

Relación entre anchoveta y otros componentes del ecosistema

Relationship between anchovy and other components of the ecosystem

JORGE TAM^{1*}, VERÓNICA BLASKOVIC¹, ELISA GOYA¹,
MARILÚ BOUCHON¹, MARC TAYLOR², RICARDO OLIVEROS-RAMOS¹,
RENATO GUEVARA-CARRASCO¹, SARA PURCA¹

Resumen

TAM J, BLASKOVIC V, GOYA E, BOUCHON M, TAYLOR M, OLIVEROS-RAMOS R, GUEVARA-CARRASCO R, PURCA S. 2010. *Relación entre anchoveta y otros componentes del ecosistema. Bol Inst Mar Perú* 25(1-2): 31-37.- Se hipotetiza que la mortalidad por pesca ocasiona efectos ecosistémicos, no sólo sobre la anchoveta, sino también sobre otros componentes del ecosistema, tales como los depredadores tope. El objetivo es realizar simulaciones con un modelo ecotrófico multiespecífico cubriendo el decenio de los años 2000, cambiando la mortalidad por pesca y analizando las variaciones en la biomasa de anchoveta, aves guaneras y lobos marinos. Se usó el Índice de Oscilación Peruano (IOP) para incluir una mediación que afecte la vulnerabilidad de las presas de la anchoveta. Se comparó el ajuste de los datos observados, usando dos tipos de dieta para anchoveta (fitoplanctófaga y zooplanctófaga). Se realizaron proyecciones de la biomasa, cambiando la mortalidad por pesca de 0,0 a 1,4 año⁻¹. Las simulaciones con la dieta zooplanctófaga, que eleva el nivel trófico de la anchoveta de 2,35 a 3,36, produjo un menor ajuste entre los datos observados y simulados. La relación inversa entre la mortalidad por pesca y la biomasa desovante de la anchoveta, mostró que mortalidades por pesca entre 0,8 y 1,4 año⁻¹ estarían asociadas a una biomasa desovante mínima de anchoveta, tomando en consideración sus relaciones multiespecíficas. También se encontró una relación inversa entre la mortalidad por pesca y las poblaciones de aves guaneras y lobos marinos.

PALABRAS CLAVE: Modelo ecotrófico, anchoveta, Ecosistema de la Corriente de Humboldt, Perú.

Abstract

TAM J, BLASKOVIC V, GOYA E, BOUCHON M, TAYLOR M, OLIVEROS-RAMOS R, GUEVARA-CARRASCO R, PURCA S. 2010.- *Relationship between anchovy and other components of the ecosystem. Bol Inst Mar Perú* 25(1-2): 31-37.- It is hypothesized that the fishing mortality has ecosystem effects, not only on the anchovy but also on other ecosystem components, such as top predators. The objective is to carry out simulations with a multispecific ecotrophic model for the decade of the years 2000, changing fishery mortality and analyzing biomass variations in seabirds and pinnipeds. The Peruvian Oscillation Index was used to include a mediation affecting the vulnerability of anchovy preys. The fit of observed data was compared using two types of anchovy diet (phytoplanktophagous and zooplanktophagous). Biomass projections were carried out varying fishing mortality from 0,0 to 1,4 y⁻¹. Simulations with the zooplanktophagous diet, which increased the trophic level of the anchovy from 2,35 to 3,36, produced a lower fit between observed and simulated data. The inverse relationship between fishing mortality and anchovy spawning biomass showed that fishing mortalities between 0,8 and 1,4 y⁻¹ were associated to a minimum spawning biomass of anchovy, taking into account its multispecific relationships. An inverse relationship was also found between the fishing mortality and populations of seabirds and pinnipeds.

KEYWORDS: Ecotrophic model, anchovy, Humboldt Current Ecosystem, Perú.

1 Instituto del Mar del Perú, Esq. Gamarra y Valle s/n, Apartado 22, Callao, Perú.

2 Center for Tropical Marine Ecology, Fahrenheitstr. 6, 28359 Bremen, Germany.

* Correo-e: jtam@imarpe.pe, Esquina Gamarra y Gral. Valle s/n, Callao, Perú.

Introducción

Las estrategias de manejo de la anchoveta que se aplican en el Perú coinciden en gran parte con el enfoque ecosistémico a las pesquerías, puesto que en el proceso de toma de decisiones sobre medidas de manejo se investigan y se toma en cuenta un amplio rango de factores ambientales, biológicos, económicos y sociales (J. CSIRKE, com. pers.). No es necesario contar con modelos específicos para aplicar de manera precautoria el enfoque ecosistémico a las pesquerías (FAO 2003); sin embargo, los modelos son útiles para asimilar nueva información, entender los procesos ecológicos y cuantificar el efecto de las medidas adoptadas, que sirva de base para implementar sistemas de apoyo a las decisiones (JARRE et al. 2008).

En vista de que ya se realiza un manejo adaptativo de la anchoveta en el Perú (FRÉON et al. 2008), el siguiente paso es conocer mejor la relación entre la pesquería de la anchoveta y los otros componentes del ecosistema, es decir, reorientar el manejo mono-específico al manejo multiespecífico, con la finalidad de estimar un rendimiento ecológico sostenible (RES), que asegure tanto la sostenibilidad de la anchoveta como la de sus competidores y depredadores en el largo plazo (ZABEL et al. 2003) y del ecosistema que los sostiene.

En el presente trabajo se hipotetiza que la mortalidad por pesca ocasiona efectos ecosistémicos, no sólo sobre la anchoveta, sino también sobre otros componentes del ecosistema, tales como los depredadores tope. El objetivo es realizar simulaciones con un modelo ecotrófico multiespecífico, aplicando diferentes niveles de mortalidad por pesca y analizando las variaciones en la biomasa de anchoveta, aves guaneras y lobos marinos.

Material y métodos

MODELO

Se usó como base la estructura del modelo de red trófica del Ecosistema de la Corriente de Humboldt frente al Perú norte-centro, con 31 grupos funcionales bióticos, descrito en detalle en TAM et al. (2008) y TAYLOR et al. (2008). Se actualizaron las biomásas y capturas de los principales grupos usando el promedio desde el año 2000 con la información más reciente disponible. También se actualizaron las dietas de los principales depredadores de la anchoveta (V. BLASKOVIC', com. pers.). Se usó el Índice de Oscilación Peruano (IOP) (PURCA 2005) para incluir una mediación que afecte negativamente la vulnerabilidad de las presas de la

anchoveta, para lo cual se usaron grupos ficticios y un reescalamiento del IOP de 0 a 2, siguiendo el procedimiento descrito en FIELD et al. (2006). Las simulaciones se realizaron con el programa computacional Ecopath with Ecosim (EwE) versión 5,1 (CHRISTENSEN et al. 2005).

SIMULACIÓN DE DIFERENTES DIETAS DE ANCHOVETA

Se simularon dos tipos de dietas de anchoveta: con 31% de zooplancton (TAM et al. 2008, basada en contenidos estomacales en peso húmedo) y con 98% de zooplancton (ESPINOZA y BERTRAND 2008, basada en contenidos estomacales en carbono). Se realizó una búsqueda de valores de vulnerabilidad para mejorar el ajuste con las series de tiempo observadas (CHRISTENSEN et al. 2005).

EFEECTO DE LA MORTALIDAD POR PESCA

Se simularon diferentes estrategias de manejo pesquero, haciendo variar la mortalidad por pesca (F) desde 0,0 hasta 1,4 año⁻¹. El horizonte de simulación abarcó del 2000 al 2021. Se promediaron los resultados de los últimos 5 años de simulación.

Resultados y discusión

SIMULACIONES CON DIFERENTES DIETAS DE ANCHOVETA

Al considerar la dieta zooplanctófaga (98% zooplancton), el balance de masas mostró un incremento en la biomasa de macrozooplancton calculada por el modelo, desde 26,7 t.km⁻² a 70,7 t.km⁻². Este último valor, estuvo más cercano a las recientes estimaciones acústicas de macrozooplancton (M. BALLÓN, com. pers.). La dieta zooplanctófaga elevó el nivel trófico de esta especie de 2,35 a 3,36, lo cual coincide con el nivel trófico de 3,31 obtenido con el modelo OSMOSE por MARZLOFF (2007). Del mismo modo, GUÉNETTE et al. (2008) encontraron un incremento del nivel trófico de anchoveta de 2,22 a 2,67 al considerar un escenario con una dieta con mayor proporción de zooplancton.

En las simulaciones para el periodo 2000-2008, se obtuvieron mejores ajustes del modelo con los datos multiespecíficos observados usando una dieta fitoplanctófaga (SS = 44,1) comparado con una dieta zooplanctófaga (SS = 41,8). Por otro lado, al emplear la dieta zooplanctófaga la simulación subestimó las biomásas de anchoveta (Figs. 1, 2). La sensibilidad de las biomásas frente a cambios en la dieta es esperable, ya que en el modelo la proporción de las presas en la dieta del depredador varía con el tiempo, dependiendo

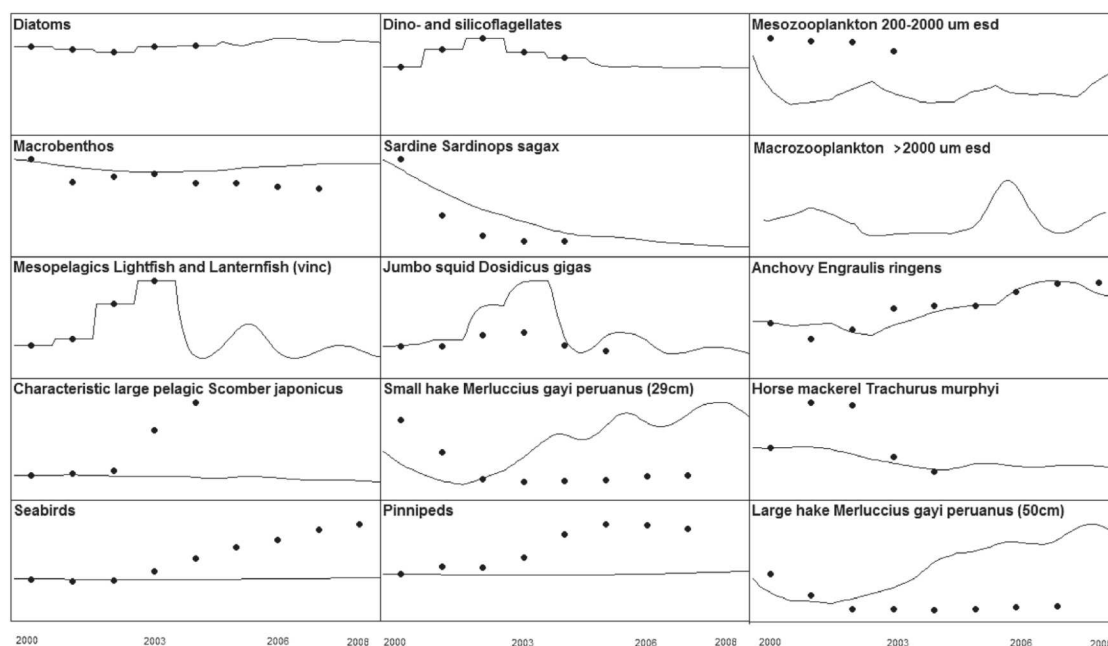


Figura 1.- Biomosas observadas (puntos) y simuladas (líneas) de los principales grupos funcionales, usando una dieta de anchoveta con 31% de zooplancton.

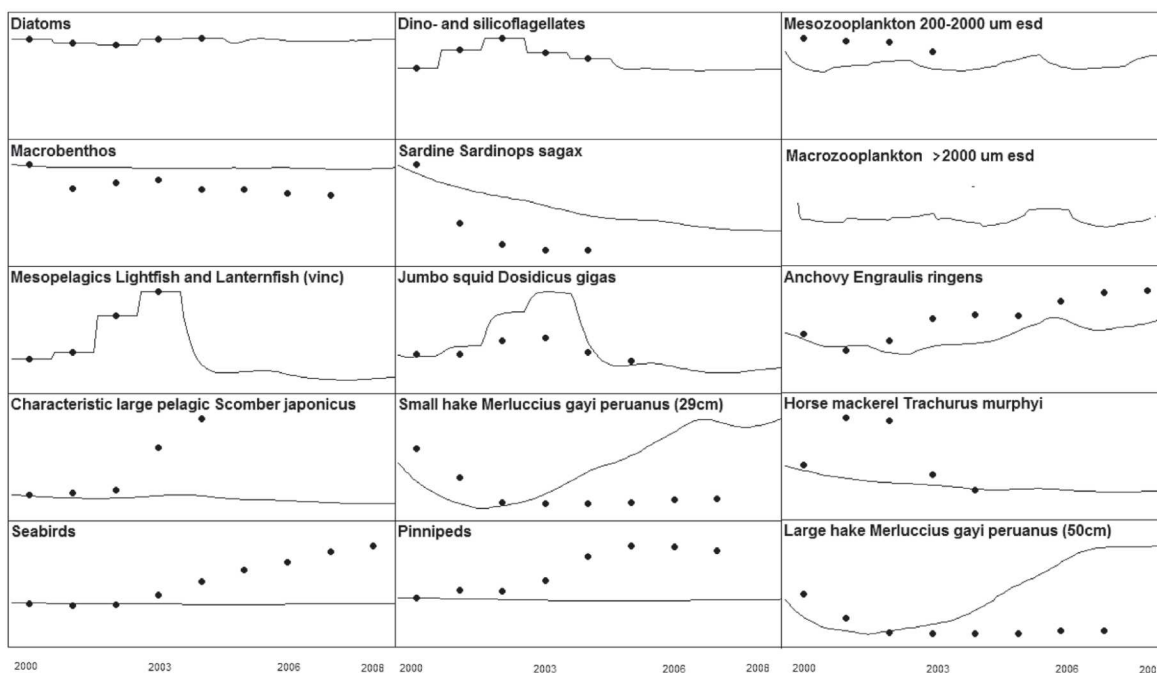


Figura 2.- Biomosas observadas (puntos) y simuladas (líneas) de los principales grupos funcionales, usando una dieta de anchoveta con 98% de zooplancton.

de los cambios en las biomosas y vulnerabilidades de las presas (GUÉNETTE et al. 2008).

Por otro lado, las biomosas de aves guaneras y pinnípedos no se ajustaron bien a los datos observa-

dos, posiblemente debido a que el modelo corresponde a una escala espacial muy grande, que no representa las interacciones a menor escala espacial entre las poblaciones locales de depredadores y la anchoveta.

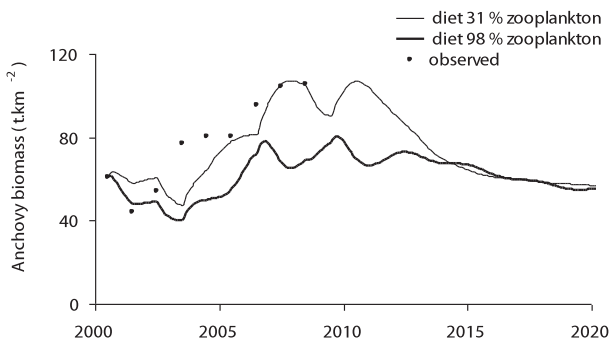


Figura 3.- Proyecciones de la biomasa de anchoveta para el horizonte 2000-2020, asumiendo la mortalidad por pesca del status quo constante ($F = 0,3$).

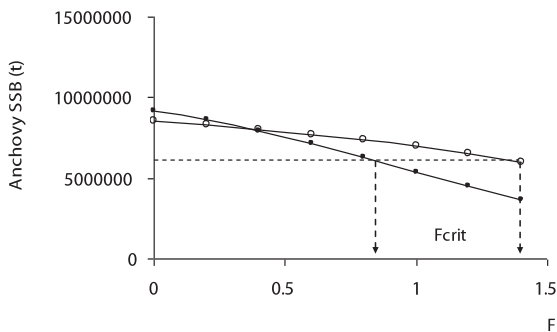


Figura 4.- Efecto de la mortalidad por pesca sobre la biomasa desovante de la anchoveta, usando dietas de anchoveta con 31 % (puntos) y 98 % (círculos) de zooplancton en el modelo ecotrófico multiespecífico.

EFFECTO DE LA MORTALIDAD POR PESCA SOBRE LA ANCHOVETA Y OTROS COMPONENTES DEL ECOSISTEMA

En el caso de la anchoveta, asumiendo una mortalidad por pesca constante, igual al statu quo ($F = 0,3$), las proyecciones muestran una estabilización de las biomásas alrededor de 60 t.km^{-2} (equivalente a unos 10 millones de toneladas) (Fig. 3). Cabe destacar, que con la dieta fitoplanctófaga se observó una relación inversa entre la anchoveta y el mesozooplancton, indicando una posible limitación trófica entre estos dos grupos. Por otro lado, con la dieta zooplanctófaga la anchoveta presentó oscilaciones de aproximadamente 2,5 años cuando $F > 0,8$, debido a fluctuaciones del macrozooplancton, con retardos temporales entre estos grupos.

Un incremento en la mortalidad por pesca, produjo una disminución de las biomásas de anchoveta (Fig. 4). En base a la relación biomasa desovante-reclutamiento de la anchoveta (R. GUEVARA-CARRASCO, com. pers.), se consideró como punto de referencia mínimo

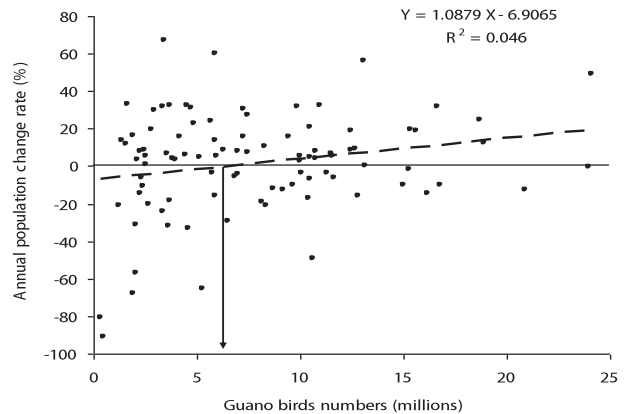


Figura 5.- Regresión lineal (línea punteada) entre las tasas anuales de cambio poblacional de aves guaneras y el tamaño poblacional. En promedio, valores menores a 6 millones de aves (flecha) producen tasas negativas.

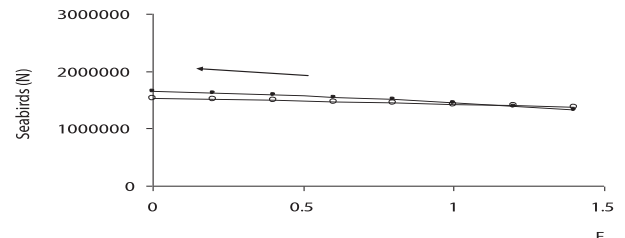


Figura 6.- Efecto de la mortalidad por pesca sobre la abundancia de aves guaneras, usando dietas de anchoveta con 31% (puntos) y 98% (círculos) de zooplancton. A menor pesca se incrementa la abundancia de aves guaneras (flecha).

precautorio seis millones de toneladas de biomasa desovante. Para este nivel, se determinó una mortalidad por pesca crítica entre $0,8$ y $1,5 \text{ año}^{-1}$, teniendo en cuenta las variaciones en la dieta de anchoveta, entre fitoplanctófaga y zooplanctófaga. Aunque históricamente se han estimado valores anuales de F de hasta 5 año^{-1} (PAULY et al. 1987), estimaciones posteriores muestran que los valores de F entre 1953-1981, suavizados con una media móvil de 13 meses, son menores a $1,1 \text{ año}^{-1}$ (PAULY y PALOMARES 1989). Entre 1962 y 2008, los valores de F han sido menores a $2,0 \text{ año}^{-1}$ (DÍAZ et al. 2010, J. CSIRKE, com. pers.).

Si bien una dieta zooplanctófaga permite soportar una mayor mortalidad por pesca, frente a las posibles variaciones en la dieta de anchoveta se debe promover un enfoque precautorio, adoptando el menor valor de F crítico.

El modelo también permitió investigar el efecto de la mortalidad por pesca sobre otros componentes del ecosistema. Al disminuir la mortalidad por pesca se observó un aumento en la biomasa de depredadores

tope. Este comportamiento fue similar usando los dos tipos de dietas de anchoveta (Figs. 6, 7), lo cual evidencia un amortiguamiento en la propagación de perturbaciones hacia altos niveles tróficos (YODZIS 1988).

En el caso de las aves guaneras se observó que con ausencia de pesca la población de aves en el modelo aumentaría aproximadamente entre 5-8% por década. Cabe señalar que en la realidad la recuperación ha sido mayor, como el incremento de 170% por década observado en los años 2000. Actualmente se estima que la población de aves guaneras (guanay, piquero y pelícano) ha superado los tres millones de individuos, sin embargo la población aún se encuentra en alto riesgo, dado que se requiere una recuperación a por lo menos 6 millones de individuos para evitar colapsos poblacionales (Fig. 5).

Se ha observado una competencia entre las aves y las pesquerías, que podría estar afectando la alimentación de las aves reproductoras (JORDÁN y FUENTES 1966, FUENTES 1971, TOVAR et al. 1987, GOYA 2000, BERTRAND et al. 2010 com. pers.). Pero no sólo la magnitud de la pesca, sino también el incremento en la capacidad de bodega (BOUCHON et al. 2000, FRÉON et al. 2008) podrían estar afectando la estructura espacial de los cardúmenes, y consecuentemente el comportamiento alimentario de las aves.

Por otro lado, con los niveles actuales de pesca, la tendencia de recuperación de las aves es positiva pero lenta, debido a que existen otros factores, como la pérdida de hábitats para reproducción y los eventos El Niño que evitan una recuperación continua de las poblaciones de aves.

Por lo tanto, además de tomar en consideración el consumo de anchoveta por las aves para el establecimiento de las cuotas de pesca, la reducción de la mortalidad por pesca no sería suficiente para lograr una rápida recuperación de las aves, sino también es necesario adoptar medidas de protección del hábitat, para evitar o reducir las interferencias con otras actividades humanas o con depredadores potenciales.

En el caso de los lobos marinos, el efecto positivo sobre la población fue mayor al disminuir la mortalidad por pesca, observándose que con ausencia de pesca la población de estos mamíferos aumentaría aproximadamente entre 9-15% por década. Cabe señalar que en la realidad la recuperación ha sido mayor, como el incremento de 136% por década observado en los años 2000. GUÉNETTE et al. (2006) simulaban incrementos en la población del lobo marino *Eumetopias jubatus* entre 38 y 94% por década en Alaska. Actualmente se estima que la población de lobos marinos (lobo fino

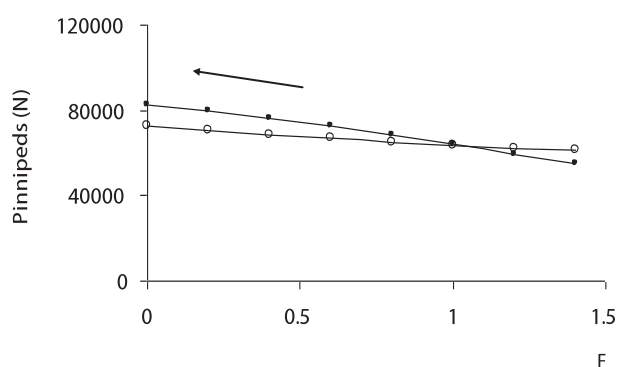


Figura 7.- Efecto de la mortalidad por pesca sobre la abundancia de lobos marinos, usando dietas de anchoveta con 31% (puntos) y 98% (círculos) de zooplancton. A menor pesca se incrementa la abundancia de lobos marinos (flecha).

y lobo chusco) ha superado los 120000 individuos, lo que representaría un bajo riesgo de colapso poblacional (E. GOYA, com. pers.).

Cabe señalar que el modelo ecotrófico multiespecífico requiere incluir mecanismos adicionales para mejorar el ajuste entre los datos observados y simulados de aves guaneras y lobos marinos. Por ejemplo, GUÉNETTE et al. (2008) usaron mediaciones entre el bonito y las aves guaneras para aumentar la vulnerabilidad de la anchoveta a las aves en presencia de bonito. En vista de que el modelo corresponde a una escala espacial grande que permite investigar sólo las tendencias generales de los depredadores tope, será necesario desarrollar modelos con resolución espacial fina para considerar el efecto de la distribución de la anchoveta sobre las colonias de aves y pinnípedos.

Conclusiones y recomendaciones

El modelo ecotrófico multiespecífico de los años 2000 permitió simular las biomásas de anchoveta y otros componentes del ecosistema (depredadores tope), comparando dos dietas de anchoveta. La dieta zooplánctofaga elevó el nivel trófico de la anchoveta de 2,35 a 3,36, pero produjo un menor ajuste entre las biomásas observadas y simuladas. Los depredadores tope en general no tuvieron un buen ajuste, por lo que se requiere una mayor calibración y refinamiento del modelo.

La relación inversa entre la mortalidad por pesca y la biomasa desovante, mostró que mortalidad por pesca (F) entre 0,8 y 1,5 año⁻¹ estarían asociadas a una biomasa desovante mínima precautoria de anchoveta, tomando en consideración sus relaciones multiespecíficas. Entre 1962 y 2008, los valores de F han sido menores a 2 año⁻¹ (DÍAZ et al. 2010, J. CSIRKE, com. pers.).

En concordancia con lo esperado teóricamente, se encontró una relación inversa entre la mortalidad por pesca y las poblaciones de aves guaneras y lobos marinos. Las tendencias de recuperación de las aves con los niveles actuales de pesca es positiva pero lenta, debido a la existencia de otros factores que inciden sobre su población, como la pérdida de hábitats y los eventos El Niño, que evitan una recuperación continua de las poblaciones de aves. Por lo tanto, además de tomar en consideración el consumo de anchoveta por las aves para la estimación de las cuotas de pesca, también es necesario establecer medidas de protección de sus hábitats.

En vista de la gran importancia de la anchoveta como componente clave del norte del Ecosistema de la Corriente de Humboldt, se recomienda seguir una estrategia de investigación de largo plazo para estudiar la anchoveta en su ecosistema considerando las recomendaciones planteadas por DICKIE y VALDIVIA (1981), ARNTZ y VALDIVIA (1985), PAULY (1987), CADDY y SHARP (1988), CSIRKE et al. (1989), CHÁVEZ et al. (2008), y particularmente modelar el ecosistema usando series de tiempo largas, como lo indican GUÉNETTE et al. (2008).

Respecto a la dieta de anchoveta, se requiere continuar con las mediciones de biovolúmenes individuales de especies peruanas de fitoplancton y zooplancton, así como usar métodos isotópicos para determinar el nivel trófico de la anchoveta. También sería de gran utilidad estimar la serie de tiempo de macrozooplancton con métodos acústicos.

Con el fin de entender mejor la dinámica de las aves guaneras, sería necesario construir modelos con resolución espacial fina. Estos modelos tendrían el objetivo de relacionar la disponibilidad local de anchoveta con el crecimiento poblacional de las aves en colonias seleccionadas. Para evitar el "Síndrome de cambio de línea base" (en inglés: *Shifting baseline syndrome*) (PAULY 1995), también sería necesario reconstruir las series de tiempo de aves y mamíferos de varias décadas atrás, así como realizar análisis de viabilidad poblacional para la anchoveta, aves guaneras y lobos marinos.

Agradecimientos.- Se agradece a ASTRID JARRE por su acertado asesoramiento y revisión del presente informe. A CLAUDIA WOSNITZA-MENDO, SALVADOR PERALTILLA, CARLOS GOICOCHEA, JUAN ARGÜELLES, ERICH DÍAZ, EDWARD BARRIGA, LUIS QUIPÚZCOA, SONIA SÁNCHEZ, DANIEL QUISPE, MIGUEL ÑIQUEM y MARTÍN SALAZAR, por sus valiosos comentarios e información proporcionada. A AGRORURAL por la información sobre abundancia de aves guaneras y especialmente a JORGE CSIRKE por la revisión del manuscrito.

Referencias

- ARNTZ WE, VALDIVIA J. 1985. Visión integral del problema "El Niño": introducción. En: "El Niño" su impacto en la fauna marina. pp. 5-10. Bol. Inst. Mar Perú. Vol. Ext. 222 pp.
- BOUCHON M, CAHUIN S, DIAZ E, ÑIQUEM M. 2000. Captura y esfuerzo pesquero de la pesquería de anchoveta peruana (*Engraulis ringens*). Bol Inst. Mar Perú. 19:109-115.
- BERTRAND S, GOYA E, SILVA J. 2010. Pescadores y aves marinas compitiendo por el mismo recurso: estrategias de forrajeo, interacciones y consecuencias. Bol. Inst. Mar Perú 25 (1-2):39-44.
- CADDY JE, SHARP GD. 1988. Un marco ecológico para la investigación pesquera. FAO Doc. Tco. Pesca. (283):155 pp.
- CHÁVEZ 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.
- CHRISTENSEN V, WALTERS CJ, PAULY D. 2005. Ecopath with Ecosim: a user's guide. Fisheries Centre Research Reports 12, 154 pp.
- CSIRKE J, MENDO J, ZUZUNAGA J, CARDENAS G, MUCK P, CHAVEZ F. 1989. Informe del taller de trabajo sobre modelos para la predicción del rendimiento en el sistema de afloramiento Peruano. p. 1-13. In: Pauly D, Muck P, Mendo J, Tsukayama I. (Eds.), The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18. 438 pp.
- DÍAZ E, GARCÍA C, ESPINOZA D, GUEVARA-CARRASCO R, CSIRKE J, ÑIQUEM M, VARGAS N, ARGÜELLES J. 2010.- Evaluación del stock norte - centro de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens* Jenyns) por un modelo estadístico estructurado por edades. Bol Inst Mar Perú. 25(1-2):57-61.
- DICKIE LM, VALDIVIA J. 1981. Investigación cooperativa de la anchoveta y su ecosistema (ICANE) entre Perú y Canadá. Bol. Inst. Mar Peru. Vol. Ext. I-XII.
- ESPINOZA P, BERTRAND A. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. Progress in Oceanography. 79:215-227.
- FAO. 2003. The ecosystem approach to fisheries. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries. (4):112.
- FIELD JC, FRANCIS RC, AYDIN K. 2006. Top-down modelling and bottom-up dynamics: Linking a fisheries-based ecosystem model with climate hypotheses in the Northern California Current. Progress in Oceanography 68:238-270.
- FRÉON P, BOUCHON M, MULLON C, GARCÍA C, ÑIQUEM M. 2008. Interdecadal variability of anchoveta abundance and overcapacity of the fishery in Peru. Progress in Oceanography 79:401-412.
- FRÉON P, BERTRAND S, BOUCHON M, ÑIQUEM M. 2008. Adaptive management in pelagic fisheries. Fact Sheet 9 of the EUR-OCEANS network. <http://www.eur-oceans.eu/WP9/Factsheets/FS9/FS9.pdf>.
- FUENTES H. 1971. La mortandad de aves marinas en 1965. Tesis para biólogo. Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa. Perú.

- GOYA E. 2000. Abundancia de aves guaneras y su relación con la pesquería de anchoveta peruana de 1953 a 1999. *Bol. Inst. Mar Perú* 19(1-2): 125-131.
- GUÉNETTE S, CHRISTENSEN V, PAULY D. 2008. Trophic modelling of the Peruvian upwelling ecosystem: Towards reconciliation of multiple datasets. *Progress in Oceanography* 79:326-335.
- GUÉNETTE S, HEYMANS S, CHRISTENSEN V, TRITES A. 2006. Ecosystem models show combined effects of fishing, predation, competition and ocean productivity on Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63: 2495-2517.
- JARRE A, PATERSON B, MOLONEY CL, MILLER DCM, FIELD JG, STARFIELD AM. 2008. Knowledge-based systems as decision support tools in an ecosystem approach to fisheries: Comparing a fuzzy-logic and a rule-based approach. *Progress in Oceanography* 79:390-400.
- JORDÁN R, FUENTES H. 1966. Las poblaciones de aves guaneras y su situación actual. *Informe Instituto del Mar del Perú, Callao*, 10:1-31.
- MARZLOFF M. 2007. Exploration de la structure trophique de l'écosystème marin côtier du Pérou et des effets de la pêche à l'aide du modèle OSMOSE. Mémoire pour Diplôme d'Agronomie Approfondie (DAA). Agrocampus Rennes. 47 pp.
- PAULY D. 1987. Managing the Peruvian upwelling ecosystem: a synthesis. p. 325-342. In: Pauly, D., Tsukayama, I. (Eds). *The Peruvian Anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Change*. ICLARM Studies and Reviews, vol. 15. 351 pp.
- PAULY D, PALOMARES ML, GAYANILO FC. 1987. VPA estimates of the monthly population length composition, recruitment, mortality, biomass and related statistics of Peruvian anchoveta, 1953 to 1981. p. 142-166. In: Pauly D., Tsukayama I. (Eds). *The Peruvian Anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Change*. ICLARM Studies and Reviews, vol. 15. 351 pp.
- PAULY D, PALOMARES ML. 1989. New estimates of monthly biomass, recruitment and related statistics of anchoveta (*Engraulis ringens*) off Peru (4-14 S), 1953-1985. p. 189-206. In: Pauly D., Muck P., Mendo J., Tsukayama I. (Eds.), *The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions*. ICLARM Conference Proceedings 18. 438 pp.
- PAULY D. 1995. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology and Evolution*. 10:430.
- PURCA S. 2005. Variabilidad temporal de baja frecuencia en el Ecosistema de la Corriente Humboldt frente a Perú. Tesis de Doctorado. Universidad de Concepción, Chile.
- TAM J, TAYLOR MH, BLASKOVIC V, ESPINOZA P, BALLÓN RM, DÍAZ E, WOSNITZA-MENDO C, ARGÜELLES J, PURCA S, AYÓN P, QUIPÚZCOA L, GUTIÉRREZ D, GOYA E, OCHOA N, WOLFF M. 2008. Trophic modeling of the Northern Humboldt Current Ecosystem, Part I: Comparing trophic linkages under La Niña and El Niño conditions. *Progress in Oceanogr.* 79:352-365.
- TAYLOR MH, TAM J, BLASKOVIC V, ESPINOZA P, BALLÓN RM, WOSNITZA-MENDO C, ARGÜELLES J, DÍAZ E, PURCA S, OCHOA N, AYÓN P, GOYA E, GUTIÉRREZ D, QUIPÚZCOA L, WOLFF M. 2008. Trophic modeling of the Northern Humboldt Current Ecosystem, Part II: Elucidating ecosystem dynamics from 1995 to 2004 with a focus on the impact of ENSO. *Progress in Oceanogr.* 79:366-378.
- TOVAR H., GUILLÉN V, NAKAMA ME. 1987. Monthly population size of three guano bird species of Perú, 1953 to 1992. p. 208-218. In: Pauly D., Tsukayama I. (Eds.). *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: Three decades of change*. ICLARM Studies and Reviews 15. 351 pp. IMARPE, GTZ, ICLARM, Manila, Philippines.
- YODZIS P. 1988. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments. *Ecology*. 69:508-515.
- ZABEL R W, HARVEY CJ, KATZ SL, GOOD TP, LEVIN PS. 2003. Ecologically Sustainable Yield. *Am. Scientist*. 91:150-154.