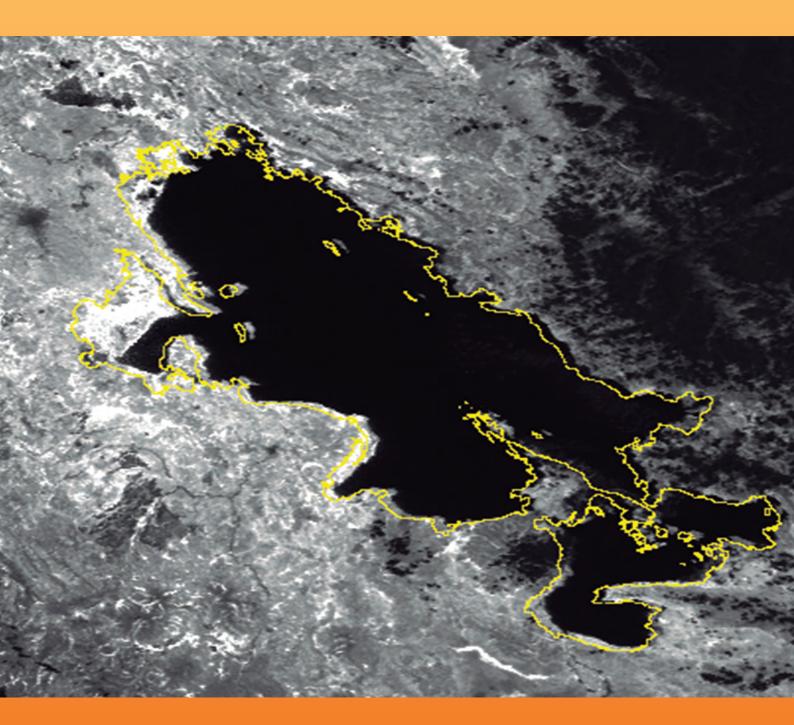




INFORME

SSN 0378-7702

Volumen 43, Número 3



Julio - Setiembre 2016 Callao, Perú

ALTERNANCIA DE LA DISTRIBUCIÓN DE SARDINA Y ANCHOVETA EN PERÚ: ¿EFECTO DEL AMBIENTE, CAMBIOS COMPORTAMENTALES, O UNA ERRÓNEA INTERPRETACIÓN DE LOS DATOS?

ALTERNATION OF DISTRIBUTION OF SARDINE AND ANCHOVY IN PERU: ¿EFFECT OF ENVIRONMENT, BEHAVIORAL CHANGES OR INCORRECT INTERPRETATION OF DATA?

Mariano Gutiérrez¹

Francois Gerlotto²

RESUMEN

Gutiérrez M, Gerlotto F. 2016. Alternancia de la distribución de sardina y anchoveta en Perú: ¿efecto del ambiente, cambios comportamentales, o una errónea interpretación de los datos? Inf Inst Mar Perú. 43(3): 252-263.- El estudio de las interacciones entre poblaciones de peces es importante en el marco de la implementación de un Manejo con Enfoque Ecosistémico (MEE). A pesar de los sesgos conocidos, en particular la pobre representatividad de los datos de captura respecto a procesos biológicos puntuales, los datos de desembarques son las informaciones más utilizadas para estudiar las relaciones ecológicas entre especies. Por ello es esencial evaluar correctamente los datos de captura como descriptores de la dinámica espacial de las especies. Un caso de estudio está dado por las hipótesis sobre la alternancia en la dominancia de ciertas especies pelágicas en zonas de afloramiento. Específicamente citamos el caso de la anchoveta y la sardina, que se asume se alternan en un espacio determinado en ciclos interdecadales. En la Región Norte del Sistema de la Corriente de Humboldt (RNSCH), en base al análisis de capturas, se observa que las dos especies muestran fases sucesivas de dominación y co-ocurrencia. En la literatura se explica que tal patrón se da por dos razones principales: los cambios decadales que son la respuesta a un cambio de régimen climático; y/o por las características conductuales de las poblaciones de peces. Para probar esas hipótesis se ha comparado los datos de biomasa acústica con los datos de captura, y la distribución espacio-temporal de las dos especies que se ha observado en un período de 20 años (1983-2003). Se ha considerado en este estudio las estrategias de distribución espacial de ambas especies y las condiciones ambientales imperantes. Nuestros resultados sugieren que no existió una competencia por el espacio entre las dos especies, y que el mayor forzante de la aparente alternancia o dominancia de una especie sobre la otra es climática, no comportamental. Se concluye en que los datos de captura ofrecen una limitada descripción de la dinámica de poblaciones de pequeños

PALABRAS CLAVE: Interacción, competencia, alternancia, comportamiento, cambio de régimen

ABSTRACT

GUTIÉRREZ M, GERLOTTO F. 2016. Alternation of distribution of sardine and anchovy in Peru: effect of environment, behavioral changes or incorrect interpretation of data? Inf Inst Mar Perú. 43(3): 252-263.- The analyses of interactions between fish stocks is becoming increasingly important in the context of implementation of an Ecosystembased fisheries management (EBM). Despite suffering from well known biases, fishery catch data is the more commonly used information to perform such analyses. For measuring interactions between fish stocks, it then is essential to evaluate how correctly catch data may describe the spatial dynamics of fish populations. A good study case is the one provided by the hypotheses on pelagic fish alternation in upwelling areas, where sardines and anchovies are supposedly known to occupy alternately a given space. In the case of the Northern Humboldt Current System (NHCS) and the Peruvian fishery, the two populations display successive phases of dominance and co-occurrence. Two major reasons are given in the literature explaining such pattern: the role of decadal climate regime shifts and the behavioral characteristics of schooling fish. Using in parallel direct acoustic observation and catch data, the spatial distributions of the two species are compared in time and space through the analysis of 20 years of acoustic surveys (1983-2003). The respective effects of fish spatial strategies and climatic conditions are considered. Our results suggest that there is no obvious competition for space, and that the major driver of alternation and dominance of one species on the other is climatic, not behavioral. We also conclude that catch data are poor indicators of the dynamics of small pelagic fish populations.

Keywords: Interaction, competence, alternance, behavior, regime shift

¹ Universidad Nacional Federico Villarreal, Calle Francia 720, Miraflores

² Instituto de los Recursos Acuáticos

1. INTRODUCCIÓN

Es frecuente que las interacciones que ocurren dentro de un ecosistema sean analizadas recurriendo únicamente a datos de captura. Sin embargo, dicho análisis puede carecer de representatividad, pues depende de las limitaciones o características de una pesquería y de la no linealidad entre capturas (o capturas por unidad de esfuerzo) y abundancia (Freon y Misund 1999). Es conocido el cuestionamiento que se hace al concepto de Máximo Rendimiento Sostenible (RMS), que ha provocado numerosos problemas en la administración de pesquerías (Larkin 1977, Cullis-Zuzuki y Pauly 2010).

En el esquema de Manejo con Enfoque Ecosistémico (MEE) que se halla en construcción, se requiere mucha información de diversos compartimentos habida cuenta las limitaciones de utilizar únicamente datos de la pesquería (que por lo general se reduce a información sobre volúmenes desembarcados más el conocimiento de la estructura de tallas obtenido a partir del muestreo de las capturas). Por ello, es importante evaluar las capacidades y limitaciones de esos datos de captura como descriptores correctos de la dinámica de una población, y también para tener una idea acertada de lo que esa información representa.

Un buen caso de estudio lo constituyen las hipótesis de comportamiento elaboradas para explicar la alternancia de poblaciones de peces pelágicos en zonas de afloramiento como en la Región norte del sistema de la Corriente de Humboldt (RNSCH), donde se asume que anchoveta (Engraulis ringens) y sardina (Sardinops sagax) ocupan alternadamente un espacio dado. Si solo se observa los datos de captura de la pesquería peruana se concluye en que las dos especies han tenido fases aparentes de dominancia y coexistencia durante los últimos 50 años (Chavez et al. 2003, Bertrand y Gutierrez 2006) que sin embargo no se ha dado antes del siglo XX (Siffedine et al. 2008, Gutiérrez et al. 2009, Salvatecci 2013). En la literatura se dan dos razones principales para explicar ese patrón: el rol del cambio climático decadal, o cambio de régimen y/o por las características conductuales de las poblaciones de peces.

Para probar estas hipótesis se compararon los datos sobre observación directa a través de métodos acústicos con los datos de captura, así como la distribución comparada de las dos especies en términos de tiempo y espacio a través del análisis de 20 años de estudios acústicos (1983-2003).

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Se comparó las estadísticas pesqueras de anchoveta y sardina para mostrar la aparente diferencia de fase en

la abundancia de ambas especies, al menos para los últimos 50 años. Las capturas de anchoveta después del evento El Niño de 1972 fueron significativamente menores a las de los años previos, y no se apreciaron señales de recuperación sino a partir de mediados de la década de 1980. Sin embargo, para entonces, la flota estaba concentrada en la pesca de sardina, lo que habría podido contribuir a la recuperación de anchoveta. A partir de la década de 1990 la anchoveta recuperó los niveles de biomasa que tenía antes de El Niño de 1972, aunque con fuertes fluctuaciones interanuales (Chavez et al. 2003, Gutiérrez et al. 2007). Con el mismo propósito se compararon las biomasas acústicas de las dos especies para examinar la correspondencia entre el análisis pesquero y el acústico.

No había una pesquería importante dedicada a la sardina antes del colapso de la de anchoveta en 1972. Luego, la pesquería de sardina se convirtió en la actividad principal, y devino nuevamente en marginal hacia finales de la década de 1990. Luego de 2002 no se han realizado mediciones acústicas significativas sobre sardina. En estas condiciones, es difícil considerar las interacciones entre la anchoveta y la sardina antes de 1975 y después de 2002. Por ello, para medir la superposición entre las dos poblaciones, ha sido más relevante seleccionar el período cuando ambas especies estaban presentes en cantidades importantes (1985 a 2000). En especial, en la década de 1985 a 1995 se observó los mayores niveles de las dos poblaciones, y luego la sardina decayó rápidamente. Esta década está delimitada por los dos eventos más importantes del Niño en el tiempo reciente, es decir, los de 1982-83 y 1997-98.

IMARPE ha realizado un crucero acústico de verano a lo largo de toda la costa desde 1990; y otros cruceros han sido efectuados en otras estaciones del año aunque con menor cobertura latitudinal. Para el caso presente sólo se consideraron los estudios de verano, a fin de estimar la proporción de superposición espacial entre las dos especies. Esta proporción se calcula simplemente como el número de Unidades Básicas de Muestreo (UBM) donde las dos especies se observan juntas considerando el número total de UBM, donde al menos una de las dos especies está presente. Así, la sobreposición (SP) entre anchoveta y sardina para cada crucero (i) es la fracción calculada a través de la suma del número de UBM donde la biomasa (NASC o Coeficiente Náutico de Dispersión Acústica) para las dos especies (A: anchoveta; S: sardina) al mismo tiempo es mayor a cero. En la siguiente ecuación n es el número total de UBM en cada crucero i en donde el valor NASC de alguna de las dos especies es mayor a cero.

$$SP_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^{n} UBM \iff NASC_A > 0 \land NASC_S > 0$$

3. RESULTADOS

Las fluctuaciones en la abundancia de anchoveta han sido tradicionalmente explicadas en el contexto de una presunta competencia ecológica con sardina. Estudios recientes de paleoictiología muestran que la alternancia no se ha dado en el pasado en términos absolutos, es decir, que una especie haya estado reemplazando a la otra en el ecosistema. Para defender esa hipótesis se ha utilizado la figura 1. En el panel superior de esta figura, las capturas de anchoveta y sardina están ubicadas en ejes diferentes para sugerir que el nivel de biomasa de sardina fue equivalente con el que se tuvo con anchoveta. Sin embargo, el panel inferior muestra que, puestas en la misma escala, las capturas de sardina son, en el mejor de los casos, solo 1/3 de la que alcanzó la anchoveta. Este enfoque tradicional de presentar las alternancias puede también ser discutido desde el punto de vista de la verdadera sobreposición entre estas especies.

Análisis de la co-ocurrencia de la distribución de anchoveta y sardina

En este caso de estudio específico entre anchoveta y sardina, se observa que en la mayoría de las UBM cubiertas por los cruceros acústicos se tiene a una sola especie, es decir, con poca sobreposición; y en la base de datos global, sardina y anchoveta aparecen claramente excluyentes entre sí (Tabla 1, Fig. 2). La sobreposición entre las dos especies es más bien marginal y no supera el 5% en el período 1983-2003. En algunos años, sin embargo (particularmente en 1984-85) la sobreposición alcanzó 25%; de mediados de 1988 al verano de 2002 promedió 8%, y en todos los otros casos fue menos de 5%.

La figura 2 muestra algunos ejemplos de distribución espacial: (1) cuando la sobreposición es superior al 5% (1988 y 1989); (2) por debajo del 5% (1986, 1990 y 1994) y (3) durante el evento El Niño de 1997-1998 (<5%).

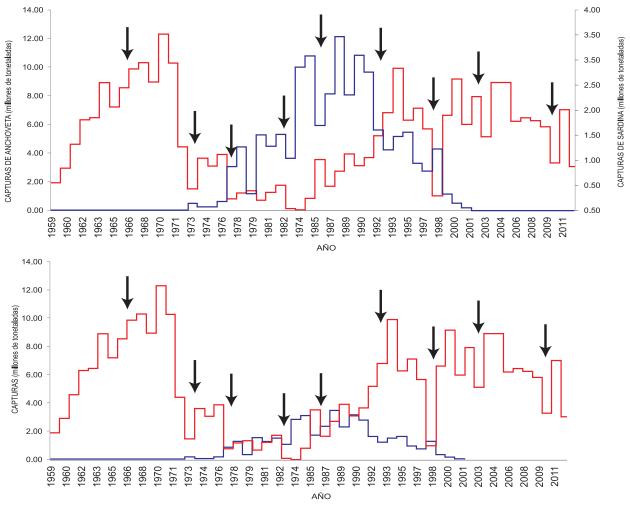


Figura 1.- Capturas comparadas de anchoveta y sardina en Perú, de 1959 a 2012. En el panel superior se presenta la figura "clásica" con las capturas de anchoveta y sardina en sus correspondientes ejes. En el panel inferior se presentan las capturas en un solo eje. Las flechas en color negro indican la ocurrencia de eventos El Niño

Tabla 1.- Porcentajes de sobreposición de Unidades Básicas de Muestreo de anchoveta y sardina según cruceros acústicos realizados entre 1983 y 2002. Los números entre paréntesis indican el número de crucero anual. Se aprecia que la sobreposición no alcanza a 5% en promedio

Crucero	1983	1984	1985	1986(1)	1986(2)	1987	1988	1989(1)	1989(2)
sobreposición	0,00	0,96	26,55	23,04	4,23	2,99	11,03	8,39	10,43
Crucero	1990 (1)	1991 (1)	1992(1)	1993(1)	1994(1)	1995(1)	1996(1)	1996(2)	1996(3)
% sobreposición	4,93	6,83	10,32	4,51	1,38	2,89	1,40	0,00	0,23
Crucero	1997(1)	1997(2)	1998(1)	1998(2)	1998(3)	1999(1)	1999(2)	1999(3)	2000(1)
% sobreposición	2,11	1,88	5,07	3,06	2,86	4,85	1,47	2,31	1,42
Crucero	2000(2)	2000(3)	2000(4)	2001(1)	2001(2)	2001(3)	2001(4)	2002(1)	2002(2)
% sobreposición	0,17	0,00	0,00	0,57	0,04	0,004	0,00	0,25	0,00

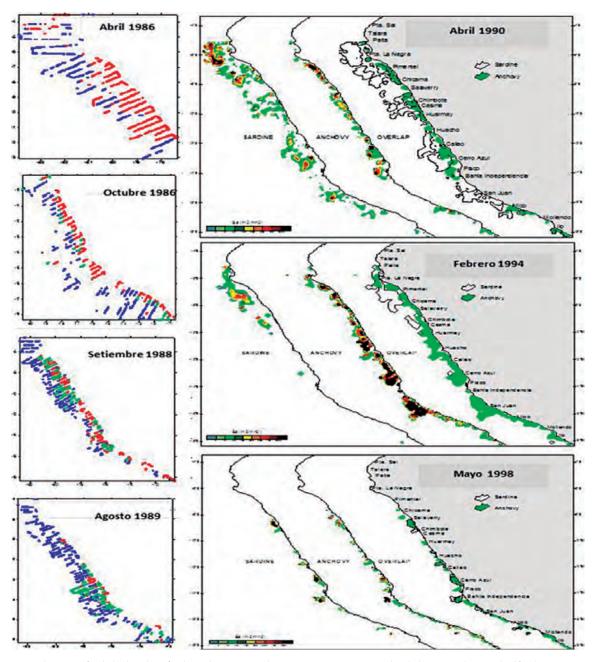


Figura 2.- Sobreposición de la distribución de anchoveta y sardina (1986 a 1998). Los paneles de la izquierda, para la década 1980, exponen en color rojo las unidades básicas de muestreo (UBM) acústico donde se observó presencia de anchoveta, y en color azul la sardina; en color verde se representa los UBM donde se detectó tanto anchoveta como sardina. Los paneles de la derecha muestran la distribución interpolada de valores NASC por UBM; en cada caso se tiene la distribución de sardina al lado izquierdo, al centro anchoveta y la sobreposición entre ambas a la derecha. En este último caso, la distribución de sardina corresponde a los polígonos delineados en color negro, y la distribución de anchoveta aparece en color verde. En general se observa: escasa sobreposición que solo es significativa en mayo de 1998 cuando la sardina se refugió en la zona costera durante el evento El Niño de ese año; y una distribución más oceánica de la sardina

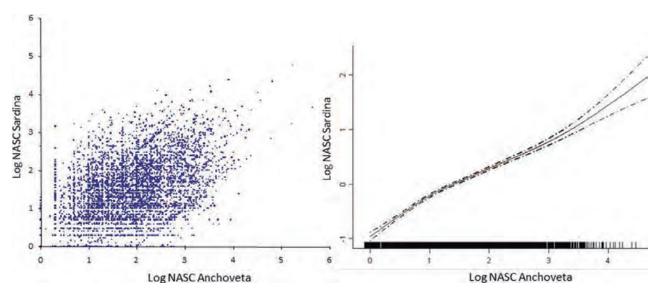


Figura 3.- Correlación entre ecointegración (NASC) de anchoveta y sardina únicamente en los UBM donde se observó presencia de ambas especies entre 1984 y 2000. Panel izquierdo muestra la correlación logarítmica (positiva), panel derecho el modelo GAM correspondiente. Esta evidencia indica que es alta la probabilidad de tener grandes proporciones de ambas especies en una zona compartida

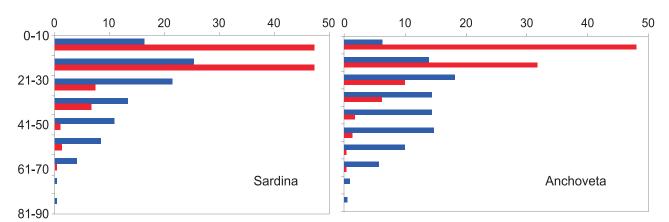


Figura 4.- Distribución vertical comparada de anchoveta (derecha) y sardina (izquierda); las profundidades están expresadas en rangos (m) en el eje de ordenadas, en tanto el eje X presenta los porcentajes. Las barras de color azul corresponden a las horas diurnas (6 am a 6 pm) y las barras rojas a las horas de la noche (6 pm a 6 am). Desde el punto de vista de la distribución vertical ambas especies tienen un alto grado de coincidencia

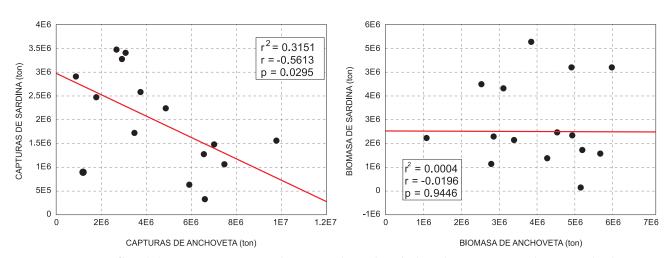


Figura 5.- Análisis de las interacciones entre anchoveta y sardina utilizando datos de captura (izquierda) y estimados de biomasa (derecha) entre 1985 y 2000. Mientras que para las capturas parece haber una correlación negativa, este efecto no existe en términos de biomasa. Esta relación puede en cambio estar explicada por la estructura de la flota, que al menos de 1985 a 1992 estuvo principalmente orientada a sardina en tanto la anchoveta se hallaba en fase de recuperación

Cuando se considera la sobreposición ocurrida en cada crucero, se observa positivamente correlacionada la ecointegración (NASC) para UBM donde se hallan presentes las dos especies (Fig. 3). Esto puede indicar un error sistemático en la metodología para asignar los valores NASC por especies.

También es importante probar si la ocupación del espacio horizontal se diferencia del vertical (Massé у Gerlotto 2003). Para ello se ha analizado la distribución vertical de anchoveta y sardina durante el período de estudio, pero no se encontraron diferencias significativas (Fig. 4). Esta limitada distribución vertical no es extraña, pues la RNSCH se caracteriza por tener una zona mínima de oxígeno (ZMO) muy superficial (entre 30 y 70 m sobre la plataforma continental (Ballon 2010, Bertrand et al. 2010). Los peces pelágicos no son capaces de desplazarse dentro o a través de la ZMO, por lo que en cierto modo están atrapados dentro de la capa superficial. En cualquier caso, ambas especies deben mantenerse por encima de la ZMO, donde están más vulnerables y accesibles para la pesca y para la depredación natural salvo la existencia de ondas internas que den refugio temporal (Bertrand et al. 2008). Entonces, teniendo en cuenta la similitud en la distribución vertical de anchoveta y sardina no se ha profundizado más en este aspecto.

Análisis de la abundancia de la comunidad pelágica

La comparación de datos de captura con las estimaciones de biomasa acústica demuestra que las fluctuaciones de la biomasa observadas con métodos acústicos no son consistentes con las variaciones en las capturas, particularmente desde 1994 hasta 1997 cuando la captura de sardina disminuyó continuamente a pesar de que la biomasa acústica aumentó. Según las estimaciones de biomasa, las variaciones de sardina y anchoveta no son asimétricas como muestran las capturas (Fig. 5) por ejemplo para el período 1993-1999. Cabe destacar que en 1998 la ocurrencia de una fuerte disminución de los desembarques de anchoveta, al tiempo en que se recuperó la captura de sardina, no fue un efecto ecológico, sino simplemente la veda temporal impuesta para la pesca de anchoveta, que obligó a la flota a buscar otras especies. Se presentan en la figura 5 las correlaciones entre las capturas de sardina y anchoveta durante el período 1985-2000, y las correlaciones entre la biomasa de sardina y anchoveta calculadas a partir de estudios acústicos durante el mismo período. Se aprecia una correlación negativa y significativa entre las capturas de las dos especies, mientras que no se encontró ninguna correlación significativa entre sus respectivas abundancias.

Otro punto a observar fue la presencia de otras especies pelágicas durante el mismo período (Fig. 6).

A la escala estacional usual de la ejecución de los cruceros acústicos se aprecia que algunas especies presentan una correlación positiva de su abundancia con sardina, otras con anchoveta (Gutiérrez 2014). La abundancia de sardina y caballa es la que está más correlacionada entre sí, mientras que la de anchoveta está mejor relacionada con la múnida y pota. Otras especies como el bagre, samasa y camotillo están constantemente presentes, y relacionadas también con anchoveta. Un último punto interesante es la biomasa total medida por métodos acústicos (Fig. 6): se aprecia que independientemente de la proporción entre especies, la abundancia total no es menor a 10 t, excepto durante El Niño 1997-98 cuando hubo una dramática reducción de todas las especies pelágicas ligadas a la zona costera. A partir de 1999, la abundancia de "otras especies" (exceptuando anchoveta) presenta el mismo orden de magnitud que la biomasa de sardina durante la década de 1980, teniendo a múnida como el principal componente.

4. DISCUSIÓN

Un primer punto a considerar es sobre el tipo de análisis que se puede realizar con datos de captura y biomasa. Una captura de peces es una producción, es decir, es una captura obtenida gracias a una cantidad determinada de esfuerzo durante un periodo definido. Generalmente, las capturas se dan sobre una base anual, como las analizadas en este trabajo. De otro lado podemos describir la biomasa de peces como el peso total de organismos vivos en un momento dado. Ambos valores (captura y biomasa) se dan en unidades de masa, por ejemplo toneladas. El vínculo entre estas dos cantidades es la productividad de una población o stock, es decir que un stock de biomasa relativamente reducida, pero con alta productividad, puede sostener una captura anual (o producción) que puede exceder la biomasa medida en un momento dado. De hecho, en una edición de la revista Pesca de 1986 se criticó erróneamente al IMARPE por haber permitido capturas que, acumuladas a lo largo del año, eran mayores que la biomasa observada al inicio de ese mismo año. Este hecho grafica el bajo nivel de comprensión de estos conceptos.

De otro lado, un stock de biomasa importante, pero con baja productividad, no autorizaría una captura alta (o producción). La productividad del stock depende de los rasgos de la historia de la vida de la especie. La captura entonces depende tanto de la biomasa como de su capturabilidad. Desde los inicios de la investigación pesquera, la mayoría de los análisis genéricos sobre pesquerías mundiales se han basado en las capturas (producción) o en CPUE (captura por unidad de esfuerzo) (BEVERTON y HOLT 1957).

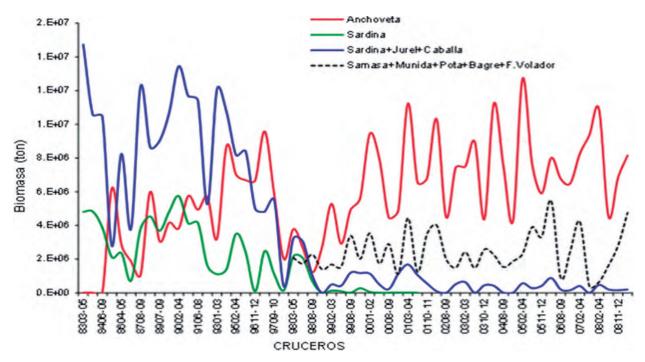


Figura 6.- Cambios en la biomasa de especies pelágicas entre 1983 y 2008. El aumento y reducción de la biomasa de sardina es sincrónico con el de jurel y caballa. Luego de El Niño 1997-98 la abundancia de anchoveta, múnida, pota y otros se incrementó en tanto se redujo la de sardina, jurel y caballa

Asimismo, las estimaciones de biomasa tampoco están libres de sesgos y yerros metodológicos, y los de tipo acústico han sido descritos y analizados en la literatura (como por ejemplo en Simmonds y MacLennan 2005, Fréon y Misund 1999).

Los resultados obtenidos (biomasa acústica versus capturas) muestran una discrepancia entre los diagnósticos que pueden establecerse a partir de solo utilizar datos de captura, o de biomasa. En particular: (1) los datos de captura solo parecieran mostrar una correlación negativa entre la anchoveta y la sardina, mientras que las estimaciones de biomasa no muestran ninguna correlación (p <0,05), y (2) las biomasas de anchoveta y sardina, en las UBM en que se detectó a las dos especies, están positivamente correlacionados. Una explicación es que la pesquería pelágica puede cambiar de objetivo, es decir, de anchoveta a sardina, pero este cambio requiere utilizar otra red de pesca y una autorización legal para hacerlo. Como consecuencia, las tendencias de la población de anchoveta y sardina utilizando datos de captura, fueron artificialmente exageradas.

Otra observación resaltante que puede hacerse es la importancia de las especies sin explotar en un ecosistema pelágico. Algunas conclusiones se presentan en la literatura en base a datos de captura, asumiendo que las especies explotadas representan la biomasa total. En la RNSCH, esto dista mucho de

la verdad, ya que las especies sin explotar pueden representar una abundancia tan alta como la de la anchoveta misma.

Otro punto de discusión, en el caso de la supuesta alternancia en el dominio ecosistémico entre especies de pequeños pelágicos, consiste en la posible existencia de cardúmenes multi-específicos, es decir, compuestos por 2 o más especies. Está clase de agregaciones tienen una existencia funcional (por ejemplo, siempre que se pesca jurel, también se captura caballa). Puede citarse a Fréon et al. (2005) quienes consideran esta cuestión: "la ventaja evolutiva de estos ensambles de peces aún es motivo de debate entre la comunidad científica. (...) y la primera explicación para que sea posible la existencia de cardúmenes mixtos es que los individuos se unen para poder acceder a los beneficios de estar en un grupo más grande".

Algunos autores han enumerado las posibles razones para explicar la existencia de cardúmenes mixtos, a saber: (1) la "hipótesis de punto de encuentro" que establece que una especie menos abundante usa los cardúmenes de una especie más abundante para refugiarse (Freón y Dagorn 2000) y (2) la "hipótesis de la trampa del cardumen", en la cual "una especie conduce al cardumen y subordina a la otra según sus necesidades específicas y preferencias a la "voluntad corporativa" de la agregación (Bakun y Cury 1999). Esta hipótesis puede conducir a la teoría adaptativa

de que los cambios en la dinámica poblacional ocurren mucho más rápidamente que aquellos relacionados con los procesos evolutivos genéticos (BAKUN 1998, 2001, 2006).

De los resultados obtenidos, y de la literatura consultada, podemos observar que se han hecho muy pocas observaciones in situ sobre "cardúmenes mixtos", y generalmente se trata de agregaciones asociadas temporalmente, no de una sola formación. Asumir capturas mixtas como cardúmenes mixtos es posiblemente erróneo. En cualquier caso, la posible aparición conjunta de varias especies en una sola agregación, no significa que la mezcla es biológicamente significativa. Además, aunque en una pesquería la mayoría de las capturas son multiespecíficas, no se puede extraer ninguna conclusión a partir del análisis de esas capturas, pues no considera las verdaderas interacciones. En todo caso, es altamente probable que se observen cardúmenes mixtos (Fig. 7), pero no parecen ser viables cuando los peces están bajo depredación (Massé y Gerlotto 2003).

De hecho, la agregación de individuos en cardúmenes es asumido por muchos autores (Magurran 1986, Magurran et al. 1993, Pitcher y Parrish 1993) como una respuesta de las especies frente a la depredación, porque permite reacciones defensivas síncronas. Esto no puede ser cierto en un cardumen multiespecífico. Gerlotto et al. (2006) mostraron dinamismo en un cardumen de anchoveta cuando era atacado por lobos marinos, mostrando un comportamiento que denota una comunicación interna y movimientos sincrónicos permanentes y complejos. Esto requiere que todos los peces estén comportándose exactamente igual, lo cual es poco probable en un cardumen mixto.

Se ha visto que los cardúmenes de engráulidos (como la anchoveta) y clupéidos (como la sardina) tienen una velocidad de natación y evitamiento muy diferente (Gerlotto et al. 2006). Con tales diferentes velocidades, la natación de un cardumen mixto de sardina y anchoveta no parece viable, que es una de las razones que se esgrimieron en 1997 y 1998 para explicar las altas capturas de sardina juvenil agregada hipotéticamente a cardúmenes de anchovetas grandes. En efecto, en esos años la sardina, usualmente más oceánica que anchoveta, se distribuyó sobre las zonas de anchoveta, poniéndose al alcance de la flota, pero no como producto de cardúmenes mixtos. Asimismo, la depredación es permanente y fuerte sobre estas especies, Cury et al. (2000) escribieron que "en los cuatro principales ecosistemas marinos de borde oriental (Canarias, Benguela, California y Humboldt) la mortalidad natural de pequeños peces pelágicos (1,1 a 2,1 por año) es mucho mayor que la mortalidad por pesca

(0,1 a 1 por año)". Así, las estructuras mixtas, con peces mostrando tan marcadas diferencias en las reacciones a los depredadores, sencillamente no son viables. Sin embargo, en el caso de la sardina, la mortalidad por pesca evidentemente fue bastante más alta que lo usual.

Resulta indudable que los cardúmenes de especies diferentes interactúan cuando comparten la misma ubicación, pero esta interacción debe limitarse a la atracción mutua y eventualmente a compartir una zona de alimentación (Figs. 2 y 7), y podríamos considerar esta atracción entre el efecto de un comportamiento de "punto de encuentro" (DAGORN y FREÓN 1999) más que una conexión funcional duradera. En estas condiciones, la "trampa de cardumen" probablemente no es una hipótesis consistente. En cualquier caso, no se le puede estudiar a partir de datos de captura.

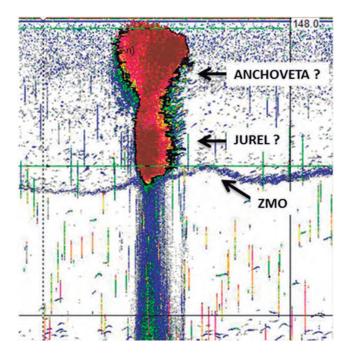


Figura 7.- Un cardumen aparentemente compuesto por dos especies diferentes ('estructura mixta'), entre anchoveta (posiblemente la porción superior del cardumen) y jurel (posiblemente la parte baja del mismo). Fue registrado por un barco de pesca en la posición 13°53'S, 77°15'W en Perú, durante el mes de mayo 2011. Este barco encerró este cardumen con un arte de cerco y capturó 110 toneladas de anchoveta y jurel (95% y 5% respectivamente). En este caso, las tallas fueron completamente diferentes (11a 14 cm para anchoveta, y 29 a 33 cm para jurel). Jurel tiene la reputación de predar de modo oportunista sobre las mismas presas que la anchoveta (eufáusidos, por ejemplo) y también sobre la anchoveta misma; también tiene la reputación de evitar los barcos de pesca y de desplazarse a una velocidad relativamente alta. Es interesante notar que visualmente las dos especies parecen tener la misma abundancia, pero la captura mostró una fuerte diferencia. En este caso, si se van a obtener conclusiones a partir de la data de captura tendríamos que la biomasa de jurel en este caso es pequeña, lo cual obviamente es errado. Si no se capturó jurel en la misma proporción que la anchoveta es porque el jurel pudo escapar del cerco gracias a la mayor velocidad de sus desplazamientos. Fuente: Sociedad Nacional de Pesquería

La ocupación del espacio por parte de sardina y anchoveta es diferente y depende de las características del ambiente y si en algunos casos se produce cierto grado de mezcla, no hay cautividad de una especie sobre la otra como lo demuestran los siguientes aspectos: (1) tan pronto como la condición ambiental lo permite las dos especies se separan; (2) otras especies (jurel, caballa) se comportan de un modo similar a la sardina y casi no tienen contacto con la anchoveta; (3) en la mayoría de los casos, en las zonas donde ambas especies han coincidido, no existe una evidente correlación negativa entre anchoveta y sardina, lo que demuestra que cuando comparten las mismas áreas lo hacen por razones específicas (por ejemplo, debido a una mayor disponibilidad de alimento), aunque ambas correlacionarán con algunas características del medio ambiente, pero no entre ellas; (4) el comportamiento específico, y particularmente las reacciones frente a los depredadores son demasiado diferentes como para que existan cardúmenes mixtos. La mayor captura de sardina durante El Niño en 1997 y 1998 se debió a que aquella estuvo forzada a compartir las áreas de anchoveta, no a que formara cardúmenes comunes con la anchoveta.

¿Existe una interacción directa entre anchoveta y sardina?

De acuerdo con los resultados obtenidos, la sardina y la anchoveta no comparten las mismas áreas de modo permanente, en general ha habido una baja sobreposición en el período analizado. La sardina se distribuye más hacia el océano y anchoveta más hacia la costa. La hipótesis de que este comportamiento espacial es el efecto de la competencia por el espacio (sardina queda "excluida" de la costa debido a la anchoveta) no puede ser descartada, pero parece poco probable, porque las dos especies no comparten exactamente la misma dieta: anchoveta se alimenta de partículas más grandes, sardina es un mejor filtrador del fitoplancton, pero ambas tienen una dieta principalmente compuesta de zooplancton (van der Lingen 1994, Espinoza y Bertrand 2008, 2014). Esto es consistente con la observación de que las dos especies están vinculadas a diferentes hábitats, en uno domina el zooplancton grande (EPA) y en el otro el pequeño (EOS). Bertrand et al. (2010) proponen 5 parámetros para describir porqué estas especies habitan en vecindad, pero no en el mismo nicho ecológico:

- La zona mínima de oxígeno (ZMO), que es un factor limitante para la sardina
- El afloramiento costero, que es una condición de supervivencia para la anchoveta
- Que exista una cantidad significativa de zooplancton pequeño sobre el borde de la plataforma

- continental, que es una condición de supervivencia para la sardina
- Que existan aguas costeras frías (ACF), una condición esencial para la anchoveta
- Que existan aguas de mezcla entre costeras (ACF) y subtropicales (ASS), es una condición esencial para la sardina

La sardina y anchoveta se mezclan con un promedio de 5% en el área total. Al considerar las características de las zonas donde ambas especies han coincidido tenemos que:

- El área de superposición no presenta ningún patrón notable (Bertrand et al. 2004, Gutiérrez et al. 2007),
- Cuando sardina y anchoveta comparten una UBM, su abundancia está correlacionada positivamente: no hay ningún efecto negativo de una especie sobre la otra en pequeña escala.
- La correlación negativa entre las capturas se ve agravada por la alternancia en los marcos regulatorios y estructura de la industria pesquera; de hecho la flota fue cambiando objetivos, de sardina a anchoveta a inicios de la década de 1990, así como cambió de anchoveta a sardina a mediados de la década de 1970. Esto implicó también un cambio de los tamaños de malla utilizados en las redes, que es un aspecto que fue normado recién en 2001 (obs. pers.). El 2001 se prohibió acertadamente el uso de sardina, jurel y caballa en la producción de harina para favorecer la industria de conservas, pero para entonces ya prácticamente el 100% de la flota estaba orientada a anchoveta) (obs. pers.).
- La alternancia observada entre anchoveta y sardina se ha debido, probablemente, a las características del medio ambiente, y no a las interacciones interespecíficas en pequeña escala. Estudios recientes de paleoclima (Salvatecci et al. 2013) muestran que la alternancia no es un proceso regular, es más el resultado de un oportunismo, ya que en otras ocasiones esta "alternancia" se ha dado entre otras especies (jurel con caballa, jurel con merluza, etc.).
- Los resultados obtenidos respaldan la expresión "anchoveta y sardina: vecinos ecológicos pero no ecológicamente análogos" (Bertrand et al. 2004, Gutiérrez et al. 2007, 2012).
- Las débiles interacciones locales que se han observado entre sardina y anchoveta no pueden explicar los cambios ocurridos al nivel de la población, pues los patrones de conducta en pequeña escala, como en el caso presente, no

pueden tener ningún papel en la alternancia de las especies.

- Las interacciones a nivel individual requieren reacciones coherentes, instantáneas, precisas; es poco probable que la sardina pueda mantener el ritmo de anchoveta y viceversa.
- La alternancia en la abundancia puede deberse, en la mayoría de los casos (aunque no exclusivamente), a las adaptaciones de la población frente a los cambios ambientales. La o las especies que mejor aprovechen las condiciones, prevalecerán hasta que un nuevo cambio modifique el balance en la abundancia entre grupos de especies.

Además, anchoveta y sardina generalmente no han estado solas en un área, otras especies pueden desempeñar un papel importante también, como la pota después de El Niño 1997-98, que ha aumentado su biomasa en tanto sardina colapsó. Es entonces probable que existan muchas interacciones en un ecosistema pelágico que pudieran tener algún nivel de impacto sobre la dinámica respectiva de cada especie. Se requiere mucha investigación por desarrollar en este campo, pero este esfuerzo no puede hacerse de otro modo que bajo un enfoque multidisciplinario, incluyendo observaciones directas y experimentos de campo como los que se realizan con acústica. Esto no puede hacerse a partir de datos de captura, que es lo que se demuestra con este estudio.

Los resultados obtenidos son consistentes con las conclusiones presentadas por Bertrand et al. (2008, 2011), Espinoza y Bertrand (2008), Gutiérrez et al. (2007, 2008, 2012), Swartzman et al. (2008) y en especial Bertrand et al. 2004, y se sintetizan en la siguiente frase: "anchoveta y sardina no son competidores directos realmente, no comparten el mismo nicho ecológico en cuanto a masas de agua, tolerancia a factores abióticos y capacidades de alimentación".

5. CONCLUSIONES

- La presencia de sardina en la misma zona que anchoveta no tiene ningún efecto real sobre su dinámica y la aparente alternancia observada entre ambas especies, en base a información de captura, no muestra la verdadera diferencia entre sus biomasas.
- Los mejores indicadores de las tendencias en la abundancia de sardina y anchoveta son las observaciones directas realizadas mediante métodos acústicos que proporcionan además una imagen más real de la organización espacial.
- Las observaciones directas indican que las estrategias espaciales de sardina y anchoveta

- son totalmente diferentes, y de acuerdo a las características ambientales la ocupación del espacio por una especie no coincide con la otra especie. Si eventualmente se produce algún grado de mezcla no hay "cautividad" de una especie sobre la otra.
- La variabilidad de sardina y anchoveta en la RNSCH se debe a las condiciones ambientales, no a una interacción o dominio basado en la biología específica o comportamiento de una u otra especie, ya que si este efecto existe, sin duda es marginal.
- Anchoveta y sardina son vecinos ecológicos, pero no competidores y por tanto una de las especies no puede ejercer dominio sobre la otra.

6. RECOMENDACIÓN

Para mejorar nuestro conocimiento sobre especies como anchoveta y sardina, que son de gran interés, es importante hacer un seguimiento permanente de las capturas, pero esto no será útil si no se complementa con observaciones directas en toda el área de distribución. Herramientas tales como la acústica proporciona un mejor enfoque de la abundancia relativa y ofrece una mejor comprensión del comportamiento y de la co-ocurrencia entre grupos de especies. Asimismo, la actual disponibilidad de barcos de pesca equipados con instrumentos acústicos digitales, más la información de los sistemas de monitoreo satelital abre la posibilidad de análisis en escalas de tiempo y espacio que no son posibles con los métodos tradicionales de prospección científica (ICES 2007, Honkalehto et al. 2011, Melvin et al. 2002, Gerlotto et al. 2011).

7. AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento a las autoridades del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) por haber facilitado el acceso a la información acústica y de capturas para la realización de esta publicación. También agradecemos cordialmente al Dr. Arnaud Bertrand y Dra. Sophie Bertrand por sus útiles comentarios y aportes.

8. REFERENCIAS

Bakun A. 1998. Ocean triads and radical interdecadal stock variability: bane and boon for fishery management science. In Reinventing Fisheries Management, pp. 331–358. Ed. By T. J. Pitcher, P. J. B. Hart, and D. Pauly. Chapman and Hall, London.

Bakun A, Cury P. 1999. The "school trap": a mechanism promoting large-amplitude out-of-phase population oscillations of small pelagic fish species. Ecology Letters, 2(6), 349-351.

- BAKUN A. 2001. 'School-mix feedback': a different way to think about low frequency variability in large mobile fish populations. Progress in Oceanography, 49(1-4): 485-511.
- Bakun A. 2006. Wasp-waist populations and marine ecosystem dynamics: navigating the "predator pit" topographies. Progress in Oceanography 68: 271-288.
- Ballon M. 2010. Acoustic study of macrozooplancton off Peru: biomass estimation, spatial patterns, impact of physical forcing and effect on forage fish distribution. Thèse de Doctorat de l'Université de Montpellier 2, 11 Mai 2010, 193 pp.
- Bertrand A, Segura M, Gutiérrez M, Vásquez L. 2004. From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. Fish and Fisheries, 5, 296-316.
- Bertrand A, Guttérrez M. 2006. ¿Cómo explicar la rápida recuperación de la anchoveta luego de El Niño 1997-98? En: Centenario de Chimbote. Editorial El Comercio: pp 361-378.
- Bertrand A, Barbieri M-A, Gerlotto F, Leiva F, Córdova J. 2006. Determinism and plasticity of fish schooling behavior as exemplified by the South Pacific jack mackerel *Trachurus murphyi*. Marine Ecology Progress Series, 311, 145-156.
- Bertrand A, Gerlotto F, Bertrand S, Gutiérrez M, Alza L, Chipollini A, Díaz E, Espinoza P, Ledesma J, Quesquén R, Peraltilla S, Chavez F. 2008. Schooling behaviour and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales. Progress in Oceanography, 79, 264-277.
- Bertrand A, Ballon M, Chaigneau A. 2010. Acoustic observation of living organisms reveals the upper limit of the Oxygen Minimum Zone. PLoS One, April 2010, 5(4), 9 pages.
- Beverton R J H, Holt S J. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Fishery Investigations Series II Volume XIX, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, UK.
- Chavez F P, Ryan J, Lluch-Cota S E, Niquen M. 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal changes in the Pacific Ocean. Science, 299, 217-221.
- Cullis-Suzuki S, Pauly D. 2010. Failing the high seas: a global evaluation of regional fisheries management organizations. Marine Policy doi: 101016/j.marpol
- Cury P, Bakun A, Crawford R J M, Jarre A, Quiñones R A, Shannon L J, Verheye H M. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. ICES Journal of Marine Science, 57, 603-618.
- DAGORN L, FRÉON P. 1999. Tropical tuna associated with floating objects: a simulation study of the meeting point hypothesis. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 56(6), 984-993.
- Espinoza P, Bertrand A. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. Progress in Oceanography 79 (2008) 215–227.
- ESPINOZA P, BERTRAND A. 2014. Ontogenetic and spatiotemporal variability in anchoveta *Engraulis ringens* diet off Peru Journal of Fish Biology (2014) 84, 422–435.

- Fréon P, Misund O A. 1999. Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour Effects on fisheries and stock assessment. Oxford UK Blackwell Science 352.
- Fréon P, Dagorn L. 2000. Review of fish associative behaviour: toward a generalization of the meeting point hypothesis. Rev. Fish Biol. Fish. 10 (2), 183-207.
- Fréon P, Cury P, Shannon L, Roy C. 2005. Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: a review. Bulletin of Marine Science, 76(2): 385-462.
- Gerlotto F, Bertrand S, Bez N, Gutiérrez M. 2006. Waves of agitation inside anchovy schools observed with multibeam sonar: a way to transmit information in response to predation. ICES Journal of Marine Science, 63, 1405-1417
- Gerlotto F, Gutiérrez M, Josse E, Aliaga A. 2011. Acoustic data from fishing vessels: what can be obtained that research vessels cannot offer? Comm. 10th Scientific workshop SPRFMO, Port Vila, Vanuatu, 19-23 September 2011.
- Gutiérrez M, Swartzman G, Bertrand A, Bertrand S. 2007. Anchovy and sardine spatial dynamics and aggregation patterns in the Humboldt Current ecosystem, Peru, from 1983 to 2003. Fisheries Oceanography, 16, 155-168.
- GUTIÉRREZ D, SIFEDDINE A, FIELD D, ORTLIE L, VARGAS G, CHAVEZ F, VELAZCO F, FERREIRA V, TAPIA P, SALVATTECI R, BOUCHER H, MORALES M C, VALDÉZ J, REYSS J, CAMPUSANO A, BOUSSAFIE M, MANDENG M, GARCÍA M, BAUMGARTNER T. 2009. Rapid reorganization in ocean biogeochemistry off Peru towards the end of the Little Ice Age. Biogeosciences, 6, 835–848
- Gutiérrez M, Castillo R, Segura M, Peraltilla S, Flores M. 2012. Trends in spatio-temporal distribution of Peruvian anchovy and other small pelagic fish biomass from 1966-2009. Lat Am J Aquat Res. 2012; 40: 633-48.
- Gutiérrez M. 2014. Dinámicas e interacciones entre las principales especies pelágicas costeras y oceánicas de la Región norte del sistema de la Corriente de Humboldt. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Federico Villarreal, Lima, 306 pp.
- Honkalehto T, Ressier P, Towler R H, Wilson C D. 2011. Using acoustic data from fishing vessels to estimate walleye Pollock (*Theragrama chalcogramma*) abundance in the eastern Bering Sea. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science, 68:1231-1242.
- ICES. 2007. Collection of acoustic data from fishing vessels. ICES Cooperative Research Reports, (Ed. by W. A. Karp Ed). 287 pp.
- Larkin P A. 1977. An epitaph for the concept of Maximum Sustainable Yield. Transactions of the American Fisheries Society, Vol 106 N°1.
- Magurran A E. 1986. The development of shoaling behaviour in the European minnow, *Phoxinus phoxinus*. Journal of Fish Biology, 29A: 159e170.
- Magurran A E, Seghers B H, Carvalho G R, Shaw P W. 1993. Evolution of adaptive variation in antipredator behaviour. In Behavioral Ecology of Fishes, Ed. by F. A. Huntingford, and P. Torricelli. Ettore Majorana International Life Science Series, vol. 11, Harwood Academic Publishers. pp. 29-44.
- MASSÉ J, GERLOTTO F. 2003. Introducing nature in fisheries research: the use of underwater acoustics for an ecosystem approach of fish population. Aquatic living Resources, 16, 107-112.

- MELVIN G D, LI Y, MAYER L, CLAY A. 2002. Commercial fishing vessels, automatic acoustic logging systems and D data visualization. ICES Journal of Marine Science, 59, 179-189.
- PITCHER T J, PARRISH J K. 1993. Functions of shoaling behaviour. In Behaviour of Teleost Fishes, 2nd edn, Ed. by T. J. Pitcher. Chapman and Hall, London. pp. 363E439.
- SALVATECCI R. 2013. Variabilité multi-décennale et millénaire de l'intensité de la Zone de Minimum d'Oxygène, de la production exportée et des populations de poissons pélagiques à partir de sédiments marins laminés à Pisco, Pérou, au cours des derniers 25 000 ans. Thèse de doctorat de L'Université Pierre et Marie Curie. Paris, 277 pp.
- SIFFEDDINE A, GUTIERREZ D, ORTLIEB L, BOUCHER H, VELAZCO F, FIELD D. et al. 2008. Laminated sediments from the

- central Peruvian continental slope: A 500 year record of upwelling system productivity, terrestrial runoff and redox conditions. Progress in Oceanography. 79:190-7.
- Simmonds E J, MacLeannan D N. 2005. Fisheries Acoustics: Theory and Practice, 2nd ed. London: Blackwell Science. 437 p.
- SWARTZMAN G, BERTRAND A, GUTIÉRREZ M, BERTRAND S, VASQUEZ L. 2008. The relationship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983–2005. Progress in Oceanography, 79, 228-237.
- Van der Lingen C D. 1994. Effect of particle size and concentration on the feeding behaviour of adult pilchard *Sardinops sagax*. Marine Ecology Progress Series, 109, 1-13.