



ISSN 0378 - 7702

INSTITUTO DEL MAR DEL PERU

# INFORME

Nº 149

Octubre, 1999

**A. Crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos  
BIC José Olaya Balandra y BIC Humboldt 9906,  
de Paita (Piura) a Punta Infiernillos (Ica)**

**B. Prospección del reclutamiento de recursos pelágicos  
LP IMARPE V 9906, de Chimbote a Paita**



Callao, Perú

## DIETA DE LA ANCHOVETA *ENGRAULIS RINGENS* SEGUN INTERVALOS DE TALLA. CRUCERO BIC JOSE OLAYA BALANDRA Y BIC HUMBOLDT 9906

Pepe Espinoza<sup>1</sup>

Verónica Blaskovic<sup>1</sup>

Flavio Torriani<sup>1</sup>

Iván Navarro<sup>1</sup>

### RESUMEN

ESPINOZA, P., V. BLASKOVIC<sup>1</sup>, F. TORRIANI e I. NAVARRO. 1999. Dieta de la anchoveta *Engraulis ringens* según intervalos de talla. Crucero BIC José Olaya Balandra y BIC Humboldt 9906. Inf. Inst. Mar Perú 149: 41-48.

Se describe la dieta de la anchoveta de acuerdo a intervalos de talla y grados latitudinales, entre el 14 y 26 de junio de 1999. Se han verificado cambios en dicha dieta conforme el individuo crece, reflejándose en la presencia de dos "unidades tróficas", la primera comprende individuos de 4 a 9,9 cm y la otra de 10 a 16,9 cm, con características de zooplanctofagia y fitoplanctofagia, respectivamente. Estas mismas unidades, ordenadas latitudinalmente y por distancia a la costa, tuvieron un comportamiento variable, sin seguir un patrón definido. Por consiguiente podemos categorizar a la anchoveta como un oportunista trófico.

PALABRAS CLAVE: Anchoveta, nicho trófico, unidad trófica, flexibilidad, oportunista trófico.

### ABSTRACT

ESPINOZA, P., V. BLASKOVIC<sup>1</sup>, F. TORRIANI and I. NAVARRO. 1999. Size-class diet of Peruvian anchovy *Engraulis ringens*. RV José Olaya Balandra and RV Humboldt 9906 Cruise. Inf. Inst. Mar Perú 149: 41-48.

Size-class and latitudinal grades diet of anchovy, between 14<sup>th</sup> and 26<sup>th</sup> June 1999, is described. During its growing period, some changes have been observed so that two 'trophic units' were found. The first one includes sizes between 4,0 and 9,9 cm and the other one between 10,0 and 16,9 cm; they showed zooplanktophagous or phytoplanktophagous characteristics, respectively. When the same units are ordered in terms of coastal distance and latitudinally, they showed a different behaviour, without following a definite pattern. Therefore, anchovy can be categorized as a trophic opportunistic.

KEY WORDS: Anchovy, trophic niche, trophic unit, flexibility, trophic opportunistic.

### INTRODUCCION

La anchoveta es un recurso que sustenta la pesquería pelágica, de ahí su importancia económica (ROJAS DE MENDIOLA 1978), es además de importancia ecológica por constituir la presa más importante de mamíferos, aves, peces e invertebrados (SANTANDER 1976) del mar peruano.

Debido a la importancia de este recurso, el IMARPE realiza estudios periódicos para conocer la situación. Para ello registra las características de su entorno, tanto físico-químicas como biológicas. Dentro del aspecto biológico, la alimentación tiene que ver con el bienestar de la población. Este comportamiento presenta modificaciones tanto en el espacio como en el tiempo, condicionando de esa manera la adopción de estrategias de alimentación en función de sus requerimientos y la disponibilidad de alimento.

El presente informe representa una contribución al conocimiento de la estrategia de alimentación empleada por la anchoveta conforme incrementa su tamaño y ordenada según grados latitudinales y distancia a la costa.

### MATERIAL Y METODOS

Se han colectado 337 estómagos de anchovetas con tallas entre 3 y 17,5 cm, de los cuales sólo 294 presentaron contenido. La colecta se realizó del 14 al 26 de junio de 1999, en la zona comprendida entre los 05°18,6' y 14°10,6' S, durante la ejecución del Crucero de Evaluación Hidroacústica de Recursos Pelágicos 9906.

Para efectuar los análisis de su contenido, los estómagos fueron previamente agrupados por intervalos de talla de los individuos (2 cm); luego se reagruparon por grados latitudinales (A=04°-05°59'; B=06°-07°59'; C=08°-09°59'; D=10°-11°59'; E=12°-13°59') y según distancia a la costa (I=0-20 mn; II=20-40 mn).

Los contenidos estomacales fueron filtrados para retener la fracción zooplanctónica y del volumen filtrado se tomaron alícuotas para registrar los organismos fitoplanctónicos.

Se determinó la similitud alimentaria por intervalos de talla y latitudinalmente mediante el Índice de MORISITA

<sup>1</sup> Laboratorio de Ecología Trófica, DGIRH.DIBETR.IMARPE; \*pespinoza@imarpe.gob.pe

(KREBS 1989), complementándose luego con el análisis de componentes principales. Para estos análisis los datos fueron transformados a logaritmo decimal en la forma  $\log(X+1)$  (IBAÑEZ y SEGUIN 1972).

Se ha determinado si existen diferencias significativas en el consumo de los componentes de la dieta, por intervalos de talla, latitud y distancia a la costa mediante la prueba no paramétrica de KRUSKAL-WALLIS (SIEGEL 1990).

## RESULTADOS

Durante el crucero 9906, la composición alimentaria de la anchoveta por intervalos de talla (Tabla 1), se basó en el consumo de diatomeas y copépodos principalmente y, en menor intensidad de dinoflagelados, silicoflagelados, eufáusidos y otros zooplanctones. Se observaron diferencias significativas en el consumo de las partículas planctónicas (KRUSKAL-WALLIS,  $H=169,23$ ;  $P<0,001$ ).

El peso promedio de contenido estomacal se incrementa conforme la anchoveta crece (Figura 1). El consumo de los copépodos se ha incrementado en los individuos menores de 10 cm y los que son mayores de esta talla ingieren menos cantidad; en cambio en el caso de las diatomeas, el consumo se incrementa en individuos menores de 10 cm.

En el dendrograma de similitud alimentaria (Figura 2) se observa que los individuos menores de 10 cm constituyen un grupo diferente a los mayores de esa talla, lo cual se corrobora al realizar la representación espacial (Figura 3). Esta clasificación sirvió para representar la contribución en la dieta de los principales géneros de diatomeas (Figura 4) y copépodos (Figura 5). Los individuos menores de 10 cm se alimentaron principalmente de copépodos, destacando entre ellos: *Calanus*, *Centropages* y *Acartia*, en ese orden; y en menor proporción de diatomeas: *Coscinodiscus*, otras diatomeas, *Chaetoceros*, *Skeletonema*, *Asterionellopsis*. En cambio, los individuos mayores de 10 cm se alimentaron mayormente de diatomeas, entre las cuales destacaron: *Chaetoceros*, *Asterionellopsis*, *Skeletonema* y *Coscinodiscus*, en ese orden; y consumieron menor cantidad de copépodos, tales como *Eucalanus*, restos de copépodos, *Calanus* y *Euchaeta*.

Teniendo en cuenta el comportamiento observado al analizar la dieta por intervalos de talla, se consideró conveniente presentar los promedios de elementos planctónicos ingeridos por individuos menores y mayores de 10 cm por separado (Tablas 2 y 3), cada 2 grados de latitud y según distancia a la costa, observándose diferencias significativas en la dieta (KRUSKAL-WALLIS,  $H=69,16$ ;  $P<0,005$ ) entre 0-20 mn de distancia de la costa, más no así entre 20-40 mn (KRUSKAL-WALLIS,  $H=18,84$ ;  $P>0,05$ ).

La similitud alimentaria latitudinal entre 0 y 20 mn de la costa y la ordenación espacial complementaria se presentan en las Figuras 6 y 7 y, entre 20 y 40 mn de la costa en las Figuras 8 y 9.

## DISCUSION

El peso promedio de contenido estomacal se incrementa conforme el individuo crece; sin embargo, los individuos más grandes tienden a disminuir este promedio (Fig. 1), por lo que este aspecto hay que considerarlo con mucho cuidado pues aquí se están incluyendo ejemplares capturados a diferentes horas y un poco más alejados de la costa. Hay que mencionar que los promedios registrados durante el presente crucero han sido menores con respecto a lo informado por BLASKOVIC' *et al.* (1999) para el Crucero de Evaluación Hidroacústica 9811-12.

El incremento en el consumo de copépodos hasta el intervalo 8-9, 9 cm y la disminución a partir de los 10 cm, probablemente se deba a la capacidad de retener estos elementos del zooplancton por la menor distancia entre las branquiaspinas en individuos juveniles y la mayor distancia en individuos adultos. En cambio el consumo de diatomeas se incrementa a partir de los 10 cm, lo cual estaría dando a entender que la anchoveta adulta es más eficiente para filtrar su alimento, reforzándose la idea con el mayor peso promedio de contenido estomacal, sin embargo hay que considerar también que, debido a su tamaño y consiguiente mayor requerimiento alimenticio, la intensidad alimentaria es más amplia que los juveniles empleando un mayor número de horas para ello, por lo que las dimensiones de su nicho trófico estarían manifestando una segregación para evitar la competencia intraespecífica. En refuerzo de esta idea, se debe mencionar lo informado por TSUKAYAMA (1966), sobre el incremento en el número de branquiaspinas de manera acelerada hasta los 8 cm, de ahí hasta los 11 cm el incremento es mínimo y a partir de esta talla casi no se produce.

Existen antecedentes de cambios en la dieta de la anchoveta en relación a la talla. ROJAS DE MENDIOLA *et al.* (1969), observaron que las anchovetas mayores de 10 cm son preferentemente zooplanctófagas y las menores fitoplanctófagas.

Hay que tomar cuenta los antecedentes de otras especies al respecto, la anchoa argentina *Engraulis anchoita*, que pasa de zoófaga a fitófaga a partir de los 9 cm (DE CIECHOMSKI 1967); en la anchoveta de California *Engraulis mordax* se ha observado el paso de zooplanctofagia a filtración cuando la densidad del zooplacton es extremadamente baja (LEONG y O'CONNELL 1969); la anchoveta del Cabo *Engraulis capensis*, de Namibia y Africa, se alimenta preferentemente de copépodos y eufáusidos, encontrándose fitoplancton en individuos de tallas menores (JAMES 1987).

TABLA 1. Promedio de elementos planctónicos en contenidos estomacales de *Engraulis ringens*.  
Crucero BIC Humboldt y José Olaya Balandra 9906.

INTERVALO N° ESTOMAGOS	[2-4>	[4-6>	[6-8>	[8-10>	[10-12>	[12-14>	[14-16>	[16-18>
Diatomeas (N/100)	4,17	2,51	2,72	5,20	3,78	38,84	65,37	29,66
Dinoflagelados (N/100)	0,33	0,08	0,07	0,20	0,04	0,19	0,29	0,64
Silicoflagelados (N/100)		0,05	0,09	0,07		0,09		0,02
Copepodos	5,00	49,73	70,93	144,67	20,00	15,12	15,26	20,43
Euphausiacea			0,05	1,07	1,85	18,93	10,91	12,94
Otros zooplanctontes	11,67	12,43	23,02	39,33	30,67	5,53	16,21	21,70

TABLA 2. Promedio de elementos planctónicos en contenidos estomacales de *Engraulis ringens*,  
dentro de las 20 mn de distancia a la costa.

LATITUD INTERVALO N° ESTOMAGOS	4°-6° [10->	6°-8° <-10>	8°-10° [10->	10°-12° <-10>	12°-14° [10->
Diatomeas (N/100)	259,93	1,33	13,81	0,88	0,80
Dinoflagelados (N/100)	0,78	0,33			
Silicoflagelados (N/100)					
Copepodos	5,56			39,38	74,80
Euphausiacea	17,33		83,75	1,04	0,28
Otros zooplanctontes	11,85	16,67	8,13	4,38	19,12

TABLA 3. Promedio de elementos planctónicos en contenidos estomacales de *Engraulis ringens*,  
dentro de las 20 y 40 mn de distancia a la costa.

LATITUD INTERVALO N° ESTOMAGOS	4°-6° [10->	6°-8° [10->	8°-10° [10->	10°-12° <-10>	12°-14° <-10>
Diatomeas (N/100)	4.58	0.75		4.11	0.20
Dinoflagelados (N/100)	2.83				0.10
Silicoflagelados (N/100)	0.00			0.11	0.10
Copepodos	35.83			171.11	
Euphausiacea	6.50	1.88			
Otros zooplanctontes	1276.50		141.43	15.56	23.00

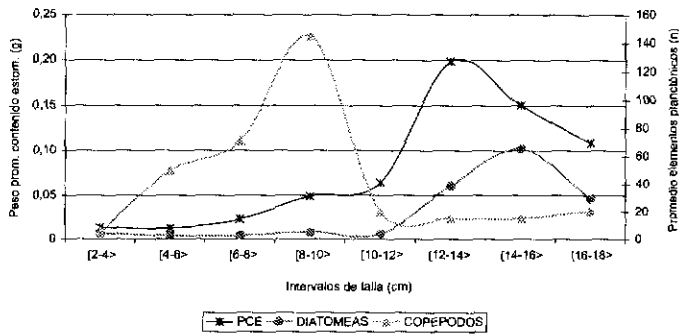


FIGURA 1. Variación del peso promedio de contenido estomacal y del promedio de elementos del plancton presentes en la dieta de *Engraulis ringens*, en función de la talla. Crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 9906.

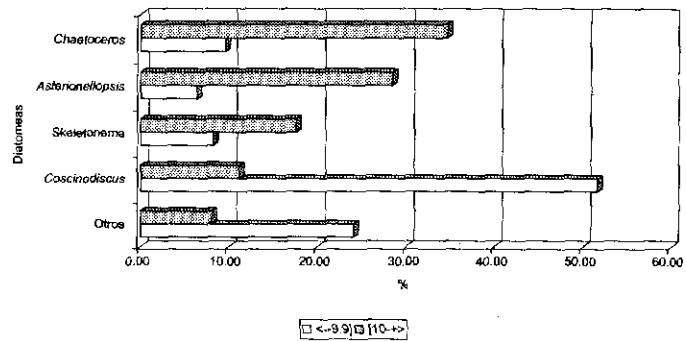


FIGURA 4. Contribución porcentual numérica de las principales diatomeas en la dieta de *Engraulis ringens* (individuos <10 y >10 cm). Crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 9906.

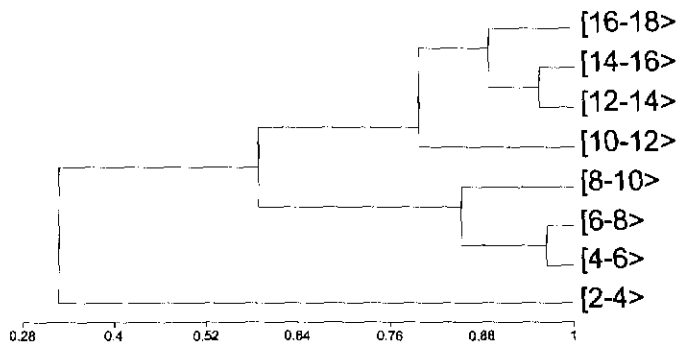


FIGURA 2. Dendrograma de similitud alimentaria ontogenética de *Engraulis ringens*, de acuerdo al Índice de Morisita. Crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 9906.

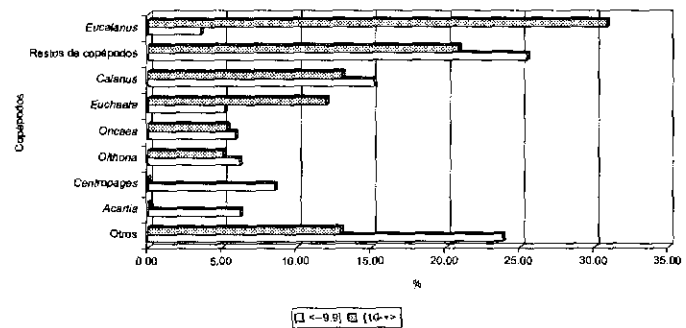


FIGURA 5. Contribución porcentual numérica de las principales copépodos en la dieta de *Engraulis ringens* (individuos <10 y >10 cm). Crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 9906.

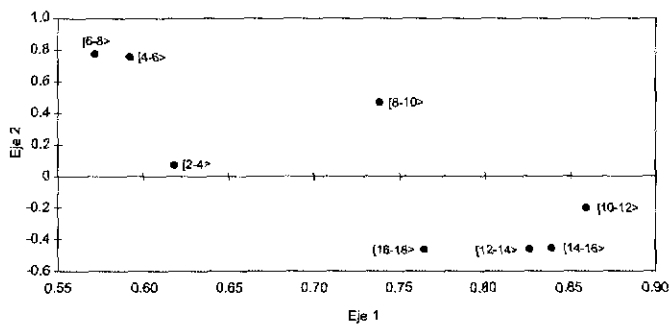


FIGURA 3. Ordenación espacial ontogenética de *Engraulis ringens*, definido por los componentes 1 y 2. Crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 9906.

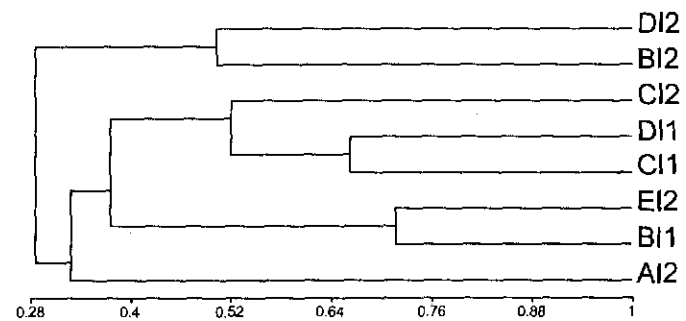


FIGURA 6. Similitud dietaria latitudinal de *Engraulis ringens*, entre 0 y 20 m de la costa (individuos <10 y >10 cm). Crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 9906.

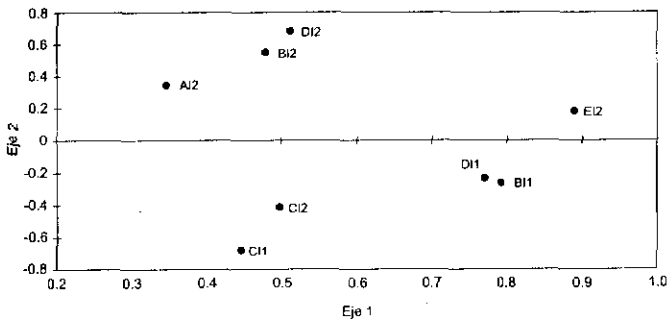


FIGURA 7. Ordenación espacial latitudinal de *Engraulis ringens* (individuos <10 y >10 cm), entre 0-20 mn de la costa. Crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 9906.

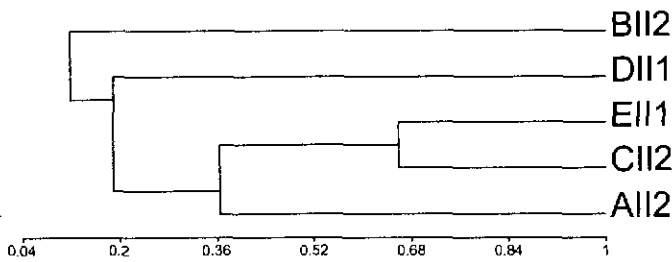


FIGURA 8. Similitud dietaria latitudinal de *Engraulis ringens* entre 20-40 mn de la costa (individuos <10 y >10 cm). Crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 9906.

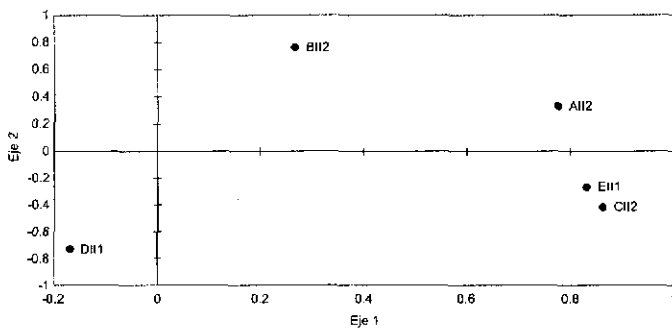


FIGURA 9. Ordenación espacial latitudinal de *Engraulis ringens* (individuos <10 y >10 cm), entre 20-40 mn de la costa. Crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 9906.

En general, encontramos que el consumo de diatomeas y copéodos se ha visto incrementado y disminuido en 4,4 y 1,4 veces, respectivamente, en relación al Crucero 9805-06 (BLASKOVIC *et al.* 1998). Hay que considerar el hecho saltante de la ausencia de huevos de anchoveta en la dieta durante este período.

La similitud dietaria por intervalos de talla, obtenida mediante el índice de MORISITA, es la que brinda resultados más confiables, pues estos no son afectados por el tamaño de muestra (SMITH y ZARET 1982). Obteniéndose la representación gráfica del dendrograma, se encuentra que los individuos entre 4 y 9,9 cm tienen similitud dietaria significativa al superar el valor de 0,60, al igual que los individuos entre 10 y 17,9 cm, y difieren entre ellas.

Los valores mayores de 0,60, que indican sobreposición significativa según ZARET y RAND (1971), no tienen ningún respaldo estadístico, pues fueron asignados arbitrariamente de acuerdo a experiencias previas, por lo que estos valores deben tomarse en cuenta pero con cuidado.

La clasificación brindada por el análisis cluster apoya la idea de que los individuos mayores de 10 cm constituyen una "unidad trófica" y la otra estaría constituida por individuos entre 4 y 9,9 cm; no queda muy clara la situación de los individuos entre 2 y 3,5 cm, aunque al parecer mantienen el comportamiento de las larvas y post-larvas WARE *et al.* (1981) mencionan que las larvas de anchoveta alimentadas con nauplios de copéodos y copepoditos en concentraciones altas (0,80-2,80 individuos/mL) prefieren éstos a los elementos fitoplanctónicos. El comportamiento zooplanctófago de los individuos menores de 8 cm durante el presente crucero, coincide con lo informado por ROJAS DE MENDIOLA (1974).

La ordenación espacial brindada por los dos primeros componentes principales, permite distinguir con mayor claridad las "unidades tróficas", basadas en el consumo de los principales elementos planctónicos mostrados en las Figuras 4 y 5. DELGADO y FERNÁNDEZ (este informe) mencionan que, en líneas generales, el fitoplancton ha estado constituido principalmente por diatomeas típicas de afloramiento y neríticas, lo que se corroboraría con lo hallado en los contenidos estomacales de anchoveta. Este hecho sin embargo, hay que considerarlo con mucho cuidado, pues los análisis de contenido estomacal fitoplanctónico no se han realizado a nivel de especie, aun cuando ARNTZ y FAHRBACH (1996), mencionan que la anchoveta prefiere las zonas de afloramiento. En cuanto a los elementos zooplanctónicos, según AYÓN (com. pers.), estos presentaron los mayores volúmenes al sur de los 9° S, siendo los copéodos los mejor representados.

Estas mismas "unidades tróficas" no mantienen el mismo comportamiento al analizar la similitud dietaria por grados latitudinales y según la distancia a la costa, lo que según JACOB-CERVANTES *et al.* (1992) se puede atribuir a los cambios en la composición del plancton. Esto se ve reflejado al realizar el ordenamiento de estos grupos tróficos en los dos primeros componentes principales, en donde no se observa un patrón definido.

Se debe tener en cuenta lo informado por (ROJAS DE MENDIOLA 1971), que en el Sur predomina la zooplanctofagia. Así mismo, en escala temporal, por ejemplo, durante El Niño 1982-83, ante la ausencia o escasez de elementos fitoplanctónicos, la anchoveta se alimentó de copépodos (SÁNCHEZ *et al.* 1985); y, recientemente, se ha presentado una situación semejante durante El Niño 1997-98. ALAMO y ESPINOZA (1998) y ESPINOZA *et al.* (1998 a,b), quienes informaron sobre la disminución progresiva de elementos fitoplanctónicos en la dieta de este recurso, con el incremento de los elementos zooplanctónicos, en especial de los copépodos. Otro elemento a considerar es el hecho que los individuos entre 12 y 14 cm durante este período de estudio se han encontrado en un estado de reposo reproductivo acentuado y los individuos mayores de 14 cm presentaron sólo una reducida actividad (BUTRÓN y PEREA, este informe), dando a entender que no se están alimentando adecuadamente ante la baja disponibilidad de alimento, pues según DELGADO y FERNÁNDEZ (este informe), el volumen medio de plancton ha sido de 0,76 mL/m<sup>3</sup>, valor por debajo de los 3 mL/m<sup>3</sup> considerados para situaciones normales.

## CONCLUSIONES

1. Durante junio de 1999 la anchoveta ha presentado cambios en la dieta conforme incrementa su tamaño, pasando de zooplanctofagia en los juveniles (4-10 cm) a fitoplanctofagia en los adultos (10-18 cm).

2. La alimentación de los juveniles y adultos ha variado en el espacio, lo cual demuestra el carácter oportunista de este recurso.

## Referencias

- ALAMO, A. y P. ESPINOZA. 1998. Variaciones alimentarias en *Engraulis ringens* y otros recursos pelágicos durante invierno-primavera de 1997. Inf. Inst. Mar Perú 130: 45-52.
- ARNTZ, W. y E. FAHRBACH. 1996. El Niño: Experimento climático de la naturaleza. Fondo de Cultura Económica, México. 312 pp.
- BLASKOVIC', V., F. TORRIANI e I. NAVARRO. 1998. Características tróficas de las principales especies pelágicas durante el otoño 1998. Crucero BIC José Olaya Balandra 9805-06 de Tacna a Máncora. Inf. Inst. Mar Perú 137: 72-79.
- BLASKOVIC', V., P. ESPINOZA, F. TORRIANI e I. NAVARRO. 1999. Hábitos alimentarios de la anchoveta frente al litoral peruano durante la primavera 1998. Crucero BIC José Olaya Balandra 9811-12. Inf. Inst. Mar Perú 146: 77-86.
- BUTRÓN, B. y A. PEREA. 1999. Estado reproductivo de anchoveta, *Engraulis ringens* durante el Crucero de Evaluación de Recursos Pelágicos 9906. Este informe.
- DE CIECHOMSKI, J. D. 1967. Present state of the investigations on the Argentine anchovy *Engraulis anchoita* (Hubbs & Marini). CalCOFI 11: 58-71.
- DELGADO, E. y C. FERNÁNDEZ. 1999. Composición y distribución de la flora planctónica durante el otoño 1999. Crucero de Evaluación Hidroacústica de Recursos Pelágicos BIC Humboldt y José Olaya Balandra 9906 de Paita a Pisco. Este informe.
- ESPINOZA, P., I. NAVARRO y F. TORRIANI. 1998a. Variaciones en el espectro alimentario de los principales recursos pelágicos durante otoño 1998. Crucero BIC Humboldt 9803-05 de Tumbes a Tacna. Inf. Inst. Mar Perú 135: 134-142.
- ESPINOZA, P., V. BLASKOVIC' e I. NAVARRO. 1998b. Comportamiento alimentario de *Engraulis ringens*, a finales del invierno 1998. Crucero de Evaluación Hidroacústica de Recursos Pelágicos 9808-09. Inf. Inst. Mar Perú 141: 67-71.
- IBAÑEZ, F. y G. SEGUIN. 1972. Etude du cycle annuel du zooplancton d'Abidjan. Comparaison de plusieurs méthodes d'analyses multivariable. Inv. Pesq. 36(1): 81-108.
- JACOB-CERVANTES, M., M. GALLARDO-CABELLO, X. CHIAPPA-CARRARA y A. RUIZ. 1992. Régimen alimentario de la sardina crinuda *Opisthonema libertate* (Pisces: Clupeidae) en el Golfo de California. Rev. Biol. Trop. 40(2): 233-238.
- JAMES, A. G. 1987. Feeding ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy, *Engraulis capensis* Gilchrist. In: The Benguela and the comparable ecosystems. Payne, A. I. L., Gulland J. A. & K. H. Brink (Eds.). S. Afr. J. mar. Sci. 5: 673-692.
- KREBS, C. J. 1989. Ecological methodology. Harper & Row, Publishers. New York. 654 pp.
- LEONG, R. J. H., y C. P. O'CONNELL. 1969. A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). J. Fish. Res. Bd. Can. 26: 557-582.
- ROJAS DE MENDIOLA, B., N. OCHOA, R. CALIENES y O. GÓMEZ. 1969. Contenido estomacal de anchoveta en cuatro áreas de la costa peruana. Inf. Inst. Mar Perú 27: 1-30.
- ROJAS DE MENDIOLA, B. 1971. Some observations on the feeding of the Peruvian anchovy *Engraulis ringens* J. in two regions of the Peruvian coast. Fertility of the Sea 1: 417-440.
- ROJAS DE MENDIOLA, B. 1974. Food of the larval anchovy *Engraulis ringens* J. In J. H. BLAXTER (ed.) The early life history of fishes. pp: 277-285.
- ROJAS DE MENDIOLA, B. 1978. El alimento de la anchoveta *Engraulis ringens* J. en un área de afloramiento (San Juan) Inf. Inst. Mar Perú 49: 1-15
- SÁNCHEZ, G., A. ALAMO y H. FUENTES. 1985. Alteraciones en la dieta alimentaria de algunos peces comerciales por efecto del Fenómeno El Niño. En: W. ARNTZ, A. LANDA y J. TARAZONA (Eds.). El Niño y su impacto en la fauna marina. Bol. Inst. Mar Perú Vol. Extraordinario: 135-142.
- SANTANDER, H. 1976. La Corriente Peruana. Parte II: aspectos biológicos. En: Actas de la reunión de trabajo sobre el fenómeno conocido como El Niño (Guayaquil, Ecuador), 4-12 diciembre 1974. FAO Inf. Pesca 185: 285-298.
- SIEGEL, S. 1990. Estadística no paramétrica: aplicada a las ciencias de la conducta. Edit. Trillas, México, 3ra. ed. 344 pp.

- SMITH, E. P. y ZARET, T. M. 1982. Bias in estimating overlap. *Ecology* 63(5): 1248-1253.
- TSUKAYAMA, I. 1966. El número de branquias como carácter diferencial de subpoblaciones de anchoveta (*Engraulis ringens*) en las costas del Perú. Contribución N° 18. I Seminario Latinoamericano de Oceanografía sobre el Pacífico Oriental, UNMSM. 12 pp.
- WARE, D. M., B. ROJAS DE MENDIOLA y D. S. NEWHOUSE. 1981. Behaviour of first-feeding Peruvian anchoveta larvae, *Engraulis ringens* J. En: Investigación Cooperativa de la anchoveta y su ecosistema-ICANE Perú-Canadá. Bol. Inst. Mar Perú Vol. Extraordinario: 80-87.
- ZARET, T. M. y RAND, A. S. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52: 336-342.