

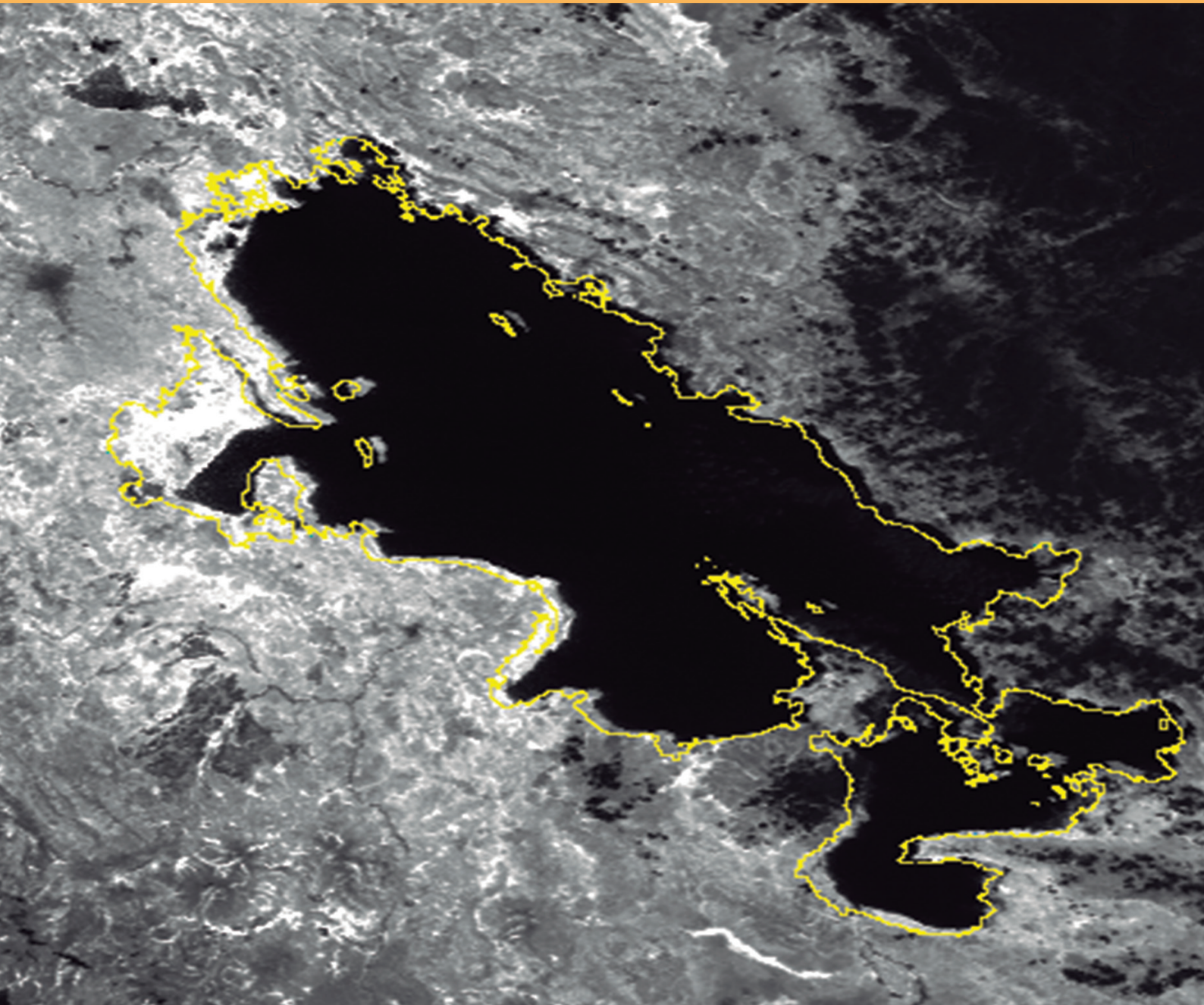


INSTITUTO DEL MAR DEL PERÚ

INFORME

ISSN 0378-7702

Volumen 43, Número 3



Julio - Setiembre 2016
Callao, Perú

DINÁMICA DE LA INTERACCIÓN ESPACIAL ENTRE AGREGACIONES DE ANCHOVETA (*Engraulis ringens*) Y LA PEQUEÑA LANGOSTA MÚNIDA (*Pleuroncodes monodon*) EN EL CURSO DE UN CICLO NICTEMERAL

SPATIAL DYNAMICS OF INTERACTION BETWEEN AGGREGATIONS OF ANCHOVY (*Engraulis ringens*) AND SMALL LOBSTER MUNIDA (*Pleuroncodes monodon*) DURING A DIEL CYCLE

Mariano Gutiérrez¹

Francois Gerlotto²

RESUMEN

GUTIÉRREZ M, GERLOTTO F. 2016. *Dinámica de la interacción espacial entre agregaciones de anchoveta (*Engraulis ringens*) y la pequeña langosta múnida (*Pleuroncodes monodon*) en el curso de un ciclo nictemeral.* Inf Inst Mar Perú. 43(3): 264-274.- El desarrollo de la investigación pesquera dentro de un enfoque de Manejo Precautorio Adaptativo requiere nuevas clases de conocimiento sobre las poblaciones explotadas, y en especial sobre las interacciones entre especies. Con el propósito de explorar dicho aspecto hemos realizado un análisis sobre las interacciones entre dos componentes mayores del ecosistema pelágico de la Región Norte del Sistema de la Corriente de Humboldt (RNSCH). A lo largo de la costa peruana, la anchoveta (*Engraulis ringens*) es la especie más abundante entre los peces pelágicos. Su patrón general de distribución es conocido y sin embargo no se conocen detalles de su comportamiento agregativo. Una de las especies más abundantes del micronecton en la RNSCH es la pequeña langosta 'múnida' (*Pleuroncodes monodon*). Su distribución se sobrepone con la de anchoveta, existiendo abundante información anecdótica sobre captura y descarte de ambas especies en la zona común de distribución. En este estudio se hipotetiza que la presencia de múnida inhibe o modifica el comportamiento agregativo de anchoveta, posiblemente a través de la competencia por espacio y/o alimento. Para examinar esta hipótesis se llevó a cabo una prospección científica específica sobre la plataforma continental peruana durante noviembre de 2004 y en dos áreas cuyas condiciones ambientales fueron básicamente similares: la primera (Pucusana) estuvo caracterizada por presencia de anchoveta y múnida; y en la segunda (Paracas) predominó anchoveta con presencia muy escasa de múnida. En ambas zonas se rastreó acústicamente 28 horas consecutivas los bordes de un cuadrado de 0,5 mn de lado con la finalidad de evaluar la dinámica y patrones de agregación nictemeral de anchoveta y múnida. La observación continua de un arreglo 3D del ecograma obtenido, y la medición de analogías y diferencias en la forma y en la dinámica de los ecotrazos, permitió el desarrollo de un análisis comparativo entre las dos zonas. Los resultados obtenidos, en términos de la migración vertical nictemeral y del comportamiento agregativo, mostró que la formación de cardúmenes de anchoveta al amanecer fue más rápida en áreas donde la múnida era escasa o estaba ausente. Se concluye en la necesidad de generar una política que limite la pesquería de anchoveta en áreas de alta sobreposición entre ambas especies.

PALABRAS CLAVE: Anchoveta, múnida, ciclo nictemeral, sobreposición, inhibición, competición

ABSTRACT

GUTIÉRREZ M, GERLOTTO F. 2016. *Spatial dynamics of interaction between aggregations of anchovy (*Engraulis ringens*) and small lobster munida (*Pleuroncodes monodon*) during a diel cycle.* Inf Inst Mar Perú. 43(3): 264-274.- Fisheries research developed inside the Adaptive Precautionary Management approach requires new kinds of knowledge on the exploited populations, and especially information on the interactions between species. In order to explore this domain, an analysis of the interactions between two major components of the pelagic ecosystem in the Northern Humboldt Current System (NHCS) was conducted. Along the Peruvian coast, anchovy (*Engraulis ringens*) is by far the most abundant fish species. The overall pattern of its spatial distribution is well known. However, details on its aggregative behavior have been rarely described. One of the major micronekton species in the HCS is the crustacean squat lobster 'munida' (*Pleuroncodes monodon*). Its distribution widely overlaps the one of anchovy, abundant anecdotic evidence exist on the by catch and discards of both species in the common area of distribution. Interactions between species are likely to be an essential part of the mechanisms leading to an ecosystem organization. For studying them a first step is to have correct descriptions of the main rhythms of the different species. The paper presents the results of the daily migrations and aggregation-dispersion patterns for anchovy and munida that occupy together the sea layer above the Oxygen Minimum Zone (OMZ). A specific scientific survey was performed on the Peruvian continental shelf in November 2004 over two different areas characterized by rather similar environmental features but distinct species arrangements: one area (Pucusana) gathered both anchovy and munida while in the other area (Paracas) munida was scarce. In both areas, 28 hours long, square shaped acoustic surveys were performed to assess the diel patterns of aggregation of anchovy and munida. The observation of the 3D displays of the acoustic echograms and the measurement of analogies and differences in shapes and dynamics of the echo-traces allowed a comparative analysis between the zones. The results we obtained in terms of diel vertical migration and schooling behavior showed that the formation of anchovy schools at dawn was faster in areas where munida was scarce or absent. We concluded on the need of generating a public policy that limit the anchovy fishery in areas of high overlap between the two species.

KEYWORDS: anchovy, munida, diel cycle, overlapping, inhibition, competition

1 Universidad Nacional Federico Villarreal, Calle Francia 720, Miraflores

2 Instituto de los Recursos Acuáticos

1. INTRODUCCIÓN

El objetivo de alcanzar un Manejo con Enfoque Ecosistémico (MEE) implica el desarrollo de fases operacionales para el MEE tales como el Manejo Precautorio Adaptativo (MPA) que se aplica en Perú para la gestión de la pesquería de anchoveta. Sin embargo, el desarrollo del MPA reposa en la necesidad de incorporar más especies a la gestión pesquera y por lo tanto en mayor comprensión de las interacciones entre especies y de las implicancias que aquellas pudieran tener sobre las dinámicas de las poblaciones. Hoy en día están disponibles largas series de tiempo de datos de captura y de prospecciones científicas que documentan las alternancias entre grupos de especies (CHAVEZ et al. 2003, FRÉON 2003, BARANGE et al. 2009, GUTIÉRREZ et al. 2012) y las relaciones tróficas entre ellos (ESPINOZA y BERTRAND 2008, ALEGRE et al. 2014). Las causas ambientales que conducen a cambios en la abundancia y distribución de especies pelágicas han sido documentadas en la literatura (ARNTZ y FAHRBACH 1996, CHAVEZ et al. 2003). Sin embargo, los mecanismos de comportamiento que determinan la manera en que una población ocupa y compite por espacios con otras especies están aun pobremente documentados para los ambientes pelágicos. Aunque se presume que los mecanismos agregativos constituyen los aspectos clave para entender las fluctuaciones en la abundancia, pocas hipótesis existen para examinar el

problema (BAKUN y BROAD 2001, BAKUN y CURY 1999, MASSÉ y GERLOTTO 2003). En ese contexto, el ensamble de especies como anchoveta (*Engraulis ringens*) y la pequeña langosta decápoda ‘múnida’ (*Pleuroncodes monodon*) en aguas de la Región Norte del Sistema de la Corriente de Humboldt (RNSCH) ofrece una gran oportunidad para profundizar en esta temática. De hecho, durante las prospecciones científicas de rutina para la evaluación y monitoreo de la condición biológica de anchoveta, el Instituto del Mar del Perú (IMARPE) también ha descrito los patrones de distribución de otras especies, incluyendo múnida y su grado de sobreposición espacial con anchoveta (GUTIÉRREZ et al. 2008, CHAVEZ et al. 2008). Un ejemplo de tales resultados se aprecia en la figura 1.

De otro lado, la pesquería de la anchoveta peruana es la pesquería mono específica de mayor volumen en el mundo (BAKUN y WEEKS 2008). Los estudios sobre su relación con otras especies se han centrado principalmente en la presunta alternancia con sardina (*Sardinops sagax*), y poca atención se ha dado, hasta ahora, a las interacciones con otras especies que comparten el mismo ecosistema. Este es el caso de la pequeña langosta “múnida”, que ha incrementado su abundancia a lo largo de la costa peruana desde mediados de la década de 1990 (GUTIÉRREZ et al 2008). Múnida es ahora una importante presa de aves marinas, mamíferos y peces depredadores costeros (ELLIOTT y PAREDES 1996).

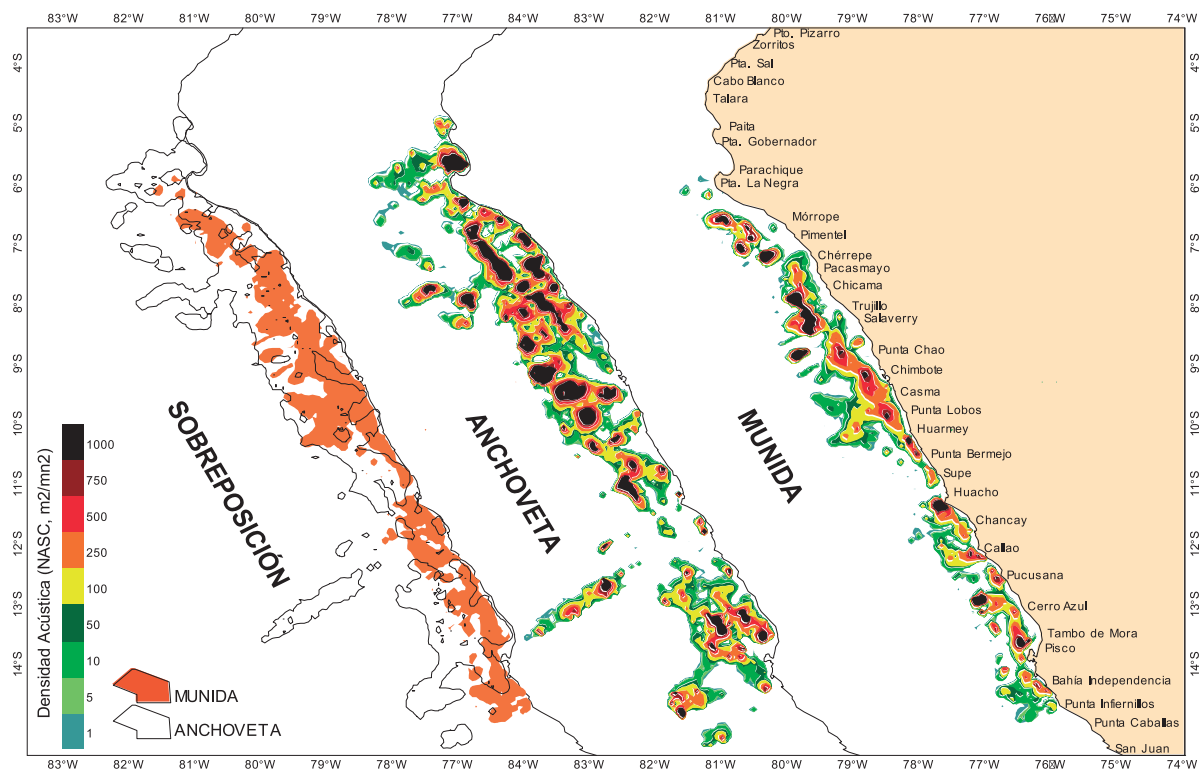


Figura 1.- Densidad acústica (NASC) típica de anchoveta (centro) y múnida (derecha) en la región norte-centro de Perú. El panel a la izquierda muestra la sobreposición geográfica entre las dos especies

En la RNSCH la oxiclina superficial mantiene a la múnida lejos de su hábitat normal (bentónico), lo que la ha obligado a adoptar comportamientos pelágicos. Al mismo tiempo esta distribución somera representa una alta vulnerabilidad frente a la pesca de cerco que actúa sobre anchoveta. Debido a que es una especie que no cuenta con regulaciones pesqueras, por lo común se descarta en el mar grandes cantidades de esta especie de alto valor nutricional y ecosistémico (aunque sin valor comercial actualmente en Perú).

2. MATERIAL Y MÉTODOS

IMARPE, en colaboración con el Instituto Francés de Investigación para el Desarrollo (IRD) condujeron cruceros de estudio sobre la ecología del comportamiento de especies pelágicas. Uno de estos experimentos fue ejecutado durante noviembre 2004, entre 12 y 14°S a bordo del BIC Olaya (42 m de eslora) (Fig. 2). Previamente se habían hallado dos zonas adecuadas para llevar a cabo pruebas comparativas. La primera zona se ubicó a 8 mn al suroeste de Pucusana (12°30'S) con una profundidad media de 118 m. En dicha zona se halló anchoveta, múnida y zooplancton (copépodos principalmente). La segunda área se ubicó a 18 mn al noroeste de la península de Paracas (13°50'S) con una profundidad media de 182 m. Esta zona estuvo ocupada principalmente por anchoveta y zooplancton (copépodos mayormente), no se observaron cantidades significativas de múnida.

En cada una de las dos áreas seleccionadas se realizó un rastreo acústico repetitivo a 8 nudos de velocidad sobre una grilla cuadrada de 2 por 2 mn de extensión (un cuadrado por hora). El rastreo comprendió un lapso de 28 horas (28 vueltas) en cada lugar a fin de asegurar la cobertura de un ciclo diurno-nocturno completo. En total se realizaron 17 lances de pesca y 21 estaciones oceanográficas.

Los datos acústicos (Sv, NASC) se recopilaban utilizando una ecosonda Simrad modelo EK500 (versión 5.30) de dos frecuencias (38 y 120 kHz, con longitud del pulso medio, y banda ancha para ambas frecuencias) previamente calibrada. Asimismo, de modo previo se realizó una medición de ruido siguiendo el método descrito en MACLENNAN y SIMMONDS (1992). Durante el rastreo, se recogió información ambiental registrada de modo continuo (por ejemplo, temperatura de la superficie y CO₂ disuelto). Después de completar cada serie de 28 vueltas se realizaron estaciones oceanográficas completas utilizando CTD, y se efectuaron lances de pesca también de modo continuo durante otro ciclo de 24 horas con el fin de analizar la variabilidad oceanográfica vertical de pequeña escala y de proporcionar ejemplares para el muestreo biológico (estructura de tallas, contenido estomacal, etc.). El diseño de muestreo se aprecia en la figura 2.

Los programas Echolog y Echoview (MyriaxPty, Australia) fueron utilizados para la recolección y tratamiento de los datos acústicos. Se utilizaron datos Sv (dB/m) de los ecogramas de mayor resolución (3 cm para 120 kHz, 10 cm para 38 kHz) colectados entre 0 y 50 m de profundidad). El nivel de ruido fue sustraído y los ecogramas armonizados a 10 cm de resolución vertical.

El análisis de los ecogramas permitió la identificación y segregación de los registros asignados a cada especie (anchoveta, múnida y zooplancton en general). La discriminación acústica estuvo basada en la respuesta acústica diferenciada entre anchoveta y múnida, o método de la diferencia-dB (Sv) (GREENLAW 1983, HIGGINBOTTOM et al. 2000). El algoritmo diseñado en Echoview incluyó un filtro para detectar las diferencias entre ambos ecogramas (38-120). Las muestras de ecogramas comprendidas entre -4 y -25 dB, resultantes fueron atribuidas a anchoveta. Sobre dichos registros se detectaron los fragmentos que cumplían la condición mínima de estar separados

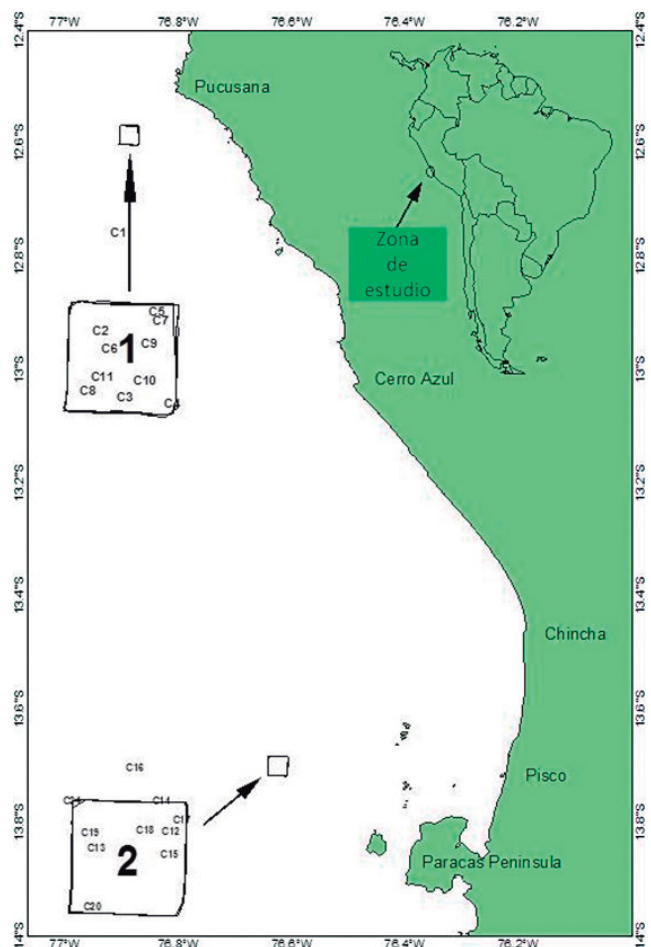


Figura 2.- Localización de dos áreas en estudio para el experimento sobre múnida y anchoveta: (1) Pucusana; (2) Paracas. Etiquetas como "C5" indica el lugar donde se realizó cada lance de pesca de arrastre, de media agua y una estación oceanográfica.

por una distancia no mayor a 5 m. Se utilizó para ello la rutina SHAPES contenida en Echoview (COETZEE 2000). Para detectar el zooplancton se asignaron límites arbitrarios entre -62 y -90 dB en la matriz libre de anchoveta. La matriz residual, sin zooplancton, fue atribuida a múnida, y sobre ella se detectaron los fragmentos utilizando el mismo criterio que para anchoveta.

Sobre las tres matrices finales (similares en dimensiones) se utilizó una Unidad Básica de Muestreo de 0,25 mn para comparar y calcular la sobreposición entre anchoveta, múnida y zooplancton en base a la eointegración por celdas de 0,25 mn de largo por 2 m de alto. De este modo, se calculó la densidad acústica (NASC), y algunas características geométricas de los fragmentos detectados por el algoritmo diseñado en Echoview tanto para anchoveta como para múnida (altura, longitud, profundidad media), y mediciones estadísticas (desviación estándar, asimetría y curtosis). Definiciones acerca de los parámetros usados pueden encontrarse en COETZEE (2000), BARANGE (1994), NERO y MAGNUSON (1989), SCALABRIN et al. (1996) y WEILL et al. (1993). Finalmente, el período diurno fue definido como el rango entre 7:00 y 17:00 horas, el atardecer entre 17:00 y 19:00, la noche de 19:00 a 5:00 y, el amanecer de 5:00 a 7:00 horas.

3. RESULTADOS

Se observaron tres tipos principales de estructuras colectivas de anchoveta y múnida durante el experimento de pequeña escala en Pucusana:

- Cardúmenes: fueron observados para anchoveta, consistieron en agregaciones densas, fáciles de identificar, con longitud horizontal comprendida entre 5 y 50 m y altura entre 5 y 15 m. Estas estructuras, en su mayoría, fueron observadas durante el día. Se utilizó tales dimensiones para agruparlas y evaluar su evolución a lo largo del experimento.
- Capas (o enjambres): se observaron principalmente para múnida durante el día; consistieron en agregaciones continuas que cubren largas distancias (y por lo general más largas que la longitud de la grilla de muestreo de 2 x 2 mn). La altura de estos enjambres es más bien pequeña (alrededor de 5 m) (Fig. 3).
- Distribución dispersa: se refiere tanto a anchoveta como a múnida y se observó principalmente durante la noche. Este tipo de agregación tiene una estructura débil, ya que los individuos están dispersos en la columna de agua.

La figura 3 muestra la dinámica de la aparición y desagregación de estas diferentes estructuras de anchoveta y múnida en Pucusana: (a) durante el día,

los cardúmenes de anchoveta se distribuyeron por encima de la capa de múnida (o enjambre), aunque con cierto nivel de solapamiento en algunos casos; (b) durante las primeras horas de la noche, el espacio ocupado por múnida aumenta verticalmente hacia la superficie mientras se mantiene el mismo límite inferior observado durante el día, y al mismo tiempo los cardúmenes de anchoveta se empiezan a dispersar en pequeñas “subestructuras” cerca de la superficie; (c) el límite inferior de la distribución de múnida se acerca a la superficie durante la noche, en tanto que las subestructuras de anchoveta aparecen más profundas.

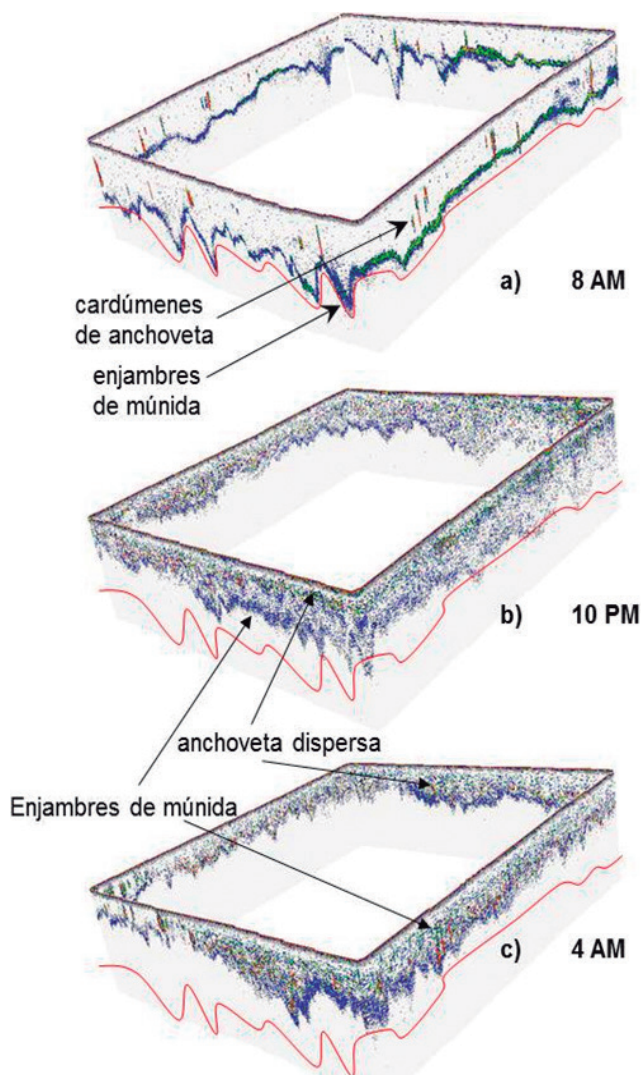


Figura 3.- Dinámica nictemeral de la distribución vertical de anchoveta y múnida según se observó en tres “cajas” prospectadas. Cada “caja” corresponde al experimento en la zona de estudio en Pucusana. Los ecogramas ilustran cómo anchoveta forma densos cardúmenes en el día (a), los que se desagregan en pequeñas estructuras durante la noche (b, c). Entretanto la múnida se distribuye en delgadas capas durante el día (a), y se expande verticalmente hacia la superficie durante la noche llenando por completo el espacio disponible (b, c). La línea roja muestra la ubicación aproximada del límite superior de la zona mínima de oxígeno (ZMO), con el propósito de mostrar una referencia visual para el desplazamiento nictemeral de las especies. Fuente: IMARPE. Elaboración propia.

La elección de las dos zonas experimentales ha permitido comparar en pequeña escala cómo se comporta la anchoveta en presencia de la múnida, debido a que en una de las dos zonas la múnida no estuvo presente, no al menos en cantidades apreciables. La Tabla 1 presenta parámetros comparativos entre las zonas de Pucusana y Paracas. Los parámetros considerados como determinantes para anchoveta (temperatura, salinidad y oxígeno) exhiben valores aproximados. El número de depredadores (aves marinas) es también aproximado entre las dos zonas. La única diferencia saltante es la menor disponibilidad de zooplancton en Paracas (un tercio de la de Pucusana), pero el porcentaje de llenura de estómagos de anchoveta fue de 67,5% en Paracas, en comparación con la llenura determinada para Pucusana.

Por ello se hipotetiza que las diferencias halladas en el patrón de agregación de anchoveta en Pucusana podría estar condicionado por la presencia masiva de múnida en este lugar (los valores NASC de las dos especies son de la misma magnitud en Pucusana). La figura 4 presenta el resultado del algoritmo de detección acústica que ha sido utilizado. Los seis parámetros que se muestran tienen valores similares para las horas del día en las dos zonas, pero difieren significativamente durante la noche, que es cuando la anchoveta aparece sobrepuesta con múnida en la capa superficial. Estas diferencias son un indicio de que hay condicionantes aún no bien comprendidos sobre cómo la múnida podría afectar el patrón usual de agregación de anchoveta.

Sobreposición vertical entre anchoveta y múnida

Se define la sobreposición como la proporción de espacio vertical compartido por anchoveta y múnida, o ambas respecto al zooplancton. Las variaciones nictemerales de este tipo de sobreposición obtienen mayor consistencia en pequeñas escalas como la presente, cuando se observa repetidamente que la sobreposición fue más importante en horas nocturnas, en especial dentro de los primeros 20 m de la columna de agua como resultado de la ascensión paulatina del zooplancton hacia la superficie a partir del atardecer.

La sobreposición es el resultado de patrones de comportamiento diferentes entre múnida y anchoveta. Anchoveta presentó un comportamiento agregativo "típico", formando densos cardúmenes durante el día y dispersándose durante la noche, con escasa migración en la dimensión vertical. Múnida muestra una estrategia de ocupación diferente del espacio. También estuvo densamente agregada durante el día, pero en forma de una sola capa relativamente profunda que probablemente esté limitada por la posición de la oxiclina, como se presume al analizar el ecograma. Además, la variación de la profundidad de su distribución horizontal moldeó la estructura de las ondas internas. Por la noche, la múnida se dispersa y ocupa la capa superficial, desde la oxiclina a la superficie. Por estas razones no es sorprendente que la sobreposición vertical de anchoveta y múnida se incremente con el paso de las horas, siendo la sobreposición mucho más importante en la noche que en el día. La sobreposición durante el día sólo se observó en la parte más profunda de la distribución de anchoveta (Figs. 4, 5).

Tabla 1.- Condiciones promedio superficiales (excepto para la densidad media de zooplancton medida para los primeros 100 m, y para los valores NASC que fueron medidos para los primeros 50 m) durante los experimentos de pequeña escala en Pucusana y Paracas. Fuente: BERTRAND et al. 2008

Parámetro	Pucusana	Paracas
Velocidad del viento (m/s)	1,75	3,14
Temperatura superficial del mar (TSM, °C)	17,8	16,6
Salinidad superficial del mar (ups)	35,11	35,06
Concentración de CO2 (ppmv)	359,4	655,3
Oxígeno disuelto en superficie (mL/Lt)	6,6	6,2
Concentración de clorofila (ug/Lt)	8	21,2
Principales grupos de zooplancton presente	81,5% copepodos, 10,5% cladoceras, 3,7% ictioplancton (clupeidos)	76,8% copépodos, 11,7 ictioplancton (clupeidos), 4,4% poliquetos, 3,6% cladoceras
Densidad media de zooplancton (n/m3)	121	35,5
NASC de zooplancton (m2/mn2)	22,4	7,2
NASC de múnida (m2/mn2)	563,6	0
NASC de anchoveta (m2/mn2)	695,1	407,9
Llenura de estómagos en anchoveta (%)	0,4	0,27
Número de especies de aves marinas observadas	11	7
Número de aves (n/mn)	73,3	58,2
Porcentaje de aves de forrajeo (%)	12,5	15,1

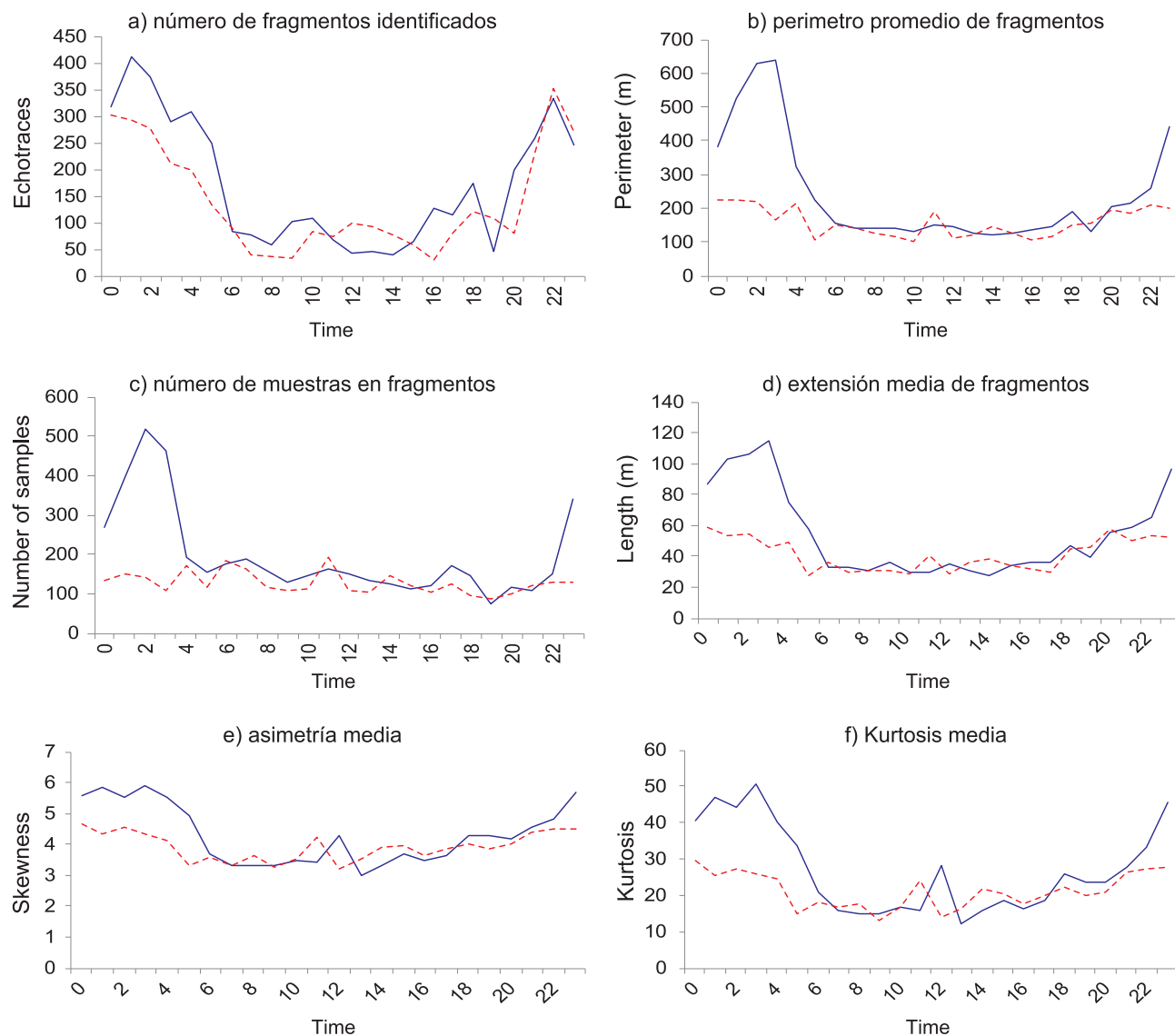


Figura 4.- Algunos parámetros comparativos entre patrones de agregación de anchoveta durante el ciclo diario en Pucusana (línea continua) y Paracas (línea punteada). En a) se presenta el número de fragmentos identificados por el algoritmo a lo largo del ciclo nocturno; b) se muestra el perímetro medio de los fragmentos; c) se observa el número medio de muestras en los fragmentos; d) se describe la extensión horizontal de los fragmentos; e) se presenta el coeficiente de asimetría de los fragmentos; f) se observa la kurtosis media. Fuente: IMARPE. Elaboración propia

La tendencia de sobreposición vertical de anchoveta -según la profundidad- con la múnida y el zooplancton fue similar (Fig. 5a), con mayores proporciones durante la noche (Fig. 5b). El caso de la sobreposición vertical de múnida respecto al zooplancton fue diferente porque ambas están continuamente más sobrepuestas durante el ciclo nocturno, aunque con índices más altos durante la noche (Fig. 5b). Sin embargo, en este último caso la sobreposición después del atardecer disminuyó abruptamente, y el límite inferior de la distribución vertical de múnida permaneció estable aproximadamente hasta las 20 horas cuando el zooplancton ya había migrado verticalmente hacia la superficie. En otras palabras, el zooplancton se acerca a la superficie antes que la múnida.

Patrones de distribución nocturno

En Pucusana, anchoveta y múnida mostraron diferencias en sus patrones de distribución diaria. La figura 6 muestra las variaciones de algunos parámetros que describen su nivel agregativo cambiante a lo largo de un ciclo nocturno. Para tres parámetros, anchoveta y múnida presentaron un patrón opuesto: el número de fragmentos detectados (Fig. 6a); la densidad acústica (NASC, Fig. 6b) y, la altura o dimensión vertical de los fragmentos (Fig. 6c). Dos parámetros presentaron independencia: la profundidad de anchoveta fue bastante estable (de 15 a 20 m de profundidad) en tanto la múnida presentó un patrón claro, distribuyéndose más profunda durante el día que durante la noche (Fig. 6d); la rugosidad horizontal fue mínima para

agregaciones de múnida durante el día mientras que las agregaciones de anchoveta presentaron dos picos, uno durante el día, el otro durante la noche, y con los valores más bajos durante el amanecer y el atardecer (Fig. 6e). Sin embargo, es interesante notar que ambas especies presentan un sincrónico cambio de comportamiento hacia las 18:00 horas, lo que representa la importancia del período nocturno como condicionante del comportamiento. Finalmente, sólo un parámetro mostró una tendencia similar para ambas especies: la longitud o extensión horizontal de los fragmentos detectados por el algoritmo fue menor durante el día que durante la noche (Fig. 6f).

4. DISCUSIÓN

En los patrones de agregación de anchoveta y múnida se han observado similitudes y diferencias a lo largo del ciclo nictemeral. En las condiciones ambientales prevalecientes durante los experimentos realizados en Pucusana y Paracas, la anchoveta estuvo más cerca de la superficie. Su modo de agregación a lo largo del ciclo nictemeral (en cardúmenes, capas o microgrupos) varió constantemente pero su rango de distribución vertical se mantuvo estable y limitado. Asimismo, los cardúmenes más densos de anchoveta fueron detectados durante el día, especialmente por la mañana. Su dispersión se inició durante la tarde y finalizó al atardecer, formando numerosas agregaciones o microgrupos (GERLOTTO et al. 2004, 2010, BERTRAND et al. 2008) durante la noche, con una mayor proporción de fragmentos en lugares donde el zooplancton era más denso.

Por otro lado, múnida tuvo más amplia distribución vertical, con marcados desplazamientos verticales según las horas del día: estuvo distribuida y concentrada sobre el límite superior de la ZMO durante las horas de luz, y de modo disperso pero amplio verticalmente durante las horas de oscuridad, revelando una estrategia diferente en el uso del espacio. En este período la múnida no tuvo, posiblemente, ninguna interacción espacial, contrariamente a lo que sucede en un cardumen. Durante el día, estas agregaciones se mantuvieron por debajo de la profundidad a la cual se distribuyó la anchoveta, siguiendo probablemente el mismo ritmo de los desplazamientos verticales del zooplancton salvo la limitación evidente de no poder atravesar el límite de la ZMO. Durante la noche los individuos de múnida se desplazaron más cerca de la superficie, aumentando su extensión vertical hasta envolver completamente a la anchoveta.

La alta sobreposición vertical entre anchoveta y múnida en horas sin luz podría inhibir o impedir que anchoveta forme estructuras más compactas, ya que múnida ocupa prácticamente todos los espacios libres del espacio vertical compartido con anchoveta. Al comparar los resultados de los experimentos en Pucusana y Paracas se halló que en la segunda zona, donde la presencia de múnida fue apenas perceptible, los fragmentos de anchoveta detectados por el algoritmo de dos frecuencias son de mayor tamaño durante la noche, y similares durante el día. Esto sugeriría que la presencia masiva de múnida en un solo lugar inhibiría la formación de grupos más densos de anchoveta durante la noche. Este resultado puede conducir a una serie de consideraciones y preguntas:

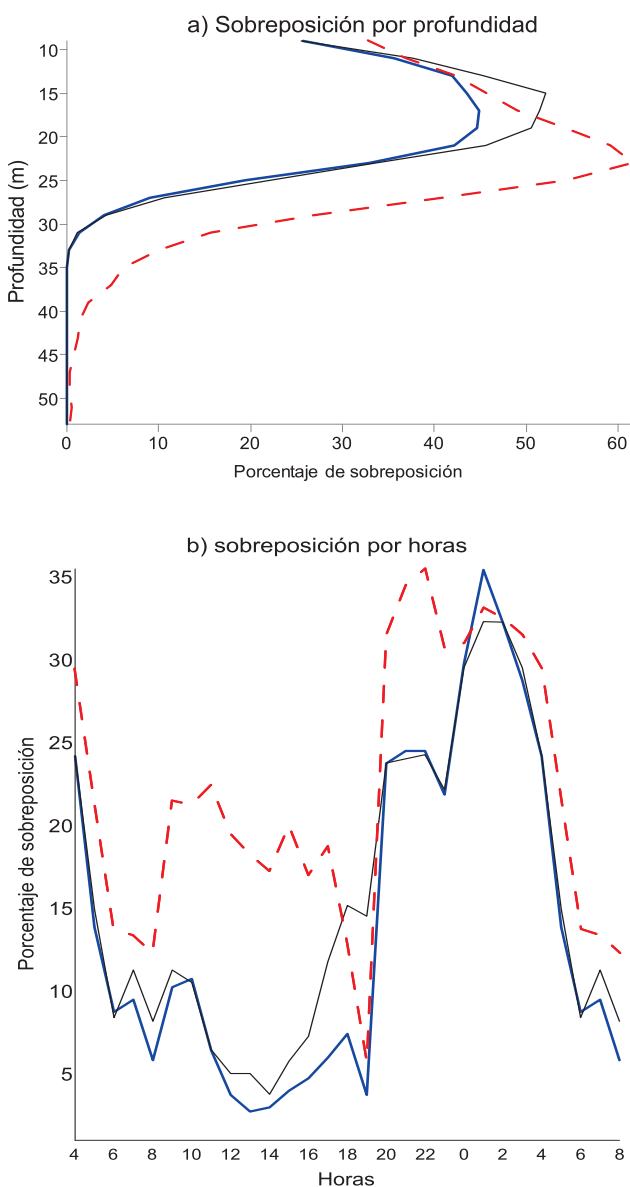


Figura 5.- Sobreposición de anchoveta, múnida y zooplancton según un análisis basado en celdas de 2 m de alto y 450 m de largo. a) porcentaje de celdas sobrepuestas según su profundidad; b) porcentaje de celdas sobrepuestas según el ciclo diario. La sobreposición de anchoveta y múnida aparece en línea gruesa, la de anchoveta y zooplancton está en línea delgada, y la sobreposición de múnida y zooplancton aparece en línea punteada

- En los ecosistemas tales como la RNSCH, donde la productividad primaria y secundaria son elevadas, se genera un hábitat que permite alta abundancia de especies que comparten un mismo nivel trófico. Aunque no se puede concluir explícitamente sobre una competencia real entre anchoveta y múnida, se considera que la presencia de altas biomásas de ambas especies conduce a restricciones en las estrategias de ocupación del espacio. En este caso, la agregación de anchoveta estaría condicionada por la presencia de múnida, y no puede congregarse mientras los crustáceos interfieren. En una escala de observación más amplia, se observa que las concentraciones más altas de múnida no coinciden geográficamente con las de anchoveta a pesar de que, en general, las condiciones hidrológicas sean similares.
- Tal inhibición o interferencia provocada por múnida confirmaría que los peces pelágicos requieren varias condiciones para congregarse.

Se presume que los estímulos visuales podrían desempeñar un papel importante, ya que la presencia de múnida limitaría el contacto visual entre los individuos de anchoveta, resultando así en un obstáculo para la congregación. Otra posibilidad es acústica, pues múnida podría emitir sonidos que inhiban el ánimo cohesivo de anchoveta. Desafortunadamente no se cuenta con información que permita probar estas hipótesis.

- Puede plantearse asimismo una pregunta sobre la posibilidad de que existan agregaciones multiespecíficas. En este caso, solo entre anchoveta y múnida, pues se sabe que varias especies pueden convivir en una sola agregación, al menos por un corto tiempo. Pero cuando morfología y comportamiento son muy diferentes no puede existir ningún comportamiento cohesivo mixto, y por tanto la existencia de una cohesión o agregación es imposible, como en el caso presente.

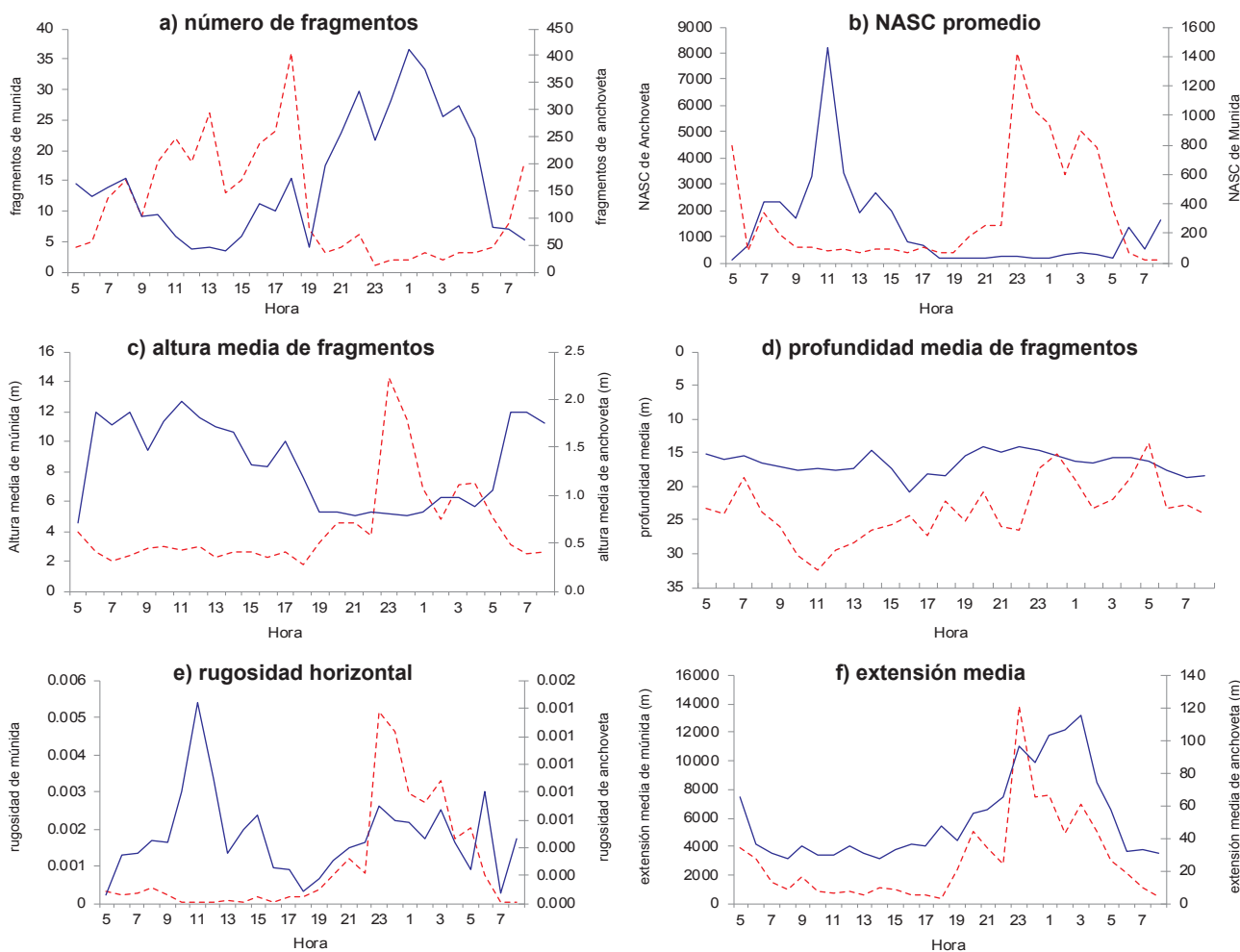


Figura 6.- Variación nocturna en parámetros que describen cardúmenes, enjambres y otras estructuras de anchoveta (línea continua) y múnida (línea punteada). Los paneles (a) a (f) ilustran las asimetrías que se han producido a lo largo del ciclo nocturno respecto a la agregación cambiante de las dos especies

- Si esta inhibición o interferencia puede conducir a una condición de desventaja para la anchoveta, es una cuestión clave que no es posible responder con la información disponible. Sin embargo, los resultados obtenidos muestran que hay una pregunta o tema crucial que podría ser crítico para comprender la dinámica agregativa de anchoveta, que junto con múnida son objeto de depredación por parte de lobos, aves y muchas especies de peces. Se requiere también entender la biología y el comportamiento espacial de múnida cuando se trata de evaluar la población de anchoveta. Un análisis retrospectivo de la sobreposición de anchoveta y múnida podría brindar información valiosa sobre este tema.

Dinámica de la sobreposición nictemeral

La anchoveta tiene un comportamiento claramente gregario de día cuando se halla forrajeando sobre el zooplancton, mientras múnida es esencialmente una especie migratoria vertical de fuerte ciclo nictemeral. Pero estas dos especies pelágicas comparten el mismo espacio cerca de la superficie durante la noche.

Entonces, los patrones de comportamiento diferencial entre estas dos especies modificaron su sobreposición vertical a lo largo del ciclo nictemeral. El porcentaje de sobreposición vertical entre anchoveta y múnida, y entre anchoveta y zooplancton, fue prácticamente similar, alcanzando su mayor porcentaje hacia 20 m de profundidad. Esto es diferente de la sobreposición de múnida y zooplancton, que fue mayor a lo largo de la columna de agua, y con mayores porcentajes entre 25 a 30 m de profundidad. Al tener un rango más alto en la distribución vertical, múnida es entonces capaz de mantener más tiempo su co-ocurrencia espacial con zooplancton.

Verticalmente, la sobreposición de las distribuciones de anchoveta y múnida es reducida durante el día y alta por la noche. Sin embargo, la diferencia vertical de separación es pequeña si se le analiza desde la abundante evidencia anecdótica sobre capturas incidentales de múnida durante las faenas de pesca de anchoveta. Es decir que la red de pesca tiene el suficiente velado para capturar ambas especies si éstas se hallan sobrepuestas. Si bien la múnida contiene compuestos bioquímicos valiosos (ITP 2011) su aporte en cenizas a la harina de pescado afectaría su calidad, lo que alienta los descartes de este recurso.

La sobreposición diurna es probablemente el producto artificial de la sinusidad de enjambres de múnida que siguen los desplazamientos de las ondas internas y del límite superior de la ZMO. Cuando éste es el

caso, posiblemente la anchoveta es capaz de eludir la sobreposición, pero la extensión del UBM utilizado ocultaría esta reacción. Es entonces poco probable que haya una verdadera sobreposición vertical durante el día. La sobreposición al amanecer y atardecer es el resultado de la migración vertical de múnida hacia la superficie. Como tal, la sobreposición efectiva ocurre durante la noche, donde más del 40% del espacio vertical hasta 50 m de profundidad, es compartido por las dos especies. En esos momentos, la múnida llena prácticamente todos los resquicios disponibles y forzaría a la anchoveta a mantenerse especialmente dispersa.

En síntesis, se hipotetiza a continuación sobre las razones por las cuales las dos especies han adoptado diferentes estrategias durante los ciclos nictemerales. Las dos razones principales son las siguientes:

1. Consumo de oxígeno. La anchoveta es nadadora activa y desarrolla estrategias de comportamiento (GERLOTTO et al. 2006). Este comportamiento implica un consumo de oxígeno relativamente alto. Cuando un pez se halla en cardumen, el oxígeno es consumido de modo relativamente rápido, y ello obliga al conjunto a desplazarse (KRAMER 1987). BERTRAND et al. (2006) demostraron que por tales razones el jurel no es capaz de distribuirse dentro de la ZMO, y es evidente que lo mismo ocurre con la anchoveta. Por otro lado, la múnida es un crustáceo que presenta un comportamiento diferente, posiblemente no polarizado, y evidentemente con menor requerimiento de oxígeno al ser capaz de distribuirse moldeando ("surfeando") el límite mismo de la ZMO.
2. Estrategias tróficas. Tanto como presa y como depredador, la anchoveta utiliza una estructura gregaria, mientras que múnida ocupa extensas parcelas pero con bajo o nulo grado de polarización y alta dispersión nocturna.

En síntesis, las dos especies compiten por el espacio, y se asume que también lo hacen por el alimento, pero la alta concentración de zooplancton hace que esta competencia no sea evidente. La anchoveta tiene un comportamiento claramente gregario de día cuando se halla forrajeando sobre el zooplancton, mientras múnida es esencialmente una especie migratoria vertical de fuerte ciclo nictemeral. Pero estas dos especies pelágicas comparten el mismo espacio cerca de la superficie durante la noche.

Relaciones trofodinámicas

Anchoveta y múnida se alimentan de plancton, pero con algunas diferencias. Ambas especies son también depredadores oportunistas entre sí (sobre huevos

y larvas) (HAYE et al. 2010, CASTRO et al. 2009, 2010). De hecho, los resultados obtenidos muestran que las mayores densidades de anchoveta y múnida se correlacionan, al menos en pequeña escala, lo que significa que tienen la capacidad de co-ocurrir en altas proporciones, posiblemente donde la comida (zooplancton) esté disponible. Sin embargo, las mayores densidades de anchoveta y múnida no concuerdan con las más altas concentraciones del zooplancton. Los altos y bajos valores NASC de las dos especies coinciden, lo que podría sugerir que estas altas concentraciones ya habían agotado los "parches" de zooplancton. La misma observación se ha realizado con los valores NASC de múnida y zooplancton. Sin embargo, este resultado debe tomarse con precaución, ya que no es improbable que algún efecto umbral en las densidades acústicas pudiera ocultar las concentraciones de zooplancton en lugares donde la anchoveta, o la múnida, son abundantes. Curiosamente, los huevos y larvas de múnida son parte de la dieta usual de anchoveta, y en cuanto a interacciones tróficas es posible también que, como se ha observado en Chile (HAYE et al. 2010), múnida pueda beneficiarse al menos de los huevos de anchoveta (ESPINOZA 2014).

Por otro lado, se presenta aquí una pregunta importante: ¿la co-ocurrencia de las dos especies en el mismo hábitat, y su comportamiento agregativo sincrónico pero distinto induce a interacciones y a efectos de una especie sobre la otra? Aunque de modo por ahora especulativo, esta cuestión es de interés. Obviamente estas dos especies han desarrollado diferentes estrategias respecto al forrajeo del plancton: múnida ha desarrollado un comportamiento nictemeral que es típico de crustáceos pelágicos, que se asimila al de sus presas, con las mismas migraciones verticales y distribuciones dispersas, mientras que la anchoveta prioriza la formación de cardúmenes de día. Observamos que anchoveta y múnida son presas específicas para los lobos marinos (ARIAS-SCHEREIBER 1996). Las dos especies necesitan desarrollar estrategias para conciliar su necesidad de forrajeo y evitar a los depredadores. Si esto es cierto, podemos plantear que la interferencia que múnida representa para la anchoveta implica límites para su capacidad agregativa, facilitando la labor de los lobos marinos, especialmente al amanecer y atardecer (según GERLOTTO et al. 2006, las primeras horas de la mañana es el período de mayores tasas de consumo de anchoveta por parte de los lobos). Esto supondría un efecto negativo para la población de anchoveta. En todo caso, podemos ver que las interacciones son complejas, y la evaluación del equilibrio entre las ventajas y desventajas (que no estudiamos aquí) podría ser un tema clave de una futura investigación.

5. CONCLUSIONES

Anchoveta y múnida mostraron diferencias en sus estrategias de ocupación del espacio, así como coincidencias en cuanto a sus patrones de agregación nictemeral, es así que anchoveta se congregó en densos cardúmenes durante el día, y se dispersó en pequeñas subestructuras durante la noche, mientras que múnida forma enjambres o capas extensas y continuas más profundas que la anchoveta durante el día. Ambas especies se dispersan cerca de la superficie desde el atardecer hasta el amanecer.

La sobreposición vertical de anchoveta y múnida es pobre durante el día y amplia durante la noche.

El patrón de desplazamiento vertical hacia la superficie durante la noche se observó también en el caso del zooplancton, aunque su comportamiento dinámico es más cercano al de múnida que al de anchoveta.

En términos generales se observó más anchoveta y múnida en donde hubo más zooplancton.

6. RECOMENDACIÓN

La sobreposición de anchoveta y múnida implica que en las faenas de pesca de anchoveta continuamente se capturen ambas especies. Al no tener marco normativo propio, pues no existe pesquería de múnida, se producen continuamente descartes cuyo impacto ecológico y económico no es posible medir. En este caso se debería implementar una medida –al menos temporal– por la cual no se sancione la captura incidental de múnida, a fin de poder estudiar con mayor profundidad los citados impactos.

7. REFERENCIAS

- ALEGRE A, MENARD F, TAFUR R, ESPINOZA P, ARGÜELLES J, MAEHARA V, FLORES O, SIMIER M, BERTRAND A. 2014. Comprehensive Model of Jumbo Squid *Dosidicus gigas* Trophic Ecology in the Northern Humboldt Current System. PLoS ONE 9(1): e85919. doi:10.1371/journal.pone.0085919
- ARIAS-SCHEREIBER M. 1996. Informe sobre el estado de conocimientos y conservación de los mamíferos marinos en el Perú. Inf. Prog. Inst. Mar Perú N° 38. 30 pp.
- ARNTZ W, FAHRBACH E. 1996. El Niño: experimento climático de la naturaleza. México: Fondo de cultura económica; 312 p.
- BAKUN A, BROAD K. eds. 2001. Climate and Fisheries. Interacting paradigms, scales, and policy approaches. The IRI-IPRC Pacific Climate-Fisheries Workshop Honolulu, 14-17 November, 2001.
- BAKUN A, WEEKS S. 2008. The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold? Progress in Oceanography; 79: 290-9.

- 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.
- BARANGE M. 1994. Acoustic identification, classification and structure of biological patchiness on the edge of the Agulhas Bank and its relation to frontal features. *South African Journal of Marine Science*, 14: 333-347.
- BARANGE M, COETZEE J, TAKASUKA A, HILL K, GUTIERREZ M, OZEKI Y, VAN DER LINGEN C, AGOSTINI V. 2009. Habitat expansion and contraction in anchovy and sardine populations. *Progress in Oceanography* 83 (2009) 251–260.
- BERTRAND A, BARBIERI M A, GERLOTTO F, LEIVAM F, CORDOVA J. 2006. Determinism and plasticity of fish schooling behavior as exemplified by the South Pacific jack mackerel *Trachurus murphyi*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 311, 145–156.
- BERTRAND A, GERLOTTO F, BERTRAND S, GUTIÉRREZ M, ALZA L, CHIPOLLINI A, et al. 2008. Schooling behavior and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales. *Progress in Oceanography*. 2008; 79: 264–77.
- CASTRO L R. et al. 2009. Egg trait variation in anchoveta *Engraulis ringens*: a maternal response to changing environmental conditions in contrasting spawning habitats. *Marine Ecology Progress Series* 381: 237–248.
- CASTRO L R. et al. 2010. Fatty acids in eggs of anchoveta *Engraulis ringens* during two contrasting winter spawning seasons. *Marine Ecology Progress Series* 420: 193–205.
- CHAVEZ F P, RYAN J, LLUCH-COTA S E, NIQUEN M. 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299, 217-221.
- CHAVEZ F, BERTRAND A, GUEVARA-CARRASCO R, SOLER P, CSIRKE J. 2008. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography*. 79: 95-105.
- COETZEE J. 2000. Use of a shoal analysis and patch estimation system (SHAPES) to characterize sardine schools. *Aquat. Living Resour.* 13 (1)1–10.
- ELLIOTT W, PAREDES F. 1996. Estructura especiológica del subsistema costero, Prospección 9512-9601. Informe del Instituto del Mar del Perú 121, 14–26.
- 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. 2014. Trophic dynamics in the northern Humboldt Current system: insights from stable isotopes and stomach content analyses. PhD Thesis. Université de Bretagne Occidentale, France, 150 pp.
- FRÉON P, MULLON C, VOISIN B. 2003. Investigating remote synchronous patterns in fisheries. *Fish. Ocean.* 12, 443-457.
- GERLOTTO F, GUTIERREZ M, BERTRAND S. 2004. School typology and 3D dynamics: study of the behavioral mechanisms allowing adaptations of collective structure to environmental changes. En: proceedings of Panocean Remote Sensing Conference PORSEC 2004, Concepción, Chile. *Gayana* 68(2) supl. t.I. Proc.: 224-233.
- GERLOTTO F, BERTRAND S, BEZ N, GUTIERREZ 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: 1405e1417. doi:10.1016/j.icesjms.2006.04.023
- GERLOTTO F, JONES E, BEZ N, REID D. 2010. When good neighbours become good friends: observing small scale structures in fish aggregations using multibeam sonar. *Aquatic Living Resources*, 23, pp 143-151 doi:10.1051/alr/2010017
- GREENLAW C F. 1983. Multiple frequency acoustical estimation. *Biological Oceanography*, Vol. 2, Number 2-3-4.
- GUTIÉRREZ M, RAMIREZ A, BERTRAND S, MORON O, BERTRAND A. 2008. Ecological niches and areas of overlap of the squat lobster 'munida' (*Pleuroncodes monodon*) and anchoveta (*Engraulis ringens*) off Peru. *Progress in Oceanography*. 79: 256-63.
- 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.
- HAYE P, SALINAS P, ACUÑA E, POULIN E. 2010. Heterochronic phenotypic plasticity with lack of genetic differentiation in the southeastern Pacific squat lobster *Pleuroncodes monodon*. *Evolution & Development* 12:6, 628–634.
- HIGGINBOTTOM I R, PAULY T J, HEATLEY D C. 2000. Virtual echograms for visualization and post-processing of multiple-frequency echosounder data. Proceedings of the Fifth European Conference on Underwater Acoustics, ECUA 2000 (Ed. M.E. Zakharia), 1497-1502.
- ITP. 1999. Alternativas tecnológicas para recursos pesqueros no explotados. L. Llemppén (Ed). Revista FOCUS del Instituto Tecnológico Pesquero, Año 2, N°1, Setiembre 1999, 43 pp.
- KRAMER D L. 1987. Dissolved oxygen and fish behavior. *Environ Biol Fishes* 18:81–92.
- MACLENNAN D N, SIMMONDS J E. 1992. Fisheries Acoustics. Chapman and Hall Fish and Fisheries Series N° 5.
- MASSÉ J, GERLOTTO F. 2003. Introducing nature in fisheries research: the use of underwater acoustics for an ecosystem approach of fish population. *Aquat. Living Resour.* 16: 107-112.
- NERO R W, MAGNUSON J J. 1989. Characterization of patches along transects using high-resolution 70-kHz integrated acoustic data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46: 2056-2064.
- SCALABRIN C, DINER N, WEILL A, HILLION A, MOUCHOT M.-C. 1996. Narrowband acoustic identification of monospecific fish shoals. *ICES Journal of Marine Science*, 53: 181-188.
- WEILL A, SCALABRIN C, DINER N. 1993. MOVIES-B: an acoustic detection description software. Application to shoal species' classification. *Aquatic Living Resources*, 6: 255-267.