



UNIVERSIDAD PERUANA  
**CAYETANO HEREDIA**

HÁBITAT TRÓFICO Y RELACIONES  
ALIMENTICIAS DE PECES COSTEROS  
EN EL NORTE DEL ECOSISTEMA DE  
LA CORRIENTE DE HUMBOLDT

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR

ALDO EUGENIO ROQUE VENTURA

LIMA – PERÙ

2017



**ASESOR DE LA TESIS**

Pepe Espinoza Silvera

PhD en Biología marina

Laboratorio de Ecología trófica - Instituto del Mar del Perú

Profesor de la Maestría en Ciencias del Mar - Universidad Peruana Cayetano

Heredia

**CO – ASESOR DE LA TESIS**

Jorge Tam Málaga

PhD en Oceanografía

Laboratorio de Modelado Oceanográfico, Ecosistémico y del Cambio Climático

(LMOECC) – Instituto del Mar del Perú

Profesor de la Maestría en Ciencias del Mar - Universidad Peruana Cayetano

Heredia

## AGRADECIMIENTOS

La realización del presente trabajo fue posible gracias al apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONCYTEC) a través del programa de financiamiento de becas de posgrado; a quienes agradezco por el apoyo y la confianza depositada.

Al Instituto del Mar del Perú y al programa marino BMAP, que permitieron y facilitaron la realización de este proyecto. Un agradecimiento especial al Dr. Pepe Espinoza y al Dr. Jorge Tam por sus consejos, paciencia y buen humor para encaminar y enriquecer este proyecto. También a los miembros del jurado por sus importantes aportes y observaciones para la mejora de este trabajo.

A los profesores y compañeros de la programa de maestría de Ciencias de Mar, por las enseñanzas brindadas dentro y fuera del aula. A los integrantes del laboratorio de Ecología trófica muchas gracias, de manera muy especial a Lucia, Daniela, Miriam, Christina, Renni y Eduardo, con quienes compartí momentos divertidos dentro y fuera de laboratorio.

A Mirian por creer en mí, mucho antes de empezar este proyecto, por ser mi compañera, consejera, psicoanalista. Gracias por brindarme tu confianza y cariño.

Finalmente, agradezco a mi familia y su apoyo incondicional, mis padres Vitalia (wini) y Eugenio (ñeño), mis hermanas Sandra (minis), Denisse (potris), a los pequeños integrantes Piero, Adriano y a Mateo, el más pequeño de todos.

## RESUMEN

El presente trabajo investiga la dieta y hábitat trófico de cinco peces costeros: suco (*Paralonchurus peruanus*), cabinza (*Isacia conceptionis*), lorna (*Sciaena deliciosa*), cabrilla (*Paralabrax humeralis*) y cachema (*Cynoscion analis*), a partir de las características de sus presas. Los hábitos alimenticios fueron descritos en cuatro localidades: Melchorita (13° LS), Callao (12° LS), Chimbote (9° LS) y Sta. Rosa (7° LS). La composición funcional de la dieta fue evaluada en Callao, empleando siete rasgos funcionales de las presas consumidas entre la primavera 2015 y el invierno 2016. Los hábitos alimenticios de cada depredador variaron entre localidades. Frente a Callao, la composición de presas fue variable entre temporadas; pero, la composición funcional describió patrones alimenticios de alta similitud en cada depredador, con diferencias interespecíficas en su diversidad funcional ( $Q_P$ ) que no fueron detectadas con la diversidad taxonómica (H) o la riqueza específica (S). Se identificaron cuatro grupos tróficos según la contribución de presas bentónicas y pelágicas: 1) bentófago (*P. peruanus*), 2) nectófago (*C. analis*), 3) bento-nectófago (*I. conceptionis*, *S. deliciosa*) y 4) necto-bentófago (*P. humeralis*); mientras que la localización, forma de vida y el tipo de movimiento de las presas identificó que las diferencias en el hábitat trófico entre depredadores estuvieron asociadas tanto a las fuentes bentónicas y pelágicas, como al tipo de sustrato (fondo blando – fondo duro). La diversidad funcional asociada al hábitat de las presas ( $Q_h$ ) fue mayor en *I. conceptionis* y *S. deliciosa* y vinculada a una mayor dinámica del hábitat trófico. Los cambios en la composición funcional de la dieta entre depredadores estuvieron asociados a diferencias interespecíficas en la contribución de presas bentónicas y pelágicas;

describió la dinámica del hábitat trófico para cada depredador y su impacto potencial sobre la funcionalidad de las comunidades macrobentónicas.

Palabras clave: hábitat trófico, peces costeros, hábitos alimenticios, rasgos funcionales.

## ABSTRACT

The present study investigates the diet and trophic habitat in five coastal fishes: suco (*Paralonchurus peruanus*), cabinza (*Isacia conceptionis*), lorna (*Sciaena deliciosa*), cabrilla (*Paralabrax humeralis*) and cachema (*Cynoscion analis*) based on the characteristics of their prey. The feeding habits were described in four localities: Melchorita (13° LS), Callao (12° LS), Chimbote (9° LS) and Sta. Rosa (7° LS). The functional composition of the diet was evaluated using seven functional traits of the prey consumed between spring 2015 and winter 2016 at Callao. The feeding habits showed changes among localities of each predator. In Callao, the composition of prey changes among seasons. Nevertheless, the functional trait composition described high similarity food patterns in each predator with interspecific differences in functional diversity ( $Q_P$ ) that were not detected with taxonomic diversity (H) or the richness (S). Four trophic groups were identified according to the contribution of benthic and pelagic prey: 1) benthophagous (*P. peruanus*), 2) nektophagous (*C. analis*), 3) benthonektophagous (*I. conceptionis*, *S. deliciosa*) and 4) nekto-benthophagous (*P. humeralis*); while the location, lifestyle and type of movement of the prey identified that the differences in trophic habitat among predators were associated with both benthic and pelagic sources and to the type of substrate (soft bottom - hard bottom). The functional diversity associated with the habitat of the prey ( $Q_h$ ) was higher in *I. conceptionis* and *S. deliciosa* and linked to a high dynamics of the trophic habitat. The changes in the functional composition of the diet among predators were associated with interspecific differences in the contribution of

benthic and pelagic prey, described the trophic habitat dynamics for each predator and its potential impact on the functionality of macrobenthic communities.

Key word: trophic habit, coast fishes, feeding habits, functional traits



## CONTENIDO

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>2. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN</b> .....	3
2.2. Planteamiento del problema .....	3
2.3. Marco teórico .....	5
2.3.1. Hábitat trófico y repartición de recursos.....	5
2.3.2. Nicho trófico e interacciones interespecificas .....	8
2.3.3. Uso de rasgos funcionales en ecología trófica.....	9
2.4. Justificación del estudio .....	13
2.5. Objetivos .....	14
2.6. Hipótesis .....	15
<b>3. METODOLOGÍA</b> .....	16
3.1. Diseño de estudio. ....	16
3.1.1. Población de estudio .....	16
3.1.2. Muestra .....	16
3.2. Operacionalización de variables.....	17
3.3. Área de estudio .....	18
3.4. Periodo de Estudio.....	20
3.5. Procedimientos y técnicas .....	21
3.5.1. Metodología de muestreo.....	21
3.5.2. Análisis de laboratorio .....	21
3.6. Plan de análisis de los datos .....	22
3.6.1. Caracterización de las condiciones ambientales.....	23
3.7. Procesamiento de los datos de la dieta .....	24

3.7.1. Composición de la dieta.....	24
3.7.2. Posición trófica .....	25
3.7.3. Grupos tróficos de depredadores .....	26
3.7.4. Amplitud del nicho trófico y sobreposición del nicho trófico .....	27
3.7.5. Composición de rasgos funcionales de las presas .....	29
3.7.6. Relación entre la riqueza y la diversidad funcional de la dieta .....	32
3.7.7. Hábitat trófico de los depredadores .....	33
3.7.7.1. Hábitat de las presas.....	33
3.7.7.2. Rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas .....	34
3.7.8. Posición trófica y consumo de recursos alimenticios .....	35
<b>4. RESULTADOS .....</b>	<b>36</b>
4.1 Condiciones ambientales .....	36
4.2. Composición taxonómica de la dieta.....	38
4.2.1. Composición de presas .....	38
4.2.2. Posición trófica .....	47
4.2.3. Grupos tróficos de depredadores .....	49
4.3. Composición funcional de la dieta .....	54
4.3.1. Composición de rasgos funcionales.....	54
4.3.2. Relación entre la riqueza y la diversidad funcional de la dieta .....	57
4.4. Hábitat trófico de los depredadores .....	60
4.4.1. Hábitat de las presas .....	60
4.4.2. Rasgos funcionales asociados a hábitat de las presas .....	64
<b>5. DISCUSIÓN .....</b>	<b>71</b>
5.1. Zona costera y recursos costeros. ....	71

5.2. Composición de presas .....	71
5.3. Grupos tróficos de depredadores basados en la composición de presas ....	75
5.4. Composición de rasgos funcionales .....	77
5.5. Relación entre la riqueza y la diversidad funcional .....	78
5.6. Hábitat trófico de los depredadores .....	80
5.6.1. Rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas .....	83
5.6.2. Consumo de recursos alimenticios y posición trófica. ....	86
<b>6. CONCLUSIONES .....</b>	<b>87</b>
<b>7. RECOMENDACIONES .....</b>	<b>89</b>
<b>8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>90</b>
<b>9. ANEXOS.....</b>	<b>106</b>

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución general de los principales recursos pesqueros frente al sector norte del ecosistema de la corriente de Humboldt. Modificado y traducido de Tarazona <i>et al.</i> (2003). .....	7
Figura 2. Rasgos funcionales y algunas funciones del ecosistema bentónico. Tomado de Hewitt <i>et al.</i> (2014). .....	10
Figura 3. A) Especies objeto de estudio y B) Localidades evaluadas (Sta. Rosa, Chimbote, Callao, Melchorita) y rango generalizado de distribución en el pacifico sureste (en rojo), esquematizado a partir de las observaciones de Chirichigno y Cornejo (2001), Chirichigno y Vélez (1998). .....	19
Figura 4. Zonas de pesca frente a Callao. Adaptado de Fernández (2014) y Arguelles <i>et al.</i> (2010). .....	19
Figura 5. Plan de análisis generalizado para la caracterización de la dieta y del hábitat trófico de los peces costeros frente a Callao. El procesamiento de los datos se detalla en la sección 3.7. ....	23
Figura 6. Esquema conceptual del enfoque basado en rasgos funcionales. La contribución en peso (W) obtenido desde la dieta (matriz A) es ponderado con la afinidad <i>a</i> de las presas a las categorías funcionales seleccionadas según la matriz de código difuso (matriz B), la suma total de los productos generan una matriz (matriz C) que resume la composición funcional de la dieta de los depredadores (Ver sección 3.7.5). .....	30
Figura 7. Anomalías en la Temperatura superficial del mar (ATSM) en las regiones El Niño durante noviembre 2015 - setiembre 2016. Tomado de la DHN: <a href="https://www.dhn.mil.pe">https://www.dhn.mil.pe</a> . .....	37
Figura 8. Índice Costero El Niño (ICEN) para el periodo 2014 – 2016, La región azul marca el periodo de estudio y la flecha roja el inicio del evento El Niño 2015-16. Datos tomados del IGP: <a href="http://www.met.igp.gob.pe/datos/icen.txt">http://www.met.igp.gob.pe/datos/icen.txt</a> . .....	37
Figura 9. Serie de tiempo para la Temperatura superficial del mar (TSM) diaria durante los eventos EN 1997-98 (azul), EN 1982-83 (rojo) y EN 2015-16 (negro) frente a dos localidades costeras. La línea verde indica la climatología para 1981-2010. Tomado de la DHN: <a href="https://www.dhn.mil.pe">https://www.dhn.mil.pe</a> . .....	38
Figura 10. Proporción de los principales grupos de presas (W% > 1%) en la dieta global de <i>P. peruanus</i> ( <i>Pp</i> ), <i>S. deliciosa</i> ( <i>Sd</i> ), <i>I. conceptionis</i> ( <i>Ic</i> ), <i>P. humeralis</i> ( <i>Ph</i> ) y <i>C. analis</i> ( <i>Ca</i> ) entre cuatro localidades (ver Tabla 1) .....	41

Figura 11. Importancia relativa (IIR% > 5%) de los principales grupos de presas (IIR% > 5%) en la dieta de <i>P. peruanus</i> , <i>S. deliciosa</i> , <i>I. conceptionis</i> , <i>P. humeralis</i> y <i>C. analis</i> frente a Callao para el periodo primavera 2015 - invierno 2016.....	43
Figura 12. Contribución de las principales presas (IIR% > 5%) en la dieta de <i>P. peruanus</i> ( <i>Pp</i> ), <i>I. conceptionis</i> ( <i>Ic</i> ), <i>S. deliciosa</i> ( <i>Sd</i> ), <i>P. humeralis</i> ( <i>Ph</i> ) y <i>C. analis</i> ( <i>Ca</i> ) frente a Callao. ....	44
Figura 13. Ocurrencia de los estadios tempranos de <i>Emerita analoga</i> , Decápodo y <i>Pinnixa</i> en la dieta de <i>I. conceptionis</i> ( <i>Ic</i> ), <i>P. humeralis</i> ( <i>Ph</i> ), <i>S. deliciosa</i> ( <i>Sd</i> ) y <i>P. peruanus</i> ( <i>Pp</i> ) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. Los colores indican estadios adulto (azul), megalopa (verde), zoea (amarillo)....	45
Figura 14. Diagrama de caja del índice de Shannon (A) y la riqueza (B) de <i>P. peruanus</i> ( <i>Pp</i> ), <i>I. conceptionis</i> ( <i>Ic</i> ), <i>S. deliciosa</i> ( <i>Sd</i> ), <i>P. humeralis</i> ( <i>Ph</i> ) y <i>C. analis</i> ( <i>Ca</i> ) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.....	46
Figura 15. Amplitud del nicho trófico (índice de Levins) de los peces costeros frente a Callao para el periodo primavera 2015 - invierno 2016. Las barras indican la desviación estándar. ....	46
Figura 16. Posición trófica (PT ± desviación estándar) calculada a partir del contenido estomacal de peces costeros frente al Callao entre temporadas. ....	48
Figura 17. Clasificación multivariada de los peces costeros en cuatro localidades costeras, basada en la composición específica de sus presas (Similitud Bray - Curtis). Las líneas rojas indican grupos significativos identificados mediante SIMPROF.....	49
Figura 18. Clasificación multivariada de peces costeros en base a la composición específica de presas frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. Los grupos identificados por SIMPROF se muestran en color rojo (grupo 1) y azul (grupo 2). ....	51
Figura 19. Clasificación multivariada de los peces costeros en base a la composición específica de presas frente a Callao. Las líneas rojas indican grupos significativos identificado mediante SIMPROF. ....	52
Figura 20. Histograma de frecuencias de los valores del índice de Pianka ( $O_{jk}$ ) simulados a partir del modelo nulo ( <i>simulated metric</i> ). La línea roja indica el valor promedio observado ( $O_{jk} = 0.43$ ) y las líneas verticales indican intervalos de confianza al 95% (segmentada) y 90% (punteada). ....	54

Figura 21. Importancia de las categorías de cada rasgo funcional (A-G) en la dieta de <i>I. conceptionis</i> ( <i>Ic</i> ), <i>S. deliciosa</i> ( <i>Sd</i> ), <i>P. humeralis</i> ( <i>Ph</i> ), <i>P. peruanus</i> ( <i>Pp</i> ) y <i>C. analis</i> ( <i>Ca</i> ), frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.....	55
Figura 22. Diagrama de caja de la diversidad funcional ( $Q_P$ ) asociada a la dieta de <i>I. conceptionis</i> ( <i>Ic</i> ), <i>S. deliciosa</i> ( <i>Sd</i> ), <i>P. humeralis</i> ( <i>Ph</i> ), <i>P. peruanus</i> ( <i>Pp</i> ) y <i>C. analis</i> ( <i>Ca</i> ) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.....	56
Figura 23. Relación entre la riqueza ( <i>S</i> ) y diversidad funcional ( $Q_P$ ) en la dieta de <i>C. analis</i> (gris), <i>P. humeralis</i> (azul), <i>P. peruanus</i> (verde), <i>S. deliciosa</i> (rojo) e <i>I. conceptionis</i> (negro), frente a Callao para el periodo primavera 2015-invierno 2016.....	57
Figura 24. Observaciones acumuladas de la riqueza ( $\blacktriangle$ ) y las diversidad funcional $Q_P$ ( $\Delta$ ) en la dieta de <i>C. analis</i> (gris), <i>P. humeralis</i> (azul), <i>P. peruanus</i> (verde), <i>S. deliciosa</i> (rojo) e <i>I. conceptionis</i> (negro), frente a Callao para el periodo primavera 2015-invierno 2016.....	58
Figura 25. Grupos tróficos de depredadores ( <i>a-d</i> ) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016, identificados a través de la ingesta de recursos bentónicos y pelágicos. ....	61
Figura 26. Ocurrencia ( $FO\% \pm$ error estándar) y peso ( $W\% \pm$ error estándar) de las presas bentónicas (barras blancas) y pelágicas (barras grises) en la dieta de los peces costeros frente al Callao. ....	63
Figura 27. Relación entre el porcentaje de presas pelágicas consumidas en la dieta y la PT de los peces costeros frente al NECH, las líneas rojas indican la tendencia de la serie de datos. ....	64
Figura 28. Clasificación multivariada de los rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas a partir de la dieta de los depredadores capturados frente a Callao para el periodo primavera 2015-invierno 2016. Las asociaciones significativas fueron identificadas mediante SIMPROF y se muestran en color rojo, azul y verde.....	65
Figura 29. Índice de Rao para los rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas ( $Q_h$ ) de <i>I. conceptionis</i> ( <i>Ic</i> ), <i>S. deliciosa</i> ( <i>Sd</i> ), <i>P. humeralis</i> ( <i>Ph</i> ), <i>P. peruanus</i> ( <i>Pp</i> ) y <i>C. analis</i> ( <i>Ca</i> ) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. ....	65
Figura 30. Comparación de los grupos tróficos de depredadores inferidos mediante la composición de presas ( <i>G1</i> , <i>G2</i> ), la ingesta de recursos bentónicos y pelágicos ( <i>a,b,c,d</i> ) y la clasificación multivariada basada en composición de	

rasgos funcionales (7 rasgos, 28 categorías) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. Las líneas rojas del CLUSTER indican grupos significativos identificados mediante SIMPROF..... 66

Figura 31. Análisis de correspondencias entre peces costeros frente al Callao a partir de los rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas consumidas (ver Tabla 13) ..... 68

Figura 32. Distribución de los sedimentos superficiales en el margen continental peruano frente a Santa Rosa (A), Chimbote (B) y Melchorita (C) (Delgado, 1987) ..... 74

Figura 33. Tipos de sustrato de las principales áreas de pesca comercial frente a la Bahía de Callao (Cisneros, 2016)..... 74

Figura 34. Relación entre la diversidad de especies y la diversidad funcional en comunidades marinas. En **A**, la diversidad funcional se incrementa linealmente con el aumento de la diversidad de especies, en **B**, **C** y **D** se muestran escenarios con distinto grado de redundancia funcional entre las especies. Adaptado de Micheli y Halpern, 2005. .... 79

Figura 35. Esquema conceptual del hábitat trófico elaborado a partir de los autovalores y autovectores (ver Tabla 13) de la composición de rasgos asociados al hábitat de las presas (ver Tabla 4) de *I. conceptionis* (*Ic*), *P. peruanus* (*Pp*), *S. deliciosa* (*Sd*), *P. humeralis* (*Ph*) y *C. analis* (*Ca*) frente a Callao para el periodo primavera 2015 - invierno 2016..... 83

Figura 36. Representación esquemática del hábitat trófico integrado para depredadores costeros frente a Callao en base al hábitat de sus presas. Esquema integrado para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. .... 86

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Estómagos colectados por localidad. Se indican coordenadas, número de estómagos con contenido ( $N_{est}$ ) y longitud total $\pm$ desviación estándar ( $LT \pm DE$ ). .....	20
Tabla 2. Posición trófica (PT) de las principales presas consumidas por peces marinos teleósteos. Valores tomados de Fishbase (Froese y Pauly, 2000).....	25
Tabla 3. Rasgos funcionales seleccionados para la caracterización funcional de la dieta de peces costeros. ....	32
Tabla 4. Rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas consumidas por peces costeros.....	35
Tabla 5. Número de especies presas por taxa en la dieta de los peces costeros frente a la corriente de Humboldt para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. .....	40
Tabla 6. Valores de Posición trófica ( $PT \pm$ desviación estándar) de los peces costeros frente a las localidades de Chimbote, Melchorita y Sta. Rosa.....	47
Tabla 7. Valores de Posición trófica ( $PT \pm$ desviación estándar) en las diferentes localidades de estudio y Posición trófica global ( $PT_{global}$ ) de cada depredador. ...	48
Tabla 8. Análisis de Similitud (ANOSIM) global y por pares de peces costeros basado en la composición específica de presas frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. ....	50
Tabla 9. Sobreposición del nicho trófico ( $O_{jk}$ ) entre peces costeros frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016).....	53
Tabla 10. Coeficientes de correlación de Spearman ( $\rho$ ) y su significancia ( $p$ -value) entre la riqueza (S), diversidad taxonómica (H) y diversidad funcional ( $Q_p$ ) de la dieta de los depredadores costeros frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. ....	57
Tabla 11. Coeficiente de correlación de Spearman ( $\rho$ ) y su significancia ( $p$ -value) entre la matriz de composición de presas y composición de rasgos funcionales obtenidos desde la rutina RELATE para los peces capturados frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. ....	60
Tabla 12. Análisis de varianza (PERMANOVA) basado en la composición de rasgos funcionales entre depredadores capturados frente a Callao (primavera 2015 – invierno 2016).....	67



Tabla 13. Autovalores y autovectores del análisis de correspondencia de la composición de rasgos funcionales en la dieta de peces costeros frente a Callao entre temporadas .....	69
---	----

## 1. INTRODUCCIÓN

La ictiofauna participa en una serie de procesos ecológicos que determinan su contribución a los servicios ecosistémicos (Villéger *et al.*, 2017). Desde una perspectiva trófica, participan activamente en la regulación de las redes alimenticias, al actuar como consumidores o como presas, influyendo así en la estabilidad, resiliencia y la dinámica del ecosistema (Holmlund y Hammer, 1999).

La alimentación de los peces garantiza su crecimiento, reproducción y supervivencia; y además, brinda importantes indicios de interacciones ecológicas claves para la estructuración de las comunidades acuáticas (Berrios y Vargas, 2004; Nagelkerken *et al.*, 2006; Musseau *et al.*, 2015; Choy *et al.*, 2015; Shaw *et al.*, 2016).

La ictiofauna asociada a los fondos marinos reúne a un conjunto importante de depredadores, capaces de vincular las redes alimenticias bentónicas y pelágicas (Rooney y McCaann, 2012; Baustian *et al.*, 2014); la incorporación de una o ambas fuentes, refleja no solo su dinámica alimenticia, sino que provee información relevante de su hábitat trófico; es decir, de aquella fracción del hábitat del depredador involucrada directamente en su alimentación.

La composición de presas es el método más común para interpretar el hábitat trófico de un depredador; sin embargo, puede resultar una tarea compleja, considerando que la dieta es el resultado de múltiples factores, propios o ajenos al depredador, tales como sus adaptaciones morfológica o de comportamiento a lo largo de su ciclo de vida, o la variabilidad espacio-temporal de las presas (Ángel y Ojeda, 2001; Link y Garrison, 2002).

Ante ello, el presente trabajo incorpora dos enfoques complementarios, el método clásico basado en el análisis taxonómico de la dieta y el uso de múltiples características de las presas, para una interpretación integrada de la dieta y del hábitat trófico en especies costeras de importancia comercial que cohabitan los fondos someros en el sector norte del Ecosistema de la corriente de Humboldt.

## **2. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN**

### **2.2. Planteamiento del problema**

El sector norte del ecosistema de la corriente de Humboldt (NECH), ubicado a lo largo de la costa peruana, se caracteriza por intensos procesos de surgencia costera (Messiè y Chávez, 2015; Carr, 2002) y una zona mínima de oxígeno extensa y somera (Fuenzalida *et al.*, 2009), condiciones que en conjunto sustentan importantes poblaciones de recursos pesqueros (Bakun y Weeks, 2008).

La ictiofauna asociada a los fondos marinos, en diferentes profundidades, reúne a un grupo de especies que actúan como importantes depredadores de las comunidades bentónicas (Mauchline y Gordon, 1991). Frente al NECH, los peces costeros se localizan dentro de la zona nerítica, la zona más cercana al litoral, ocupando principalmente los ambientes someros, en contraste a aquellas especies que pueden ocupar profundidades mayores, como por ejemplo la merluza peruana *Merluccius gayi* (Castillo *et al.*, 1995).

Los hábitos alimenticios de los peces costeros frente al NECH han sido cuantificados exclusivamente a través de la composición taxonómica de sus presas, por medio de la cual se han explorado interacciones intra e interespecificas (Bouchon, 1988; Blaskovic *et al.*, 2007a y b; Llanos *et al.*, 2009), cambios estacionales de la dieta (Fernández, 2014) y cambios interanuales relacionados principalmente con la ocurrencia de eventos El Niño (Sánchez *et al.*, 1985; Hoyos *et al.*, 1985; Tarazona *et al.*, 1988). De estos estudios se reconoce la alta variabilidad espacio - temporal de las presas y, de manera indirecta, que la dinámica en la alimentación en este grupo de peces está sustentada por fuentes

alimenticias bentónicas y/o pelágicas (*e.g.* Hoyos *et al.*, 1985); sin embargo, aún no existen estudios enfocados en determinar la importancia de estas fuentes alimenticias. Abordar los hábitos alimenticios de los peces costeros desde la perspectiva del consumo de recursos bentónicos y/o pelágicos ofrece una aproximación general al hábitat utilizado para su alimentación; es decir, el hábitat trófico del depredador; y que para los peces costeros que cohabitan el NECH, resulta en un aspecto poco explorado de su ecología trófica.

El hábitat trófico de un depredador puede inferirse a través de las características ecológicas o morfológicas de sus presas (Sánchez – Hernández *et al.*, 2011); dado que estas son el resultados de adaptaciones y pueden brindar una información generalizada del hábitat que comúnmente ocupan, tal y como sucede con la mayoría de invertebrados acuáticos (Costello *et al.*, 2015; Townsend y Hildrew, 1994), y que resultan ser los componentes mayoritarios en la dieta de los peces costeros. El enfoque basado en rasgos (*biological traits*) aprovecha de manera sistemática estas características, transforma la identidad taxonómica de una especie en un conjunto de atributos medibles (Cadotte *et al.*, 2011); proporcionando así una imagen más funcional de un ensamble, convirtiéndose en una herramienta relevante para estudios trofodinámicos; sin embargo, aún no ha sido empleada para describir de manera integrada la dieta y el hábitat trófico de la ictiofauna que cohabita los fondos someros del NECH. Las preguntas a responder bajo este contexto están enfocadas en si las características de las presas consumidas pueden describir el hábitat trófico de los peces costeros que cohabitan el NECH, ofrecer generalidades sobre la interacción predador - presa y la forma en que interaccionan los depredadores bentónicos.

## **2.3. Marco teórico**

### **2.3.1. Hábitat trófico y repartición de recursos**

El concepto de hábitat hace referencia al lugar ocupado por un organismo para vivir (Odum, 1971) y está configurado por los diferentes requerimientos que garanticen la supervivencia del organismo (Krausman, 1999), y que pueden ser de naturaleza abiótica (*e.g.* temperatura) o biótica (*e.g.* depredación). A lo largo de su ciclo de vida, una especie cambia o intercala el hábitat que ocupa, usándolo para la reproducción, anidación, protección o alimentación; esto genera entonces compartimientos del hábitat del organismo, aunque no necesariamente en el espacio físico ocupado.

El hábitat trófico de un depredador es definido aquí como el entorno físico ocupado durante su alimentación; es una fracción del hábitat total de un organismo y puede corresponderse con el hábitat de la fuente alimenticia. La identificación de estas fuentes y la capacidad de los organismos para conseguirlas ofrecen señales clave sobre sus patrones de movimiento, uso y preferencias del hábitat trófico (Jaksic y Marone, 2007; Smith y Smith, 1998).

Junto con los recursos alimenticios, la repartición del hábitat trófico juega un rol fundamental en la estructuración, distribución y la persistencia de las comunidades naturales (Schoener, 1974; Pianka, 1973). Para los peces que habitan los diferentes ecosistemas acuáticos, la segregación del hábitat trófico ha sido explorado mediante técnicas de visualización *in situ* (Aranha *et al.*, 1998; Gibran, 2007; Cisternas y Sielfeld, 2008; Fitzpatrick *et al.*, 2012; Honda *et al.*, 2013), con tecnología de teledetección (Honda *et al.*, 2016), a través de la dieta

(Sala y Ballesteros, 1997; Hoyos *et al.*, 1985) y dentro de esta última, mediante las características de las presas consumidas (Sánchez-Hernández *et al.*, 2012a y b, 2011).

Si bien la repartición del recurso alimenticio es el factor más relevante en la estructuración comunitaria, y que permite la coexistencia de especies al disminuir la competencia (Ross, 1986); los cambios en el uso del hábitat trófico en peces han sido reconocido en algunas comunidades como un mecanismo que permite la coexistencia y que parece actuar de manera complementaria a la repartición del alimento (Ebeling y Hixon, 1991; Sala y Ballesteros, 1997).

La ictiofauna asociada a los ambientes someros del NECH ocupa diversos ambientes (Figura 1) que pueden resumirse según Cervigón y Fischer (1979) en dos tipos generales: 1) pelágico costero, para aquellas especies que se encuentran asociadas a las capas de agua superficial y ubicadas sobre la plataforma y 2) Bentónico de plataforma, para aquellas especies que se encuentra sobre el sustrato o asociado al mismo. Ambos tipos de hábitats no solo identifican los espacios físicos comúnmente ocupados por la ictiofauna; representan también, en la mayoría de casos, las fuentes de alimentación.

Una clasificación de los hábitos alimenticios siguiendo este esquema puede determinar grupos alimenticios tales como bentófagos, necto-bentofagos, zooplancto-bentófagos o bento-nectófagos, según la importancia de presas bentónicas, planctónicas y del necton en la dieta, un ejemplo de tal categorización ha sido descrita para la ictiofauna que habita sobre el talud continental de Brasil (São Clemente, 2014). Los hábitos alimenticios descritos en algunas especies

costeras frente al NECH también guardan relación con el hábitat trófico utilizado; así por ejemplo, Hoyos *et al.* (1985) clasifican la alimentación de peces costeros en ambientes someros de la costa central (bahía de Ancón, 11° S) en seis tipos: 1) planctófago, 2) bentófago de fondo blando 3) bentófago de fondo duro, 4) carnívoros en la columna de agua e ictiófago, 5) omnívoro y 6) detritívoro.

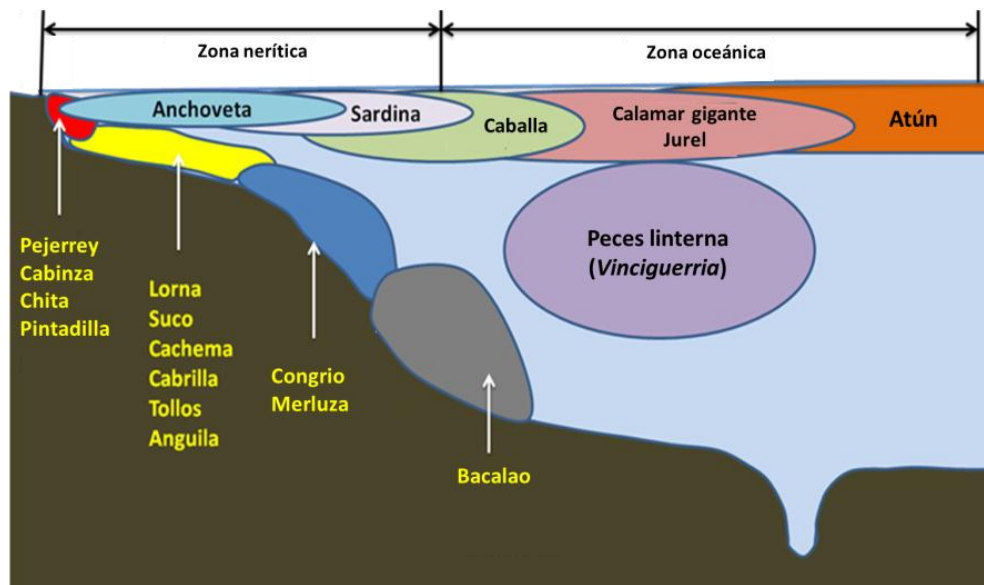


Figura 1. Distribución general de los principales recursos pesqueros frente al sector norte del ecosistema de la corriente de Humboldt. Modificado y traducido de Tarazona *et al.* (2003).

En ambos casos, la categorización de los depredadores considerando su fuente alimenticia demuestra que el hábitat trófico es un componente relevante para entender las interacciones ecológicas y que requiere ser descrito para entender el comportamiento alimenticio de los peces costeros.



### 2.3.2. Nicho trófico e interacciones interespecíficas

El concepto de nicho trófico fue formalmente introducido en la década de los setenta bajo el término *espacio del nicho trófico* por Cohen (1977) y definido como el sub-espacio del nicho ecológico (Hutchinson's, 1957) de relevancia trófica. Es el componente o dimensión del nicho comprometido en la utilización de recursos alimenticios y refleja la posición funcional que ocupa una especie o grupo de especies en la estructura trófica de una comunidad.

Dos parámetros frecuentes en su cuantificación son 1) la amplitud del nicho trófico y 2) la sobreposición del nicho trófico (Colwell y Futuyma, 1971). La amplitud del nicho trófico de un consumidor, en términos de preferencias alimenticias, estima su grado de especialización; mientras que la sobreposición del nicho trófico explora el uso conjunto de los recursos entre dos o más consumidores, lo que revela la forma en la que interactúan.

La sobreposición del nicho trófico puede inferir entonces, el grado de segregación de los recursos alimenticios dentro una comunidad, indicando posibles relaciones de competencia o repartición de recursos (Hielscher *et al.*, 2015; Polačik *et al.*, 2014; Correa *et al.*, 2011; Mason *et al.*, 2011; Mikkelsen, 2005; Silvertown, 2004). Ambos parámetros han sido comúnmente descritos a través del análisis del contenido estomacal, considerando la similitud en la composición de la dieta o el tamaño de las presas consumidas (Elliot y McLusky, 2002); mediante el uso de isotopos estables y la cuantificación del nicho isotópico (Bearhop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007; Jackson *et al.*, 2011); y a través de los rasgos funcionales

de los consumidores o sus principales presas (Mouillot *et al.*, 2005; Sánchez-Hernández *et al.*, 2011; Elleouet *et al.*, 2014; Rodríguez-Lozano *et al.*, 2016).

Dentro de los ecosistemas marinos, la repartición de recursos ha sido considerado el factor de mayor importancia para la estructuración de las comunidades de peces, haciendo posible su coexistencia (Ross, 1986); este patrón de estructuración ha sido observado en diversas comunidades del ecosistema de la corriente de Humboldt caracterizadas por una baja sobreposición del nicho trófico entre los depredadores (Tarazona *et al.*, 1988; Varas y Ojeda, 1990; Cifuentes y Vargas 1998; Medina *et al.*, 2004; Pérez-Matus *et al.*, 2012; Cornejo-Acevedo *et al.*, 2014), y permitiendo en algunos casos la identificación de grupos tróficos (Hoyos *et al.*, 1985; Berrios y Vargas, 2004; Medina *et al.*, 2004); por el contrario, cuando la sobreposición del nicho trófico es alta y los recursos alimenticio son compartidos, la coexistencia de los depredadores ha sido asociada a un uso diferencial del hábitat trófico (Vargas *et al.*, 1999a; Quijada y Cáceres, 2000; Cisternas y Sielfeld, 2008).

### **2.3.3. Uso de rasgos funcionales en ecología trófica**

Los rasgos funcionales refieren a aquellas características o atributos fenotípicos de tipo morfológico, reproductivo o de comportamiento que identifica a una especie más allá de su identidad taxonómica (Díaz y Cabido, 2001; Violle *et al.*, 2007; Reiss *et al.*, 2009; Cadotte *et al.*, 2011), reflejando sus requerimientos, adaptaciones e historia de vida.

Estos atributos permiten esclarecer el rol funcional de un organismo dentro del ecosistema en base a su contribución o participación en determinados procesos ecológicos, que pueden ser inferidos a partir de estos rasgos (Figura 2), así por ejemplo, el macrozoobentos participa en la transferencia de materia, secuestro de carbono, producción secundaria, entre otros (Graf, 1992; Snelgrove 1999). La influencia de la biodiversidad sobre el funcionamiento del ecosistema es ampliamente reconocida en ambientes terrestres y marinos; y el uso de rasgos funcionales provee señales que vinculan la estructura comunitaria al funcionamiento del ecosistema (Bremner, 2008; Schmitz *et al.*, 2015; Gusmao, 2017).

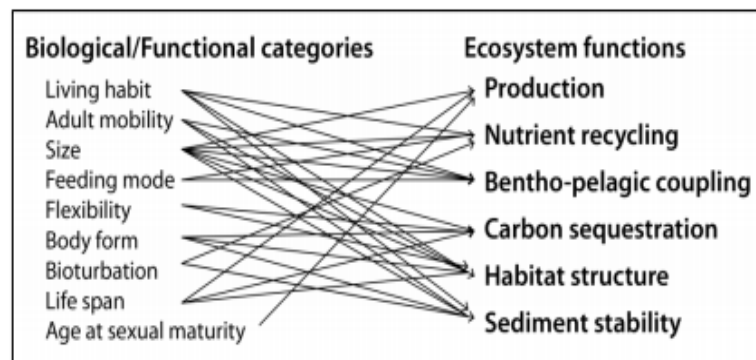


Figura 2. Rasgos funcionales y algunas funciones del ecosistema bentónico. Tomado de Hewitt *et al.* (2014).

Desde su introducción en el estudio de comunidades bentónicas marinas (Bremner *et al.*, 2003, 2006), la asignación de rasgos funcionales ha ganado interés como enfoque de análisis complementario al taxonómico en diferentes comunidades ecológicas y como una aproximación a la diversidad funcional (Bremner *et al.*, 2006; Törnroos y Bondsdorff, 2012; Pomerleau *et al.*, 2015; Hébert *et al.*, 2016).

Frente a las costas del Pacífico sureste por ejemplo; este enfoque ha contribuido a la comprensión de la estructura, organización funcional y la respuesta de las comunidades bentónicas a cambios en el ambiente (Pacheco *et al.*, 2010, 2013; Lomovasky *et al.*, 2011).

Diversos estudios han demostrado que la composición de rasgos funcionales puede también brindar señales para la comprensión de algunas interacciones ecológicas (Mouillot *et al.*, 2005; Lidgard, 2008; Rossberg *et al.*, 2010; Nordström *et al.*, 2015; Gravel *et al.*, 2016). Bajo este contexto, el enfoque basado en rasgos funcionales puede brindar generalidades en la interacción depredador – presa a través del uso de múltiples rasgos, ayudando a identificar diferencias funcionales entre grupos alimenticios (Nordström *et al.*, 2015).

Aquí existen dos perspectivas para explorar dicha interacción: *a)* desde el depredador y/o *b)* desde la presa. Los rasgos funcionales de los depredadores utilizados en la caracterización de sus hábitos alimenticios han sido comúnmente aproximados desde sus características morfológicas; así por ejemplo, el tamaño y la abertura de la boca suelen revelar indicios sobre el tamaño máximo que pueden alcanzar las presas (Boubee y Ward, 1997). Estas y otras características (*e.g.* posición de la boca, edad de primera madurez, migraciones verticales, locomoción, etc.) han sido ampliamente consideradas para identificar grupos tróficos en diversos ecosistemas acuáticos (Moulliot *et al.*, 2007; Albouy *et al.*, 2011; Brind`Amour *et al.*, 2011; Reece *et al.*, 2013; Bridge *et al.*, 2016; Mindel *et al.*, 2016).

Las características de las presas, por otro lado, permiten aproximar aspectos vinculados a la alimentación con mayor precisión que el enfoque basado en su identidad (taxonómica); permitiendo describir procesos asociados a la selección de presas (Rodríguez-Lozano *et al.*, 2016; Wiegel, 2017), vulnerabilidad de los recursos a la depredación (Klecka y Boukal, 2013; Green y Côté, 2014) y el uso del hábitat trófico por diversos depredadores en distintos ecosistemas acuáticos (Sánchez-Hernández *et al.*, 2011, 2012b; Klecka y Boukal, 2013; Olivera 2013).

La fuerza del vínculo entre un depredador y su presa depende de sus rasgos, haciéndose necesario entonces una cuantificación de estos a fin de caracterizar esta interacción (Rossberg *et al.*, 2010; Nagelkerke y Rossberg, 2014), así por ejemplo, el tamaño es uno de los rasgos funcionales más reconocidos al determinar la vulnerabilidad de una especie a la depredación (Berlow *et al.*, 2009; Woodward y Warren, 2009) y puede cuantificarse o categorizarse a través de la talla o el peso del individuo.

La composición de rasgos funcionales dirigidos a la comprensión de las relaciones alimenticias revelan indicios del modo y la capacidad de los organismos para obtener sus recursos; y por lo tanto, contribuyen al entendimiento de los mecanismos involucrados en la repartición de recursos entre especies coexistentes (Scharf *et al.*, 2000; Green y Côté, 2014; Spitz *et al.*, 2014).

#### **2.4. Justificación del estudio**

La zona costera del NECH sustenta una amplia variedad de recursos destinados al consumo humano directo que abastecen principalmente al mercado local, convirtiéndola en un lugar clave para el desarrollo de la pesca artesanal. La ictiofauna costera constituyen el recurso más diverso, por encima de moluscos, crustáceos y equinodermos; por lo tanto, aspectos de su ecología son clave para entender la estructura del ecosistema; y establecer bases ecológicas que sustenten un adecuado manejo de sus pesquerías.

La diversidad de estrategias en la adquisición del alimento en la ictiofauna marina configura un complejo sistema de interacciones ecológicas que difícilmente pueden ser explicadas con un único enfoque metodológico; bajo ese contexto, el uso de múltiples rasgos funcionales se presenta como un enfoque analítico complementario al análisis taxonómico, importante no solo para mejorar la interpretación de la estructura comunitaria, sino también por su capacidad para identificar atributos comunitarios relevantes para el uso sostenible de los recursos y la conservación de la biodiversidad.

El uso de rasgos funcionales aplicado a la dieta y la caracterización del hábitat trófico de los peces costeros contribuirá a esclarecer aspectos relacionados a la selección de presas y la vulnerabilidad de estas a la depredación; ofrecerá una visión funcional del impacto de los depredadores sobre las comunidades de presas, y por lo tanto de su rol trófico en los ambientes someros, así como su susceptibilidad al impacto generado por perturbaciones naturales o antrópicas, un punto crítico en la implementación del enfoque ecosistémico a las pesquerías.

## 2.5. Objetivos

### (i) Objetivo General

- Caracterizar el hábitat trófico de la ictiofauna costera de importancia comercial que cohabita los ambientes costeros del NECH.

### (ii) Objetivos Específicos

- Caracterizar aspectos trofodinámicos de la ictiofauna costera de importancia comercial mediante la cuantificación de la dieta y el uso de rasgos funcionales.
- Estimar el uso del hábitat trófico de la ictiofauna costera de importancia comercial mediante las características de sus presas.
- Estimar las posiciones tróficas de la ictiofauna costeras de importancia comercial y su relación con la ingesta de recursos bentónicos y pelágicos.

## 2.6. Hipótesis

Las medidas tradicionales de la biodiversidad asumen que todos los organismos dentro de una misma especie son exactamente iguales y cumplen roles diferentes (Peet, 1974); por lo que la composición de especies modularía la composición funcional dentro de un ensamble. Entonces, en un contexto trófico, la composición funcional de la dieta de un depredador estaría asociada directamente por la composición de presas consumidas y se incrementaría a mayor número de presas diferentes. En este contexto, se plantea:

**Hipótesis 1:** La diversidad funcional asociada a la dieta de los peces costeros se incrementa con el aumento de la riqueza de presas consumidas.

Por otro lado, las características fenotípicas de una especie determinan dónde y cuándo pueden existir y además cómo pueden interactuar con otros organismos (McGill *et al.*, 2006). Para los peces costeros, las presas consumidas provienen desde los ambientes bentónicos y pelágicos y por lo tanto deberían poseer características diferenciables, que en conjunto puedan inferir el uso del hábitat trófico (bentónico o pelágico) del depredador, bajo ese contexto, se plantea:

**Hipótesis 2:** Los grupos tróficos de peces costeros diferenciados a través del consumo de recursos bentónicos y pelágicos difieren en la composición funcional de sus dietas.



### **3. METODOLOGÍA**

#### **3.1. Diseño de estudio.**

El presente trabajo es de tipo descriptivo observacional, basado en la colecta de variables que describen interacciones ecológicas entre organismos de un ecosistema.

##### **3.1.1. Población de estudio**

La población de estudio estuvo compuesta por peces costeros de importancia comercial que cohabitan los ambientes someros del NECH. Para este trabajo se consideraron cinco especies: 1) cabrilla (*Paralabrax humeralis*), 2) lorna (*Sciaena deliciosa*), 3) cachema (*Cynoscion analis*), 4) cabinza (*Isacia conceptionis*) y 5) suco (*Paralonchurus peruanus*), los cuales son objeto de captura por parte de la flota artesanal peruana (Figura 3A).

##### **3.1.2. Muestra**

Las muestras provinieron desde las capturas comerciales de la pesca artesanal, y fueron colectadas de manera aleatoria para su posterior análisis (ver sección 3.7 y 4.5).

### 3.2. Operacionalización de variables

(i) Variables relacionadas al depredador

- Longitud total (LT): variable cuantitativa que mide el tamaño del individuo en función a su talla; es medida en centímetros (cm).

(ii) Variables derivadas del análisis estomacal

- Abundancia (N%): Variable cuantitativa que registra el número de individuos de un mismo tipo de presa (especie presa), es una variable adimensional. Se expresa en porcentaje.
- Peso (W%): Variable cuantitativa que registra el peso (g) de todos los individuos de un mismo tipo de presa (especie presa). Se expresa en porcentaje.
- Riqueza específica (S): Variable cuantitativa que registra el número de presas, al mínimo taxón disponible en la dieta (especie presa), es una variable adimensional.
- Frecuencia de ocurrencia (FO%): Variable cuantitativa que mide el grado de incidencia de una determinada especie presa en un número determinado de estómagos analizados. Se expresa en porcentajes.
- Diversidad taxonómica (H): Variable cuantitativa que mide la biodiversidad específica en función a su contribución en la dieta; se calcula a partir del índice de Shannon.

- Diversidad funcional (Q): Variable cuantitativa que mide la variedad de rasgos funcionales de las presas en función a su contribución en la dieta; se calcula con el índice de entropía cuadrática de Rao.
- Amplitud del nicho trófico del depredador ( $B_i$ ): Variable cuantitativa que mide la amplitud del nicho trófico de un depredador a partir de su dieta, se mide con el índice de Levins.
- Sobreposición del nicho trófico entre depredadores ( $O_{jk}$ ): Variable cuantitativa que mide el grado de sobreposición trófica entre dos depredadores a partir de sus dietas; se mide con el índice de Pianka.

### **3.3. Área de estudio**

La caracterización de los hábitos alimenticios de los peces costeros se enfocó en los ambientes someros del NECH. Para ello se consideraron cuatro localidades costeras (Figura 3B): Santa. Rosa (7° LS), Chimbote (9° LS), Callao (12° LS) y Melchorita (13° LS) (Figura 3B). Frente a Callao, las zonas evaluadas fueron áreas de pesca comercial ubicadas entre las isla San Lorenzo y la Bahía de Callao (Figura 4).

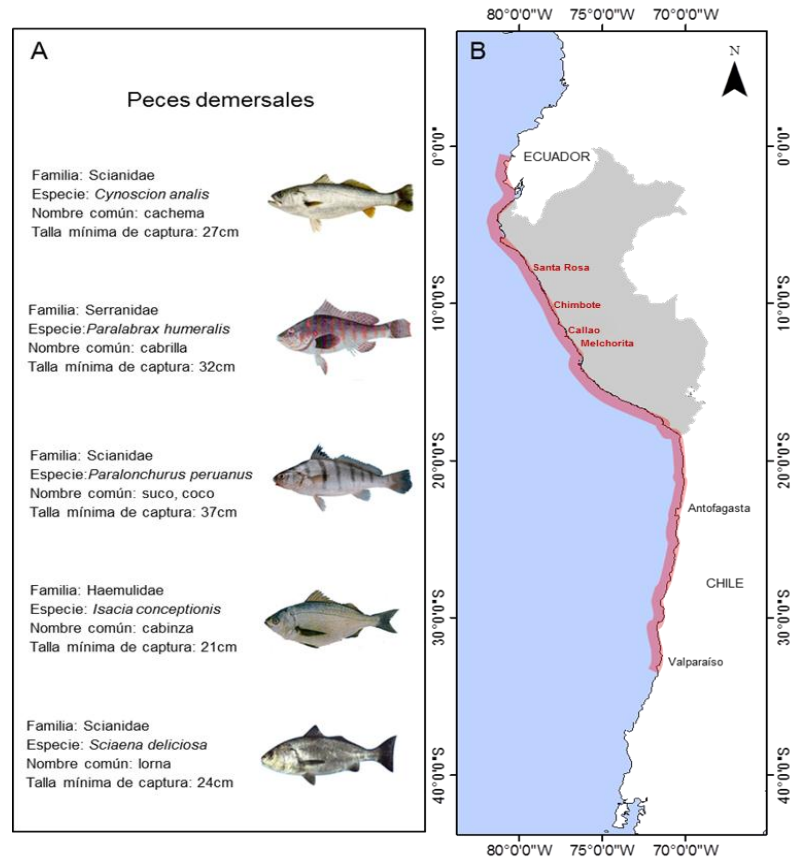


Figura 3. A) Especies objeto de estudio y B) Localidades evaluadas (Sta. Rosa, Chimbote, Callao, Melchorita) y rango generalizado de distribución en el pacífico sureste (en rojo), esquematizado a partir de las observaciones de Chirichigno y Cornejo (2001), Chirichigno y Vélez (1998).



Figura 4. Zonas de pesca frente a Callao. Adaptado de Fernández (2014) y Arguelles *et al.* (2010).

### 3.4. Periodo de Estudio

Las muestras analizadas fueron colectadas entre el invierno del 2015 y el invierno del 2016, según la disponibilidad del recurso en las capturas y de su evaluación por parte del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) en las localidades de Santa Rosa, Chimbote y Callao (Tabla 1). Las muestras procedentes de Melchorita fueron colectadas en junio del 2016.

Tabla 1. Estómagos colectados por localidad. Se indican coordenadas, número de estómagos con contenido ( $N_{est}$ ) y longitud total  $\pm$  desviación estándar ( $LT \pm DE$ ).

LOCALIDAD	LATITUD	ESPECIE	$N_{est}$	$LT \pm DE$ (cm)	PERIODO
Santa Rosa	06° 52'	<i>P. peruanus</i>	29	27.41 $\pm$ 2.32	oto 16 - inv 16
		<i>I. conceptionis</i>	37	21.29 $\pm$ 2.00	inv 16
		<i>S. deliciosa</i>	22	25.79 $\pm$ 2.97	oto 16 - inv 16
		<i>P. humeralis</i>	30	23.35 $\pm$ 2.03	pri 15, oto 16 - inv 16
		<i>C. analis</i>	138	24.84 $\pm$ 5.03	pri 15, oto 16 - inv 16
Chimbote	09° 04'	<i>P. peruanus</i>	112	30.03 $\pm$ 5.46	pri 15- inv 16
		<i>I. conceptionis</i>	54	19.64 $\pm$ 2.33	inv 16
		<i>S. deliciosa</i>	16	22.62 $\pm$ 3.57	inv 16
		<i>C. analis</i>	55	28.37 $\pm$ 2.77	oto 16 - inv 16
Callao	12° 02'	<i>P. peruanus</i>	425	25.36 $\pm$ 4.03	ver 16 - oto 16
		<i>I. conceptionis</i>	372	23.01 $\pm$ 2.71	pri 15 - inv 16
		<i>S. deliciosa</i>	401	22.87 $\pm$ 3.93	pri 15 - inv 16
		<i>P. humeralis</i>	232	28.37 $\pm$ 6.37	pri 15 - inv 16
		<i>C. analis</i>	176	25.75 $\pm$ 3.39	pri 15 - inv 16
Melchorita	13° 14'	<i>P. peruanus</i>	47	18.72 $\pm$ 1.59	oto 16
		<i>I. conceptionis</i>	24	21.51 $\pm$ 1.78	oto 16
		<i>S. deliciosa</i>	85	20.05 $\pm$ 2.52	oto 16
		<i>P. humeralis</i>	5	20.54 $\pm$ 5.23	oto 16
		<i>C. analis</i>	10	24.63 $\pm$ 4.07	oto 16

### **3.5. Procedimientos y técnicas**

#### **3.5.1. Metodología de muestreo**

Las muestras fueron obtenidas desde pesquerías comerciales, de acuerdo al programa de seguimiento de pesquerías que realiza el IMARPE. Así mismo, se utilizó la información proveniente del *Biodiversity Monitoring and Assessment Program* (BMAP) que realiza el *Smithsonian Institution* frente a la localidad de Melchorita.

Los ejemplares colectados fueron registrados en talla y peso; y el saco estomacal extraído y conservado en etanol (70%) para su posterior análisis en laboratorio.

Las muestras provenientes del BMAP se colectaron mediante redes de enmalle tipo “bobera” de 2 pulgadas de abertura de malla y las muestras de cabrilla mediante cordel usando ejemplares de *Emerita analoga* como carnada. Todas las capturas se realizaron en ambientes someros con profundidades menores a los 25m.

#### **3.5.2. Análisis de laboratorio**

Cada estomago colectado fue pesado en una balanza de 0.01g de precisión, su contenido extraído y el contenido resultante fue vertido en una placa Petri y observado bajo lupa estereoscópica.

Las presas fueron registradas al nivel taxonómico más bajo posible, se registró el número (N) de individuos por especie cuando el conteo fue posible, y el peso húmedo (W) fue medido con una balanza analítica de 0.0001g de precisión. Los

procedimientos y análisis se realizaron en el laboratorio de Ecología Trófica del IMARPE.

### **3.6. Plan de análisis de los datos**

Los hábitos alimenticios de los depredadores costeros fueron caracterizados desde dos componentes de la dieta: 1) el componente taxonómico, basado en la composición de las presas (grupos taxonómicos – especies presa) y 2) el componente funcional, basado en el uso de múltiples rasgos funcionales, que reúnen diferentes atributos de las presas.

El grado de asociación entre ambos componentes de la dieta (Hipótesis 1) fue probado para cada depredador mediante un test de correlación para los índices  $S$  y  $Q_p$  observados, acumulados; y entre matrices (sección 3.7.6). Por otro lado, las diferencias en la composición de rasgos funcionales entre grupos tróficos (Hipótesis 2) fueron probadas con análisis de varianza multivariado (sección 3.7.7.2).

Las siguientes secciones detallan los procedimientos utilizados para el cumplimiento de los objetivos específicos; tal como la cuantificación y caracterización de la dieta (secciones 3.7.1); del hábitat trófico (sección 3.7.7) y la cuantificación de la posición trófica (sección 3.7.2 y sección 3.7.8).

Los análisis enfocados en la dieta y posición trófica se realizaron en todas las localidades, considerando la composición dietaria en términos de grupos taxonómicos. La caracterización específica de la dieta, de los rasgos funcionales de las presas, así como la cuantificación de los parámetros del nicho trófico y del

hábitat trófico de los depredadores se realizaron para las muestras procedentes de Callao (Figura 5), debido a la mayor información temporal registrada para el periodo del estudio (ver Tabla 1).

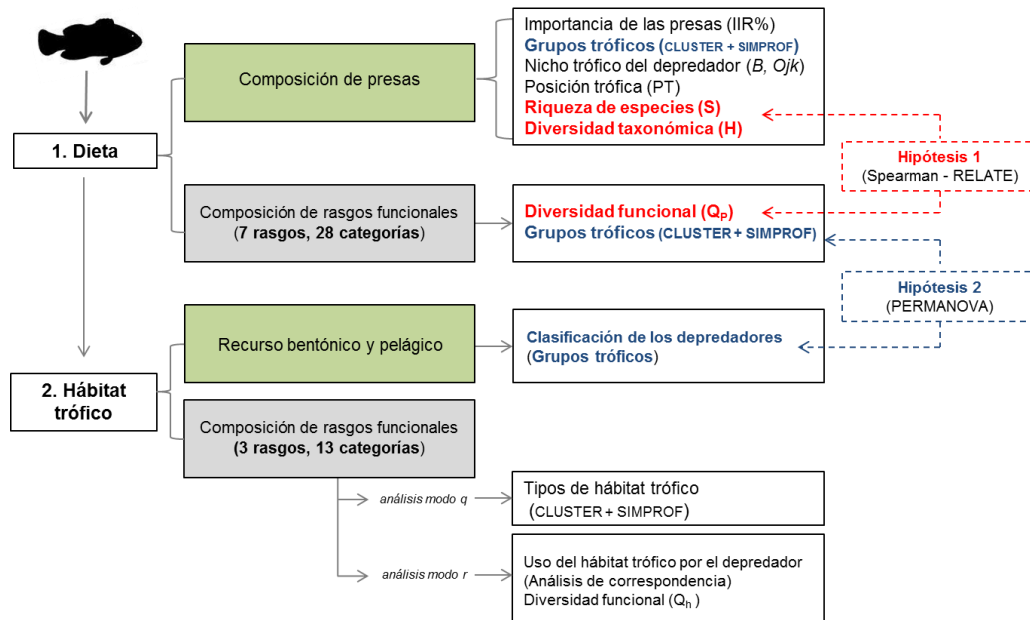


Figura 5. Plan de análisis generalizado para la caracterización de la dieta y del hábitat trófico de los peces costeros frente a Callao. El procesamiento de los datos se detalla en la sección 3.7.

### 3.6.1. Caracterización de las condiciones ambientales

La descripción de las condiciones oceanográficas en el área de estudio se realizó desde fuentes externas, empleando los repositorios digitales del Instituto del Mar del Perú (IMARPE), el Instituto Geofísico del Perú (IGP), la Dirección de Hidrografía y Navegación (DHN), comunicados oficiales del Estudio Nacional del Fenómeno El Niño (ENFEN). Se utilizaron valores de temperatura superficial del Mar (TSM), sus anomalías (ATSM) y el Índice costero el Niño (ICEN, Takahashi *et al.*, 2014).



### 3.7. Procesamiento de los datos de la dieta

#### 3.7.1. Composición de la dieta

Las presas identificadas mediante análisis de contenido estomacal fueron clasificadas en grupos taxonómicos de orden superior al nivel de familia (*e.g.* Orden, Clase); cuando la identificación no fue posible, se indicó el Phylum (*e.g.* Plantae). Los restos orgánicos sin identificar, así como el detrito, no fueron considerados en este estudio. Para una comparación entre localidades, la importancia de las presas fue representada gráficamente mediante valores porcentuales del peso húmedo de las presas (W%).

Para Callao, la importancia de las presas fue adicionalmente medida con el Índice de importancia relativa IIR (Pinkas *et al.*, 1971), utilizando los valores porcentuales de peso (W%), abundancia (N%) y ocurrencia (FO%), según la expresión:

$$\mathbf{IIR = (W\% + N\%) \times FO\%}.$$

Los valores de IIR fueron transformados en porcentajes (IIR%), según lo propuesto por Cortés (1997) y representados para cada especie presa y grupo taxonómico.

El espectro alimenticio para cada depredador fue cuantificado a través de la riqueza (S) y la diversidad de presas (H). Todos los cálculos se realizaron con el paquete estadístico *vegan* (Oksanen, 2011) usando el entorno de programación R (*R team core*, 2007).

### 3.7.2. Posición trófica

La posición trófica (PT) de cada depredador objeto de estudio fue calculada a partir de los análisis del contenido estomacal; según los procedimientos descritos por Pauly *et al.* (2000), mediante la siguiente ecuación:

$$PT = 1 + \sum(pi)(Ti)$$

Donde  $pi$  representa la contribución en peso (W%) de la presa  $i$ , y  $Ti$  el nivel trófico de referencia de las presas. Para la cuantificación de la PT, las presas fueron agrupadas en grupos taxonómicos y su nivel trófico de referencia obtenido desde la base de datos de FISHBASE (Tabla 2). Los valores de PT de cada especie fueron expresados como valores promedio  $\pm$  desviación estándar por temporada y localidad mediante tablas y gráficas.

Tabla 2. Posición trófica (PT) de las principales presas consumidas por peces marinos teleósteos. Valores tomados de Fishbase (Froese y Pauly, 2000)

Grupos de presas	PT
Detritos	1
Fitoplancton / algas o macroalgas bentónicas	1
Espongas de mar	2
Equinodermos (Ophiuroideos)	2
Poliquetos / otros vermiformes	2.1
Bivalvos	2.1
Zooplancton	2.1
Corales / otros polipos	2.3
Gasteropodos	2.4
Crustáceos decapodos	2.5
Camarones / Langostinos	2.6
huevos de peces / medusas/larvas	3
Calamares / pulpos / peces óseos	3.5

### 3.7.3. Grupos tróficos de depredadores

Los cambios en la dieta de los depredadores entre las localidades evaluadas fueron representados usando un dendograma de clasificación (CLUSTER) construidos por el método de grupos promedio no ponderados a partir del peso de las presas.

Los grupos estadísticamente significativos fueron obtenidos por permutación (1000 repeticiones) mediante un Perfil de Similitud (SIMPROF, Clarke *et al.*, 2008). Considerándose entonces, grupos tróficos basado en la composición de presas a aquellos grupos identificados mediante CLUSTER + SIMPROF.

Para Callao, el análisis se realizó en dos etapas; primero se realizó una clasificación global para todas las muestras capturadas durante el periodo de estudio y posteriormente para las muestras agrupadas en temporadas climáticas (primavera 2015, verano 2016, otoño 2016 e invierno 2016).

La existencia de diferencias significativas en la composición dietaria interespecifica fue probada con el estadístico  $R$  del Análisis de Similitud (ANOSIM: Clarke, 1993) al nivel de significancia  $p$ -value de 0.05; el test fue ejecutado para el total de especies y entre pares (*pairwise*). Posteriormente se empleó un Perfil de Similitud (SIMPER, Clarke y Gorley, 2006) para de identificar las presas que contribuyen a las similitudes y diferencias detectadas con ANOSIM.

Todos los análisis multivariados se realizaron sobre una matriz de distancia construida usando el coeficiente de disimilitud de Bray - Curtis (Bray y Curtis, 1957) con los datos del peso húmedo de las presas, previamente transformados

con raíz cuarta. Los cálculos se realizaron con el paquete estadístico *clusigsig* (Whitaker y Christman, 2014) en el entorno de programación de R.

#### **3.7.4. Amplitud del nicho trófico y sobreposición del nicho trófico**

La caracterización del nicho trófico para los cinco depredadores se realizó mediante la cuantificación de la amplitud del nicho trófico y la sobreposición del nicho trófico, calculados a partir del peso húmedo de las presas consumidas. La amplitud del nicho trófico fue medida través del índice de Levins ( $B_i$ , Levins, 1968) y expresados en valores estandarizados ( $B$ ) con el método de Hurlbert (1978), mediante la siguiente ecuación:

$$B = \frac{B_i - 1}{n - 1}$$

Donde  $B_i$  es el índice de Levins para el depredador  $i$ ; y  $n$  es el número total de presas consumidas por el depredador  $i$ . El valor estandarizado  $B$  varía entre 0 a 1, considerándose tres rangos de valores: 1) bajo (0 - 0.39), 2) medio (0.4 - 0.59) y 3) alto (0.6 - 1) de acuerdo a la categorización planteada por Grossman (1986).

La sobreposición del nicho trófico entre pares de depredadores se cuantificó a través del índice de Pianka ( $O_{jk}$ ; Pianka, 1973), donde los valores de  $O_{jk}$  varían entre 0 y 1. La interpretación de los resultados siguió los criterios de Grossman (1986); de manera que los valores cercanos a 0 fueron considerados como escenarios de baja sobreposición del nicho trófico y los valores cercanos a 1 como escenarios de alta sobreposición del nicho trófico entre pares de especies.

A fin de evaluar si los valores de sobreposición del nicho trófico difieren significativamente de un escenario con ausencia de sobreposición, se utilizó un modelo nulo (*null model*), el cual han sido empleados para probar la significancia del índice de sobreposición del nicho trófico en diversas comunidades de peces. Para su construcción se utilizó el algoritmo RA3 para generar matrices aleatoriamente (1000 repeticiones) a partir de la matrices de dieta (depredadores vs presas), manteniendo la amplitud del nicho trófico ( $B$ ) de cada depredador igual a la matriz original (Winemiller y Pianka, 1990). Para este modelo, un valor promedio observado significativamente menor que el esperado (obtenido del modelo) es compatible con un escenario con repartición de recursos entre los depredadores; por el contrario si el valor promedio es mayor, podría indicar un escenario donde los recursos alimenticios son potencialmente compartidos entre los depredadores (Geeange *et al.*, 2011; Sa-Oliveira *et al.*, 2014; Davis *et al.*, 2015).

El test de Mantel (Mantel, 1967) fue utilizado para comparar la sobreposición del nicho trófico observado en función a los grupos de depredadores identificados (ver sección 3.7.3). Los procedimientos fueron realizados según Stevens *et al.*, (2006): Se compararon dos matrices, la primera conformada por los valores del índice de Pianka y una segunda matriz binaria que considera los grupos tróficos de depredadores identificados por *cluster*; en esta matriz se asignaron valores de  $O_{jk}$  igual a 1 entre especies de un mismo grupo y  $O_{jk}$  igual a 0 entre especies de diferentes grupos, de manera que una correlación positiva y significativa entre ambas matrices indica que la sobreposición del nicho trófico intragrupal (depredadores dentro de un mismo grupo trófico) es mayor que entre grupos

(depredadores de distintos grupos tróficos). Las pruebas estadísticas se realizaron en el entorno de programación R, considerando el peso húmedo previamente transformado a la raíz cuarta. La cuantificación de los parámetros del nicho trófico se realizó con el paquete *spaa* (Zhangs *et al.*, 2013) y el modelo nulo con *EcoSimR* (Gotelli *et al.*, 2015).

### **3.7.5. Composición de rasgos funcionales de las presas**

Se asignaron rasgos funcionales para describir las presas a fin de cuantificar el componente funcional y complementar la información proporcionada por el componente taxonómico de la dieta (Sánchez - Hernández *et al.*, 2011; Rodríguez - Lozano *et al.*, 2016). Para ello, se seleccionaron 28 categorías distribuidas en un total de siete rasgos funcionales (Tabla 3 y 4) que reunieron características de tipo morfológica, ecológica y de comportamiento de las especies presa, para tal selección se consideró la bibliografía especializada (Bremner *et al.*, 2003, 2006; Pacheco *et al.*, 2010, 2013; Darr *et al.*, 2014; Törnroos *et al.*, 2015).

Para los análisis sólo se consideraron las presas de mayor contribución a la similitud intraespecífica de cada depredador, obtenidos mediante SIMPER (acumulado: 90%). Se elaboró una matriz de código difuso (presas vs. categorías) que vinculó a cada una de las especies presa con las diferentes categorías propuestas, la matriz fue construida según los procedimientos descritos por Chevenet *et al.* (1994) y Bremner *et al.* (2003).

A diferencia del enfoque tradicional de grupos funcionales o de gremios tróficos (Steneck, 2001; Bremner *et al.*, 2003), el enfoque basado en rasgos con el método

de código difuso es flexible en su categorización; así, la afinidad de cada taxón hacia una categoría fue representada en un rango discreto de puntuación de 0 (baja afinidad) a 3 (alta afinidad); para ello se utilizó información fuentes bibliográficas especializadas y bases de datos digitales de acceso libre tales como *Marine Life Information Network* (<http://www.marlin.ac.uk/biotic/>), *Neogene Marine Biota of Tropical America* (NMITA) (<http://nmita.iowa.uiowa.edu/>), *Biological Traits Information Catalogue* (BIOTIC) (<http://www.genustraitshandbook.org.uk/>), *World Register of Marine Species* (WoRMS) (<http://www.marinespecies.org/>) y *Polytraits* (<http://polytraits.lifewatchgreece.eu/>).

Cada rasgo funcional de la matriz fue estandarizado, luego ponderado con el peso promedio de cada presa según la dieta de cada depredador y finalmente sumados, obteniéndose una matriz que vincula a los depredadores con las características funcionales de su alimentación (Figura 6).

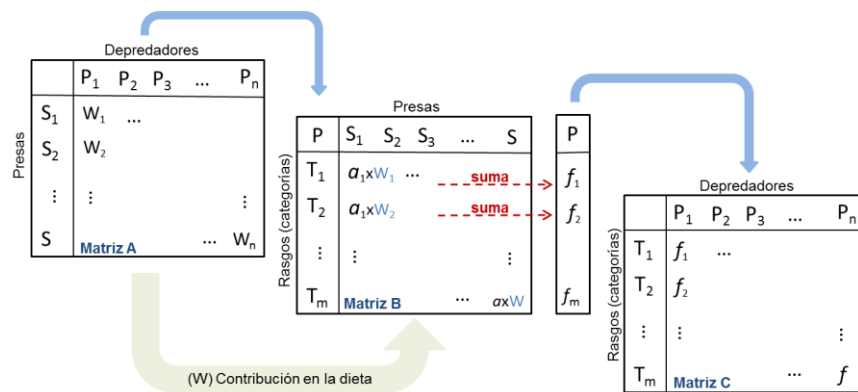


Figura 6. Esquema conceptual del enfoque basado en rasgos funcionales. La contribución en peso ( $W$ ) obtenido desde la dieta (matriz A) es ponderado con la afinidad  $a$  de las presas a las categorías funcionales seleccionadas según la matriz de código difuso (matriz B), la suma total de los productos generan una matriz (matriz C) que resume la composición funcional de la dieta de los depredadores (Ver sección 3.7.5).

A partir de la matriz resultante se cuantificó la diversidad funcional a través del índice de entropía cuadrática o también llamado Índice de Rao (Botta-Dukát, 2005), usando distancias euclidianas, mediante la siguiente expresión:

$$Q_t = \sum_{j=1}^m \sum_{i=i}^m (d_{ij})(p_i)(p_j)$$

Donde  $Q_t$  representa el índice de Rao para un rasgo  $t$ ,  $m$  es el número de presas,  $p_i$ ,  $p_j$  son las proporciones de las presas  $i$  y  $j$  en la dieta respectivamente, y  $d_{ij}$  representa la distancia entre  $i$  y  $j$ . Los valores de  $Q_t$  fueron escalados, de modo que sus valores variaron entre 0 y 1.

Siguiendo los procedimientos de Van der Linden *et al.* (2012) y Darr *et al.* (2014), la diversidad funcional asociada a la dieta de un depredador  $P$  ( $Q_P$ ) fue definida como la suma de los  $Q_t$  de cada rasgo funcional considerado en el presente estudio (ver Tabla 3), de la siguiente forma:

$$Q_P = Q_{t1} + Q_{t2} + Q_{t3} + Q_{t4} + Q_{t5} + Q_{t6} + Q_{t7}$$

Todos los procedimientos se realizados con los paquetes estadísticos *vegan* y *ade4* (Dray y Dufour, 2007) en el entorno de programación de R.



Tabla 3. Rasgos funcionales seleccionados para la caracterización funcional de la dieta de peces costeros.

Rasgo	Categoría	Descripción	Código
<b>1. Tamaño</b>	Pequeño	Peso individual entre 0.0001 - 0.01g	SIZE1
	Mediano	Peso individual entre 0.02 - 0.1g	SIZE2
	Mediano - grande	Peso individual entre 0.2 - 1g	SIZE3
	Grande	Peso individual > 1g	SIZE4
<b>2. Localización</b>	Infauna	Ubicados debajo del sustrato	INF
	Intersticial	En el sustrato de formas visible	INT
	Epifauna	Ubicados sobre el sustrato	EPI
	Cercanos al fondo	Próximos del fondo	CERC*
<b>3. Tipo de alimentación</b>	Interface	Por suspensión - filtración	AIF
	Alim. de deposito	Superficial o subsuperficial	AD
	Depredador	Captura de organismos vivos	PRD
	Pastoreo	Pastoreo ( <i>Grazing</i> )	GRAZ
	Productor primario	Fotosíntesis	PP
<b>4. Forma corporal</b>	Vermiforme	Con forma de gusano	VERM
	Voluminoso	Con cuerpo voluminoso/esférico	VOL
	Plano	Comprimidos dorsoventralmente	PLN
<b>5. Diseño corporal</b>	Calcáreos	Protegidos por conchas calcáreas	CONCH
	Exoesqueleto	Protegidos por un exoesqueleto	EXO
	Blando protegido	Tegumento con protección	BLNP
<b>6. Tipo de movimiento</b>	Nadador	Movimientos natatorios	NAD
	Caminadores	Movimientos tipo <i>crawler/climb/creep</i>	CCC
	Saltos	Movimientos saltatorios temporales	SALT
	Sésiles	Sin desplazamiento	SESI
	Excavador	Con remoción del sedimento	EXV
<b>7. Forma de vida</b>	Tubícola	En tubos temporales o permanentes	TUB
	Madrigueras	En madrigueras	MADR
	Vida libre	Organismos de vida libre	LIBR
	Grietas	Habita en grietas	GRIET

\* Las especies epipelagicas fueron incluidas en la categoría CERC (ver anexo 4)

### 3.7.6. Relación entre la riqueza y la diversidad funcional de la dieta

El grado de asociación entre el componente taxonómico y funcional de la dieta fue evaluado en cada depredador a través del coeficiente de correlación por rangos de

Spearman ( $\rho$ ) para los valores de riqueza (S), diversidad taxonómica (H) y diversidad funcional (Q).

La asociación entre la composición de rasgos funcionales (depredador- rasgos) y la composición de presas (depredador-presas); se realizó con el coeficiente de correlación de Spearman y su significancia fue probada mediante permutaciones (999 repeticiones); ejecutadas desde la rutina RELATE (Clarke y Gorley, 2006) en PRIMER 6.

### **3.7.7. Hábitat trófico de los depredadores**

El hábitat trófico de los peces costeros fue inferido a partir del hábitat de sus presas y los análisis se realizaron sobre muestras procedentes de Callao durante la primavera 2015 – invierno 2016.

#### **3.7.7.1. Hábitat de las presas**

El hábitat de las presas fue clasificado como bentónico o pelágico según referencias bibliográficas; para ello se tomó en cuenta el estadio de desarrollo de los individuos, por ejemplo: zoea, megalopa y adulto en el caso de crustáceos, o sus características ecológicas (*e.g.* plancton, bentos, necton).

La contribución de las presas bentónicas y pelágicas en la dieta de los peces fue cuantificada a través del IIR%. Estos valores fueron considerados para clasificar a los peces en grupos alimenticios según la utilización de los recursos bentónicos o pelágicos, siguiendo los criterios propuestos por São - Clemente (2014): a) bentófago ( $IIR_b\% > 75\%$ ), b) bento-nectófago ( $IIR_b\% = 75\% - 50\%$ ), c) necto-bentófago ( $IIR_p\% = 75\% - 50\%$ ), d) nectófago ( $IIR_p\% > 75\%$ ).

La existencia de diferencias significativas entre el consumo de recursos bentónicos y pelágicos en cada depredador fue probado mediante el análisis de varianza no paramétrica de Kruskal – Wallis (estadístico  $H_c$ , al nivel de significancia de 0.05) de los valores  $W\%$  y  $FO\%$ ; y representada gráficamente por su valores promedio entre temporadas (primavera 2015 y el verano, otoño e invierno del 2016).

### **3.7.7.2. Rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas**

Se elaboró una sub-matriz (depredador-rasgos funcionales) considerando la localización, tipo de movimiento y forma de vida de las presas (Tabla 4). La diversidad asociada a estos rasgos ( $Q_h$ ) fue cuantificada con el índice de Rao a partir de la sub-matriz (ver Tabla 4) y las diferencias interespecificas fueron observadas mediante diagrama de cajas.

$$Q_h = Q_{t2} + Q_{t6} + Q_{t7}$$

La composición de rasgos funcionales fue agrupada entre temporadas (primavera 2015, verano 2016, otoño 2016, invierno 2016) y visualizados mediante análisis de correspondencia usando el paquete estadístico *ca* (Nenadic y Greenacre, 2007) en R.

A fin de probar la Hipótesis 2, se realizó un análisis de varianza multivariado con permutaciones (PERMANOVA) el cual consideró como factores a cada depredador y como entrada la composición de rasgos funcionales; a fin de comprobar la existencia o ausencia de diferencias significativas entre pares de depredadores pertenecientes a un mismo grupo trófico o de diferentes grupos tróficos.

Tabla 4. Rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas consumidas por peces costeros.

Rasgo	Categoría	Descripción	Código
<b>Localización</b>	Infauna	Ubicados debajo del sustrato	INF
	Intersticial	En el sustrato de formas visible	INT
	Epifauna	Ubicados sobre el sustrato	EPI
	Cercanos al fondo	Próximos del fondo	CERC*
<b>Forma de vida</b>	Tubícola	En tubos temporales o permanentes	TUB
	Madrigueras	En madrigueras	MADR
	Vida libre	Organismos de vida libre	LIBR
	Grietas	Habitan en grietas	GRIET
<b>Tipo de movimiento</b>	Nadador	Movimientos natatorios	NAD
	Caminadores	Movimientos tipo <i>crawler/climb/creep</i>	CCC
	Saltos	Movimientos saltatorios temporales	SALT
	Sésiles	Sin desplazamiento	SESI
	Excavador	Con remoción del sedimento	EXV

\* Las especies epipelágicas fueron incluidas en la categoría CERC (ver anexo 4)

### 3.7.8. Posición trófica y consumo de recursos alimenticios

Con la finalidad de explorar el grado de asociación entre la Posición trófica (PT) y el consumo de recursos bentónicos y pelágicos, se realizaron pruebas de correlación de Spearman entre los valores de PT y los porcentajes de presas bentónicas ( $W_b\%$ ) y pelágicas ( $W_p\%$ ) para cada especie; del mismo modo, se realizaron correlaciones entre la PT y la diversidad (H, Q).

## **4. RESULTADOS**

### **4.1 Condiciones ambientales**

Desde mediados del 2015 se registraron anomalías positivas en las temperatura superficial del mar (TSM) del pacífico ecuatorial (Figura 7). Para la región Niño 1+2 tales anomalías se extendieron hasta abril del 2016, alcanzando posteriormente valores positivos dentro del rango normal. El Índice Costero El Niño (ICEN, Takahashi *et al.*, 2014) ratificó desde mediados de otoño del 2015 condiciones oceanográficas cálidas promovidas por la ocurrencia de un evento El Niño (EN) frente a las costas del NECH y cuya intensidad en su primera fase fue mayor durante el invierno y la primavera de ese mismo año (Figura 8). La segunda fase (verano 2015-16) fue considerada de intensidad moderada, con niveles de TSM por debajo de lo observado durante los eventos EN 1982-83 y EN 1997-97 frente a la costa centro-norte del Perú (Figura 9); restableciéndose a condiciones normales (neutras) para el otoño e invierno del 2016 (comunicado ENFEN, N° 11-2016); esto generó entonces, una primavera 2015 y verano 2016 con tendencias positivas en la TSM y un otoño e invierno del 2016 con condiciones neutras.

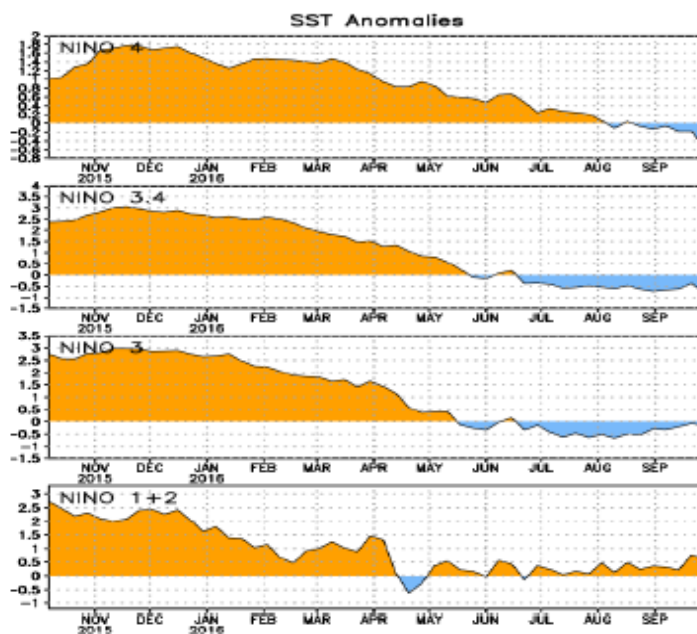


Figura 7. Anomalías en la Temperatura superficial del mar (ATSM) en las regiones El Niño durante noviembre 2015 - setiembre 2016. Tomado de la DHN: <https://www.dhn.mil.pe>.

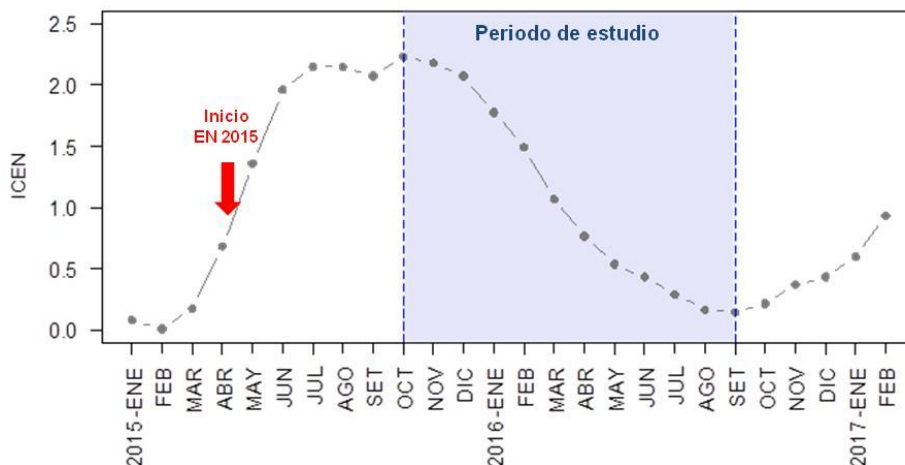


Figura 8. Índice Costero El Niño (ICEN) para el periodo 2014 – 2016, La región azul marca el periodo de estudio y la flecha roja el inicio del evento El Niño 2015-16. Datos tomados del IGP: <http://www.met.igp.gob.pe/datos/icen.txt>.

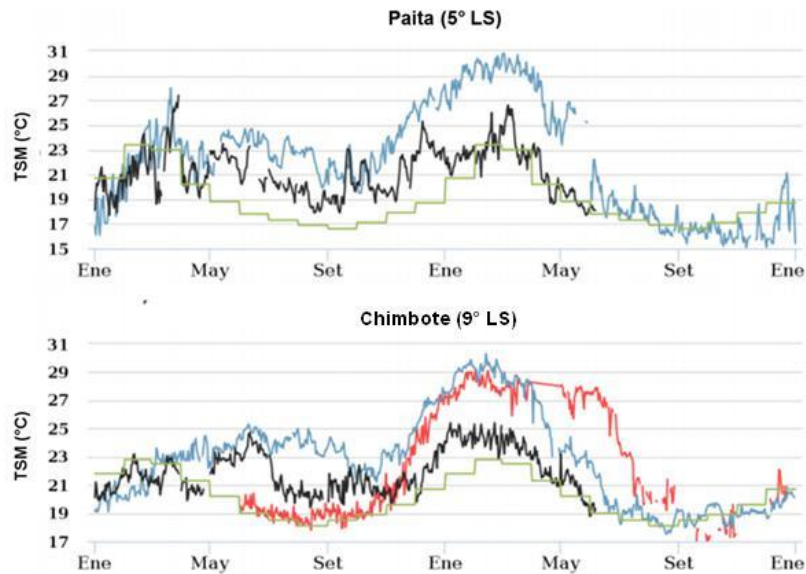


Figura 9. Serie de tiempo para la Temperatura superficial del mar (TSM) diaria durante los eventos EN 1997-98 (azul), EN 1982-83 (rojo) y EN 2015-16 (negro) frente a dos localidades costeras. La línea verde indica la climatología para 1981-2010. Tomado de la DHN: <https://www.dhn.mil.pe>.

## 4.2. Composición taxonómica de la dieta

### 4.2.1. Composición de presas

A lo largo del periodo de estudio, se registraron un total de 127 ítem presa en la dieta de los peces evaluados, distribuidos en 21 grupos taxonómicos (Tabla 5). Del total de especies, los grupos más diversos fueron los crustáceos decápodos (26%) y poliquetos (25%); seguidos por anfípodos, gasterópodos y bivalvos, que en conjunto representaron el 24.8% del total de presas registradas.

La contribución en peso (W%) de los grupos de presas en la dieta de los depredadores se muestran en la Figura 10 para cada localidad. Estos valores describen para *P. peruanus* una dieta basada principalmente en poliquetos, que

constituyeron más del 50% del peso total de su dieta en todas las localidades; el segundo lugar de importancia; por el contrario, varió y estuvo conformado por bivalvos en Melchorita (W% = 24.5%), Echiuros en Callao (W% = 28%) y ofiuroides frente a Chimbote (W% = 25%) y Sta. Rosa (W% = 6.4%).

Los peces teleósteos fueron el grupo predominante en la dieta global de *C. analis*; no obstante, se observó una predominancia de poliquetos (W% = 62%) frente a Chimbote y una importancia secundaria de crustáceos (decápodos, eufáusidos) frente a Sta. Rosa.

La dieta de *P. humeralis* estuvo principalmente compuesta por decápodos en Sta. Rosa y Melchorita (W% > 80%); sin embargo, ocuparon el segundo lugar de importancia en Callao (W% = 25%), por debajo de los peces teleósteos (W% = 52.3%).



Tabla 5. Número de especies presas por taxa en la dieta de los peces costeros frente a la corriente de Humboldt para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.

Taxa	<i>I. conceptionis</i> cabinza	<i>P. humeralis</i> cabrilla	<i>C. analis</i> cachema	<i>P. peruanus</i> suco	<i>S. deliciosa</i> lorna
1. Decapoda	19	29	1	6	12
2. Polychaeta	17	5	1	27	17
3. Amphipoda	8	2		6	2
4. Bivalvia	7	2		7	4
5. Gastropoda	7	5		6	4
6. Plantae	4	1		4	4
7. Teleosteo	3	3	4		2
8. Ophiuroidea	2			2	2
9. Cephalopoda		2	1		
10. Cirripedia	2	1		1	2
11. Euphausia		2	1		1
12. Phoronida	1				1
13. Cnidaria				1	1
14. Copepoda	1	1			
15. Polyplacophora				1	
16. Pycnogonida	1	1		1	1
17. Stomatopoda	1	1			1
18. Isopoda	1				
19. Nemertea	1			1	1
20. Cumacea	1			1	
21. Echiura				1	

Los grupos predominantes en la dieta de *I. conceptionis* y *S. deliciosa* variaron entre localidades; no obstante a estos cambios, los grupos taxonómicos de mayor consumo fueron similares entre ambas especies; siendo los peces, macroalgas y poliquetos los grupos de mayor consumo frente a Melchorita, Chimbote y Santa Rosa respectivamente. Para el Callao, se observó una predominancia compartida por peces y decápodos que en conjunto representaron más del 80% del consumo global en esa localidad.

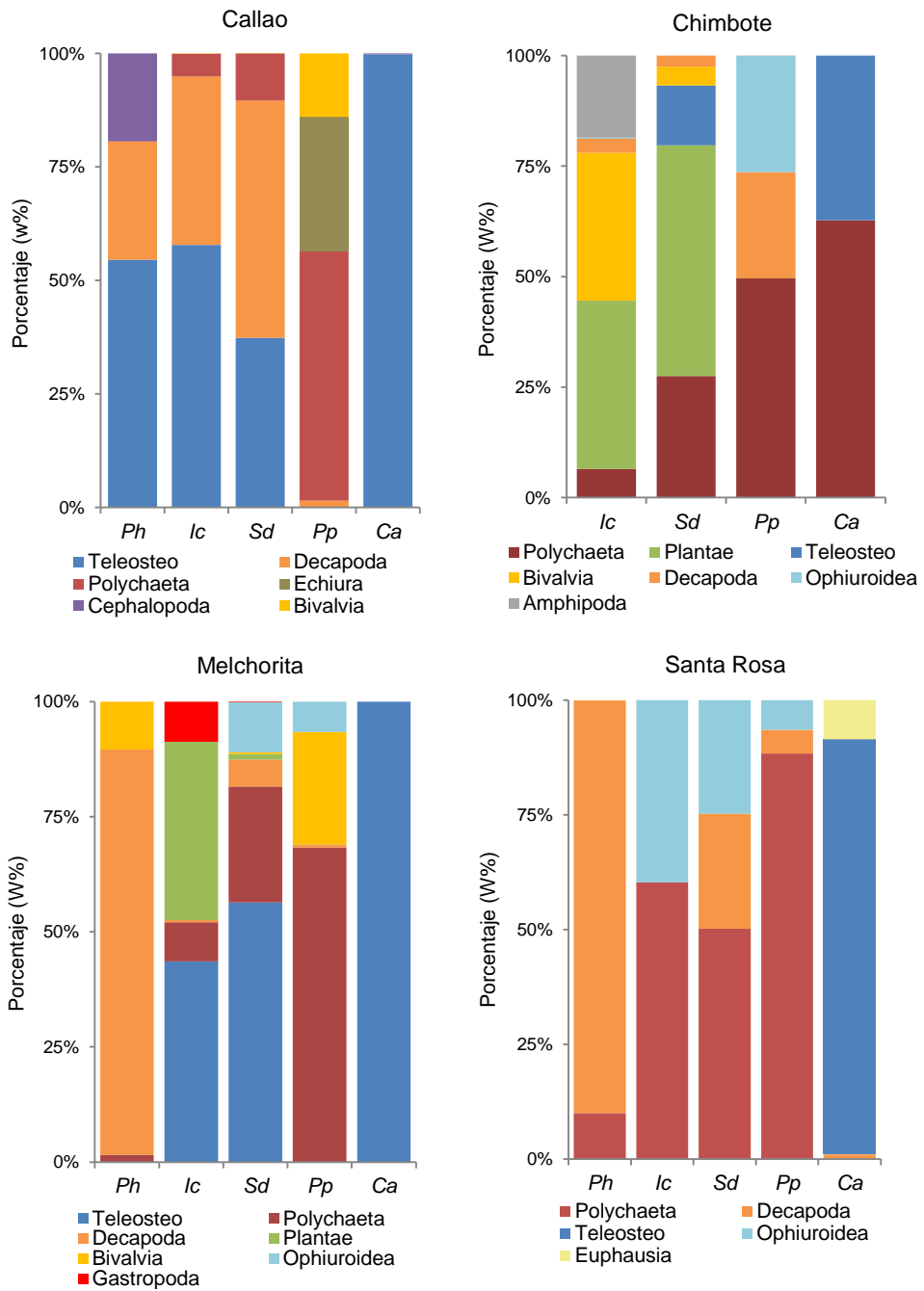


Figura 10. Proporción de los principales grupos de presas (W% > 1%) en la dieta global de *P. peruanus* (*Pp*), *S. deliciosa* (*Sd*), *I. conceptionis* (*Ic*), *P. humeralis* (*Ph*) y *C. analis* (*Ca*) entre cuatro localidades (ver Tabla 1)

## **Callao**

Entre la primavera 2015 y el invierno 2016 se registraron un total de 103 especies presa, pertenecientes a 20 grupos taxonómicos; el ANEXO 1 resume de forma integrada la importancia de cada presa en la dieta de cada depredador a través del IIR%.

De manera global (Figura 11), el espectro alimenticio en *P. peruanus* registró un total de 50 presas (S = 50), donde los principales componentes específicos fueron *Owenia collaris* (IIR% = 41.1%), *Urechis* (IIR% = 17.4%), *Diopatra chiliensis* (IIR% = 16.1%) y *Abarenicola affinis* (IIR% = 10.7%). El espectro dietario de *C. analis* fue el más bajo entre todos los depredadores evaluados frente a Callao, con un total de cinco especies presas (S = 5) y una predominancia por el consumo de la anchoveta *Engraulis ringens* (IIR% = 92.2%) y un teleósteos no identificado (Teleósteo NI) como el segundo componente de mayor importancia (IIR% = 6.6%).

La dieta de *P. humeralis* (S = 37) estuvo compuesta por una gran variedad de decápodos, que representaron el 54% del total de presas, destacando la presencia de *Pleuroncodes monodon* (IIR% = 16.1%) sobre otras especies de este grupo; no obstante, la anchoveta *E. ringens* fue la presa de mayor contribución específica (IIR% = 65.6%); siendo consumida en alta frecuencia a lo largo del periodo de estudio. La alimentación de *I. conceptionis* (S = 61) y *S. deliciosa* (S = 38) mostró un patrón similar de los grupos consumidos, destacando la importancia de decápodos, poliquetos y peces (Figura 11). Las especies de mayor contribución para *S. deliciosa* fueron *O. collaris* (IIR% = 44.7%), *Emerita análoga* (IIR% =

17.7%) y *P. monodon* (IIR% = 10.4%) y para *I. conceptionis* fueron *E. ringens* (IIR% = 41.34%), *O. collaris* (IIR% = 19.4%) y *P. monodon* (IIR% = 9.9%).

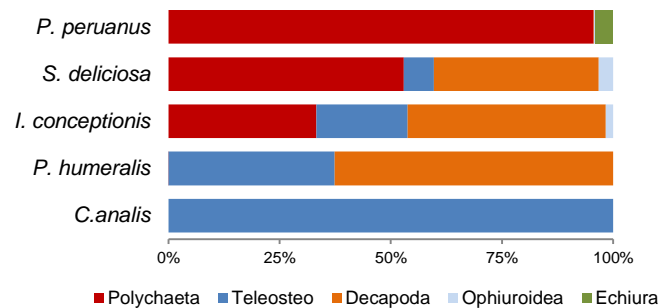


Figura 11. Importancia relativa (IIR% > 5%) de los principales grupos de presas (IIR% > 5%) en la dieta de *P. peruanus*, *S. deliciosa*, *I. conceptionis*, *P. humeralis* y *C. analis* frente a Callao para el periodo primavera 2015 - invierno 2016.

La importancia (IIR%) de las principales presas en la dieta de los depredadores costeros frente a Callao y entre temporadas se muestran en la Figura 12, observándose que la mayor diferenciación interespecifica ocurrió en la primavera del 2015 (octubre - diciembre), contrastando con el verano, otoño e invierno del 2016, que se caracterizaron por una amplia contribución de la anchoveta *E. ringens* (verano - otoño) y el poliqueto *O. collaris* (otoño) en más de un depredador. La contribución de poliquetos Spionidae fue notablemente alta en *P. peruanus* en la primavera 2015 al igual que los anfípodos. El camaroncito rojo *P. monodon* fue registrado entre primavera 2015 - otoño 2016, alternando en la dieta de *I. conceptionis*, *S. deliciosa* y *P. humeralis*; mientras que la contribución de *E. analoga* fue alta en el otoño e invierno, alternando en la dieta de *I. conceptionis* y *S. deliciosa*.

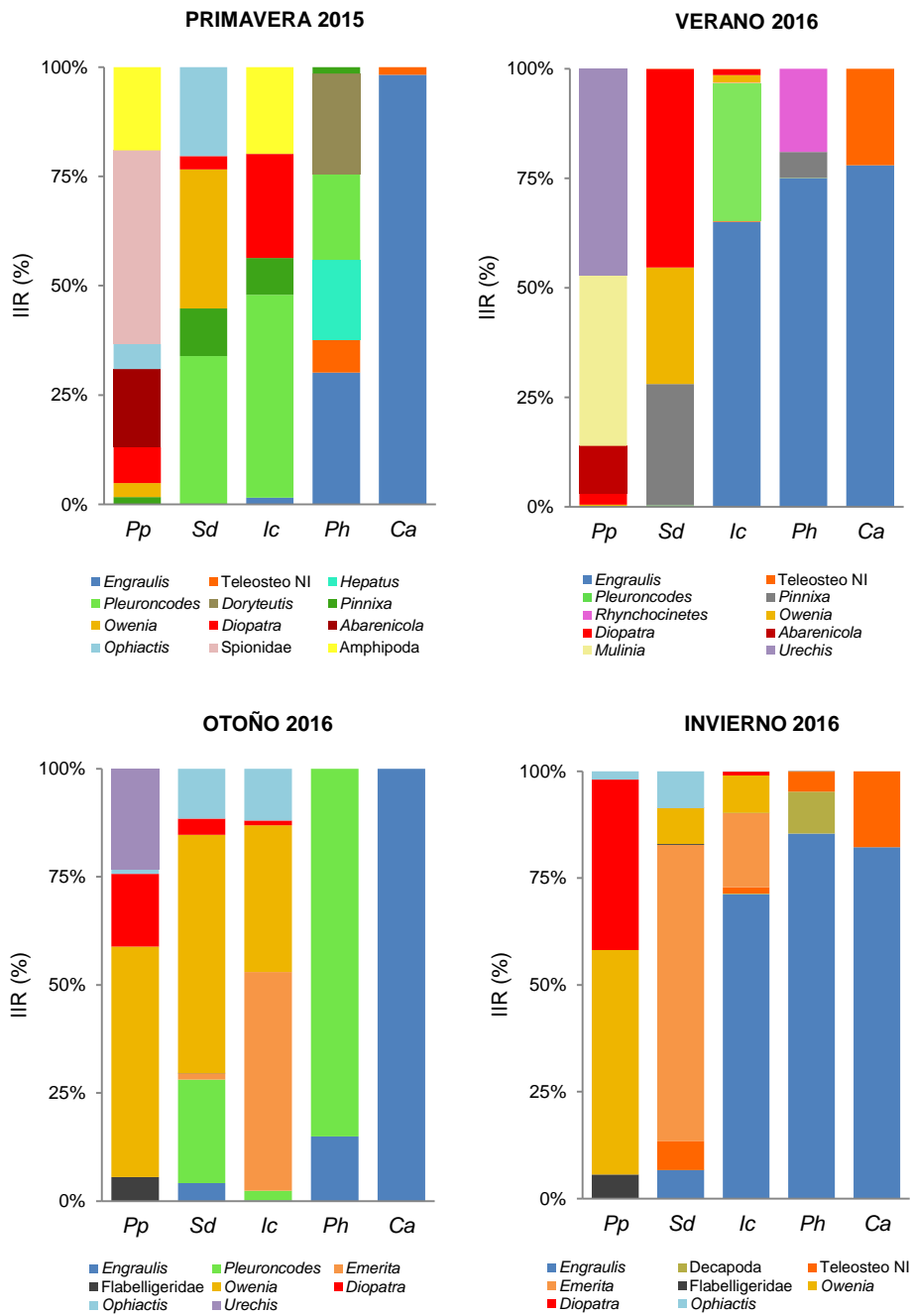


Figura 12. Contribución de las principales presas (IIR% > 5%) en la dieta de *P. peruanus* (Pp), *I. conceptionis* (Ic), *S. deliciosa* (Sd), *P. humeralis* (Ph) y *C. analis* (Ca) frente a Callao.

Entre las presas consumidas, los crustáceos *E. analoga*, *Pinnixa* (*P. valdiviensis* + *P. transversalis*) y un decápodo no identificado (Decápodo NI), se encontraron en más de un estadio de desarrollo (Figura 13). Los estadios tempranos de *E. analoga* (zoea, megalopa) fueron consumidos en mayor frecuencia por *P. humeralis*, y las megalopas de *Pinnixa* y Decápodo NI por *I. conceptionis*. Por el contrario, la ocurrencia de todos estos estadios fue menor en la dieta de *S. deliciosa*, y prácticamente nula en *P. peruanus*.

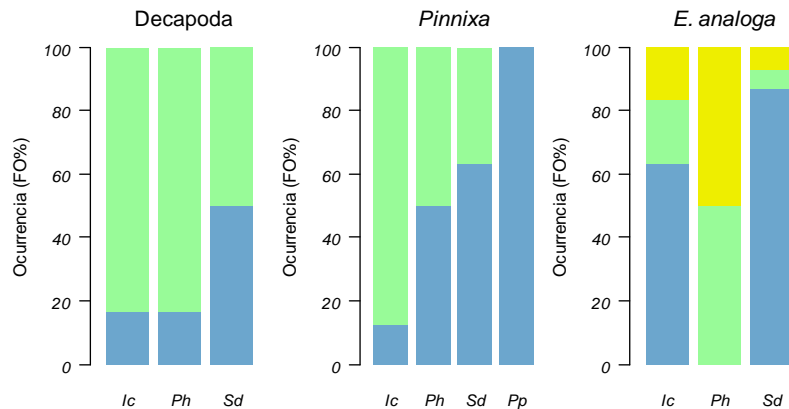


Figura 13. Ocurrencia de los estadios tempranos de *Emerita analoga*, Decápodo y *Pinnixa* en la dieta de *I. conceptionis* (Ic), *P. humeralis* (Ph), *S. deliciosa* (Sd) y *P. peruanus* (Pp) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. Los colores indican estadios adulto (azul), megalopa (verde), zoea (amarillo).

Los valores de diversidad taxonómica (índice de Shannon) fueron similares entre *P. peruanus*, *S. deliciosa*, *P. humeralis* e *I. conceptionis* y fluctuaron entre 1.3 y 2.6 (Figura 14A); por el contrario, la menor diversidad de la dieta estuvo asociada a *C. analis*, cuyos valores variaron entre 0.1 y 1.4. La riqueza mostró un patrón similar entre los depredadores (Figura 14B). En ningún depredador se observó diferencias significativas globales de la riqueza o de la diversidad H entre primavera, verano, otoño e invierno (pruebas Kruskal – Wallis:  $p\text{-value} > 0.05$ ).

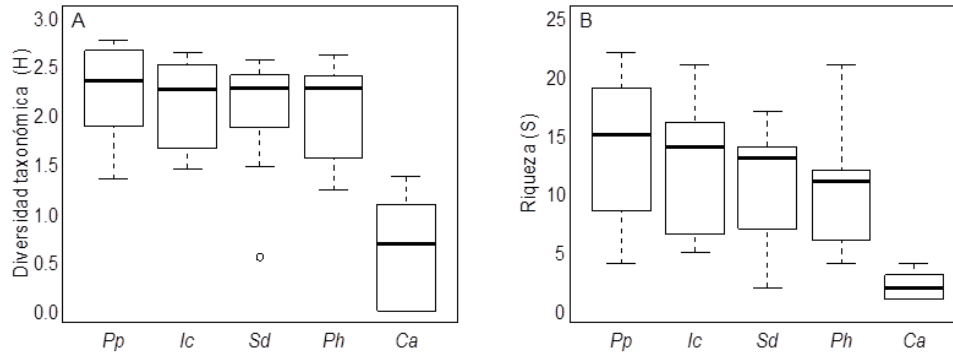


Figura 14. Diagrama de caja del índice de Shannon (A) y la riqueza (B) de *P. peruanus* (Pp), *I. conceptionis* (Ic), *S. deliciosa* (Sd), *P. humeralis* (Ph) y *C. analis* (Ca) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.

Los valores del índice de Levins ( $B$ ) fueron menores a 0.4 para todos los depredadores; siendo mayor en *I. conceptionis* ( $B = 0.30$ ) y *P. peruanus* ( $B = 0.26$ ); seguidos por *P. humeralis* ( $B = 0.23$ ), *S. deliciosa* ( $B = 0.20$ ); y finalmente *C. analis* ( $B = 0.03$ ). La desviación estándar de los valores de  $B$  indicó que las mayores fluctuaciones en la amplitud del nicho trófico se observaron en *P. peruanus*, *I. conceptionis* y *S. deliciosa* (Figura 15), a diferencia de *C. analis* y *P. humeralis* cuyo valores fueron más uniformes.

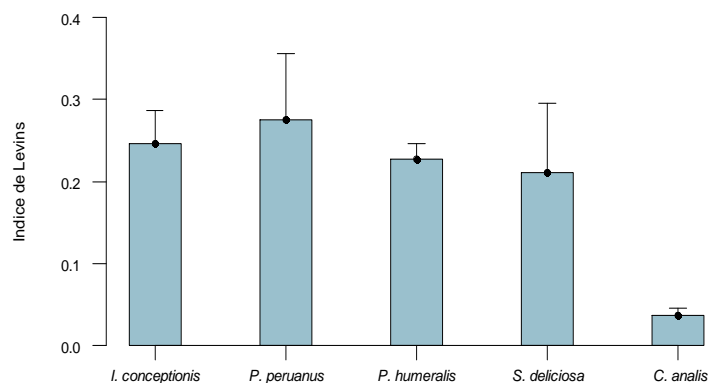


Figura 15. Amplitud del nicho trófico (índice de Levins) de los peces costeros frente a Callao para el periodo primavera 2015 - invierno 2016. Las barras indican la desviación estándar.

#### 4.2.2. Posición trófica

Los valores promedio de posición trófica (PT) de los depredadores frente NECH fueron de 4.30 para *C. analis*, 3.60 en *P. humeralis*, 3.44 en *S. deliciosa*, 3.36 en *I. conceptionis* y 3.22 en *P. peruanus*. Estos valores fueron similares dentro de cada especie, sin variaciones significativas entre temporadas (Tabla 6) o entre localidades (Tabla 7).

Tabla 6. Valores de Posición trófica (PT  $\pm$  desviación estándar) de los peces costeros frente a las localidades de Chimbote, Melchorita y Sta. Rosa

Localidad	Especie	2015		2016		
		invierno	primavera	verano	otoño	invierno
Chimbote	<i>I. conceptionis</i>					3.26 $\pm$ 0.38
	<i>P. peruanus</i>					3.35 $\pm$ 00
	<i>S. deliciosa</i>			3.1 $\pm$ 00	3.27 $\pm$ 0.85	3.45 $\pm$ 0.45
	<i>C. analis</i>			3.42 $\pm$ 0.16	4.5 $\pm$ 00	
Melchorita	<i>I. conceptionis</i>				3.15 $\pm$ 03.	
	<i>P. humeralis</i>				3.5 $\pm$ 0.002	
	<i>P. peruanus</i>				3.17 $\pm$ 0.22	
	<i>S. deliciosa</i>				3.56 $\pm$ 0.55	
	<i>C. analis</i>				4.5 $\pm$ 00	
Sta. Rosa	<i>I. conceptionis</i>					3.33 $\pm$ 0.36
	<i>P. humeralis</i>	3.5 $\pm$ 0.0005			3.42 $\pm$ 0.15	3.34 $\pm$ 0.19
	<i>P. peruanus</i>		3.1 $\pm$ 00	3.22 $\pm$ 0.24	3 $\pm$ 0.47	3.19 $\pm$ 0.21
	<i>S. deliciosa</i>		3.5 $\pm$ 00		3.49 $\pm$ 0.43	3.27 $\pm$ 0.35
	<i>C. analis</i>				4.5 $\pm$ 00	4.5 $\pm$ 00



Tabla 7. Valores de Posición trófica (PT  $\pm$  desviación estándar) en las diferentes localidades de estudio y Posición trófica global (PT<sub>global</sub>) de cada depredador.

Especie	Sta. Rosa	Chimbote	Callao	Melchorita	PTglobal	PT*
<i>P. peruanus</i>	3.147 $\pm$ 0.29	3.348 $\pm$ 0.33	3.168 $\pm$ 0.22	3.168 $\pm$ 0.22	3.21	2.49
<i>I. conceptionis</i>	3.329 $\pm$ 0.36	3.262 $\pm$ 0.38	3.701 $\pm$ 0.93	3.145 $\pm$ 0.36	3.36	2.91
<i>S. deliciosa</i>	3.364 $\pm$ 0.37	3.306 $\pm$ 0.54	3.571 $\pm$ 0.51	3.535 $\pm$ 0.53	3.44	3.73
<i>P. humerales</i>	3.41 $\pm$ 0.16		3.897 $\pm$ 0.52	3.499 $\pm$ 0.0002	3.6	4.14
<i>C. analis</i>	4.5 $\pm$ 0.0	3.716 $\pm$ 0.5	4.5 $\pm$ 0.00	4.5 $\pm$ 0.0	4.3	4.15

\*: Valores de posición trófica descritos en Caillaux (2010)

Frente a Callao tampoco se observaron diferencias significativas de la PT durante el periodo de estudio (Figura 16), los valores de PT en *P. peruanus* variaron entre 3 y 3.5, con valores ligeramente superiores durante el 2015. Los valores mínimos para *S. deliciosa* se registraron en verano y para *P. humeralis* en otoño; mientras que en *I. conceptionis*, la PT fluctuó entre temporadas, con máximos en verano e invierno y mínimos en primavera y otoño.

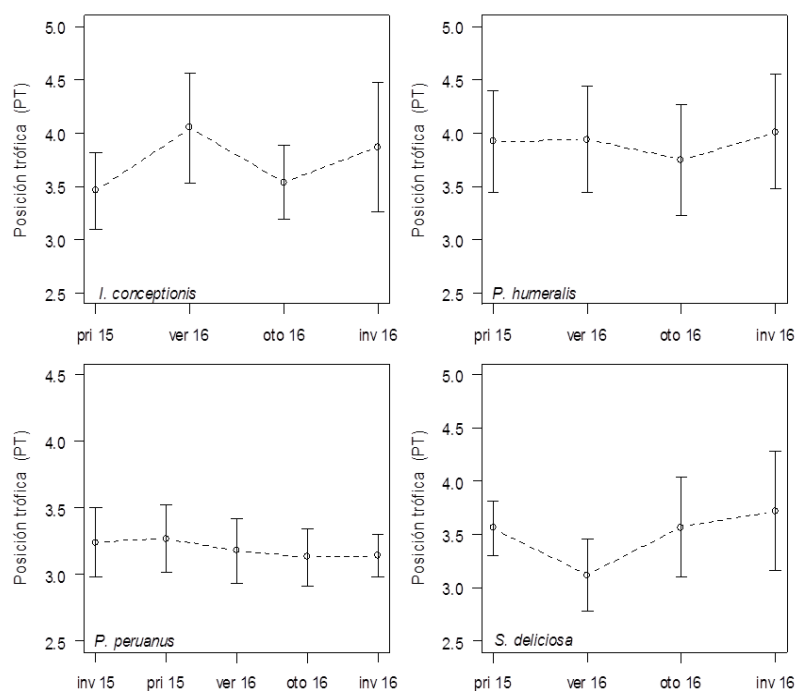


Figura 16. Posición trófica (PT  $\pm$  desviación estándar) calculada a partir del contenido estomacal de peces costeros frente al Callao entre temporadas.

### 4.2.3. Grupos tróficos de depredadores

La clasificación multivariada de los depredadores entre localidades identificó cinco grupos mediante SIMPROF (Figura 17), conformados por *C. analis* (grupo A), *P. peruanus* (grupo B) y *P. humeralis* (grupo C). El grupo D estuvo compuesto por dos especies (*I. conceptionis* + *S. deliciosa*) procedentes de la costa central y el grupo E por las mismas especies; pero, procedentes de Sta. Rosa.

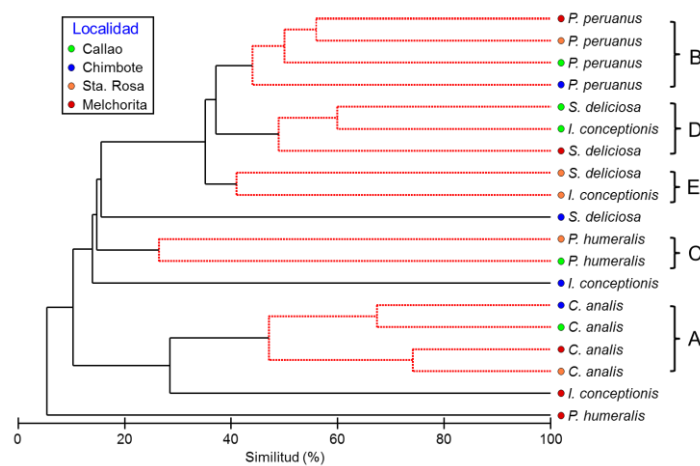


Figura 17. Clasificación multivariada de los peces costeros en cuatro localidades costeras, basada en la composición específica de sus presas (Similitud Bray - Curtis). Las líneas rojas indican grupos significativos identificados mediante SIMPROF.

El porcentaje de similitud (SIMPER), considerando a las especies de depredadores como factores de agrupación, indicó una alta variabilidad en la composición de presas consumidas entre localidades, reflejándose en una baja similitud intragrupos (intraespecífica) para *I. conceptionis* (18%) y *P. humeralis* (10.5%); incrementándose para *P. peruanus* (50.02%) y *C. analis* (49.54%) (ANEXO 2).

## Callao

El análisis de similitud (ANOSIM) indicó la existencia de diferencias significativas en la composición global de presas consumidas entre los cinco depredadores ( $R_{\text{global}} = 0.89$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ); no obstante, el análisis por pares no identificó tales diferencias entre *I. conceptionis* y *S. deliciosa* (Tabla 8).

Tabla 8. Análisis de Similitud (ANOSIM) global y por pares de peces costeros basado en la composición específica de presas frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.

ANOSIM	Estadístico R	<i>p</i> - value
<b>Comparación Global</b>	0.612	< 0.05
<b>Comparación por pares (Pairwise)</b>		
<i>I. conceptionis</i> - <i>S. deliciosa</i>	0.135	> 0.05
<i>I. conceptionis</i> - <i>P. humeralis</i>	0.287	< 0.05
<i>P. humeralis</i> - <i>C. analis</i>	0.927	< 0.05
<i>I. conceptionis</i> - <i>C. analis</i>	0.531	< 0.05
<i>S. deliciosa</i> - <i>P. peruanus</i>	0.552	< 0.05
<i>P. humeralis</i> - <i>S. deliciosa</i>	0.792	< 0.05
<i>C. analis</i> - <i>S. deliciosa</i>	0.76	< 0.05
<i>I. conceptionis</i> - <i>P. peruanus</i>	0.99	< 0.05
<i>P. humeralis</i> - <i>P. peruanus</i>	1	< 0.05
<i>C. analis</i> - <i>P. peruanus</i>	1	< 0.05

El SIMPER intragrupos fue mayor en *C. analis* (79%); disminuyendo en la secuencia *P. humeralis* (51.3%) > *P. peruanus* (50.4%) > *I. conceptionis* (35.3%), y *S. deliciosa* (20.04%). Las presas que contribuyen a estas similitudes intraespecíficas se muestran en el ANEXO 3.

La clasificación multivariada global identificó dos grupos significativos mediante SIMPROF: el Grupo 1 (Figura 18, en rojo), conformado por *P. peruanus*, *I.*

*conceptionis* y *S. deliciosa*; y el Grupo 2 (Figura 18, en azul), conformado por *P. humeralis* y *C. analis*.

La comparación entre temporadas identificó tres grupos en la primavera 2015, compuesto por *C. analis*, los pares *S. deliciosa* - *P. peruanus* y *P. humeralis* - *I. conceptionis* (Figura 19); incorporándose *C. analis* a este último durante el verano de 2016. Para el otoño, *I. conceptionis*, *S. deliciosa* y *P. peruanus* formaron un grupo, reduciéndose a *I. conceptionis* - *S. deliciosa* para el invierno.

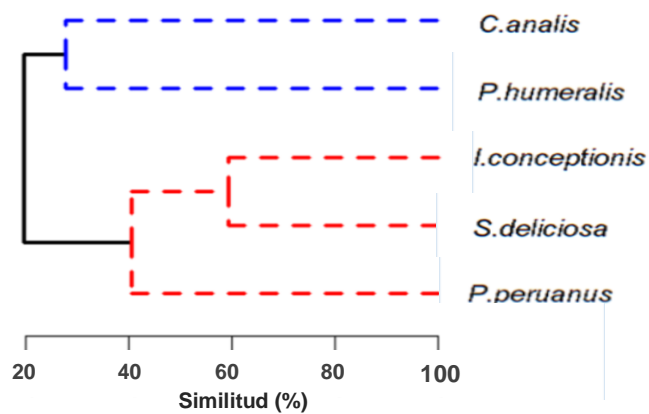


Figura 18. Clasificación multivariada de peces costeros en base a la composición específica de presas frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. Los grupos identificados por SIMPROF se muestran en color rojo (grupo 1) y azul (grupo 2).

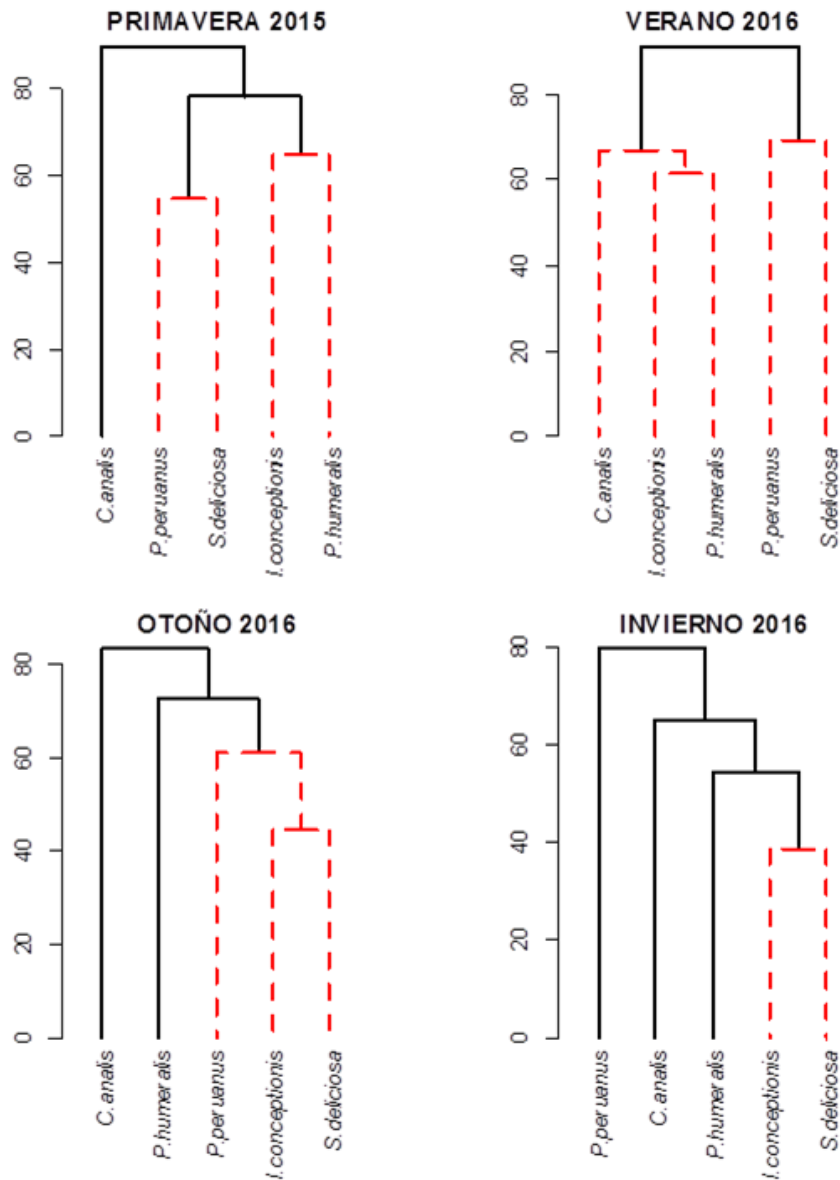


Figura 19. Clasificación multivariada de los peces costeros en base a la composición específica de presas frente a Callao. Las líneas rojas indican grupos significativos identificado mediante SIMPROF.

Los valores del índice de Pianka ( $O_{jk}$ ) entre todos los pares de depredadores se muestran en la Tabla 9. El índice de Pianka fue mayor entre los pares *I. conceptionis* - *S. deliciosa* ( $O_{jk} = 0.82$ ) y en *I. conceptionis* - *P. humeralis* ( $O_{jk} = 0.62$ ) y nulo entre *P. peruanus* y *C. analis* ( $O_{jk} = 0$ ).

Tabla 9. Sobreposición del nicho trófico ( $O_{jk}$ ) entre peces costeros frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016).

$O_{jk}$	<i>I. conceptionis</i> <sup>(1)</sup>	<i>S. deliciosa</i> <sup>(1)</sup>	<i>P. humeralis</i> <sup>(2)</sup>	<i>C. analis</i> <sup>(2)</sup>
<i>S. deliciosa</i> <sup>(1)</sup>	0.821			
<i>P. humeralis</i> <sup>(2)</sup>	0.627	0.449		
<i>C. analis</i> <sup>(2)</sup>	0.501	0.423	0.24	
<i>P. peruanus</i> <sup>(1)</sup>	0.355	0.475	0.079	0.00

(1) y (2) representan los grupos tróficos globales identificados mediante SIMPROF (ver Figura 18)

El valor promedio observado del índice de Pianka fue de 0.43 (Figura 20, línea roja), y fue significativamente superior al valor promedio inferido mediante el modelo nulo ( $O_{jk} = 0.20$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ).

La prueba de Mantel, considerando los grupos identificados mediante la composición de presas (ver Figura 18), indicó una correlación positiva y no significativa entre la matriz binaria y la matriz de valores de sobreposición del nicho trófico observados ( $r = 0.36$ ,  $p\text{-value} > 0.05$ ), indicando que la sobreposición del nicho trófico entre depredadores de un mismo grupo trófico no fue necesariamente mayor que la sobreposición entre depredadores de grupos tróficos diferentes.

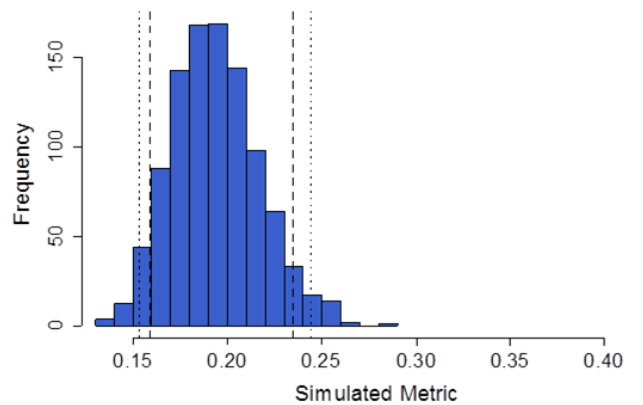


Figura 20. Histograma de frecuencias de los valores del índice de Pianka ( $O_{jk}$ ) simulados a partir del modelo nulo (*simulated metric*). La línea roja indica el valor promedio observado ( $O_{jk} = 0.43$ ) y las líneas verticales indican intervalos de confianza al 95% (segmentada) y 90% (punteada).

### 4.3. Composición funcional de la dieta

#### 4.3.1. Composición de rasgos funcionales

Considerando la afinidad de las presas a cada una de las categorías seleccionadas (ANEXO 4); se observó que todas estas categorías fueron registradas en el espectro dietario de *P. peruanus*, *P. humeralis* e *I. conceptionis*, 27 en *S. deliciosa* y ocho en *C. analis*. La similitud intragrupos en cada depredador fue mayor al 70% (ANEXO 5). La importancia de las categorías SIZE1, SIZE2 (tamaño), INF (localización), AIF, AD (forma de alimentación), TUB, MADRI (forma de vida), SESI, EXV (tipo de movimiento) y VERM (forma corporal) disminuyeron en la secuencia *P. peruanus* > *S. deliciosa* > *I. conceptionis* > *P. humeralis*; mientras que las formas SIZE4, CERC, PRD, VOL, NAD se incrementaron en la misma secuencia, alcanzando sus máximos valores con *C. analis* (Figura 21).

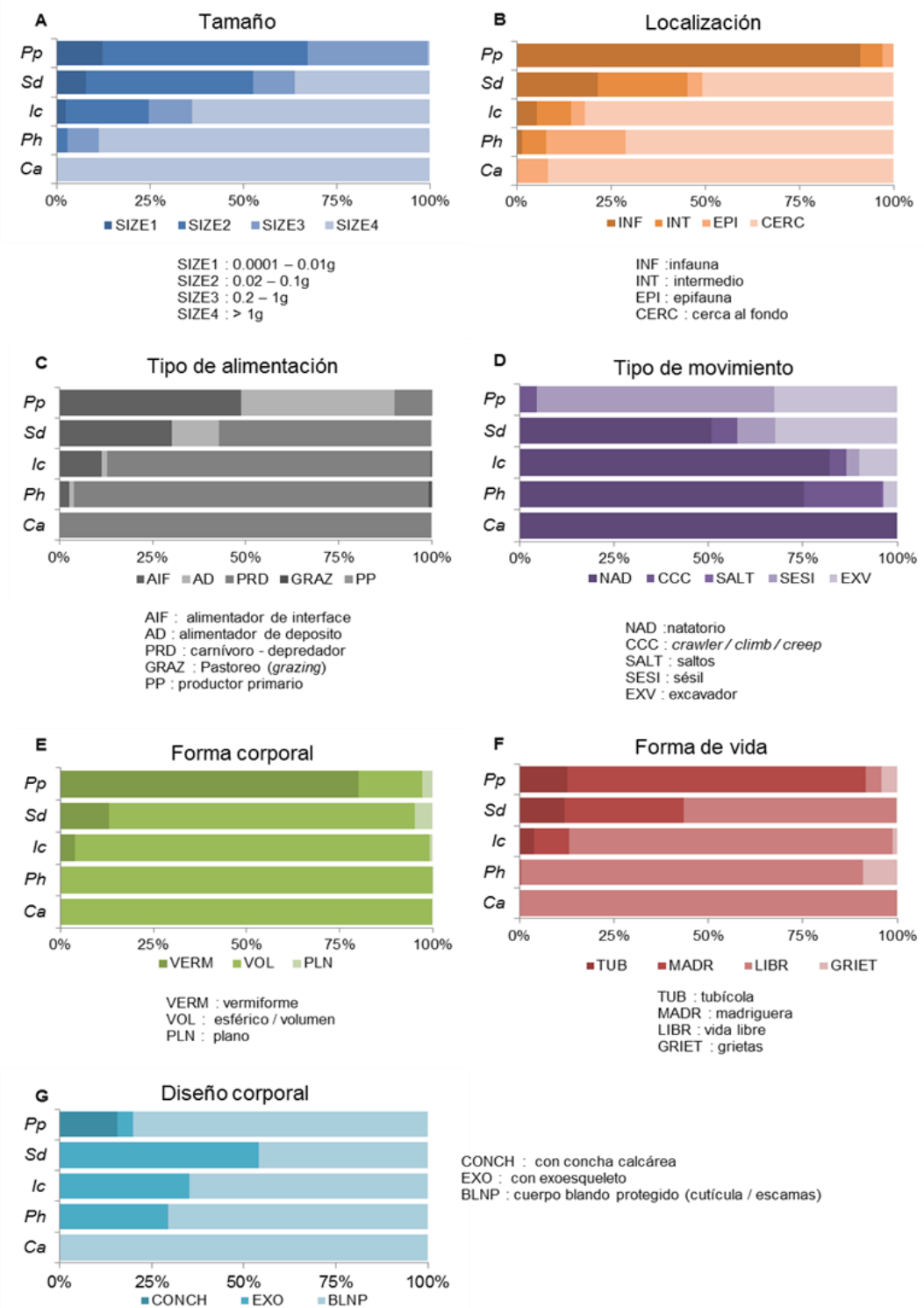


Figura 21. Importancia de las categorías de cada rasgo funcional (A-G) en la dieta de *I. conceptionis* (*Ic*), *S. deliciosa* (*Sd*), *P. humeralis* (*Ph*), *P. peruanus* (*Pp*) y *C. analis* (*Ca*), frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.



La forma y el diseño corporal de las presas mostraron que *P. peruanus* se alimentó preferentemente de formas vermiformes (VERM) y sésiles (SESI); a diferencia de *S. deliciosa*, *I. conceptionis* y *P. humeralis* que mostraron un consumo preferente por organismos con exoesqueletos (EXO) y de cuerpos blandos con protección (BLNP). Los valores de diversidad funcional ( $Q_P$ ) fluctuaron entre 1.1 y 5.3 (Figura 22), reflejando diferencias entre los depredadores, los mayores valores de  $Q_P$  fueron registrados para *I. conceptionis* ( $Q_P = 4.69 \pm 0.38$ ), seguidos por *S. deliciosa* ( $Q_P = 4.19 \pm 0.13$ ), *P. peruanus* ( $Q_P = 3.91 \pm 0.30$ ), *P. humeralis* ( $Q_P = 3.21 \pm 0.21$ ) y *C. analis* ( $Q_P = 1.32 \pm 0.07$ ); mientras que la razón Q/H se incrementó en la secuencia *P. humeralis* (1.99) < *C. analis* (2.09) < *S. deliciosa* (2.69) < *P. peruanus* (2.77) < *I. conceptionis* (4.42). No se observaron diferencias significativas en los valores de  $Q_P$  entre primavera, verano, otoño e invierno en ninguno de los depredadores (pruebas Kruskal – Wallis:  $p\text{-value} > 0.05$ ).

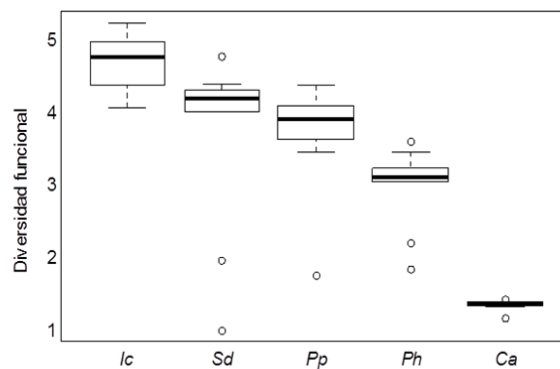


Figura 22. Diagrama de caja de la diversidad funcional ( $Q_P$ ) asociada a la dieta de *I. conceptionis* (Ic), *S. deliciosa* (Sd), *P. humeralis* (Ph), *P. peruanus* (Pp) y *C. analis* (Ca) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.

#### 4.3.2. Relación entre la riqueza y la diversidad funcional de la dieta

Se observó una tendencia positiva entre los valores de riqueza (S) y de diversidad funcional (Q<sub>P</sub>) en todos los depredadores evaluados (Figura 23A-E); no obstante, el coeficiente de correlación de Spearman para ambos parámetros sólo fue significativo en *P. peruanus* ( $\rho = 0.75$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ).

La relación entre la diversidad taxonómica (H) y la diversidad funcional (Q<sub>P</sub>) mostró un patrón similar a S - Q<sub>P</sub> (Tabla 10); en ambos casos, las correlaciones fueron positivas y significativas a escala global. Por otro lado, las observaciones acumuladas mostraron que a pesar del incremento progresivo de la riqueza, los valores de Q<sub>P</sub> aumentaron a tasas decrecientes, con una tendencia a la uniformidad (Figura 24A-E), mostrándose una clara diferencia entre depredadores (Figura 24F).

Tabla 10. Coeficientes de correlación de Spearman ( $\rho$ ) y su significancia ( $p\text{-value}$ ) entre la riqueza (S), diversidad taxonómica (H) y diversidad funcional (Q<sub>P</sub>) de la dieta de los depredadores costeros frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.

Especie	S - Q <sub>P</sub>		H - Q <sub>P</sub>	
	$\rho$	$p\text{-value}$	$\rho$	$p\text{-value}$
<i>I. conceptionis</i>	0.26	> 0.05	0.35	> 0.05
<i>P. humeralis</i>	0.18	> 0.05	0.15	> 0.05
<i>S. deliciosa</i>	0.39	> 0.05	0.35	> 0.05
<i>P. peruanus</i>	<b>0.75</b>	< 0.05	<b>0.69</b>	< 0.05
<i>C. analis</i>	0.28	> 0.05	0.31	> 0.05
Global	<b>0.60</b>	< 0.05	<b>0.57</b>	< 0.05

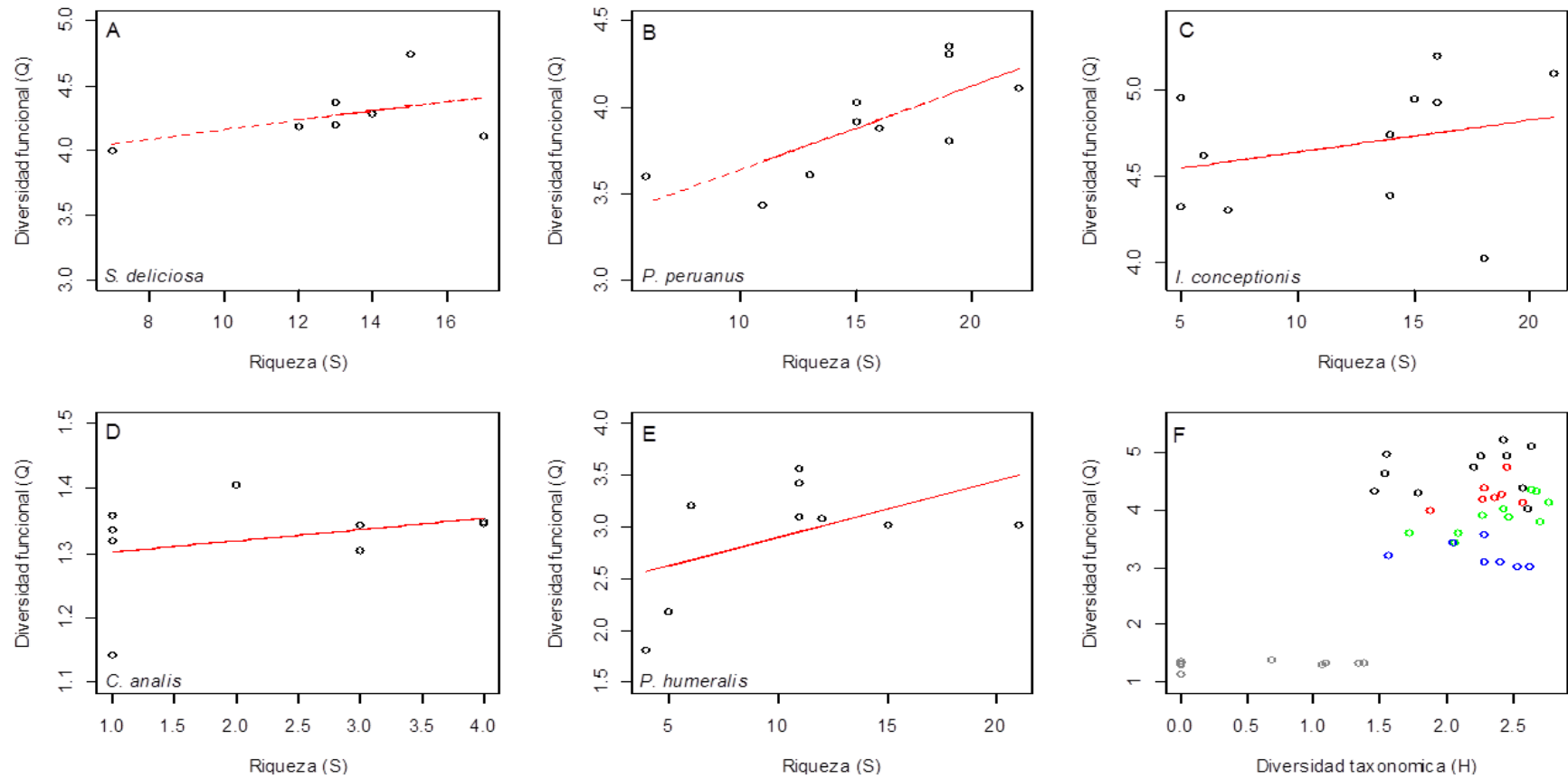


Figura 23. Relación entre la riqueza (S) y diversidad funcional (Q<sub>p</sub>) en la dieta de *C. analis* (gris), *P. humeralis* (azul), *P. peruanus* (verde), *S. deliciosa* (rojo) e *I. conceptionis* (negro), frente a Callao para el periodo primavera 2015-inverno 2016.

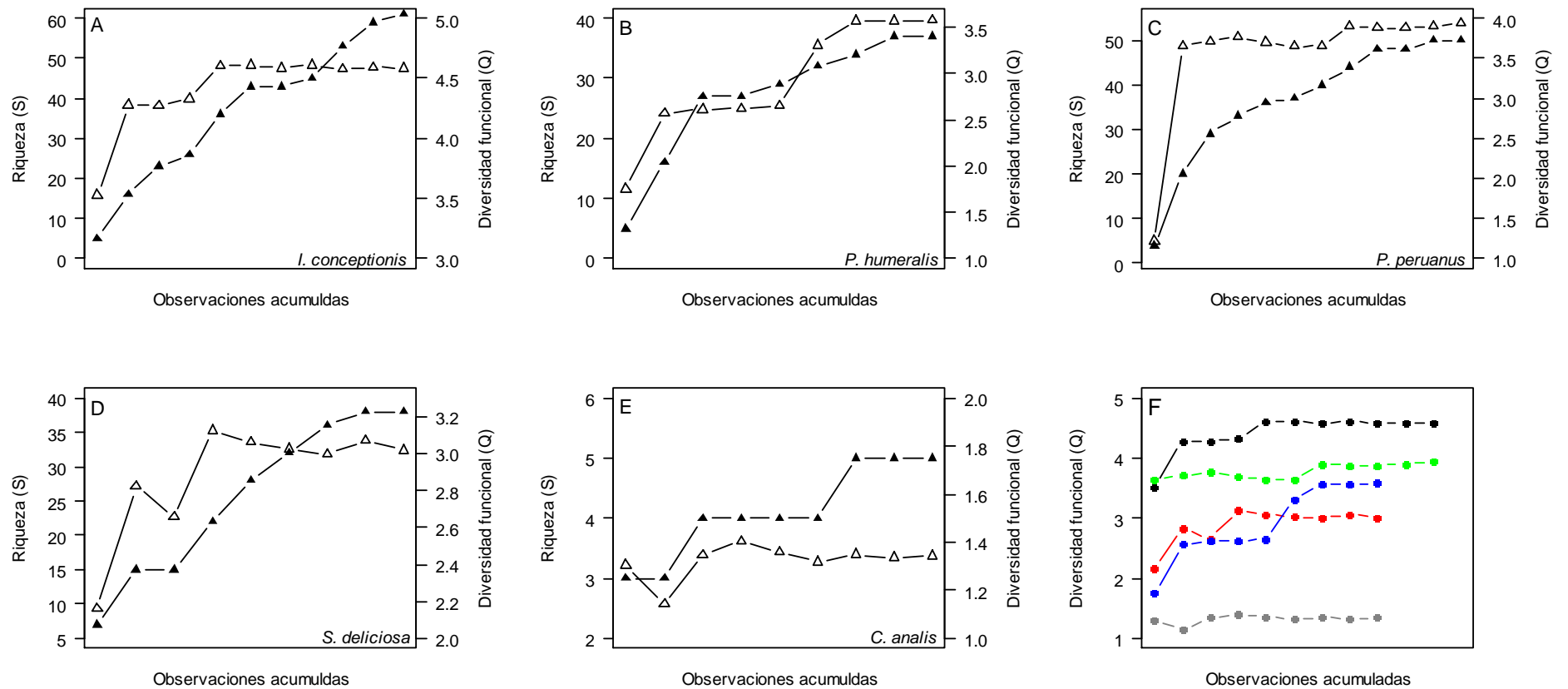


Figura 24. Observaciones acumuladas de la riqueza ( $\blacktriangle$ ) y las diversidad funcional  $Q_P$  ( $\triangle$ ) en la dieta de *C. analis* (gris), *P. humeralis* (azul), *P. peruanus* (verde), *S. deliciosa* (rojo) e *I. conceptionis* (negro), frente a Callao para el periodo primavera 2015-inverno 2016

La correlación entre la matriz global de composición de presas y de composición de rasgos funcionales fue positiva y significativa (RELATE:  $\rho = 0.76$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ); sin embargo, esto no ocurrió para cada depredador costero, donde no se observó una correlación significativa entre ambas matrices (Tabla 11).

Tabla 11. Coeficiente de correlación de Spearman ( $\rho$ ) y su significancia ( $p\text{-value}$ ) entre la matriz de composición de presas y composición de rasgos funcionales obtenidos desde la rutina RELATE para los peces capturados frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.

<b>Especie</b>	<b><math>\rho</math></b>	<b><math>p\text{-value}</math></b>
<i>I. conceptionis</i>	0.42	> 0.05
<i>S. deliciosa</i>	0.43	> 0.05
<i>P. humeralis</i>	0.22	> 0.05
<i>P. peruanus</i>	0.05	> 0.05
<i>C. analis</i>	0.39	> 0.05
Global	<b>0.76</b>	< 0.05

#### 4.4. Hábitat trófico de los depredadores

##### 4.4.1. Hábitat de las presas

La cuantificación de la ingesta de recursos bentónicos (Wb%) y pelágicos (WP%) en la dieta de los peces costeros frente a Callao distinguió una dominancia de presas pelágicas para *C. analis* (Wp% = 100%) y bentónicas en *P. peruanus* (Wb% = 100%); mientras que en el resto de especies (*I. conceptionis*, *S. deliciosa*, *P. humeralis*) se registró una ingesta compartida de ambas fuentes alimenticias.

Según el IIR%, los recursos bentónicos fueron más importantes para *P. peruanus* (IIR<sub>b</sub>% = 100%), seguido de *S. deliciosa* (IIR<sub>b</sub>% >75%), *I. conceptionis* (IIR<sub>b</sub>% = 50 - 75%) y *P. humeralis* (IIR<sub>b</sub>% < 25%). La prueba de Kruskal-Wallis no detectó

diferencias significativas en el porcentaje en peso entre ambos recursos (bentónico vs. pelágico) para *S. deliciosa* e *I. conceptionis*; pero si en *P. humeralis*, observándose una mayor ingesta de recursos pelágicos ( $H_c = 5.33$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ); pero no en su ocurrencia (FO%) ( $H_c = 1.33$ ,  $p\text{-value} > 0.05$ ).

De acuerdo a estos resultados, se reconocen entonces cuatro grupos tróficos en base a la ingesta de recursos bentónicos y pelágicos (Figura 25): *a*) bentófago ( $IIR_b\% = 100\%$ ), conformado por *P. peruanus*, *b*) bento-nectófago ( $IIR_b\% = 50 - 75\%$ ), conformado por *I. conceptionis* y *S. deliciosa*, *c*) necto-bentófago, conformado por *P. humeralis* ( $IIR_p\% > 75\%$ ) y *d*) nectófago ( $IIR_p\% = 100\%$ ) conformado por *C. analis*. Los grupos *a* y *b* se correspondieron con el grupo 1 identificado por composición de presas y el grupo *c* y *d* con el grupo 2 (ver Figura 18).

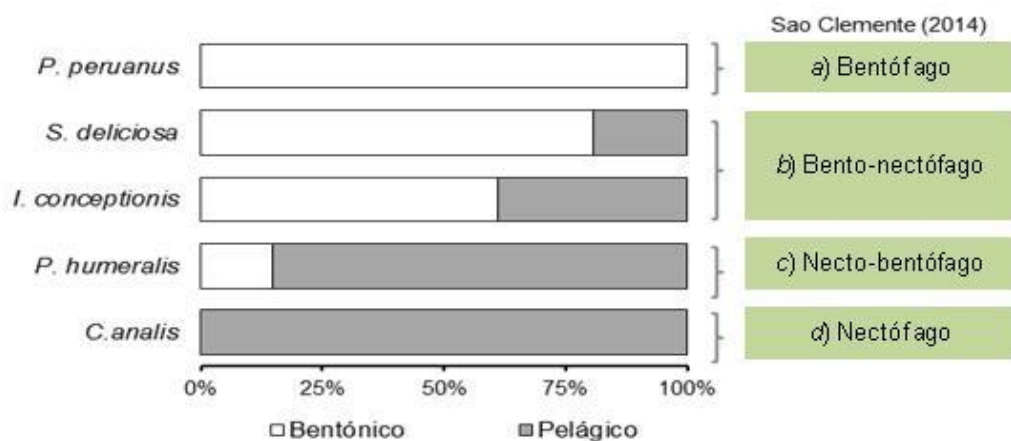


Figura 25. Grupos tróficos de depredadores (*a-d*) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016, identificados a través de la ingesta de recursos bentónicos y pelágicos.

La ingesta de recursos bentónicos y pelágicos para *I. conceptionis* fue variable, siendo principalmente pelágica (primavera, verano) y cambiando a bentónica en el otoño; periodo en el cual se registró también la mayor ocurrencia de estos recursos en su dieta (Figura 26A y B). Por su parte, *S. deliciosa* se caracterizó por una ingesta predominante recursos bentónicos en primavera y verano; cambiando a una alimentación compartida entre ambos recursos en otoño e invierno (Figura 26E y F). Finalmente, *P. humeralis* se alimentó en proporciones similares en todas las temporadas, con una ingesta predominante de recursos pelágicos.

La ingesta de recursos pelágicos ( $W_p\%$ ) se asoció significativamente con los valores de posición trófica (PT) de *I. conceptionis* ( $\rho = 0.57$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ), *S. deliciosa* ( $\rho = 0.57$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ) y *P. humeralis* ( $\rho = 0.51$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ); observándose una tendencia lineal en todos los casos, donde el incremento en  $W_p\%$  (entre 1 al 99%) fue acompañado por un incremento de la PT (Figura 27).

Por otro lado, la correlación entre la ingesta de recursos bentónicos ( $W_b\%$ ) y la riqueza (S) no fue significativa en *I. conceptionis* ( $\rho = 0.39$ ,  $p\text{-value} > 0.05$ ) y *S. deliciosa* ( $\rho = -0.4$ ,  $p\text{-value} > 0.05$ ), pero si en *P. humeralis* ( $\rho = 0.69$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ), donde los menores valores de riqueza ( $S < 10$  spp.) se asociaron a una baja ingesta bentónica ( $W_b\% = 0 - 20\%$ ) y los mayores ( $S = 10$  a  $15$  spp.) con una mayor ingesta ( $W_b\% = 30 - 60\%$ ).

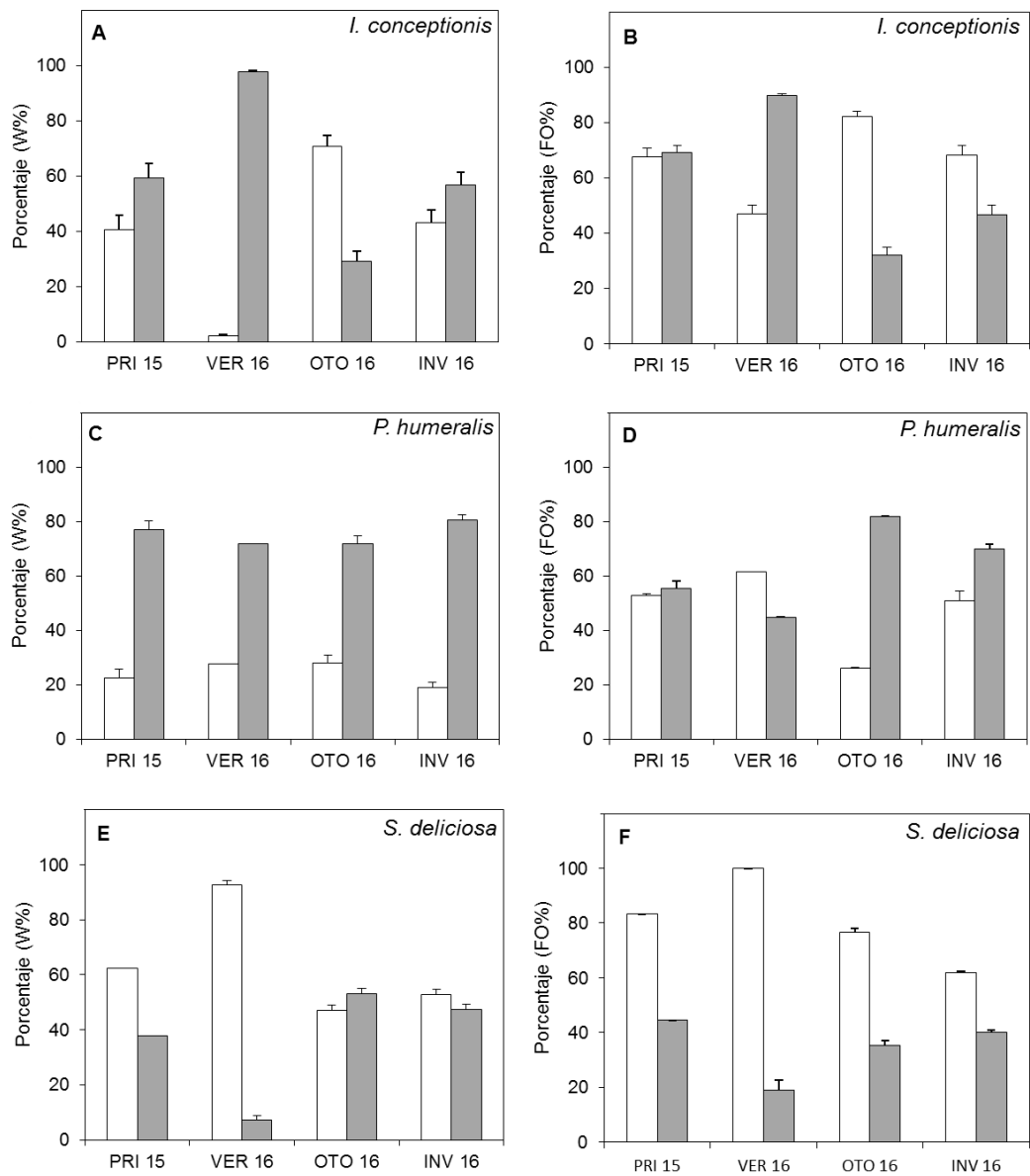


Figura 26. Ocurrencia (FO%  $\pm$  error estándar) y peso (W%  $\pm$  error estándar) de las presas bentónicas (barras blancas) y pelágicas (barras grises) en la dieta de los peces costeros frente al Callao.



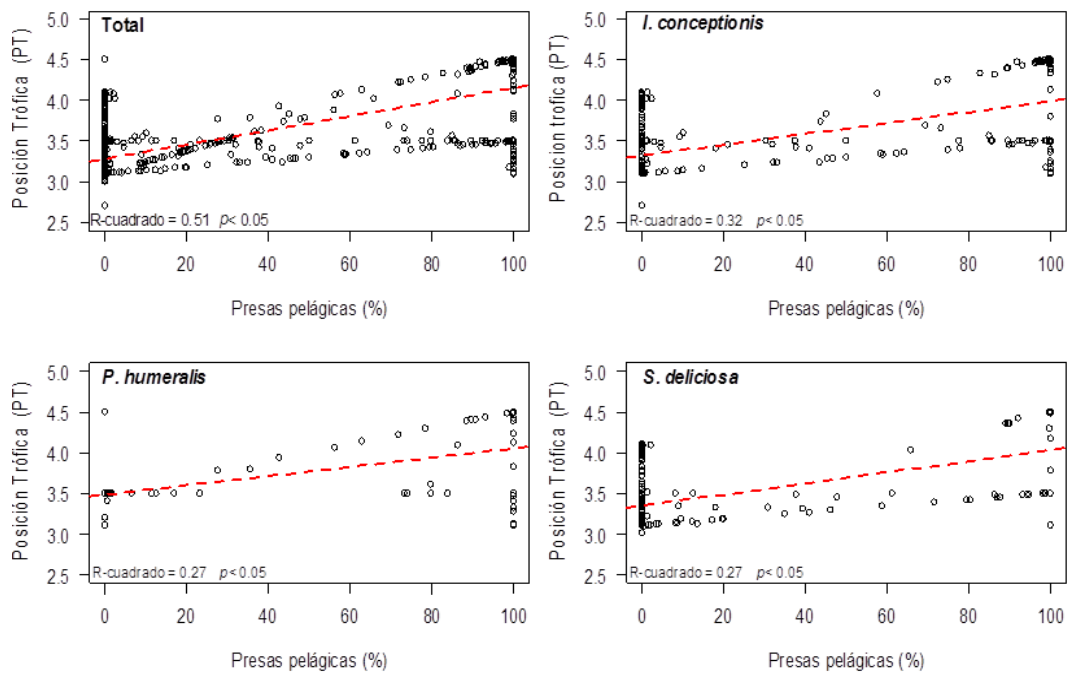


Figura 27. Relación entre el porcentaje de presas pelágicas consumidas en la dieta y la PT de los peces costeros frente al NECH, las líneas rojas indican la tendencia de la serie de datos.

#### 4.4.2. Rasgos funcionales asociados a hábitat de las presas

La clasificación multivariada (CLUSTER + SIMPROF) de las categorías vinculadas al hábitat de las presas (Localización, Tipo de movimiento y Forma de vida) identificó tres asociaciones significativas: 1) R1, asociado al hábitat pelágico de las presas, y dentro del hábitat bentónico (R2) se distinguieron: 2) R2<sub>a</sub>, conformado por categorías asociadas al hábitat bentónico de fondos blandos y 3) R2<sub>b</sub>, asociado a hábitats de fondos rocosos (Figura 28).

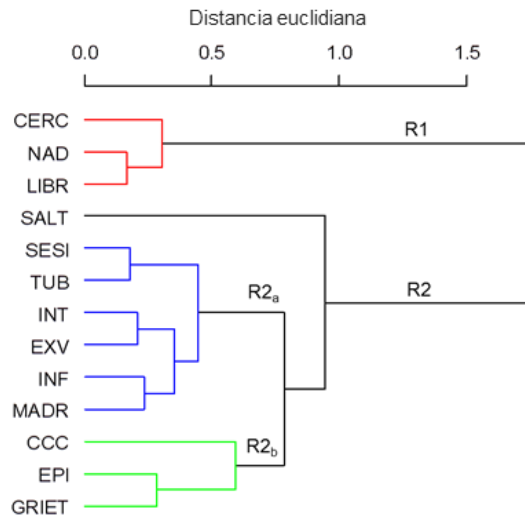


Figura 28. Clasificación multivariada de los rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas a partir de la dieta de los depredadores capturados frente a Callao para el periodo primavera 2015-invierno 2016. Las asociaciones significativas fueron identificadas mediante SIMPROF y se muestran en color rojo, azul y verde.

El índice de Rao cuantificado para la sub-matriz ( $Q_h$ ) fue relativamente mayor para *I. conceptionis* ( $Q_h = 2.14 \pm 0.48$ ), seguido por *S. deliciosa* ( $Q_h = 1.78 \pm 0.59$ ), *P. humeralis* ( $Q_h = 1.43 \pm 0.2$ ), *P. peruanus* ( $Q_h = 1.42 \pm 0.14$ ) y *C. analis* ( $Q_h = 1.12 \pm 0.06$ ) (Figura 29).

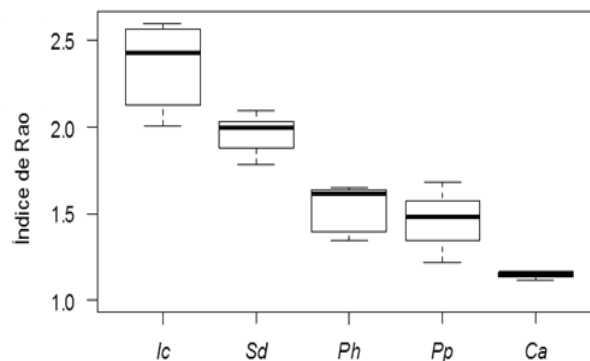


Figura 29. Índice de Rao para los rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas ( $Q_h$ ) de *I. conceptionis* (*Ic*), *S. deliciosa* (*Sd*), *P. humeralis* (*Ph*), *P. peruanus* (*Pp*) y *C. analis* (*Ca*) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.

La clasificación multivariada usando distancias euclideanas y basada en la composición de rasgos funcionales (siete rasgos funcionales, 28 categorías) identificó cuatro grupos de depredadores según las características de sus presas, donde sólo *I. conceptionis* y *S. deliciosa* conformaron un grupo significativo (Figura 30).

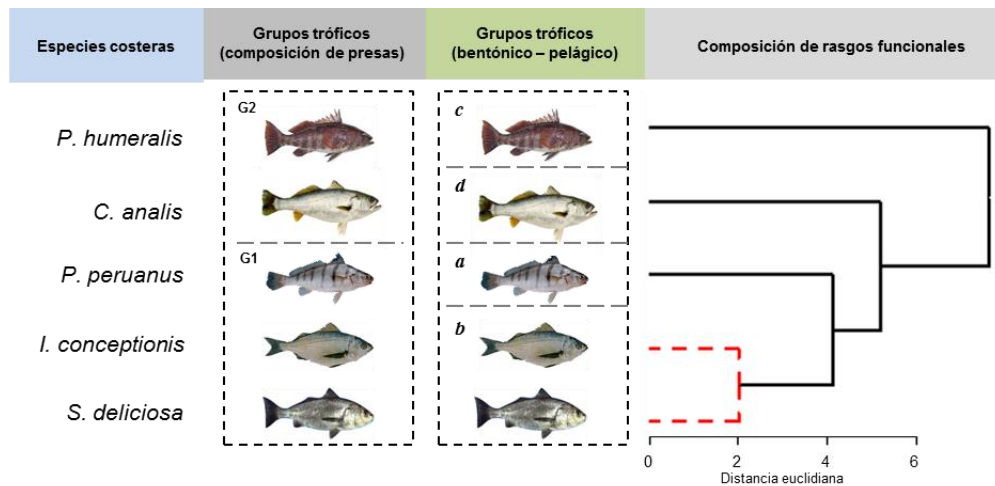


Figura 30. Comparación de los grupos tróficos de depredadores inferidos mediante la composición de presas (G1, G2), la ingesta de recursos bentónicos y pelágicos (*a,b,c,d*) y la clasificación multivariada basada en composición de rasgos funcionales (7 rasgos, 28 categorías) frente a Callao para el periodo primavera 2015 – invierno 2016. Las líneas rojas del CLUSTER indican grupos significativos identificados mediante SIMPROF.

La diferencias significativas en la composición de rasgos funcionales, detectadas mediante PERMANOVA, ocurrieron entre los pares *P. humeralis* (necto-bentófago) - *C. analis* (nectófago) y *P. peruanus* (bentófago) - *I. conceptionis* (bento-nectófago) y *C. analis* – *P. peruanus* (Tabla 12); pero no entre los pares *S. deliciosa* - *I. conceptionis* ( $F = 1.29, p\text{-value} > 0.05$ ). Estos resultados apoyan la

Hipótesis 2, para los grupos tróficos identificados a través de la ingesta de recursos bentónicos y pelágicos

Tabla 12. Análisis de varianza (PERMANOVA) basado en la composición de rasgos funcionales entre depredadores capturados frente a Callao (primavera 2015 – invierno 2016)

Factor	GL	Suma de cuadrados	MS	F model	p-value
<i>P. humeralis</i> <sup>2,c</sup> - <i>C. analis</i> <sup>2,d</sup>	1	0.414	0.41	16.51	0.001
Residual	16	0.401	0.03		
Total	17	0.815			
<i>P. peruanus</i> <sup>1,a</sup> - <i>I. conceptionis</i> <sup>1,b</sup>	1	88.260	88.262	4.6	0.0001
Residual	21	404.62	19.172		
Total	22	490.88			
<i>P. peruanus</i> <sup>1,a</sup> - <i>C. analis</i> <sup>2,d</sup>	1	224.44	224.44	48.2	0.0001
Residual	19	88.440	4.65		
Total	20	312.88			

<sup>(1,2)</sup> Grupos tróficos identificados mediante la composición de presas (ver Figura 18)

<sup>(a,b,c,d)</sup> Grupos tróficos identificados mediante la ingesta de recursos bentónicos y pelágicos (ver Figura 25)

El análisis de correspondencia identificó que el hábitat trófico de *I. conceptionis* y *S. deliciosa* se asoció a los ambientes pelágicos, bentónicos de fondos blandos y de fondos rocosos, *P. humeralis* con ambientes pelágicos y bentónicos de fondos duro, y finalmente a *C. analis* y *P. peruanus* a ambientes pelágicos y bentónico de fondo blando respectivamente.

Se observó un patrón similar de utilización de recursos entre primavera-otoño y verano-invierno. Sobre el primer eje (EJE 1) los rasgos funcionales estuvieron asociados a características que definen recursos bentónicos (*e.g.* INF, MADR) y pelágicos (NAD, CERC) y sobre el segundo eje (EJE 2) a rasgos funcionales que identificaron hábitats de fondos rocosos (GRIET, CCC) y blandos (*e.g.* TUB,

EXV); de este modo, *P. peruanus* uso preferentemente hábitats bentónicos de fondos blandos, *P. humeralis* ambientes rocosos y junto con *C. analis*, la columna de agua (Figura 31A y C). *S. deliciosa* e *I. conceptionis* evidenciaron en estos periodos un uso similar del hábitat trófico (pelágico y bentónico de fondos blandos).

Para el verano y el invierno, el primer eje también se relacionó con la utilización de recursos bentónicos y pelágicos; donde el hábitat trófico de *P. humeralis* - *C. analis* - *I. conceptionis* fue principalmente pelágicos y en menor medida asociado a los fondos rocosos; mientras que el hábitat trófico de *P. peruanus* - *S. deliciosa* fue bentónico de fondos blandos.

Para el invierno, el EJE 2 se vinculó con la forma de explotación de los recursos bentónicos de fondos blandos; siendo principalmente recursos infaunales (INF) para *P. peruanus* y dispuestos en el sedimento de formas visibles (INT) para *S. deliciosa* (Figura 31B y D).

Tabla 13. Autovalores y autovectores del análisis de correspondencia de la composición de rasgos funcionales en la dieta de peces costeros frente a Callao entre temporadas

Temporada	PRIMAVERA 2015		VERANO 2016		OTOÑO 2016		INVIERNO 2016	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Valor	0.24	0.04	0.34	0.07	0.27	0.05	0.21	0.03
Porcentaje (%)	75.23	12.66	74.00	14.37	81.67	13.87	76.49	12.45
<b>Rows</b>								
<i>I. conceptionis</i>	-0.40	0.48	-0.44	0.03	-0.65	0.24	-0.06	0.32
<i>P. humeralis</i>	0.14	-1.41	-0.29	1.33	0.34	-1.74	-0.23	0.98
<i>C. analis</i>	1.92	0.78	-1.50	-1.57	2.01	0.91	-2.12	-0.30
<i>P. peruanus</i>	-1.60	0.43	1.70	-0.42	-1.30	0.38	1.48	0.85
<i>S. deliciosa</i>	-0.18	1.14	0.93	-0.76	-0.20	0.72	0.54	-1.59
<b>Columns</b>								
INF	-1.18	0.89	1.48	-0.57	-0.97	-0.02	1.08	-0.12
INT	-0.71	-0.88	0.48	0.93	-0.81	-0.38	0.87	-0.64
EPI	0.60	-0.07	-0.43	0.003	0.69	-0.37	-0.77	0.29
CERC	1.16	0.14	-1.05	-0.46	1.25	0.30	-1.18	-0.34
NAD	1.05	0.23	-1.04	-0.46	1.16	0.28	-1.01	-0.12
CCC	-0.62	-1.17	0.28	1.41	-0.51	-1.79	0.66	1.08
SALT	-0.74	-1.85	-0.35	3.16	-0.35	-3.28	0.29	3.79
SESI	-1.41	2.00	1.80	-1.76	-1.23	1.18	1.47	0.58
EXV	-0.92	-0.63	1.09	0.44	-0.97	0.28	0.97	-1.26
TUB	-1.12	1.80	1.06	-0.88	-1.23	1.57	1.35	1.37
MADR	-1.82	0.12	1.56	0.09	-1.12	0.83	1.17	-2.11
LIBR	0.81	0.22	-0.76	-0.49	0.95	0.32	-0.83	0.07
GRIET	-0.80	-2.44	0.15	2.14	-0.55	-2.59	0.74	1.85

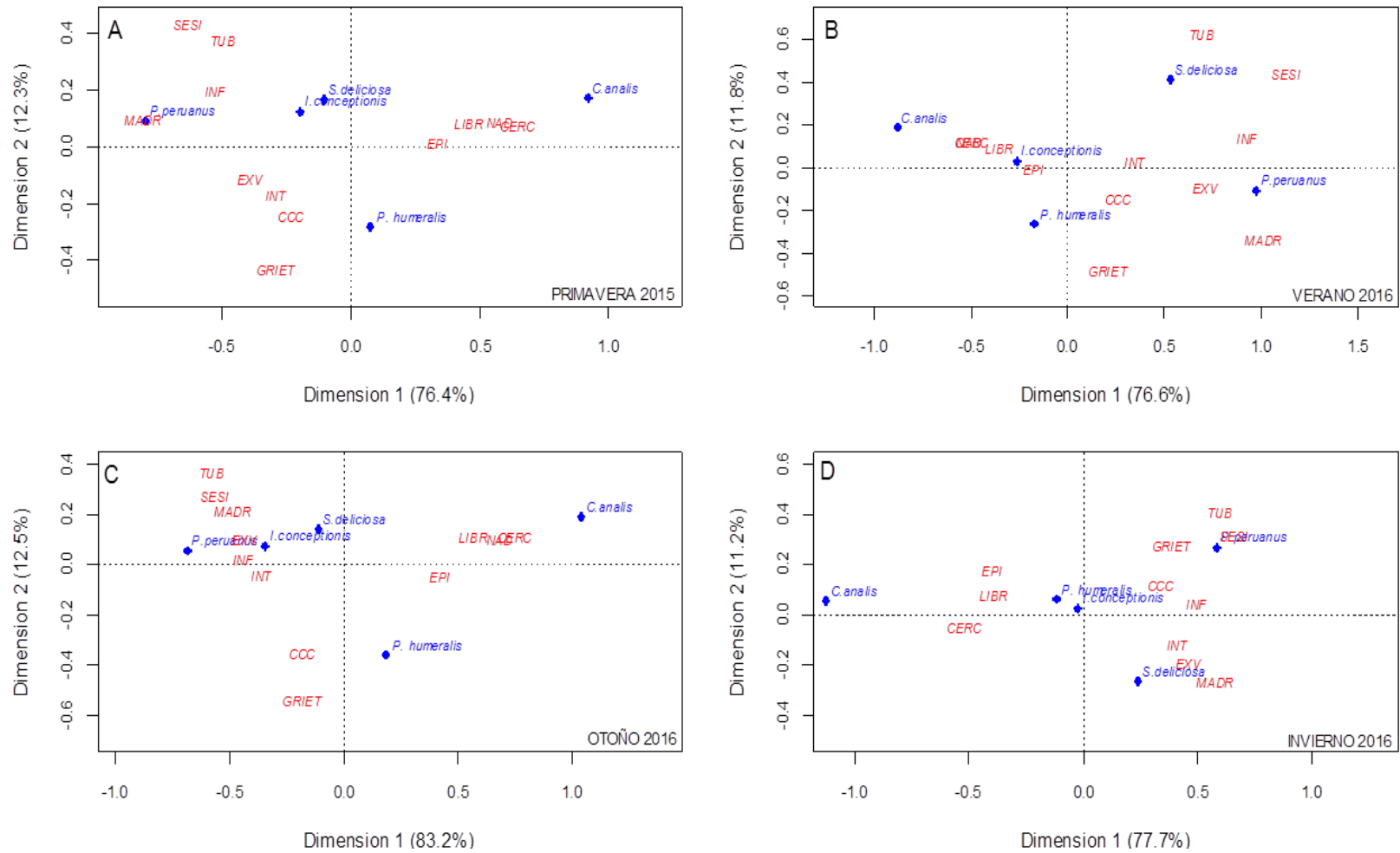


Figura 31. Análisis de correspondencias entre peces costeros frente al Callao a partir de los rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas consumidas (ver Tabla 13)

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1. Zona costera y recursos costeros.

Las especies objeto del presente estudio formaron parte de las capturas comerciales en el norte del ecosistema de la corriente de Humboldt (costa peruana) y por lo tanto graficaron las características e interacciones tróficas afectadas directamente por la pesca artesanal. De estas especies, *C. analis* es considerada como pelágica - nerítica (Coello *et al.*, 2010; Mendo *et al.*, 1988); sin embargo, y al igual que sucede con otros predadores pelágicos (Begg y Hopper. 1998) y especies del mismo género en otras latitudes (Barnes, 2014; Turnure *et al.*, 2015), la incursión *inshore* de *C. analis* influye en su dieta y en las interacciones con peces costeros residentes. Las capturas frente a Callao y otras localidades fueron realizadas a profundidades que no superaron los 50m; estas consideraciones estiman que los ejemplares formaron parte de los ambientes más someros al momento de su captura.

### 5.2. Composición de presas

El análisis del contenido estomacal de los peces capturados en las diferentes localidades corroboró el carácter carnívoro de su alimentación, tal como ha sido reportado en otras localidades del pacifico sureste, como por ejemplo en *P. humeralis* (Minaño y Castillo, 1971; Vargas *et al.*, 1999b; Medina *et al.*, 2004), *I. conceptionis* (Mejía *et al.*, 1970; Mosquillaza, 1995; Bello, 2008; Pérez-Matus *et al.*, 2012) o *S. deliciosa* (Cifuentes y Vargas, 1998; Pérez-Matus *et al.*, 2012). La alta diversidad de crustáceos y poliquetos encontrados en la dieta fue compatible con los componentes bentónicos característicos en estos ambientes someros



(Paredes *et al.*, 1988, 1999; Tarazona *et al.*, 1986, 1991; Argüelles *et al.* 2010, 2012).

La baja similitud en la composición de presas de cada depredador (intragrupal) observada frente a Callao puede asociarse a dos fuentes de variabilidad: *a*) espacial y *b*) temporal. En el primer caso, las diferencias generales en la distribución de los sedimentos superficiales frente a la plataforma varió entre localidades (Figura 32); mientras que frente a Callao, la variabilidad espacial estuvo representada por las áreas de pesca (Figura 33) y a su heterogeneidad en el tipo de fondo (ver Argüelles *et al.*, 2012); los cambios en las características del sustrato influyen en la composición de la fauna bentónica (*e.g.* Yupanqui *et al.*, 2007) y por lo tanto en la disponibilidad de presas. Por otro lado, el periodo de estudio estuvo marcado por la ocurrencia del evento EN 2015-16; estos eventos tienen un impacto reconocido sobre la estructura de las comunidades bentónicas (Arntz *et al.*, 1991; Tarazona *et al.*, 1999; Gutiérrez *et al.*, 2008) y en consecuencia, pueden modificar potencialmente la dieta de los peces que depredan estos hábitats (*e.g.* Tarazona *et al.*, 1988).

No se observaron cambios significativos en los principales índices ecológicos de la dieta de cada depredador (*H*, *S*, *B*) entre las cuatro temporadas; sin embargo, parte de los cambios en la composición de presas pueden ser atribuidos a EN 2015-16. El incremento poblacional de poliquetos Spionidae es comúnmente asociado a la mayor oxigenación en el fondo producido por los eventos EN, observado también en otras especies como *O. collaris* o el ophiuroideo *O. kroyeri* (Peña, 2003); recientemente, Jiménez (2016) reportó para la Bahía de Callao un

incremento significativo en el número de spionidos y otros poliquetos durante los meses de desarrollo de EN 2015-16 (junio y agosto del 2015), esto explicaría la predominancia de este poliqueto en la dieta de *P. peruanus* en la primavera del 2015 (IIR% = 40%); y para *S.deliciosa* explicaría la alta contribución de *O. collaris* (IIR% = 31%), así como y la mayor contribución observada de *O. kroyeri* (IIR% = 20%) en todo el periodo de estudio; Hoyos *et al.* (1985) reportaron un incremento notable de la contribución de anfípodos en la dieta del lenguado *Paralichthis adspersus* durante EN 1982-83 frente a la Bahía de Ancón; este comportamiento también se registró para la dieta de *P. peruanus* e *I. conceptionis*, donde los anfípodos obtuvieron la mayor contribución en la primavera del 2015 en estos dos depredadores, la cual posteriormente decayó. Estos cambios revelaron también que la respuesta inicial de los depredadores fue diferente (primavera 2015), explotando en algunos casos una mayor variedad de presas en distintas proporciones.

La alta contribución de *M. edulis* y de los gusanos equiueros en la dieta de *P. peruanus* durante el verano 2016 estaría relacionada con las aéreas de pesca, donde estos invertebrados se encuentran comúnmente en altas densidades (Argüelles *et al.*, 2012, 2010), demostrando que las características locales, las variaciones del entorno (*e.g.* El Niño) y la composición de la fauna, entre otros factores, influyen en los patrones de alimentación observados.

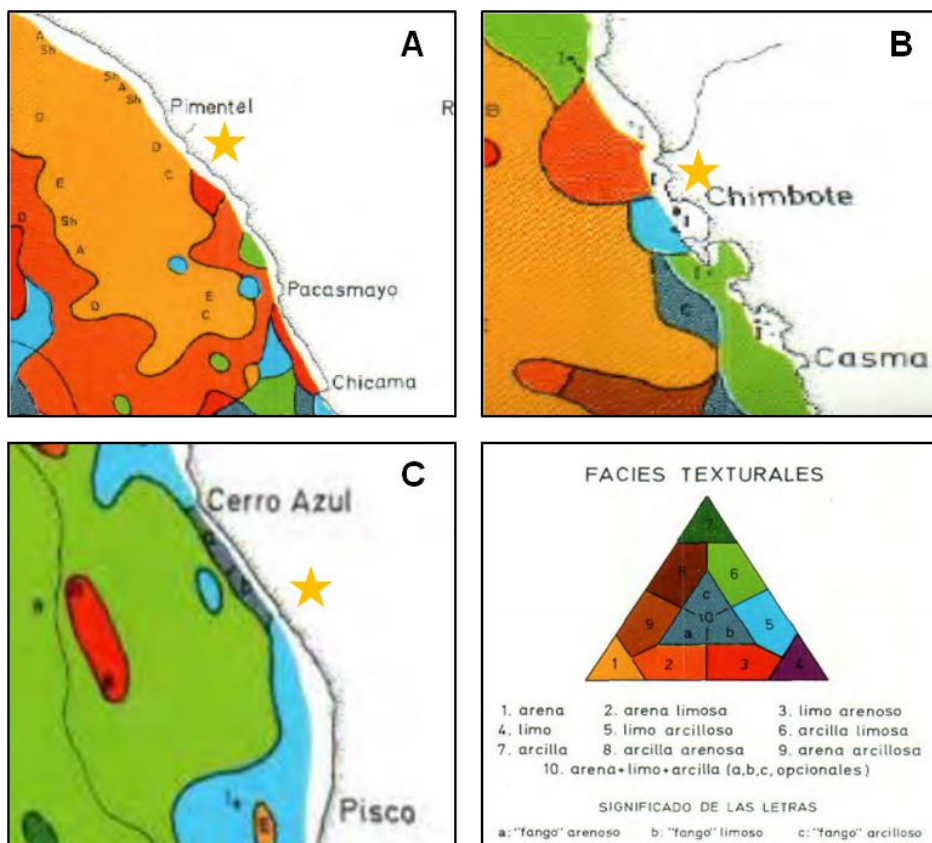


Figura 32. Distribución de los sedimentos superficiales en el margen continental peruano frente a Santa Rosa (A), Chimbote (B) y Melchorita (C) (Delgado, 1987)

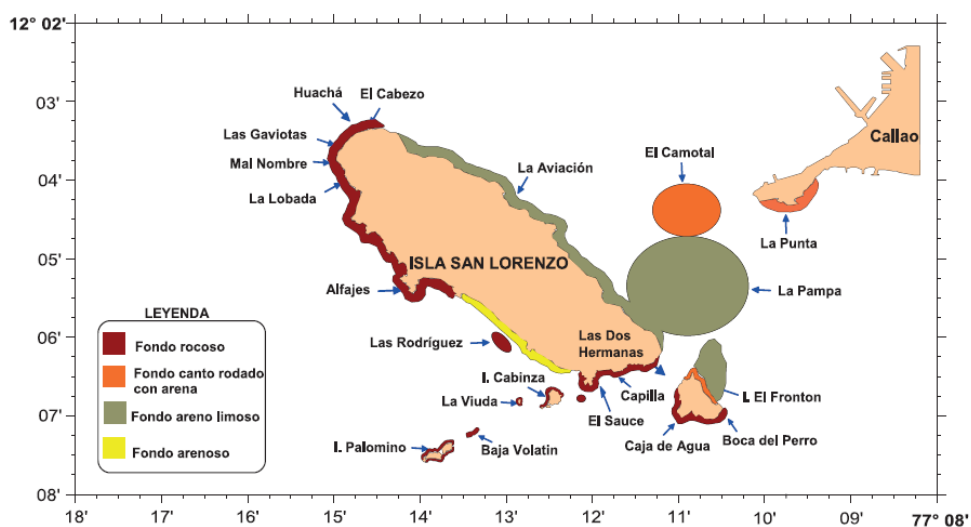


Figura 33. Tipos de sustrato de las principales áreas de pesca comercial frente a la Bahía de Callao (Cisneros, 2016).

La amplitud del nicho trófico fue, en todos los casos, menor a 0.45; según los criterios establecidos para peces teleósteos (Grossman, 1986; Novakowski *et al.*, 2008) esto sugiere la existencia de un consumo especializado y que se reflejaría a nivel de los grupos taxonómicos consumidos; así por ejemplo *P. humeralis*, *C. analis* y *P. peruanus* se alimentaron en su mayoría de decápodos, teleósteos y poliquetos respectivamente; un patrón de alimentación ya observado en otras áreas del pacifico sureste y que describen por ejemplo, hábitos carcinófagos para *P. humeralis* (Medina *et al.*, 2004), ictiófago en *C. analis* (Blaskovic *et al.*, 2007a) o con una alta contribución de poliquetos para *P. peruanus* (Bouchon 1988; Jaime y Kong, 1992; Bringas *et al.*, 2014). Por el contrario, la tendencia a un consumo especializado no fue observado en *S. deliciosa* e *I. conceptionis*, lo que reflejaría una alta plasticidad trófica en la alimentación de estas dos especies.

### **5.3. Grupos tróficos de depredadores basados en la composición de presas**

Los grupos tróficos de depredadores identificados frente Callao durante la primavera 2015 y el verano 2016 muestran una clara separación entre *I. conceptionis* y *S. deliciosa*, estos resultados guardan relación con las observaciones realizadas por Vargas *et al.* (1999c) al norte de Chile (Playa Chipana, 21°19 S), donde *I. conceptionis* y *P. humeralis* conformaron un grupo alimenticio caracterizado por el consumo de peces teleósteos; y *S. deliciosa* conformó a su vez, un grupo distinto, junto con *Menticirrhus ophicephalus*. Una situación similar fue observada por Pérez-Matus *et al.* (2012) en la misma región (Caleta Constitución, 23° S) para un ensamble de preces distinto y una

composición dietaría diferente; donde *S. deliciosa* se alimentó preferentemente de decápodos y estomatópodos e *I. conceptionis* de algas bentónicas.

Frente a Sta. Rosa, los patrones de alimentación entre *C. analis*, *P. humeralis* y *S. deliciosa* fueron distintos (Figura 10), difiriendo con lo observado por Llanos *et al.* (2009); quienes reportan que estas tres especies formaron un grupo alimenticio en dicha región durante el 2009, caracterizados por la predominancia de peces teleósteos en la dieta.

La sobreposición del nicho trófico ( $O_{jk}$ ) entre pares de depredadores frente a Callao estuvo en niveles medios y bajos ( $O_{jk} < 0.6$ ) según los criterios de Novavouski *et al.* (2008) y Grossman (1986), esto reflejaría una segregación potencial de los recursos alimenticios; no obstante, tal índice no fue homogéneo, de los diez casos observados, sólo dos mostraron un alto grado de solapamiento (Tabla 9) y de estos, el par *P. humeralis* – *I. conceptionis* ( $O_{jk} = 0.627$ ) pertenecieron a grupos tróficos distintos (Grupo2 – Grupo1), indicando que la mayor sobreposición del nicho trófico no necesariamente estuvo asociada a la conformación de los grupos tróficos identificados mediante la composición de presa, esos resultados concuerdan con la prueba de Mantel la cual si bien fue positiva, no fue significativa.

El valor de sobreposición promedio del nicho trófico entre pares de depredadores observado durante el periodo de estudio fue significativamente superior al estimado en un escenario hipotético con ausencia de sobreposición del nicho trófico entre depredadores (modelo nulo), esto ha sido reportado entre especies con una composición dietaría similar, donde el recurso alimenticio es compartido

(Winemiller y Pianka, 1990; Navia *et al.*, 2007; De la Rosa-Meza *et al.*, 2013; Abilhoa *et al.*, 2016). La co-ocurrencia de estos depredadores no solo estaría limitada por la repartición de recursos alimenticios, sino también por las perturbaciones naturales (*e.g.* variabilidad del afloramiento) que produce un estado de no equilibrio en el ecosistema.

#### 5.4. Composición de rasgos funcionales

La composición de rasgos funcionales describió para cada uno de los depredadores evaluados, una dieta con mayor similitud intragrupal; que contrasta con la variabilidad comúnmente asociada a la dieta de los peces que se alimentan de recursos bentónicos (Ángel y Ojeda, 2001; Link y Garrison, 2002; Muto *et al.*, 2014; Guedes *et al.*, 2015); esto evidencia que los requerimientos o preferencias alimenticias de los depredadores pueden ser explicados por determinadas características de las presas consumidas; y que tales características potencian o disminuyen su vulnerabilidad a la depredación (Weigel, 2017; Rodríguez-Lozano *et al.*, 2016; Worischka *et al.*, 2015, Green y Cotè, 2014; Sánchez-Hernández *et al.*, 2011).

Así por ejemplo, el amplio espectro dietario de *P. peruanus* estuvo compuesto principalmente por organismos vermiformes (VERM, Figura 21E) e infaunales (INF, Figura 21B); esto explica que además de los poliquetos, otros grupos vermiformes (*e.g.* echiuridos, Nemertea), y especies con un alto grado de asociación con el sustrato, a través de la construcción de madrigueras, tubos o inmersos en el sedimento (*e.g.* *P. valdiviensis*, *M. edulis*, Callianasidae) fueran registrados en la dieta, esto además potencia la ocurrencia de otras especies que

reúnan estas características, haciéndolas vulnerables a la depredación por parte de *P. peruanus*.

La composición de rasgos funcionales reveló también variaciones entre depredadores; así por ejemplo, las preferencias de *P. peruanus* por presas infaunales contrastó con la predominancia de organismos ubicados principalmente sobre el sedimento (EPI) o dispuestos en formas visibles (INT) por *S. deliciosa* e *I. conceptionis* (Figura 21B), esto sugiere que si bien los tres depredadores mencionados pueden llegar a explotar el mismo hábitat trófico (fondos blandos), la segregación de los recursos ocurre según la localización de las presas y su posición dentro el sustrato. Schlacher y Wooldridge (1996); describen un patrón similar (epifaunal vs. Infaunal) en la selección de presas en peces bentófagos juveniles de ambientes estuarinos. Así mismo, diferencias en el microhábitat de las presas (localización en el sustrato), han sido observadas en otros ensambles comunitarios de peces, como en los góbidos (Pisces: Gobiidae) de latitudes templadas (Wilkins y Myers, 1992). Estos resultados son igualmente válidos para los tres scianidos evaluados en el presente estudio (*P. peruanus*, *S. deliciosa* y *C. analis*), donde la repartición del recursos alimenticio puede ser fácilmente descrita a través de la localización de las presas respecto al sustrato (INF, INT, EPI, CER).

### **5.5. Relación entre la riqueza y la diversidad funcional**

Si bien la relación directa y significativa sólo fue verdadera en *P. peruanus*, las observaciones acumuladas revelaron tendencias a una dieta funcionalmente uniforme; la diversidad de rasgos funcionales de la dieta en todos los depredadores se incrementó a tasas decrecientes, esta tendencia se asemeja a los

escenarios teóricos de redundancia funcional (ver Figura 34), propuestos para comunidades naturales de zonas costeras (Micheli y Halpern, 2005) y observado en algunas comunidades de peces (*e.g.* Dumay *et al.*, 2004). La redundancia puede entenderse aquí como la existencia de especies taxonómicamente diferentes pero con rasgos funcionales similares (Cadotte *et al.*, 2011; Chapin *et al.*, 1997); y que en un contexto alimenticio, sugiere que las características morfo – ecológicas de las presas son clave para esclarecer las interacciones predador – presa.

La tendencia a la uniformidad intraespecífica en la composición y diversidad funcional contrasta con los cambios interespecíficos (Figura 23 y 24F); la diversidad funcional representó mejor las diferencias interespecíficas en la dieta de los depredadores, que mostraron también cambios interespecíficos en su riqueza total, por lo que la Hipótesis 1 puede ser aceptada en un contexto global. Esto podría asociarse a la baja diversidad asociada al NECH, donde cada especie ocupa una función importante, en comparación con ecosistemas tropicales donde la redundancia funcional sería mayor.

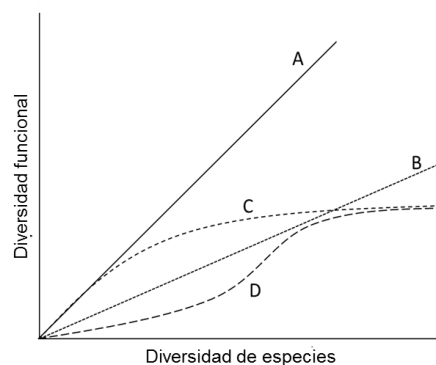


Figura 34. Relación entre la diversidad de especies y la diversidad funcional en comunidades marinas. En **A**, la diversidad funcional se incrementa linealmente con el aumento de la diversidad de especies, en **B**, **C** y **D** se muestran escenarios con distinto grado de redundancia funcional entre las especies. Adaptado de Micheli y Halpern, 2005.



## 5.6. Hábitat trófico de los depredadores

Es importante precisar que la caracterización del hábitat trófico en este trabajo representa una fracción limitada del hábitat real de los depredadores costeros aquí evaluados, por ser inferida desde los hábitos alimenticios.

Cada depredador se caracterizó por una alimentación particular de presas bentónicas y pelágicas, identificándose así cuatro grupos tróficos generales bajo este criterio; en algunas especies este patrón fue uniforme entre temporadas (*P. humeralis*); sin embargo, la proporción de presas bentónicas y pelágicas fue variable en *S. deliciosa* e *I. conceptionis*, revelando la alta dinámica en la alimentación de estos dos depredadores también se refleja en el consumo de recursos bentónicos y pelágicos.

Los grupos tróficos identificados a través de la ingesta de recursos bentónicos y pelágicos se diferenciaron también en su composición de rasgos funcionales, apoyando Hipótesis 2, esto sugiere que parte de las diferencias funcionales entre los depredadores estarían asociadas a su hábitat trófico de tipo bentónico (sésil, infauna, madrigueras, etc) y pelágico (lejos del fondo, movimientos natatorios, de vida libre, etc).

La alimentación de *P. peruanus* fue exclusivamente sobre presas bentónicas; este carácter bentófago observado durante todo el periodo de estudio, ha sido descrito por diversos autores (Bringas *et al.*, 2014; Jaime y Kong, 1992; Espino, 1990; Bouchon, 1988); no obstante, la presencia de peces teleósteos ha sido reportada como parte de su espectro dietario en algunos sectores al norte del NECH (Vite, 2015; Bringas, 2012; Blaskovic *et al.*, 2007a; Eslava, 1985); aunque con baja

ocurrencia, esto revela su capacidad para obtener recursos de la columna de agua, tal como ha sido reportado para su congénere *P. brasiliensis* frente a costas atlánticas (Santos *et al.*, 2016; Branco *et al.*, 2005) y en otros scianidos con características morfológicas similares (*e.g.* cirros o barbos en el mentón, boca en posición inferior) y que cohabitan junto a *P. peruanus* los ambientes somero del pacífico sureste, como por ejemplo *Menticirrhus ophicephalus* (Cifuentes y Vargas, 1998; Jaime y Kong, 1992; Hoyos *et al.*, 1985; Tarazona *et al.*, 1988).

Las especies *S. deliciosa* e *I. conceptionis* son reconocidos habitantes bentopelágicos (Chirichigno y Cornejo, 2001; Mejía *et al.*, 1970), y su alta plasticidad trófica se reflejó en la capacidad de incorporar recursos alimenticios desde estos ambientes hábitats (Figura 26). La selección o preferencia del hábitat trófico en condiciones de alta similitud dietaria ha sido propuesto como un mecanismo para reducir la competencia (Labropoulou y Machias, 1998) y que para las especies costera del pacífico sureste ha sido asociado al tipo de sustrato (Cisternas y Sielfeld, 2008; Quijada y Cáceres, 2000; Vargas *et al.*, 1999a; Núñez y Vázquez, 1987; Mann, 1954); mientras que un posible mecanismo relacionado con la alternancia en la alimentación de recursos bentónicos y pelágicos no ha sido descrito en la región.

Sala y Ballesteros (1997) reconocen en ecosistemas infralitorales del Mediterráneo hábitos alimenticios distintos entre especies que ocupan diferentes profundidades del ambiente somero; mientras que las observaciones de Bello (2008) frente a las costas de Chile (35° LS) indicaron que la organización comunitaria entre depredadores costeros estuvo influenciada por la alimentación y

los rangos de profundidad. En todos estos casos, la profundidad que ocupa el depredador resulta un factor relevante para entender estas interacciones; sin embargo, dado que las muestras procedieron de la pesca comercial artesanal, no existen registros exactos de las profundidades de captura por lo que la existencia de posibles mecanismos de co-ocurrencia vinculados al consumo de recursos bentónicos y pelágicos entre ambas especies debe ser corroborada con otro diseño metodológico.

En un contexto oceanográfico; la mayor ingesta de presas bentónicas para *S. deliciosa* y pelágicas para *I. conceptionis* observado frente a Callao ocurrió durante un periodo de condiciones cálidas (primavera 2015 - verano 2016); cambiando para el otoño 2016, periodo que coincide con un retorno a las condiciones normales (neutras) en el NECH y donde la ingesta de presas bentónicas y pelágicas en ambas especies fue relativamente similar (invierno 2016). La mayor contribución de recursos bentónicos en la dieta de *S. deliciosa* en primavera y verano fue similar a lo observado frente a Ancón durante los eventos EN 1982-83 (Tarazona *et al.*, 1988; Hoyos *et al.*, 1985) donde la reestructuración de las comunidades de peces frente a Ancón, ocurrieron a favor de organismos bentófagos, observándose incluso cambios en la estrategia de alimentación hacia el consumo de recursos bentónicos (*e.g. Paralichthys adspersus*).

No se descarta el hecho de que los cambios entre temporadas pudieran haber sido influenciados por los eventos EN 2015-16; sin embargo, la falta de mediciones *in situ* de temperatura u otros parámetros al momento de las capturas limita la

cuantificación de la relación o la influencia de las condiciones oceanográficas en las interacciones alimenticias observadas en el presente estudio.

### **5.6.1. Rasgos funcionales asociados al hábitat de las presas**

El hábitat trófico de los peces costeros inferido a través de la Localización, Tipo de movimiento y Forma de vida de sus presas, coincide con el conocimiento general que se tiene acerca del hábitat de estas especies frente al ecosistema de la corriente de Humboldt (Cisternas y Sielfeld, 2008; Chirichigno y Cornejo, 2001).

La ordenación multivariada de la composición de rasgos representó en dos ejes el hábitat trófico de los depredadores (Figura 31) mostrando una alta dinámica en *I. conceptionis* y *S. deliciosa*; que explotaron recursos pelágicos, de fondo duro y blando; y cuyas principales diferencias ocurrieron entre las fuentes bentónicas y pelágicas; en *P. humeralis* se destaca la utilización de recursos pelágicos y bentónicos de fondos duros; mientras que en *C. analis* y *P. peruanus* los ambientes pelágicos y bentónicos de fondos blandos respectivamente; estos resultados nos permiten interpretar generalidades sobre el hábitat trófico de estos depredadores (Figura 35 y 36)

La diversidad funcional asociada a estos rasgos funcionales ( $Q_h$ ) fue mayor cuando el depredador ocupó una mayor variedad de hábitats tróficos (*e.g.* *I. conceptionis*, *S. deliciosa*) y menor cuando el depredador usó predominantemente un hábitat trófico específico (*e.g.* *P. peruanus*, *C. analis*); esto describió entonces un gradiente interespecífico basado en la dinámica en el uso del hábitat trófico de los depredadores durante el periodo de estudio.

La baja diversidad funcional asociada al hábitat trófico de los depredadores puede entenderse como un predominio de ciertos rasgos funcionales que confieren mayor especialización hacia un hábitat trófico específico (Gross *et al.*, 2017); esto se observó claramente en *C. analis*, cuyo hábitat trófico fue predominantemente pelágico, debido a una dieta compuesta principalmente de peces teleósteos (*e.g.* *E. ringens*), caracterizados principalmente por movimientos natatorios (NAD), y que determinó entre todos los depredadores los valores más bajos en todos los índices alimenticios evaluados (riqueza, diversidad, amplitud del nicho trófico). Los resultados probaron que la composición taxonómica de la dieta describió de manera clara los hábitos alimenticios de *C. analis* y que el consumo y la proporción de la anchoveta *E. ringens* en la dieta de *C. analis* podría ser usado como un indicador de la abundancia de anchoveta en las zonas costeras.

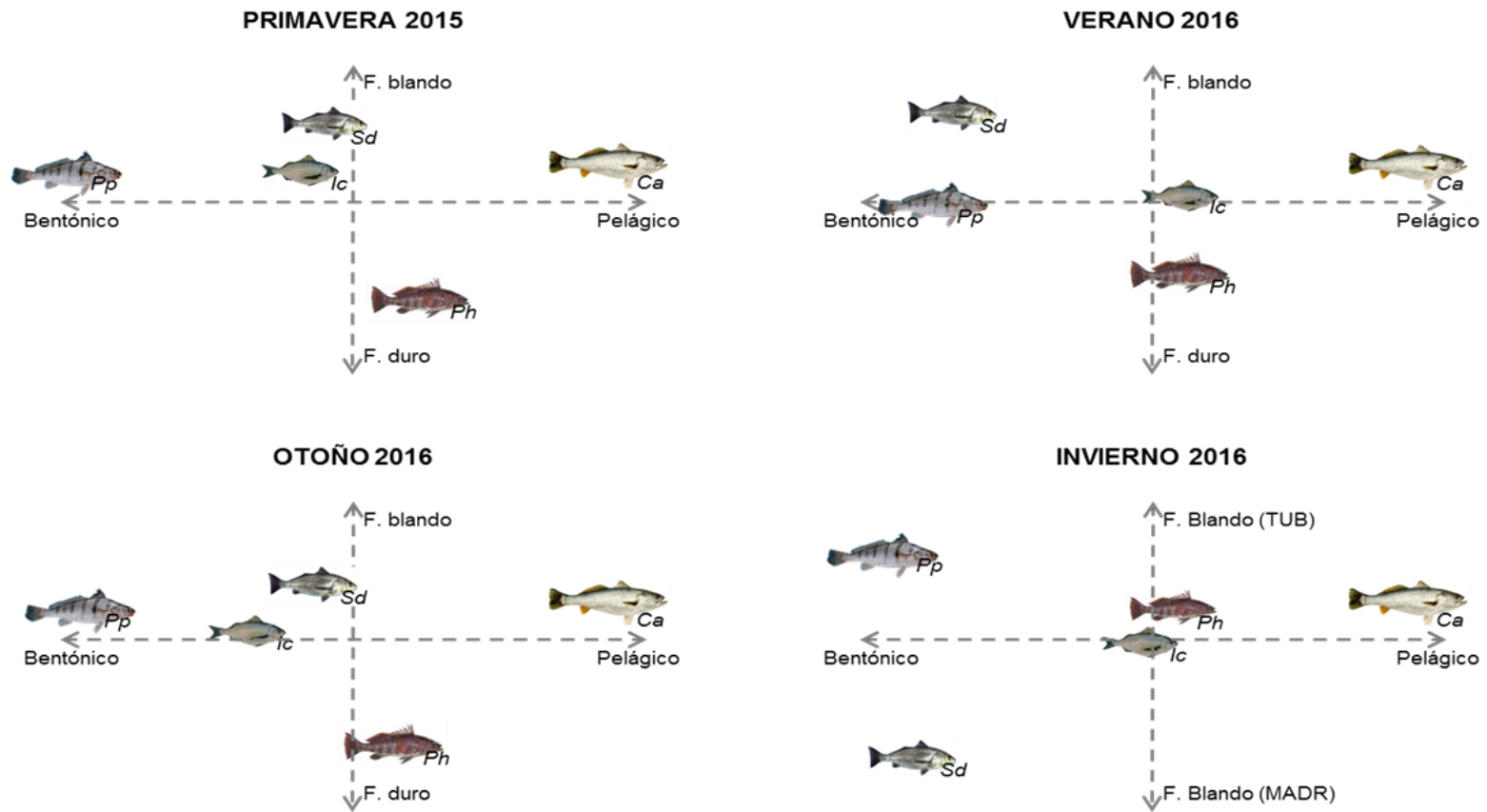


Figura 35. Esquema conceptual del hábitat trófico elaborado a partir de los autovalores y autovectores (ver Tabla 13) de la composición de rasgos asociados al hábitat de las presas (ver Tabla 4) de *I. conceptionis* (Ic), *P. peruanus* (Pp), *S. deliciosa* (Sd), *P. humeralis* (Ph) y *C. analis* (Ca) frente a Callao para el periodo primavera 2015 - invierno 2016.

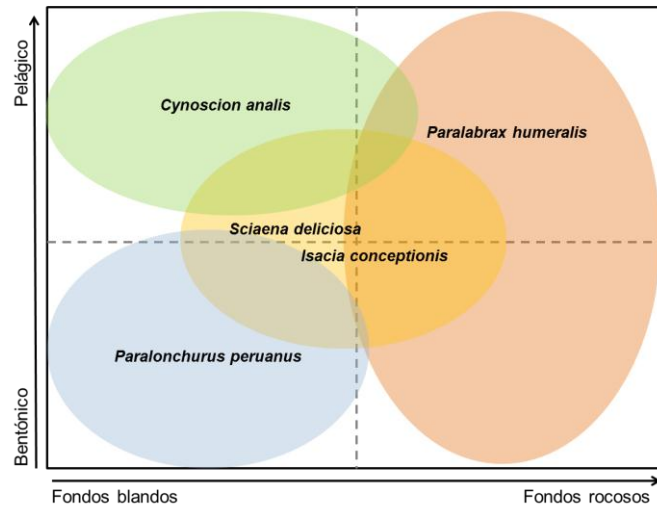


Figura 36. Representación esquemática del hábitat trófico integrado para depredadores costeros frente a Callao en base al hábitat de sus presas. Esquema integrado para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.

### 5.6.2. Consumo de recursos alimenticios y posición trófica.

Los valores globales de posición trófica (PT) de los depredadores, calculados a partir del análisis estomacal, fueron relativamente similares a los valores previos registrados para estas especies en la región (Tabla 7) y con una tendencia interespecifica similar, reflejada en la secuencia *P. peruanus* < *I. conceptionis* < *S. deliciosa* < *P. humeralis* < *C. analis*. Esta secuencia coincide en parte, con el incremento en el consumo de presas pelágicas; indicando con esto una influencia potencial del consumo pelágico sobre la estructura trófica de los ambientes someros. Una situación similar ha sido descrita por Matthews *et al.* (2010); para ambientes acuáticos continentales, quienes observaron un aumento de la PT de peces ligado a una mayor especialización en el consumo de recursos pelágicos. Las implicancias de estos cambios en la estructura de los ambientes someros del NECH requerieren ser atendidas con mayor detalle y con enfoques complementarios al análisis de la dieta.

## 6. CONCLUSIONES

Los peces costeros se caracterizaron por hábitos alimenticios variados, asociados a cambios en la composición de presas entre las localidades evaluadas (e.g. *I. conceptionis*, *S. deliciosa*, *P. humeralis*) y a la ocurrencia del evento EN 2015-16 (Callao).

La hipótesis 1 sobre una relación positiva entre la riqueza y la diversidad funcional fue aceptada a nivel global, los cambios interespecíficos en la riqueza total se correlacionaron significativamente con los cambios en la diversidad funcional de la dieta; en cambio, cada depredador evidenció cierto grado de redundancia entre sus presas consumidas, lo que promovió una baja variabilidad intraespecífica en la composición de rasgos funcionales de su dieta y la relativa uniformidad de su diversidad asociada ( $Q_D$ ).

La composición de rasgos funcionales detectó diferencias entre la dieta de los peces costeros evaluados, que se traducen en diferencias interespecíficas de su impacto en los ambientes someros, principalmente sobre la funcionalidad de las comunidades bentónicas.

La hipótesis 2 sobre diferencias interespecíficas en la composición de rasgos funcionales relacionada con el origen bentónico o pelágico de las presas consumidas fue aceptada, indicando que el rol de los depredadores en los ambientes someros del NECH está asociado también a su capacidad para la obtención de recursos bentónicos y/o pelágicos y, en menor medida, a la identidad taxonómica de las presas consumidas.



Los rasgos funcionales de Localización, Forma de vida y el Tipo de movimiento de las presas pueden identificar rangos generales del hábitat trófico para los depredadores, en el presente estudio no solo se identificó el componente bentónico – pelágico del hábitat, sino también el tipo de fondo (duro - blando).

## **7. RECOMENDACIONES**

El presente estudio brinda los primeros avances en la exploración del uso del hábitat trófico en recursos costeros de importancia comercial; sin embargo, existe la necesidad de realizar esfuerzos similares en otros componentes costeros para una mejor comprensión de la dinámica trófica en los ambientes someros del NECH. La cuantificación de la dieta para abordar estos aspectos puede resultar limitada, por lo que se hace necesario adoptar enfoques complementarios a los presentados en este trabajo, tales como visualizaciones in situ, marcaje y teledetección; isotopos estables, ácidos grasos, entre otros.

El uso de rasgos funcionales en el presente estudio ha mostrado su utilidad en la comprensión de los mecanismos y estrategias involucradas en la alimentación de la ictiofauna; se recomienda extender esta metodología hacia otros recursos costeros menos conocidos; e incorporar el enfoque basado en rasgos a fin de obtener una caracterización funcional de las interacciones predador - presa a diferentes escalas de espacio y tiempo, y a lo largo de la variación ontogenética de una especie.

## 8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albouy C, Guilhaumon F, Villéger S, Mouchet M, Mercier L, Culioli JM. *et al* Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits: statistics, opportunities and limitations for marine ecology. *Marine Ecology Progress Series*. 2011; 436:17-28.
- Angel A, Ojeda P. Structure and trophic organization of subtidal fish assemblage on the northern Chilean coast: the effect of habitat complexity. *Marine Ecology progress Series*. 2001; 217: 81-91.
- Aranha JMR, Takeuti DF, Yoshimura TM. Habitat use and food partitioning of the fishes in a coastal stream of Atlantic Forest, Brazil. *Revista de Biología Tropical*. 1998; 46(4): 951-959.
- Argüelles J, Quispe J, Ledesma J, León V, Sarmiento M, Robles C, *et al*. Estudio línea base – ELBA Callao, primavera 2011. Informe Instituto del Mar del Perú. 2012; 39 (3-4): 149 - 198.
- Argüelles J, Taípe A, Espinoza E, Aguilar S, García W, Tenorio J, *et al*. Delimitación y caracterización de bancos naturales de invertebrados bentónicos comerciales y áreas de pesca en la región Lima entre Chancay y Cerro Azul. Informe Instituto del Mar del Perú. 2010; 83p.
- Arntz WE, Tarazona J, Gallardo V, Flores L, Salzwedel J. Benthos communities in oxygen deficient shelf and upper slope areas of the Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño. *Geol Soc Spec Publ Lond*. 1991; 58: 131-154.
- Bakun A, Weeks S. The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold?. *Progress in Oceanography*. 2008; 79: 290 – 299.
- Barnes BT. Seasonal differences in diet of two predatory fishes in relation to reef type in the inshore northern gulf of Mexico. University of Southern Mississippi; 2014.
- Baustian MM, Hansen GJ, de Kluijver A, Robinson K, Henry EN, *et al*. Linking the bottom to the top in aquatic ecosystems: mechanisms and stressors of benthic-pelagic coupling. En: Kemp P, editores. *Eco-DAS X symposium proceedings*. Association for the Sciences of Limnology and Oceanography, Waco, Texas; 2014; 22p.
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, MacLeod H. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of animal ecology*. 2004; 73(5):1007-1012.

- Begg GA, Hopper GA. Feeding patterns of school mackerel (*Scomberomorus queenslandicus*) and spotted mackerel (*S. munroi*) in Queensland east-coast waters. *Marine and Freshwater Research*.1998; 48(7): 565-571.
- Bello AM. Relaciones tróficas en la comunidad ictica demersal entre la IV y la X regiones de Chile. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile; 2008.
- Berlow EL, Dunne JA, Martinez ND, Stark PB, Williams RJ, Brose U. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009; 106(1): 187-191.
- Berrios V, Vargas M. Estructura del ensamble de peces intermareales de la costa rocosa del norte de Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanog*. 2004; 35: 73-81.
- Blaskovic V, Espinoza P, Fernández C, Castillo D, Navarro I. Espectro alimentario de las principales especies demersales de importancia comercial y sus relaciones intraespecificas durante el 2007. Informe Técnico Instituto del Mar del Perú. 2007a; 38p
- Blaskovic V, Castillo D, Fernández C, Navarro I. Hábitos alimentarios de las principales especies costeras del litoral de Tumbes en el 2007. Informe Técnico Instituto del Mar del Perú. 2007b; 13p
- Botta-Dukát, Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of vegetation science*. 2005; 16(5): 533-540.
- Boubee JAT, Ward FJ. Mouth gape, food size, and diet of the common smelt *Retropinna retropinna* (Richardson) in the Waikato River system, North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*.1997; 31(2):147–154.
- Bouchon M. Régimen alimentario y competencia intraespecifica del coco (*Paralonchurus peruanus*). Universidad Ricardo Palma. Perú, 1988.
- Branco JO, Lunardon-Branco MJ, Verani JR. Biological and fishing aspects of *Paralonchurus brasiliensis* Steindachner,(Pisces, Sciaenidae), in the Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*.2005; 22(4): 1063-1071.
- Bray JR, Curtis JT. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol Monogr*.1957; 27: 325–349.
- Bremner J. Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.2008; 366(1–2):37–47.
- Bremner J, Rogers SI, Frid CL. Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecological Indicators*.2006; 6(3): 609-622.

- Bremner J, Rogers SI, Frid CL. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series*.2003; 254: 11–25.
- Bridge TC, Luiz OJ, Coleman RR, Kane CN, Kosaki RK. Ecological and morphological traits predict depth-generalist fishes on coral reefs. In *Proc. R. Soc. B*.2016; 283: 20152332.
- Brind'Amour A, Boisclair D, Dray S, Legendre P. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: a three-matrix approach. *Ecological Applications*.2011; 21(2): 363-377.
- Bringas A, Culquichicon Z, Atoche D. Biología y Pesquería de *Paralonchurus peruanus* “suco” en la región La Libertad, mayo 2011 – abril 2012. *Sciendo*.2014; 17(1): 120 – 135.
- Bringas A. Biología y Pesquería de *Paralonchurus peruanus* “suco” desembarcado en la región La Libertad de mayo 2011 – abril 2012. Universidad Nacional de Trujillo, Perú; 2012.
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*.2011; 48(5):1079-1087.
- Caillaux M. Cambios en el índice trófico marino de las capturas de los principales recursos pesqueros de la costa peruana desde el año 1950 hasta el 2008. Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú; 2011.
- Carr M. Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep-Sea Research II*.2002; 49:59 – 80.
- Castillo R, Juárez L, Aldana L. Composición y consumo de alimento de la merluza peruana con especial énfasis en la ración diaria total. *Inf Inst Mar Perú*.1995; 111: 5-18.
- Cervigón F, Fischer W. Catálogo de especies marinas de interés económico actual o potencial para América Latina. Parte 1. Atlántico Centro Suroccidental. INFOPECA. FAO/UNDP.1979, 372p.
- Chapin FS, Walker BH, Hobbs RJ, Hooper DU, Lawton JH., Sala, OE, Tilman D. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*.1997; 277(5325): 500-504.
- Chevenet F, Doledec S, Chessel D. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*.1994; 31: 295-309
- Chirichigno FN, Cornejo RM. Catálogo comentado de los peces marinos del Perú. Informe especial Instituto del Mar del Perú .2001: 314 pp.

- Chirichigno N, Vélez J. Clave para identificar los peces marinos del Perú (segunda edición, revisada y actualizada). Informe especial Instituto del Mar del Perú. 1998: 500 pp.
- Choy CA, Popp BN, Hannides C, Drazen JC. Trophic structure and food resource of epipelagic and mesopelagic fishes in the north Pacific Subtropical Gyre ecosystem inferred for nitrogen isotopic compositions. *Limnology and oceanography*.2015, 60(4): 1156 -1171.
- Cifuentes S, Vargas M. Relaciones tróficas de tres especies de esciénidos (Pisces, Sciaenidae) residentes de un área de crianza del norte de Chile (21°19'S; 70°04'W). *Bol. Soc. Biol, Concepción*.1998; 69: 71-81.
- Cisneros R. Ecología trófica del pulpo *Octopus mimus* Gould 1852 (CEPHALOPODA: OCTOPODIDAE) invierno 2013-2014 en la bahía del Callao. Informe Instituto del Mar del Perú.2016; 43(1): 37-45.
- Cisternas F, Siefeld W. Habitat overlap of *Paralabrax humeralis* (Cuvier & Valenciennes, 1828), *Hemilutjanus macrophthalmos* (Tschudi, 1845), and *Acanthistius pictus* (Tschudi, 1845) (Pisces: Serranidae) in the rocky subtidal Routh of Iquique, Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research*.2008; 36: 153-158.
- Clarke KR, Somerfield PJ, Gorley RN. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.2008; 366(1): 56-69
- Clarke KR, Gorley RN. PRIMER V6: User manual-tutorial. Plymouth Marine Laboratory.2006
- Clarke KR. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*.1993; 18: 117 – 143.
- Coello D, Cajas J, Elias E, Buchelli R. Plancton y relaciones tróficas de *Cynoscion analis*, *Isopisthus remifer* y *Merluccius gayi*, en la zona marino costera del Ecuador. *Revista de Ciencia*.2010; 4: 33-48.
- Cohen JE. Food web and the dimensionality of trophic niche space. *Proc Natl Acad Sci USA*.1977; 74(10): 4533 - 4536
- Colwell RK, Futuyma DJ. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*.1971; 52(4): 567-576.
- Cornejo-Acevedo MF, Fierro P, Bertrán C, Vargas-Chacoff L. Composición y sobreposición dietaria de *Pinguipes chilensis* (Perciformes: Pinguipedidae), *Cheilodactylus variegatus* (Perciformes: Cheilodactylidae) y *Aplodactylus punctatus* (Perciformes: Aplodactylidae) en el litoral costero valdiviano, Chile. *Gayana (Concepción)*.2014; 78(2): 98-108.

- Correa CE, Albrecht MP, Hahn NS. Patterns of niche breadth and feeding overlap of the fish fauna in the seasonal Brazilian Pantanal, Cuiabá River basin. *Neo Ichth.* 2011; 9(3): 637-646.
- Cortés E. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: applications to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997; 54: 726-738.
- Costello MJ, Claus S, Dekeyser S, Vandepitte L, Tauma ÈÒ, Lear D, *et al.* Biological and ecological traits of marine species. *Peerj.* 2015; 3: e1201.
- Darr A, Gogina M, Zettler ML. Functional changes in benthic communities along a salinity gradient—a western Baltic case study. *J. Sea Res.* 2014; 85: 315–324.
- Davis WT, Drymon JM, Powers SP. Spatial and dietary overlap creates potential for competition between Red Snapper (*Lutjanus campechanus*) and Vermilion snapper (*Rhomboplites aurorubens*). *PLoS ONE.* 2015; 10(12): e0144051.
- De la Rosa-Meza K., Sosa-Nishizaki O, De la Cueva-Salcedo H. Feeding habits of the speckled guitarfish *Rhinobatos glaucostigma* (Elasmobranchii, Batoidea) in the southeastern Gulf of California. *Ciencias Marinas.* 2013; 39(3): 277-290.
- Delgado C, Gomero R, Salzwedel H, Flores L, Carbajal G. Sedimentos superficiales del margen continental peruano: Un mapa textural. *Boletín Instituto del Mar del Peru.* 1987; 11(5): 182 – 192.
- Diaz S, Cabido M. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution.* 2001; 16: 646-655.
- Dray S, Dufour AB. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software.* 2007; 22(4): 1-20.
- Dumay O, Tari PS, Tomasini JA, Mouillot D. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology.* 2004; 64: 970 – 983.
- Ebeling AW, Hixon MA. Tropical and temperate reef fishes. comparison of community structures. En: Sale PF, editors. *The ecology of fishes on coral reefs.* Academic Press, San Diego; 1991. p.509-563.
- Elleouet J, Albouy C, Ben Rais Lasram F, Mouillot D, Leprieur F. A trait-based approach for assessing and mapping niche overlap between native and exotic species: the Mediterranean coastal fish fauna as a case study. *Diversity and Distributions.* 2014; 20(11): 1333-1344.
- Elliott M, McLusky DS. The need for definitions in understanding estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 2002; 55: 815–827.

- ENFEN, Comunicado oficial N° 11-2016. Julio 2016; disponible online en <http://senamhi.gob.pe>.
- Eslava N. Alimentación natural del *Paralonchurus peruanus* (Steindachner, 1975) (pisces: Scianidae). Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle (Venezuela). 1985; 45(123): 9 -23.
- Espino M. El Niño: su impacto sobre los peces demersales del Perú. Boletín Instituto del Mar del Perú. 1990; 14(2): 3- 10.
- Fernández C. Variación estacional e interanual de la dieta de Lisa, *Mugil cephalus* Linnaeus, 1578, frente a Callao (12° S), en 2005-2013. Ecología Aplicada. 2014; 13(2): 211-223.
- Fitzpatrick BM, Harvey ES, Heyward AJ, Twiggs EJ, Colquhoun J. Habitat specialization in tropical continental shelf demersal fish assemblages. PLoS One. 2012; 7(6): e39634.
- Fuenzalida R, Schneider W, Garces J, Bravo L, Lange C. Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean. Deep-Sea Research II. 2009; 56: 992–1003.
- Froese R, Pauly D. Fishbase 2000, Concepts, design and data sources, ICLARM, Los Banos, Laguna, Philippines. 2000: 344 pp.
- Gibran FZ. Activity, habitat use, feeding behavior, and diet of four sympatric species of Serranidae (Actinopterygii: Perciformes) in southern Brazil. Neotropical Ichthyology. 2007; 5(3): 387-398.
- Gonzales A. Contribución al conocimiento pesquero y biológico de cinco peces costeros de importancia comercial en el Perú: cabinza, lisa, lorna, machete, y pejerrey. Periodo 1996 – 2000. Inf Inst Mar Perú. 2001; 136: 3 -46.
- Gotelli NJ, Hart EM, Ellison AM. EcoSimR: null model analysis for ecological data. R package version 0.1.0. 2015. Disponible en: <http://github.com/gotellilab/EcoSimR>.
- Graff G. Benthic-pelagic coupling: a benthic view. Oceanography and Marine Biology. 1992; 30: 149-190.
- Gravel D, Albouy C, Thuiller W. The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. Phil. Trans. R. Soc. B. 2016; 371: 20150268.
- Green SJ, Côté IM. Trait-based diet selection: prey behaviour and morphology predict vulnerability to predation in reef fish communities. Journal of Animal Ecology. 2014; 83(6): 1451-1460.
- Grossman GD. Food resources partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. Journal of Zoology. 1986; 1: 317-355.



- Guedes APP, Araújo FG, Pessanha AL, Milagre RR. Partitioning of the feeding niche along spatial, seasonal and size dimensions by the fish community in a tropical Bay in Southeastern Brazil. *Marine Ecology*.2015; 36(1): 38-56.
- Gusmao JB. Sediments and functional traits: Applying a functional trait approach to assess marine macrobenthic function. University of Groningen & Federal University of Paraná, Groningen, The Netherlands. 2017
- Gutiérrez D, Enriquez S, Purca L, Quipuzcoa R, Marquina R, Flores G, Graco M. Oxygenation episodes on the continental shelf of central Peru: Remote forcing and benthic ecosystem response. *Progresss in Oceanography*. 2008; 79: 177-189.
- Hielscher NN, Malzahn AM, Diekmann R, Aberle N. Trophic niche partitioning of littoral fish species from the rocky intertidal of Helgoland, Germany. *Helgoland Marine Research*.2015; 69(4): 385 – 399.
- Hébert MP, Beisner BE, Maranger R. A meta-analysis of zooplankton functional traits influencing ecosystem function. *Ecology*.2016; 97(4): 1069-1080.
- Hewitt J, de Juan S, Lohrer D, Townsend M, D`Archino R. Functional trait as indicator of ecological integrity. Department of Conservation, Wellington, New Zealand. 2014.
- Holmlund CM, Hammer M. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological economics*.1999; 29(2): 253-268.
- Honda K, Uy WH, Baslot DI, Pantallano AD, Nakamura Y, Nakaoka M. Diel Habitat-use patterns of commercially important fishes in a marine protected area in the Philippines. *Aquatic Biology*.2016; 24: 163-174.
- Honda K, Nakamura Y, Nakaoka M, Uy WH, Fortes MD. Habitat use by fishes in coral reefs, seagrass beds and mangrove habitats in the Philippines. *PLoS ONE*.2013; 8: e65735.
- Hoyos L, Tarazona J, Shiga B, Chiong V. Algunos cambios en la ictiofauna y sus relaciones tróficas durante el Fenómeno del Niño en la bahía de Ancón. *Boletín Instituto del Mar del Perú*.1985: 163 – 171.
- Hurlbert SH. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*. 1978; 47: 805-816.
- Hutchinson GE. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol*.1957; 22(2):415–427.
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*. 2011; 80(3): 595-602.

- Jaksic F, Marone L. Ecología de comunidades. 2nd. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago. 2007; 336 pp.
- Jaime A, Kong I. Alimentación y estructuras tróficas de *Menticirrhus ophicephalus* (Jenys, 1842), *Paralonchurus peruanus* (Steindachner, 1875) y *Sciaena deliciosa* (Tschudi, 1845) del norte de Chile. *Estud. Oceanol.* 1992; 11: 61-78.
- Jiménez A. Asentamiento y reclutamiento de poliquetos bentónicos en la plataforma continental frente a Callao desde verano a invierno de 2015. Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima. 2016; 130p
- Klecka J, Boukal DS. Foraging and vulnerability traits modify predator-prey body mass allometry: freshwater macroinvertebrates as a case study. *Journal Animal Ecology.* 2013; 82:1031–1041.
- Krausman PR. Some basic principles of habitat use. En: Launchbaugh KL, Sanders KD y Mosley JC, editores. *Grazing behavior of livestock and wildlife.* Idaho Forest, Wildlife and Range Experimental Station. University of Idaho; 1999. p. 85-90.
- Labropoulou M, Machias A. Effect of habitat selection on the dietary patterns of two triglid species. *Marine Ecology Progress Series.* 1998; 173: 275-288.
- Layman CA, Langerhans RB, Winemiller KO. Body size, not other morphological traits, characterizes cascading effects in fish assemblage composition following commercial netting. *Can J Fish Aquat Sci.* 2005; 62(12):2802–2810
- Levins R. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations.* Princeton University, Princeton, Nueva Jersey, EEUU. 1968.
- Lidgard S. Predation on marine bryozoan colonies: taxa, traits and trophic groups. *Marine Ecology Progress Series.* 2008; 359: 117-131.
- Link JS, Garrison LP. Trophic ecology of Atlantic cod *Gadus morhua* on the northeast US continental shelf. *Marine Ecology Progress Series.* 2002; 227: 109-123.
- Llanos J, Galan J, Castañeda J, Castro J, de la Cruz J, Ramírez P, *et al.* Investigaciones de IMARPE – sede Lambayeque durante 2009. Informe Anual Instituto del Mar del Perú. 2009. 89 pp
- Lomovasky BJ, Firstater FN, Gamarra A, Mendo J, Iribarne O. Macro benthic community assemblages before and after the 2007 tsunami and earthquake at Paracas Bay, Perú. *J. Sea Res.* 2011; 65: 205 – 212.
- Mann G. *La vida de los peces en aguas chilenas.* Instituto de Investigaciones Veterinarias, Universidad de Chile, Santiago. 1954; 343 pp.

- Mason NW, de Bello F, Doležal J, Lepš J. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*. 2011; 99(3): 788-796.
- Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res*. 1967; 27:209–220.
- Mauchline J, Gordon JD. Oceanic pelagic prey of benthopelagic fish in the benthic boundary layer of a marginal oceanic region. *Marine ecology progress series*. Oldendorf. 1991; 74(2): 109-115.
- Matthews B, Marchinko KB, Bolnick DI, Mazumder A. Specialization of trophic position and habitat use by sticklebacks in an adaptive radiation. *Ecology*. 2010; 91(4), 1025-1034.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weither E, Wetoby M. Rebuilding community ecology from functional trait. *Trends in Ecology & Evolution*. 2006; 21: 178 – 185.
- Medina M, Araya M, Vega C. Alimentación y relaciones tróficas de peces costeros de la zona norte de Chile. *Invest Mar Valparaíso*. 2004; 32(1): 33-47.
- Mejía J, Samamé M, Pastor A. Información básica de los principales peces de consumo. *Informe Instituto del Mar del Perú*. 1970; 62:1-30.
- Mendo J, Samamé M, Wosnitza-Mendo C, Mendieta A, Castillo J. Análisis biológico-pesquero y poblacional de la cachema (*Cynoscion analis*) del área de Paíta, Perú. *Boletín Instituto del Mar del Perú*. 1988; 12(2): 23- 57.
- Messié M, Chávez F. Seasonal regulation of primary production in eastern boundary upwelling systems. *Progress in Oceanography*. 2015; 134: 1-18.
- Micheli F, Halpern BS. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*. 2005; 8(4): 391-400.
- Mikkelsen GM. Niche-Based vs. Neutral Models of Ecological Communities. *Biology and Philosophy*. 2005; 20: 557-566.
- Minaño AB, Castillo J. Investigación biológica preliminar de la “cabrilla” *Paralabrax humeralis* (Valenciennes) en Chimbote. *Informe Instituto del Mar del Perú*. 1971; 83: 1-16.
- Mindel BL, Neat FC, Trueman CN, Webb TJ, Blanchard JL. Functional, size and taxonomic diversity of fish along a depth gradient in the deep sea. *PeerJ*. 2016; 4:e2387.

- Mosquillaza PI. Algunos aspectos biológicos de la cabinsa *Isacia conceptionis* en la zona de Callao e Ilo. Universidad Nacional San Luis Gonzaga de Ica. Perú; 1995.
- Mouillot D, Stubbs W, Faure M, Dumay O, Tomasini JA, Wilson JB, *et al.* Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. *Oecologia*. 2005; 145(3): 345-353.
- Musseau C, Vincenzi S, Jesensek D, Cantera I, Bouletrau S, Santoul F, Crivelli A. Direct and indirect effects of environmental factors on dietary niches in size-structured populations of a wild salmonid. *Ecosphere*. 2015; 6(12): 1-15.
- Muto EY, Corbisier TN, Coelho LI, Arantes LP, Chalom A, Hashimoto LS. Trophic groups of demersal fish of Santos Bay and adjacent continental shelf, Sao Paulo, Brazil: temporal and spatial comparisons. *Brazilian journal of oceanography*. 2014; 62(2): 89-102.
- Nagelkerke LA, Rossberg AG. Trophic niche-space imaging, using resource and consumer trait. *Theoretical Ecology*. 2014; 7(4): 423-434.
- Nagelkerken I, van der Velde G, Verbek WCEP, Dorenbosch M. Segregation along multiple resource axes in a tropical seagrass fish community. *Marine Ecology Progress Series*. 2006; 308: 79-89.
- Navia, AF, Mejía-Falla PA., Giraldo A. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC ecology*. 2007; 7(1): 8.
- Nenadic O, Greenacre M. Correspondence Analysis in R, with Two- and Three-dimensional Graphics: The CA Package. *Journal of Statistical Software*. 2007; 20(3): 1-13.
- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearhop S, Phillips D. A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ*. 2007; 5(8): 429-436.
- Nordström MC, Aarnio K, Törnroos A, Bonsdorff E. Nestedness of trophic links and biological traits in a marine food web. *Ecosphere*. 2015; 6(9), 1-14.
- Novakowski GC, Hahn NS, Fugi R. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology*. 2008; 6(4): 567-576.
- Núñez L, Vásquez J. Observaciones tróficas y de distribución espacial de peces asociados a un bosque submareal de *Lessonia trabeculata*. *Estudios Oceanológicos*. 1987; 6:79-85.
- Odum EP. *Fundamentals of ecology*. WB Sanders Co, Philadelphia, 1971. 554p.

- Oksanen J. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. Publisher Univ Oulu Comput Serv Cent. 2011; 83:1–43.
- Olivera Y. Evaluación de la superposición de nichos en los ensambles de moluscos marinos de una laguna costera en Cayo Coco, Cuba. Universidad de La Habana. Cuba; 2013.
- Orrego H, Mendo J. Hábitos alimenticios del jurel *Trachurus muphyi* (Nixhols) en la zona nor-central del mar peruano. *Ecología Aplicada*. 2015; 14(2): 103 – 113.
- Pacheco A, Uribe RA, Thiel M, Oliva ME, Riascos JM. Dispersal of post-larval macrobenthos in subtidal sedimentary habitats: Roles of vertical diel migration, water column, bedload transport and biological traits' expression. *J. Sea Res.* 2013; 77: 79-92.
- Pacheco A, Gonzalez M, Bremner J, Oliva M, Heilmayer O, *et al.* Functional diversity of marine macrobenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile. *Helgol Mar Res.* 2010; 65: 413–424.
- Paredes C, Cardoso F, Tarazona J. Invertebrados del intermareal rocoso del departamento de Lima, Perú: una lista comentada de especies. *Rev. Per. Biol.* 1999; 6 (1): 143-151.
- Paredes C, Tarazona J, Canahuire E, Romero L, Cornejo O. Invertebrados Macro-Bentónicos del área de Pisco, Perú. En: Salzwedel H. & Landa A. (Eds.) . Recursos y dinámica del ecosistema del afloramiento peruano. Boletín Instituto del Mar del Perú. 1988; Vol. Extraordinario: 121-132.
- Pauly D, Christensen V, Walters C. Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J. Mar. Sci.* 2000; 57: 697-706.
- Peet RK. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and systematic.* 1974; 5: 285-307.
- Pennino MG, Conesa D, López-Quílez A. Trophic indicators to measure the impact of fishing on an exploited ecosystem. *Animal Biodiversity and Conservation.* 2011; 34(1): 123-131.
- Peña TS. Respuestas de la comunidad del macrobentos de la Bahía de Ancon a las señales locales y romatas de El Niño. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. 2003; 136 pp.
- Pérez-Matus A, Pledger S, Díaz FJ, Ferry LA, Vásquez JA. Plasticity in feeding selectivity and trophic structure of kelp forest associated fishes from northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural.* 2012; 85(1): 29-48.
- Pianka E. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1973; 4: 53-74.

- Pinkas L, Oliphant MS, Iverson ILK. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Calif. Fish Game. Fish. Bull.*1971;152: 1-105.
- Polačik M, Harrod C, Blažek R, Reichar M. Trophic niche partitioning in communities of African annual fish: evidence from stable isotopes. *Hydrobiologia.*2014; 721(1): 99-106.
- Pomerleau C, Sastri AR, Beisner BE. Evaluation of functional trait diversity for marine zooplankton communities in the Northeast subarctic Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research.*2015; 37(4): 712-726.
- Quijada PA, Cáceres CW. Patrones de abundancia, composición trófica y distribución espacial del ensamble de peces intermareales de la zona centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural.*2000; 73: 739-747.
- R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2007. disponible online en: <http://www.R-project.org/>
- Reecht Y, Rochet MJ, Trenkel VM, Jennings S, Pinnegar JK. Use of morphological characteristics to define functional groups of predatory fishes in the Celtic Sea. *Journal of Fish Biology.*2013; 83(2):355–377.
- Reiss J, Bridle JR, Montoya JM., Woodward G. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology & Evolution.* 2009; 24(9): 505-514.
- Rodriguez-Lozano P, Verkaik I, Maceda-Veiga A, Monroy M, Sostoa A, Rieradevall M, Prat N. A trait-based approach reveals the feeding selectivity of a small endangered Mediterranean fish. *Ecology and Evolution.*2016; 6(10): 3299-3310.
- Rooney N, McCann KS. Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in Ecology & Evolution.* 2012; 27:40–46.
- Root RB. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats – fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol. Monog.*1973, 43: 95–120.
- Ross ST. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia.*1986: 352–388.
- Rossberg AG, Brännström A, Dieckmann U. How trophic interaction strength depends on traits. A conceptual framework for representing multidimensional trophic niche spaces. *Theor Ecol.*2010; 3: 13-24.
- Sala E, Ballesteros E. Partitioning of space and food resources by three fish of the genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterranean rocky infralitoral ecosystem. *Marine Ecology Progress Series.*1997; 152: 273-283.

- Sánchez-Hernández J, Cobo F. Summer differences in behavioural feeding habits and use of feeding habitat among brown trout (*Pisces*) age classes in a temperate area. *Italian Journal of Zoology*.2012a; 79(3): 468-478.
- Sánchez-Hernández, Servia MJ, Vieira-Lanero R, Cobo F. Aplicación del análisis de rasgos ecológicos (“traits”) de las presas para el estudio del comportamiento alimentario en peces bentofagos: el ejemplo del espinoso (*Gasterosteus gymnasium*, Cuvier, 1829). *Limnetica*. 2012b; 31(1): 59-76.
- Sánchez-Hernández J, Vieira-Lanero R, Servia MJ, Cobo F. Feeding habits of four sympatric fish species in the Iberian Peninsula: keys to understanding coexistence using prey traits. *Hydrobiologia*.2011; 667(1): 119-132.
- Sánchez G, Álamo A, Fuentes H. Alteraciones en la dieta alimentaria de algunos peces comerciales por efecto del fenómeno ”El Niño”. *Boletín Instituto del Mar del Perú*.1985; Vol. Extraordinario: 135 – 142.
- Santos MN, Rocha GR, Freire KM. Composición de la dieta de tres sciaenidos capturados en el nordeste de Brasil. *Revista de biología marina y oceanografía*. 2016; 51(3): 493-504.
- São Clemente RR. Estudio comparativo da alimentação de peixes bentopelagicos no talude continental brasileiro entre 12° e 23° S. Dissertação de Mestrado Ciências Biológicas. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro. Brazil, 2014.
- Sa-Oliveira JC, Angelini R, Isaac-Nahum VJ. Diet and niche breadth and overlap in fish communities within the area affected by an Amazonian reservoir (Amapá, Brazil). *An Acad Bras Cienc*. 2014; 86(1): 386-405.
- Schmitz OJ, Buchkowski RW, Burghardt KT, Donihue CM. Functional traits and trait-mediated interactions: connecting community-level interactions with ecosystem functioning. *Advances in Ecological Research*.2015; 52:319–343.
- Schoener T. Resource partitioning in ecological communities. *Science*.1974; 185(4145): 27 – 39.
- Scharf FS, Juanes F, Rountree RA. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series*.2000; 208: 229–248.
- Schlacher TA, Wooldridge TH. Pattern of selective predation by juvenile, benthivorous fish on marine macrofauna. *Marine Biology*.1996; 125: 241-247.

- Shaw AL, Frazier BS, Kucklick JR, Sancho G. Trophic ecology of a predatory community in a shallow-water, high-salinity estuary assessed by stable isotope analysis. *Marine and Coastal Fisheries*.2016;8(1): 46-61.
- Silvertown J. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*.2004; 19: 605–611.
- Smith RL, Smith TM. *Elements of Ecology*, fourth edition. Addison Wesley Longman, Inc., New York.1998.
- Snelgrove P. Getting to the bottom of marine biodiversity: sedimentary habitats. *BioScience*.1999; 49:129–38.
- Spitz J, Ridoux V, Brind'Amour A. Let's go beyond taxonomy in diet description: testing a trait-based approach to prey–predator relationships. *Journal of Animal Ecology*.2014; 83(5): 1137-1148.
- Steneck RS. Functional groups. In: Levin S eds. *Encyclopedia of biodiversity*, Vol 1. Academic Press, San Diego, C.2001:121–139.
- Stevens M, Maes J, Ollevier F. Taking potluck: trophic guild structure and feeding strategy of an intertidal fish assemblage. En Stevens M, editores, *Intertidal and Basin Wide Habitat Use of Fishes in the Scheldt Estuary*.2006, p. 37-59.
- Takahashi K, Mosquera K, Reupo J. El Índice Costero El Niño (ICEN): Historia y actualización. *Boletín Técnico Instituto Geofísico del Perú*.2014;1(2): 8-9.
- Tarazona J, Gutiérrez D, Paredes C, Indacochea A. Overview and challenges of Marine Biodiversity Research in Perú. *Gayana (Concepc.)*. 2003; 67(2): 206-231.
- Tarazona J, Canahuire E, Salzwedel H, Jeri T, Arntz W, CID L. Macrozoobenthos in two shallows areas of Peruvian upwelling ecosystem. En: Elliott M, Ducrottoy JP, editores. *Estuaries and coasts: Spatial and Temporal intercomparisons*. ECSA. 19 Symposium, Amsterdam.1991, p. 251-258.
- Tarazona J, Arntz W, Hoyos L. Repartición de recursos alimenticios entre tres peces bentófagos frente al Perú antes, durante y después del Niño 1982-83. *Boletín Instituto del Mar del Perú*.1988; Vol. Extraordinario: 107 – 114.
- Tarazona J, Paredes C, Igreda M. Estructura del macrobentos en las playas arenosas de la zona de Lima, Perú. *Revista de Ciencias UNMSM*.1986; 74: 103-116.
- Tarazona J, Indacochea A, Valle S, Córdova C, Ochoa N, Serrano W, *et al*. Impacto de “El Niño 1997-98” sobre el ecosistema marino somero de la costa central del Perú. *Rev Peru Biol*. 1999; Vol. Extraordinario: 18–31.



- Turnure JT, Able KW, Grothues TM. Patterns of intra-estuarine movement of adult weakfish (*Cynoscion regalis*): evidence of site affinity at seasonal and diel scales. *Fishery Bulletin*. 2015; 113(2): 167-180.
- Törnroos A, Bonsdorff E, Bremner J, Blomqvist M, Josefson AB, Garcia C, *et al.* Marine benthic ecological functioning over decreasing taxonomic richness. *J. Sea Res.* 2015; 98: 49-56.
- Törnroos A, Bonsdorff E. Developing the multitrait concept for functional diversity: lessons from a system rich in functions but poor in species. *Ecological Applications*. 2012; 22(8): 2221-2236.
- Townsend C, Hildrew AG. Species traits in relation to a habitat templet for river system. *Freshwater Biology*. 1994; 31: 265 -275.
- Varas E, Ojeda FP. Intertidal fish assemblages of the central Chilean coast: diversity, abundance and trophic patterns. *Rev. Biol. Mar.* 1990; 25: 59-70.
- Vargas ME, Fuentes P, Hernández P, Olivares A, Rojas P. Relaciones tróficas de cinco peces costeros comunes en el área submareal del norte de Chile (20°11'S-20°20'S). *Rev Biol Trop*. 1999a; 47(3): 601-604.
- Vargas ME, Soto RA, Guzmán GL. Cambios interanuales en la alimentación de peces submareales del norte de Chile entre los 20° 11` y 20° 20` S. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 1999b; 34(2): 197-210.
- Vargas ME, Cifuentes S, Emparanza E. Espectro trófico de peces recurrentes al área de crianza Playa Chipana (21°19'S - 70°04'W) del norte de Chile. *Rev Biol Trop*. 1999c; 47(3): 597-600.
- Van der Linden P, Patricio J, Marchini A, Cid N, Neto JM, Marques JC. A biological trait approach to assess the functional composition of subtidal benthic communities in an estuarine ecosystem. *Ecological Indicators*. 2012; 20: 121-133.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*. 2007; 116(5):882–892.
- Villéger S, Brosse S, Mouchet M, Moullou D, Vanni MJ. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*. 2017: 1-19.
- Vite JM. Alimento y hábitos alimentarios de *Paralonchurus peruanus* “suco” proveniente de puerto Chicama-La Libertad, diciembre 2014 – mayo 2015. Universidad Nacional de Trujillo. 2015.
- Vizcarra MCA. Espectro alimentario de la cachema *Cynoscion analis* (Jenyns, 1842) procedente de la pesca artesanal en el área del Callao año 1997-1998. Universidad Nacional Federico Villarreal. 2001; 77pp

- Ware DM. Risk of epibenthic prey to predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. fish. Res. Board Can. 1973: 787-797.
- Whitaker D, Christman M. Package “clustsig” R package version 1.1. 2014. Disponible online en: <https://cran.r-project.org/web/packages/clustsig/clustsig.pdf>
- Wiegel, B. Patterns in diversity and function of benthic fauna in a coastal system under environmental change. Åbo Akademi University; Finland. 2017.
- Wilkins HKA, Myers AA. Microhabitat utilization by an assemblage of temperate Gobiidae (Pisces: Teleostei). Marine Ecology Progress Series. 1992; 90: 103-112.
- Winemiller KO, Pianka ER. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. Ecological Monographs. 1990; 60(1): 27-55.
- Woodward G, Warren PH. Body size and predatory interactions in freshwaters: scaling from individuals to communities. En: Hildrew AG, Raffaelli DR & Edmonds-Brown R, editores. Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 2009. 20 pp.
- Worischka S, Schmidt SI, Hellmann C. Selective predation by benthivorous fish on stream macroinvertebrates - The role of prey traits and prey abundance. Limnologica. 2015; 52: 41-50.
- Yupanqui W, Quipúzcoa L, Marquina R, Velazco F, Enríquez E, Gutiérrez D. Composición y distribución del macrobentos en la Ensenada de Sechura, Piura, Perú. Rev Peru Biol. 2007;14(1): 75-85.
- Zhangs J, sspa: SPecies Association Analysis, R packages versión 0.2.2. 2013. Disponible en: <https://github.com/helixcn/spaa>.

## 9. ANEXOS

ANEXO 1. Índice de Importancia relativa (IIR%) de las presas consumidas por peces costeros frente a Callao integrado para el periodo primavera 2015 - invierno 2016.

Taxa	Especies	<i>I. conceptionis</i>	<i>P. humeralis</i>	<i>C. analis</i>	<i>P. peruanus</i>	<i>S. deliciosa</i>	
Polychaeta	<i>Abarenicola affinis</i>	0.02	0.00	0.00	10.67	0.52	
	Capitellidae	0.00	0.00	0.00	<0.01	0.00	
	<i>Diopatra chilensis</i>	3.95	0.00	0.00	16.11	3.92	
	Flabelligeridae	0.02	<0.01	0.00	4.18	0.05	
	<i>Glycera americana</i>	<0.01	0.00	0.00	0.02	<0.01	
	Goniadiidae	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	
	<i>Hermundura fauveli</i>	0.00	0.00	0.00	0.21	0.00	
	<i>Lumbrineris</i>	0.00	0.00	0.00	0.15	0.06	
	<i>Magelona phyllisae</i>	0.00	0.00	0.00	0.21	0.00	
	Maldanidae	0.00	0.00	0.00	<0.01	0.00	
	Nereididae	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	
	<i>Nereis callaona</i>	0.03	0.00	0.00	<0.01	0.00	
	<i>Owenia collaris</i>	19.36	0.00	0.00	41.12	44.69	
	Onuphidae	0.01	0.00	0.00	0.01	<0.01	
	Ophellidae	<0.01	0.00	0.00	<0.01	0.01	
	Orbiniidae	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	
	<i>Pectinaria chilensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.01	0.10	
	Phyllodocidae	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	
	Pilargidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	
	Poliqueto NI*	0.00	0.00	0.00	0.00	<0.01	
	<i>Prionospio peruana</i>	<0.01	0.00	0.00	0.37	0.01	
	<i>Protomystides</i>	0.00	0.00	0.00	<0.01	0.00	
	<i>Pseudonereis gallapaguensis</i>	<0.01	<0.01	0.00	0.00	0.00	
	Spionidae	<0.01	0.00	0.00	0.73	0.26	
	<i>Spiophanes bombyx</i>	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	
	<i>Syllis</i>	0.00	0.00	0.00	<0.01	<0.01	
	Bivalvia	Bivalvia NI	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
		Galeommatoidea	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
		<i>Mulinia edulis</i>	<0.01	0.00	0.00	6.05	<0.01
		Petricolidae	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Pholididae		0.00	0.00	0.00	<0.01	0.00	
<i>Semimytilus algosus</i>		0.01	0.00	0.00	<0.01	<0.01	
Veneriidae		0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	
Plantae	Plantae NI*	0.00	0.00	0.00	<0.01	0.00	
	Rhodophyta	<0.01	<0.01	0.00	<0.01	<0.01	
	<i>Ulva</i>	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	
Gasteropoda	<i>Caecum</i>	0.00	0.00	0.00	<0.01	0.00	
	<i>Crepidatella dilatata</i>	<0.01	0.01	0.00	<0.01	0.00	
	<i>Crucibulum</i>	0.00	0.00	0.00	<0.01	0.00	
	<i>Fissurella peruviana</i>	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	
	<i>Mitrella unifasciata</i>	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	
	Muricidae	<0.01	0.00	0.00	<0.01	0.00	
	<i>Nassarius</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	<0.01	
	<i>Natica</i>	0.01	0.12	0.00	<0.01	0.00	
	<i>Tegula atra</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
Nemertea	Nemertea NI*	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	
Echiura	<i>Urechis</i>	0.00	0.00	0.00	17.43	0.00	
Copepoda	<i>Calanus chilensis</i>	0.15	0.16	0.00	0.00	0.00	
Cumacea	Cumacea NI*	<0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	
Cnidaria	<i>Anothoe</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	<0.01	
Isopoda	Cirolanidae	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	

NI\* No identificado

ANEXO 1. (Continuación) Índice de Importancia relativa (IIR%) de las presas consumidas por peces costeros frente a Callao integrado para el periodo primavera 2015 – invierno 2016.

Taxa	Especies	<i>I. conceptionis</i>	<i>P. humeralis</i>	<i>C. analis</i>	<i>P. peruanus</i>	<i>S. deliciosa</i>
Amphipoda	<i>Amphellisca</i>	<0.01	0.00	0.00	0.06	<0.01
	Amphipoda	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Caprella</i>	0.80	0.00	0.00	0.00	0.00
	Corophiidae	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Elasmopus</i>	0.01	0.00	0.00	0.49	0.00
	<i>Erichthonius</i>	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
	Gammaridae	1.24	0.00	0.00	<0.01	<0.01
	<i>Monocorophium</i>	0.00	0.00	0.00	<0.01	0.00
	Sthenotoidea	0.00	0.00	0.00	<0.01	0.00
	<i>Urothoe</i>	0.00	0.00	0.00	<0.01	0.00
Cephalopoda	<i>Doryteuthis gahia</i>	0.00	4.10	<0.01	0.00	0.00
	<i>Octopus</i>	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00
Cirripedia	<i>Balanus</i>	<0.01	0.01	0.00	<0.01	0.00
	Cirripedia	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Megabalanus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	<0.01
Decapoda	<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00
	<i>Allopetrolisthes punctatus</i>	1.10	0.87	0.00	0.00	0.00
	<i>Allopetrolisthes spinifrons</i>	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00
	Callianasidae	<0.01	0.03	0.00	<0.01	0.36
	<i>Cancer porteri</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	Decapoda NI*	0.05	1.09	0.00	0.00	<0.01
	<i>Emerita analoga</i>	16.61	0.02	0.00	0.00	17.70
	<i>Eurypanopeus</i>	0.00	0.80	0.00	0.02	0.00
	<i>Hepatella peruviana</i>	0.00	0.63	0.00	0.00	0.00
	<i>Hepatus</i>	<0.01	0.06	0.00	<0.01	<0.01
	<i>Pagurus</i>	0.00	<0.01	0.00	<0.01	<0.01
	<i>Petrolishtes</i>	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00
	<i>Petrolisthes armatus</i>	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Petrolisthes dermarestii</i>	0.01	1.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Pilumnoides perlatus</i>	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Pinnixa transversalis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04
	<i>Pinnixa valdiviensis</i>	0.79	0.76	0.00	0.06	2.70
	<i>Pinnoterella laevigata</i>	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
	<i>Platyxanthus</i>	0.00	0.19	0.00	0.00	0.00
	<i>Pleuroncodes monodon</i>	9.88	16.11	0.00	0.00	10.40
	Porcelanidae	0.00	0.00	0.00	0.00	<0.01
	<i>Rynchocinetes typus</i>	<0.01	1.85	0.00	0.00	0.00
Sergestiidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Synalpheus spinifrons</i>	0.01	0.03	0.00	0.00	0.00	
Xanthiidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
Echinodermata	<i>Ophiactis kroyeri</i>	4.01	0.00	0.00	1.97	9.81
	<i>Ophiophragmus</i>	<0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Euphausia	<i>Euphausia</i>	0.00	0.18	0.00	0.00	<0.01
	<i>Nyctiphanes</i>	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00
Teleosteo	<i>Anchoa nasus</i>	0.00	0.00	1.27	0.00	0.00
	<i>Engraulis ringens</i>	41.35	65.61	92.11	0.00	5.20
	<i>Odonthestes regia</i>	<0.01	0.02	0.03	0.00	0.00
	Teleosteo NI*	0.48	3.87	6.58	0.00	4.10
Pteropoda	Pteropodo NI*	0.00	0.64	0.00	0.00	0.00
Pycnogonida	Pycnogonida	<0.01	0.00	0.00	<0.01	<0.01
Stomatopoda	Squillidae	<0.01	1.37	0.00	0.00	<0.01

NI\* No identificado

ANEXO 2. Perfil de Similitud (SIMPER) basado en la composición de presas en la dieta de peces costeros frente al NECH.

<b><i>I. conceptionis</i> (18.08%)</b>	<b>Av.Abund</b>	<b>Av.Sim</b>	<b>Sim/SD</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>	<b><i>C. analis</i> (49.54%)</b>	<b>Av.Abund</b>	<b>Av.Sim</b>	<b>Sim/SD</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>
<i>A. affinis</i>	0,21	2,01	0,73	11,15	11,15	<i>E. ringens</i>	1,16	24,16	2,81	48,77	48,77
Flabelligeridae	0,19	1,97	0,81	10,87	22,02	Osteicthie	0,72	16,55	3,39	33,41	82,17
<i>O. kroyeri</i>	0,21	1,56	0,75	8,63	30,66	<i>A. nasus</i>	0,68	8,23	0,91	16,62	98,79
<i>Caprella</i>	0,16	1,22	0,86	6,76	37,42	<b><i>P. peruanus</i> (50.02%)</b>	<b>Av.Abund</b>	<b>Av.Sim</b>	<b>Sim/SD</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>
<i>E. ringens</i>	0,38	1,17	0,52	6,49	43,90	Flabelligeridae	0,46	8,20	4,98	16,39	16,39
<i>O. collaris</i>	0,21	1,15	0,65	6,36	50,26	<i>O. kroyeri</i>	0,40	6,16	3,68	12,31	28,70
<i>Osteicthie</i>	0,28	1,08	0,41	5,97	56,23	<i>D. chiliensis</i>	0,39	5,91	4,12	11,82	40,52
<i>Ulva</i>	0,18	0,92	0,82	5,07	61,29	<i>A. affinis</i>	0,48	5,74	1,95	11,48	52,01
<i>Bugula</i>	0,12	0,86	0,41	4,77	66,07	<i>O. collaris</i>	0,29	4,78	5,48	9,56	61,57
<i>Amphellisca</i>	0,11	0,73	0,52	4,02	70,09	<i>P. valdiviensis</i>	0,26	3,64	3,94	7,27	68,84
<i>D. chiliensis</i>	0,18	0,58	0,41	3,21	73,29	<i>G. americana</i>	0,22	3,44	2,46	6,88	75,72
<i>Rhodophyta</i>	0,14	0,46	0,41	2,55	75,84	<i>Lumbrineris</i>	0,20	2,76	2,40	5,52	81,24
<i>Panopeidae</i>	0,08	0,46	0,41	2,53	78,37	<i>M. edulis</i>	0,24	2,14	0,89	4,28	85,53
<i>S. algosus</i>	0,05	0,41	0,83	2,25	80,63	<i>Mactridae</i>	0,11	1,23	0,82	2,45	87,98
<i>N. callaona</i>	0,09	0,34	0,41	1,86	82,49	Plantae	0,08	0,70	0,90	1,40	89,37
<i>Balanus</i>	0,10	0,32	0,41	1,79	84,28	<i>Pterosoponia</i>	0,06	0,57	0,91	1,14	90,51
Plantae	0,18	0,32	0,41	1,78	86,06	<b><i>S. deliciosa</i> (30.42%)</b>	<b>Av.Abund</b>	<b>Av.Sim</b>	<b>Sim/SD</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>
Bivalvia	0,08	0,30	0,41	1,67	87,73	<i>O. collaris</i>	0,48	5,58	1,75	18,36	18,36
<i>Muricidae</i>	0,15	0,30	0,41	1,64	89,36	<i>E. ringens</i>	0,44	3,80	0,90	12,48	30,84
<i>P. valdiviensis</i>	0,10	0,26	0,41	1,43	90,79	<i>O. kroyeri</i>	0,43	3,34	0,90	10,99	41,83
<b><i>P. humeralis</i> (10.49%)</b>	<b>Av.Abund</b>	<b>Av.Sim</b>	<b>Sim/SD</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>	<i>A. affinis</i>	0,28	2,27	0,91	7,46	49,29
<i>Eurypanopeus</i>	0,42	1,57	0,58	14,96	14,96	<i>E- analoga</i>	0,36	2,07	0,80	6,82	56,11
<i>Squillidae</i>	0,37	1,53	0,58	14,59	29,55	<i>D. chiliensis</i>	0,25	1,92	0,90	6,32	62,43
<i>Hepatus</i>	0,37	1,24	0,58	11,85	41,40	<i>G. americana</i>	0,22	1,74	0,82	5,71	68,14
<i>Petrolishtes</i>	0,21	0,97	0,58	9,29	50,69	<i>Flabelligeridae</i>	0,25	1,50	0,90	4,95	73,09
<i>S. spinifrons</i>	0,24	0,91	0,58	8,70	59,39	Osteicthie	0,30	1,27	0,41	4,19	77,27
Decapoda	0,22	0,81	0,58	7,75	67,14	<i>P. valdiviensis</i>	0,20	1,14	0,68	3,73	81,01
<i>Callianasidae</i>	0,25	0,69	0,58	6,54	73,68	<i>Callianasidae</i>	0,28	1,03	0,41	3,37	84,38
<i>P. valdiviensis</i>	0,27	0,65	0,58	6,18	79,86	<i>P. monodon</i>	0,23	0,71	0,41	2,35	86,73
Flabelligeridae	0,11	0,42	0,58	4,04	83,90	<i>S. algosus</i>	0,09	0,68	0,76	2,23	88,97
<i>E. analoga</i>	0,18	0,38	0,58	3,66	87,56	Decapoda	0,06	0,56	0,90	1,83	90,79
<i>Nyctiphanes</i>	0,09	0,33	0,58	3,13	90,69						

ANEXO 3. Perfil de Similitud (SIMPER) basado en la composición de presas en la dieta de peces costeros frente a Callao (primavera 2016 - invierno 2016).

<b><i>I. conceptionis</i> (35.4%)</b>	<b>Av.Abund</b>	<b>Av.Sim</b>	<b>Sim/SD</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>	<b><i>P. peruanus</i> (50.4%)</b>	<b>Av.Abund</b>	<b>Av.Sim</b>	<b>Sim/SD</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>
<i>E. ringens</i>	0,98	12,69	1,28	35,91	35,91	<i>A. affinis</i>	0,32	11,98	4,17	23,76	23,76
<i>P. monodon</i>	0,59	7,29	0,93	20,62	56,53	Flabelligeridae	0,16	8,61	4,35	17,08	40,85
<i>A. punctatus</i>	0,26	5,50	6,45	15,56	72,09	<i>D. chilensis</i>	0,17	7,62	1,75	15,10	55,95
Teleosteo NI*	0,22	2,08	0,57	5,88	77,97	<i>O. kroyeri</i>	0,11	6,06	8,54	12,02	67,97
<i>D. chilensis</i>	0,17	1,98	1,57	5,61	83,58	<i>Urechis</i>	0,25	4,16	0,57	8,24	76,21
<i>E. analoga</i>	0,29	1,06	0,41	3,00	86,58	<i>O. collaris</i>	0,08	2,64	1,11	5,23	81,45
<i>O. collaris</i>	0,13	0,97	0,56	2,74	89,31	<i>Lumbrineris</i>	0,04	1,77	1,86	3,51	84,96
<i>O. kroyeri</i>	0,09	0,93	1,00	2,63	91,95	<i>P. valdiviensis</i>	0,04	1,32	1,75	2,62	87,58
						<i>M. edulis</i>	0,14	1,24	6,17	2,46	90,04
<b><i>P. humeralis</i> (51.3%)</b>	<b>Av.Abund</b>	<b>Av.Sim</b>	<b>Sim/SD</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>	<b><i>S. deliciosa</i> (20.04%)</b>	<b>Av.Abund</b>	<b>Av.Sim</b>	<b>Sim/SD</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>
<i>E. ringens</i>	1,32	19,82	5,84	38,66	38,66	<i>P. monodon</i>	0,32	8,47	2,56	23,51	23,51
<i>D. gahi</i>	0,65	5,91	1,97	11,53	50,19	<i>O. kroyeri</i>	0,17	5,19	1,68	14,41	37,92
Squillidae	0,35	5,36	3,62	10,46	60,65	<i>P. valdiviensis</i>	0,11	4,10	0,74	11,38	49,30
Teleosteo NI*	0,35	3,45	0,90	6,73	67,38	<i>O. collaris</i>	0,14	4,07	1,70	11,28	60,58
<i>P. dermarestii</i>	0,34	3,41	2,86	6,65	74,03	<i>D. chilensis</i>	0,17	3,49	0,89	9,68	70,27
<i>P. monodon</i>	0,37	2,97	0,92	5,80	79,82	<i>E. ringens</i>	0,30	2,73	0,41	7,57	77,83
<i>Eurypanopeus</i>	0,22	2,10	0,90	4,09	83,91	Teleosteo NI*	0,21	1,99	0,41	5,52	83,36
<i>A. punctatus</i>	0,35	1,94	0,62	3,77	87,69	<i>Lumbrineris</i>	0,05	1,82	1,17	5,04	88,40
<i>R. typus</i>	0,28	1,70	2,77	3,31	91,00	<i>E. analoga</i>	0,30	1,68	0,41	4,66	93,06
<b><i>C. analis</i> (79.9%)</b>	<b>Av.Abund</b>	<b>Av.Sim</b>	<b>Sim/SD</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>						
<i>E. ringens</i>	1,80	50,00	8,77	62,55	62,55						
<i>A. nasus</i>	0,58	16,70	5,37	20,89	83,45						
Teleosteo NI*	0,59	13,23	6,01	16,55	100,00						

\* No Identificado (NI)

ANEXO 4. Afinidad de las presas de peces costeros a características funcionales

Especie	SIZE1	SIZE2	SIZE3	SIZE4	INF	INT	EPI	CERC	AIF	AD	PRD	GRAZ	PP	VERM	VOL	PLN	CONCH	EXO	BLNP	NAD	CCC	SALT	SESI	EXV	TUB	MADR	LIBR	GRIET	
<i>A. affinis</i>		1	3		3				1	3				3					3				3	2		3			
<i>A. punctatus</i>		1	3			1	3		1		3				3			3			3						3	1	
<i>Alia</i>			3				3		3						3		3				3						3	1	
Amphipoda	3					2	2		1	1	1				3			3			2	2	1				2	1	
<i>A. nasus</i>				3			3				3				3				3	3							3		
<i>Balanus</i>		3	1				3		3						3			3					3				3	1	
Bivalvia		3			2	1			3						3		3						2	2		1	1		
<i>C. dilatata</i>			3				3		1			3			3		3				3						3	1	
Callinassidae				3	3					3					3			3						3		3			
<i>C. porteri</i>				3		2	3			1	3				3			3			2			2		1	3	1	
<i>Caprella</i>	3						3			1	3				3			3			1	1	2				3		
<i>D. chiliensis</i>	1	3			3	1						3		3					3				3	1	3				
<i>D. gahi</i>				3				3			3				3			3		3							3		
Decapoda		3	1		1	1	1			1	3				3			3			2			2			1	1	
<i>E. analoga</i>		3			1	3			3						3			3						3		3			
<i>E. ringens</i>				3				3			3				3				3	3							3		
<i>Euphausia</i>	3							3			3				3			3		3							3		
<i>Eurypanopeus</i>				3		1	3				3				3			3			3			2			3	1	
<i>F. peruviana</i>				3			3					3			3		3				3						3	1	
Flabelligeridae	1	3			3	1			1	3				3					3				3	1		1			2
<i>G. americana</i>	3	1			2	2	1			1	3				3			3			3			1	1		1		
Goniadiidae	3				3					1	3				3			3			1		1	1	3		1		
<i>H. fauveli</i>	3				2	1	1			1	3			3					3	1	2				1		1		
<i>Hepatus</i>				3		1	3				3				3			3			2			2			3		
<i>Lumbrineris</i>	3	1			1	1	3			1	3			3					3		3			1			2		
<i>M. edulis</i>	1	3			3				3						3		3						2	2		1			

ANEXO 4. (Continuación) Afinidad de las presas de peces costeros a características funcionales

Especie	SIZE1	SIZE2	SIZE3	SIZE4	INF	INT	EPI	CERC	AIF	AD	PRD	GRAZ	PP	VERM	VOL	PLN	CONCH	EXO	BLNP	NAD	CCC	SALT	SESI	EXV	TUB	MADRI	LIBR	GRIET	
<i>M. phyllisae</i>	3				3				3					3					3				2	1		2	1		
Muricidae				3			3				3	1			3		3				2			2			3	1	
<i>N. callaona</i>	2	3				1	3			1	3			3					3	1	3						3	1	
<i>O. collaris</i>	3				3	1			2	1				3					3				3		3				
<i>O. kroyeri</i>		3				1	3		1	2						3		3			3						3		
<i>O. regia</i>				3				3			3				3				3	3							3		
<i>Octopus</i>				3			3				3				3				3	2	3						2	2	
Ophellidae	3				3					3				3					3					3		1	1		
Orbiniidae	3				3				2	2				3					3		1		3	2	2	2			
Teleosteo				3				3			3				3				3	3							3		
<i>P. chilensis</i>	2	2			3	1				3				3					3				3		3				
<i>P. dermarestii</i>			3	1		2	3		1		3	1			3			3			3						3	1	
<i>P. monodon</i>		2	2					3			3				3			3		3							3		
<i>P. perlatus</i>			1	3		2	3			1	3				3			3			2			2		2	2	2	
<i>P. valdiviensis</i>	3				3	1				3					3			3			3			1	3				
<i>Pagurus</i>		3	1			2	3		1	1	3				3			3			3			1		2	1	1	
Phyllococidae	3					1	2				3			3					3	1	3						3	1	
Plantae			3				3						3			3			3				3				3		
<i>R. typus</i>			1	3			3			1	3				3			3			2	2	1		1		3	2	
<i>S. algosus</i>		3					3		3						3		3						3				3	1	
<i>S. spinifrons</i>			3			1	3				2				3			3			2	2	1		1		3	2	
Sergestiidae			3	1			3				3				3			3			3						3		
Squillidae				3	2	2	1				3				3			3			1	3					2	2	
<i>T. atra</i>			1	3			3					3			3		3				3						3	1	
<i>Ulva</i>		3	2				3						3			3			3				3				3	1	
<i>Urechis</i>		3	1		3				3	1				3					3				3	1		3			
Xanthiidae				3		2	3			1	3				3			3				2		2		1	2	2	



ANEXO 5. Perfil de Similitud (SIMPER) basado en la composición de rasgos funcionales (índice de Bray -Curtis) en la dieta de peces costeros frente a Callao (primavera 2015 – invierno 2016).

<i>I. conceptionis</i> (79.5%)	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%	<i>P. peruanus</i> (84.1%)	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
VOL	1,19	5,78	12,06	7,26	7,26	BLNP	0,72	5,44	14,36	6,47	6,47
PRD	1,11	5,02	4,30	6,31	13,57	VERM	0,72	5,44	14,45	6,47	12,94
LIBR	1,11	4,99	4,90	6,28	19,85	INF	0,72	5,30	13,15	6,30	19,24
NAD	1,08	4,74	3,97	5,96	25,81	SESI	0,67	4,93	12,91	5,87	25,10
CERC	1,08	4,73	3,96	5,95	31,76	SIZE2	0,64	4,68	11,28	5,57	30,67
BLNP	1,02	4,48	4,31	5,63	37,39	AD	0,61	4,63	11,85	5,50	36,17
EXO	0,92	4,39	4,39	5,52	42,90	MADR1	0,66	4,48	7,58	5,32	41,50
SIZE4	0,95	3,89	2,98	4,89	47,79	EXV	0,55	4,07	14,27	4,84	46,33
SIZE2	0,81	3,73	3,25	4,69	52,48	AIF	0,58	3,89	7,42	4,62	50,96
CCC	0,57	3,01	24,82	3,78	56,27	SIZE1	0,47	3,86	14,22	4,59	55,54
SIZE3	0,67	2,92	4,11	3,67	59,94	SIZE3	0,54	3,80	7,01	4,52	60,06
EPI	0,54	2,82	26,85	3,54	63,48	TUB	0,45	3,37	3,23	4,00	64,06
INT	0,61	2,77	11,72	3,48	66,96	PRD	0,42	3,10	3,46	3,68	67,75
AIF	0,59	2,41	6,75	3,03	69,99	CCC	0,37	3,09	9,08	3,68	71,42
INF	0,54	2,37	2,74	2,97	72,97	LIBR	0,36	3,08	11,69	3,66	75,09
SESI	0,50	2,29	3,24	2,88	75,84	EXO	0,36	3,08	8,58	3,66	78,75
EXV	0,57	2,27	3,31	2,86	78,70	INT	0,38	3,07	5,19	3,65	82,41
VERM	0,51	2,27	3,16	2,85	81,55	GRIET	0,36	2,95	7,44	3,50	85,91
TUB	0,50	2,22	3,08	2,79	84,34	EPI	0,34	2,83	12,88	3,37	89,28
AD	0,42	2,12	5,95	2,67	87,00	PLN	0,33	2,78	14,81	3,30	92,58
GRIET	0,41	2,11	11,39	2,66	89,66						
SIZE1	0,45	1,97	2,53	2,47	92,13						
<i>P. humeralis</i> (87.8%)	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%	<i>S. delicosa</i> (74.5%)	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
VOL	1,39	6,87	18,25	7,83	7,83	PRD	0,76	4,46	7,80	5,98	5,98
PRD	1,38	6,82	19,65	7,77	15,60	SIZE2	0,72	4,29	8,30	5,76	11,74
LIBR	1,36	6,69	16,60	7,62	23,21	EXO	0,74	4,25	5,59	5,70	17,43
SIZE4	1,35	6,64	16,25	7,56	30,78	VOL	0,79	4,24	4,38	5,69	23,12
NAD	1,30	6,47	21,10	7,37	38,14	LIBR	0,72	3,89	4,08	5,22	28,34
CERC	1,28	6,36	16,56	7,25	45,39	INF	0,61	3,80	5,73	5,10	33,44
BLNP	1,28	6,34	18,77	7,23	52,62	BLNP	0,70	3,78	3,26	5,07	38,51
EXO	1,02	4,84	12,28	5,52	58,13	AD	0,56	3,74	8,76	5,02	43,53
CCC	0,93	4,44	12,91	5,05	63,19	NAD	0,68	3,50	3,39	4,70	48,23
EPI	0,93	4,34	6,69	4,94	68,13	CERC	0,68	3,50	3,39	4,70	52,93
GRIET	0,76	3,69	8,93	4,20	72,32	CCC	0,48	3,34	6,64	4,48	57,42
SIZE3	0,74	3,49	8,27	3,97	76,30	INT	0,58	3,21	7,90	4,31	61,73
INT	0,69	3,28	18,70	3,74	80,03	SIZE1	0,47	3,02	3,37	4,05	65,78
EXV	0,57	2,56	6,29	2,92	82,95	VERM	0,52	3,01	3,56	4,04	69,82
INF	0,48	2,37	7,79	2,70	85,65	AIF	0,58	2,98	5,65	4,00	73,81
AIF	0,52	2,20	4,85	2,50	88,15	TUB	0,50	2,90	2,44	3,89	77,71
SIZE2	0,49	1,85	1,99	2,11	90,26	EXV	0,59	2,90	4,75	3,89	81,60
<i>C. analis</i> (93.8%)	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%	SIZE3	0,48	2,82	5,94	3,78	85,38
SIZE4	1,41	12,48	22,09	13,31	13,31	SESI	0,48	2,80	3,31	3,76	89,14
PRD	1,41	12,48	22,09	13,31	26,61	PLN	0,43	2,72	5,46	3,64	92,79
VOL	1,41	12,48	22,09	13,31	39,92						
BLNP	1,41	12,48	22,09	13,31	53,23						
NAD	1,41	12,48	22,09	13,31	66,54						
LIBR	1,41	12,48	22,09	13,31	79,84						
CERC	1,38	12,13	18,68	12,94	92,78						