

El impacto ecológico del calamar *Dosidicus gigas* sobre poblaciones de merluzas en el Océano Pacífico

Ecological impact of *Dosidicus gigas* over hake populations in the eastern Pacific Ocean

Christian M. Ibáñez

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile.
E-mail: ibanez.christian@gmail.com

Resumen

Teóricamente, bajo ciertas condiciones, los depredadores pueden reducir las poblaciones de sus presas. En el Océano Pacífico, los recursos pesqueros más emblemáticos son las merluzas (*Merluccius gayi* y *Merluccius productus*). Ambas especies han sido fuertemente explotadas en los últimos 50 años en Chile, Perú, México y Estados Unidos. En la última década, la biomasa de estos peces ha llegado a niveles críticos y dentro de las causas se ha propuesto que la depredación por parte de la jibia (*Dosidicus gigas*) sería la explicación más parsimoniosa en este complejo escenario. En esta revisión se analizan críticamente los pocos estudios en los que se han basado algunos investigadores para llegar a esta ambigua conclusión. La jibia es una especie con un amplio nicho trófico, un depredador no-selectivo y con altas tasas de consumo. En los modelos utilizados para estimar el consumo de merluza por parte de la jibia se ha supuesto que no hay otros depredadores y/o cambios ambientales. Los resultados de los estudios de consumo/biomasa son exagerados y dan cuenta del poco criterio de elección de algunas variables. Según estas estimaciones puntuales, la población de jibia habría consumido cerca del 90 % de la biomasa de merluza. Si esto fuera cierto y sumando la depredación por otras especies, el canibalismo y la mortalidad natural, las poblaciones de merluzas ya se habrían extinguido en el Océano Pacífico. Finalmente, se enfatiza que se deben realizar más esfuerzos en mejorar las estimaciones de consumo y además estudiar la dinámica poblacional tanto de depredadores como de presas y la manera como interaccionan con el ambiente, para llegar a conclusiones con evidencia robusta.

Palabras claves: jibia, *Merluccius*, depredación, consumo/biomasa.

Abstract

Theoretically, under certain conditions, predators can deplete prey populations. In the Pacific Ocean the most iconic fisheries resources are the hakes (*Merluccius gayi* and *Merluccius productus*), species that has been heavily exploited in the last 50 years in Chile, Peru, Mexico and United States. In the last decade, these fish populations has reached critical levels of biomass and among the causes of this decline it has been proposed that predation by the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) would be the most parsimonious explanation of this complex scenario. In this review, I analyze critically the few studies in which some researchers have relied to reach this ambiguous conclusion. This cephalopod is a non-selective predator with a wide trophic niche and a high consumption rate. In the models used for estimating the consumption of hake by jumbo squid has been assumed that this interaction exists and no other predators and/or environmental changes occur. The results of studies of consumption/biomass are exaggerated and account for some criterion for choosing the variables. According to these point estimates jumbo squid population would have consumed about 90 % of the hake biomass. If this were true and adding the other species predation, cannibalism and natural mortality, the hake stocks would already be extinct from the Pacific Ocean. Finally, I emphasize that more efforts should be made to improve the estimates of consumption and the population dynamics of predators and their prey and how they interact with the environment before reaching better supported conclusions.

Key words: jumbo squid, *Merluccius*, predation, consumption/biomass.

Introducción

El impacto ecológico de los depredadores sobre las poblaciones de presas casi siempre es visto como negativo para las presas y positivo para los depredadores. Sin embargo, el efecto inmediato de la depredación sobre la población de la presa no siempre es predecible y perjudicial, en primer lugar porque las presas no siempre mueren aleatoriamente y la segunda causa, compensatoria, es que la depredación puede relajar la competencia intra-específica por un recurso limitado (Begon *et al.*, 2006). Por lo tanto, es difícil poder predecir los efectos inmediatos y a mediano plazo que pueden causar los depredadores sobre las presas por lo que debería estudiarse con mayor detalle este tipo de interacciones antes de establecer conclusiones apresuradas.

Dentro de la diversidad de depredadores marinos, los cefalópodos cumplen un papel

importante en estos ecosistemas, debido a que consumen una gran diversidad de invertebrados y peces, y además son presa de otros cefalópodos, peces, aves y mamíferos marinos; por esto están ubicados en un nivel trófico alto (Fig. 1) (Rodhouse & Nigmatullin, 1996; Santos & Haimovici, 2002; Rosas-Luis *et al.*, 2008). Los cefalópodos poseen altas tasas de crecimiento y maduración temprana, asociadas a sus elevadas raciones diarias y su rápida digestión (Boyle & Rodhouse, 2005). Este argumento ha sido utilizado para sugerir que estos animales podrían modificar drásticamente a las poblaciones de sus principales presas (Rodhouse & Nigmatullin, 1996), y esta idea adquiere una mayor importancia cuando las presas poseen alguna importancia económica.

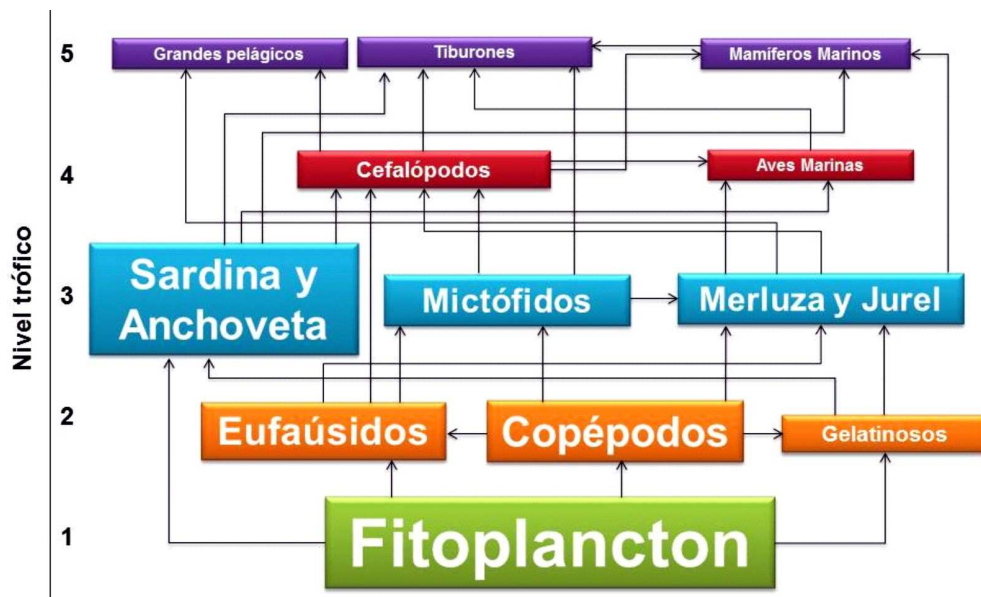


Figura 1. Representación esquemática de una trama trófica marina en el Océano Pacífico Este basada en literatura (Arancibia & Neira, 2006; Castillo *et al.*, 2007; Field *et al.*, 2007; Ibáñez *et al.*, 2008; Rosas-Luis *et al.*, 2008; López *et al.*, 2009, 2010). El tamaño de los rectángulos representa la biomasa relativa.

Figure 1. Schematic marine trophic network from the Southeast Pacific Region (Data obtained from Arancibia & Neira, 2006; Castillo *et al.*, 2007; Field *et al.*, 2007; Ibáñez *et al.*, 2008; Rosas-Luis *et al.*, 2008; López *et al.*, 2009, 2010). The size of each box represents the relative biomass.

El Océano Pacífico Este (OPE) alberga una gran diversidad de cefalópodos, entre los cuales uno de los más abundantes y de gran tamaño corporal (> 50 kg) es el calamar *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) (Mollusca, Cephalopoda,

Ommastrephidae), especie conocida como jibia en Chile, pota en Perú y calamar gigante en México. Es una especie que exhibe marcadas fluctuaciones poblacionales, las que sustentan algunos periodos de intensa pesca en Chile (Fernández & Vásquez,

1995; Zúñiga *et al.*, 2008). En la pasada década esta especie ha incrementado su abundancia y tamaño corporal a niveles históricos en el hemisferio sur (Fig. 2) (Keyl *et al.*, 2008; Argüelles *et al.*, 2008). Debido a esta gran abundancia (sobre 500.000 t sumando los desembarques de Chile y Perú), algunos investigadores y administradores pesqueros se han basado en los estudios ya publicados para llegar a la conclusión de que el decrecimiento de *Merluccius gayi* (Guichenot, 1948) en Chile sería consecuencia de la invasión de jibia y su alto consumo de este pez (Alarcón-Muñoz *et al.*, 2008). El mismo escenario ha sido propuesto en el hemisferio norte para explicar el decrecimiento de *Merluccius productus* (Ayres, 1855) por causas de la interacción con la jibia (Zeidberg & Robison, 2007).

En este artículo se analiza críticamente la literatura disponible sobre los patrones de alimentación de la jibia y su relación con el colapso de las pesquerías de merluza en el Océano Pacífico, como también se plantean algunas ideas para dilucidar este complejo escenario.

El problema en cuestión

Después del evento de El Niño Oscilación del Sur (ENOS) 1997-1998, se ha producido un nuevo período de gran abundancia de *D. gigas* tanto en el hemisferio norte como el sur, dada su mayor disponibilidad en la pesca de diferentes recursos y sus frecuentes varazones masivas (Chong *et al.*, 2005; Ibáñez & Cubillos, 2007; Field *et al.*, 2007; Zeidberg & Robison, 2007; Key *et al.*, 2008; Zúñiga *et al.*, 2008). Debido a la incidencia de *D. gigas* en la pesca industrial, los administradores pesqueros estaban preocupados por el potencial impacto depredatorio de *D. gigas* en las poblaciones de peces comerciales, como jurel (*Trachurus murphyi* Nichols, 1920), merluzas (*Merluccius gayi* y *M. productus*), pequeños pelágicos (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842, *Engraulis mordax* Girard, 1854, *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) y *Strangomera bentincki* (Norman, 1936)) (Field *et al.*, 2007; Ibáñez *et al.*, 2008). Este incremento en la abundancia de jibia y su extensión del área geográfica de distribución (Keyl *et al.*, 2008) se asoció a un fuerte decrecimiento de la merluza tanto en Chile (*M. gayi*, Alarcón-Muñoz *et al.*, 2008) como en Estados Unidos (*M. productus*, Zeidberg & Robison, 2007) (Fig. 2). Para muchos investigadores el solo hecho de la presencia de *D. gigas* es suficiente para explicar el decrecimiento de merluza. Sin embargo, varios autores mencio-

nan que la disminución de merluza no es una respuesta a la depredación de la jibia sino más bien una interacción entre variabilidad ambiental, depredación y sobrepesca (Arancibia & Neira, 2008; Ibáñez *et al.*, 2008; San Martín *et al.*, 2013). Esto debido a que los estudios dietarios en *D. gigas* tienen un sesgo de sobreestimación del consumo, lo que ha llevado a conclusiones erróneas (*e.g.*, Ehrhardt, 1991; Ulloa *et al.*, 2006). Contrariamente a las evidencias anteriores, tanto Zeidberg y Robison (2007) como Alarcón-Muñoz *et al.* (2008) interpretan que parte de la reducción de las poblaciones de merluza es atribuible a la depredación por *D. gigas*. Pero, hay que considerar que estos estudios asumen sólo a la jibia como depredador de merluza. Por otro lado, Holmes *et al.* (2008) mencionan que la presencia de *D. gigas* solo estaría alterando la conducta del cardumen de merluzas frente a California. Además, Field *et al.* (2007) indican que las consecuencias biológicas de esta alteración podrían ser locales y solo lograrían interferir en las estimaciones de biomasa de merluza. Es importante tener en cuenta que no solo la abundancia de las poblaciones marinas están influenciadas por la variabilidad ambiental (*e.g.*, ENOS), ya que además la dieta de los depredadores puede cambiar drásticamente, debido a los cambios en la oferta ambiental, lo que repercute en la organización de toda la red trófica (Tam *et al.*, 2008; Taylor *et al.*, 2008).

Stenseth & Rouyer (2008) proponen que la disminución en la edad de madurez sexual de las poblaciones de peces explotados puede desestabilizar la dinámica poblacional y así hacer colapsar el stock. De hecho, la longitud promedio de merluza en el Pacífico sureste (*M. gayi*) ha disminuido de 45 cm a 30 cm en los últimos 30 años (Arancibia & Neira, 2008; Ballón *et al.*, 2008; Cerna, 2011). Este cambio en el tamaño corporal es gradual y por lo tanto tiene una historia más antigua que la invasión de *D. gigas* en Chile, ya que este rasgo de historia de vida puede ser heredable. Tal vez solo este hecho sea suficiente para explicar la disminución del stock de merluza (Arancibia & Neira, 2008). Cerna (2011) ha evidenciado que hay una disminución en el tamaño y edad de madurez sexual de la merluza en Chile. Este cambio fenotípico es inducido por la pesca y resulta ser irreversible, ya que tiene un componente evolutivo heredable (Cerna, 2011). En Perú la abundancia y longitud de merluza se han visto reducidas (Ballón *et al.*, 2008) a pesar que en esas latitudes la jibia no se alimenta de merluzas (Lorrain *et al.*, 2011; Rosas-Luis *et al.*, 2011). De esta forma, es complejo poder explicar las causas de estos cambios ecológicos y fenotípicos de las merluzas, pero se ha propuesto como una

respuesta multifactorial debida a los cambios ambientales, sobreexplotación pesquera y la interacción depredador-presa (Arancibia & Neira, 2008; Ballón *et al.*, 2008; Ibáñez *et al.*, 2008). A pesar de todas las explicaciones propuestas, estos estudios han sido realizados en un enfoque depredador-presa y se ha dejado de lado una visión más holística (ecosistémica) del problema, ya que por ejemplo la merluza no solo es consumida por la

jibia, sino que también por otros depredadores (Fig. 1). En este contexto, cabe destacar un estudio recientemente publicado por Neira & Arancibia (2013), quienes usando un modelamiento ecosistémico encontraron que las fluctuaciones de biomasa (1978 al 2004) de los stocks de peces en Chile central (*e.g.*, merluza y jurel) se relacionan con las variaciones en productividad primaria más que con la depredación de la jibia.

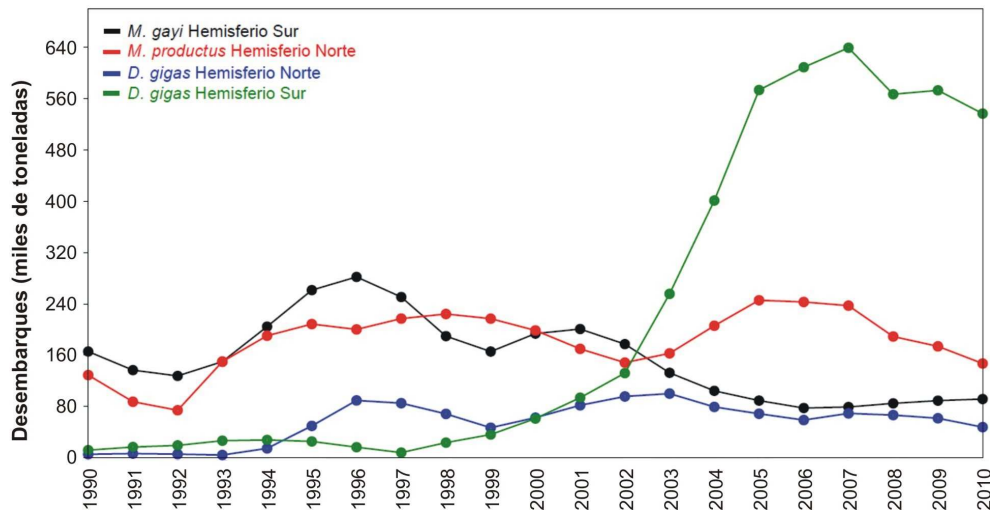


Figura 2. Desembarques del calamar *Dosidicus gigas* y las merluzas en los hemisferios norte y sur del Océano Pacífico (datos de FAO). Cada punto en la gráfica representa la media móvil estimada de tres puntos.

Figure 2. Landings of *Dosidicus gigas* and hakes from Northern and Southern hemispheres of Pacific Ocean (data obtained from FAO). Each point in the graph represents three point moving-averages.

Los problemas metodológicos

Durante 1980 se estudió el contenido estomacal de *D. gigas* en el Golfo de California, encontrándose que hasta 60.000 t de sardinas pudieron haber sido consumidas por *D. gigas* en sus 9 meses de residencia en el Golfo de California (Ehrhardt, 1991). Entonces, la disminución de los desembarques de sardina durante la temporada de pesca 1980-1981 se atribuyó, al menos en parte, a la mortalidad inducida por la depredación de *D. gigas* (Ehrhardt, 1991). De igual modo, durante el último periodo de gran abundancia de jibia en Chile (2001-2005), se realizaron análisis del contenido estomacal de ejemplares provenientes de la pesca de merluza, encontrándose una alta frecuencia de este pez en la dieta (40 %) (Ulloa *et al.*, 2006). Este hallazgo corroboró lo que tanto temían algunos administradores pesqueros, la merluza estaría disminuyendo en abundancia producto de la

depredación por parte de la jibia. Lo que no se había evaluado hasta el momento eran los aspectos metodológicos con respecto a la cuantificación de la alimentación de jibia. Entonces, tanto Field *et al.* (2007) como Ibáñez *et al.* (2008) estudiando calamares capturados con diferentes artes de pesca (redes de cerco, redes de arrastre y poteras) de diferentes pesquerías (merluza, jurel, merluza de cola, sardina y jibia), encontraron que existiría un sesgo en el contenido estomacal dependiente del tipo de arte de pesca utilizado. Por ejemplo, en los calamares que se examinaron de la pesca de merluza su contenido estomacal resultó en una frecuencia de 100 % de *M. gayi* (Chile) y 62 % de *M. productus* (California), mientras que en las muestras de la pesca de jurel el contenido estomacal fue 98 % *T. murphyi* (Field *et al.*, 2007; Ibáñez *et al.*, 2008). Básicamente, los calamares se pueden alimentar en

la red durante las operaciones de pesca por lo que consecuentemente se pueden encontrar en el estómago de las jibias trozos de mordiscos recientes de músculos de los peces objetivo de la pesca. De la misma forma se ha registrado que el arte de pesca podría tener algún sesgo en las estimaciones del canibalismo de los calamares (Ibáñez & Keyl, 2010). Hay que remarcar que *D. gigas* se alimenta de peces como las merluzas y sardinas, pero que el sesgo se produce en cuanto a la biomasa ingerida. Este indicador es el más importante ya que con estos datos se realizan cálculos de consumo.

Las estimaciones de consumo

Considerando que *D. gigas* es un depredador no-selectivo y con una dieta generalizada (amplio nicho trófico), las principales presas en su espectro trófico a lo largo del Pacífico (Markaida, 2006; Field *et al.*, 2007; Ibáñez *et al.*, 2008; Rosas-Luis *et al.*, 2008; Lorrain *et al.*, 2011; Rosas-Luis *et al.*, 2011; Field *et al.*, 2013) son peces e invertebrados mesopelágicos y las especies de peces de importancia económica solo representan casos particulares cuando estos cardúmenes de calamares co-ocurren en zonas de pesca con las especies objetivo de la captura. De hecho, la evidencia dietaria en Chile indica que *M. gayi* es una presa ocasional de *D. gigas* representando entre 4,4 y 14,5 % en frecuencia de ocurrencia (Chong *et al.*, 2005; Ibáñez *et al.*, 2008). Las características ecológicas y de historia de vida de *D. gigas* (e.g., rápido crecimiento, alta fecundidad, grandes migraciones, amplio nicho trófico) le permitirían incorporarse en cualquier ecosistema marino y desplazar competitivamente a otras especies. De hecho, en los últimos años ha incrementado en abundancia, invadiendo toda la costa del OPE desde Alaska hasta el sur de Chile (Keyl *et al.*, 2008). Al parecer, *D. gigas* no solo podría haber consumido gran parte de las poblaciones de merluzas sino que también podría haber excluido competitivamente a estas en términos de alimento y hábitat. Esto basado en que en las zonas de pesca de merluzas co-ocurren con las áreas de alimentación de jibia (Alarcón-Muñoz *et al.*, 2008; Holmes *et al.*, 2008). No obstante, existe una gran incertidumbre en cuanto a las evaluaciones de stock pesqueros del recurso merluza en el año 2002 en Chile que podrían ser también uno de los factores a considerar (ver Arancibia & Neira, 2008). En el Pacífico noreste se ha encontrado que *D. gigas* muestra una señal acústica similar a la de la merluza lo que ha aumentado el error sobre las estimaciones de biomasa (Stewart & Hamel, 2010).

Quizás en Chile tenemos el mismo problema y las estimaciones de biomasa de merluza han incorporado la señal acústica de la jibia.

Alarcón-Muñoz *et al.* (2008) estimaron que la jibia podría haber removido cantidades superiores al 90 % de la biomasa de merluza suponiendo un 15 % de merluza en la composición dietaria de la jibia y una razón consumo-biomasa (Q/B) de 5,3. Si esto fuera cierto, el 10 % restante podría ser consumido por canibalismo y otros depredadores, sin incluir la mortalidad por pesca, lo que habría llevado a la extinción de la merluza en Chile. Desgraciadamente estas estimaciones puntuales no dan cuenta de la incertidumbre, por lo que los intervalos de confianza podrían ser enormes. Por ejemplo, si se utiliza un 4,6 % y 7,1 % de merluza en la dieta de jibia, este depredador habría removido entre el 28 a 58 % de la biomasa de merluza, mientras que si se usan los datos sesgados (Ulloa *et al.*, 2006; Ibáñez *et al.*, 2008) provenientes de la pesca de merluza (78 y 100 %), la jibia habría consumido entre 4,8 y 8,2 veces la biomasa de merluza (Tabla 1). Estas estimaciones suponen que una población de *D. gigas* podría consumir entre 63 y 85 % de su propia biomasa solo de merluza al año. No obstante las estimaciones de ración diaria de jibia (99,5 – 196,1 gr/día) han encontrado que consumirían entre 1,2 y 4,1 % de su peso corporal con un Q/B entre 1,12 a 3,71 (Cubillos *et al.*, 2004), mucho menor a lo estimado por Muñoz-Alarcón *et al.* (2008). Considerando estos últimos valores de Q/B y los datos no-sesgados, la jibia habría removido entre 5 y 86 % de la biomasa de merluza entre los años 2004 a 2006 (ver Tabla 1). Tomado en cuenta que estas estimaciones fueran acertadas, al mismo tiempo se requiere de otras circunstancias para que un depredador llegue a extinguir a una población de presa. Teóricamente, un depredador muy eficiente y selectivo puede explotar a la población presa hasta casi su escasez y puede exterminarla rápidamente produciendo una oscilación de amplitud creciente, esto ocurre siempre cuando la población presa tenga denso-dependencia y respuesta funcional (ver Pianka, 1982; Jaksic & Marone, 2007, Fig. 3). Este modelo teórico produce un equilibrio inestable que incluso puede extinguir la población del depredador o ambas. Claramente estas condiciones no se cumplen en este caso (jibia-merluza), y con esta información no se puede dar una conclusión de la interacción entre estas especies y se necesita más esfuerzo de investigación para aclarar estas dudas. Además hay que considerar que desde el punto de vista pesquero la merluza es un recurso sobre-explotado en Chile desde hace varias décadas (Arancibia & Neira, 2008) y ahora estamos frente a

un colapso de la pesquería. En varios países del mundo la sobrepesca ha colapsado muchas poblaciones marinas y no solo ha reducido sus abundancias, también han reducido el tamaño y la edad de madurez sexual de los peces tal vez de forma permanente (Stenseth & Rouyer, 2008; Tittenson *et al.*, 2009; Swain, 2011).

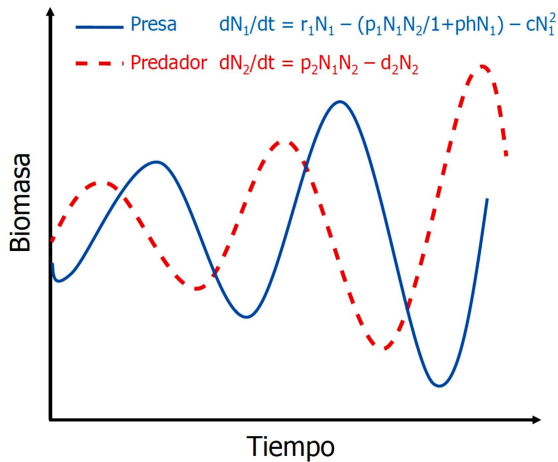


Figura 3. Modelo Lotka-Volterra de un sistema depredador-presa en el cual el depredador es eficiente y selectivo (modificado de Pianka, 1982). N_1 = biomasa presa, N_2 = biomasa depredador, r_1 = tasa crecimiento de la presa, p = constantes de predación, d_2 = tasa de mortalidad del depredador, h = manipulación de la presa, c = pendiente.

Figure 3. The Lotka–Volterra predator–prey model. This graph shows the efficiency and selectivity of the predator (modified from Pianka, 1982). N_1 = prey biomass, N_2 = predator biomass, r_1 = prey growth rate, p = constant predation rate, d_2 = predator death rate, h = prey handling, c = slope.

Comentarios finales

El calamar *D. gigas* es una especie clave en los ecosistemas marinos porque tiene una gran importancia ecológica como depredador, alimento para grandes depredadores y a la vez transmisor de parásitos a estos mismos (Rosas-Luis *et al.*, 2008; Pardo-Gandarillas *et al.*, 2009; Neira & Arancibia, 2013); aun así, en Chile se ha considerado una plaga y el causante de muchos problemas entre los pescadores artesanales y la industria pesquera, y en el peor de los casos se le ha culpado, por algunos científicos “*sensu lato*” como responsable de la

desaparición de especies emblemáticas en las pesquerías chilenas. Es recomendable que primero se conozca mejor la dinámica poblacional de cada especie, de qué forma responden a los cambios ambientales, sus interacciones tróficas, competitivas e indirectas, y así luego caracterizar las poblaciones y sus interacciones inter-específicas antes de llegar a conclusiones, pues pudieran ser espurias. En este caso particular, lo que se conoce de la dinámica poblacional de la merluza en Chile (*M. gayi*), menciona que estaría influenciada por procesos denso-dependientes relacionados con la producción de huevos y el canibalismo, y por procesos denso-independientes asociados a la variabilidad ambiental (Payá, 2003; San Martín *et al.*, 2013). Mientras que en el caso de la jibia, se ha postulado que el proceso estacional regular subyacente en los datos de captura parece más relacionado con procesos denso-dependientes asociados a los periodos reproductivos y con el patrón de reclutamiento (Zúñiga *et al.*, 2008). Aunque la variabilidad ambiental (*e.g.*, temperatura, oxígeno, fósforo, clorofila-a, masas de agua, corrientes) podría tener un papel importante en la abundancia, la biología reproductiva y estructura de tamaños de *D. gigas* (Nigmatullin *et al.*, 2001; Taïpe *et al.*, 2001; Ichii *et al.*, 2002; Waluda *et al.*, 2006; Bazzino *et al.*, 2007; Keyl *et al.*, 2008), estos hallazgos deben ser considerados con cautela ya que por ejemplo las variaciones en abundancia de *D. gigas* y su relación con la temperatura no han sido debidamente analizadas en términos de series de tiempo (Morales-Bojórquez, 2002). A pesar de los problemas, estos antecedentes permiten hipotetizar que tanto depredador como presa (jibia y merluza) tienen una dinámica poblacional distinta y que la posible interacción depredador-presa no tendría mayor impacto en ambas poblaciones. Otro tipo de aproximación que debería utilizarse es la genética-poblacional, ya que se han podido detectar disminuciones en la diversidad genética en poblaciones de peces sobre-explotadas en un periodo de 50 años (*e.g.*, Hauser *et al.*, 2002). Por lo tanto, hay que investigar si el decrecimiento de la abundancia poblacional y el tamaño corporal de merluza en el Pacífico sureste (*M. gayi*) está relacionado con los cambios ambientales y/o la sobrepesca, más que con la supuesta depredación por la jibia. También sería importante analizar cuán susceptibles son las merluzas (*Merluccius spp.*) a efectos ambientales y de sobrepesca a nivel mundial, y así poder descartar otros factores (*e.g.*, competencia, depredación, denso-dependencia, enfermedades).

Tabla 1. Estimaciones de consumo (Q) de tres escenarios (E) basados en datos de literatura. El consumo es calculado mediante la siguiente expresión: $Q = B \cdot CD \cdot Q/B$. Donde "B" representa la biomasa del depredador. "CD" representa la composición dietaria de literatura. Los escenarios representan el porcentaje de biomasa de merluza consumida por la jibia. Los asteriscos tanto de consumo como consumo/biomasa (Q/B) representan los distintos escenarios. * = Cubillos *et al.* (2004), ** = Cubillos *et al.* (2004), *** = Alarcón-Muñoz *et al.* (2008). Los superíndices representan: a = Ibáñez *et al.* (2008), b = Chong *et al.* (2005), c = Ulloa *et al.* (2006).

Table 1. Consumption estimation (Q) of three scenarios (E) based on literature. Consumption is calculated by following equation: $Q = B \cdot CD \cdot Q/B$, where B is the predator biomass. Scenarios are the percentage of hake biomass consumed by jumbo squid. The asterisks of consumption and consumption/biomass (Q/B) represent the scenarios. * = Cubillos *et al.* (2004), ** = Cubillos *et al.* (2004), *** = Alarcón-Muñoz *et al.* (2008). The superscript represent the diet composition (CD) from literature: a = Ibáñez *et al.* (2008), b = Chong *et al.* (2005), c = Ulloa *et al.* (2006).

Año	Biomasa Jibia	Biomasa Merluza	CD	Q/B*	Q/B**	Q/B***	Q*	Q**	Q***	E*	E**	E***
2004	364139	273860	0,041 ^a	1,1	3,7	5,3	16422,7	55239,9	79127,5	6,00	20,17	28,89
2005	348065	222721	0,041 ^a	1,1	3,7	5,3	15697,8	52801,5	75634,6	7,05	23,71	33,96
2006	311541	266596	0,041 ^a	1,1	3,7	5,3	14050,5	47260,8	67698,0	5,27	17,73	25,39
2004	364139	273860	0,044 ^b	1,1	3,7	5,3	17624,3	59281,9	84917,3	6,44	21,65	31,01
2005	348065	222721	0,044 ^b	1,1	3,7	5,3	16846,4	56665,1	81168,9	7,56	25,44	36,44
2006	311541	266596	0,044 ^b	1,1	3,7	5,3	15078,6	50719,0	72651,5	5,66	19,02	27,25
2004	364139	273860	0,046 ^a	1,1	3,7	5,3	18425,4	61976,5	88777,2	6,73	22,63	32,42
2005	348065	222721	0,046 ^a	1,1	3,7	5,3	17612,1	59240,7	84858,4	7,91	26,60	38,10
2006	311541	266596	0,046 ^a	1,1	3,7	5,3	15764,0	53024,4	75953,8	5,91	19,89	28,49
2004	364139	273860	0,071 ^a	1,1	3,7	5,3	28439,3	95659,4	137025,6	10,38	34,93	50,03
2005	348065	222721	0,071 ^a	1,1	3,7	5,3	27183,9	91436,8	130977,0	12,21	41,05	58,81
2006	311541	266596	0,071 ^a	1,1	3,7	5,3	24331,4	81842,0	117233,1	9,13	30,70	43,97
2004	364139	273860	0,15 ^a	1,1	3,7	5,3	60083,0	202097,3	289490,7	21,94	73,80	105,71
2005	348065	222721	0,15 ^a	1,1	3,7	5,3	57430,8	193176,4	276712,1	25,79	86,73	124,24
2006	311541	266596	0,15 ^a	1,1	3,7	5,3	51404,3	172905,5	247675,5	19,28	64,86	92,90
2004	364139	273860	0,78 ^c	1,1	3,7	5,3	312431,5	1050906,0	1505351,9	114,08	383,74	549,68
2005	348065	222721	0,78 ^c	1,1	3,7	5,3	298640,2	1004517,0	1438902,8	134,09	451,02	646,06
2006	311541	266596	0,78 ^c	1,1	3,7	5,3	267302,6	899108,8	1287912,6	100,27	337,26	483,10
2004	364139	273860	1 ^a	1,1	3,7	5,3	400553,2	1347315,4	1929938,3	146,26	491,97	704,72
2005	348065	222721	1 ^a	1,1	3,7	5,3	382872,1	1287842,4	1844747,2	171,91	578,23	828,28
2006	311541	266596	1 ^a	1,1	3,7	5,3	342695,7	1152703,6	1651170,0	128,54	432,38	619,35

Agradecimientos

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a Friedeman Keyl (Alemania), Sebastián López (Chile), Patricio Ulloa (Chile) y Unai Markaida (México) por sus valiosos comentarios realizados al manuscrito original. También quiero agradecer a Felipe Opazo (Chile) por su revisión del inglés. Además, quiero agradecer a todas esas personas que culparon a la jibia ("la chivia") por la disminución de la merluza, razón que me inspiró a escribir este ensayo.

Referencias bibliográficas

- Alarcón-Muñoz, R., L.A. Cubillos & C. Gatica. 2008. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) biomass off central Chile: Effects on Chilean hake (*Merluccius gayi*). California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports 49: 157-166.
- Arancibia, H. & S. Neira. 2006. Assessing the potential role of predation by jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and fishing on small pelagics (common sardine *Strangomera*

- bentincki* and anchovy *Engraulis ringens*) and common hake (*Merluccius gayi*) in central Chile, 33-39°S. En Olson RJ & JW Young (eds.) The role of squid in open ocean ecosystems: 68-70. Report of a GLOBEC-CLITOP/PFRP workshop, 16-17 November 2006, Honolulu, Hawaii, USA. GLOBEC Report 24.
- Arancibia, H. & S. Neira. 2008. Overview of the stock of hake (*Merluccius gayi*) and forecast of its biomass including jumbo squid (*Dosidicus gigas*) prey-predator relationship in central Chile (33°S–39°S). California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports 49: 104-115.
- Argüelles, J., R. Tafur, A. Taipe, P. Villegas, F. Keyl, N. Dominguez & M. Salazar. 2008. Size increment of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* mature females in Peruvian waters, 1989-2004. Progress in Oceanography 79: 308-312.
- Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Fourth edition. Wiley-Blackwell. Malden.
- Ballón, M., C. Wosnitza-Mendo, R. Guevara-Carrasco & A. Bertrand. 2008. The impact of overfishing and El Niño on the condition factor and reproductive success of Peruvian hake, *Merluccius gayi peruanus*. Progress in Oceanography 79: 300-307.
- Bazzino, G., C. Salinas-Zavala & U. Markaida. 2007. Variabilidad en la estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en Santa Rosalía, región central del Golfo de California. Ciencias Marinas 33: 173-186.
- Boyle, P.R. & P.G. Rodhouse. 2005. Cephalopods: ecology and fisheries. Wiley-Blackwell. Oxford.
- Castillo, K., C.M. Ibáñez, C. González & J. Chong. 2007. Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758 en distintas zonas de pesca frente a Chile central durante el otoño de 2004. Revista de Biología Marina y Oceanografía 42(2):149-156.
- Cerna, F. 2011. Variación del crecimiento somático y la madurez de merluza común (*Merluccius gayi gayi*) en el Pacífico Sur-Oriental frente a Chile: ¿Una respuesta compensatoria o evolutiva? Tesis de Magister, Universidad de Concepción, Chile.
- Chong, J., C. Oyarzún, R. Galleguillos, E. Tarifeño, R. Sepúlveda & C. Ibáñez. 2005. Parámetros biológico-pesqueros de la jibia *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) frente a la costa de Chile central (29°S–40°S) durante 1993-1994. Gayana 69: 319-328.
- Cubillos, L.A., C.M. Ibáñez, C. González & A. Sepúlveda. 2004. Pesca de jibia (*Dosidicus gigas*) con red de cerco entre la V y X Regiones, año 2003. Instituto de Investigación Pesquera, Talcahuano, Chile.
- Ehrhardt, N.M. 1991. Potential impact of a seasonal migratory jumbo squid (*Dosidicus gigas*) stock on a Gulf of California sardine (*Sardinops sagax caerulea*) population. Bulletin of Marine Science 49: 325-332.
- Fernández, F. & J.A. Vásquez. 1995. La jibia gigante *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) en Chile: análisis de una pesquería efímera. Estudios Oceanológicos 14: 17-21.
- Field, J.C., K. Baltz, A.J. Phillips & W.A. Walker. 2007. Range expansion and trophic interactions of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports 48: 131-146.
- Field, J.C., C. Ellinger, K. Baltz, G.E. Gillespie, W.F. Gilly, R.I. Ruiz-Cooley, D. Pearse, J.S. Stewart, W. Matsubu & W.A. Walker. 2013. Foraging ecology and movement patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the California Current System. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography: <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.09.006>
- Hauser, L., G.J. Adcock, P.J. Smith, J.H.B. Ramirez & G.R. Carvalho. 2002. Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). Proceedings of the National Academy of Sciences 99: 11742-11747.
- Holmes, J., K. Cooke & G. Cronkite. 2008. Interactions between jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and Pacific hake (*Merluccius productus*) in the northern California Current in 2007. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports 49: 129-141.
- Ibáñez, C.M., H. Arancibia & L.A. Cubillos. 2008. Biases in the diet of jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) off central southern Chile (34°S–40°S). Helgoland Marine Research 62: 331-338.
- Ibáñez, C.M. & L.A. Cubillos. 2007. Seasonal variation in the length structure and reproductive condition of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) off central-south Chile. Scientia Marina 71: 123-128.

- Ibáñez, C.M. & F. Keyl. 2010. Cannibalism in cephalopods. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 20: 123-136.
- Ichii, T., K. Mahapatra, T. Watanabe, A. Yatsu, D. Inagake & Y. Okada. 2002. Occurrence of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* aggregations associated with the countercurrent ridge off the Costa Rica Dome during 1997 El Niño and 1999 La Niña. *Marine Ecology Progress Series* 231: 151-166.
- Jaksic, F.M. & L. Marone. 2007. Depredación. En: Jaksic FM y L Marone (eds.) *Ecología de comunidades*: 69-90. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Keyl, F., J. Argüelles, L. Mariátegui, R. Tafur, M. Wolff & C. Yamashiro. 2008. A hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the eastern Pacific Ocean. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 49: 119-128.
- Lopez, S., R. Meléndez & P. Barría. 2009. Alimentación del tiburón marrajo *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 (Lamniformes: Lamnidae) en el Pacífico suroriental. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44: 439-451.
- Lopez, S., R. Meléndez & P. Barría. 2010. Preliminary diet analysis of the blue shark *Prionace glauca* in the eastern South Pacific. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45: 745-749.
- Lorrain, A., J. Argüelles, A. Alegre, A. Bertrand, J.-M. Munaron, P. Richard & Y. Cherel. 2011. Sequential isotopic signature along gladius highlights contrasted individual foraging strategies of Jumbo Squid (*Dosidicus gigas*). *PLoS ONE* 6(7): e22194. doi:10.1371/journal.pone.0022194
- Markaida, U. 2006. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997-1998 El Niño event. *Fisheries Research* 79: 16-27.
- Morales-Bojórquez, E. 2002. Comentarios acerca de la relación entre la temperatura y la captura de calamar gigante. *Ciencias Marinas* 28: 211-221.
- Neira, S. & H. Arancibia. 2013. Food web and fish stock changes in central Chile: comparing the roles of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) as predator, the environment, and fishing. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*: <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.04.003>
- Pardo-Gandarillas, M.C., K. Lohmann, A.L. Valdivia & C.M. Ibáñez. 2009. First record of parasites of *Dosidicus gigas* (d'Orbigny 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Humboldt Current system off Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44: 397-408.
- Pianka, E.R. 1982. *Ecología evolutiva*. Editorial Omega, Barcelona.
- Payá, I. 2003. Asesoría biológica para el manejo de la pesquería de merluza común (*Merluccius gayi gayi*): evaluación del stock y análisis de riesgo. En: Yáñez E (ed.) *Actividad pesquera y de acuicultura en Chile*: 189-207. Ediciones Universitarias de Valparaíso. Valparaíso.
- Rodhouse, P.G. & C.M. Nigmatullin. 1996. Role as consumers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 351: 1003-1022.
- Rosas-Luis, R., C.A. Salinas-Zavala, V. Koch, P. Del Monte Luna & M.V. Morales-Zárate. 2008. Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *Ecological Modelling* 218: 149-161.
- Rosas-Luis, R., R. Tafur-Jiménez, A.R. Alegre-Norza, P.R. Castillo-Valderrama, R.M. Cornejo-Urbina, C.A. Salinas-Zavala & P. Sánchez. 2011. Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucretia*) in the Humboldt Current System off Peru. *Scientia Marina* 75: 549-557.
- San Martín, M.A., R. Wiff, J.C. Saavedra-Nievasa, L.A. Cubillos & S. Lillo. 2013. Relationship between Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*) abundance and environmental conditions in the central-southern zone of Chile. *Fisheries Research* 143: 89-97.
- Santos, R.A. & M. Haimovici. 2002. Cephalopods in the trophic relations off southern Brazil. *Bulletin of Marine Science* 71: 753-770.
- Stenseth, N. & T. Rouyer. 2008. Destabilized fish stocks. *Nature* 452: 825-826.
- Stewart, I.J. & O.S. Hamel. 2010. Stock assessment of Pacific hake (whiting) in U.S. and Canadian waters in 2010. In: Pacific Fishery Management Council, Status of the Pacific coast groundfish fishery through 2010 and recommended acceptable biological catches in 2011, Pacific Fishery management Council, 2130 SW Fifth Avenue, Suite 224, Portland, OR 97201.
- Swain, D.P. 2011. Life-history evolution and elevated natural mortality in a population of

- Atlantic cod (*Gadus morhua*). Evolutionary Applications 4: 18-29.
- Taípe, A., C. Yamashiro, L. Mariategui, P. Rojas, & C. Roque. 2001. Distribution and concentrations of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) off the Peruvian coast between 1991 and 1999. Fisheries Research 54: 21-32.
- Tam, J., M.H. Taylor, V. Blaskovic, P. Espinoza, R.M. Ballón, E. Díaz, C. Wosnitza-Mendo, J. Argüelles, S. Purca, P. Ayón, L. Quipuzcoa, D. Gutiérrez, E. Goya, N. Ochoa & M. Wolff. 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: 352-365.
- Taylor, M.H., J. Tam, V. Blaskovic, P. Espinoza, R.M. Ballón, C. Wosnitza-Mendo, J. Argüelles, E. Díaz, S. Purca, N. Ochoa, P. Ayón, E. Goya, D. Gutiérrez, L. Quipuzcoa & M. Wolff. 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 Oceanography 79: 366-378.
- Tittensor, D.P., B. Worm & R.A. Myers. 2009. Macroecological changes in exploited marine systems. En: Witman J.D. & K. Roy (eds.) Marine macroecology: 310-337. The University of Chicago Press, Chicago.
- Ulloa, P., M. Fuentealba & V. Ruiz. 2006. Hábitos alimentarios de *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Teuthoidea) frente a la costa centro-sur de Chile. Revista Chilena de Historia Natural 79: 475-479.
- Waluda, C.M., C. Yamashiro & P.G. Rodhouse. 2006. Influence of the ENSO cycle on the light-fishery for *Dosidicus gigas* in the Peru Current: an analysis of remotely sensed data. Fisheries Research 79: 56-63.
- Zeidberg, L.D. & B.H. Robison. 2007. Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. Proceedings of the National Academy of Sciences 104: 12948-12950.
- Zúñiga, M.J., L.A. Cubillos & C. Ibáñez. 2008. A regular pattern of periodicity in the monthly catch of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) along the Chilean coast (2002-2005). Ciencias Marinas 34: 91-99.

Recibido: 8 de febrero de 2013.

Aceptado: 19 de julio de 2013.