



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
(Universidad del Perú, Decana de América)

ESCUELA DE POSGRADO

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

UNIDAD DE POSGRADO

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 ACUATICOS CON MENCIÓN ECOLOGÍA ACUÁTICA

Bach. PEPE ANTONIO ESPINOZA SILVERA

LIMA-PERU
2010

A mis padres, quienes me proporcionaron las herramientas mas importantes para enfrentar los avatares de la vida, el carácter de mi viejo quien nunca se rindió ante la adversidad y siempre salió adelante, es un ejemplo. La dulzura de mi madre, para quien todavía soy su HIJITO. Ahora los entiendo viejos, que difícil la tuvieron conmigo y mis hermanos. DIOS LOS BENDIGA.... !!!!!!!

A Patty, Gabriel y Camila, a quienes les robé tiempo el cual se los compensaré eterna y profundamente. Patty, gracias por enseñarme a tener paciencia y por hacerles entender a los niños que este esfuerzo es necesario en la formación de todo profesional. A mis pequeños Gabriel y Camila, por su sano sentido del humor al verme estudiando y decirme como debo mostrar mi trabajo, por sus desvelos al saber que me quedaba a estudiar hasta muy tarde y me pedían que me vaya a dormir con ellos. La dulzura y sinceridad de su cariño es un tesoro muy bien resguardado en mi corazón. ESTO VA POR USTÉDES..... !!!!!!!

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer profundamente al Dr. Arnaud Bertrand, quién me dedicó mucho de su tiempo y conocimientos en todo el proceso de la tesis. La paciencia, dedicación, sugerencias y el continuo corregir del trabajo desde la planificación, análisis estadísticos y redacción del texto, desde su etapa inicial fueron decisivos. Según sus palabras, esto no termina aquí sino es el inicio, los tomo como un reto. Muchísimas gracias por sus enseñanzas y algo muy importante, por brindarme su amistad.

A los amigos del Laboratorio de Ecología Trófica del Instituto del Mar del Perú, donde trabajo, en especial a César Fernández, Iván Navarro y Flavio Torriani. Aunque Flavio ya no labora con nosotros, gran parte de su esfuerzo está incluido en los datos de los que dispuse para realizar esta tesis. A César e Iván, por su paciencia para absolver mis dudas en cuanto a plancton se refiere. Su experiencia y conocimientos me fueron de mucha ayuda.

También quiero agradecer a Patricia Ayón, por ayudarme a despejar dudas, brindándome su tiempo y amistad. Por sus continuas críticas constructivas, permitiéndome trazar nuevas metas siempre.

A los colegas y amigos, Mariano Gutiérrez, Salvador Peraltila, Andrés Chipollini, por su apoyo en la consolidación de la información, su predisposición a ayudarme fueron muy importantes, gracias amigos.

A mis compañeros de la maestría, Víctor Aramayo, Marco Pérez, Roberto Espinoza, Gladis Castillo, Karina Cabana, Arturo Maguiña. Todos ellos fueron buenos jueces de mis avances de la tesis durante los dos años que compartimos momentos agradables en los diferentes cursos, tanto dentro como fuera de las aulas. Basta recordar, las visitas al chifa y quedarnos a discutir hasta bien entrada la noche, mezclando la búsqueda de relax y conversar sobre nuestros temas de trabajo. Siempre que se pueda nos reuniremos, AMIGOS.

A los profesores, Marco Espino, Juan Tarazona, Mauro Mariano, Carlos Paredes, Guillermo Alvarez, quienes ayudaron a mejorar la presentación de los avances del texto y las ponencias.

INDICE

DEDICATORIA.....	i
AGRADECIMIENTOS.....	ii
INDICE.....	iii
LISTA DE TABLAS.....	v
LISTA DE FIGURAS.....	vi
LISTA DE ANEXOS.....	viii
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT.....	x
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. ANTECEDENTES.....	2
III. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	
III.1. OBJETIVO GENERAL.....	8
III.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	8
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	
IV.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	9
IV.2. NÚMERO DE MUESTRAS Y MÉTODO DE COLECTA.....	9
Material Biológico.....	9
Método de colecta.....	9
IV.3. MÉTODOS DE ANÁLISIS DE CONTENIDO ESTOMACAL.....	10
Método de procesamiento de muestras.....	10
Cálculos del volumen y tamaño de las presas.....	10
Cálculo del contenido de carbono de las presas.....	11
Agrupamiento de las presas.....	11
Agrupamiento según otras variables.....	11
IV.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	12
Análisis de varianza univariada.....	12
Análisis multivariado.....	13

V. RESULTADOS	
V.1. VARIACIÓN ONTOGENICA DE LA DIETA DE LA ANCHOVETA.....	17
V.2. VARIACION ESPACIAL DE LA DIETA.....	18
Variación de la dieta en relación a la latitud.....	18
Variación de la dieta en relación a la distancia de la costa.....	19
Variación de la dieta en relación a la distancia al borde del talud continental.....	20
V.3. VARIACIÓN DE LA DIETA EN RELACIÓN AL PERÍODO DEL DÍA.....	21
V.4. ANÁLISIS MULTIVARIADO DE LA DIETA DE LA ANCHOVETA.....	22
VI. DISCUSIÓN	
VI.1. VARIACIÓN ONTOGÉNICA DE LA DIETA DE LA ANCHOVETA.....	25
VI.2. VARIACIÓN ESPACIAL DE LA DIETA.....	27
VI.3. VARIACIÓN DE LA DIETA EN RELACIÓN AL PERÍODO DEL DÍA.....	30
VII. CONCLUSIONES.....	33
VIII. RECOMENDACIONES.....	34
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	35
X. TABLAS.....	50
XI. FIGURAS.....	58
XII. ANEXOS.....	67

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de los cruceros: fechas de inicio y término, número de lances, número de estómagos y rango de longitudes de la anchoveta colectada para los análisis de contenido estomacal durante el período 1996-2003.

Tabla 2. Volúmenes del fitoplancton reconocido en los contenidos estomacales de la anchoveta durante el período 1996-2003. Los volúmenes fueron estimados a partir de información extraídas de la literatura (ver referencias) y calculados según las formas geométricas que fueron publicadas o estimadas.

Tabla 3. Organismos zooplanctónicos encontrados en los contenidos estomacales de anchoveta durante el periodo 1996-2003. Las longitudes de los organismos fueron estimados en el IMARPE excepto cuando se emplearon referencias bibliográficas.

Tabla 4. Relaciones empleadas para calcular el peso seco y contenido de carbono de las diferentes categorías de fitoplancton y zooplancton encontrados en los contenidos estomacales de anchoveta. El contenido de carbono fue expresado en términos de μg para hacer las respectivas comparaciones. PS: peso seco (μg); LP: longitud del prosoma (μm); LT: longitud total (mm); PH: peso húmedo (μg). (Modificado de Espinoza y Bertrand, 2008).

Tabla 5: Resultados del análisis de varianza (ANOVA) de la dieta de la anchoveta medida en contenido de carbono de las presas (μg) en función de la ontogenia, latitud, distancia de la costa, distancia al borde del talud continental y periodo horario. El estadístico utilizado fue Wilks' Lambda.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización de los lances de pesca (puntos grises) de los cuales se colectaron los estómagos de anchoveta durante el período 1996-2003. La línea negra indica la isóbata de 200 m.

Figura 2. Contribución en porcentaje de contenido de carbono (%Carbono) de las presas de la anchoveta por clases de talla durante el período 1996-2003.

Figura 3. Contribución en porcentaje de contenido de carbono (%Carbono) de las presas de la anchoveta por grados de latitud durante el período 1996-2003.

Figura 4. Contribución en porcentaje de contenido de carbono (%Carbono) de las presas de la anchoveta según distancia de la costa durante el período 1996-2003.

Figura 5. Contribución en porcentaje de contenido de carbono (%Carbono) de las presas de la anchoveta según la ubicación al interior o exterior respecto del borde del talud continental durante el período 1996-2003.

Figura 6. Contribución en porcentaje de contenido de carbono (%Carbono) de las de presas de la anchoveta por intervalos horarios durante el período 1996-2003.

Figura 7. Proyección de los diferentes tipos de presas de la anchoveta en los dos primeros ejes determinados por el Análisis de Correspondencia simple. Cada eje muestra el porcentaje de la variación explicada en la proyección. Los dos grupos observados con diferente coloración fueron obtenidos luego de realizar el análisis de clasificación jerárquica. 'Log(x)'=logaritmo de la contribución en μg de la presa x de la anchoveta. Diat=Diatomeas; Dino=Dinoflagelados; OtPh=otros fitoplancteres; Cala=copépodos calanoideos; Misco=copépodos misceláneos; Oco=otros copépodos; Euph=eufausidos; OtZo=otros zooplancteres; FiEg=huevos de peces). 'Size(x)'= punto medio de los intervalos de talla de la anchoveta, x = 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19 cm). Day = día, Dusk = ocaso; Night = noche; Dawn = alba. 1996, 1997.....2003= años en que se realizaron los cruceros de investigación. Lat = Latitud; Lon = Longitud; DC = distancia de la costa; DiSB = ubicación respecto del borde del talud continental.

Figura 8. Proyección de los diferentes tipos de presas de la anchoveta en los dos primeros ejes determinados por el Análisis de Correspondencia simple. Cada eje muestra el porcentaje de la variación explicada en la proyección. Los seis grupos observados con diferente coloración fueron obtenidos luego de realizar el análisis de clasificación jerárquica. Para la descripción de las abreviaciones, referirse a la leyenda de la Figura 7.

Figura 9. Proyección de las variables ambientales (latitud y distancia al borde del talud continental) y el tamaño de las presas (en μm) de la anchoveta en los dos primeros ejes determinados por el Análisis de

Componente Principal. Cada eje muestra el porcentaje de la variación explicada en la proyección. Los tres grupos observados con diferente coloración fueron obtenidos luego de realizar el análisis de clasificación jerárquica. $PS(x)$ = tamaño de la presa en x mm, x denota el punto medio del intervalo de talla de las presas en mm. Para la descripción de las demás abreviaciones, referirse a la leyenda de la Figura 7.

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Resultados (p) del análisis Post-hoc LSD Fisher por marca de clases de tamaño de la anchoveta. Las diferencias significativas están indicadas en negrita. 1.a. Diatomeas; 1.b. Copépodos calanoideos; 1.c. Eufausidos.

Anexo 2. Resultados del análisis Post-hoc LSD Fisher por grados de latitud. Las diferencias significativas están indicadas en negrita. 2.a. Diatomeas; 2.b. Copépodos calanoideos; 2.c. Eufausidos.

Anexo 3. Resultados (p) del análisis Post-hoc LSD Fisher según distancia de la costa. Las diferencias significativas están indicadas en negrita. 3.a. Diatomeas; 3.b. Copépodos calanoideos; 3.c. Eufausidos.

Anexo 4. Resultados del análisis Post-hoc (p) LSD Fisher según distancia al borde de la plataforma continental. Las diferencias significativas están indicadas en negrita. 4.a. Diatomeas; 4.b. Copépodos calanoideos; 4.c. Eufausidos.

Anexo 5. Resultados (p) del análisis Post-hoc LSD Fisher según períodos horarios. Las diferencias significativas están indicadas en negrita. 5.a. Diatomeas; 5.b. Copépodos calanoideos; 5.c. Eufausidos.

RESUMEN

El objetivo de este trabajo es estudiar las variaciones ontogénicas, espaciales y nictemerales en la dieta de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*). El trabajo se basa en el análisis de contenido estomacal de 13 430 anchovetas (peces de 4 a 19,5 cm) muestreados durante 22 cruceros de investigación realizados a bordo de las embarcaciones científicas del Instituto del Mar del Perú durante el período 1996-2003. Previo a los análisis estadísticos la contribución de cada grupo de presa fue convertido a carbonó. Los datos fueron procesados por medio de estadística uni y multivariada en función de la talla de la anchoveta, la latitud, la distancia de la costa, la distancia del borde de la plataforma continental y el período nictemeral. Los resultados enseñan que la anchoveta se alimenta mayormente de zooplancton cualquier sea su tamaño o su distribución espaciotemporal. La anchoveta cambio gradualmente su dieta a lo largo de su ciclo de vida. Así, los individuos mas pequeños han ingerido mayormente copépodos calanoideos (68.0%) y eufausidos (23.3%), mientras que los individuos mas grandes ingirieron mayormente eufausidos (84.9%) y copépodos calanoideos (11.5%). Latitudinalmente, la mayor contribución de los copépodos calanoideos se observó en las zonas de afloramiento de Chicamay San Juan, con el 52.3% y 47.5%, respectivamente. Hasta los 160 km de distancia de la costa, no se ha observado un patrón regular en la contribución de las principales presas, mientras que por fuera, se insinúa un patrón caracterizado por el predominio de los eufausidos (>84%) y la menor contribución de copépodos calanoideos (<14,1%). En la plataforma continental los eufausidos contribuyeron con el 55.6% y los copépodos calanoideos con el 36.9%; mientras que por fuera de esa zona, los eufausidos se incrementaron al 75.3% y los copépodos calanoideos disminuyeron al 20.1%. Al considerar el período nictemeral, el ítem presa predominante durante el día fueron los eufausidos (52.7%) seguido de los copépodos calanoideos (40.9%); mientras que durante la noche, los eufausidos se incrementaron al 80.2% y los copépodos calanoideos disminuyeron al 15.7%. Estos resultados contradicen lo que se conocía acerca de la variabilidad de la dieta de la anchoveta, desestimándose: (i) que en el norte es fitoplanctívora y en el sur es zooplanctívora; (ii) que la fracción zooplanctónica es mayor en la zona oceánica. Asimismo, se ha demostrado que: (i) la anchoveta es principalmente zooplanctófaga durante su ciclo de vida, con modificaciones que corresponden a la mayor ingesta de presas pequeñas cuando son juveniles y de presas grandes cuando son adultas, (ii) en la zona de influencia de la plataforma continental consume aproximadamente el doble de copépodos calanoideos que en la zona oceánica, y aproximadamente una tercera parte menos de eufausidos en la zona interna que en la zona oceánica, y (iii) durante la noche y el día ingiere principalmente eufausidos pero la contribución de los copépodos calanoideos sube al 40%.

ABSTRACT

The aim of this work is to study the ontogenetic, spatial and diel variability of the Peruvian anchoveta's (*Engraulis ringens*) diet. The work is based on the analysis of 13 430 stomach content of anchoveta (fish length range: 4 to 19,5 cm) collected during 22 research surveys carried out onboard of scientific vessels of Peruvian Institute of the Sea from 1996 to 2003. Previous statistical analysis the contribution of each group of prey was converted into carbon content. Data was processed throughout both univariate and multivariate statistical analyses and related to anchoveta size, latitude, distance to the coast, distance to the continental shelf edge, and diel period. The results show that anchoveta feed mainly of zooplankton whatever its size and/or its spatiotemporal distribution. Anchovy gradually changed their diet along their life cycle. Indeed, the smaller individuals ingested mainly calanoid copepods (84,9%), euphausiids accounting for 23,3%, while the larger individuals ingested mainly euphausiids (84,9%), calanoid copepods accounting for 11,5%. Latitudinally, the highest contribution of calanoid copepods was observed in the upwelling cells of Chicama and San Juan, with 52,3% and 47,5%, respectively. It has not been observed any regular pattern in prey composition according to the distance to the coast but the more offshore samples (> 160 km from the coast) were characterized by the predominance of euphausiids (> 84%) and a rather small contribution of calanoid copepods (<14,1%). The diet varied more clearly according the position of the shelf break. Inshore, the euphausiids contributed to 55,6% of the ingested carbon and the calanoid copepods to 36,9%, while outside, the euphausiids increased to 75,3% and calanoid copepods diminished to 20,1%. Taking into account the diel period, the dominant prey item during the day was euphausiid (52.7%) followed by calanoid copepods (40.9%). During the night euphausiids increased to 80.2% and calanoid copepods diminished to 15.7%. These results contradict previous knowledge on the ontogenic and spatiotemporal variability of anchoveta's diet. In particular the two following assumption were rejected: (i) anchoveta is phytoplanktivorous in the north and zooplanktivorous in the south, (ii) the dietary zooplanktonic fraction is larger in the in the oceanic zone. It has also been showed that: (i) anchoveta is zooplanktivorous throughout its life cycle with some changes related to the intake of smaller prey when juveniles and bigger prey when adults, (ii) in the coastal zone anchoveta ingested twice as calanoid copepods than in the oceanic zone, and about a third less of euphausiids that in the oceanic zone, and (iii) during both night and day the anchoveta ingest mainly euphausiids but the proportion of calanoid copepods increase to 40% during the day.

I. INTRODUCCIÓN

Las anchovetas (género *Engraulis*) son peces costeros típicamente marinos que forman cardúmenes grandes y densos, ocurriendo en todos los mares desde 60°N hasta 50°S, tanto en aguas tropicales como en aguas templadas (Whitehead *et al.*, 1988). Se las ubica principalmente en las corrientes de borde oriental (California, Perú, Canarias, Benguela y frente al oeste de Australia) y en tres de las corrientes de borde occidental (Kuroshio, este de Australia y Brasil) (Reid, 1967).

Las poblaciones de anchovetas pueden llegar a varios millones de toneladas lo que convierten estas especies en las más explotadas del mundo. Para explicar la gran biomasa que alcanzan las anchovetas en las principales zonas de afloramiento la hipótesis dominante desarrollada en la década de los años 1960 era que la anchoveta utiliza directamente y eficientemente la producción primaria a través de una cadena trófica muy corta (Ryther, 1969; Longhurst, 1971). Tal hipótesis ha sido refutada desde hace varias décadas en los ecosistemas de las corrientes de California (Koslow, 1981) y de Benguela (James, 1987) donde se demostró que las anchovetas se alimentaban principalmente de zooplancton a través de una cadena trófica más larga. En el caso del sistema de la Corriente de Humboldt (SCH) fue necesario esperar hasta el 2008 para refutar definitivamente la hipótesis de Ryther (Espinoza y Bertrand, 2008). El fundamento de esta refutación es que para desarrollar la hipótesis de la cadena trófica corta se emplearon métodos considerados subjetivos, tales como el de frecuencia de ocurrencia o conteo numérico de las presas en los estómagos (James, 1987; Konchina y Pavlov, 1995). Estos métodos magnifican la importancia de las presas muy pequeñas (medidas en μm) en perjuicio de las presas de mayor tamaño (medidas en mm) (James, 1987). La alternativa propuesta para superar esta limitación fue determinar la biomasa y/o el valor nutricional del alimento ingerido y en vista de ello se planteó determinar el contenido de carbono de las presas (Koslow, 1981; James, 1987), técnica que ha sido aplicada en la anchoveta y otros clupeoideos de otros sistemas de afloramiento (Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello, 1993; van der Lingen, 2002; Garrido *et al.*, 2008; ver van der Lingen *et al.*, 2009 para una síntesis).

En el caso específico de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*), por mucho tiempo se mantuvo la idea que era eminentemente filtradora y se alimentaba principalmente de fitoplancton (Alamo, 1989; Rojas de Mendiola, 1989) pero que consumía también zooplancton y se le podía calificar como omnívora (Pauly *et al.*, 1989 a). Es solamente mediante la estimación del contenido de carbono de las presas que recientemente se ha demostrado que la dieta de la anchoveta recibía el mayor aporte de nutrientes procedente de presas zooplanctónicas, principalmente de eufausidos y copépodos (Espinoza y Bertrand, 2008).

A pesar de esta demostración de los hábitos alimentarios de tipo zooplanctófago de la anchoveta, todavía se desconoce si es que la dieta varía significativamente en el espacio y el tiempo o a lo largo del ciclo de vida de la anchoveta, lo que ha motivado la realización del presente trabajo. Por lo tanto, el objetivo principal de este trabajo es determinar los hábitos alimentarios de la anchoveta en el mar peruano, en función de sus clases de talla, su ubicación espacial (latitud, distancia de la costa y distancia al borde del talud continental) y el tiempo (intervalos horarios).

II. ANTECEDENTES

La anchoveta peruana *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, es la especie ecológicamente y comercialmente más importante en el SCH. Representa un elemento clave en la red alimentaria del SCH pues se alimenta de plancton y es la presa más importante de los principales predadores tope (ej. Pauly y Tsukayama, 1987; Pauly *et al.*, 1989b) lo que denota claramente su rol como intermediario en la canalización del flujo de energía desde los primeros niveles tróficos hacia los niveles superiores.

Desde el primer trabajo que analizó estómagos de anchoveta para estudiar la dieta de la anchoveta en el mar peruano se estableció que se alimenta directamente del fitoplancton (Rojas, 1953). Posteriormente, en un trabajo realizado en la zona norte, frente a Chimbote, se planteó la posibilidad de

variaciones dietarias ontogénicas así como cambios en la dieta según las estaciones del año (Rojas de Mendiola, 1969). En un estudio realizado en cuatro áreas de afloramiento del mar peruano, se estableció que la anchoveta juvenil es mayormente zooplanctívora y las adultas son fitoplanctívoras (Rojas de Mendiola *et al.*, 1969). En tanto que la estacionalidad quedó establecida luego de un estudio realizado en otra zona de afloramiento al sur del Perú, frente a Pisco, con predominio de la fitoplanctivoría en invierno y zooplanctivoría en verano (Rojas de Mendiola, 1978). Si bien, se planteó que existirían variaciones estacionales en la dieta, se analizó si los eventos El Niño” tendrían algún efecto (Sánchez de Benites *et al.*, 1985) llegándose a comprobar que durante El Niño 1982-83, la anchoveta fue zooplanctívora, con mayor incidencia de copépodos, seguido de eufausidos, pterópodos, sifonóforos, y diatomeas propias de aguas cálidas.

Sin embargo, las variaciones ontogénicas en la dieta no estaban completas y se publicó un primer trabajo sobre la alimentación de las larvas de anchoveta, cuyas tallas estuvieron comprendidas entre los 3 y 30 mm, demostrándose que sus presas mas importantes fueron los huevos y nauplios de copépodos, con muy baja incidencia de fitoplancton (Rojas de Mendiola, 1974). Este estudio fue motivo de un estudio detallado a mayor profundidad y se llegó a demostrar mediante experimentos *ex situ* (Rojas de Mendiola y Gómez, 1981; Ware *et al.*, 1981): (i) que la anchoveta empieza a alimentarse a las 40 horas de haberse reabsorbido el saco vitelínico, (ii) que el alimento mas importante durante el primer día de alimentación fueron la diatomea *Actinocyclus* y el dinoflagelado *Gymnodinium*, (iii) a partir del segundo día de alimentación empieza a ingerir huevos y nauplios de copépodos.

La dieta de la anchoveta también fue analizada en términos de su ubicación en el espacio. Al respecto, los primeros trabajos en enfocar cambios latitudinales mencionaron que la anchoveta en el norte es fitoplanctívora y en el sur es zooplanctívora (Rojas de Mendiola *et al.*, 1969; Rojas de Mendiola, 1971). Además, se demostró que la anchoveta cerca de la costa y hasta el borde de la plataforma continental, se alimenta principalmente de fitoplancton, mientras que las ubicadas por fuera del área de influencia del borde de la plataforma

continental se alimentan principalmente de zooplancton (Rojas de Mendiola y Ochoa, 1973).

Sin embargo, en cuanto a la periodicidad alimentaria, no existe un trabajo dirigido a este tema, solo la presunción que la anchoveta se estaría alimentando por lo menos 3 veces al día, pues se encontraron estómagos con material planctónico no digerido en horas de la mañana, en las primeras horas de la noche y a la medianoche (Rojas de Mendiola *et al.*, 1969).

Con todos estos resultados, se propusieron algunas hipótesis acerca de la variabilidad de la dieta de la anchoveta para el periodo 1953-1982 (Pauly *et al.*, 1989a): (i) La dieta de la anchoveta tiene mayor fracción zooplanctónica en la parte sur del Perú que en el norte (Rojas de Mendiola, 1971); (ii) La dieta de la anchoveta procedente de la zona oceánica tiene mayor fracción zooplanctónica que en la zona costera (Vinogradov, 1981). Llegándose a demostrar que efectivamente existen diferencias estadísticamente significativas. Sin embargo, posteriormente se ha considerado que la anchoveta (excepto en su estadio larval) es fitófaga obligada dependiendo principalmente del fitoplancton a través de una cadena alimentaria muy corta (Alamo *et al.*, 1996a, b, 1997a, b; Alamo y Espinoza, 1998; Espinoza *et al.*, 1998a, b, 1999, 2000).

Es preciso indicar que todos estos estudios antes mencionados se basaron sobre métodos de frecuencia de ocurrencia y/o numérico de las presas, los cuales efectivamente han sido ampliamente utilizados para estudiar los hábitos alimentarios de las especies de anchoveta (género *Engraulis*) a nivel mundial (Loukashkin, 1970; King y Macleod, 1976; Chiappa-Carrara *et al.*, 1989; Li *et al.*, 1992; Tudela y Palomera, 1997; Hirakawa *et al.*, 1997; López-Martínez *et al.*, 1999; Tanaka *et al.*, 2006, 2008).

Sin embargo los métodos numérico y/o de frecuencia de ocurrencia son conocidos por no ser adecuadas y tener una serie de desventajas pues proporcionan diferente información y contienen sesgos asociados que limitan su utilidad (Windell, 1971). El método de frecuencia de ocurrencia solamente registra las veces que se ha visto una presa determinada (Hyslop, 1980) y no indica para

nada el valor nutricional para el consumidor (Berg, 1979; Bowen, 1983). El método numérico ha sido muy utilizado en los estudios de alimentación de anchovetas debido a que es relativamente rápido y fácil de obtener (Hyslop, 1980). Sin embargo, este método es válido siempre y cuando el tamaño de las presas es uniforme (Pillay, 1952), lo que comúnmente no sucede.

Ante este inconveniente, Cushing (1978), hizo una revisión de las publicaciones de dieta de algunos clupeoideos a las que le aplicó factores de conversión de volúmenes individuales de elementos planctónicos a los valores numéricos contenidos en dichas publicaciones, llegando a desestimar por primera vez la hipótesis de que los pequeños clupeoideos pertenecen a una cadena alimentaria corta (pez-fitoplancton) que justificaba la gran abundancia de estos peces, principalmente en los sistemas de afloramiento (Ryther, 1969).

La aplicación de este método volumétrico ha sido registrada en la anchoveta de Sudáfrica *Engraulis encrasicolus* (King y Macleod, 1976) y la anchoita *Engraulis anchoita* en el extremo sur de Brasil (Schwingel y Castelló, 1994). En el caso de Sudáfrica se concluyó que la anchoveta tenía hábitos fitoplanctívoros y frente al Brasil se observó el predominio de la zooplanctivoría.

Asimismo, Cushing (1978), dejó entrever la posibilidad que estos pequeños clupeoideos podrían ingerir fitoplancton de manera accidental por medio de la filtración al alimentarse de pequeñas partículas zooplanctónicas. Puntualmente, este último autor, revisó los datos del trabajo de Rojas de Mendiola (1971) y los transformó a volumen y demostró que la anchoveta es incapaz de obtener su ración diaria filtrando únicamente el fitoplancton y que esta estrategia solo le permitiría reunir el 10% de la ración mínima necesaria para alimentarse, por lo que aconsejó reevaluar los resultados obtenidos en esta y en muchas otras especies planctívoras.

Efectivamente, los consejos de Cushing fueron corroborados y además se expuso que se habría sobreestimado la importancia del fitoplancton, principalmente frente a las costas de Sudáfrica (van der Lingen, 2002). La explicación de la sobreestimación mencionada se basó en cálculos hechos por van der Lingen

(2002), para quien la proporción diatomea:copépodo en volumen es de 2:1 y es equivalente a una proporción de carbono de 1:2,6, lo que en opinión de este autor comprueba que el zooplancton es la mayor fuente de Carbono en vez del fitoplancton. Asimismo, este autor también manifestó que, a pesos iguales, los copépodos tendrían aproximadamente 8 veces más nitrógeno que las diatomeas.

Posteriormente, se sugirió que la mejor manera de medir la importancia dietaria en las revisiones de contenido estomacal era el método gravimétrico (Hyslop, 1980). Sin embargo la aplicación de este método es difícil en el caso de los peces que se alimentan de plancton. En efecto, la estimación del peso de presas muy pequeñas y poco abundante necesita herramientas de alta precisión y las mediciones son influenciadas por el grado de hidratación o el efecto mecánico de la digestión (Berg, 1979). Son estas razones por las que este método no ha sido comúnmente aplicado en los análisis de contenido estomacal de las anchovetas a nivel mundial. Sin embargo, algunos autores emplearon tal metodología en la anchoveta *Engraulis encrasicolus* en el mar Negro y el mar de Azov (Sirotenko y Budnichenko, 1975; Mikhman y Tomanovich, 1977), en la anchoita *Engraulis anchoita* del mar argentino (Angelescu, 1982), en la anchoveta peruana *Engraulis ringens* (Konchina, 1991), en la anchoveta europea *Engraulis encrasicolus* (Plounevez y Champalbert, 1999, 2000) y en la anchoveta del norte *Engraulis mordax* en el norte del sistema de la corriente de California (Miller y Brodeur, 2007). Cabe señalar que Konchina (1991), basándose en los resultados obtenidos de aplicar el método gravimétrico, fue la primera en considerar que la anchoveta peruana se alimenta principalmente de zooplancton pero sus planteamientos fueron desatendidos debido a lo puntual del trabajo y al pequeño tamaño de muestra (n=65 peces) sobre el cual basó sus conclusiones. Aunque todos estos estudios concluyeron que la anchoveta es principalmente zooplanctívora, el uso del método gravimétrico no es frecuente.

Finalmente se propuso medir la importancia dietaria de las presas mediante la estimación del contenido energético de las presas, el cual es ecológicamente más relevante (Hyslop, 1980; Koslow, 1981; James, 1987; Konchina y Pavlov, 1995) para entender el flujo de energía o de masas desde los niveles tróficos inferiores a superiores. Es en este sentido, que se propuso el método de estimación del

contenido de carbono de las presas como el más efectivo para caracterizar la importancia de las presas (James, 1988). Este método ha sido exitosamente utilizada en los estudios de dieta de la anchoveta del norte *Engraulis mordax* frente a California (Koslow, 1981; Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello, 1993), *Engraulis encrasicolus* y *Sardinops sagax* en el sistema de afloramiento de la Corriente de Benguela (James, 1987; van der Lingen, 2002), *Sardina pilchardus* en el Atlántico noreste (Garrido *et al.*, 2008) y la anchoveta peruana *Engraulis ringens* (Espinoza y Bertrand, 2008) y la sardina *Sardinops sagax* (Espinoza *et al.*, 2009) en el SCH.

Con la aplicación de este método analítico se ha demostrado que en realidad, el zooplancton es el principal contribuyente en la nutrición de la anchoveta y otros clupeoideos (van der Lingen *et al.*, 2009) en oposición a la creencia generalizada que se alimentaban de fitoplancton y de ese modo se explicaba la alta producción de estos pequeños peces pelágicos en los principales ecosistemas de afloramiento en el mundo (Ryther, 1969) cuya conclusión se basaba en los resultados obtenidos de la aplicación del método numérico en los estudios de alimentación de los clupeoideos (James, 1987, 1988). La potencialidad de este método es que facilita de gran manera proporcionar información de mucha utilidad en la construcción de modelos ecotróficos multiespecíficos que tienen que ver con la cuantificación de los flujos de energía.

Asimismo, Espinoza y Bertrand (2008), demostraron que la anchoveta tiene una gran plasticidad trófica y que puede alimentarse de elementos de varios niveles tróficos con marcada preferencia por el macrozooplancton (Espinoza *et al.*, 2009) por lo que es muy importante destacar que cambios en su dieta pueden servir como indicadores de cambios en el ecosistema.

III. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

III.1. OBJETIVO GENERAL

Determinar la variabilidad ontogénica, espacial y temporal de la dieta de la anchoveta en el mar peruano.

III.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar la variación de la dieta en función de la talla.
- Determinar la variación de la dieta en función de la latitud.
- Determinar la variación de la dieta en función de la distancia a la costa y al borde del talud continental.
- Determinar la variación de la dieta según intervalos horarios.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

IV.1. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio abarca el litoral peruano entre los 03°30' y 18°S que corresponde al norte del SCH desde la costa hasta más allá de las 100 millas náuticas de distancia de la costa (Figura 1). Esta área se caracteriza por la influencia de la Corriente Costera Peruana (CCP) la cual es superficial y fluye hacia el Ecuador, mientras que a nivel del borde la plataforma continental la Sub-Corriente Peruana-Chilena (SCPC) fluye hacia el polo sur, además hay otra masa de agua denominada la Contra Corriente Peruana-Chilena (CCPC) que fluye directamente hacia el sur y se desvía al Oeste en los 15°S (Penven *et al.*, 2005). Normalmente, las aguas afloradas ricas en nutrientes se originan de la SCPC (Echevin *et al.*, 2004) y dan sustento a uno de los ecosistemas más productivos del mundo en peces donde se produce la mayor captura de una sola especie como es la anchoveta peruana (Chávez *et al.*, 2008).

IV.2. NÚMERO DE MUESTRAS Y MÉTODO DE COLECTA

Material biológico

El material biológico utilizado en este trabajo está compuesto por 13 430 estómagos de anchoveta muestreados entre verano de 1996 y primavera de 2003 a bordo de los buques de investigación científica del IMARPE durante 22 cruceros de evaluación hidroacústica (Tabla 1).

Método de colecta

Los estómagos fueron colectados al azar en cada lance de pesca de comprobación realizados durante cada uno de los 22 cruceros de investigación ya mencionados. Se colectaron entre 10 a 50 estómagos por lance, cubriendo en lo posible el rango de tallas obtenido en la captura, e inmediatamente fueron fijadas en formol diluido al 5% en agua dulce, registrándose los datos de procedencia y almacenándose para su posterior análisis en el laboratorio de ecología trófica del IMARPE.

IV.3. MÉTODOS DE ANÁLISIS DE CONTENIDO ESTOMACAL

Método de procesamiento de muestras

Una vez en el laboratorio, cada uno de los contenidos estomacales fue extraído y pesado. La precisión de la medición del peso era de 0,01 g entre verano de 1996 y verano de 2001, y de 0,001 g de ahí en adelante.

Los estómagos fueron agrupados por intervalos de talla de 2 cm de longitud y filtrados a través de una malla de 125 μm . El material filtrado fue diluido a 100 mL y se obtuvo una submuestra de 0,1 mL para el conteo de elementos fitoplanctónicos. El material retenido en el tamiz fue diluido a 100 mL y se obtuvo una submuestra de 10 mL para el conteo de elementos zooplanctónicos, excepto en el caso de los huevos de anchoveta, para cuyo caso se realizó el conteo de toda la muestra. Los conteos realizados, exceptuando el de los huevos de anchoveta, fueron extrapolados a los 100 mL de dilución.

Para el reconocimiento de las diferentes taxa-presa de la anchoveta, se emplearon referencias especializadas en el caso del fitoplancton (Cupp, 1943; Schiller, 1971 a, b, c; Jiménez, 1976; Ochoa y Gómez, 1997) y zooplancton (Vidal 1968, Trègouboff y Rose 1957).

Cálculos del volumen y tamaño de las presas

Para determinar el volumen y tamaño de las presas, ante la escasez de mediciones de biovolumen de elementos fitoplanctónicos se empleó información de este tipo existente en otros ecosistemas, los cuales describen la forma geométrica y proporcionan ecuaciones de conversión a volumen (μm^3) (Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello, 1993; Hillebrand *et al.*, 1999; Menden-Deuer y Lessard, 2000; Snoeijs *et al.*, 2002) (Tabla 2).

En el caso de los elemento zooplanctónicos, solo se disponían de algunas mediciones de la longitud (mm) por lo que se emplearon las que están

disponibles y las publicadas en Santander *et al.* (1981) y Tudela y Palomera (1997) (Tabla 3).

Cálculo del contenido de carbono de las presas

Para calcular el contenido de carbono de las presas se aplicó la metodología de conversión del conteo de elementos planctónicos a contenido de carbono según la Tabla 4.

Agrupamiento de las presas

Las presas fueron agrupadas en las siguientes categorías con la finalidad de facilitar el análisis de la dieta:

Taxonómicas: (i) diatomeas; (ii) dinoflagelados, (iii) otros fitoplancteres, (iv) copépodos calanoideos, (v) copépodos misceláneos, (vi) otros copépodos, (vii) eufausidos, (viii) otros zooplancteres, (ix) huevos de peces.

Tamaño de presa (los puntos medios de cada clase están indicados entre parentesis): (i) $0 < x < 0,5$ mm (0,25), (ii) $0,5 \text{ mm} \leq x < 1,0$ mm (0,75), (iii) $1,0 \text{ mm} \leq x < 2,0$ mm (1,5), (iv) $2,0 \text{ mm} \leq x < 4,0$ mm (3), (v) $4,0 \text{ mm} \leq x < 8,0$ mm (6), (vi) $8,0 \text{ mm} \leq x \leq 12,0$ mm (10).

Agrupamiento según otras variables

La información de la contribución de las presas según categorías taxonómicas fue reagrupada con fines prácticos, para determinar si hay diferencias en la dieta, de acuerdo a las siguientes variables:

Intervalos de talla de la anchoveta: la información analizada según intervalos de talla de 2 cm de amplitud fueron señaladas indicando entre paréntesis el punto medio de dichos intervalos: [4-6>] (5), [6-8>] (7), [8-10>] (9), [10-12>] (11), [12-14>] (13), [14-16>] (15), [16-18>] (17), [18-20>] (19).

Grados de latitud: la información fue agrupada por cada grado de latitud (03°30 (<4), 04°, 05°, 06°, 07°, 08°, 09°, 10°, 11°, 12°, 13°, 14°, 15°, 16°, 17° y 18°S).

Distancia a la costa: Las distancias a la costa de cada muestra fueron transformadas de millas náuticas (m.n.) a kilómetros (km) y reagrupadas (el punto medio de dicho intervalo está indicado entre paréntesis): (i) litoral costero – 40 km de distancia de la costa (20); (ii) 40-80 km de distancia de la costa (60); (iii) 80-120 km (100); (iv) 120-160 km (140); (v) 160-200 km (180); (vi) más allá de los 200 km (>200).

Distancia al borde del talud continental: (i) entre el borde del talud continental y el litoral costero = costero; (ii) por fuera del borde talud continental = oceánico.

Intervalos horarios: (i) $07:00 \leq \text{día} < 17:00$ horas; (ii) $17:00 \leq \text{ocaso} < 19:00$ horas; (iii) $19:00 \leq \text{noche} < 05:00$ horas; (iv) $05:00 \leq \text{alba} < 07:00$ horas.

IV.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

La información obtenida en términos de contenido de carbono de las presas de la anchoveta fue analizada por métodos estadísticos uni y multivariados.

Análisis de varianza univariada

El análisis de varianza (ANOVA) sirve para comprobar si existen diferencias estadísticamente significativas (Zar, 1999), mediante la prueba Wilk's Lambda, y el estadístico de Fisher. Las variables respuesta analizadas fueron las contribuciones de las presas (diatomeas, dinoflagelados, otros fitoplancteres, copépodos calanoideos, copépodos misceláneos, otros copépodos, eufausidos, otros zooplancteres y huevos de peces) en μg de carbono, considerando como factores a: la talla, la latitud, la distancia de la costa, la ubicación al interior y exterior respecto del borde del talud continental, y los periodos del día. Los valores de probabilidad fueron considerados significativos cuando fueron menores de

0,05. Cuando los ANOVAS fueron significativos, se completaron con análisis post-hoc LSD (Least Square Difference) con la finalidad de determinar las diferencias significativas entre todas los pares de factores (que fueron analizado en su conjunto en el ANOVA).

Los ANOVA fueron realizados con el software STATISTICA 7,0 (StatSoft Inc., 2004).

Análisis multivariado

Los métodos de análisis multivariados generalmente se utilizan para resumir los datos de una matriz grande de datos, tratando de minimizar las distorsiones de la distribución espacial de dicha información (Jackson *et al.*, 1992). Estos métodos son muy útiles para detectar patrones en los hábitos alimentarios (Crow, 1979) pero en algunos casos pueden ser extremadamente difíciles de utilizar (Crow, 1982).

Debido a la naturaleza de la matriz de datos que contiene variables numéricas y nominales, se ha optado por realizar primero el análisis factorial de los datos y luego el análisis de clasificación (Lebart *et al.*, 1995).

El orden de las técnicas elegidas tiene la finalidad de realizar una tipología de los datos y luego observar gráficamente y estadísticamente las características de las clases construidas, siguiendo lo recomendado por Lebart *et al.* (1995):

- **Análisis factorial:** este tipo de análisis posibilita elegir entre las variables activas e ilustrativas. Las primeras son las que se emplean en el cálculo de diagonalización de la matriz. Las ilustrativas, que pueden ser cualitativas y/o cuantitativas, se proyectan posteriormente en el espacio factorial. Se emplearon el análisis de correspondencia (AC) y el análisis de componente principal (ACP). Ambas maximizan las diferencias entre individuos y/o parámetros (Gimaret-Carpentier *et al.*, 1998) y son técnicas de análisis indirecto de gradientes no constreñidos (ter Braak y Prentice, 1988).

- **Análisis de clasificación:** se aplica sobre las coordenadas factoriales, permitiendo obtener clases con características semejantes (homogéneas y separadas una de otra) así como observar las variables asociadas.

El AC tiene sus ventajas sobre los procedimientos convencionales de análisis de datos dietarios porque: (1) agrupa ítems presa basado en ocurrencias comunes (Graham y Vrijenhoek, 1988); (2) identifica las dimensiones que explican la proporción mas alta de variación, incluyendo factores activos y nominales (García-Berthou, 1999); (3) proporciona resultados más robustos comparados con otras técnicas de ordenación (Kenkel y Orlóci, 1986).

El ACP es un método que genera nuevas variables que pueden expresar la información original y que puede reducir la dimensionalidad de los datos así como eliminar, cuando sea posible, algunas variables originales si ellas aportan poca información (Manly, 1986). Si las variables originales están altamente correlacionadas (positiva o negativamente) entonces se puede representar el total de variables por dos o tres componentes principales (Manly, 1986). En muchas publicaciones en biología pesquera, se ha empleado este método para caracterizar datos ambientales principalmente (Paukert y Wittig, 2002).

El análisis de clasificación se basó en un algoritmo mixto los cuales son combinados de la siguiente manera (Lebart *et al.*, 1995), con la finalidad de ver si las variables ilustrativas son significantes:

- Clasificación ascendente jerárquica con el criterio de la varianza de Ward: mediante la cual se obtiene un árbol de clasificación o dendrograma en donde los elementos terminales representan las n clases de la partición inicial o los individuos directamente. Procede calculando la distancia entre clases uniendo en cada paso de la aglomeración las dos clases que incrementan menos la inercia intraclases.

- Corte del árbol de clasificación: se realizan reasignaciones o cortes del árbol que permiten obtener distintas particiones.
- Consolidación de la clasificación: las particiones del paso anterior son analizadas mediante el algoritmo de K-medias con la finalidad de minimizar la inercia intraclases. Esto se logra empleando la distancia euclidiana entre los individuos y los centros móviles utilizados para la agregación. En cada paso se actualizan los centros móviles calculando los centros de gravedad de la partición obtenida en el paso anterior.
- Caracterización de las clases: se logra mediante los *valores test* que miden la desviación entre los valores relativos a cada partición y los valores globales. Estos valores relativos y los globales corresponden a los de las variables continuas y/o las nominales más características de cada partición. Los *valores test*, son descriptores y son calculados siguiendo el procedimiento de pruebas de hipótesis, pero sin la finalidad de hacer inferencias. Estos *valores test* de cada clase permite distinguir las variables continuas que la caracterizan positivamente (la media de la clase es mayor que la media global) o negativamente (la media de la clase es inferior que la media global). En el caso de las variables nominales, cuando la proporción de las categorías dentro de cada partición es mayor que la global, el *valor test* es positivo y cuando es menor que la global es negativo. El *valor test* es significativo cuando es superior a $|2|$.

En primer lugar, los datos fueron transformados a la forma $\log(x+1)$ con la finalidad de homogenizar la varianza (Legendre y Legendre, 1998). Al emplear el AC, las variables activas fueron el logaritmo de la contribución de las diferentes presas de la anchoveta en términos de μg de carbono y las variables ilustrativas nominales fueron el punto medio de los intervalos de talla, el año de realización de los cruceros y el período del día, mientras que las variables ilustrativas continuas fueron la latitud, la longitud, la distancia a la costa y la distancia al borde del talud continental. En cambio, al aplicar el ACP, las variables activas fueron la latitud, la distancia al borde del talud continental y el logaritmo de la contribución de las presas

clasificadas por tamaños en μg de carbono; las variables ilustrativas nominales fueron el punto medio de los intervalos de talla, el año de realización de los cruceros y el período del día, mientras que las variables ilustrativas continuas fueron el logaritmo de la contribución de las diferentes presas de la anchoveta en μg de carbono.

Para el análisis de clasificación se emplearon las coordenadas de los cuatro primeros ejes factoriales (tanto del AC como ACP) pues se consideró que contienen información relevante de la matriz de dieta de la anchoveta.

Los análisis multivariados se realizaron mediante el software SPAD v4.5 (Lebart *et al.*, 2000).

V. RESULTADOS

V.1. Variación ontogénica de la dieta de la anchoveta

El análisis de la dieta de la anchoveta por clase de talla (Figura 2) mostró que en todo el rango de talla estudiado (4,0-19,5 cm), la anchoveta se alimentó principalmente de zooplancton (>95% del carbono ingerido en todos los casos), en particular de eufausidos y copépodos calanoideos. Sin embargo la dieta de la anchoveta cambio significativamente con su talla (ANOVA, $p < 0,01$; Tabla 5).

El cambio ontogénico más notable fue el incremento regular de la contribución de los eufausidos acompañado por una disminución proporcional de los copépodos a lo largo del espectro de talla. La contribución de los eufausidos creció del 23,3% en la dieta de los individuos más pequeños (4-6 cm) hasta el 84,9% en los individuos más grandes (18-20 cm). Asimismo, la contribución de los copépodos disminuyó del 68% en los individuos mas pequeños al 11,5% en los mas grandes. La contribución de los otros zooplancteres también disminuyó desde el 8,7% en los individuos mas pequeños hasta el 1,6% en los mas grandes. Los copépodos misceláneos (harpacticoideos, ciclopoideos y poecilostomatoideos) disminuyeron de 1,9% a 0,5%, siguiendo la misma tendencia. La contribución de los dinoflagelados, otros fitoplancteres, otros copépodos y huevos de peces, siempre fue $< 0,6\%$. En el caso de las diatomeas, la contribución a la dieta se incrementó del 0,1% en los individuos mas pequeños hasta el 4,4% en los individuos del intervalo [10-12> cm, disminuyendo de ahí en adelante hasta valores $< 1,0\%$.

Los análisis post-hoc LSD, ha permitido identificar a los eufausidos como la variable que ha influenciado fuertemente sobre los resultados de la aplicación de ANOVA. La contribución de esta presa ha variado significativamente en la dieta de la anchoveta en todos los rangos de talla analizados (Anexo 1c). Mientras que en el caso de las diatomeas y

copépodos calanoideos no se ha observado tal significancia (Anexo 1a y 1b, respectivamente).

V.2. Variación espacial de la dieta

Variación de la dieta en relación a la latitud

El análisis de la dieta en relación a la latitud (Figura 3), ha mostrado que de norte a sur, la anchoveta se alimenta principalmente de zooplancton (>95%, en todos los casos), principalmente de eufausidos y copépodos calanoideos. Sin embargo, la dieta de la anchoveta cambio significativamente con la latitud (ANOVA, $p < 0,01$, Tabla 5).

Aunque los eufausidos han sido muy importantes cualquier sea la latitud, es interesante notar que los valores más bajos fueron observados en los grados 07°S y 15°S, correspondientes a las áreas de afloramiento de Chicama y San Juan, respectivamente. Sin embargo, estas diferencias no aparecen como significativas en los análisis post-hoc LSD (Anexo 2c).

En estas dos zonas de surgencia, las presas mas importantes fueron los copépodos calanoideos, llegando a representar el 52,3% en Chicama y el 47,5% en San Juan. Esta presa, ha mostrado variaciones en la contribución a la dieta de la anchoveta sin seguir un patrón o tendencia de norte a sur. Efectivamente, según los análisis post-hoc LSD, no se ha observado una variabilidad significativa en casi toda el área de estudio, excepto en los 07°S, donde se han observado cambios significativos respecto de los demás grados de latitud (Anexo 2b).

Las mas altas contribuciones del ítem presa otros zooplancteres han sido del orden del 7,1% en la zona de influencia de Chicama (07°S) y de 8,6% en el grado 16°S, que corresponde al sur de San Juan. En las otras áreas, la contribución fue menor de 6%.

La contribución de los copépodos misceláneos en toda el área ha fluctuado entre 0,2% y 2,1%. La contribución de los huevos de peces ha estado

comprendida entre los 0,05% y 1,1%. Mientras que la contribución de los ítems otros copépodos, dinoflagelados y otros fitoplancteres siempre fue <0,3%.

En el caso de la diatomeas, se obtuvieron valores entre el 1,6% y 4,4%, desde el grado 04°S hasta el 06°S, y de 1,4% en el grado 12°S. La contribución mas baja correspondió al 0,04% y se obtuvo en la zona limítrofe norte. Mientras que las contribuciones en las otras áreas fueron <1,0%. De acuerdo al análisis post-hoc LSD, el único lugar que ha diferido significativamente del resto de grados de latitud ha sido la contribución en los 06°S (Anexo 2a).

Variación de la dieta en relación a la distancia de la costa

El análisis de la dieta en relación a la distancia de la costa (Figura 4) ha mostrado que la anchoveta se alimentó principalmente de zooplancton (>90% en todos los casos), resaltando los eufausidos y copépodos calanoideos. Sin embargo, la dieta de la anchoveta ha variado significativamente entre la parte cercana a la costa y la zonas mas alejadas (ANOVA, $p < 0,01$, Tabla 5).

La contribución de los eufausidos en la dieta de la anchoveta se incrementó significativamente desde la costa hacia el océano. Dicha contribución dentro de los primeros 40 km de distancia de la costa fue del 49%. Mientras que por fuera de los 40 km de distancia de la costa, los valores siempre fueron >63%. Sin embargo, mediante la prueba post-hoc LSD, se ha comprobado que los valores comprendidos entre 40-120 km y mas allá de los 200 km de distancia de la costa, han variado significativamente (Anexo 3c).

La contribución de los copépodos calanoideos siguió la tendencia opuesta a los eufausidos. La mayor contribución fue obtenida dentro de los primeros 40 km de distancia de la costa y correspondió al 42%. También se obtuvo otra fracción importante de copépodos entre los 120 y 160 km de distancia de la costa, equivalente al 32% de la dieta. En las otras zonas, las

contribuciones fueron <20%. En todos los casos, las diferencias no fueron estadísticamente significativas (Anexo 3b).

La contribución de los otros zooplancteres disminuyó significativamente desde la costa hacia el océano. El mayor valor correspondió al 5,3% y fue obtenida dentro de los primeros 40 km de distancia de la costa, mientras que el valor más bajo correspondiente al 0,1% fue obtenido por fuera de los 200 km de distancia de la costa.

Los ítems diatomeas, copépodos misceláneos, otros copépodos, huevos de pez, dinoflagelados y otros fitoplancteres siempre contribuyeron con valores <1,2%. Las diatomeas no mostraron cambios significativos en toda el área de estudio (Anexo 3a).

Variación de la dieta en relación a la distancia al borde del talud continental

El análisis de la dieta en relación a la distancia al borde del talud continental (Figura 5) ha mostrado que la anchoveta se alimentó principalmente de zooplancton pero con diferencias significativas (ANOVA, $p < 0,01$, Tabla 5) en las contribuciones de los eufausidos y copépodos calanoideos.

La anchoveta se alimentó de una menor cantidad de eufausidos (55,6%) en la zona costera respecto de la zona oceánica (75,3%), estas diferencias fueron estadísticamente significativas (Anexo 4c). La contribución de los copépodos calanoideos siguió la tendencia opuesta, 36,9% en la zona costera y 20,1% en la zona oceánica pero las diferencias no fueron estadísticamente significativas (Anexo 4b).

Los otros zooplancteres contribuyeron con el 4,5% al interior del borde del talud continental y 2,6% hacia el exterior. Los otros ítems presa tales como diatomeas, dinoflagelados, otros fitoplancteres, copépodos misceláneos, otros copépodos y huevos de pez, mostraron contribuciones <1,0%. La

diferencia en la contribución de las diatomeas entre las zonas costera y oceánica no fue estadísticamente significativa (Anexo 4a).

V.3. Variación de la dieta en relación al período del día

El análisis de la dieta en relación al periodo del día (Figura 6) ha mostrado que la dieta cambio significativamente según los periodos del día (ANOVA, $p < 0,01$, Tabla 5). Durante la noche, la dieta estuvo dominada por los eufausidos (80,2%) seguida de copépodos calanoideos (15,7%). Durante el alba, los eufausidos contribuyeron con el 48,8% y los calanoideos con el 35,3%. Durante el día, la contribución de ambas presas se incrementó al 52,7% en el caso de los eufausidos y al 40,9% en el caso de los calanoideos. Durante el ocaso, se incrementó la contribución de los calanoideos al 46,5% y el de los eufausidos disminuyó al 39,8%. La contribución de los copépodos calanoideos y de los eufausidos ha variado significativamente entre la noche y el día (Anexo 5b,c). Además, la contribución de los eufausidos mostró diferencias estadísticamente significativas en la noche respecto de los otros periodos del ciclo nictemeral (Anexo 5c).

La contribución del ítem otros zooplancteres fue mas alta durante el alba y el ocaso (9,9% y 9,4%, respectivamente). Mientras que durante la noche representó el 2,0% y durante el día 3,9%.

Algo relativamente similar sucedió con las diatomeas, las cuales representaron el 1,5% y 2,4% en horas del alba y el ocaso, respectivamente. Mientras que durante las horas de la noche y del día representaron el 0,9% y 0,6%, respectivamente. Las diferencias entre el alba y el ocaso fueron estadísticamente significativas, así como la contribución durante el ocaso en relación con la noche y el día (Anexo 5a).

La contribución de los copépodos misceláneos fue 2,8% durante el alba, disminuyendo durante el día y el ocaso (1,0% y 1,2%, respectivamente). La contribución mas baja fue observada en horas de la noche (0,5%).

Los huevos de peces mostraron la mayor contribución durante el alba (1,3%), manteniéndose constante en horas de la noche y el día (0,5%) y disminuyendo notoriamente en horas del ocaso (0,1%).

En el caso de los otros ítems presa tales como dinoflagelados, otros fitoplancteres y otros copépodos, las contribuciones siempre fueron <0,3%.

V.4. Análisis multivariado de la dieta de la anchoveta

El análisis multivariado de la dieta de la anchoveta se realizó con la matriz de datos reagrupada en función de las categorías de presas ya mencionadas, aplicándose el análisis factorial de correspondencia (Figura 7). El primer plano factorial explicó el 55,6% de la inercia total (38,9% y 16,7% por el primer y segundo eje, respectivamente). El ítem euphausiacea y los otros componentes del zooplancton (copépodos calanoideos, copépodos misceláneos, otros copépodos, otros zooplancteres y huevos de peces) tuvieron los mas altos valores negativo y positivo a lo largo del primer eje, respectivamente. En el segundo eje, las células fitoplanctónicas (diatomeas, dinoflagelados y otros fitoplancteres) tuvieron los valores positivos mas altos, mientras que el ítem presa otros zooplancteres tuvo el valor negativo mas alto.

Seguidamente se aplicó el análisis de clasificación jerárquica con los cuatro primeros ejes que permitió identificar las mejores agrupaciones con el respectivo grado de significancia estadística: (i) 2 clases; (ii) 6 clases. Estas dos agrupaciones aseguraron la mayor separación entre clases (máxima inercia interclases) y la homogeneidad de los grupos constituidos (mínima inercia intraclases).

La primera reasignación recomendada por el análisis de clasificación es de 2 clases (Figura 7). La clase 1 (en color verde limón), se caracterizó por la mayor contribución de los ítem presa copépodos calanoideos ($V\text{-test}=36,8$) y copépodos misceláneos ($V\text{-test}=26,6$), asociados con la latitud ($V\text{-$

test=16,8). La clase 2 (en color fucsia), se caracterizó por la mayor contribución del ítem euphausiacea (*V-test*=71,8), en este caso la variable ambiental mayormente asociada fue la distancia al borde del talud continental (*V-test*=20,4).

La segunda reasignación después del análisis de clasificación resultó en seis clases (Figura 8). La clase 1 (en color verde limón) se caracterizó por la mayor contribución del ítem presa otros zooplancteres (*V-test*=39,0) y las variables asociadas fueron la longitud en 'positivo' (*V-test*=3,4) y la distancia de la costa en 'negativo' (*V-test*=-4,2); la clase 2 (en color rojo) por la mayor contribución de los huevos de peces (*V-test*=40,0) y las variables ambientales asociadas fueron la latitud (*V-test*=23,5) y la distancia al borde del talud continental en 'negativo' (*V-test*=-22,0); la clase 3 (color amarillo) por las diatomeas (*V-test*=18,6), otros fitoplancteres (*V-test*=16,8) y los dinoflagelados (*V-test*=15,8) asociadas a la variable ambiental distancia al borde del talud continental en negativo (*V-test*=-9,1); la clase 4 (color celeste) por el ítem euphausiacea (*V-test*=18,3) asociada a la distancia al borde del talud continental (*V-test*=6,4); la clase 5 (color plomo) por los copépodos calanoideos (*V-test*=25,2), copépodos misceláneos (*V-test*=20,4) y otros copépodos (*V-test*=14,1) y se asociaron con la distancia de la costa (*V-test*=4,2) y la latitud (*V-test*=5,2); la clase 6 (color azul) por el ítem euphausiacea (*V-test*=69,3) asociado a las variables distancia al borde del talud continental (*V-test*=19,8) y la latitud (*V-test*=-14,3).

Al aplicar el ACP, se obtuvo que el primero plano factorial explicó el 56,5% de la inercia total (40,2% y 16,3% por el primer y segundo eje, respectivamente). Luego se aplicó el análisis de clasificación y la reasignación resultante fue de 3 clases (Figura 9). La clase 1 (verde limón) caracterizada por las variables de las horas del día (*V-test*=4,6) y el ocaso (*V-test*=4,4) relacionadas mayormente con los copépodos calanoideos (*V-test*=34,5), copépodos misceláneos (*V-test*=28,4), otros copépodos (*V-test*=22,4) y las tallas de las presas entre 0,5 y 8 mm (*V-test*=29,0-33,9); la clase 2 (color rojo) estuvo caracterizada por la variable tamaño de la anchoveta menores de 12 cm (*V-test*=2,6-4,5) y la latitud (*V-test*=5,5),

asociada con las diatomeas ($V\text{-test}=4,9$), otros fitoplancteres ($V\text{-test}=2,6$) y por presas $<0,5$ mm ($V\text{-test}=4,6$); la clase 3 (color azul) se caracterizó por las horas de la noche ($V\text{-test}=5,9$) y los individuos mas grandes ($V\text{-test}=3,3$), asociado con euphausiacea ($V\text{-test}=29,7$), tamaño de las presas mayores de 8 mm ($V\text{-test}=28,7$) y la distancia al borde del talud continental ($V\text{-test}=13,1$).

VI. DISCUSION

VI.1. Variación ontogénica de la dieta de la anchoveta

En este trabajo se analiza por primera vez, la variabilidad de la dieta en términos de carbono de las presas de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) en función de la talla. Se demostró contundentemente que la anchoveta es zooplanctófaga desde cuando es juvenil hasta su vida adulta. Así, la dieta de los individuos entre 4 y 19,5 cm, ha estado constituida principalmente por zooplancton, destacando los grupos taxonómicos eufausidos y copépodos calanoideos. Sin embargo, hay un claro cambio ontogénico en la proporción de estos dos ítems. La contribución de los eufausidos se incrementa del 23,3% en los individuos mas pequeños hasta representar mas del 80% en la dieta de los individuos mas grandes. Mientras que la proporción de los copépodos calanoideos disminuye progresivamente en la dieta desde los individuos mas pequeños hacia los mas grandes, lo que sería un claro indicio que conforme la anchoveta crece es capaz de desarrollar la habilidad de ingerir progresivamente presas de mayor tamaño (Lundvall *et al.*, 1999).

Se sabe que las tallas estimada de los copépodos calanoideos ingeridos por la anchoveta han fluctuado entre 0,65 y 4,0 mm, mientras que el tamaño promedio de los eufausidos fue estimado en 12 mm (Espinoza y Bertrand, 2008). Estos cambios en los tamaños de las presas implica que esta especie probablemente despliega dos estrategias de alimentación tales como la filtración sobre los copépodos muy pequeños y el mordisqueo sobre las presas mas grandes, tal como ha sido demostrada para *Engraulis mordax* (Leong y O'Connell, 1969; O'Connell, 1972) y *Engraulis encrasicolus* frente a Sudáfrica (James y Findlay, 1989), en el noroeste del Mar Mediterráneo (Tudela y Palomera, 1997; Plounevez y Champalbert, 2000) y en el Golfo de Vizcaya (Plounevez y Champalbert, 1999).

Además, se ha planteado que una mayor densidad de presas grandes activa el mecanismo de alimentación de partículas y una mayor densidad de presas diminutas promueve la filtración (Leong y O'Connell, 1969; O'Connell, 1972). Posteriormente, se demostró en la anchoveta de Sudáfrica *Engraulis encrasicolus*, que cuando predominan presas mayores de 700 μm , su estrategia

de alimentación cambia de filtración a mordisqueo (James y Findlay, 1989) y obtiene una mayor tasa de crecimiento cuando se alimenta de macrozooplancton y una tasa menor cuando filtra alimento (James *et al.*, 1989). Sin embargo, el tamaño umbral de la presa para que la anchoveta de California *Engraulis mordax* cambie de estrategia de alimentación fue estimado en 1,5 mm (Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello, 1993).

Los resultados del presente estudio contradicen gran parte de lo que se publicó sobre los hábitos ontogénicos de la anchoveta en el mar peruano. Rojas de Mendiola *et al.* (1969), quienes aplicaron el método numérico en sus estudios, establecieron que la anchoveta menor de 10 cm se alimenta principalmente de zooplancton y la de mayor tamaño se alimenta mayormente de fitoplancton. En el presente estudio, se ha observado que la contribución del fitoplancton al carbono dietario de los juveniles es escaso o mínimo (<0.2%) en comparación con los individuos mas grandes (0,6-4,4%) y aun así, estos cambios no han sido estadísticamente significativos según consta en el Anexo 1a. En términos generales, los resultados del presente trabajo concuerdan con lo demostrado para la anchoveta *Engraulis encrasicolus* de las costas de Sudáfrica y la anchoveta del norte *Engraulis mordax* frente a Ensenada, Baja California, México (James y Chiappa-Carrara, 1990). En ambas especies, la dieta de los juveniles también incluye copépodos ciclopoideos; con la excepción que frente a Ensenada en Baja California, ejercen mayormente el canibalismo a nivel de huevos. Asimismo, también se han observado cambios dietarios ontogénicos en la anchoita *Engraulis anchoita* del mar argentino (Viñas y Ramírez, 1996; Ciechomski, 1967; Angelescu, 1982), aunque mediante la aplicación del método volumétrico, llegándose a determinar que esta especie es zooplanctívora exclusiva, y que cuando incrementan en tamaño se alimentan de presas mas grandes.

Se conoce que muchas especies de peces manifiestan cambios ontogénicos en el espectro trófico, expresándose como cambios en la estrategia de alimentación acompañado del incremento del tamaño de las presas, cambios en la densidad relativa de las presas de diferentes tamaños y la capacidad del predador para cambiar de modo de alimentación (Crowder, 1985). Esta capacidad a adaptarse a distintas condiciones fue definida como flexibilidad dietaria por James y Findlay

(1989). Asimismo, todos estos cambios se pueden explicar en el marco de la teoría del forrajeo como una manera de optimizar la ingesta de presas que proporcionan mayor energía y que a la vez puedan ser digeribles y evitar la competencia intra e interespecífica (Griffiths, 1975; Pyke, 1984; Werner y Gilliam, 1984). Es decir, la anchoveta despliega plasticidad trófica ontogénica, que se suma a lo que ya se había demostrado para esta especie como respuesta de su capacidad para adaptarse a la variabilidad de la dinámica del mar peruano (Espinoza y Bertrand, 2008).

VI.2. Variación espacial de la dieta

Algunos trabajos anteriores indicaron que la dieta de la anchoveta presenta variaciones espaciales: (i) la anchoveta es zooplanctívora en la zona sur y fitoplanctívora en la zona norte (Rojas de Mendiola, 1971; Pauly *et al.*, 1989a), (ii) la fracción zooplanctónica se incrementa hacia la zona oceánica (Pauly *et al.*, 1989a). Estos estudios se apoyaron en resultados que mostraron que la anchoveta en la zona norte tiene 87 branquiespinas y sería mayormente filtradora, mientras que en la zona sur tiene 83 branquiespinas y sería mayormente zooplanctófaga (Tsukayama, 1965). Sin embargo, al parecer, las diferencias en el número de branquiespinas no son tan grandes como para fundamentar que la anchoveta despliegue diferente estrategia de alimentación en la zona norte respecto del sur. Además, Rojas de Mendiola (1971), mencionó que la anchoveta en el norte tiene el intestino más largo que la anchoveta del sur y al relacionar dichas mediciones con la longitud estándar, encontró que en promedio la razón entre 'longitud del intestino:longitud estándar' es 1,75:1 en el norte y 0,95:1 en el sur, aunque algunas mediciones de este tipo frente a San Juan, Mollendo e Ilo llegaban a la proporción 1,32: 1, lo que indicaría semejanzas en la dieta respecto del norte. Sin embargo, en opinión de estas mismas autoras, los resultados se deben considerar preliminares pero dignos de tomarse en cuenta.

El presente trabajo revisa las hipótesis acerca de la variación espacial de la dieta de la anchoveta, pero esta vez con resultados obtenidos de la aplicación de la estimación del contenido de carbono de las presas. El predominio manifiesto de la

fracción zooplanctónica en la dieta de la anchoveta tanto en el norte como en el sur no permite sustentar un patrón Norte-Sur ni respecto de la distancia de la costa tal como lo establecieron Rojas de Mendiola (1971) y Pauly *et al.* (1989).

Una de las evidencias destacables en el presente estudio es el notorio incremento de la ingesta de copépodos calanoideos en las zonas de afloramiento de Chicama (07°S) y San Juan (15°S), 52.3% y 47.5%, respectivamente. Como se sabe, la zona de afloramiento permanente y de mayor intensidad frente a la costa peruana es la de Bahía Independencia-San Juan en donde se registran las temperaturas mas bajas durante todo el año (Morón, 2000). En estas zonas de afloramiento hay una fuerte surgencia de aguas ricas en nutrientes que favorecen la producción planctónica. Es en la parte costera de estas zonas de afloramiento, en la que prospera el zooplancton de tamaño pequeño, tales como los copépodos que no realiza grandes migraciones verticales (Keister *et al.*, 2009). Mientras que por fuera del área de influencia de la zona de surgencia predomina el zooplancton de mayor tamaño, el cual es capaz de realizar fuertes migraciones verticales, tales como los eufausidos (Huntley *et al.*, 1995, Keister *et al.*, 2009; Ballón, 2010).

En cuanto al fitoplancton, según los resultados de la Figura 3, la mayor contribución al carbono dietario ha fluctuado entre 1,6% y 4,4% entre los grados 04°-06°S, de ahí hacia el sur, la contribución fue menor de 0,6%. Estos valores son muy bajos y contradicen lo establecido acerca de que la anchoveta despliega una fuerte actividad alimentaria en zonas donde predomina el fitoplancton y que estas zonas estarían ligadas fuertemente con el desove, especialmente frente al norte del Perú (Rojas de Mendiola, 1966, 1978; Rojas de Mendiola y Ochoa, 1980). Aun mas, Hendrikson *et al.* (1982), mencionaron que la anchoveta tiene mayor “preferencia” por las aguas con predominio de diatomeas durante el período de desove, y eran partidarios del concepto de fitoplanctivoría por parte de esta especie, aunque dejaron entrever la posibilidad de un cambio a la zooplanctivoría. También, esta preferencia la fundamentaron en que la mejor área de supervivencia de las larvas de anchoveta es la zona norte-centro (Walsh *et al.*, 1980), pues como se sabe, luego del afloramiento predominan las diatomeas y siguiendo el ciclo de sucesión, son los dinoflagelados los que predominan y estos

son los componentes de dieta mas importantes para la primera alimentación de las larvas de anchoveta (Rojas de Mendiola, 1974).

La dieta de la anchoveta en función de la distancia de la costa (Fig. 4), no ha seguido una tendencia definida, sino que ha mostrado variabilidad. Sin embargo, los resultados obtenidos en función de la distancia al borde de la plataforma continental (Fig. 5), demuestran una contribución significativamente mayor de los copépodos calanoideos en la zona costera, reduciéndose aproximadamente a la mitad respecto de la zona oceánica; mientras que en la zona costera, la contribución de los eufausidos fue aproximadamente menor en una tercera parte de lo observado en la zona oceánica. Mientras que en el caso de las diatomeas, de acuerdo a los análisis post-hoc no se detectaron diferencias estadísticamente significativas.

En un estudio realizado durante el periodo de desove de la anchoveta en el año 1969 (Rojas de Mendiola y Ochoa, 1973), se hizo mención de algunas diferencias en la dieta según ellas estaban dentro o fuera del área de influencia del borde de la plataforma continental, entre las que sobresalen: (i) el 74% de estómagos de anchoveta capturada cerca de la costa estuvieron vacíos y aquellos que tenían alimento mostraron predominio de fitoplancton, (ii) el 11% de estómagos de anchoveta capturada en la zona media de la plataforma estuvieron vacíos y los estómagos con alimento mostraron predominio de dinoflagelados, (iii) entre el 53% al 86% de estómagos de anchoveta capturada por fuera de la plataforma estuvieron vacíos y los estómagos con alimento mostraron predominio de zooplancton. Estos resultados no concuerdan con los encontrados en el presente estudio donde el zooplancton ha dominado en todas las áreas. Además no se observaron diferencias significativas en la contribución del fitoplancton en la dieta de la anchoveta entre la zona costera y la oceánica.

Estudios recientes muestran que por fuera del borde de la plataforma continental, se presentan grandes núcleos de zooplancton compuestos principalmente por eufausidos y copépodos grandes (Roberto Quesquén, com. pers.). Igualmente, por medio de métodos acústicos se ha demostrado lo mismo y la biomasa estimada de macrozooplancton (principalmente eufausidos) es significativamente

mayor que lo encontrado cerca de la costa (Ballón, 2010). En la zona costera hay predominio de copépodos y de organismos zooplanctónicos relativamente grandes pero en menor cantidad que mar afuera (Ayón *et al.*, 2008), lo que en términos generales se está reflejando en los contenidos estomacales de la anchoveta que son motivo de este trabajo. Además, estos resultados estarían corroborando lo demostrado para otros ecosistema de afloramiento acerca de que el borde de la plataforma continental actuaría como retenedor y acumulador de macrozooplancton (Barange *et al.*, 1992; Swartzman *et al.*, 2005) y que serviría como el mejor factor a analizar las variaciones de la dieta de la anchoveta en vez de emplear el factor distancia de la costa.

Estos nuevos resultados indican que la anchoveta ha adaptado su alimentación al medio, lo que le permite explotar las diferentes tallas de sus presas (Conover, 1978), y por lo tanto es capaz de emplear diferentes estrategias de alimentación sea por filtración o mordisqueo de las presas (Leong y O'Connell, 1969; O'Connell, 1972), dependiendo de la concentración en el medio. Además, el hecho de explotar varias presas de muy diferentes tamaños significaría que la anchoveta tiene una mayor ventaja evolutiva sobre las otras especies (Lopez-Martínez *et al.*, 1999). Nuevamente, esto adiciona mas argumentos para fundamentar que la anchoveta despliega una fuerte plasticidad trófica junto a lo ya mencionado en el capítulo de variabilidad ontogénica del presente estudio y la propuesta de Espinoza y Bertrand (2008).

VI.3. Variación de la dieta de la anchoveta por periodos del día

Antes de este trabajo la única referencia que insinúa alguna variación de la dieta de la anchoveta según las horas del día es la de Rojas de Mendiola *et al.* (1969), para quienes la anchoveta se estaría alimentando 3 veces al día, pues encontraron alimento planctónico no digerido en horas de la mañana, al anochecer y a la medianoche.

En el presente estudio, se ha observado el predominio del zooplancton en la dieta independientemente del periodo del día, lo que denota el empleo de la estrategia de alimentación de partículas en especial durante la noche. Los resultados del

presente trabajo, concuerdan con lo hallado frente a las costas de Sudáfrica, en donde la variación entre el día y la noche al parecer está asociada con la migración vertical de sus presas principales, tales como los copépodos calanoideos y eufausidos que ascienden en horas del anochecer desde el fondo a las capas superficiales (James, 1987).

Aunque la migración de la anchoveta en la columna de agua no es intensa, es interesante notar que entre sus presas, los eufausidos y el copépodo calanoideo *Eucalanus* son lo que tienen marcadas diferencias en este aspecto (Escribano *et al.*, 2009). Entre los eufausidos, las especies *Euphausia mucronata*, *Euphausia eximia*, *Euphausia distinguenda* y *Euphausia tenera* son capaces de realizar migraciones verticales de gran amplitud, llegando hasta la zona mínima de oxígeno; mientras que *Stylocheiron affine* es la especie de menor tamaño y no tiene tal capacidad (Antezana, 2009), lo que puede estar incidiendo sobre la contribución de los eufausidos a la dieta de la anchoveta a lo largo del día. Efectivamente, en un estudio reciente se ha demostrado mediante métodos acústicos y muestreos de zooplancton que en las noches hay una mayor presencia de macrozooplancton y en horas del día queda un remanente (~23%), que estaría conformada mayormente por estadios juveniles de eufausidos, copépodos grandes y otras especies de eufausidos de menor tamaño, mientras que gran parte del macrozooplancton desciende a las capas profundas (Ballón, 2010).

Por otro lado, el estudio de la variación de la intensidad de alimentación y la composición de las presas en función del período del día, tiene fuerte implicancia para entender los procesos bioenergéticos y las interacciones tróficas en los ecosistemas marinos (Darbyson *et al.*, 2003). Se sabe que en el caso de los peces planctívoros existe mucha disparidad en los hábitos alimentarios durante el ciclo nictemeral en los diferentes ecosistemas donde se les puede ubicar (James, 1988). Así tenemos que el horario de alimentación es variable, algunas especies se alimentan de día, como en el caso de *Engraulis mordax* en el sistema de la corriente de California (Baxter, 1967; Loukashkin, 1970; Koslow, 1981); otras en horas de la noche, con la mayor intensidad de alimentación en el ocaso y otro al amanecer, como en el caso de *E. encrasicolus* frente a Sudáfrica (James, 1987,

1988) y *E. anchoita* frente a Argentina (Angelescu, 1982); o como el caso de *E. ringens*, en la que se ha visto que el ciclo de alimentación se inicia en horas del día y alcanza el valor máximo a la medianoche (Pauly et al, 1989a) o al ocaso (con una alimentación posible a lo largo del ciclo nictemeral, variando según las condiciones) (Espinoza y Bertrand, 2008). En todos estos caso, la mayor intensidad de alimentación se asocia con la ingesta de las presas de mayor tamaño en el ambiente.

Finalmente, en experimentos realizados en condiciones de laboratorio con la anchoveta de California *Engraulis mordax*, se demostró que tiene una alta agudeza visual y es capaz de detectar sus presas en condiciones de luz y oscuridad (O'Connell, 1963); posteriormente se comprobó en *Engraulis encrasicolus* en Sudáfrica que tiene la capacidad de alimentarse de partículas a diferentes intensidades de luz (James y Findlay, 1989). Entonces podemos deducir que estaría sucediendo lo mismo en el caso de la anchoveta peruana.

Finalmente, los resultados del presente estudio adicionan otro argumento de plasticidad trófica en función de las presa en los diferentes periodos horarios a la plasticidad horaria en función de la llenura estomacal demostrada por Espinoza y Bertrand (2008).

VII. CONCLUSIONES

A raíz de los resultados analizados los principales aportes del presente trabajo pueden ser sintetizados de la manera siguiente:

- La dieta de la anchoveta cambia progresivamente conforme alcanza tallas mayores, reflejándose en la ingesta de presas de menor tamaño como los copépodos calanoideos por parte de los individuos mas pequeños y de presas de mayor tamaño como los eufausidos por parte de los individuos mas grandes.
- No hay un patrón latitudinal definido en la composición de la dieta de la anchoveta. Salvo la mayor contribución de los copépodos calanoideos en las principales áreas de afloramiento como San Juan y Chicama; en los demás grados de latitud se ha observado un claro predominio de los eufausidos.
- No se ha observado un patrón definido en la composición de la dieta conforme la anchoveta se aleja de la costa hasta los 160 km de distancia de la costa, mientras que por fuera de esa zona, los eufausidos contribuyeron uniformemente.
- La contribución de los copépodos calanoideos al interior de la plataforma es aproximadamente el doble de lo que es por fuera del área de influencia del borde del talud continental. Mientras que la contribución de los eufausidos es aproximadamente menor en una tercera parte en la parte costera comparado con la parte oceánica.
- Las presas mas importantes en horas del día son los copépodos calanoideos, mientras que en horas de la noche se incrementa la ingesta de eufausidos

La carencia de patrones ontogénicos, espaciales y nictemeral, lleva a concluir 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 anteriores.

VIII. RECOMENDACIONES

Realizar mediciones periódicas del tamaño de las presas en diferentes momentos del año y en diferentes lugares, para conocer el efecto sobre los cálculos del contenido de Carbono de las presas.

En vista que los análisis de contenido estomacal, demandan mayor cantidad de tiempo para obtener resultados, se propone implementar el uso de métodos alternos tales como:

- Análisis de isótopos de Carbono y Nitrógeno, que se fundamenta en el principio de “somos lo que comemos”, es decir, la composición bioquímica de las moléculas y tejidos de los consumidores refleja la de su alimento de un modo predecible (Kelly, 2000). De este modo vamos a poder identificar las rutas de transferencia de la materia orgánica desde el primer nivel trófico hacia los predadores tope (DeNiro y Epstein, 1978).
- Análisis de contenido energético, los cuales van a permitir identificar las rutas de transferencia de energía desde los primeros niveles tróficos hacia los predadores tope (Van de Putte, 2006).

Implementar la medición de la relación longitud del intestino versus longitud del cuerpo de la anchoveta, frente a las costas del Perú, con la finalidad de comprobar si existen diferencias en dicha relación tanto de norte a sur como en las zonas costera y oceánica.

Realizar mediciones del espacio entre lamelas branquiales para poder relacionarlas con la longitud y/o amplitud de las presas con la finalidad de establecer el tipo de estrategia de alimentación que emplean y determinar el umbral a partir del cual la anchoveta puede pasar de ser filtradora a alimentadora de partículas.

Realizar comparaciones de la disponibilidad de las presas en el ambiente con los registros de contenido estomacal de la anchoveta y poder comprobar si seleccionan sus presas de acuerdo a la densidad.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alamo, A. 1989. Stomach contents of anchoveta (*Engraulis ringens*), 1974-1982. En: Pauly, D., Muck, P., Mendo, J., Tsukayama, I. (Eds.), The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18, pp. 105-108.

Alamo, A.; Navarro, I.; Espinoza, P.; Zubiato, P. 1996a. Espectro alimentario y ración de alimentación de *Engraulis ringens* y de *Sardinops sagax sagax*, y mortalidad de huevos de la anchoveta peruana por predación. Informe Instituto del Mar del Perú 119: 34-42.

Alamo, A.; Navarro, I.; Espinoza, P.; Zubiato, P. 1996b. Relaciones tróficas, espectro alimentario y ración de alimentación de las principales especies pelágicas en el verano 1996. Informe Instituto del Mar del Perú 122: 36-46.

Alamo, A.; Espinoza, P.; Zubiato, P.; Navarro, I. 1997a. Comportamiento alimentario de la anchoveta peruana *Engraulis ringens*, durante el invierno de 1996. Crucero BIC Humboldt 9608-09. Informe Instituto del Mar del Perú 123: 38-46.

Alamo, A.; Espinoza, P.; Zubiato, P.; Navarro, I. 1997b. Comportamiento alimentario de los principales recursos pelágicos peruanos en verano y comienzos de otoño 1997. Informe Instituto del Mar del Perú 127: 82-89.

Alamo, A.; Espinoza, P. 1998. Variaciones alimentarias en *Engraulis ringens* y otros recursos pelágicos durante invierno-primavera de 1997. Informe Instituto del Mar del Perú 130: 45-52.

Angelescu, V. 1982. Ecología trófica de la anchoita del mar argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoita*). Parte II. Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema. Contribución del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero N° 409, 83 pp.

Antezana, T. 2009. Species-specific patterns of diel migration into the oxygen minimum zone by euphausiids in the Humboldt Current Ecosystem. *Progress in Oceanography* 83, 228-236.

Ayón, P.; Criales-Hernandez, M.I.; Schwamborn, R.; Hirche, H.-J. 2008. Zooplankton research off Peru: a review. *Progress in Oceanography* 79, 238-255.

Ballón, R.M. 2010. Acoustic study of macrozooplankton off Peru: biomass estimation, spatial patterns, impact of physical forcing and effect on forage fish distribution. PhD tesis, Universidad de Montpellier, Francia.

Barange, M.; Pillar, S.C.; Hutchings, L. 1992. Major pelagic borders of the Benguela upwelling system according to euphausiid species distribution. En Payne, A.I.L., Brink, K.H., Mann, K.H. y Hilborn, R. (Eds.) *Benguela trophic functioning*. *South African Journal of marine Science* 12, 3-17

Baxter, J.L. 1967. Summary of biological information on the northern anchovy *Engraulis mordax* Girard. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 11, 110-116.

Berg, J. 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology*, 50, 263-273.

Bowen, S.H. 1983. Quantitative description of the diet. En Nielsen, L.A., Johnson, D.L. (eds.) *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society, Bethesda. pp. 325-336.

Chavez, F.; Bertrand, A.; Guevara-Carrasco, R.; Soler, P.; Csirke, J. 2008. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography* 79, 95-105.

Chiappa-Carrara, X.; Gallardo-Cabello, M. 1993. Estudio del régimen y hábitos alimentarios de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard (Pisces: Engraulidae), en Baja California, México. *Ciencias Marinas* 19: 285-305.

Chiappa-Carrara, X.; Gallardo-Cabello, M.; Jacob-Cervantes, M. 1989. Análisis del régimen alimentario de tres poblaciones de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard (Pisces: Engraulidae), en el norte de Baja California. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 16, 361-378.

Ciechomski, J. 1967. Investigations of food and feeding habits of larvae and juveniles of the Argentine anchovy *Engraulis anchoita*. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 11, 72-81.

Conover, R.J. 1978. Feeding interactions in the pelagic zone. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 173, 66-76.

Crow, M.E. 1979. Multivariate statistical analysis of stomach contents. En Lipovsky, S.J., Simenstad, C.A., (eds.) *Fish Food Habits Studies: Proceedings of the Second Pacific Northwest Technical Workshops*, University of Washington Sea Grant Publication, Seattle. pp. 87-96.

Crow, M.E. 1982. Some statistical techniques for analyzing the stomach contents of fish. En Cailliet, G.M., Simenstad, C.A. (eds.) *Fish Food Habits Studies: Proceedings of the Third Pacific Northwest Technical Workshops*, University of Washington Sea Grant Publication, Seattle. pp. 8-15.

Crowder, L.B. 1985. Optimal foraging and feeding mode shifts in fishes. *Environmental Biology of Fishes* 12, 57-62.

Cupp, E. 1943. *Marine plankton diatoms of the west coast of North America*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. 237 pp.

Cushing, D.H. 1978. Upper trophic levels in upwelling areas. En: Boje, R., Tomczak, M. (Eds.) Upwelling ecosystems. Springer-Verlag, New York, pp. 101-110.

Darbyson, E.; Swain, D.P.; Chabot, D.; Castonguay, M. 2003. Diel variation in feeding rate and prey composition of herring and mackerel in the southern Gulf of St Lawrence. *Journal of Fish Biology* 63, 1235-1257.

DeNiro, M.; Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42, 495-506.

Echevin, V.; Puillat, I.; Grados, C.; Dewitte, B. 2004. Seasonal and mesoscale variability in the Peru upwelling system from in situ data during the years 2000–2004. *Gayana* 68, 167–173.

Escribano, R.; Hidalgo, P.; Krautz, C. 2009. Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56, 1083-1094.

Espinoza, P.; Navarro, I.; Torriani, F. 1998a. Variaciones en el espectro alimentario de los principales recursos pelágicos durante otoño 1998. Crucero BIC Humboldt 9803-05 de Tumbes a Tacna. Informe Instituto del Mar del Perú 135: 134-142.

Espinoza, P.; Blaskovic', V.; Navarro, I. 1998b. Comportamiento alimentario de *Engraulis ringens*, a finales del invierno 1998. Crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 9808-09. Informe Instituto del Mar del Perú 141: 67-71.

Espinoza, P.; Blaskovic', V.; Torriani, F.; Navarro, I. 1999. Dieta de la anchoveta *Engraulis ringens* según intervalos de talla. Crucero BIC José Olaya Balandra y BIC Humboldt 9906. Informe Instituto del Mar del Perú 149: 41-48.

Espinoza, P.; Navarro, I.; Torriani, F. 2000. Variaciones espaciales en la dieta de la anchoveta a finales de la primavera 1999. Crucero BIC's José Olaya Balandra y SNP-2 9911-12. Informe Instituto del Mar del Perú 157: 72-76.

Espinoza, P.; Bertrand, A. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Progress in Oceanography* 79: 215-227.

Espinoza, P.; Bertrand, A.; van der Lingen, C.D.; Garrido, S.; Rojas de Mendiola, B. 2009. Diet of sardine (*Sardinops sagax*) in the northern Humboldt Current system and comparison with the diets of clupeoids in this and other eastern boundary upwelling systems. *Progress in Oceanography* 83: 242-250

García-Berthou, E. 1999. Spatial heterogeneity in roach (*Rutilus rutilus*) diet among contrasting basins within a lake. *Archiv für Hydrobiologie* 146, 239-256.

Garrido, S.; Radhouan, B.-H.; Oliveira, P.B.; Cunha, M.E.; Chícharo, M.A.; van der Lingen, C.D. 2008. Diet and feeding intensity of sardine *Sardina pilchardus*: correlation with satellite-derived chlorophyll data. *Marine Ecology Progress Series* 354: 245-256.

Gimaret-Carpentier, C.; Chessel, D.; Pascal, J.-P. 1998. Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology* 138, 97-112.

Graham, J.H.; Vrijenhoek, R.C. 1988. Detrended correspondence analysis of dietary data. *Transactions of the American Fisheries Society*. 117, 29-36.

Griffiths, D. 1975. Prey availability and the food of predators. *Ecology* 56, 1209-1214.

Hendrikson, P.; Sellner, K.G.; Rojas de Mendiola, B.; Ochoa, N.; Zimmerman, R. 1982. The composition of particulate organic matter and biomass in the Peruvian

upwelling region during ICANE 1977 (Nov 14-Dec2). *Journal of Plankton Research* 4, 163-186.

Hillebrand, H.; Dürselen, C.-D.; Kirschtel, D.; Pollinger, U.; Zohary, T., 1999. Biovolume calculations for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35, 403-424.

Hirakawa, K.; Goto, T.; Hirai, M. 1997. Diet composition and prey size of larval anchovy, *Engraulis japonicus*, in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Bulletin of the Japan Sea National Fisheries Research Institute* 47, 67-78.

Huntley, M.E.; Zhou, M.; Nordhausen, W. 1995. Mesoscale distribution of zooplankton in the California Current in late spring, observed by optical plankton counter. *Journal of Marine Research* 53, 647-674.

Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.

Jackson, D.A.; Somers, K.M.; Harvey, H.H. 1992. Null models and fish communities: evidence of non-random patterns. *American Naturalist* 139, 930-951.

James, A.G. 1987. Feeding ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. In Payne, A.I.L., Gulland, J.A., Brink, K.H. (Eds.) *The Benguela and comparable ecosystems*. *South African Journal of marine Science* 5, 673-692.

James, A.G. 1988. Are clupeid microphagists herbivorous or omnivorous? A review of the diets of some commercially important clupeids. *South African Journal of marine Science* 7: 161-177.

James, A.G.; Findlay, K.P. 1989. Effect of particle size and concentration on feeding behaviour, selectivity and rates of food ingestion by Cape anchovy *Engraulis capensis*. *Marine Ecology Progress Series* 50, 275-294.

James, A.G.; Chiappa-Carrara, X. 1990. A comparison of field based studies on the trophic ecology of *Engraulis capensis* and *E. mordax*. En M. Barnes and R. N. Gibson (Eds.) Trophic relationships in the marine environment. Aberdeen University Press, pp. 208-221.

James, A.G.; Probyn, T.A.; Hutchings, L. 1989. Laboratory-derived carbon and nitrogen budgets for the omnivorous planktivore *Engraulis capensis* Gilchrist. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 131, 125-145.

Jiménez, R. 1976. Diatomeas y silicoflagelados del fitoplancton del Golfo de Guayaquil. Armada del Ecuador, Instituto Oceanográfico. 72 pp.

Keister, J.E., Peterson, W.T., Pierce, S.D. 2009. Zooplankton distribution and cross-shelf transfer of carbon in an area of complex mesoscale circulation in the northern California Current. Deep-Sea Research I 56, 212–231.

Kenkel, N.C.; Orlóci, L. 1986. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. Ecology 67, 919-928.

Kelly, J.F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. Canadian Journal of Zoology 78, 1-27.

King, D.P.F.; Macleod, P.R. 1976. Comparison of the food and filtering mechanism of pilchard *Sardinops ocellata* and anchovy *Engraulis capensis* off South West Africa, 1971-1972. Investigational Report/Sea Fisheries Branch, Department of Industries, Republic of South Africa 111, 1-29.

Konchina, Y.V. 1991. Trophic status of the Peruvian anchovy and sardine. Journal of Ichthyology 31: 59-72.

Konchina, Y. V.; Pavlov, Y.P. 1995. On methods of determining the trophic status of species in ichthyocenes. Journal of Ichthyology 35: 150-166.

Koslow, J.A. 1981. Feeding selectivity of schools of northern anchovy, *Engraulis mordax*, in the southern California. Fishery Bulletin 79: 131-142.

Lébart, L.; Morineau, A.; Piron, M. 1995. Statistique exploratoire multidimensionnelle. Dunod. París, Francia. 439 pp.

Lébart, L.; Morineau, A.; Lambert, T.; Pleuvret, P. 2000. Système Pour l'Analyse des Données SPAD. Versión. 4.5 CD. ©CISIA-CERESTA. París, Francia.

Legendre, P.; Legendre, L. 1998. Numerical ecology. Second English edition. Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands. 868 pp.

Leong, R.J.H.; O'Connell, C.P. 1969. A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). Journal of Fisheries Research Board of Canada 26, 557-582.

Li, X.Y.; Kawasaki, T.; Honda, H. 1992. The niches of the far eastern sardine and Japanese anchovy. Asian Fisheries Science 5, 315-326.

Llanos-Rivera, A.; Castro, L.R. 2004. Latitudinal and seasonal egg-size variation of the anchoveta (*Engraulis ringens*) off the Chilean coast. Fishery Bulletin, 102, 207-212.

Longhurst, A.R. 1971. The clupeoid resources of tropical seas. En H. Barnes (ed.) Oceanography and Marine Biology Annual Review 9. George Allen and Unwin Limited, Londres, pp. 349-385.

López-Martínez, J.; Nevárez-Martínez, M.O.; Molina-Ocampo, R.E.; Manrique-Colchado, F.A., 1999. Overlap in the type and size of the prey that compose the diet of the Pacific sardine *Sardinops caeruleus* (Girard, 1856), thread herring *Opisthonema libertate* (Gunther, 1867) and Northern anchovy *Engraulis mordax* (Girard, 1856) in the Gulf of California. Ciencias Marinas 25, 541-556.

Loukashkin, A.S. 1970. On the diet and feeding behavior of the northern anchovy, *Engraulis mordax* (Girard). Proceedings of the California Academy of Sciences Ser. 4, 37, 419-458.

Lundvall, D.; Svanbäck, R.; Persson, L.; Byström, P. 1999. Size-dependent predation in piscivores: interactions between predator foraging and prey avoidance abilities. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56, 1285-1292.

Manly, B.F. 1986. Multivariate Statistical Methods. A Primer. 1st edition, Chapman and Hall, London. 159 pp.

Menden-Deuer, S.; Lessard, E.J. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. Limnology and Oceanography 45: 569-579.

Mikhman, A.S.; Tomanovich, L.V. 1977. The feeding of the Azov anchovy, *Engraulis encrasicolus maeoticus*. Journal of Ichthyology 17, 240–244.

Miller, T.W.; Brodeur, R.D. 2007. Diets of and trophic relationships among dominant marine nekton within the northern California current ecosystem. Fishery Bulletin 105, 548-559.

Morón, O. 2000. Características del ambiente marino frente a la costa peruana. Boletín Instituto del Mar del Perú 19, 179-204.

Ochoa, N.; Gómez, O. 1997. Dinoflagelados del mar peruano como indicadores de masas de agua durante los años 1982 a 1985. Boletín Instituto del Mar del Perú 16(2), 1-60.

O'Connell, C.P. 1963. The structure of the eye of *Sardinops caerulea*, *Engraulis mordax*, and four other pelagic marine teleosts. Journal of Morphology 113, 287-330.

O'Connell, C.P. 1972. The interrelation of biting and filtering in the feeding activity of the northern anchova (*Engraulis mordax*). Journal of Fisheries Board of Canada 29, 285-293.

Paukert, C.P.; Wittig, T.A. 2002. Application of multivariate statistical methods in fisheries. Fisheries 27, 16-22.

Pauly, D.; Tsukayama, I. 1987. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM Studies and Reviews 15.

Pauly, D.; Jarre, A.; Luna, S.; Sambilay jr., V.; Rojas de Mendiola, B.; Alamo, A. 1989a. On the quantity and types of food ingested by Peruvian anchoveta, 1953-1982. En: Pauly, D., Muck, P., Mendo, J., Tsukayama, I. (Eds.), The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18, pp. 109-124.

Pauly, D.; Muck, P.; Mendo, J.; Tsukayama, I. 1989b. The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18.

Penven, P.; Echevin, V.; Pasapera, J.; Colas, F.; Tam, J. 2005. Average circulation, seasonal cycle, and mesoscale dynamics of the Peru Current System: a modelling approach. Journal of Geophysical Research 110, C10021.

Pillay, T.V.R. 1952. A critique of the methods of study of food of fishes. Journal of the Zoological Society of India, 4 (1), 185-200.

Plounevez, S.; Champalbert, G. 1999. Feeding behaviour and trophic environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. Estuarine, Coastal and Shelf Science 49, 177-191.

Plounevez, S.; Champalbert, G. 2000. Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). Oceanologica Acta 23, 175-192.

Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 523-575.

Reid, J.L., Jr. 1967. Oceanic environments of genus *Engraulis* around the world. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 11, 29-33.

Rojas, B. 1953. Estudios preliminares del contenido estomacal de las anchovetas. *Boletín Científico Compañía Administradora del Guano* 1: 33-42.

Rojas de Mendiola, B. 1966. Relación entre la cosecha estable de fitoplancton, el desove y la alimentación de la anchoveta (*Engraulis ringens* J.). I Seminario Latinoamericano sobre el Océano Pacífico Oriental, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú, pp. 60-69.

Rojas de Mendiola, B. 1969. The food of the Peruvian anchovy. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 32: 433-434.

Rojas de Mendiola, B., 1971. Some observations on the feeding of the Peruvian anchoveta *Engraulis ringens* J. in two regions of the Peruvian coast. In Costlow, J.D. (Ed.) *Fertility of the Sea*. New York, Gordon and Breach Science Publisher 2, 417-440.

Rojas de Mendiola, B. 1974. Food of the larval anchoveta *Engraulis ringens* J. En Blaxter, J.H.S. (Ed.) *The early life history of fish*. Springer, Berlín, pp. 277-285.

Rojas de Mendiola, B., 1978. El alimento de la anchoveta *Engraulis ringens* J. en un área de afloramiento (San Juan). *Informe Instituto del Mar del Perú* 49, 15 pp.

Rojas de Mendiola, B. 1989. Stomach contents of anchoveta (*Engraulis ringens*), 1953-1974. En Pauly, D., Muck, P., Mendo, J., Tsukayama, I. (Eds.) *The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions*. ICLARM Conference Proceedings 18, pp. 97-104.

Rojas de Mendiola, B.; Ochoa, N. 1973. Observations on the food and feeding habits of the anchovy *Engraulis ringens* Jenyns made during cruise 6908-09. Comp. by R. Fraser. Oceanography of the South Pacific 1972. New Zealand national Commission for UNESCO, Wellington, 457-461.

Rojas de Mendiola, B.; Ochoa, N. 1980. Fitoplancton y desove de la anchoveta (*Engraulis ringens* J.) Taller de trabajo "Sobrevivencia de huevos y larvas de peces pelágicos y sus relaciones con el ambiente". Documento de trabajo WS/80, 14 pp.

Rojas de Mendiola, B.; Gómez, O. 1981. Primera alimentación, sobrevivencia y tiempo de actividad de las larvas de anchoveta (*Engraulis ringens* J.). En: Dickie, L.M. y Valdivia, J.E. (Eds) Investigación cooperativa de la anchoveta y su ecosistema (ICANE) entre Perú y Canadá. Volumen Extraordinario Boletín Instituto del Mar del Perú, pp. 72-79.

Rojas de Mendiola, B.; Ochoa, N.; Calienes, R.; Gómez, O. 1969. Contenido estomacal de anchoveta en cuatro áreas de la costa peruana. Informe Instituto del Mar del Perú 27, 30 pp.

Ryther, J.H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. Science 166: 72-76.

Sanchez de Benites, G.; Alamo, A.; Fuentes, H. 1985. Alteraciones en la dieta alimentaria de algunos peces comerciales por efecto del fenómeno "El Niño". En Arntz, W., Landa, A., Tarazona, J. (Eds.) "El Niño" su impacto en la fauna marina. Volumen Extraordinario Boletín Instituto del Mar del Perú, pp. 135-142.

Santander, H.; Luyo, G.; Carrasco, S.; Veliz, M.; Sandoval de Castillo, O., 1981. Catalogo de zooplancton en el mar peruano. Boletín Instituto del Mar del Perú 6, 1-75.

Schiller, J. 1971 a. Dinoflagellate (Peridinae) in monographischer behandlung 2 tell. In J, Rabenhorst's (ed.) Kriptogamen flora von Deutschland, Osterreich und

der Schweiz. Reprint by Johnson Repr. Corp. New York, Vol. X, Sect. III, Part 1. 617 pp.

Schiller, J. 1971 b. Dinoflagellate (Peridinae) in monographischer behandlung 2 tell. In J, Rabenhorst's (ed.) Kriptogamen flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz. Reprint by Johnson Repr. Corp. New York, Vol. X, Sect. III, Part 2. 589 pp.

Schiller, J. 1971 c. Flagellatae (Silicoflagellatae: Coccolithineae). In J, Rabenhorst's (ed.) Kriptogamen flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz. Reprint by Johnson Repr. Corp. New York, Vol. X, Sect. II, Part 1. 273 pp.

Schwingel, R.P.; Castelló, J.P. 1994. Alimentación de la anchoita (*Engraulis anchoita*) en el sur de Brasil. Frente Marítimo 15, 67-85.

Sirotenko, M.D.; Budnichenko, E.V. 1975. The quantitative indices characterizing the feeding of the anchovy, *Engraulis encrasicolus ponticus*, in the Black Sea. Journal of Ichthyology 15, 970–980.

Snoeijs, P.; Busse, S.; Potapova, M., 2002. The importance of diatom cell size in community analysis. Journal of Phycology 38, 265-272.

StatSoft, Inc. (2004). STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.

Swartzman, G.; Winter, A.; Coyle, K.; Brodeur, R.; Buckley, T.; Ciannelli, L.; Hunt, G.; Ianelli, J.; Macklin, A. 2005. Relationship of age-0 pollock abundance and distribution around the Pribilof Islands, to other shelf regions of the eastern Bering Sea. Fisheries Research 74, 273-287.

Tanaka, H.; Aoki, I.; Ohshimo, S. 2006. Feeding habits and gill raker morphology of three planktivorous pelagic fish species off the coast of northern and western Kyushu in summer. Journal of Fish Biology 68, 1041-1061

Tanaka, H.; Akasuka, A.; Aoki, I.; Ohshimo, S. 2008. Geographical variations in the trophic ecology of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, inferred from carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Marine Biology* 154, 557-568.

ter Braak, C.J.F.; Prentice, I.C. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18, 271-317.

Trègouboff, G.; Rose, M. 1957. Manuel de planctonologie méditerranéenne. Tome II. Illustrations Cent. Nat. Rech. Scient., París.

Tsukayama, I. 1965. El número de branquiaspinas como carácter diferencial de sub-poblaciones de anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns en la costa del Perú. Tesis de Bachiller en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú. 25 pp.

Tudela, S.; Palomera, I., 1997. Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea. *Marine Ecology Progress Series* 160, 121-134.

Van de Putte, A.; Flores, H.; Volckaert, F.; van Franeker, J.A. 2006. Energy content of Antarctic mesopelagic fishes: implications for the marine food web. *Polar Biology* 29, 1045-1051.

van der Lingen, C.D. 2002. Diet of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. *South African Journal of marine Science* 24: 301-316.

van der Lingen, C.D.; Bertrand, A.; Bode, A.; Brodeur, R.; Cubillos, L.; Espinoza, P.; Friedland, K.; Garrido, S.; Irigoien, X.; Möllmann, C.; Rodríguez-Sánchez, R.; Tanaka, H.; Temming, A. 2009. Chapter 7, Trophic dynamics. En: Checkley, D.M. Jr., Roy, C., Alheit, J., Oozeki, Y. (Eds.), *Climate Change and Small Pelagic Fish*, Cambridge University Press, 112-157.

Vidal, J. 1968. Copépodos calanoideos epipelágicos de la Expedición Mar Chile II. Inst. Cent. Biol. Zool. N° 15. Univ. Concepción, Chile.

Vinogradov, M.E. 1981. Ecosystem of equatorial upwelling. En Longhurst, A.R. (Ed.) Analysis of marine ecosystem. Academic Press, Londres, pp. 69-93.

Viñas, M.D.; Ramírez, F.C. 1996. Gut analysis of first-feeding anchovy larvae from the Patagonian spawning areas in relation to food availability. Archive of Fishery and Marine Research 43, 231-256.

Walsh, J.J.; Whitley, T.E.; Esaias, W.E.; Smith, R.L.; Huntsman, S.A.; Santander, H.; Rojas de Mendiola, B. 1980. The spawning habitat of the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. Deep-Sea Research 27A, 1-27.

Ware, D.M.; Rojas de Mendiola, B.; Newhouse, D.S. 1981. Behavior of first-feeding Peruvian anchoveta, *Engraulis ringens* J. Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 178, 467-474.

Werner, E.E.; Gilliam, J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. Annual Review of Ecology and Systematics 15, 393-425.

Whitehead, P.J.P.; Nelson, G.J.; Wongratana, T. 1988. FAO species catalogue. Volume 7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part 2. Engraulidae. FAO Fisheries Synopsis 125, 7(2), 305-579.

Windell, J.T. 1971. Food analysis and rate of digestion. En Ricker, W.E. (Ed.) Methods for assessment of fish production in fresh waters. International Biological Programme Handbook 3, Blackwell, Oxford, pp. 215-226

Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis, 4ta edición. Prentice Hall, New Jersey, USA.

X. TABLAS

Tabla 1. Descripción de los cruceros: fechas de inicio y término, número de lances, número de estómagos y rango de longitudes de la anchoveta colectada para los análisis de contenido estomacal durante el período 1996-2003.

Crucero	Fecha de inicio	Fecha de término	Nº de lances	Nº de estómagos Total (con alimento)	Longitud de la anchoveta (Min - Max)
960204	10 Feb. 1996	01 Abr. 1996	49	157 (147)	11 - 18.5
961112	16 Nov. 1996	19 Dic. 1996	39	338 (329)	9.5 - 19
970204	13 Feb 1997	23 Abr. 1997	45	186 (184)	10.5 - 19.5
970910	04 Set. 1997	05 Oct. 1997	51	117 (106)	11.5 - 18.5
980305	27 Mar. 1998	01 May. 1998	35	148 (124)	10 - 17
980809	23 Ago. 1998	17 Set. 1998	36	348 (308)	4 - 15
981112	30 Nov. 1998	21 Dic. 1998	36	274 (232)	4 - 16
990203	14 Feb. 1999	28 Mar. 1999	75	1197 (1059)	10 - 17
990809	28 Ago. 1999	17 Set. 1999	19	279 (178)	10 - 18
991112	12 Nov. 1999	14 Dic. 1999	70	1243 (999)	8 - 18
000102	20 Ene. 2000	26 Feb. 2000	124	1965 (1798)	6.5 - 18.5
000607	10 Jun. 2000	06 Jul. 2000	50	928 (859)	7.5 - 18.5
000809	28 Ago. 2000	23 Set. 2000	38	512 (486)	7 - 18.5
001011	11 Oct. 2000	13 Nov. 2000	45	822 (717)	6.5 - 18
010204	03 Mar. 2001	10 Abr. 2001	78	1584 (1446)	8.5 - 18.5
010708	05 Jul. 2001	06 Ago. 2001	83	1274 (1208)	6.5 - 19
020203	21 Feb. 2002	18 Mar. 2002	83	1362 (1094)	7 - 18
0208	10 Ago. 2002	31 Ago. 2002	30	269 (267)	9.5 - 17
021011	01 Oct. 2002	13 Nov. 2002	36	415 (365)	10 - 17
030203	26 Feb. 2003	31 Mar. 2003	45	524 (513)	6.5 - 17.5
030809	16 Ago. 2003	15 Set. 2003	26	243 (237)	7.5 - 17.5
031012	24 Oct. 2003	10 Dic. 2003	36	798 (774)	4.5 - 17.5

Tabla 2. Volúmenes del fitoplancton reconocido en los contenidos estomacales de la anchoveta durante el período 1996-2003. Los volúmenes fueron estimados a partir de información extraídas de la literatura (ver referencias) y calculados según las formas geométricas que fueron publicadas o estimadas.

Género	Forma geométrica	Diámetro (μm)	Largo (μm)	Altura (μm)	m (1) (μm)	Fórmula de volumen (2)	Volumen (μm ³)
DIATOMEAS							
<i>Actinoptychus</i>	Cilindro (2)					$(\pi/4).d^2.h$	16828 (3)
<i>Amphiprora</i>	Prisma elíptico (2)	10	35	10		$(\pi/4).d.l.h$	2749
<i>Amphora</i>	Cymbelloid (2)					$(1/6).\pi.(2b)^2.a.(b/360)$ (4)	6187 (3)
<i>Asterionellopsis</i>	Prisma sobre triángulo (2)		30	10 (5)	10	$(1/2).l.m.h$	1500
<i>Asteromphalus</i>	Cilindro (2)	30		5		$(\pi/4).d^2.h$	3534
<i>Bacteriastrium</i>	Cilindro (2)	40		80		$(\pi/4).d^2.h$	100531
<i>Cerataulina</i>	Cilindro (2)					$(\pi/4).d^2.h$	30015 (3)
<i>Chaetoceros</i>	Prisma elíptico (2)					$(\pi/4).d.l.h$	3937 (3)
<i>Cocconeis</i>	Prisma elíptico (2)					$(\pi/4).d.l.h$	780 (3)
<i>Corethron</i>	Cilindro + 2 medias esferas (2)	20		100		$\pi.r^2.l+(4/3).\pi.r^3$ (6)	35605
<i>Coscinodiscus</i>	Cilindro (2)					$(\pi/4).d^2.h$	994625 (3)
<i>Cylindrotheca</i>	Esferoide + 2 cilindros (2)					$(\pi/6).d^2.h+2(\pi/4).d^2.h$	158 (3)
<i>Detonula</i>	Cilindro (2)	40		40		$(\pi/4).d^2.h$	50265
<i>Ditylum</i>	Prisma sobre triángulo (2)					$(1/2).l.m.h$	60495 (3)
<i>Eucampia</i>	Prisma elíptico (2)	24	52	30		$(\pi/4).d.l.h$	9802
<i>Fragilariopsis</i>	Prisma elíptico (2)					$(\pi/4).d.l.h$	190 (3)
<i>Grammatophora</i>	Prisma elíptico (2)					$(\pi/4).d.l.h$	9772 (3)
<i>Guinardia</i>	Cilindro (2)					$(\pi/4).d^2.h$	144013 (3)
<i>Gyrosigma</i>	Prisma sobre paralelogramo (2)					$(1/2).l.b.h$ (7)	63513 (3)
<i>Hemiaulus</i>	Prisma elíptico (2)	30	90	10		$(\pi/4).d.l.h$	21205.75
<i>Lauderia</i>	Cilindro (2)	50		90		$(\pi/4).d^2.h$	176715
<i>Leptocylindrus</i>	Cilindro (2)					$(\pi/4).d^2.h$	1608 (3)
<i>Licmophora</i>	Gomphonemoid (2)					(2)	11870 (3)
<i>Lioloma</i>	Caja (2)	25	50	25		$l.l'.h$ (8)	31250
<i>Lithodesmium</i>	Prisma sobre triángulo (2)		34	20 (5)	20	$(1/2).l.m.h$	6800
<i>Navicula</i>	Prisma elíptico (2)					$(\pi/4).d.l.h$	3013 (3)
<i>Odontella</i>	Prisma elíptico (2)					$(\pi/4).d.l.h$	13081
<i>Planktoniella</i>	Cilindro (2)	80		15		$(\pi/4).d^2.h$	75398
<i>Pleurosigma</i>	Prisma sobre paralelogramo (2)					$(1/2).l.b.h$ (7)	36882
<i>Proboscia</i>	Cilindro (2)					$(\pi/4).d^2.h$	13641
<i>Pseudonitzschia</i>	Prisma sobre paralelogramo (2)					$(1/2).l.b.h$ (7)	646
<i>Pseudosolenia</i>	Cilindro (2)	50		300		$(\pi/4).d^2.h$	589049

<i>Rhizosolenia</i>	Cilindro (2)					$(\pi/4).d^2.h$	108532
<i>Skeletonema</i>	Cilindro + 2 medias esferas (2)					$(\pi).r^2.l+(4/3).\pi.r^3$ (6)	459
<i>Stephanopyxis</i>	Cilindro + 2 medias esferas (2)	40		60		$(\pi).r^2.l+(4/3).\pi.r^3$ (6)	108909
<i>Thalassionema</i>	Box (2)					$l.l'.h$ (8)	1252
<i>Thalassiosira</i>	Cilindro (2)					$(\pi/4).d^2.h$	14390
<i>Tropidoneis</i>	Prisma sobre triángulo (2)		75	18 (5)	18	$(1/2).l.m.h$	12150
DINOFLAGELADOS							
<i>Ceratium</i>	Elipsoide+2 cono+cilindro (2)					$(\pi/6).a.b.l + 2.(1/3). \pi . r^2.z + (\pi/4).d^2.h$ (10, 11)	47435 (9)
<i>Dinophysis</i>	Elipsoide (2)					$(\pi/6).a.b.l$ (10)	50000 (asumido)
<i>Diplopelta</i>	Elipsoide (2)					$(\pi/6).a.b.l$ (10)	50000 (asumido)
<i>Diplopsalis</i>	Cono + media esfera (2)					$(1/3). \pi . r^2.z + (1/2).(4/3). \pi.r^3$ (6, 11)	50000 (asumido)
<i>Dissodium</i>							50000 (asumido)
<i>Goniodoma</i>	Esfera (2)					$(4/3).\pi.r^3$ (6)	50000 (asumido)
<i>Gonyaulax</i>	2 conos (2)					$2.(1/3). \pi . r^2.z$ (11)	50000 (asumido)
<i>Gymnodinium</i>	Elipsoide (2)					$(\pi/6).a.b.l$ (10)	88099 (9)
<i>Oxophysis</i>	2 conos (2)					$2.(1/3). \pi . r^2.z$ (10)	50000 (asumido)
<i>Podolampas</i>	Cono (2)					$(1/3). \pi . r^2.z$ (11)	50000 (asumido)
<i>Pronoctiluca</i>	Cono + media esfera (2)					$(1/3). \pi . r^2.z + (1/2).(4/3). \pi.r^3$ (6, 11)	50000 (asumido)
<i>Prorocentrum</i>	Elipsoide (2)					$(\pi/6).a.b.l$ (10)	16303 (9)
<i>Protoperidinium</i>	2 conos (2)					$2. (1/3). \pi . r^2.z$ (11)	133298 (9)
<i>Pyrocystis</i>	Elipsoide (2)					$(\pi/6).a.b.l$ (10)	50000 (asumido)
<i>Pyrophacus</i>	Elipsoide (2)					$(\pi/6).a.b.l$ (10)	50000 (asumido)
<i>Scrippsiella</i>	Elipsoide (2)					$(\pi/6).a.b.l$ (10)	50000 (asumido)
SILICOFLAGELADOS							
<i>Dictyocha</i>							30000 (asumido)
<i>Octactis</i>							30000 (asumido)
FITOFLAGELADOS							
<i>Tetraselmis</i>	Prisma elíptico (2)	10	25	5		$(\pi/4).d.l.h$	1964
MICROFLAGELADOS							
<i>Olisthodiscus luteus</i>	Esferoide	50	110			$(\pi/6).d^2.l$	143990
TINTINIDOS							
<i>Amphorellopsis</i>	Cilindro (12)	30		200		$(\pi/4).d^2.h$	98175
<i>Codonella</i>	Cilindro (12)	30		200		$(\pi/4).d^2.h$	98175
<i>Codonellopsis</i>	Cilindro (12)	30		200		$(\pi/4).d^2.h$	98175
<i>Dictyocysta</i>	Cilindro (12)	30		200		$(\pi/4).d^2.h$	98175
<i>Eutintinnus</i>	Cilindro (12)	30		200		$(\pi/4).d^2.h$	98175
<i>Favella</i>	Cilindro (12)	30		200		$(\pi/4).d^2.h$	98175
<i>Helicostomella</i>	Cilindro (12)	30		200		$(\pi/4).d^2.h$	98175
<i>Tintinnopsis</i>	Cilindro (12)	30		200		$(\pi/4).d^2.h$	98175
<i>Xystonella</i>	Cilindro (12)	30		200		$(\pi/4).d^2.h$	98175

FORAMINIFERIDA	Elipsoide (2)		200			$(\pi/6).a.b.l$ (10)	523599
RADIOLARIA	Elipsoide (2)		110			$(\pi/6).a.b.l$ (10)	88698
<i>Acanthaires</i>	Esferoide (2)	50	75			$(\pi/6).d^2.l$	98175

(1) m: altura del triángulo de la sección transapical.

(2) Hillebrand *et al.*, 1999

(3) Snoeijs *et al.*, 2002

(4) a: largo; b: altura

(5) h: base del triángulo de la sección transapical

(6) r: radio

(7) b: eje menor; l: eje mayor, similar al largo

(8) l': base menor del rectángulo, similar al diámetro (d)

(9) Menden-Deuer y Lessard (2000)

(10) a: eje principal; b: eje menor de la sección cruzada (en Foraminiferida: a=100, b=50; Radiolaria: a=55, b=28)

(11) z: altura del cono

(12) Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello (1993)

Tabla 3. Organismos zooplanctónicos encontrados en los contenidos estomacales de anchoveta durante el periodo 1996-2003. Las longitudes de los organismos fueron estimados en el IMARPE excepto cuando se emplearon referencias bibliográficas.

Nombre	Forma	Longitud (mm)
<i>Acartia</i>	Calanoida	0.9375 (1)
<i>Aetideus</i>	Calanoida	1.5
<i>Calanus</i>	Calanoida	2 (2)
<i>Calocalanus</i>	Calanoida	1.5
<i>Candacia</i>	Calanoida	1.1666 (1)
<i>Centropages</i>	Calanoida	1.5 (1)
<i>Clausocalanus</i>	Calanoida	0.65 (2)
<i>Clytemnestra</i>	Harpacticoida	0.66 (2)
<i>Copilia</i>	Poecilostomatoida	1.75 (1)
<i>Corycaeus</i>	Cyclopoida	1 (1)
<i>Corycella</i>	Poecilostomatoida	3
<i>Euaetideus</i>	Calanoida	0.9 (2)
<i>Eucalanus</i>	Calanoida	4
<i>Euchaeta</i>	Calanoida	1.08 (2)
<i>Euchirella</i>	Calanoida	2.5 (2)
<i>Euterpina</i>	Harpacticoida	3
<i>Haloptilus</i>	Calanoida	1.2 (1)
<i>Lubbockia</i>	Poecilostomatoida	3
<i>Lucicutia</i>	Calanoida	1.03 (1)
<i>Macrosetella</i>	Harpacticoida	3
<i>Mecynocera</i>	Calanoida	0.899 (1)
<i>Microsetella</i>	Harpacticoida	3
<i>Nonocalanus</i>	Calanoida	1.5
<i>Oithona</i>	Cyclopoida	0.5 (1)
<i>Oncaea</i>	Poecilostomatoida	0.667 (1)
<i>Paracalanus</i>	Calanoida	0.8 (2)
<i>Phaena</i>	Calanoida	1.5
<i>Pleuromamma</i>	Calanoida	1.2 (2)
<i>Pontellina</i>	Calanoida	1.5
<i>Rhincalanus</i>	Calanoida	1.5
<i>Saphirina</i>	Poecilostomatoida	2.3 (2)
<i>Scolecithrix</i>	Calanoida	1.7 (2)
<i>Scolecithricella</i>	Calanoida	1.8 (2)
<i>Temora</i>	Calanoida	1.2 (2)
Harpacticoida		3
Copepoditos		0.5 (1)
Restos de copépodos		0.25
Euphausiacea		12 (2)
Amphipoda		8 (2)
Ostracoda		0.7
Zoea		2
Megalopa		3

Larva de cirrípedo	0.1
Larva de <i>Emerita</i> sp.	5
Larva de decápodo indeterminado	5
<i>Pagurus</i> sp.	5
<i>Pleuroncodes monodon</i>	7
Decapoda Reptantia n/i	3
Galatheidae	7
Bivalvia	1.25
Gastropoda	1.25
Huevos de anchoveta	vol: 0.27 mm ³ (3)
Apendicularia	10
Larva de equinodermo	1
Quetognato	8 (2)
Restos de calamar	10
Poliqueto	10
Huevos de <i>Anchoa</i> sp.	vol: 0.27 mm ³
Huevos de Engraulidae	vol: 0.27 mm ³
Huevos de pez	vol: 0.27 mm ³
Larvas de pez	15
Pez indeterminado	15
Engraulidae	15
<i>Vinciguerria</i> sp.	15
Myctophidae	15

(1) <http://earth.leeds.ac.uk/cyclops/data/ncfs-zooplank.xls>

(2) Santander *et al.* (1981)

(3) Llanos-Rivera y Castro (2004)

Tabla 4. Relaciones empleadas para calcular el peso seco y contenido de carbono de las diferentes categorías de fitoplancton y zooplancton encontrados en los contenidos estomacales de anchoveta. El contenido de carbono fue expresado en términos de μg para hacer las respectivas comparaciones. PS: peso seco (μg); LP: longitud del prosoma (μm); LT: longitud total (mm); PH: peso húmedo (μg). (Modificado de Espinoza y Bertrand, 2008).

Fitoplancton	Volumen (μm^3) a Carbono (pg)	
Diatomeas	$C=0.288 \text{ Vol}^{0.811}$	
Dinoflagelados y otros fitop.	$C=0.760 \text{ Vol}^{0.819}$	
Tintínidos, Foraminifera, Radiolaria	$C=445.5 + 0.053 \text{ Vol}$	
Zooplancton	Regression Longitud- peso seco (μg)	Peso seco (μg) a Carbono (μg)
Copépodos calanoideos	$\text{Ln}(\text{PS}) = 2.74\text{Ln}(\text{LP}) - 16.41$	$C=0.424 \text{ PS}$
Copépodos cyclopoideos, harpacticoides y poecilostomatoideos	$\text{Ln}(\text{PS}) = 1.96\text{Ln}(\text{LP}) - 11.64$	$C=0.424 \text{ PS}$
Euphausiacea	$\text{PS}=0.0012 \text{ LT}^{3.16}$	$C=0.424 \text{ PS}$
Amphipoda, larva de equinodermo	$\text{PS}=0.005 \text{ LT}^{2.311}$	$C=0.370 \text{ PS}$
Ostracodos, zoea, megalopa, Paguridae y Galatheidae	$\text{PS}=3.946 \text{ LT}^{2.436}$	$C=0.424 \text{ PS}$
Bivalvo, gasteropodo	$\text{PS}=47.386 \text{ LT}^{3.663}$	$C=0.424 \text{ PS}$
Huevos de pez	$\text{PS}=0.093 \text{ Vol}+0.0012$	$C=0.457 \text{ PS}$
Apendicularia	$\text{PS}=11.3\text{LT}^{1.77}$	$C=0.387 \text{ PS}$
Quetognato	$\text{PS}=0.00097 \text{ LT}^{2.2365}$	$C=0.290 \text{ PS}$
Pez, calamar y larva de pez	$\text{PS}=0.0001 \text{ LT}^{3.582}$	$C=0.38 \text{ PS}$
Poliqueto	$\text{PH}=0.01 \text{ LT}^{2.136}$ $\text{PS}=0.157 \text{ PH}$	$C=0.518 \text{ PS}$

Tabla 5: Resultados del análisis de varianza (ANOVA) de la dieta de la anchoveta medida en contenido de carbono de las presas (μg) en función de la ontogenia, latitud, distancia de la costa, distancia al borde del talud continental y periodo horario. El estadístico utilizado fue Wilks' Lambda.

Factor	Valor	F	Effect df	Error df	p
Talla	0.9377	14.184	9	1922	<0.01
Latitud	0.8595	34.778	9	1914	<0.01
Distancia de la costa	0.8921	25.853	9	1924	<0.01
Distancia al borde del talud continental	0.7737	62.666	9	1928	<0.01
Periodo del día	0.8707	31.776	9	1926	<0.01

XI. FIGURAS

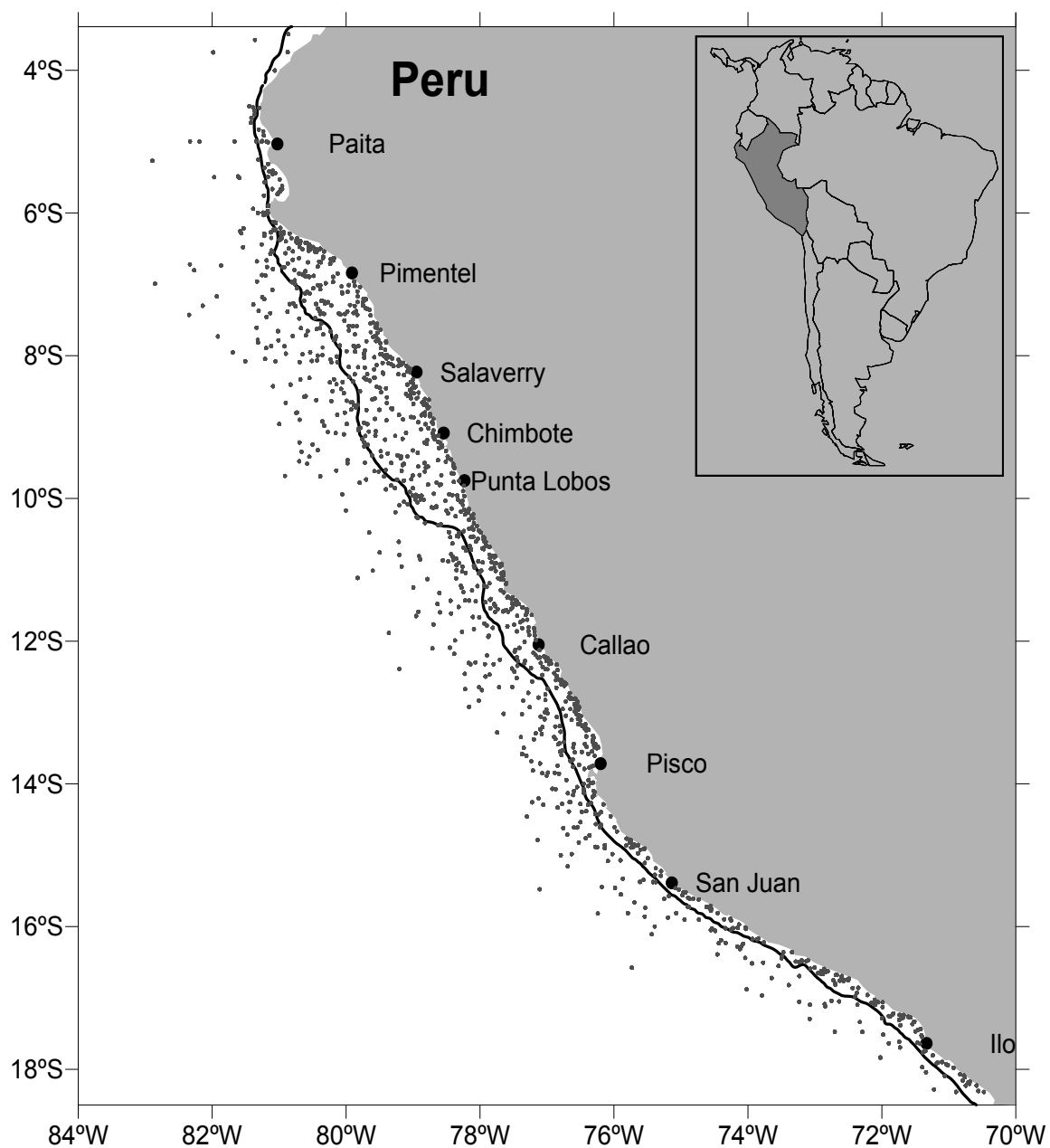


Figura 1. Localización de los lances de pesca (puntos grises) de los cuales se colectaron los estómagos de anchoveta durante el período 1996-2003. La línea negra indica la isóbata de 200 m.

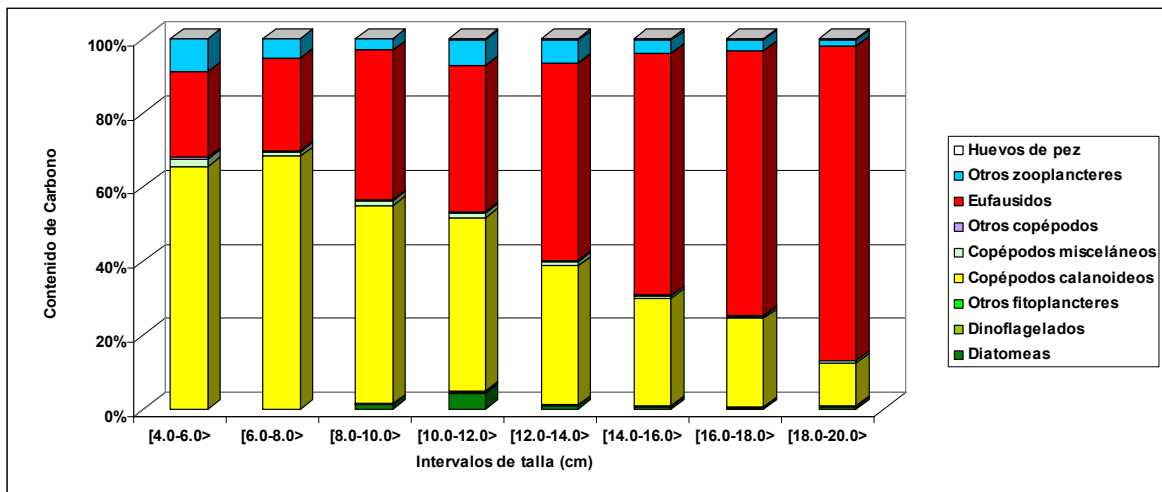


Figura 2. Contribución en porcentaje de contenido de carbono (%Carbono) de las presas de la anchoveta por clases de talla durante el período 1996-2003.

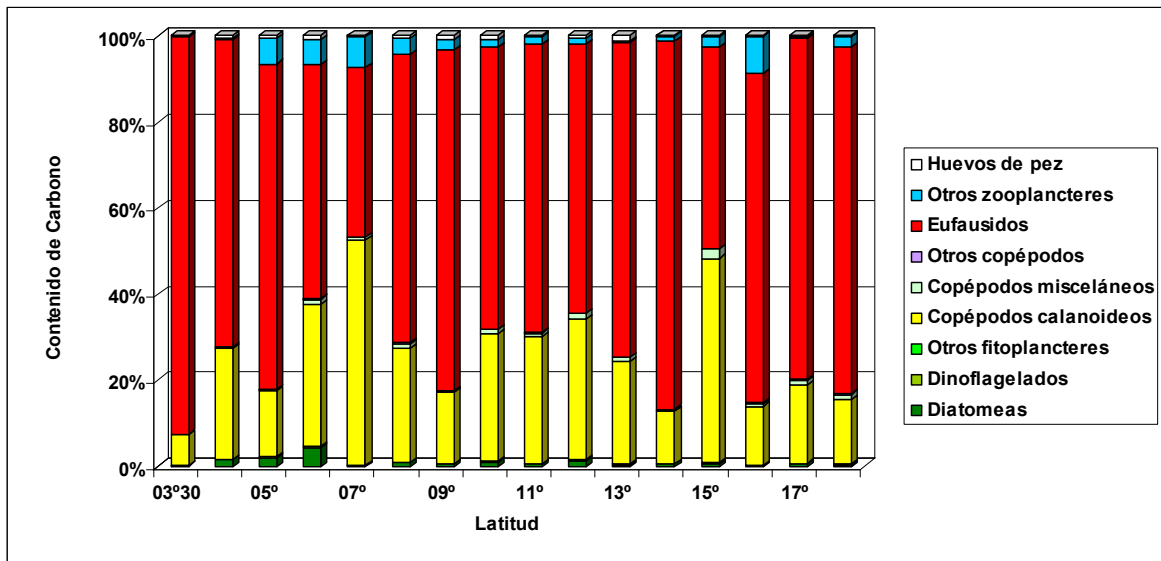


Figura 3. Contribución en porcentaje de contenido de carbono (%Carbono) de las presas de la anchoveta por grados de latitud durante el período 1996-2003.

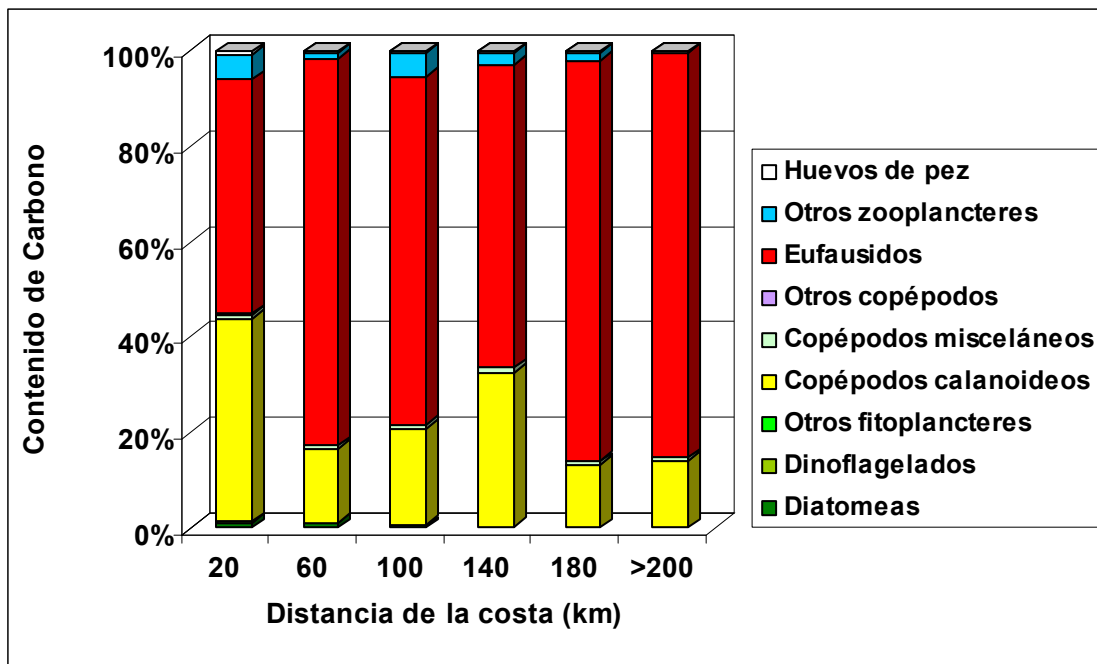


Figura 4. Contribución en porcentaje de contenido de carbono (%Carbono) de las presas de la anchoveta según distancia de la costa durante el período 1996-2003.

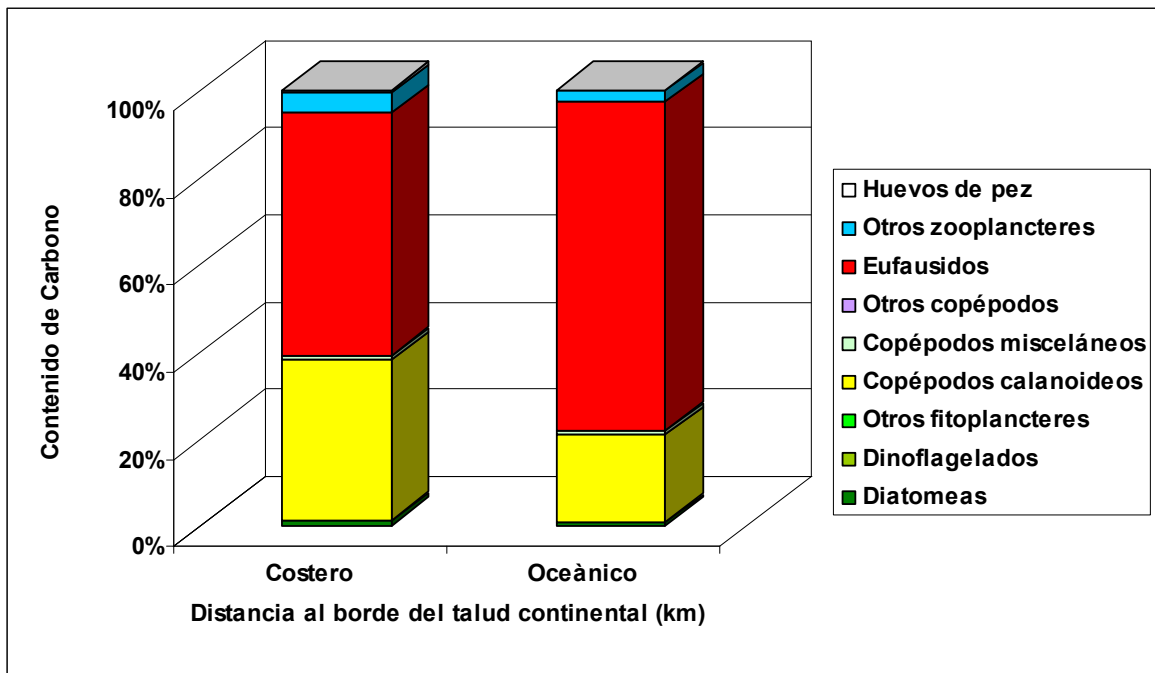


Figura 5. Contribución en porcentaje de contenido de carbono (%Carbono) de las presas de la anchoveta según la ubicación al interior o exterior respecto del borde del talud continental durante el período 1996-2003.

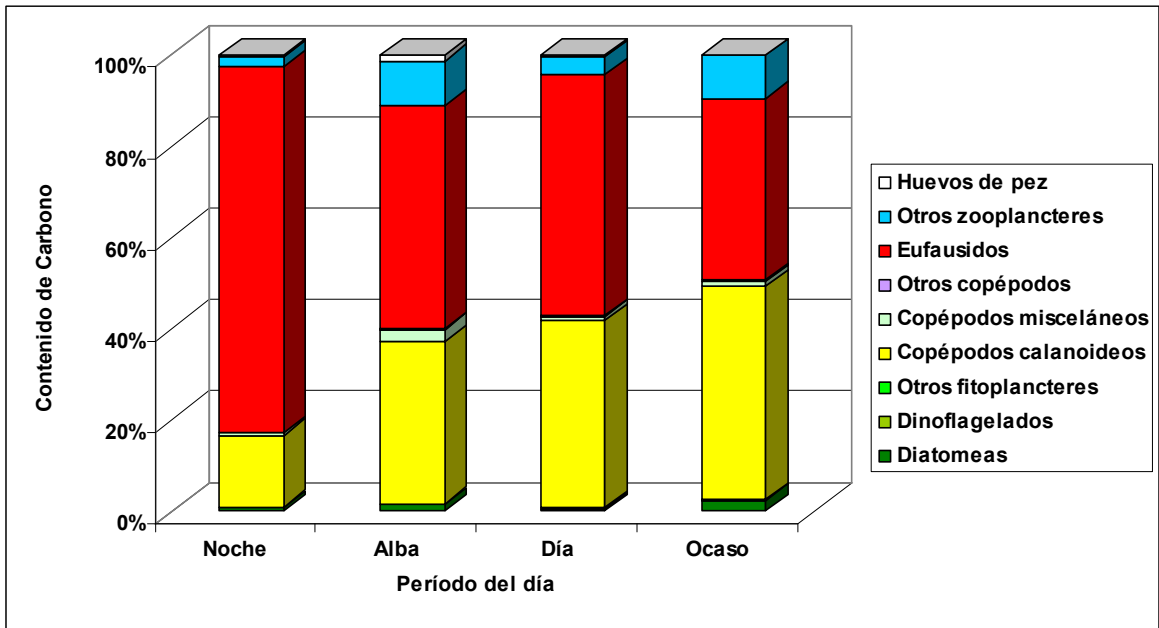


Figura 6. Contribución en porcentaje de contenido de carbono (%Carbono) de las de presas de la anchoveta por intervalos horarios durante el período 1996-2003.

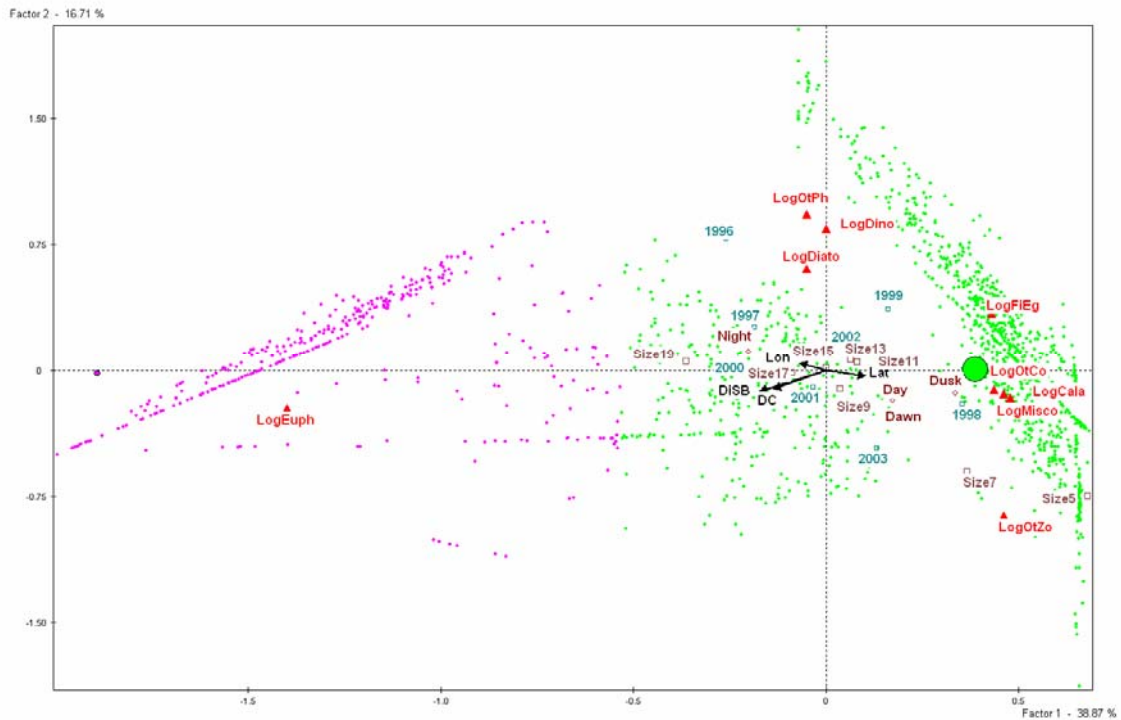


Figura 7. Proyección de los diferentes tipos de presas de la anchoveta en los dos primeros ejes determinados por el Análisis de Correspondencia simple. Cada eje muestra el porcentaje de la variación explicada en la proyección. Los dos grupos observados con diferente coloración fueron obtenidos luego de realizar el análisis de clasificación jerárquica. 'Log(x)'=logaritmo de la contribución en μg de la presa x de la anchoveta. Diat=Diatomeas; Dino=Dinoflagelados; OtPh=otros fitoplancteres; Cala=copépodos calanoideos; Misco=copépodos misceláneos; Oco=otros copépodos; Euph=eufausidos; OtZo=otros zooplancteres; FiEg=huevos de peces). 'Size(x)'= punto medio de los intervalos de talla de la anchoveta, x = 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19 cm). Day = día, Dusk = ocaso; Night = noche; Dawn = alba. 1996, 1997.....2003= años en que se realizaron los cruceros de investigación. Lat = Latitud; Lon = Longitud; DC = distancia de la costa; DiSB = ubicación respecto del borde del talud continental.

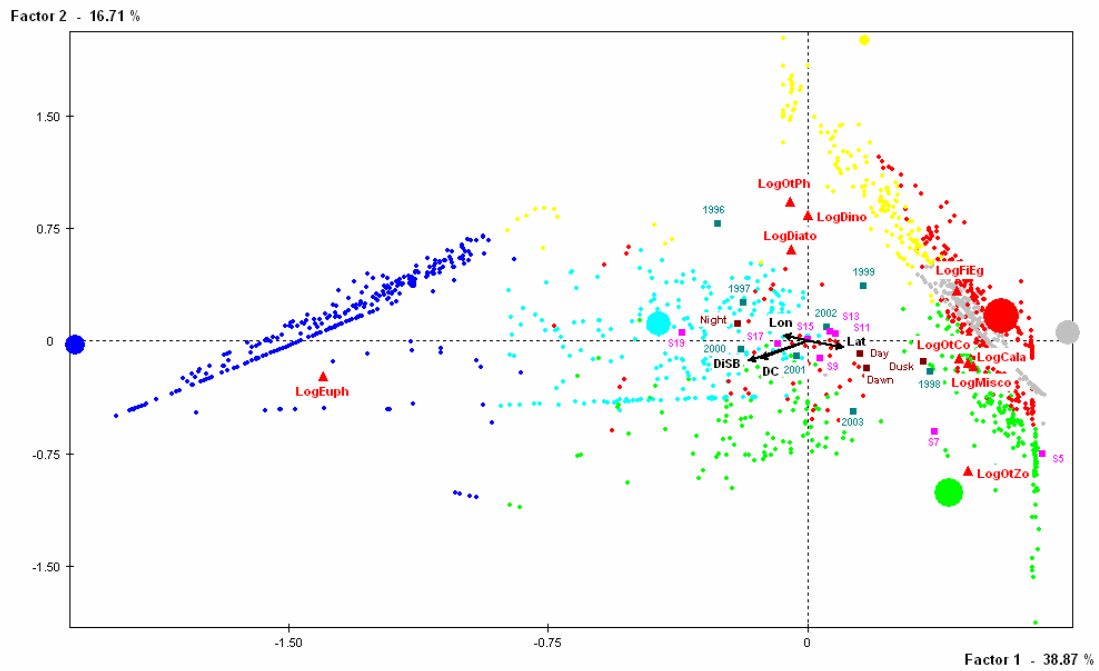


Figura 8. Proyección de los diferentes tipos de presas de la anchoveta en los dos primeros ejes determinados por el Análisis de Correspondencia simple. Cada eje muestra el porcentaje de la variación explicada en la proyección. Los seis grupos observados con diferente coloración fueron obtenidos luego de realizar el análisis de clasificación jerárquica. Para la descripción de las abreviaciones, referirse a la leyenda de la Figura 7.

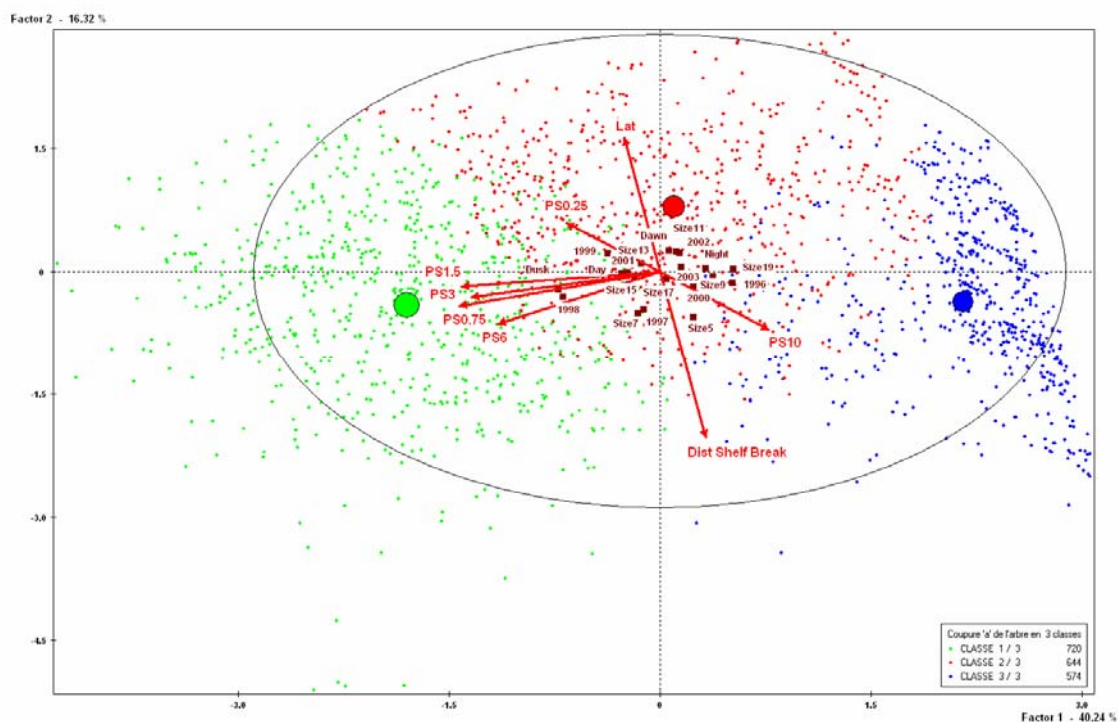


Figura 9. Proyección de las variables ambientales (latitud y distancia al borde del talud continental) y el tamaño de las presas (en μm) de la anchoveta en los dos primeros ejes determinados por el Análisis de Componente Principal. Cada eje muestra el porcentaje de la variación explicada en la proyección. Los tres grupos observados con diferente coloración fueron obtenidos luego de realizar el análisis de clasificación jerárquica. PS(x) = tamaño de la presa en x mm, x denota el punto medio del intervalo de talla de las presas en mm. Para la descripción de las demás abreviaciones, referirse a la leyenda de la Figura 7.

XII. ANEXOS

Anexo 1. Resultados (p) del análisis Post-hoc LSD Fisher por marca de clases de tamaño de la anchoveta. Las diferencias significativas están indicadas en negrita.

1a. Diatomeas

	5	7	9	11	13	15	17	19
5		0.977592	0.817008	0.330096	0.679030	0.518695	0.565502	0.580578
7	0.977592		0.789406	0.188028	0.589517	0.384316	0.443709	0.488337
9	0.817008	0.789406		0.162630	0.741791	0.426533	0.518037	0.589108
11	0.330096	0.188028	0.162630		0.111242	0.329900	0.261666	0.465953
13	0.679030	0.589517	0.741791	0.111242		0.460181	0.619498	0.723188
15	0.518695	0.384316	0.426533	0.329900	0.460181		0.831823	0.923550
17	0.565502	0.443709	0.518037	0.261666	0.619498	0.831823		0.970582
19	0.580578	0.488337	0.589108	0.465953	0.723188	0.923550	0.970582	

1.b. Copépodos calanoideos

	5	7	9	11	13	15	17	19
5		0.722494	0.905023	0.887763	0.736666	0.544613	0.419341	0.955629
7	0.722494		0.717252	0.702822	0.906062	0.792308	0.582146	0.657410
9	0.905023	0.717252		0.977270	0.678563	0.338285	0.179133	0.915597
11	0.887763	0.702822	0.977270		0.591475	0.190996	0.069015	0.877180
13	0.736666	0.906062	0.678563	0.591475		0.389261	0.147619	0.589231
15	0.544613	0.792308	0.338285	0.190996	0.389261		0.519547	0.282696
17	0.419341	0.582146	0.179133	0.069015	0.147619	0.519547		0.146655
19	0.955629	0.657410	0.915597	0.877180	0.589231	0.282696	0.146655	

1.c. Eufausidos

	5	7	9	11	13	15	17	19
5		0.895461	0.859597	0.816377	0.465126	0.068573	0.002489	0.050345
7	0.895461		0.965808	0.911922	0.414835	0.017942	0.000050	0.016067
9	0.859597	0.965808		0.931267	0.282041	0.001084	0.000000	0.002840
11	0.816377	0.911922	0.931267		0.169138	0.000008	0.000000	0.000508
13	0.465126	0.414835	0.282041	0.169138		0.000491	0.000000	0.007140
15	0.068573	0.017942	0.001084	0.000008	0.000491		0.000136	0.565180
17	0.002489	0.000050	0.000000	0.000000	0.000000	0.000136		0.072812
19	0.050345	0.016067	0.002840	0.000508	0.007140	0.565180	0.072812	

Anexo 2. Resultados del análisis Post-hoc LSD Fisher por grados de latitud. Las diferencias significativas están indicadas en negrita.

2.a. Diatomeas

	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	<4
4		0.759547	0.133842	0.665616	0.840305	0.685130	0.858824	0.647584	0.996796	0.709849	0.770713	0.757337	0.709547	0.798101	0.631380	0.755950
5	0.759547		0.043724	0.185117	0.349507	0.218362	0.390726	0.192782	0.579386	0.244140	0.325628	0.321666	0.280135	0.389911	0.283613	0.571641
6	0.133842	0.043724		0.000011	0.000071	0.000057	0.000279	0.000053	0.001417	0.000098	0.000595	0.000812	0.000666	0.002910	0.005278	0.169366
7	0.665616	0.185117	0.000011		0.574670	0.965068	0.573588	0.941379	0.350596	0.910435	0.801999	0.840579	0.943865	0.790366	0.862987	0.941541
8	0.840305	0.349507	0.000071	0.574670		0.638617	0.962107	0.564543	0.660856	0.696439	0.838262	0.812768	0.718767	0.896150	0.621293	0.818425
9	0.685130	0.218362	0.000057	0.965068	0.638617		0.630822	0.913489	0.407665	0.948297	0.841820	0.876989	0.974687	0.824856	0.845865	0.931245
10	0.858824	0.390726	0.000279	0.573588	0.962107	0.630822		0.561485	0.714924	0.684242	0.816766	0.793177	0.704633	0.873456	0.611447	0.808867
11	0.647584	0.192782	0.000053	0.941379	0.564543	0.913489	0.561485		0.358229	0.864583	0.767927	0.804095	0.900275	0.759357	0.904325	0.960547
12	0.996796	0.579386	0.001417	0.350596	0.660856	0.407665	0.714924	0.358229		0.453027	0.580883	0.567829	0.496177	0.656913	0.460727	0.719841
13	0.709849	0.244140	0.000098	0.910435	0.696439	0.948297	0.684242	0.864583	0.453027		0.890270	0.923652	0.980299	0.867678	0.813343	0.914121
14	0.770713	0.325628	0.000595	0.801999	0.838262	0.841820	0.816766	0.767927	0.580883	0.890270		0.971888	0.883650	0.966712	0.745700	0.875263
15	0.757337	0.321666	0.000812	0.840579	0.812768	0.876989	0.793177	0.804095	0.567829	0.923652	0.971888		0.913436	0.942092	0.770199	0.886921
16	0.709547	0.280135	0.000666	0.943865	0.718767	0.974687	0.704633	0.900275	0.496177	0.980299	0.883650	0.913436		0.862597	0.838487	0.923021
17	0.798101	0.389911	0.002910	0.790366	0.896150	0.824856	0.873456	0.759357	0.656913	0.867678	0.966712	0.942092	0.862597		0.735662	0.863443
18	0.631380	0.283613	0.005278	0.862987	0.621293	0.845865	0.611447	0.904325	0.460727	0.813343	0.745700	0.770199	0.838487	0.735662		0.991500
<4	0.755950	0.571641	0.169366	0.941541	0.818425	0.931245	0.808867	0.960547	0.719841	0.914121	0.875263	0.886921	0.923021	0.863443	0.991500	

2.b. Copépodos calanoideos

	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	<4
4		0.928509	0.841849	0.194111	0.902376	0.934602	0.903505	0.928080	0.869046	0.774042	0.900734	0.618336	0.951245	0.997010	0.843578	0.832007
5	0.928509		0.612082	0.015089	0.699293	0.983027	0.711656	0.757595	0.660124	0.521935	0.958178	0.346707	0.809841	0.895686	0.871724	0.761929
6	0.841849	0.612082		0.012880	0.854344	0.550595	0.865801	0.823618	0.943442	0.849597	0.530513	0.555307	0.807232	0.732318	0.561097	0.910121
7	0.194111	0.015089	0.012880		0.004406	0.002753	0.008794	0.010813	0.013688	0.032108	0.005460	0.146711	0.023821	0.026621	0.036669	0.532179
8	0.902376	0.699293	0.854344	0.004406		0.648251	0.999189	0.948536	0.919454	0.709694	0.617209	0.443985	0.914792	0.827546	0.627311	0.867644
9	0.934602	0.983027	0.550595	0.002753	0.648251		0.670132	0.728638	0.610809	0.454141	0.931954	0.281355	0.796729	0.897235	0.845977	0.762527
10	0.903505	0.711656	0.865801	0.008794	0.999189	0.670132		0.951165	0.925727	0.728769	0.636328	0.468367	0.918374	0.834283	0.636601	0.868785
11	0.928080	0.757595	0.823618	0.010813	0.948536	0.728638	0.951165		0.881454	0.696077	0.688765	0.451640	0.962366	0.877263	0.672069	0.853588
12	0.869046	0.660124	0.943442	0.013688	0.919454	0.610809	0.925727	0.881454		0.801984	0.583580	0.525578	0.857666	0.779575	0.597291	0.892663
13	0.774042	0.521935	0.849597	0.032108	0.709694	0.454141	0.728769	0.696077	0.801984		0.443195	0.685400	0.694640	0.632304	0.490664	0.959263
14	0.900734	0.958178	0.530513	0.005460	0.617209	0.931954	0.636328	0.688765	0.583580	0.443195		0.281850	0.752832	0.847599	0.899003	0.741825
15	0.618336	0.346707	0.555307	0.146711	0.443985	0.281355	0.468367	0.451640	0.525578	0.685400	0.281850		0.469446	0.431356	0.346176	0.919293
16	0.951245	0.809841	0.807232	0.023821	0.914792	0.796729	0.918374	0.962366	0.857666	0.694640	0.752832	0.469446		0.919553	0.715554	0.841760
17	0.997010	0.895686	0.732318	0.026621	0.827546	0.897235	0.834283	0.877263	0.779575	0.632304	0.847599	0.431356	0.919553		0.787325	0.808628
18	0.843578	0.871724	0.561097	0.036669	0.627311	0.845977	0.636601	0.672069	0.597291	0.490664	0.899003	0.346176	0.715554	0.787325		0.708508
<4	0.832007	0.761929	0.910121	0.532179	0.867644	0.762527	0.868785	0.853588	0.892663	0.959263	0.741825	0.919293	0.841760	0.808628	0.708508	

2.c. Eufausidos

	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	<4
4		0.730070	0.916962	0.850789	0.829497	0.705383	0.959556	0.989414	0.991113	0.338908	0.480613	0.865960	0.172728	0.590372	0.853931	0.000001
5	0.730070		0.417737	0.751414	0.783088	0.980977	0.590226	0.559414	0.524761	0.318812	0.570456	0.406109	0.108794	0.763782	0.479839	0.000000
6	0.916962	0.417737		0.506354	0.457547	0.304540	0.736444	0.808004	0.843267	0.025750	0.111637	0.894707	0.005676	0.252474	0.882763	0.000000
7	0.850789	0.751414	0.506354		0.949449	0.670752	0.760268	0.712107	0.663675	0.093489	0.287740	0.493632	0.021697	0.503584	0.582087	0.000000
8	0.829497	0.783088	0.457547	0.949449		0.706027	0.709370	0.664282	0.614369	0.097105	0.302265	0.455334	0.022265	0.526466	0.554114	0.000000
9	0.705383	0.980977	0.304540	0.670752	0.706027		0.490967	0.464024	0.422148	0.239456	0.520045	0.318985	0.065798	0.748652	0.426775	0.000000
10	0.959556	0.590226	0.736444	0.760268	0.709370	0.490967		0.939274	0.896521	0.059946	0.200691	0.679380	0.013859	0.381214	0.721679	0.000000
11	0.989414	0.559414	0.808004	0.712107	0.664282	0.464024	0.939274		0.960644	0.061153	0.193687	0.739020	0.014575	0.362642	0.764454	0.000000
12	0.991113	0.524761	0.843267	0.663675	0.614369	0.422148	0.896521	0.960644		0.048652	0.169144	0.767304	0.011226	0.333493	0.787084	0.000000
13	0.338908	0.318812	0.025750	0.093489	0.097105	0.239456	0.059946	0.061153	0.048652		0.661798	0.043270	0.422182	0.524934	0.116615	0.000001
14	0.480613	0.570456	0.111637	0.287740	0.302265	0.520045	0.200691	0.193687	0.169144	0.661798		0.133350	0.252024	0.814828	0.227721	0.000000
15	0.865960	0.406109	0.894707	0.493632	0.455334	0.318985	0.679380	0.739020	0.767304	0.043270	0.133350		0.010787	0.258205	0.963265	0.000000
16	0.172728	0.108794	0.005676	0.021697	0.022265	0.065798	0.013859	0.014575	0.011226	0.422182	0.252024	0.010787		0.205667	0.040396	0.000005
17	0.590372	0.763782	0.252474	0.503584	0.526466	0.748652	0.381214	0.362642	0.333493	0.524934	0.814828	0.258205	0.205667		0.341645	0.000000
18	0.853931	0.479839	0.882763	0.582087	0.554114	0.426775	0.721679	0.764454	0.787084	0.116615	0.227721	0.963265	0.040396	0.341645		0.000000
<4	0.000001	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000005	0.000000	0.000000	0.000000

Anexo 3. Resultados (p) del análisis Post-hoc LSD Fisher según distancia de la costa. Las diferencias significativas están indicadas en negrita.

3.a. Diatomeas

	20	60	100	>200	140	180
20		0.454176	0.371222	0.407301	0.160255	0.345861
60	0.454176		0.173370	0.275007	0.075921	0.220751
100	0.371222	0.173370		0.682733	0.569918	0.636526
>200	0.407301	0.275007	0.682733		0.946755	0.985028
140	0.160255	0.075921	0.569918	0.946755		0.922757
180	0.345861	0.220751	0.636526	0.985028	0.922757	

3.b. Copéodos calanoideos

	20	60	100	>200	140	180
20		0.156090	0.227573	0.725896	0.993899	0.407310
60	0.156090		0.965007	0.838068	0.347099	0.840402
100	0.227573	0.965007		0.857901	0.394244	0.825901
>200	0.725896	0.838068	0.857901		0.751227	0.760929
140	0.993899	0.347099	0.394244	0.751227		0.458774
180	0.407310	0.840402	0.825901	0.760929	0.458774	

3.c. Eufausidos

	20	60	100	>200	140	180
20		0.000002	0.027474	0.004231	0.083516	0.126072
60	0.000002		0.071655	0.352200	0.100480	0.579742
100	0.027474	0.071655		0.073932	0.932351	0.676996
>200	0.004231	0.352200	0.073932		0.077237	0.260338
140	0.083516	0.100480	0.932351	0.077237		0.652354
180	0.126072	0.579742	0.676996	0.260338	0.652354	

Anexo 4. Resultados del análisis Post-hoc (p) LSD Fisher según distancia al borde de la plataforma continental. Las diferencias significativas están indicadas en negrita.

4.a. Diatomeas

	Exterior	Interior
Exterior		0.724598
Interior	0.724598	

4.b. Copépodos calanoideos

	Exterior	Interior
Exterior		0.323366
Interior	0.323366	

4.c. Eufausidos

	Exterior	Interior
Exterior		0.000054
Interior	0.000054	

Anexo 5. Resultados (p) del análisis Post-hoc LSD Fisher según períodos horarios. Las diferencias significativas están indicadas en negrita.

5.a. Diatomeas

	Noche	Día	Ocaso	Alba
Noche		0.563131	0.006741	0.685564
Día	0.563131		0.002944	0.904269
Ocaso	0.006741	0.002944		0.031434
Alba	0.685564	0.904269	0.031434	

5.b. Copépodos calanoideos

	Noche	Día	Ocaso	Alba
Noche		0.002831	0.053529	0.894870
Día	0.002831		0.905805	0.118271
Ocaso	0.053529	0.905805		0.160554
Alba	0.894870	0.118271	0.160554	

5.c. Eufausidos

	Noche	Día	Ocaso	Alba
Noche		0.045177	0.023645	0.003488
Día	0.045177		0.307014	0.056257
Ocaso	0.023645	0.307014		0.361796
Alba	0.003488	0.056257	0.361796	