El cormorán neotropical (*Nannopterum brasilianum*) como potencial indicador de cambios tróficos en la corriente de Humboldt

The Neotropic cormorant (*Nannopterum brasilianum*) as a potential indicator of trophic changes in the Humboldt Current

Sergio Gonzales[1]*

1 Laboratorio de Ciencias del Mar, Facultad de Ciencias e Ingeniería, Universidad Peruana Cayetano Heredia. Lima, Perú.

SOUTH SUSTAINABILITY

Citar como: Gonzales, S. (2026). «El cormorán neotropical (*Nannopterum brasilianum*) como potencial indicador de cambios tróficos en la corriente de Humboldt». *South Sustainability*, 7(2), e179.
DOI: https://doi.org/10.21142/SS-0702-2026-e179

Recibido: 4/9/2026
Revisado por pares
Aceptado: 3/11/2026

© El autor, 2026. Publicado por la Universidad Científica del Sur (Lima, Perú)

*E-mail de correspondencia:
sergio.gonzales.d@upch.pe

Editor asociado:
Jose Eduardo Serrano-Villavicencio

RESUMEN

El Niño-Oscilación del Sur (ENSO) reorganiza la estructura trófica de los ecosistemas de surgencia, pero las respuestas del subsistema costero-demersal del Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH) siguen poco estudiadas frente al énfasis en el componente pelágico. Se evaluó la respuesta trófica del cormorán neotropical (*Nannopterum brasilianum*), un depredador costero generalista, entre una fase fría (La Niña 2022) y una fase cálida (El Niño costero 2023) en el terminal marítimo de Perú LNG en Melchorita, sur del Perú. Se analizaron 916 egagrópilas mediante la identificación de otolitos. La dieta se expresó como porcentaje numérico (%N), frecuencia de ocurrencia (%O) e índice de importancia relativa (%IRI), y su composición se evaluó con PERMANOVA y NMDS. La dieta se diversificó entre fases: la riqueza pasó de 9 a 24 taxones, y el esciénido demersal *Stellifer minor*, dominante en ambas fases, cedió importancia (%N: de 70.7 a 48.5), mientras aumentaron las presas costeras y neríticas, sobre todo *Sciaena deliciosa* y *Odontesthes regia*. El PERMANOVA detectó efectos significativos de la fase, la temperatura superficial del mar y el caudal del río, y el NMDS mostró la divergencia entre las fases. Las principales presas que aumentaron son propias del SCH, un patrón consistente con su reacomodo espacial y su concentración costera bajo El Niño, y no con un reemplazo por especies termófilas. Estos resultados indican plasticidad trófica en un depredador costero-demersal y sugieren su potencial como indicador complementario, hipótesis que requiere validación mediante muestreos independientes de presas.

Palabras clave: *El Niño costero, plasticidad trófica, Sistema de la Corriente de Humboldt, peces demersales, aves marinas*

ABSTRACT

The El Niño–Southern Oscillation (ENSO) restructures the trophic organization of upwelling ecosystems; however, the response of the coastal-demersal subsystem of the Humboldt Current System (HCS) remains poorly understood relative to the attention given to its pelagic component. The trophic response of the Neotropic cormorant (*Nannopterum brasilianum*), a generalist coastal predator, was assessed between a cold phase (the 2022 La Niña) and a warm phase (the 2023 coastal El Niño) at the Peru LNG marine terminal in Melchorita, southern Peru. A total of 916 pellets were analyzed via otolith identification. Diet was expressed as numerical percentage (%N), frequency of occurrence (%O) and percent index of relative importance (%IRI), and its composition was tested using PERMANOVA and NMDS. Diet diversified between phases, as prey richness rose from 9 to 24 taxa. While the sciaenid *Stellifer minor* remained dominant in both phases, its importance declined (%N: 70.7 to 48.5), and coastal and neritic prey, mainly *Sciaena deliciosa* and *Odontesthes regia*, increased. PERMANOVA detected significant effects of phase, sea surface temperature and river discharge, while NMDS revealed divergence among phases. The main prey that increased were resident HCS species, a pattern consistent with coastal redistribution and concentration under El Niño, rather than with replacement by thermophilic species. These results indicate trophic plasticity in a coastal demersal predator and suggest its potential as a complementary indicator, a hypothesis requiring validation through independent prey surveys.

Keywords: *coastal El Niño, trophic plasticity, Humboldt Current System, demersal fish, seabirds*

1. Introducción

La variabilidad climática influye cada vez más en los sistemas marinos (Doney *et al*., 2012), y El Niño-Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés) es uno de los modos interanuales de mayor impacto sobre la estructura y función de los ecosistemas (Wang *et al*., 2017). Además de los eventos de la cuenca del Pacífico central y oriental, la costa de Perú y Ecuador experimenta un tipo local, el denominado El Niño costero, que se distingue por su evolución, patrón espacial, dinámica e impactos; el evento de 2023 fue uno de los más intensos de las últimas cuatro décadas (Peng *et al*., 2024). En los sistemas de surgencia oriental, como el Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH), estas perturbaciones elevan la temperatura superficial del mar (Chavez *et al*., 2008). El calentamiento intensifica la estratificación de la columna de agua, limita el afloramiento de nutrientes (Barber y Chavez, 1983) y reorganiza las vías tróficas desde su base (Montecino y Lange, 2009). La respuesta de los recursos pelágicos a este forzamiento de abajo hacia arriba (*bottom-up*) es rápida (Ñiquen y Bouchon, 2004) y se refleja en cambios en la distribución, abundancia y disponibilidad de las especies presa que sustentan a los depredadores superiores (Bertrand *et al*., 2008).

Los depredadores marinos superiores, y en particular las aves marinas, son reconocidos como centinelas del estado y la variabilidad del ecosistema (Cairns, 1988; Parsons *et al*., 2008). Su valor como indicadores se debe a que se desplazan sobre amplias áreas e integran información trófica a múltiples escalas espaciales y temporales (Hazen *et al*., 2019), de modo que los cambios en su ecología de forrajeo reflejan las condiciones del ambiente marino. Entre los parámetros disponibles, el éxito reproductivo de algunas especies refleja la densidad local de sus presas (Piatt *et al*., 2007), mientras que la dieta ofrece una lectura directa de la disponibilidad del recurso y, en los depredadores generalistas, de los taxones más abundantes (Einoder, 2009), lo que permite rastrear la respuesta de la biota marina a las perturbaciones ambientales (Paiva *et al*., 2015). Debido a que cada gremio de forrajeo responde a cambios en un componente distinto del ecosistema (Parsons *et al*., 2008), un depredador que explote varios de esos compartimentos, como los sistemas nerítico, estuarino y demersal, puede integrar sus señales de cambio.

En el SCH, la investigación sobre interacciones tróficas se ha centrado históricamente en especies de alta importancia económica y ecológica (Jahncke *et al*., 2004). En concreto, la anchoveta (*Engraulis ringens*) y las aves guaneras que dependen de ella han dominado los estudios tróficos durante décadas (Jahncke *et al*., 1997; Tam *et al*., 2008; Taylor *et al*., 2008a). Este enfoque, central en la gestión pesquera, ha sesgado el conocimiento hacia el subsistema pelágico. Sin embargo, El Niño actúa de forma distinta sobre el subsistema demersal (Espino, 1990), que también se reorganiza de manera compleja: en Bahía Independencia (14° S), el evento de 1997-1998 elevó la temperatura y la oxigenación, perjudicó a parte de la comunidad bentónica mientras favorecía a otras especies como la concha de abanico, y desplazó hacia la costa a los peces depredadores pelágicos (Taylor *et al*., 2008b). Pese a ello, las respuestas de estas comunidades a la variabilidad climática se han estudiado poco desde la perspectiva de sus depredadores. Comprender cómo se adaptan a eventos como El Niño los depredadores que no dependen exclusivamente de la anchoveta es necesario para una visión integral de la resiliencia del ecosistema (Thrush y Dayton, 2010).

El cormorán neotropical (*Nannopterum brasilianum*) es un modelo adecuado para abordar este vacío. A diferencia de las aves guaneras pelágicas, es un depredador generalista que forrajea sobre todo en aguas costeras someras y estuarios (Barquete *et al*., 2008; Conde-Tinco y Iannacone, 2013; Lozano-Sanllehi y Zavalaga, 2021). Captura sus presas por buceo de persecución desde la superficie y también se ha registrado que realiza buceo en picada (*plunge-diving*), lo que le permitiría acceder a peces poco disponibles para otras especies del gremio (Duffy *et al*., 1986). Sus viajes de alimentación se concentran cerca de la colonia, y explota tanto el fondo como la columna de agua (Quintana *et al*., 2004), a menudo en aguas de menos de 2 m de profundidad (Duffy *et al*., 1986). Su dieta, dominada por peces demersales y bentónicos locales, refleja la comunidad íctica de ese compartimento costero (Barquete *et al*., 2008; Lozano-Sanllehi y Zavalaga, 2021), y su plasticidad trófica le permite ajustar el espectro de presas ante cambios en la disponibilidad del recurso (Barquete *et al*., 2008; Tette-Pomarico *et al*., 2020). Dado que este subsistema es sensible tanto a las anomalías oceanográficas como a las influencias terrestres, entre ellas las descargas fluviales (Acha *et al*., 2004), sus depredadores pueden ofrecer información de alta resolución sobre su estado.

En consecuencia, el presente estudio examinó la respuesta trófica de *N. brasilianum* a El Niño costero de 2023 en Melchorita, sur del Perú. Específicamente, se caracterizó la composición de su dieta mediante la identificación de otolitos en egagrópilas, y se evaluó su variación entre una fase fría (La Niña 2022) y una fase cálida (El Niño costero 2023) en los componentes demersal, estuarino y pelágico-nerítico de la comunidad de presas, en relación con la temperatura superficial del mar, su anomalía y el caudal del río. Dado que una diversificación de la dieta bajo El Niño podría originarse tanto en la llegada de especies de aguas tropicales como en la redistribución costera de presas propias del SCH, se evaluó cuál de estos dos escenarios mejor describe el cambio observado. Estos datos proporcionan una línea base sobre el uso de los recursos tróficos por parte de la especie y sobre la respuesta del subsistema costero-demersal del SCH a la variabilidad climática interanual.

 DOI: 10.21142/SS-0702-2026-e179

2. Materiales y métodos

2.1. Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en la infraestructura marina del terminal portuario de Perú LNG Melchorita (13.256° S, 76.309° O), ubicado en el kilómetro 169 de la carretera Panamericana Sur (Figura 1).

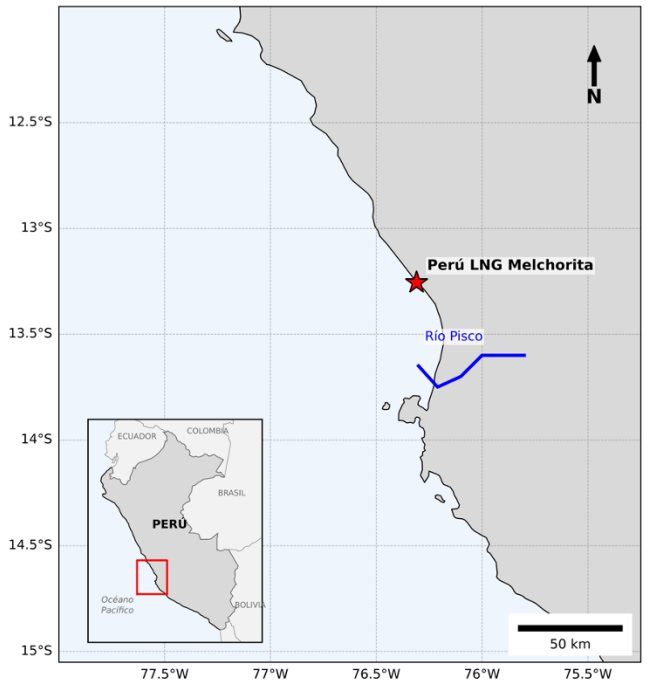

Figura 1. Ubicación del área de estudio, con el punto de muestreo (Perú LNG Melchorita) y la desembocadura del río Pisco

2.2. Análisis de egagrópilas

Se analizaron 916 egagrópilas de *N. brasilianum* (426 en la fase fría y 490 en la fase cálida), colectadas en 16 muestreos realizados entre enero de 2022 y noviembre de 2023 en las zonas de percha de las instalaciones portuarias de Perú LNG. En el campo, cada egagrópila se guardó por separado en una bolsa de plástico con cierre hermético y se transportó en un cooler con hielo hasta el laboratorio, donde se conservó a -40 °C para detener su degradación (Jobling y Breiby, 1986).

Para su procesamiento, cada egagrópila se descongeló y se colocó en una placa de Petri con agua para ablandar la matriz mucosa y separar los restos duros. Una vez extraídos, los otolitos se limpiaron, se secaron al sol y se almacenaron en viales para su identificación al nivel taxonómico más bajo posible con guías especializadas (García-Godos, 2001; Oré-Villalba, 2017), con el fin de determinar la composición de la dieta y la abundancia numérica de cada especie presa. Cada egagrópila se etiquetó y sus datos se registraron en una hoja de cálculo.

2.3. Análisis de datos

Para evaluar las diferencias en la dieta de *N. brasilianum* entre la fase fría (La Niña 2022) y la fase cálida (El Niño costero 2023) se analizaron los conteos de presas de cada muestreo. Se denomina «fase» a cada uno de los dos periodos de muestreo, definidos por la condición oceanográfica predominante: fría en 2022 y cálida en 2023. La dieta fue expresada como porcentaje numérico (%N), frecuencia de ocurrencia (%O) e índice de importancia relativa porcentual (%IRI, calculado como %N × %O al no estimarse la biomasa) (Pinkas *et al*., 1971). Asimismo, la riqueza de presas se comparó a igual número de egagrópilas mediante rarefacción basada en incidencia, con el paquete iNEXT (v. 3.0.2) (Chao *et al*., 2014; Hsieh *et al*., 2016). La composición de la dieta de cada muestreo se representó en un gráfico de barras apiladas. Para mejorar la legibilidad, se representaron por separado las ocho especies presa más abundantes (según su abundancia numérica promedio a lo largo de todo el estudio) y las restantes se agruparon en una categoría «Otros». La evolución mensual de las variables ambientales (TSM, ATSM y caudal del río) durante 2022-2023 se representó en una figura con varios paneles. Las figuras 2-4 fueron generadas con el paquete ggplot2 (Wickham, 2016) en R.

Los valores mensuales de TSM y ATSM provienen de la estación costera de Pisco del Instituto del Mar del Perú (Imarpe) y se calculan a partir de registros diarios; la ATSM corresponde a la anomalía respecto de la climatología 1981-2010. El caudal mensual del río Pisco se calculó como el promedio de los registros horarios de la estación hidrométrica automática Letrayoc (código 213403; 13.640° S, 75.720° O; 683 m.s.n.m.), operada por el Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología del Perú (Senamhi), a través del Sistema Nacional de Información de Recursos Hídricos de la Autoridad Nacional del Agua (ANA). Esta fue la única estación hidrométrica de la zona con registro disponible durante el periodo de estudio, por lo que su caudal se utilizó como indicador de la descarga fluvial regional. El caudal se incluyó porque las descargas fluviales forman frentes estuarinos que concentran la producción biológica en la franja costera (Acha *et al*., 2004). En los muestreos de dos meses, las variables ambientales corresponden al promedio de ambos.

Para evaluar los factores asociados a la composición de la dieta se realizó un análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA; Anderson, 2001) con la función adonis2 del paquete vegan (v. 2.7-6) en R (v. 4.6.0) (Oksanen *et al*., 2026; R Core Team, 2026). Se aplicó la transformación de Hellinger, que estandariza los conteos y reduce el peso de las especies dominantes, y se empleó la distancia euclidiana, apropiada para dicha transformación (Legendre y Gallagher, 2001). El modelo evaluó los efectos marginales del factor categórico «Fase» y de las variables ambientales continuas (TSM, ATSM y caudal), y la significancia de cada término se estimó mediante 999

permutaciones. Dado que el régimen ENSO está asociado por definición a las anomalías térmicas, «Fase» y las covariables térmicas (TSM, ATSM) no son estadísticamente independientes; por ello, «Fase» se interpretó como un proxy categórico del régimen oceanográfico. La homogeneidad de la dispersión multivariada entre fases se evaluó con las funciones betadisper y permutest del mismo paquete, a partir de las distancias de cada muestreo al centroide de su fase (999 permutaciones; Anderson, 2006). La diferencia de composición entre fases también se evaluó mediante la prueba Tw^2, una versión multivariada de la prueba t de Welch basada en distancias que no asume igualdad de dispersión entre grupos (Alekseyenko, 2016). Su significancia se evaluó mediante todas las asignaciones posibles de los muestreos a las fases (11 440 permutaciones). Para visualizar las diferencias detectadas por el PERMANOVA, se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) en dos dimensiones sobre la misma matriz de distancias, con la función metaMDS del mismo paquete.

3. Resultados

3.1. Condiciones ambientales

Las dos fases del estudio contrastaron en cuanto a las condiciones oceanográficas costeras. En 2022 predominaron las anomalías negativas de la temperatura superficial del mar (TSM) (9 de 12 meses), con un mínimo de -3.8 °C en abril. En 2023 predominaron las anomalías positivas (10 de 12 meses), con máximos de +2.1 y +2.0 °C en julio y agosto (Figura 2A, B). El caudal del río fue mayor en 2023 que en 2022, especialmente entre enero y marzo (Figura 2C).

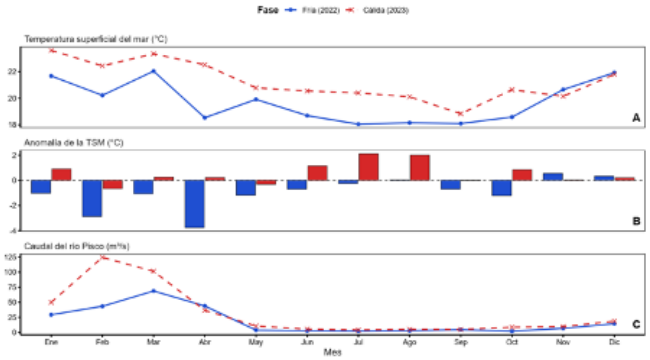

Figura 2. Contraste en las condiciones ambientales entre la fase fría (La Niña 2022, azul) y la fase cálida (El Niño costero 2023, rojo) en la zona de estudio. Los paneles muestran la evolución mensual de (A) la temperatura superficial del mar (TSM, °C), (B) la anomalía de la TSM (ATSM, °C) y (C) el caudal del río Pisco (m^3/s).

3.2. Composición general y cambio en la dieta

Se identificaron 6409 otolitos correspondientes a 24 taxones (Tabla S1), con predominio numérico de la familia Sciaenidae. La composición cambió entre las dos fases (Figura 3, Tabla 1). En la fase fría (2022), la dieta estuvo dominada por *Stellifer minor*, que concentró la mayor parte de la importancia relativa (%IRI = 96.71). En la fase cálida (2023), su aporte disminuyó, aunque siguió siendo la presa principal (%N: de 70.67 a 48.49; %O: de 72.30 a 40.61; %IRI: de 96.71 a 76.90). Este descenso se acompañó de un aumento de la riqueza de presas (de 9 a 24 taxones) y del ascenso de las presas costeras y neríticas. Con el mismo número de egagrópilas (426), la rarefacción estimó 23.1 taxones en la fase cálida (IC 95 %: 17.8-28.3) frente a 9.0 en la fase fría (IC 95 %: 8.3-9.7), con una

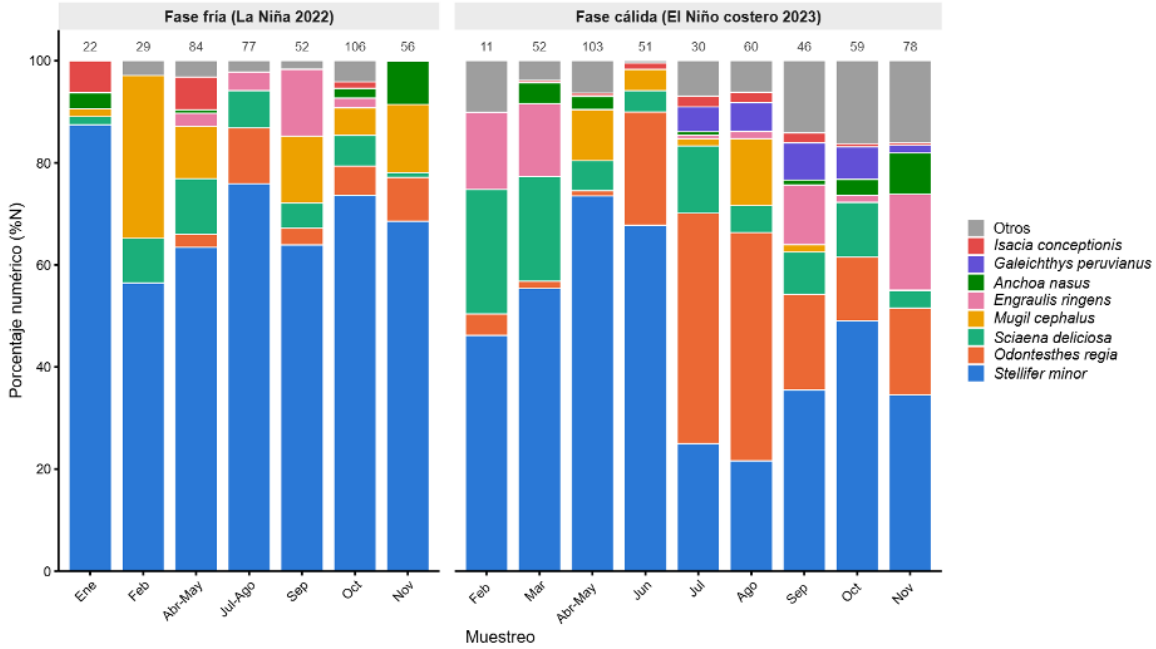

Figura 3. Composición de la dieta del cormorán neotropical (*Nannopterum brasilianum*) por muestreo en la fase fría (La Niña 2022; 426 egagrópilas, 9 taxones) y la fase cálida (El Niño costero 2023; 490 egagrópilas, 24 taxones), según el porcentaje numérico (%N). Se muestran las ocho presas más abundantes; «Otros» agrupa los taxones restantes. El número sobre cada barra indica el número de egagrópilas del muestreo.

 DOI: 10.21142/SS-0702-2026-e179

cobertura de muestreo de 0.99 y 1.00, respectivamente. Por importancia relativa, las que más aumentaron fueron *Sciaena deliciosa* (%IRI: de 0.67 a 8.68) y *Odontesthes regia* (%IRI: de 0.42 a 5.92), que pasaron a ser los principales componentes de la dieta después de *S. minor* (Tabla 1). En la mayoría de las presas secundarias, el aumento fue proporcionalmente mayor en la frecuencia de ocurrencia que en el porcentaje numérico (por ejemplo, *S. deliciosa*: %O de 5.63 a 26.12 frente a %N de 6.28 a 8.51; *Menticirrhus ophicephalus*: %O de 0.47 a 10.82 frente a %N de 0.33 a 2.29). La anchoveta *E. ringens* también aumentó, pero se mantuvo como una presa secundaria: su %N se triplicó (de 2.54 a 7.74), su frecuencia de ocurrencia pasó de 3.05 a 8.98 y su %IRI de 0.15 a 2.71 (Tabla 1).

3.3. Análisis multivariado de la composición de la dieta

El PERMANOVA detectó un efecto significativo del factor «Fase» ($F = 2.639$; $R^2 = 0.106$; $p = 0.013$) y de dos variables ambientales, la TSM ($F = 3.496$; $R^2 = 0.140$; $p = 0.006$) y el caudal ($F = 2.972$; $R^2 = 0.119$; $p = 0.015$). La ATSM no fue significativa ($F = 1.910$; $p = 0.061$). Como la prueba es marginal, la variación que comparte con «Fase» y con la TSM no se asigna a ningún término, por lo que su falta de significancia no implica la ausencia de relación entre la anomalía térmica y la dieta (Tabla 2). La dispersión multivariada difirió entre fases (PERMDISP: $F = 8.65$; $p = 0.009$), con una distancia media al centroide de 0.31 en la fase fría y de 0.42 en la fase cálida. La diferencia en la composición de la dieta entre fases se mantuvo con la prueba de Tw^2, que no asume igual dispersión ($Tw^2 = 4.08$; $p = 0.002$). El NMDS mostró la misma divergencia entre fases, con una solución de dos dimensiones y un estrés de 0.1028, lo que indica una representación adecuada de las distancias. Los muestreos de cada fase ocuparon regiones distintas de la ordenación, con superposición parcial y mayor dispersión en la fase cálida (Figura 4).

Tabla 1. Composición de la dieta del cormorán neotropical (*Nannopterum brasilianum*) por fase, expresada como porcentaje numérico (%N), frecuencia de ocurrencia (%O) e índice de importancia relativa porcentual (%IRI).

Especie	%N (2022)	%O (2022)	%IRI (2022)	%N (2023)	%O (2023)	%IRI (2023)
Stellifer minor	70.67	72.30	96.71	48.49	40.61	76.90
Sciaena deliciosa	6.28	5.63	0.67	8.51	26.12	8.68
Mugil cephalus	8.60	11.03	1.80	3.96	5.92	0.92
Odontesthes regia	5.29	4.23	0.42	14.29	10.61	5.92
Anchoa nasus	1.98	2.82	0.11	3.53	8.78	1.21
Isacia conceptionis	1.98	2.11	0.08	0.82	5.10	0.16
Engraulis ringens	2.54	3.05	0.15	7.74	8.98	2.71
Prionotus stephanophrys	2.32	1.64	0.07	0.71	0.82	0.02
Menticirrhus ophicephalus	0.33	0.47	<0.01	2.29	10.82	0.97
Trachinotus paitensis	0.00	0.00	0.00	0.04	0.20	<0.01
Cynoscion analis	0.00	0.00	0.00	0.82	2.45	0.08
Paralonchurus peruanus	0.00	0.00	0.00	3.40	8.98	1.19
Chirodactylus variegatus	0.00	0.00	0.00	0.09	0.82	<0.01
Scartichthys gigas	0.00	0.00	0.00	1.96	8.57	0.66
Genypterus maculatus	0.00	0.00	0.00	0.02	0.20	<0.01
Cheilotrema fasciatum	0.00	0.00	0.00	0.15	0.82	<0.01
Aphos porosus	0.00	0.00	0.00	0.02	0.20	<0.01
Syngnathus auliscus	0.00	0.00	0.00	0.04	0.20	<0.01
Cheilopogon heterurus	0.00	0.00	0.00	0.11	0.61	<0.01
Chromis crusma	0.00	0.00	0.00	0.38	1.22	0.02
Galeichthys peruvianus	0.00	0.00	0.00	2.54	5.51	0.55
Myctophum aurolaternatum	0.00	0.00	0.00	0.02	0.20	<0.01
Leuroglossus stilbius	0.00	0.00	0.00	0.02	0.20	<0.01
Pseudupeneus grandisquamis	0.00	0.00	0.00	0.07	0.20	<0.01

Tabla 2. Resultados del PERMANOVA sobre la composición de la dieta tras la transformación de Hellinger. gl: grados de libertad; SC: suma de cuadrados. Los R^2 se expresan respecto de la variación total (SC = 2.970; 15 gl); debido a la colinealidad entre términos, los valores marginales no suman ese total.

Fuente de variación	gl	SC	R^2	F	p-valor
Fase	1	0.314	0.106	2.639	0.013 *
TSM	1	0.416	0.140	3.496	0.006 **
ATSM	1	0.227	0.076	1.910	0.061
Caudal	1	0.353	0.119	2.972	0.015 *
Residual	11	1.308	0.441		
Total	15	2.970	1.000		

* p < 0.05; ** p < 0.01.

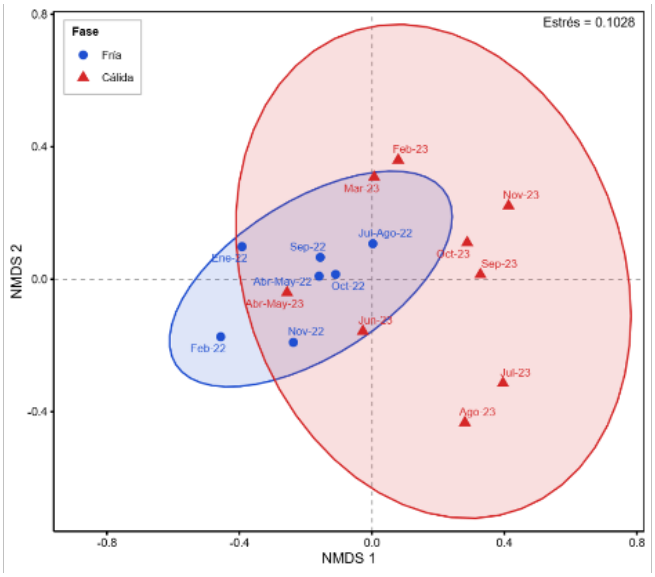

Figura 4. Ordenación por escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de la dieta del cormorán neotropical (*Nannopterum brasilianum*) en la fase fría (La Niña 2022, azul) y la fase cálida (El Niño costero 2023, rojo). Estrés = 0.1028.

4. Discusión

Este estudio cuantificó el cambio en la dieta de *N. brasilianum* asociado a la transición de La Niña (2022) a un intenso El Niño costero (2023). Sin embargo, al comparar una sola fase por régimen, el diseño no permitió atribuir el cambio al régimen de El Niño de forma causal, por lo que los patrones descritos se interpretan como consistentes con las condiciones de la fase cálida. Las principales presas coinciden en parte con las registradas para la especie en la costa peruana: frente a Pisco, *S. minor* ya figuraba entre sus presas (Galarza-Minaya, 1968), y en Lima la dieta incluyó *Anchoa nasus* y *S. minor* (Porras-Parra *et al*., 2024). Dado que la disponibilidad de presas no se midió, los mecanismos que se discuten a continuación se plantean como hipótesis compatibles con el consumo observado.

En la fase fría, la dieta estuvo dominada por el esciénido demersal *S. minor*, propio de fondos costeros arenosos y fangosos (Chirichigno y Cornejo, 2001). Su menor aporte en la fase cálida es consistente con dos efectos de El Niño sobre el ecosistema demersal: el aumento de la temperatura del fondo por la profundización de la termoclina y el desplazamiento de especies de aguas someras hacia profundidades mayores, que reduce su concentración y disponibilidad (Espino, 1990). En cambio, el incremento de *S. deliciosa*, una especie común en el área del SCH (Chirichigno y Cornejo, 2001), correspondería a un reajuste lateral dentro del gremio demersal y podría reflejar la reorientación del forrajeo hacia el esciénido más accesible tras la disminución de *S. minor*.

En el componente estuarino, *Mugil cephalus*, especie ligada a las descargas fluviales (Whitfield *et al*., 2012) y registrada en la dieta de cormoranes en sistemas influenciados por ríos (Tette-Pomarico *et al*., 2020), también perdió importancia en la fase cálida. La mayor descarga fluvial de 2023 podría haber modificado la extensión de las aguas de baja salinidad y, con ella, la distribución de *M. cephalus* respecto del área de percha. Esta hipótesis es consistente con su ausencia en los muestreos de mayor caudal (febrero y marzo de 2023) y con su reaparición al disminuir la descarga.

El aumento del pejerrey *O. regia* y, en menor medida, de *E. ringens* sugiere un mecanismo distinto: la compresión costera de su hábitat. La distribución de la anchoveta depende de la extensión de las aguas costeras frías (Bertrand *et al*., 2008), y en las primeras etapas de El Niño la especie se acerca a la costa y se concentra mayormente dentro de los 30 km, para luego desplazarse hacia el sur y hacia una mayor profundidad (Ñiquen y Bouchon, 2004). Un repliegue costero similar podría haber concentrado a *O. regia* en aguas someras, de modo que esta especie estuviera más accesible para un depredador de buceo somero pese a la menor productividad general. Su aumento en la dieta contrasta con la caída de los desembarques de pejerrey en Ilo durante El Niño 1997-1998, periodo en que la especie modificó su distribución (Treviño *et al*., 1999). Esta aparente paradoja se resolvería si su concentración costera aumentara la accesibilidad local, aun cuando su abundancia total disminuyera.

En conjunto, los cambios demersales y pelágico-neríticos son consistentes con la idea de que la diversificación de la dieta provino principalmente del reacomodo espacial de presas propias del SCH, concentradas cerca de la costa, y no de la llegada de especies tropicales, que aparecieron solo como presas ocasionales. La mayor dispersión de la dieta en la fase cálida sugiere, además, que este reacomodo varió entre los muestreos y no se trató de un desplazamiento uniforme hacia una composición distinta. Esta heterogeneidad no explica la diferencia entre fases: la diferencia se mantuvo en una prueba que no asume una dispersión igual, y la fase más dispersa fue la de mayor número de muestreos, una condición en la que el PERMANOVA tiende a ser conservador (Anderson y Walsh, 2013).

DOI: 10.21142/SS-0702-2026-e179

El reajuste lateral (de *S. minor* hacia *S. deliciosa*) y el uso de recursos pelágico-neríticos son consistentes con la plasticidad trófica, es decir, la capacidad de modificar el espectro de presas ante cambios en la disponibilidad del recurso, un rasgo documentado en *N. brasilianum* (Barquete *et al*., 2008; Conde-Tinco y Iannacone, 2013) y compatible con el marco clásico del cambio de presa por disponibilidad (Murdoch, 1969). Esta explotación simultánea del fondo y de la columna de agua concuerda con el forrajeo flexible descrito para la especie, que alterna presas bentónicas y cardúmenes pelágicos (Quintana *et al*., 2004). Sin embargo, al basarse en egagrópilas agrupadas, los datos no permiten determinar si esta ampliación del nicho poblacional proviene de la flexibilidad de cada individuo o de una mayor variación entre individuos (Araújo *et al*., 2011; Bolnick *et al*., 2003). Distinguir entre ambas posibilidades con marcadores individuales, como los isótopos estables, es una línea prioritaria (Bearhop *et al*., 2004).

El consumo combinado de presas demersales y pelágicas sugiere que *N. brasilianum* actúa como especialista de hábitats someros y, dentro de ellos, como generalista trófico. La especie ocupa hábitats costeros someros en sistemas biogeográficos distintos: las surgencias de aguas frías del Pacífico (el presente estudio), los sistemas estuarino-lagunares tropicales del Caribe (Tette-Pomarico *et al*., 2020) y los estuarios subtropicales del Atlántico (Barquete *et al*., 2008). En todos ellos se concentra en presas demersales: en el estuario de Lagoa dos Patos, en los dos peces demersales más abundantes (Barquete *et al*., 2008), y en la Ciénaga Grande de Santa Marta, en el bagre *Cathorops mapale*, que representó cerca del 90 % de las presas (Tette-Pomarico *et al*., 2020).

Estos resultados deben interpretarse a la luz de ciertas limitaciones. La reconstrucción de la dieta a partir de egagrópilas está sujeta a la degradación y digestión diferencial de los otolitos, y a la posible ingestión secundaria; el %IRI empleado no pondera la biomasa de las presas, y la dieta es un proxy indirecto que no separa por completo la disponibilidad del recurso de la selectividad del ave (Barrett *et al*., 2007). Además, los muestreos de una misma fase no constituyen réplicas independientes de la condición interanual. Los resultados también provienen de una sola localidad portuaria, lo que limita su generalización espacial. Aun con estas limitaciones, el patrón observado constituye una línea de base sobre la respuesta trófica de un depredador costero a la variabilidad climática.

A diferencia de las aves guaneras, que dependen principalmente de la anchoveta y cuyas poblaciones colapsan durante eventos de El Niño severos (Duffy, 1983; Jahncke, 1998), *N. brasilianum* mostró una reorganización trófica en el hábitat nerítico somero. Esta capacidad de reajustar su nicho y de explotar recursos del fondo y de la columna de agua sugiere su valor potencial como indicador complementario de la comunidad íctica de la plataforma costera somera, pues integra señales de los componentes demersal, estuarino y pelágico-nerítico. Esta misma amplitud impone una restricción: al integrar fluctuaciones de abundancia del hábitat demersal y del pelágico-nerítico, su señal pierde la especificidad necesaria para diagnosticar el estado de un único compartimento, por lo que conviene combinarla con otros indicadores (Hazen *et al*., 2019). Su condición de indicador se plantea, por tanto, como hipótesis de trabajo que requiere validación mediante la covariación de su dieta con muestreos independientes de la comunidad de presas y con indicadores oceanográficos integrados. De confirmarse, su seguimiento daría acceso a un subsistema ecológicamente importante, históricamente subrepresentado en los estudios tróficos de aves marinas de la región (Chavez *et al*., 2008; Jahncke *et al*., 1997, 2004).

El evento estudiado representa una perturbación transitoria, pero el subsistema costero enfrenta, además, un forzamiento crónico de fondo: la desoxigenación del océano. La expansión y somerización de las zonas de mínimo oxígeno (Breitburg *et al*., 2018; Stramma *et al*., 2008) comprime el hábitat oxigenado y concentra a presas y depredadores cerca de la superficie (Stramma *et al*., 2012), justamente donde forrajea *N. brasilianum*. Por un mecanismo distinto del propuesto aquí para El Niño costero, la desoxigenación podría aumentar de manera sostenida la accesibilidad de las presas en la zona somera. El seguimiento de su dieta permitiría rastrear la respuesta de la comunidad íctica costera tanto al ENSO como a la desoxigenación a largo plazo.

5. Conclusiones

Entre La Niña 2022 y El Niño costero 2023, la dieta de *N. brasilianum*, dominada por *S. minor* en ambas fases, se diversificó, con un mayor aporte de *S. deliciosa* y *O. regia*. Este cambio es principalmente consistente con el reacomodo espacial de presas propias del SCH hacia la franja costera, y no con la llegada de especies tropicales. La especie integra en su dieta los compartimentos demersal, estuarino y pelágico-nerítico de un subsistema costero históricamente poco estudiado. Su condición de indicador complementario se basa en una hipótesis que requiere validación mediante muestreos independientes de presas a lo largo de más de un ciclo de ENSO.

Contribución de autoría

SG: conceptualización, análisis formal, *software*, metodología, investigación, validación, redacción, visualización.

Fuentes de financiamiento

Esta investigación fue financiada con un aporte de las Becas Milla-Goñi de la Facultad de Ciencias e Ingeniería de la Universidad Peruana Cayetano Heredia.

Potenciales conflictos de interés

El autor declara no tener ningún conflicto de interés.

Declaración de uso de IA

Durante el proceso de redacción, se utilizó Gemini para mejorar la gramática y el estilo de escritura.

Agradecimientos

Agradezco a Carlos Zavalaga, Sebastián Lozano, Ximena Velez-Zuazo y Bruno Vildoso por permitirme utilizar la colección de egagrópilas de 2022 y 2023 del Programa BMAP del Smithsonian, establecido en la Planta Melchorita. Agradezco también a Karim Ledesma y Brenda Gordillo por su apoyo en la recolección de egagrópilas. Este estudio se realizó bajo autorización del Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR), permiso N.° D000621-2021-MIDAGRI-SERFOR-DGSPFFS. Agradezco a la Unidad de Investigación en Ecología y Conservación de Aves Marinas de la Universidad Científica del Sur por brindar el apoyo logístico, las instalaciones de laboratorio y el entorno de investigación necesarios para el procesamiento y análisis de las muestras. Asimismo, agradezco al Dr. Dimitri Gutiérrez y a IMARPE por facilitarme el acceso a los datos de TSM y ATSM.

DOI: 10.21142/SS-0702-2026-e179

Referencias bibliográficas

Acha, E. M., Mianzan, H. W., Guerrero, R. A., Favero, M. y Bava, J. (2004). «Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes». *Journal of Marine Systems*, 44(1-2), pp. 83-105. Disponible en: https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.09.005

Alekseyenko, A. V. (2016). «Multivariate Welch t-test on distances». *Bioinformatics*, 32(23), pp. 3552-3558. Disponible en: https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btw524

Anderson, M. J. (2001). «A new method for non-parametric multivariate analysis of variance». *Austral Ecology*, 26(1), pp. 32-46. Disponible en: https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x

Anderson, M. J. (2006). «Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions». *Biometrics*, 62(1), pp. 245-253. Disponible en: https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x

Anderson, M. J. y Walsh, D. C. I. (2013). «PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing?» *Ecological Monographs*, 83(4), pp. 557-574. Disponible en: https://doi.org/10.1890/12-2010.1

Araújo, M. S., Bolnick, D. I. y Layman, C. A. (2011). «The ecological causes of individual specialisation». *Ecology Letters*, 14(9), pp. 948-958. Disponible en: https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x

Barber, R. T. y Chavez, F. P. (1983). «Biological Consequences of El Niño». *Science*, 222(4629), pp. 1203-1210. Disponible en: https://doi.org/10.1126/science.222.4629.1203

Barquete, V., Bugoni, L. y Vooren, C. M. (2008). «Diet of Neotropic cormorant (*Phalacrocorax brasilianus*) in an estuarine environment». *Marine Biology*, 153(3), pp. 431-443. Disponible en: https://doi.org/10.1007/s00227-007-0824-8

Barrett, R. T., Camphuysen, K. C. J., Anker-Nilssen, T., Chardine, J. W., Furness, R. W., Garthe, S., Hüppop, O., Leopold, M. F., Montevecchi, W. A. y Veit, R. R. (2007). «Diet studies of seabirds: a review and recommendations». *ICES Journal of Marine Science*, 64(9), pp. 1675-1691. Disponible en: https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm152

Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A. y Macleod, H. (2004). «Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis». *Journal of Animal Ecology*, 73(5), pp. 1007-1012. Disponible en: https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x

Bertrand, A., Gerlotto, F., Bertrand, S., Gutiérrez, M., Alza, L., Chipollini, A., Díaz, E., Espinoza, P., Ledesma, J., Quesquén, R., Peraltilla, S. y Chavez, F. (2008). «Schooling behaviour and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales». *Progress in Oceanography*, 79(2), pp. 264-277. Disponible en: https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.018

Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. y Forister, M. L. (2003). «The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization». *The American Naturalist*, 161(1), pp. 1-28. Disponible en: https://doi.org/10.1086/343878

Breitburg, D., Levin, L. A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F. P., Conley, D. J., Garçon, V., Gilbert, D., Gutiérrez, D., Isensee, K., Jacinto, G. S., Limburg, K. E., Montes, I., Naqvi, S. W. A., Pitcher, G. C., Rabalais, N. N., Roman, M. R., Rose, K. A., Seibel, B. A., Telszewski, M., Yasuhara, M. y Zhang, J. (2018). «Declining oxygen in the global ocean and coastal waters». *Science*, 359(6371), eaam7240. Disponible en: https://doi.org/10.1126/science.aam7240

Cairns, D. K. (1988). «Seabirds as Indicators of Marine Food Supplies». *Biological Oceanography*, 5(4), pp. 261-271. Disponible en: https://doi.org/10.1080/01965581.1987.10749517

Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K. y Ellison, A. M. (2014). «Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies». *Ecological Monographs*, 84(1), pp. 45-67. Disponible en: https://doi.org/10.1890/13-0133.1

Chavez, F. P., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, R., Soler, P. y Csirke, J. (2008). «The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future». *Progress in Oceanography*, 79(2), pp. 95-105. Disponible en: https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.012

Chirichigno, N. y Cornejo, R. (2001). *Catálogo comentado de los peces marinos del Perú*. Callao: Instituto del Mar del Perú. Disponible en: https://hdl.handle.net/20.500.12958/9516

Conde-Tinco, M. A. y Iannacone, J. (2013). «Bioecología del *Phalacrocorax brasilianus* (Gmelin, 1789) (Pelecaniformes: Phalacrocoracidae) en Sudamérica». *The Biologist*, 11(1), pp. 151-166. Disponible en: https://doi.org/10.24039/rtb2013111439

Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Duffy, J. E., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., Galindo, H. M., Grebmeier, J. M., Hollowed, A. B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N. N., Sydeman, W. J. y Talley, L. D. (2012). «Climate Change Impacts on Marine Ecosystems». *Annual Review of Marine Science*, 4, pp. 11-37. Disponible en: https://doi.org/10.1146/annurev-marine-041911-111611

Duffy, D. C. (1983). «Environmental uncertainty and commercial fishing: Effects on Peruvian guano birds». *Biological Conservation*, 26(3), pp. 227-238. Disponible en: https://doi.org/10.1016/0006-3207(83)90075-7

Duffy, D., Wilson, R., Wilson, M.-P. y Velasquez, R. (1986). «Plunge-diving by Olivaceous Cormorants in Chile». *Wilson Bulletin*, 98(4), pp. 607-608.

Einoder, L. D. (2009). «A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management». *Fisheries Research*, 95(1), pp. 6-13. Disponible en: https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.09.024

Espino, M. (1990). «"El Niño": su impacto sobre los peces demersales del Perú». *Boletín Instituto del Mar del Perú*, 14(2), pp. 3-10. Disponible en: https://hdl.handle.net/20.500.12958/1098

Galarza-Minaya, N. (1968). «Informe sobre estudios ornitológicos realizados en el laboratorio de la Puntilla (Pisco) en setiembre de 1965/66». Callao: Instituto del Mar del Perú. Disponible en: https://repositorio.imarpe.gob.pe/handle/20.500.12958/1461

García-Godos, I. (2001). «Patrones morfológicos del otolito sagitta de algunos peces óseos del mar peruano». *Boletín Instituto del Mar del Perú*, 20(1-2), pp. 1-83.

Hazen, E. L., Abrahms, B., Brodie, S., Carroll, G., Jacox, M. G., Savoca, M. S., Scales, K. L., Sydeman, W. J. y Bograd, S. J. (2019). «Marine top predators as climate and ecosystem sentinels». *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(10), pp. 565-574. Disponible en: https://doi.org/10.1002/fee.2125

Hsieh, T. C., Ma, K. H. y Chao, A. (2016). «iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers)». *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), pp. 1451-1456. Disponible en: https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613

Jahncke, J. (1998). «Las poblaciones de aves guaneras y sus relaciones con la abundancia de Anchoveta y la ocurrencia de eventos El Niño en el mar peruano». *Boletín Instituto del Mar del Perú*, 17, pp. 1-13. Disponible en: https://repositorio.imarpe.gob.pe/handle/20.500.12958/960

Jahncke, J., Checkley Jr, D. M. y Hunt Jr, G. L. (2004). «Trends in carbon flux to seabirds in the Peruvian upwelling system: effects of wind and fisheries on population regulation». *Fisheries Oceanography*, 13(3), pp. 208-223. Disponible en: https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2004.00283.x

Jahncke, J., García-Godos, A. y Goya Sueyoshi, E. (1997). «Dieta del guanay *Leucocarbo bougainvillii*, del piquero peruano *Sula variegata* y otras aves de la costa peruana. Abril y mayo de 1997». Instituto del Mar del Perú, Informe 126, pp. 75-86. Disponible en: https://repositorio.imarpe.gob.pe/items/2affacf4-34a0-42f5-9ba7-4d5b74e6defa

Jobling, M. y Breiby, A. (1986). «The use and abuse of fish otoliths in studies of feeding habits of marine piscivores». *Sarsia*, 71(3-4), pp. 265-274. Disponible en: https://doi.org/10.1080/00364827.1986.10419696

Legendre, P. y Gallagher, E. D. (2001). «Ecologically meaningful transformations for ordination of species data». *Oecologia*, 129(2), pp. 271-280. Disponible en: https://doi.org/10.1007/s004420100716

Lozano-Sanllehi, S. y Zavalaga, C. B. (2021). «Nonrandom spatial distribution of Neotropic Cormorants (*Phalacrocorax brasilianus*) along a coastal highway in Lima, Peru». *PLOS ONE*, 16(3), e0242835. Disponible en: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0242835

Montecino, V. y Lange, C. B. (2009). «The Humboldt Current System: Ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies». *Progress in Oceanography*, 83(1), pp. 65-79. Disponible en: https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.041

Murdoch, W. W. (1969). «Switching in General Predators: Experiments on Predator Specificity and Stability of Prey Populations». *Ecological Monographs*, 39(4), pp. 335-354. Disponible en: https://doi.org/10.2307/1942352

Ñiquen, M. y Bouchon, M. (2004). «Impact of El Niño events on pelagic fisheries in Peruvian waters». *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(6-9), pp. 563-574. Disponible en: https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.03.001

Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., De Cáceres, M., Durand, S., Evangelista, H. B. A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M. O., Lahti, L., Martino, C., McGlinn, D., Ouellette, M.-H., Cunha, E. R., Smith, T. y Stier, A. (2026). «vegan: Community Ecology Package (versión 2.7-6)». Disponible en: https://CRAN.R-project.org/package=vegan

Oré-Villalba, D. O. (2017). «Catálogo fotográfico de otolitos de peces marinos y dulceacuícolas del Perú». *Boletin Instituto del Mar del Perú*, 32(2), pp. 136-213.

Paiva, V. H., Geraldes, P., Rodrigues, I., Melo, T., Melo, J. y Ramos, J. A. (2015). «The Foraging Ecology of the Endangered Cape Verde Shearwater, a Sentinel Species for Marine Conservation off West Africa». *PLOS ONE*, 10(10), e0139390. Disponible en: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139390

Parsons, M., Mitchell, I., Butler, A., Ratcliffe, N., Frederiksen, M., Foster, S. y Reid, J. B. (2008). «Seabirds as indicators of the marine environment». *ICES Journal of Marine Science*, 65(8), pp. 1520-1526. Disponible en: https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn155

Peng, Q., Xie, S. P., Passalacqua, G. A., Miyamoto, A. y Deser, C. (2024). «The 2023 extreme coastal El Niño: Atmospheric and air-sea coupling mechanisms». *Science Advances*, 10(12), eadk8646. Disponible en: https://doi.org/10.1126/sciadv.adk8646

Piatt, J. F., Harding, A., Shultz, M. T., Speckman, S. G., van Pelt, T. I., Drew, G. S. y Kettle, A. B. (2007). «Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited». *Marine Ecology Progress Series*, 352, pp. 221-234. Disponible en: https://doi.org/10.3354/meps07078

Pinkas, L., Oliphant, M. S. y Iverson, I. L. K. (1971). «Food Habits of Albacore, Bluefin Tuna, and Bonito In California Waters». *Fish Bulletin*, (152), pp. 1-105.

Porras-Parra, L. C., Zavalaga, C. B. y Ríos, A. (2024). «The COVID-19 pandemic "anthropause" decreased plastic ingestion in neotropic cormorants *Nannopterum brasilianus* in Lima, Peru». *PeerJ*, 12, e17407. Disponible en: https://doi.org/10.7717/peerj.17407

Quintana, F., Yorio, P., Lisnizer, N., Gatto, A. y Soria, G. (2004). «Diving Behavior and Foraging Areas of the Neotropic Cormorant at a Marine Colony in Patagonia, Argentina». *The Wilson Bulletin*, 116(1), pp. 83-88.

R Core Team. (2026). «R: A Language and Environment for Statistical Computing (versión 4.6.0)». Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Disponible en: https://doi.org/10.32614/R.manuals

Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J. y Mohrholz, V. (2008). «Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans». *Science*, 320(5876), pp. 655-658. Disponible en: https://doi.org/10.1126/science.1153847

Stramma, L., Prince, E. D., Schmidtko, S., Luo, J., Hoolihan, J. P., Visbeck, M., Wallace, D. W. R., Brandt, P. y Körtzinger, A. (2012). «Expansion of oxygen minimum zones may reduce available habitat for tropical pelagic fishes». *Nature Climate Change*, 2(1), pp. 33-37. Disponible en: https://doi.org/10.1038/nclimate1304

Tam, J., Taylor, M. H., Blaskovic, V., Espinoza, P., Ballón, R. M., Díaz, E., Wosnitza-Mendo, C., Argüelles, J., Purca, S., Ayón, P., Quipuzcoa, L., Gutiérrez, D., Goya, E., Ochoa, N. y 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 Oceanography*, 79(2-4), pp. 352-365. Disponible en: https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.007

Taylor, M. H., Tam, J., Blaskovic, V., Espinoza, P., Ballón, R. M., Wosnitza-Mendo, C., Argüelles, J., Díaz, E., Purca, S., Ochoa, N., Ayón, P., Goya, E., Gutiérrez, D., Quipuzcoa, L. y Wolff, M. (2008a). «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 Oceanography*, 79(2-4), pp. 366-378. Disponible en: https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.008

Taylor, M. H., Wolff, M., Mendo, J. y Yamashiro, C. (2008b). «Changes in trophic flow structure of Independence Bay (Peru) over an ENSO cycle». *Progress in Oceanography*, 79(2-4), pp. 336-351. Disponible en: https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.006

Tette-Pomarico, A., López-Peña, A., Franke-Ante, R. y Duarte, L. O. (2020). «Dieta y amplitud del nicho trófico del cormorán neotropical [*Nannopterum brasilianus* (Gmelin, 1789)] en el Santuario de Flora y Fauna Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe de Colombia». *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 49, pp. 193-208. Disponible en: https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2020.49.suplesp.1072

Thrush, S. F. y Dayton, P. K. (2010). «What can ecology contribute to ecosystem-based management?». *Annual Review of Marine Science*, 2, pp. 419-441. Disponible en: https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120308-081129

Treviño, H., Condori, W. y Zambrano, M. (1999). «Aspectos biológico-pesqueros del pejerrey (*Odontesthes regia regia*) en el puerto de Ilo durante 1996-1998». *Revista Peruana de Biología*, 6(3), pp. 164-166. Disponible en: https://doi.org/10.15381/rpb.v6i3.8444

Wang, C., Deser, C., Yu, J.-Y., DiNezio, P. y Clement, A. (2017). «El Niño and Southern Oscillation (ENSO): A Review». En P. W. Glynn, D. P. Manzello y I. C. Enochs (eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment* (pp. 85-106). Dordrecht: Springer Netherlands. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_4

Whitfield, A. K., Panfili, J. y Durand, J.-D. (2012). «A global review of the cosmopolitan flathead mullet *Mugil cephalus* Linnaeus 1758 (Teleostei: Mugilidae), with emphasis on the biology, genetics, ecology and fisheries aspects of this apparent species complex». *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(3), pp. 641-681. Disponible en: https://doi.org/10.1007/s11160-012-9263-9

Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Cham: Springer. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4