existe una cadena trófica corta, con la anchoveta forrajeando directamente sobre el fitoplancton (Espinoza, 2014).

Un estudio realizado por Krautz y Castro (2007), indicó que la depredación de eufáusidos registró entre 24 y 27% de mortalidad natural, lo que, sumado a la tasa de mortalidad estimada por canibalismo en la anchoveta en el SCH, se sugiere que la mitad de la producción de huevos de anchoveta muere diariamente. Tanto *E. mucronata* como la anchoveta, son especies clave en el ecosistema, transportando una gran fracción de la producción biológica desde la zona fótica, a través de procesos de pastoreo, predación y migración vertical. Estos autores indicaron que *E. mucronata* es un predador importante de huevos de anchoveta, siendo responsables de un 25% de mortalidad de huevos diariamente.

4.5 *Pleuroncodes* sp. (langostino enano, camaroncillo, garrapata, munida)

La característica más distintiva del langostino enano (*Pleuroncodes* sp.) es su hábito netamente pelágico, la cual podría ser una adaptación a las influencias del medio en que habita, por efecto de la concentración de oxígeno disuelto en la columna de agua, entre otros factores biológicos, químicos y/o físicos. Los impactos negativos del bajo nivel de oxígeno en el ambiente, sobre el tamaño corporal podrían ser compensados por el esfuerzo de natación y alimentación en la columna de agua oxigenada y por el aumento de las temperaturas en la capa superficial, en comparación con el hábitat bentónico. (Sanfuentes, 2017).



Las investigaciones sobre la relación entre el tamaño corporal y la temperatura muestran que las temperaturas ambientales más altas suelen estar relacionadas con un tamaño corporal más pequeño. Las diferencias en el comportamiento migratorio vertical observadas podrían no sólo explicar las divergencias de abundancia, sino también el tamaño corporal entre las poblaciones del Perú y norte de Chile respecto a las zonas Centro Norte y Centro Sur más que otro factor biofísico.

El langostino enano en la zona norte de Chile no reviste interés comercial y sólo se ha reportado como fauna acompañante inevitable de la pesquería de cerco cuando la pesca objetivo es de pequeños pelágicos, por compartir en ciertos períodos del año el mismo nicho ecológico, situación que se intensifica durante los períodos de ocurrencia del evento “El Niño”.

En conjunto con la anchoveta el langostino enano se ubica en un nivel trófico relativamente alto, indicando que puede alimentarse de huevos de peces y también predar sobre estadios primarios de especies explotadas económicamente, tales como la anchoveta (Espinoza, 2014).

El camaroncillo ha sido poco estudiado y podría tener importancia ecológica al ser un ítem presa en la dieta de aves marinas, lobos marinos, cetáceos misticetos (ie. ballena fin, rorcuales migratorios) y para los peces costeros (Espinoza, 2014; Oliva et al., 2016).

En Perú el camaroncillo ha sido previamente observado en estómagos de especies de peces tales como merluza (*Merluccius gayi peruanus*), jurel (*Trachurus murphyi*) e incluso en los estómagos de algunos tiburones, lobos marinos y aves marinas (Espinoza, 2014).

Para la costa de Perú, el rango de distribución del camaroncillo se superpone parcialmente con el de la anchoveta, compitiendo potencialmente por alimento. En los estómagos de anchoveta la presencia de este crustáceo fue ocasional (Espinoza, 2014).

4.6 Depredadores de la anchoveta: peces pelágicos y depredadores de mayor tamaño presentes en el SCH

Los depredadores de niveles tróficos más altos (ie. peces pelágicos) o los predadores tope (peces grandes, condrictios, mamíferos marinos, aves), generalmente son especies transzonales y altamente migratorias, con una amplia distribución geográfica en el océano, ocupando a macroescala, varios ecosistemas a lo largo de su vida y a través de sus migraciones tróficas y reproductivas, que en la actualidad poco se conoce (Barria et al., 2014).

En el SCH, las especies transzonales de peces pelágicos tales como el jurel, la caballa (*Scomber japonicus*), el bonito (*Sarda chiliensis chiliensis*) y el perico (*Coryphaena hippurus*), por nombrar algunas especies, tienen además de una gran importancia ecológica, una importancia económica (Barria et al., 2014; Espinoza, 2014).

4.6.1 Peces pelágicos

4.6.1a *Trachurus murphyi* (jurel)

El jurel (*Trachurus murphyi*) es un recurso pesquero pelágico con distribución en el Océano Pacífico Sur, desde Ecuador (1° 30'S) hasta el sur de Chile (55°S), alcanzando hacia el oeste las costas de Nueva Zelanda, Tasmania y Australia, encontrándose principalmente entre los 30° y 50°S constituyendo lo que se conoce como el “cinturón del jurel”. Esta especie ha sido descrita como un predador facultativo en el ecosistema pelágico, debido a su naturaleza migratoria, encontrándolos tanto en ambientes neríticos como oceánicos epipelágicos para alimentarse (Medina y Arancibia, 2002). Para la subpoblación chilena, se ha descrito la existencia de una migración estacional hacia el océano abierto para su reproducción, y desde allí al área costera para alimentarse (Medina y Arancibia, 2002).

Para el norte de Chile, la dieta del jurel indica que sus principales presas son los eufáusidos y los peces mesopelágicos tales como los mictófididos y gonostomátidos (Medina y Arancibia, 1992). Otras presas consumidas por el jurel son los copépodos, las larvas de crustáceos, la anchoveta y la *Vinciguerria*. La *Vinciguerria* (*Vinciguerria lucetia*) es un pez mesopelágico oceánico, en algunas ocasiones nerítico y de tamaño pequeño (Romero, 2014). Este pez, es ítem presa de especies tales como el jurel, la caballa, la merluza, el calamar o pota y para algunas especies de túnidos en el Pacífico sur, cuando esta abandona la plataforma continental. Presentan movimientos con una distribución vertical entre 5 y 400 m de profundidad, pudiendo hallarse en conjunto con mictófididos y calamares (Romero, 2014). El alimento principal parecen ser los crustáceos, donde los ítems más importantes son los copépodos, eufáusidos, ostrácodos, anfípodos y pequeños decápodos. Se asume que su alimentación es cíclica, alimentándose cada noche.

El jurel debido a su espectro alimenticio, se ubica en un nivel trófico como depredador terciario y con un comportamiento altamente migratorio. Para la zona norte de Chile, se identificó que esta especie parece seleccionar sus presas por tamaño para ítems presa tales como la anchoveta, quetognatos y ostrácodos, siendo la anchoveta la presa de mayor tamaño seleccionada. Aunque para la zona norte de Chile, la anchoveta no es una presa frecuente en la alimentación del jurel, se observó que el jurel selecciona anchovetas entre los 9 y 16 cm, pero se halló con mayor frecuencia en los estómagos anchovetas de 7,2 cm a la cual se reclutan en la pesquería de cerco (Medina y Arancibia, 2002).



La predación del jurel sobre la anchoveta ocurriría en áreas costeras, como lo indican las zonas de pesca (10 a 40 mn de la costa), mientras que la predación sobre especies mesopelágicas (ie. *Vincigerria*) fue observada en el sector oceánico, ya que la mayor distribución de este tipo de presas en la zona norte de Chile ocurre alrededor de las 60 mn de la costa hacia el oeste (Medina y Arancibia, 2002).

Para el Perú, un estudio realizado por Alegre et al., 2013, indicó que el jurel, se alimenta de zooplancton en una proporción semejante al 80% en términos de peso, desde tallas menores a mayores, con una mayor contribución de mesozooplancton en los individuos menores de 21 cm y de macrozooplancton en los individuos mayores de 21 cm. Con respecto a la anchoveta como ítem presa del jurel, estos autores indicaron que ingiere peces en una proporción semejante a 20% en peso, con un incremento en la proporción de anchoveta en los individuos con tallas entre 31 y 50 cm, fluctuando entre un 2,2 y 5,7%, lo que contradice la afirmación de que la anchoveta es la presa principal del jurel. Sin embargo, estos autores observaron que el jurel también se alimentó de manera importante de camaroncillo, el cual está asociado a aguas costeras frías, hasta las 40 mn (Alegre et al., 2013).

4.6.1b. *Sarda chiliensis* (bonito)

El bonito basa su nutrición en diversos miembros de las familias Scombridae, Clupeidae, Atherinidae, otros peces, jibia y calamares. Se considera un pez predador especialmente en el estado adulto. Su alimentación es carnívora y consume anchovetas, sardinas y jureles. Además, de una variedad de peces, calamares, jibias y crustáceos.

El bonito, es una especie pelágica migratoria, considerada como un predador del subsistema pelágico, con una dieta basada principalmente en peces clupeoideos y pequeños crustáceos. El ítem presa más importante es la anchoveta dentro de las 10 mn con individuos con tallas menores de 30 cm alimentándose de anchoveta y peces costeros, mientras que entre las 50 y 70 mn se alimenta de otros peces (Espinoza, 2014).

Se considera que el bonito es un predador altamente especializado en anchoveta, con individuos de mayor talla (<40 cm) con un 50% de anchoveta como presa dominante en su dieta (Alegre et al., 2014).

4.6.1c. *Scomber japonicus* (caballa)

La caballa (*Scomber japonicus*) es un pez pelágico transzonal que posee una gran capacidad de desplazamiento y que preda activamente sobre un amplio espectro de presas. Se distribuye en el Pacífico Sudoriental desde Manta e Isla Galápagos (Ecuador) por el norte, hasta el sur de Bahía Darwin 45°S (Chile), se caracteriza por presentar importantes movimientos migratorios. En Chile, el análisis del contenido estomacal, determinó que se alimenta de organismos zooplanctónicos tales

como eufáusidos, copépodos y cefalópodos como componentes principales en su dieta, en individuos de hasta 30 cm, mientras que en individuos de mayor tamaño predominaron los peces de la familia Myctofidae. Análisis estacionales de la composición trófica de la caballa indicaron que en la macrozona Arica – Antofagasta, dominaron en número y en frecuencia de ocurrencia los grupos copépoda y euphausiacea y, secundariamente huevos de crustáceos y larvas de decápodos. Desde el punto de vista de la especialización trófica la caballa sería una especie con tendencia a la eurifagia, predando sobre un amplio espectro de presas (Martínez et al., 2007).

Alegre et al. (2014), indicaron que la dieta de la caballa en el Perú es muy variada, siendo dominada por los crustáceos, principalmente por Copepoda, zoeas, Euphausidae y Pleuroncodes. Estos autores registraron cambios ontogénicos en la dieta, observando una alta ingesta de zoeas en caballas pequeñas menores de 21 cm, con un aumento de eufáusidos en individuos mayores a esa talla, a su vez, registrando como ítem presa a la anchoveta en caballas mayores de 21 cm. Alegre et al., 2014 indicaron que, espacialmente presentaron cambios en la dieta, donde el camaroncillo que es indicador de aguas costeras frías, fue observado en la dieta de caballas capturadas en la zona Centro-Sur del Perú y dentro de las 50 mn. Por su parte, los eufáusidos habrían sido más abundantes en la dieta de caballa en la zona Norte-Centro del Perú y fuera de la costa hasta 100 mn.

La caballa es un ítem-presa para especies tales como el dorado (*Coryphaena hippurus*), el bonito (*Sarda chiliensis*), el lobo marino común (*Otaria flavescens*), el piquero peruano (*Sula variegata*), el pelícano (*Pelecanus thagus*) y los delfines (Martínez et al., 2007).

5. Depredadores tope en el SCH: moderadores de stock y del equilibrio ecosistémico

5.1. *Coryphaena hippurus* (palometa, dorado de altura, perico)

La palometa o perico, es una especie pelágica circuntropical, con amplios desplazamientos, asociado a aguas cálidas entre 21-30°C. Se encuentra en las aguas tropicales y subtropicales en los océanos Atlántico, Índico y Pacífico. En el Pacífico Oriental se distribuye desde San Diego (Estados Unidos) hasta Antofagasta (Chile) (Romero, 2014). Ocasionalmente se acerca a la costa, con cierta disponibilidad en el Ecuador, Perú y Chile con el acercamiento o intromisión de aguas cálidas.

Es una especie de crecimiento relativamente rápido y con alta resiliencia capaz de duplicar su población en un tiempo inferior a 15 meses. Presenta dimorfismo sexual, siendo las hembras de mayor tamaño que los machos, en esta población existe una marcada dominancia de hembras en relación a los machos. Los huevos y las larvas son pelágicos. La palometa tiende a formar cardúmenes y se alimenta principalmente de peces y zooplancton, y en menor proporción de crustáceos y calamares.

Es una especie catalogada como voraz y oportunista, con un amplio espectro trófico relacionado con el ambiente epipelágico. Un estudio realizado por Espinoza (2014), durante el período 1998-2014, frente a la costa peruana, indicó 55 presas consumidas por el dorado. Asimismo, dentro de las 30 millas náuticas de distancia de la costa, los individuos menores de 70 cm pueden depredar anchoveta y otros peces costeros, siempre y cuando se aproximen a esta zona. Los individuos mayores de 70 cm ingieren principalmente *Vinciguerria*, peces voladores de la Familia Exocoetidae y cefalópodos como el calamar gigante (*Dosidicus gigas*). Sin embargo, esta visión inicial aún necesita de mayor información que permita determinar con mayor precisión el rol ecológico específico para el perico (Espinoza, 2014; Alegre et al., 2013).

5.2. *Dosidicus gigas* (jibia, pota, calamar gigante)

La jibia o pota (*Dosidicus gigas*) es una especie nerítica oceánica de amplia distribución en el Pacífico Este, desde Baja California (México) hasta Chile, llegando a ampliar su extensión en ambos hemisferios después de El Niño 1997-1998. Al igual que en otros ecosistemas, esta especie juega un rol muy importante como depredador y presa. Puede migrar hasta 1200 m de profundidad, impactando probablemente el flujo de energía desde la superficie hacia la profundidad, lo que ligado a su rol de depredador puede afectar a otros componentes del ecosistema (Espinoza, 2014).

Debido a la expansión de su área de distribución, se planteó la posibilidad de que depredara fuertemente a la anchoveta, pero el estudio realizado por Espinoza (2014), indicó que consume poca anchoveta a pesar de la gran disponibilidad frente a la costa peruana, descartando la hipótesis de que seleccionaría la presa más abundante y de mayor contenido energético dentro de la oferta alimentaria presente, ignorando a las otras presas disponibles. Este autor indicó además que, aparentemente no puede alcanzar las aguas insaturadas de oxígeno superficial y cerca de la costa donde habita la anchoveta. Por lo tanto, la co-ocurrencia de ambas especies estaría limitada por la concentración de oxígeno e impidiendo la relación depredador-presa (**Figura 3**).

En los estómagos de jibia se suelen encontrar otolitos sagitales, picos de cefalópodos y exoesqueletos de crustáceos, por lo que se demuestra que se trata del depredador más importante del ecosistema pelágico. En el Perú la dieta suele estar dominada por peces mesopelágicos (mictófidos y *Vinciguerria*), pequeños pelágicos (anchoveta), demersales (merluza) y otras potas. El tamaño de la presa no es diferente entre individuos de sexos diferentes.

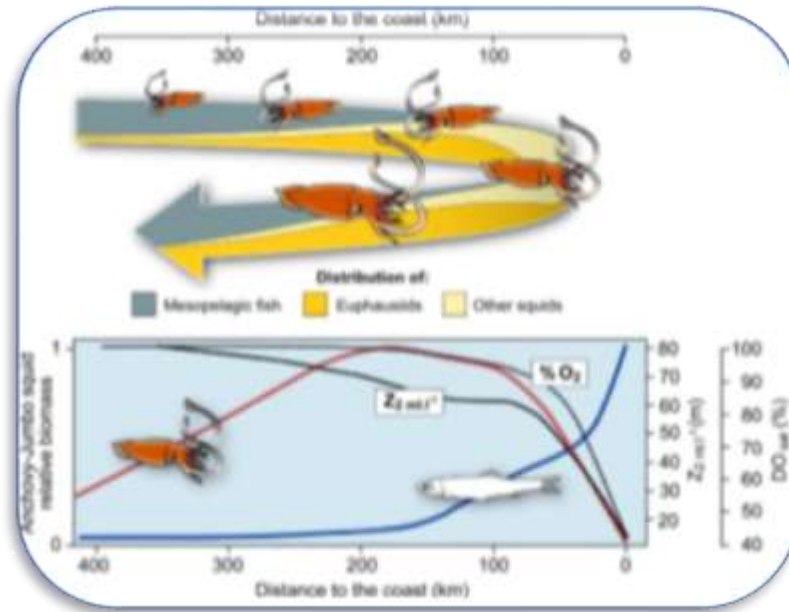


Figura 3. Modelo conceptual y perfil de cruce costero de oxígeno y distribución de organismo (Espinoza, 2014).

5.3. *Xiphias gladius* (albacora, pez espada)

La albacora, es una especie pelágica, oceánica y altamente migratoria que se distribuye en zonas tropicales, templadas y en ocasiones frías, generalmente en aguas con temperaturas superficiales sobre los 13° C. Es un depredador oportunista de amplio espectro trófico, pero con escasos estudios sobre su ecología trófica en el Océano Pacífico (Letelier et al., 2014).

Letelier et al., 2014, realizaron un estudio sobre el contenido estomacal de esta especie entre los años 2002 y 2012, frente a las costas del centro Norte de Chile, indicando que los ejemplares adultos, entre 50 y 80 cm de longitud se encontraron contenidos o restos de cefalópodos, presencia de peces, crustáceos y en uno de los ejemplares, un delfín nonato.

Letelier et al. (2014), cita el trabajo de Ibáñez et al. (2004), quienes estudiaron la alimentación del pez espada frente a Chile (32° 30' – 33° 10'S) durante el invierno de 2003, indicando que se alimentó de cefalópodos y peces, destacando al jurel y la sierra (*Thyrssites atun*). Otros estudios indican que en cercanías de la Isla de Pascua y en la pesquería palangrera frente a la costa chilena, el espectro trófico del pez espada aumenta de 6 a 34 especies conocidas, compuestos de 17 taxa de cefalópodos, 16 de peces óseos, un pez cartilaginoso y 3 taxa de crustáceos, siendo, en términos de biomasa, los peces el grupo más importante en la dieta del pez espada, seguidos de los cefalópodos. Otro estudio llevado a cabo en la costa centro-norte de Chile, concluyó que los cefalópodos, principalmente *Dosidicus gigas*



era el alimento principal, seguido de los peces óseos y crustáceos (Letelier et al., 2014). La frecuencia de especies de cefalópodos varía durante cada año, pero *D. gigas*, se mantiene como ítem presa más importante en la alimentación del pez espada (López, 2014).

5.4. Condrictios

5.4.1. *Isurus oxyrinchus* (marrajo)

El marrajo es un tiburón epipelágico altamente migratorio, con una distribución desde aguas tropicales a frías. No es común encontrar investigaciones sobre la alimentación de esta especie, pero existen algunos estudios que reportan que su dieta incluye como ítems presa a peces teleósteos y cefalópodos como los ítems más importantes dentro de su dieta. En Chile no existen estudios sobre la dieta del marrajo (Letelier et al., 2014).

5.4.2. *Prionace glauca* (tiburón azulejo)

El azulejo, es una especie epipelágica, altamente migratoria que habita preferentemente aguas entre 7° y 25° C. Los estudios de alimentación de azulejo se han realizado principalmente en aguas del Pacífico Norte y el Atlántico, indicando que esta especie presenta un amplio espectro trófico, incluyendo a cefalópodos y peces epipelágicos como sus ítems presa más importantes. En el Pacífico Sur Oriental, la dieta del azulejo no ha sido estudiada (Letelier et al., 2014).

A continuación, se muestra una figura extraída del trabajo de Letelier et al. (2014), que establece que, en relación a un análisis de la trama trófica propuesta para los peces depredadores altamente migratorios, tales como el pez espada, el tiburón marrajo y tiburón azulejo, los cefalópodos son el principal componente de su dieta, particularmente *Dosidicus gigas* en este sector del Océano Pacífico Sur Oriental, seguidos de peces óseos, sin embargo, hace falta más estudios dirigidos a determinar sus dietas en el Pacífico sur (**Figura 4**).

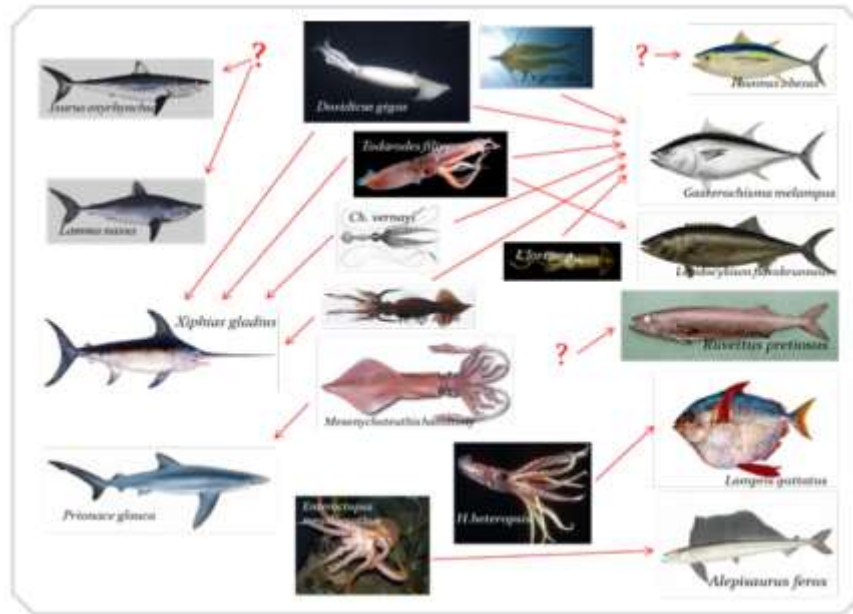


Figura 4. Trama trófica simplificada de cefalópodos en la dieta de peces pelágicos del Océano Pacífico Sur Oriental frente a Chile (2010-2012). Se destaca el rol de la especie *D. gigas* (extraída de Letelier et al., 2014).

5.5. Aves marinas

La gran mayoría de las aves marinas que habitan en el SCH son endémicas del mismo y dependen de la anchoveta como ítem presa principal, lo que explica de alguna forma las grandes agregaciones de aves en torno a los cardúmenes de anchoveta, donde el tamaño de estas agregaciones generalmente se asocia con el tamaño del cardumen (Duffy, 1983). Estas aves marinas, se alimentan principalmente de peces pelágicos presentes en el SCH (anchoveta, sardina, jurel), pero los stocks de peces que son removidos por las poblaciones de aves marinas en este ecosistema no son bien conocidas, aunque se estima que sería no más del 10% (Thiel et al., 2007). Especies como el guanay, el piquero peruano y el pelícano, son aves guaneras destacadas dentro del SCH, para las cuales la anchoveta es un ítem presa relevante en sus dietas, tanto así que, sus temporadas reproductivas parecieran sincronizarse con la temporada reproductiva y post reproductiva de la anchoveta (Passuni et al., 2016).

Jahncke y Goya (2015), indicaron en un estudio que para el caso de los piqueros peruanos (*S. variegata*), en el año 1996, antes de que se presentara “El Niño 97-98”, estas aves se alimentaban en un 90% de anchoveta, mientras que otra especie similar, el piquero de patas azules (*Sula nebouxi*), capturó otro tipo de peces. Durante los años 97 y 98, en presencia de “El Niño”, el piquero peruano dejó sus zonas de nidificación en Isla Lobos de Tierra, para migrar hacia el sur en busca de la anchoveta, demostrando la enorme dependencia de esta especie con este ítem presa, mientras que el



piquero de patas azules mostró una diversificación en las presas capturadas durante ese evento “El Niño”.

Para el guanay (*Phalacrocorax bougainvillii*), Goya (2014) indicó que su dieta estaría constituida básicamente por peces (99,5%) y en muy poca cantidad por crustáceos y moluscos. Esta especie puede alimentarse de una amplia gama de presas, encontrándose aproximadamente 70 especies de peces. Sin embargo, la anchoveta constituye la presa dominante. Otras especies importantes son el pejerrey (*Odonthesthes regia*) y el camotillo o bacaladillo (*Normanichthys crockeri*).

Goya (2014), indicó que la anchoveta sería el ítem presa principal del guanay y del piquero peruano, las que mostraron variaciones latitudinales y estacionales en el consumo de anchoveta, relacionado con los patrones conocidos de disponibilidad de esta presa. Por otro lado, el piquero peruano es una especie especialista en anchoveta, observando una similitud con respecto a las tallas de anchoveta consumida por el piquero peruano y la que es capturada por la pesca industrial. El piquero preda mayormente sobre anchovetas de tallas adultas, ya que el consumir presas de menor tamaño representaría un alto costo energético (Weimerskirch et al., 2012; Goya, 2014).

En la actualidad, la mayoría de las evaluaciones pesqueras no contienen predictores del reclutamiento, ya que resulta difícil conocer la abundancia de individuos juveniles por debajo de la talla comercial, por lo que el monitoreo de la dieta de las aves guaneras, tales como el guanay, debido a las tallas de anchoveta capturados por ellos, constituye una herramienta importante de información sobre abundancia de juveniles de anchoveta en la costa peruana (Goya, 2014). Para la zona norte de Chile, no existen estudios de dieta para especies de aves guaneras.

5.6. Mamíferos marinos

5.6.1 Cetáceos

Los cetáceos presentes en el SCH son altamente migratorios, recorriendo grandes distancias ya sea entre el Ecuador y la Antártica (ballenas jorobadas y rorcuales) o con migraciones diarias (delfines y otros odontocetos) para búsqueda de alimento, reproducción o resguardo de depredadores. La mayoría de los cetáceos se encuentran habitando la plataforma continental del SCH, presentes en zonas de alta surgencia y productividad entre los 18°S y 30°S, capturando una gran variedad de especies (Thiel et al., 2007).

Los cetáceos odontocetos, o sea que poseen dientes, tales como los delfines, cachalotes u orcas, se alimentan principalmente de peces, calamares e incluso de otros cetáceos y lobos marinos (ie. orcas). Los cetáceos misticetos o con barbas, tales como la ballena jorobada, la ballena fin o ballena azul, se alimentan de pequeños peces, tales como la anchoveta (ie. jorobada) o de krill y pequeños crustáceos tales como el camaroncillo (ie. ballena fin, ballena azul).

No existen estudios sobre la dieta de los cetáceos en el norte de Chile, pero Aguayo (2014), indicó que, para el cachalote, los calamares serían su ítem presa principal, seguido de peces demersales y pelágicos. Estudios realizados por este autor en aguas de Perú y Chile, indicaron que su presa principal fue *Dosidicus gigas*.

Aguayo (2014), calculó que un macho adulto de Cachalote de 17 a 18 metros de largo y con un peso de 65 toneladas consume hasta saciarse un promedio de 666 kilos de calamares. Al día, el Cachalote come con una frecuencia de 3,5 veces, consumiendo al día 2330 kilos de calamar. Por tanto, el consumo anual de una población de Cachalotes macho estimada en 29.629 ejemplares (23.529 – 40.000) y de 18417 hembras (11882 – 40926), se alimentarían de 8,6 millones de toneladas (6 millones – 13 millones) en el Pacífico Suroriental. Esta especie podría tener una gran relevancia como moderador del ecosistema, al alimentarse del calamar gigante, el cual a su vez es un depredador de otros peces pelágicos en el SCH.

Para las especies de delfines que han sido registrados en la zona norte de Chile, entre Arica y Antofagasta, principalmente presentes en la zona de pesca de anchoveta y con evidente conducta de forrajeo, tales como el delfín nariz de botella, el delfín común y el delfín oscuro (Auger, 2019), no hay estudios sobre su dieta.

La orca (*Orcinus orca*) presenta distribución cosmopolita y en Chile su presencia ha sido informada desde Pisagua (19°35'S) hasta el Mar de Bellingshausen (70°23'S), incluyendo el Archipiélago de Juan Fernández. Para la zona norte de Chile, no existen estimaciones de abundancia, biomasa o composición de la dieta (Oliva et al., 2016).

Por su parte, la ballena jorobada es una especie cosmopolita, altamente migratoria, cambiando de lugar para alimentarse en altas latitudes y para reproducirse en bajas latitudes. En el hemisferio sur en aguas Antárticas esta especie de misticeto se alimenta de krill, *Euphausia superba*. En aguas de África del Sur y en Australia esta especie consume sardinas y eufáusidos (*Nyctiphanes australis*). En Chile, en aguas del estrecho de Magallanes (53-54°S) se alimenta de langostinos (*Munida gregaria*), de eufáusidos (*Euphausia lucens*) y de sardinas (*Spratus fueguensis*) variando la proporción de sus presas en las diferentes temporadas y en los meses de una misma temporada. En el golfo Corcovado (43-44°S) se alimenta de krill (*Euphausia valentini*) y de *Munida spp.*, de peces tales como la



anchoveta, la sardina común *Strangomera bentincki* y la sardina fueguina *Sprattus fueguensis*. Para el norte de Chile no existen estudios, pero durante el 2019 se observó ballenas jorobadas dentro de la bahía de Mejillones, alimentándose de cardúmenes de anchoveta (Cifamac, com pers.).

Para la isla Chañaral (29°02`S-71° 36' W), en las islas Choros (29° 14' S-71° 32' W) y Damas (29°13-14`S) se ha informado la presencia de *Euphausia mucronata* como alimento del rorcual o ballena fin *Balaenoptera physalus* (Perez et al., 2006; Toro et al., 2016). Sin embargo, no existen mayores antecedentes respecto a la dieta de estos cetáceos para la zona norte de Chile.

5.6.2 Pinnípedos: *Otaria flavescens* (lobo marino común)

Otro mamífero marino presente en el SCH, y de mucha controversia por su interacción con la pesca, es el lobo marino común (*Otaria flavescens*). Se alimenta de una diversidad de peces e invertebrados, muchos de los cuales son utilizados para el consumo humano o para la producción de harina de pescado, tales como la anchoveta, el jurel y el bonito. También se alimenta de algunos invertebrados, de calamares y del camaroncillo zanahoria (Rivadeneira, 2014). Su dieta es altamente variable tanto temporal como espacialmente, ya que esta especie es capaz de adaptarse rápidamente a la abundancia local de presas (Oliva et al., 2016).

Para la zona norte de Chile, Oliva et al. (2016), realizaron una investigación de la dieta del lobo marino común mediante isótopos estables, demostrando que tendrían preferencia por presas pelágicas, identificando a la anchoveta como el ítem presa principal, tanto en frecuencia de ocurrencia como en frecuencia relativa de ocurrencia. Además, mediante análisis de fecas se pudo identificar al langostino de la Familia Munididae, como un ítem presa importante en la dieta de los lobos marinos, particularmente en invierno. Los resultados obtenidos en el estudio determinaron que el lobo marino común presenta una conducta de forrajeo pelágica con desplazamientos lineales cerca de la costa.

Oliva et al. (2016) estimaron que el consumo total anual para el lobo marino común, en base al modelo de consumo de Trites (1997), sería de 106.544 t para la zona norte, indicando que la remoción de biomasa ejercida por esta especie es notablemente menor comparada con la remoción por la actividad pesquera.

Oliva et al., 2016, demostraron que en las tramas marinas de la zona norte y del sur de Chile, el rol ecológico del lobo marino corresponde al de un depredador (consumidor) de nivel trófico alto (>4,4), con omnivoría media a alta (>0,5) y potencialidad de comportarse como especie clave (“keystoneness”) en su ecosistema. Estos autores comentan que, lamentablemente, el estado de conocimiento actual en Chile se relaciona principalmente con evaluaciones de stock de especies de interés comercial, mientras que para las especies que no son recurso no existe la misma cantidad de

información y en algunos casos no existe información ni siquiera de su abundancia (ie. cetáceos) y que, tanto los modelos construidos como las simulaciones realizadas con ellos tienen probablemente un alto nivel de incertidumbre.

6. Modelamientos ecotróficos realizados en el Sistema de la Corriente de Humboldt

Los ecosistemas se caracterizan por estar constituidos por una serie de organismos interconectados que se ubican en distintos niveles tróficos (Oliva et al., 2016). Comprender el funcionamiento de los ecosistemas requiere de conocer los aspectos determinantes para la abundancia de especies y su distribución, donde la relación entre un predador y su presa, es uno de los procesos funcionales de mayor fuerza en la dinámica de los ecosistemas marinos (Ayon et al., 2008).

Las tramas o cadenas tróficas, son la forma más común para representar un ecosistema, donde cada especie cumple un rol ecológico, ya sea como productor primario, descomponedor, depredador, presa, u otro. Estas pueden corresponder a cadenas tróficas cortas o largas y ser controladas desde el tope (control top-down o por depredadores superiores) o desde la base (control bottom-up o por presas) (Oliva et al., 2016).

6.1. Modelo trófico para el norte de Chile

Medina et al. (2007), realizaron un modelo trófico preliminar para el SCH, en el cual consideraron 13 grupos funcionales, con la mayoría de especies considerados recursos pesqueros y otras, pertenecientes a la fauna acompañante de la pesquería industrial de cerco. Las especies que fueron consideradas en su modelo fueron la anchoveta (*Engraulis ringens*), la sardina (*Sardinops sagax*), el jurel (*Trachurus symmetricus*), la caballa (*Scomber japonicus*), la cojinova (*Seriolella violacea*), el bonito (*Sarda chiliensis*), dos especies de tiburones el tiburón mako (*Isurus oxyrinchus*) y el azulejo (*Prionace glauca*) por ser recursos importantes de la pesquería artesanal entre Arica y Antofagasta, el lobo marino común (*Otaria flavescens*), las aves marinas tales como el cormorán (*Phalacrocorax bougainvillii*) y el pelícano (*Pelecanus thagus*), los peces mesopelágicos, el zooplancton, el fitoplancton y los detritos.

Estos autores, generaron un modelo trófico, asignando a cada especie un valor correspondiente a su posición dentro de la trama trófica. De esta forma, describieron que, los niveles tróficos se distribuyeron desde 1,0 para los productores primarios (fitoplancton) y detrito, hasta 4,4 para los depredadores tope como el grupo tiburones.

De esta forma, Medina et al. (2007), determinaron que los grupos zooplancton tuvieron un nivel trófico (NT) igual a 2,1 y la sardina tuvo un NT de 2,3, correspondiendo a una ubicación de segundo



nivel trófico debido a su alta depredación sobre el primer nivel trófico. En seguida se ubicaron los peces mesopelágicos, anchoveta y cojinoba, altamente zooplanctófagos, mientras que el resto de los grupos se ubicó en niveles cercanos y superiores a 4 debido a que son principalmente carnívoros.

Con respecto a los flujos de consumo, Medina et al. (2007) indicaron que el zooplancton, grupo con una alta biomasa y que se alimenta principalmente de fitoplancton, fue situado en un bajo nivel trófico al igual que la sardina, mientras que el grupo peces mesopelágicos fue asignado por sobre el tercer nivel trófico, con una alta biomasa que es predada principalmente por jurel y caballa.

Medina et al. (2007), señalan que uno de los resultados de la modelación de una trama trófica es la identificación de las áreas deficitarias del conocimiento científico, respecto del ecosistema que se estudia y que para el SCH, los datos de entrada más confiables corresponden a los parámetros de entrada de los recursos pesqueros, revelando un desconocimiento prácticamente absoluto de los parámetros poblacionales y ecológicos en grupos pertenecientes tanto a los niveles tróficos superiores como inferiores de la trama trófica.

En conclusión, el estudio de Medina et al. (2007), mostró que sus resultados indicaron que los flujos totales, que son una estimación del tamaño del ecosistema, alcanzaron a 38.674 ton·km²/año, mientras que la producción primaria estimada fue calculada en 13.452 ton·km²/año. El nivel trófico promedio de la pesquería del norte de Chile fue de 2,7, lo que refleja que las capturas se sostienen en especies de niveles trófico bajo, principalmente anchoveta y sardina. La eficiencia de transferencia media de energía fue de 9,8%, valor que está dentro del rango característico de 10% calculado para ecosistemas marinos, definiendo a este ecosistema como un sistema inmaduro, con baja eficiencia de transferencia de energía, cadenas tróficas cortas y un bajo reciclaje de materia.

El modelo obtenido por Medina et al. (2007) para el ecosistema pelágico del norte de Chile, permitió tener una idea aproximada del ecosistema en función de los principales flujos, como la respiración, consumo, producción total entre otra serie de índices ecológicos, pero menciona que para lograr un manejo multiespecífico de pesquerías de la zona norte, es necesario incluir más grupos en el modelo para obtener una mejor representación de la trama trófica, realizar nuevos estudios tendientes a actualizar o generar nueva información relativa a parámetros de entrada proveniente de los grupos funcionales del mismo ecosistema, incentivar a los autores a publicar en revistas especializadas sus trabajos, debido a que existe mucha literatura gris sobre alimentación y otros parámetros biológicos en peces, lo que permitiría lograr un modelo de mejor calidad y mayor robustez cuantitativa.



6.2. Modelo trófico para el Sistema Corriente de Humboldt de Perú

Espinoza (2014), realizó un modelo trófico para el SCH del Perú, considerando el sistema al norte del Perú (7°S) y el sistema al centro (11,7°S). Para el sistema al centro, determinó que los eufáusidos tenían un NT=2,5 y que los eufáusidos se ubicarían en un nivel trófico encima de los copépodos, con un valor predicho de NT= 2,9 al igual que en el sistema al norte.

Encima de los eufáusidos, los peces mesopelágicos (ie. *Vincigerria*) y los mictófidios, se ubicarían en el segundo eslabón trófico con un NT igual a 3,2, y sobre éstos, se ubicaría la anchoveta con un NT=3,6 mayor que el NT (3,2) de *Scomber japonicus*, valor menor que el de *Trachurus murphyi* (NT=4,0), en concordancia con las diferencias alimentarias entre estas dos especies (Espinoza, 2014) (**Tabla 6**).

Para la merluza, estimaron un NT= 3,7 y para la jibia, consideró una talla de 40 cm, alcanzando un NT de 3,8 (sur Perú), considerándolo algo bajo de acuerdo a los estudios de dieta de la jibia, y esperaban haber obtenido un NT=4.

Los depredadores tope pulmonados, tuvieron el mayor nivel trófico con NT= 4,4 para el piquero peruano, NT=4,5 para el guanay 4,5 (ambas especies predan sobre anchoveta) y 4,8 para el lobo fino, que también preda sobre peces epi o mesopelágicos (Espinoza, 2014) (Figura 5).

Tabla 6. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) y nivel trófico (NT) en los 7.5°S y 11.7°S. (Espinoza, 2014).

Table 5.2. Predicted $\delta^{15}\text{N}$ (‰) values and trophic position (TP) at 7.5°S and 11.7°S.

Species	Fixed body size (mm)	Predicted $\delta^{15}\text{N}$ at 7.5°S	Predicted TP at 7.5°S	Predicted $\delta^{15}\text{N}$ at 11.7°S	Predicted TP at 11.7°S
Copepod	1	7.6	2.5*	9.6	2.5*
Euphausiid	2	8.9	2.9		
<i>Pleuroncodes monodon</i>	20	12.0	3.8	13.6	3.6
Myctophidae	50	9.3	3.0		
<i>Vinciguerria lucetia</i>	50	9.4	3.0	12.6	3.2
<i>Engraulis ringens</i>	140	11.0	3.5	13.5	3.6
<i>Scomber japonicus</i>	200	11.5	3.6	12.3	3.2
<i>Trachurus murphyi</i>	250			15.1	4.0
<i>Merluccius gayi peruanus</i>	280	11.7	3.7		
<i>Dosidicus gigas</i>	400	11.1	3.5	14.3	3.8
<i>Sula variegata</i>	400			14.6	4.4
<i>Phalacrocorax bougainvillii</i>	400			15	4.5
<i>Arctocephalus australis</i>	1300			15.9	4.8

* Assumed

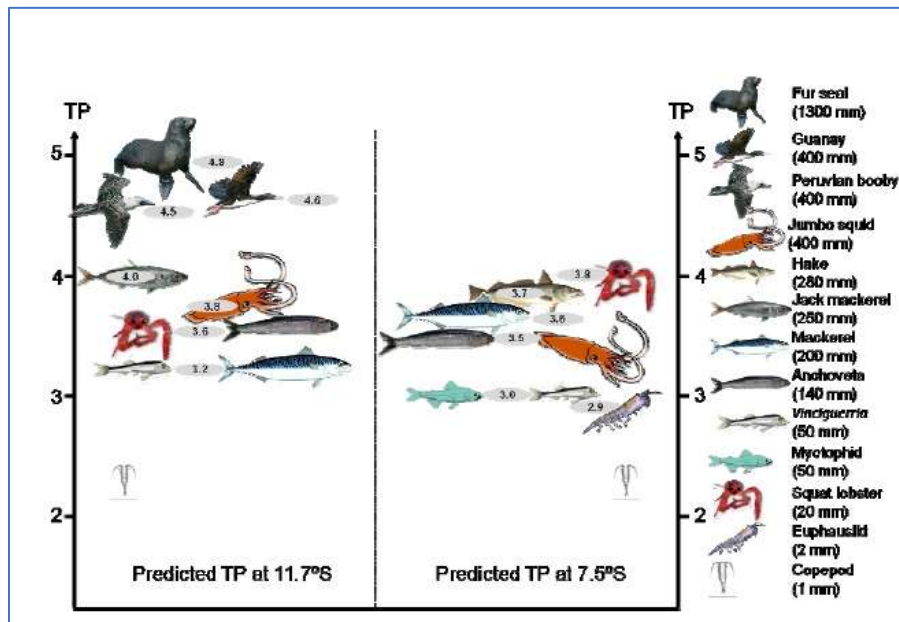


Figura 5. Niveles tróficos. (Espinoza, 2014).

6.3 Ensamble ecológico de depredadores superiores de anchoveta en la Bahía de Mejillones

La Bahía de Mejillones ($23^{\circ} 05'S$), ubicada al norte de la ciudad de Antofagasta-Chile (**Figura 6**), se encuentra influenciada por tres masas de agua: 1. Agua Superficial Subtropical (ASST), 2. Agua Superficial Subantártica (ASSA) y 3. Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS), presentando diferentes grados de mezcla durante el año y es un sector de surgencia importante conformado por el Sistema Surgencia Punta Angamos ((Navea & Miranda, 1980; Guíñez et al., 2010).

Es un área de alta productividad biológica y de gran diversidad zooplanctónica, lo que incrementa la cadena trófica de peces, entre ellos, la anchoveta (Marín et al., 1993; Guíñez et al., 2010). Como consecuencia, presenta una condición anóxica con baja concentración de oxígeno (20 m de profundidad), con sedimentación de materia orgánica por debajo de la zona eufótica (Zona Mínima de Oxígeno) (Navea & Miranda, 1980; Marín et al., 1993; Valdés et al., 2004; Guíñez et al., 2010).



Figura 6. Bahía de Mejillones.

Debido a las condiciones anóxicas de la bahía, en algunas ocasiones se producen varazones masivas de anchoveta (**Figura 7**), por lo que durante el año 2016 y 2017, CIAM realizó monitoreos en el sector, asociando este fenómeno con las condiciones oceanográficas de la bahía y su relación con el asedio de los depredadores a los cardúmenes de anchoveta. Los cardúmenes de anchoveta estuvieron constantemente asediados por depredadores entre los que se cuentan aves, bonitos, lobos marinos, delfines, entre otros (Oliva y Sanfuentes, 2016).

El comportamiento de las aves durante el ciclo diario se caracterizó por presentar al amanecer un desplazamiento de las bandadas desde el sur de Punta Angamos hasta el sur de Bahía Mejillones y que a partir de las 08 horas se desplazaron, a medida que avanzó la hora, hacia el interior de la bahía de sur a norte. Al mediodía las aves se posaron en la playa y en la bahía en casi toda su extensión, con una distribución paralela a la costa y movimientos con circuitos paralelos a la costa y una distribución ordenada por especies respecto a la distancia de la costa donde las gaviotas (*Larus modestus*, *Larus dominicanus* y *Larus belcheri*) se ubicaron en la playa, a continuación los pelicanos (*Pelecanus thagus*) en la orilla sobre el agua y más alejados de la costa las aves guaneras (pato yeco (*Phalacrocorax brasilianus*), guanay (*Phalacrocorax bougainvillii*) y lile (*Phalacrocorax gaimardi*) (**Figura 7**). Al atardecer retornaron las aves hacia el sector sur de Punta Angamos desocupando paulatinamente la Bahía de Mejillones (Oliva y Sanfuentes, 2016).



Figura 7. Distribución de las aves durante el proceso de predación de anchoveta en la bahía de Mejillones (Oliva y Sanfuentes, 2016)

La presencia, permanencia y abundancia de las aves guaneras en Mejillones, en algunos meses del año 2016 y 2017, estuvo asociada principalmente a la alta disponibilidad del recurso anchoveta en la bahía, y a desplazamientos post “El Niño” en correspondencia al retorno de las aves a sus áreas de nidificación ubicadas en Perú (Oliva y Sanfuentes, 2016).

Durante mayo de 2016 se registraron varazones intermitentes de anchoveta en el litoral de Bahía Mejillones (**Figura 8**), atribuidas principalmente a la acción de picoteo, caza y depredación emprendida por las aves y otros depredadores, quienes empujaron e hirieron a las anchovetas provocando el acercamiento de éstas a la costa, las que finalmente varaban en la playa.



Figura 8. Varazones intermitentes en la playa de Bahía Mejillones (Oliva y Sanfuentes, 2016)

Es importante mencionar que, la dinámica observada dentro de la Bahía Mejillones fue un ejemplo clásico de cómo se comportan los cardúmenes de anchoveta en un ambiente con condiciones apropiadas y que interactúan según sus ciclos biológicos. En la Bahía Mejillones, durante mayo y junio, se mantuvo la variabilidad característica de la concentración de oxígeno, dado las características propias de esa productiva bahía. A partir de junio se observó una disminución paulatina de la abundancia de anchoveta y depredadores asociados, respecto a lo reportado en mayo de 2016 (Oliva y Sanfuentes, 2016).

Durante el año 2017, se realizaron observaciones del ensamble de depredadores superiores de la anchoveta, con la finalidad de intentar explicar este fenómeno, logrando identificar diversas especies, entre aves, mamíferos marinos y peces, que aparentemente aportaban a los eventos de varazones masivas de esta especie dentro de la bahía (Auger y Diez, 2017). El área monitoreada abarcó desde Punta Chacaya hasta el sector de la Rinconada, donde se identificó un ensamble ecológico conformado por 19 especies (**Tabla 7**), entre aves y mamíferos marinos, que habitan en el sector de Bahía de Mejillones, ocupando tanto la zona costera y sus playas, como la zona pelágica. Las especies identificadas, entre ellas gaviotas, gaviotines, pelícanos, cormoranes, pingüinos de Humboldt, lobos marinos y delfines (**Figura 9**), se alimentan principalmente de anchoveta (Bastida et al., 2007;

aveschile.cl). En esta investigación se observó que las especies registradas co-ocurren dentro de la bahía, utilizando diferentes técnicas de caza para preñar principalmente sobre anchoveta o de otras especies de peces (ie. bonito) que puedan presentarse en el área (Auger y Diez, 2017).

Tabla 7. Listado del ensamble de especies marinas registradas en estaciones oceanográficas, estado de permanencia y tipo de alimentación, monitoreo bahía Mejillones (Auger y Diez, 2017).

Especies	Nombre común	Estado	Alimentación
Aves marinas			
Orden Pelecaniformes			
<i>Sula variegata</i>	piquero	residente	anchoveta, sardina, caballa
<i>Pelecanus thagus</i>	pelicano	residente	anchoveta y otros peces
<i>Hypoleucos brasiliensis</i>	pato yeco	residente	anchoveta, otros peces y crustáceos
<i>Leucocarbo bouganvillii</i>	guanay	residente	anchoveta, pejerrey
<i>Stictocarbo gaimardi</i>	pato lile	residente	anchoveta, otros peces, crustáceos, moluscos, algas
Orden Charadriiformes			
<i>Larus belcheri</i>	gaviota peruana	residente	anchoveta, otros peces, crustáceos, moluscos, erizos
<i>Larosterna inca</i>	gaviotín monja	residente	anchoveta y otros peces pequeños
<i>Leucophaeus modestus</i>	garuma	residente	pulguilla de mar, anchoveta
<i>Leucophaeus pipixcan</i>	gaviota franklin	migratorio	anchoveta, otros peces, crustáceos e insectos
<i>Arenaria interpes</i>	playero vuelvepedras	migratorio	peces pequeños, crustáceos, moluscos, insectos, carroña
Orden Procellariiformes			
<i>Pelecanoides garnotii</i>	pato yunco	residente	anchoveta, sardina, crustáceos nadadores
<i>Ardenna griseus</i>	pardela negra	migratorio	anchoveta, jibias, crustáceos
<i>Oceanodroma tethys</i>	golondrina peruana	residente	peces pequeños, crustáceos
<i>Oceanodroma markhami</i>	golondrina negra	residente	anchoveta, cefalópodos, crustáceos
<i>Oceanites gracilis</i>	golondrina chica	residente	peces pequeños, crustáceos planctónicos
<i>Macronectes giganteus</i>	petrel gigante	migratorio	peces, cefalópodos, krill, carroñero
Mamíferos marinos			
Orden Carnivora			
<i>Otaria flavescens</i>	lobo común	residente	anchoveta, merluza, pulpos, calamares
Orden Cetacea			
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	delfín oscuro	migratorio	anchoveta, merluza, calamares
<i>Phocoena spinipinnis</i>	marsopa espinosa	migratorio	anchoveta, caballa, calamares
Total: 19 especies			



Figura 9. Delfín oscuro y aves marinas alimentándose de anchoveta y otros peces en la Bahía de Mejillones.

Para que estas especies puedan coexistir en una misma área, Pérez et al., 2013, explicaron que las especies pertenecientes al mismo grupo son susceptibles a la competencia por un mismo recurso, pero para coexistir, realizan mecanismos de comportamiento distintos con la finalidad de disminuir las interacciones competitivas negativas.

Por su parte, autores como Oro y Martínez (sin año), comentan que el Sistema de Corriente de Humboldt (SCH) mantiene alrededor de 12 especies endémicas (i.e. pelicanos, guanay, pingüino de Humboldt, gaviotín monja, gaviota garuma) que se alimentan principalmente de anchoveta, sardina o ambos, utilizando zonas de reproducción que pertenecen al SCH y que, en conjunto con la disponibilidad de alimento (anchoveta), permite que sus poblaciones se mantengan abundantes (Oro y Martínez, sin año). Las especies mencionadas por estos autores fueron registradas en la zona de la bahía de Mejillones y fueron observadas alimentándose de anchoveta (Auger y Diez, 2017).

Las aves marinas predan sobre distintos organismos marinos, tales como fito y zooplancton, mientras que otras se alimentan de peces en sus diversos estadios, como también de calamares y crustáceos (Thiel et al., 2007; Oro y Martínez, sin año). En zonas con alta productividad, como lo es la bahía de Mejillones (Guíñez et al, 2010) suceden fenómenos oceanográficos tales como surgencias o corrientes oceánicas, lo que aumenta la cantidad de nutrientes y magnifica la cadena trófica y es aquí donde delfines y aves juegan un rol importante, ocupando el nicho ecológico de predadores tope (Oro y



Martínez, sin año). Estos predadores utilizan un amplio rango de técnicas de captura, desde buceos superficiales a pocos metros desde la superficie o alcanzando hasta 200 metros de profundidad.

El tamaño de la presa que capturan se relaciona con el tamaño corporal y el tipo de presa influencia el comportamiento de forrajeo, ya que los peces pequeños suelen agruparse en grandes cardúmenes, atrayendo grupos de diferentes especies que se alimentan en superficie (gaviotas), que se lanzan en picada (piqueros) o que bucean (pingüinos, fardelas, delfines). Al formarse estos “feeding flocks” o grupos multiespecie de predadores, atraen a más predadores al mismo sitio de alimentación y los cardúmenes de peces, generalmente de anchoveta y sardinas, son obligados a subir a la superficie, o son “arreados” a zonas de aguas someras (Oro y Martínez, sin año; Shealer, 2002; Camphuysen y Garthe, 2004). Durante el periodo de estudio en que Auger y Diez (2017) realizó las observaciones, se identificó grupos mixtos formados por gaviotín monja, gaviotín sudamericano, gaviota garuma, gaviota franklin y gaviota peruana, piqueros, cetáceos (delfín oscuro) y lobos marinos presionando hacia la costa a grandes cardúmenes de anchoveta.

Las asociaciones de forrajeo entre diferentes especies de aves generalmente incluyen interacciones entre aves y mamíferos marinos, tales como lobos marinos y cetáceos, ya que son estos últimos los encargados de “arrear” a los cardúmenes de peces hacia la superficie, dejándolos disponibles para las aves que cazan en superficie (Shealer, 2002). Lo que fue observado y registrado por Auger y Diez (2017) fue que cuando los cardúmenes de anchoveta que ingresan a la bahía de Mejillones, atrajeron a un gran número de depredadores, los cuales forman “feeding flocks” o grupos de alimentación multiespecíficos, aplicando diversas técnicas de arreo y captura de esta especie, generando presión depredadora sobre los cardúmenes de anchoveta que ingresan a la bahía. Todo esto indicaría que esta zona es importante desde el punto de vista trófico y ecológico para todas estas poblaciones de aves y mamíferos que habitan o ingresan a la bahía para alimentarse, creando relaciones ecotróficas muy interesantes que requieren monitoreos, seguimientos y la incorporación de nuevos estudios que permitirían dilucidar el componente trófico de la anchoveta en la zona norte de Chile.

7. Literatura citada

- Aguayo Lobo A. 2014. Alimentación de Cetáceos: Odontocetos *Physeter macrocephalus* o Cachalote y Mysticetos, *Megaptera novaeangliae* o Ballena Jorobada. Proyecto GEF: “Hacia un Manejo con Enfoque Ecosistémico del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt”. Chile: Taller binacional. Avances metodológicos en tramas tróficas de depredadores tope del Océano Pacífico Sur Oriental. 108 pp.
- Alegre A., Espinoza P. y Espino M. 2013. Ecología trófica del jurel *Trachurus murphyi* en el Perú entre 1977-2011. En: Csirke J., R. Guevara-Carrasco & M. Espino (Eds.). Ecología, pesquería y conservación del jurel (*Trachurus murphyi*) en el Perú. Rev. peru. biol. número especial 20(1): 075-082.
- Alegre A., Navarro I. y Espinoza P. 2014. Trofodinámica de los principales recursos transzonales en el Ecosistema de la Corriente Peruana. Working Paper. DOI: 10.13140/RG.2.1.2297.2401.
- Alvarino, A. The relation between the distribution of zooplankton predators and anchovy larvae. CalCOFI Rep. 21:150-160, (1980).
- Arancibia H. y Neira S. 2014. Modelos tróficos de balance de masas en ecosistemas marinos de Chile. Proyecto GEF: “Hacia un Manejo con Enfoque Ecosistémico del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt”. Chile: Taller binacional. Avances metodológicos en tramas tróficas de depredadores tope del Océano Pacífico Sur Oriental. 108 pp.
- Ayón P., Swartzman G., Bertrand A., Gutiérrez M. y Bertrand S. 2008. Zooplankton and forage fish species off Peru: Large-scale bottom-up forcing and local-scale depletion. Progress in Oceanography 79 (2008) 208–214.
- Auger A. y Diez H. 2017. Evaluación de la condición medio ambiental de Bahía Mejillones durante eventos de varados de anchoveta (*Engraulis ringens*) producidos en el otoño del año 2017. Centro de Investigación Aplicada del Mar (CIAM).
- Auger A. 2019. Co-ocurrencia de cetáceos en zonas de pesca industrial de cerco en el norte de Chile: implicancias tróficas y ecológicas. Centro de Investigación Aplicada del Mar (CIAM).
- Barría P., Azócar J., González A. P. IFOP. 2014. El Sistema pesquero, planes de acción e investigaciones en depredadores tope altamente migratorios en Chile. Proyecto GEF: “Hacia un Manejo con Enfoque Ecosistémico del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt”. Chile: Taller binacional. Avances metodológicos en tramas tróficas de depredadores tope del Océano Pacífico Sur Oriental. 108 pp.



- Bastida R., Rodríguez D., Secchi E. y Da Silva V. 2007. Mamíferos Acuáticos de Sudamérica y la Antártida. I Edición. Editorial Vázquez Mazzini Editores. 368 pp.
- Browman, H.I. y B. M. Marcotte. The effect of zooplankton abundance on feeding behaviour and prey size selection in Atlantic Salmon, *Salmo salar* alevins. *Holarctic Ecol.*, 10: 163-170, (1987).
- Camphuysen K. & Garthe S. 2004. Recording foraging seabirds at sea. standardised recording and coding of foraging behaviour and multi-species foraging associations. *Atlantic Seabirds* 6(1): 1-32.
- Castillo J., Córdova J., Saavedra A., Espejo M., Gálvez P., Barbieri M.A., Osses J., Reyes H., Arriagada G., Barría P., Gili R., Oliva E. y Briebe C. 2002. Evaluación del reclutamiento de anchoveta en la I y II Regiones, temporada 2001-2002. Informe Final Proyecto FIP N°2001-11: 207 pp.
- Duffy C. 1983. The foraging ecology of peruvian seabirds. *The Auk* 100: 800-810.
- Espinoza P., Blaskovic V., Torriani F. y Navarro I. 1999. Dieta de la anchoveta *Engraulis ringens* según intervalos de talla. Crucero BIC José Olaya Balandra y BIC H.
- Espinoza P. y Blaskovic V. 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. 2010. Dinámica espaciotemporal en la ecología trófica de la anchoveta (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842; pisces: engraulidae) en el mar peruano. Tesis para optar al grado académico de Magister en recursos acuáticos con mención ecología acuática Bach. Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
- Espinoza P. 2014a. Avances en los estudios trofodinámicos del calamar gigante y otros meso-depredadores Proyecto GEF: “Hacia un Manejo con Enfoque Ecosistémico del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt”. Chile: Taller binacional. Avances metodológicos en tramas tróficas de depredadores topos del Océano Pacífico Sur Oriental. 108pp.
- Espinoza P. 2014. Trophic dynamics in the northern Humboldt Current system: insights from stable isotopes and stomach content analyses. Thèse / Université de Bretagne Occidentale pour obtenir le titre de Docteur de l'université de Bretagne occidentale *Mention: Biologie Marine École Doctorale des Sciences de la Mer*. 159 pp.
- Espinoza P. y Bertrand A. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Progress in Oceanography* 79 (2008) 215–227.
- Guíñez M., Valdés J., Siffedine A. 2010. Variabilidad espacial y temporal de la materia orgánica sedimentaria, asociada a la Zona Mínimo Oxígeno (ZMO), en un ambiente costero del norte de la corriente de Humboldt, bahía de Mejillones, Chile. *Lat. A. J. Aquat. Res.*, 38(2):242-253.



- Goya E. 2014, Investigaciones en depredadores superiores como indicadores de cambios en el ecosistema y ecología de la alimentación de aves guaneras en el Perú. Proyecto GEF: “Hacia un Manejo con Enfoque Ecosistémico del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt”. Chile: Taller binacional. Avances metodológicos en tramas tróficas de depredadores topos del Océano Pacifico Sur Oriental. 108 pp.
- Herrera L. y E. Santander. 2019. Programa bio-oceanográfico-pesquero de la zona norte de Chile (18°S-23°S) UNAP-CIAM. Informe final crucero bioceanográfico de invierno. Universidad Arturo Prat, Facultad Recursos Naturales Renovables. 60 pp.
- Jahncke J. y Goya E. 2015. Responses of Three Booby Species to El Niño 1997-1998. Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology, Vol. 23, No. 1 (2000), pp. 102-108.
- Krautz C. y Castro L. 2007. Interaction of two key pelagic species in the Humboldt Current: euphausiid predation on anchoveta eggs estimated by immunoassays Mar Ecol Prog Ser 335: 175–185, 2007
- Letelier S., Carreño E., Barría P., Rebolledo A. y Báez P. 2014. Cefalópodos en la trama trófica de recursos pesqueros altamente migratorios, entre los años 2002 y 2012 en el océano pacífico sur oriental. Proyecto GEF: “Hacia un Manejo con Enfoque Ecosistémico del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt”. Chile: Taller binacional. Avances metodológicos en tramas tróficas de depredadores topos del Océano Pacifico Sur Oriental. 108 pp.
- López S. 2014. Usando análisis de isótopos estables para entender la ecología trófica del pez espada (*Xiphias gladius*) en el Océano Pacifico Sur Oriental. Proyecto GEF: “Hacia un Manejo con Enfoque Ecosistémico del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt”. Chile: Taller binacional. Avances metodológicos en tramas tróficas de depredadores topos del Océano Pacifico Sur Oriental. 108 pp.
- Matsushita, K. 1991. How do fish larvae of limited motility encounter nauplii in the sea?. Bull Plankton Soc. Japan Spec. (1): 1 251-270, (1991).
- Marín, L., L. Rodríguez, L. Vallejo, J. Fuenteseca y E. Oyarce. 1993. Efecto de la surgencia costera sobre la productividad primaria primaveral de bahía Mejillones del Sur (Antofagasta, Chile). Rev. Chil. Hist. Nat., 66: 479-491.
- Marín V. y Olivares G. 1999. Estacionalidad de la productividad primaria en Bahía Mejillones del Sur (Chile): una aproximación proceso-funcional. Revista Chilena de Historia Natural 72:629-641.



- Martínez C., Böhm G., Cerna F., Díaz E., Muñoz P., Aranís A., Caballero L., Aravena R., Ossa L., Miranda L., Medina M., Claramunt G., Donoso M., Sánchez J. 2007. Estudio biológico - pesquero de la caballa entre la I - X regiones. IFOP Proyecto FIP N° 2005-19.
- Medina, M. y H. Arancibia. 1992. Interacciones tróficas entre el jurel *Trachurus murphyi* y la caballa *Scomber japonicus* en el ecosistema pelágico del Norte de Chile. Invest. Cient. y Tec., Serie: Ciencias del Mar 2: 67-78.
- Medina M. y Arancibia H. 2002. Trophic dynamic of jack mackerel (*Trachurus symmetricus murphyi*) in northern Chile. Invest. Mar., Valparaíso, 30(1): 45-55.
- Medina M., Arancibia H. y Neira S. 2007. Un modelo trófico preliminar del ecosistema pelágico del norte de Chile (18°20'S-24°00'S). Invest. Mar., Valparaíso, 35(1): 25-38.
- Medina M., Herrera L., Castillo J., Jaque J. y Pizarro N. 2015. Alimentación de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el norte de Chile (18°25'-25°40'S) en diciembre de 2010. Lat. Am. J. Aquat. Res., 43(1): 46-58. DOI: 10.3856/vol43 issue1.
- Navea E. & Miranda O. 1980. Ciclo anual de las condiciones oceanográficas en Mejillones del sur (Chile). Rev. Biol. Mar. Dep. Oceanol. Univ. Chile, 17 (1): 97-133.
- Oliva D., Pavés H., Pávez G., Santos M. y Sarmiento R. 2016. Rol ecológico del lobo marino común en el territorio y aguas jurisdiccionales chilenas. Informe final. Fondo de Investigación Pesquera Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. Proyecto F.I.P. N° 2014 – 28. Pp 163.
- Oliva J. y F. Sanfuentes. 2016. Evaluación de la condición oceanográfica y biológica en la Bahía Mejillones en la zona norte de Chile. Centro de Investigación Aplicada del Mar (CIAM). 40 pp.
- Oro D. & Martínez-Abraín A. sin año. Ecology and Behaviour of seabirds. Marine Ecology. Encyclopedia of Kife Support Systems (EOLSS).
- Palomares R., E. Suárez- Morales y S. Hernández-Trujillo. Catálogo de los Copépodos (Crustácea) Pelágicos del Pacífico Mexicano Edit. ECOSUR, CICIMAR. 352p. (1998).
- Passuni G., Barbraud C., Chaigneau A., Demarcq H., Ledesma J., Bertrand A., Castillo R., Perea A., Mori J., Viblanc V., Torres-Maita J. and Bertrand S. 2016. Seasonality in marine ecosystems: Peruvian seabirds, anchovy, and oceanographic conditions. *Ecology*, 97(1), 2016, pp. 182–193.
- Pérez M. J., Thomas F., Uribe F., Sepúlveda M. y Moraga R. Fin Whales (*Balaenoptera physalus*) feeding on *Euphausia mucronata* in Nearshore Waters off North-Central Chile. *Aquatic Mammals* 2006, 32(1), 109-113, DOI 10.1578/AM.32.1.2006.109



- Pérez-Crespo M., Fonseca J., Pineda-López R., Palacios E. and Lara C. 2013. Foraging guild structure and niche characteristics of waterbirds in an epicontinental lake in Mexico. *Zoological Studies* 2013, 52:54.
- Pizarro J., F. Docmar y C. Harrod. 2019. Clarifying a trophic black box: stable isotope analysis reveals unexpected dietary variation in the Peruvian anchovy *Engraulis ringens*. *PEERJ*, Vol. 7: e6968, 2019.
- Rebolledo H. y L. Cubillos. 2003. Items alimentarios de la anchoveta y sardina común en la zona centro-sur durante el verano 2003. En FIP N° 2002-13: “Evaluación hidroacústica del reclutamiento de la anchoveta y sardina común entre la V y X Regiones, año 2002”. IFOP-SUBPESCA. 203 pp + Anexos.
- Rivadeneyra S. 2014. Dieta de lobos marinos e interacciones con la flota de cerco: pesquería de anchoveta en el Perú. Proyecto GEF: “Hacia un Manejo con Enfoque Ecosistémico del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt”. Chile: Taller binacional. Avances metodológicos en tramas tróficas de depredadores topos del Océano Pacífico Sur Oriental. 108 pp.
- Romero T. 2014. Los recursos pota, perico y vinciguerra en el Perú. Proyecto GEF: “Hacia un Manejo con Enfoque Ecosistémico del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt”. Chile: Taller binacional. Avances metodológicos en tramas tróficas de depredadores topos del Océano Pacífico Sur Oriental. 108 pp.
- Sanfuentes F. 2017. Recopilación de antecedentes biológico-pesqueros del langostino enano (*Pleuroncodes* sp) en Chile y Perú. Centro de Investigación Aplicada del Mar S.A. (CIAM). 22 pp.
- Shealer D. 2002. Foraging behaviour and food of seabirds. CRC Press. 741 pp.
- Thiel M, Macaya E, Acuña E, Arntz W, Bastias H, Brokordt K, Camus P, Castilla J.C, Castro L, Cortés M, Dumont C, Escribano R, Fernández M, Gajardo J, Gaymer C, Gomez I, González A, González H, Haye P, Illanes J.E, Lancellotti D, Luna-Jorquera G, Luxoro C, Manriquez P, Marín V, Muñoz P, Navarrete S, Pérez E, Poulin E, Sellanes J, Sepúlveda H, Stotz W, Tala F, Thomas A, Vargas C.A, Vasquez J.A y Alonso J.M. 2007. The Humboldt Current System of northern and central Chile. Oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 195-344.
- Toro F., Vilina Y., Capella J. y Gibbons J. 2016. Novel Coastal Feeding Area for Eastern South Pacific Fin Whales (*Balaenoptera physalus*) in Mid-Latitude Humboldt Current Waters off Chile. *Aquatic Mammals* 2016, 42(1), 47-55, DOI 10.1578/AM.42.1.2016.47.
- Trites, A. 1997. The role of pinnipeds in the ecosystem. In: Stone, G. Goebel and S. Webster (eds.). *Pinniped populations, Eastern north Pacific: status, trends and issues*: 31-39. A symposium of the 127th



Annual Meeting of the American Fisheries Society. New England Aquarium, Conservation Department. Central Wharf, Boston, MA 02110.

- Uye, S-I y T. Yamaoka. Vertical and horizontal distribution of copepod nauplio as food for anchovy larvae (*Engraulis japonica*) in Hiroshima Bay. *Bull Japan Soc. Fish. Oceanog.*, 55: 341-351, (1990).
- Valdés J., Sifeddine A., Mariano C. y Ortlieb L. 2004. Partículas de carbón en sedimentos marinos de la bahía Mejillones del Sur (23°S). Implicancias ambientales en un contexto histórico. Nota científica. *Invest. Mar., Valparaíso*, 32(1): 93-99.
- Weimerskirch H., Bertrand S., Silva J., Bost C. y Peraltilla S. 2012. Foraging in Guanay cormorant and Peruvian booby, the major guano-producing seabirds in the Humboldt Current System. *Mar Ecol Prog Ser*. Vol. 458: 231–245, 2012 doi: 10.3354/meps09752.