



## ECOLOGÍA TRÓFICA DEL CALAMAR GIGANTE *Dosidicus gigas* EN EL LITORAL DE PERÚ DURANTE 2015-2019

### TROPHIC ECOLOGY OF *Dosidicus gigas* OFF THE PERUVIAN COAST (2015-2019)

Rosario Cisneros<sup>1</sup>

Juan Argüelles<sup>2</sup>

Ricardo Tafur<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Instituto del Mar del Perú, Dirección General de Investigaciones de Recursos Demersales y Litorales, Área Funcional de Investigaciones en Peces Demersales, Bentónicos y Litorales, Callao, Perú.

<sup>2</sup> Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Lima, Perú.

<sup>3</sup> Instituto del Mar del Perú, Dirección General de Investigaciones de Recursos Demersales y Litorales, Área Funcional de Investigaciones de Invertebrados Marinos y Macroalgas, Callao, Perú.

\*Correspondencia. E-mail: [rcisneros@imarpe.gob.pe](mailto:rcisneros@imarpe.gob.pe)

Recibido: 27-07-2023, Aceptado: 16-12-2024, Publicado: 24/12/2024

#### RESUMEN

El objetivo del presente estudio fue describir la dieta y hábitos alimentarios del calamar gigante *Dosidicus gigas* del litoral de Perú, y sus variaciones en función a la talla, parámetros geográficos y año, así como determinar la amplitud del nicho y el nivel trófico en el periodo 2015-2019. Se analizaron 954 estómagos de ejemplares procedentes de cruceros de evaluación realizados por IMARPE en el periodo 2015-2019. El espectro trófico estuvo constituido por 51 ítems presa, pertenecientes a 4 taxa: Crustacea, Teleostei, Cephalopoda y Gastropoda. Entre 2015 y 2016, los Euphausiidae fueron la presa más importante, sobre todo en 2016 con la especie *Nyctiphanes simplex*. La importancia y alta frecuencia de ocurrencia de *Vinciguerria lucetia* entre 2017 y 2019, corrobora su preferencia en las costas de Perú. Las variaciones anuales con relación a la presa principal estarían relacionadas con la disponibilidad y accesibilidad de las presas, las que serían dependientes de las condiciones ambientales. La dieta de *D. gigas* presentó variaciones espaciales, observándose que la variable más influyente fue la distancia a la costa. El año y la longitud del manto (LM) no influyeron grandemente. *D. gigas* presentó una estrategia alimentaria con tendencia a la especialización individual (2015-2018) y mixta (especialista y generalista) (2019), mostrando preferencia por tres especies presa. El nivel trófico general correspondió a un depredador tope (NT=4,2) de especies oceánicas y neríticas, el cual se incrementó con la LM. El NT presentó variaciones anuales influenciadas por la disponibilidad y accesibilidad de las presas.

PALABRAS CLAVE: *Dosidicus gigas*, contenido estomacal, espectro trófico, amplitud nicho, nivel trófico

#### ABSTRACT

This study aimed to examine the diet and feeding habits of *Dosidicus gigas* along the Peruvian coast, exploring variations based on body size, geographic factors, and year. Additionally, it sought to determine the species' niche breadth and trophic level between 2015 and 2019. A total of 954 stomachs from specimens collected during IMARPE research cruises during that period were analyzed. The trophic spectrum included 51 prey items across four major taxa: Crustacea, Teleostei, Cephalopoda, and Gastropoda. Euphausiids, particularly *Nyctiphanes simplex*, were the dominant prey from 2015 to 2016, with their significance peaking in 2016. From 2017 to 2019, *Vinciguerria lucetia* emerged as the most important prey, confirming its prevalence in the Peruvian coastal ecosystem. Annual shifts in primary prey were linked to prey availability and accessibility, which in turn were influenced by environmental conditions. Spatial differences in diet were apparent, with proximity to the coast being the most significant factor affecting prey composition, while mantle length (ML) and year played minor roles. Feeding strategies varied over time, transitioning from individual specialization (2015–2018) to a mixed strategy combining specialist and generalist tendencies in 2019, with a preference for three key prey species. *D. gigas* was identified as a top predator (trophic level, TL=4.2) feeding on both oceanic and neritic species, with its TL increasing with mantle length. Annual variations in TL were attributed to changes in prey availability and accessibility.

KEYWORDS: *Dosidicus gigas*, stomach contents, trophic spectrum, niche breadth, trophic level

COMO REFERENCIAR ESTE ARTÍCULO (APA 7ed): Cisneros, R., Argüelles, J. & Tafur, R. (2024). Ecología trófica del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el litoral de Perú durante 2015-2019. *Bol Inst Mar Perú*, 39(2), e412.

<https://doi.org/10.53554/boletin.v39i2.412>

## 1. INTRODUCCIÓN

Los cefalópodos, en particular los calamares, juegan un rol importante en las redes tróficas de los ecosistemas marinos de todo el mundo, como depredadores voraces de una amplia variedad de presas, incluidos peces, crustáceos, otros calamares y congéneres (AMARATUNGA, 1983; RODHOUSE & NIGMATULLIN, 1996; GASALLA *et al.*, 2010; COLL *et al.*, 2013; DE LA CHESNAIS *et al.*, 2019). El calamar gigante de Humboldt *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae) es el cefalópodo neotónico más grande y abundante en el Océano Pacífico oriental y presenta un papel preponderante en el ecosistema oceánico y nerítico (NESIS, 1983; CLARKE, 1986). Es un recurso pesquero de gran importancia comercial, principalmente en México, Perú y Chile (ARKHIPKIN *et al.*, 2015), soportando la mayor pesquería de invertebrados de una sola especie (ARGÜELLES *et al.*, 2001; ARKHIPKIN *et al.*, 2015; PORTNER *et al.*, 2019). Su distribución geográfica se extiende desde California (37°N) hasta Chile (47°S) habitando desde la superficie hasta profundidades de 1200 m (NIGMATULLIN *et al.*, 2001). Las concentraciones más altas de este calamar están relacionadas con áreas de alta productividad de zooplancton y peces batipelágicos (ARGÜELLES *et al.*, 2008). En las redes alimentarias marinas *D. gigas* juega un papel importante tanto como depredador y presa, buscando alimento en una gran variedad de presas usando brazos prensiles y tentáculos junto con un eficiente sistema sensorial (ALEGRE *et al.*, 2014).

La dieta de *D. gigas* ha sido estudiada en los lugares que abarcan su distribución (MARKAIDA & SOSA-NISHIZAKI, 2003; IBÁÑEZ & CUBILLOS, 2007; ROSAS-LUIS *et al.*, 2011; ALEGRE *et al.*, 2014; PARDO-GANDARILLAS *et al.*, 2014), utilizando análisis de contenido estomacal visual, además de otras herramientas como indicadores tróficos, isótopos estables, metales pesados y ácidos grasos, así como técnicas moleculares y otros (CHEREL & HOBSON, 2005; LORRAIN *et al.*, 2011; ARGÜELLES *et al.*, 2012; MILLER *et al.*, 2013; VILLANUEVA *et al.*, 2017). Usando isótopos estables ARGÜELLES *et al.* (2012) demostraron que *D. gigas* migra de las aguas oceánicas a las costeras, aprovechando una gran variedad de recursos en cualquier etapa de su ciclo de vida, depredando una amplia gama de presas

## 1. INTRODUCTION

Cephalopods, particularly squids, play a critical role in marine trophic networks worldwide as voracious predators of a wide array of prey, including fish, crustaceans, other squids, and conspecifics (AMARATUNGA, 1983; RODHOUSE & NIGMATULLIN, 1996; GASALLA *et al.*, 2010; COLL *et al.*, 2013; DE LA CHESNAIS *et al.*, 2019). *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae) is the largest and most abundant nektonic cephalopod in the eastern Pacific Ocean, occupying a prominent position in both oceanic and neritic ecosystems (NESIS, 1983; CLARKE, 1986). It is also a highly valuable commercial fishery resource, particularly in Mexico, Peru, and Chile (ARKHIPKIN *et al.*, 2015), supporting the largest single-species invertebrate fishery globally (ARGÜELLES *et al.*, 2001; ARKHIPKIN *et al.*, 2015; PORTNER *et al.*, 2019). Its distribution spans from California (37°N) to Chile (47°S), inhabiting depths from the surface to 1,200 m (NIGMATULLIN *et al.*, 2001). High concentrations of this squid are associated with areas of elevated zooplankton and mesopelagic fish productivity (ARGÜELLES *et al.*, 2008). In marine food webs, *D. gigas* plays a significant dual role as both predator and prey, feeding on a diverse array of organisms using its grasping arms, tentacles, and efficient sensory systems (ALEGRE *et al.*, 2014).

The diet of *D. gigas* has been extensively studied across its distribution range (MARKAIDA & SOSA-NISHIZAKI, 2003; IBÁÑEZ & CUBILLOS, 2007; ROSAS-LUIS *et al.*, 2011; ALEGRE *et al.*, 2014; PARDO-GANDARILLAS *et al.*, 2014), using visual stomach content analyses alongside other approaches such as trophic indicators, stable isotopes, heavy metals, fatty acids, molecular techniques, and more (CHEREL & HOBSON, 2005; LORRAIN *et al.*, 2011; ARGÜELLES *et al.*, 2012; MILLER *et al.*, 2013; VILLANUEVA *et al.*, 2017). Stable isotope analyses by ARGÜELLES *et al.* (2012) revealed that *D. gigas* migrates between oceanic and coastal waters, exploiting a wide range of resources at different life stages. Its prey spectrum exceeds 50 species, including crustaceans, fish, and cephalopods, with an estimated trophic level of approximately 4.0 (ESPINOZA *et al.*, 2017). Common prey includes euphausiids, pelagic shrimps, squat lobsters, pteropod mollusks, squids, pelagic octopuses, and myctophids (MARKAIDA & SOSA-NISHIZAKI, 2003; MILLER *et al.*, 2013; ALEGRE *et al.*, 2014).

(>50 especies presa), ocupando un nivel trófico alrededor de 4.0, ya que depreda sobre crustáceos, peces y cefalópodos (ESPINOZA *et al.*, 2017). En su dieta, las presas más comunes, son eufáusidos, camarones pelágicos, munida, moluscos terópodos, calamares, octópodos pelágicos y peces mictófidios (MARKAIDA & SOSA-NISHIZAKI, 2003; MILLER *et al.*, 2013; ALEGRE *et al.*, 2014).

Además, exhibe una variabilidad significativa en la dieta con respecto a su ubicación de captura, la talla y las condiciones ambientales (PORTNER *et al.*, 2019). En este sentido diversos autores han reportado cambios en la dieta del calamar gigante en función del tamaño corporal, estaciones del año, regiones geográficas y distancia a la costa (ALEGRE *et al.*, 2014; PARDO-GANDARILLAS *et al.*, 2014; PORTNER *et al.*, 2019; BRUNO *et al.*, 2021). Estos estudios indicarían que los hábitos alimentarios del calamar gigante son muy variables en el tiempo y el espacio, lo cual provocaría cambios en la dieta, la amplitud de nicho y el nivel trófico. En el marco de estos antecedentes, el objetivo del presente estudio fue incrementar los conocimientos sobre la dieta y estrategia alimentaria del calamar gigante *D. gigas* del litoral de Perú, haciendo un análisis sobre las variaciones de la dieta en función a la talla, parámetros geográficos y año, así como estimar la amplitud del nicho y el nivel trófico, en el periodo 2015-2019.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### Recolecta de muestras y análisis de contenido estomacal

Los ejemplares de *D. gigas* fueron capturados mediante pesca con pinta a bordo de los barcos de investigación del Instituto del Mar del Perú (IMARPE), entre 3°S y 19°S en el litoral de Perú (Fig. 1) entre enero de 2015 y diciembre de 2019. De los muestreos biométricos y biológicos se obtuvieron datos de longitud dorsal del manto (LM) y peso total (PT) (+/- 1 mm; +/- 0,01 g). Los estómagos fueron extraídos y preservados congelados para su posterior análisis en el Laboratorio de Ecología Trófica de la institución.

El contenido de cada estómago fue filtrado y lavado utilizando una malla de 500  $\mu$ . El peso húmedo de las presas fue registrado en una balanza

Its diet exhibits significant variability depending on capture location, body size, and environmental conditions (PORTNER *et al.*, 2019). Several studies have reported dietary shifts based on body size, season, geographic region, and proximity to the coast (ALEGRE *et al.*, 2014; PARDO-GANDARILLAS *et al.*, 2014; PORTNER *et al.*, 2019; BRUNO *et al.*, 2021). These findings suggest that the feeding habits of *D. gigas* are highly dynamic over time and space, influencing its diet composition, niche breadth, and trophic level. Building on this context, the present study aims to enhance understanding of the diet and feeding strategies of *D. gigas* along the Peruvian coast by analyzing dietary variations in relation to body size, geographic parameters, and year, as well as estimating niche breadth and trophic level between 2015 and 2019.

## 2. MATERIALS AND METHODS

### Sample collection and stomach content analysis

Specimens of *Dosidicus gigas* were collected using jigging techniques aboard IMARPE'S research vessels between 3°S and 19°S along the Peruvian coastline (Fig. 1) from January 2015 to December 2019. Biometric and biological sampling provided data on dorsal mantle length (ML) and total weight (TW) (+/- 1 mm; +/- 0.01 g). Stomachs were extracted and preserved by freezing for subsequent analysis at the Instituto del Mar del Perú's Trophic Ecology Laboratory.

Each stomach's contents were filtered and rinsed using a 500  $\mu$ m mesh. Prey wet weight was recorded with an electronic balance accurate to  $\pm$  0.01 g. Diet components were identified to the lowest possible taxonomic level using specialized keys and literature, referencing hard structures such as exoskeletons, appendages, otoliths, eyes, vertebrae, and jaws. Fish otoliths were identified following GARCÍA-GODOS (2001); cephalopod beaks using WOLFF (1984), CLARKE (1986), and XAVIER & CHEREL (2009); and crustaceans using MÉNDEZ (1981). Fragments of fish (*e.g.*, tails, eyes, skin, muscle tissue, incomplete skeletons, or isolated vertebrae or otoliths) were classified as fish remains and counted. Similarly, cephalopod fragments (*e.g.*, mantle parts, tentacles, eyes, muscle tissue, pens, or broken beaks) were categorized as cephalopod remains and counted.

electrónica con precisión  $\pm 0,01$  g. Los diversos componentes de la dieta fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible mediante el uso de claves y literatura especializada (tomando en cuenta la presencia de partes duras como exoesqueletos, apéndices, otolitos, ojos, vertebras y mandíbulas). Los otolitos de peces se reconocieron de acuerdo a GARCÍA-GODOS (2001); los picos de cefalópodos según WOLFF (1984), CLARKE (1986) y XAVIER y CHEREL (2009); para los crustáceos se siguió a MÉNDEZ (1981). Los fragmentos de peces (por ejemplo, cola, ojos, piel, tejido muscular, esqueleto incompleto, solo vértebras, o un otolito incompleto), fueron clasificados como restos de peces y fueron contados. De igual modo, en el caso de fragmentos de cefalópodos (por ejemplo, partes del manto, tentáculos, ojos, tejido muscular, plumas, o picos rotos), estos se clasificaron como restos de cefalópodos y se contaron.

### Análisis de datos

Se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis (H) para determinar diferencias entre el peso de contenido estomacal (PCE) (suma total de todos los taxones de un estómago) por años. Los datos se agruparon por años, latitud (LAT), distancia a la costa (DC, mn) y longitud del manto (LM, cm) (no se tomó en cuenta el sexo por que no se observaron diferencias en la dieta), para cuantificar la dieta mediante los métodos de frecuencia de ocurrencia (%FO), numérico (%N) y gravimétrico (%P), de acuerdo a HYSLOP (1980):

$$\%FO = E_i / ET \times 100 \quad \%N = N_i / N_p \times 100$$

$$\%P = P_i / PT \times 100$$

donde  $E_i$  = Número de estómagos con la presa  $i$ ;  $ET$  = Número total de estómagos con alimento;  $N_i$  = Número total de representantes de la presa  $i$ ;  $N_p$  = Número total de individuos de todas las presas consumidas;  $P_i$  = Peso de todos los individuos de la presa  $i$ ;  $PT$  = Peso de los individuos del total de las presas.

La importancia relativa de cada especie presa fue establecida por el Índice de Importancia Relativa de Presa Específica (%PSIRI) según BROWN *et al.* (2012):

$$\%PSIRI = \frac{[\%FO_i \times (\%PN_i + \%PP_i)]}{2}$$

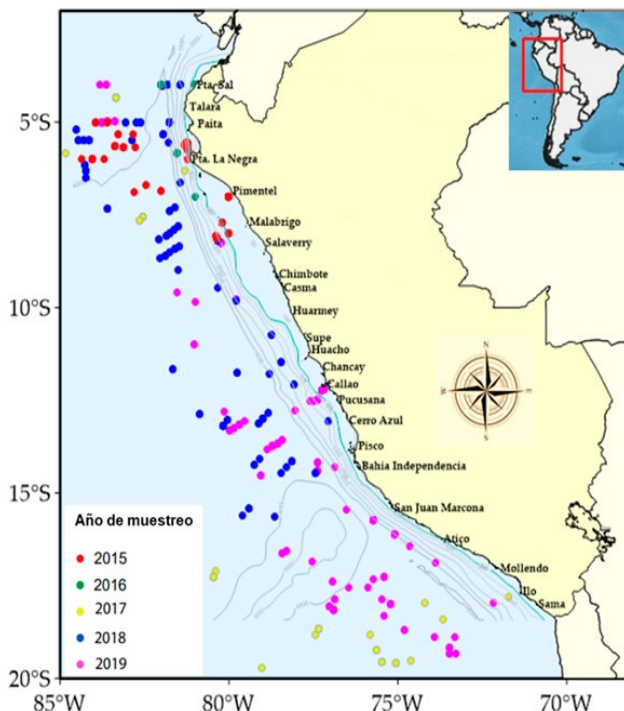


Figura 1.- Mapa con la ubicación de los puntos de captura del calamar gigante *D. gigas* durante la ejecución de cruces de investigación en el litoral de Perú 2015-2019

Figure 1. Map showing the locations of *D. gigas* collection sites during research cruises along the Peruvian coast (2015-2019)

### Data analysis

The Kruskal-Wallis test (H) was employed to assess differences in stomach content weight (SCW), representing the total prey mass per stomach, across years. Data were grouped by year, latitude (LAT), distance from shore (DS, nautical miles), and mantle length (ML, cm). Sex was excluded from the analysis due to its negligible impact on diet. The diet was quantified using frequency of occurrence (%FO), numerical (%N), and gravimetric (%P) methods, following HYSLOP (1980):

$$\%FO = E_i / ET \times 100 \quad \%N = N_i / N_p \times 100$$

$$\%P = P_i / PT \times 100$$

Where  $E_i$  is the number of stomachs containing prey  $i$ ;  $ET$  is the total number of stomachs with food;  $N_i$  is the total count of prey  $i$ ;  $N_p$  is the total count of all prey items;  $P_i$  is the weight of prey  $i$ ; and  $PT$  is the total prey weight.

The relative importance of each prey species was determined using the Specific Prey Importance Index (%PSIRI) from BROWN *et al.* (2012):

$$\%PSIRI = \frac{[\%FO_i \times (\%PN_i + \%PP_i)]}{2}$$

donde %FOi es la frecuencia de ocurrencia de la presa i, en términos de proporción; %PNI es la abundancia presa-específica; %PPI es el peso presa-específica. Estos parámetros fueron obtenidos utilizando los siguientes modelos:

$$\%PNI = \%Ni/\%FOi$$

$$\%PPI = \%P/\%FOi$$

Se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis (H) para determinar diferencias en el %PSIRI por años, LAT, DC y LM.

Para determinar la amplitud del nicho, se utilizó el índice de Levins (1968), estandarizado por el método de Hespeneiden (1975) (en SAUCEDO-LOZANO *et al.*, 2022), usando el %PSIRI convertido a proporción (CÓRDOVA-ZAVALETA *et al.*, 2017):

$$B = 1 / \sum_{i=1}^n p_j^2 \quad Ba = B - 1/n - 1$$

donde B es la amplitud de nicho de Levins; Ba es la amplitud de nicho de Levins estandarizado y n es el número total de presas. En ambos índices los resultados se expresan de 0 a 1, donde valores <0,6 corresponden a una dieta poco amplia (especialista) y valores > 0,6 a una dieta amplia (generalista) (KREBS, 1989).

Para el estudio de la estrategia alimentaria según el año, se empleó el método gráfico propuesto por AMUNDSEN *et al.* (1996), el que consiste en el análisis de los puntos distribuidos a lo largo de las diagonales y ejes del diagrama, representando para cada componente de la dieta a nivel de familia, la frecuencia de ocurrencia (%FOi) frente a la abundancia de presa específica (%APi).

El nivel trófico anual y por rango de LM, fue determinada de acuerdo a CHRISTENSEN y PAULY (1992):

$$NT = 1 + \left( \sum_{j=1}^n P_j x NT_j \right)$$

Donde: NT = Nivel trófico; P = Proporción en peso de la presa (j) en la dieta de las especies; NTj = Nivel trófico de la presa (j); n = Número de grupos en el sistema. Se adiciona 1 para incluir el efecto de la producción primaria. El nivel trófico de los peces, cefalópodos y crustáceos fueron tomados de ESPINOZA *et al.* (2017).

Where %FOi is the frequency of occurrence of prey i, expressed as a proportion; %PNI is specific prey abundance; and %PPI is specific prey weight. These parameters were calculated using:

$$\%PNI = \%Ni/\%FOi$$

$$\%PPI = \%P/\%FOi$$

The Kruskal-Wallis test (H) was also applied to examine %PSIRI differences by year, LAT, DS, and ML.

Niche breadth was calculated using Levin's index(1968), standardized by the Hespeneiden method (1975, cited in SAUCEDO-LOZANO *et al.*, 2022), with %PSIRI converted to proportions (CÓRDOVA- ZAVALETA *et al.*, 2017):

$$B = 1 / \sum_{i=1}^n p_j^2 \quad Ba = B - 1/n - 1$$

Where B is Levin's niche breadth; Ba is the standardized breadth; n is the total number of prey. Values below 0.6 indicate a narrow diet (specialist), while values above 0.6 indicate a broad diet (generalist) (KREBS, 1989).

The feeding strategy by year was analyzed graphically using the method proposed by AMUNDSEN *et al.* (1996), which consists of the analysis of the points distributed along the diagonals and axes of the diagram, representing each component of the diet at the family level, the frequency of occurrence (%FOi) versus the specific prey abundance (%APi).

Trophic level was estimated annually and across ML ranges following CHRISTENSEN & PAULY (1992):

$$TL = 1 + \left( \sum_{j=1}^n P_j x TL_j \right)$$

Where TL is the trophic level; P is the weight proportion of prey j; TLj is the trophic level of prey j; and n is the number of prey groups. A value of 1 accounts for primary production. Prey trophic levels for fish, cephalopods, and crustaceans were sourced from ESPINOZA *et al.* (2017).

Para determinar la interacción de las variables explicativas (año, TSM, LAT, DC) sobre la frecuencia de ocurrencia y la agrupación de las presas en la dieta, se utilizó el método no paramétrico de árbol de clasificación y regresión (CART) propuesto por BREIMAN *et al.* (1984). Se tomaron las especies presa más importantes y, las que menos contribuyeron fueron distribuidas por grupos taxonómicos. Los análisis se realizaron utilizando el programa estadístico de código abierto R (R Core Team 2013), y el paquete *rpart* para el árbol de clasificación. Este método no paramétrico proporciona una imagen clara de la estructura de los datos y permite una interpretación intuitiva de las interacciones entre las variables. El árbol de clasificación utiliza un algoritmo de partición para estimar una serie de reglas de decisión binarias que dividen los datos en subgrupos homogéneos más pequeños de una manera óptima. Todo el conjunto de datos está representado por un solo nodo en la parte superior del árbol. Luego, el árbol se construye dividiendo repetidamente los datos. Cada división se define por una regla simple basada en una sola variable explicativa. Las divisiones se eligen para maximizar la homogeneidad de los dos nodos resultantes (ALEGRE *et al.*, 2014).

### 3. RESULTADOS

#### Características de la muestra

Se analizaron 954 estómagos de ejemplares con tallas de longitud del manto (LM) que variaron entre 12,0 cm y 93,3 cm ( $M=43,35 \pm 14,18$ ). Del total de estómagos, 703 (74%) presentaron contenido estomacal con presas identificables y 251 (26%) estuvieron vacíos (Tabla 1). El peso de contenido estomacal (PCE) varió entre 5,77 g (2018) y 18,25 g (2015) ( $Media=10,33 \pm 30,02$ ), observándose diferencias estadísticas ( $H=27,67$ ;  $p < 0,05$ ).

To examine the influence of explanatory variables (year, SST, LAT, DS) on prey frequency of occurrence and clustering in the diet, a non-parametric Classification and Regression Tree (CART) analysis was performed, following BREIMAN *et al.* (1984). The analysis focused on major prey species, grouping minor contributors by taxonomic categories. Analyses were conducted using the R statistical software package (R Core Team 2013) and the *rpart* package for CART. This non-parametric method offers a clear representation of data structure and facilitates an intuitive understanding of variable interactions. The classification tree employs a partitioning algorithm to generate a series of binary decision rules that optimally segment the data into smaller, homogeneous subgroups. The entire dataset is initially represented by a single root node at the top of the tree, which is progressively divided. Each split is determined by a straightforward rule based on a single explanatory variable, with divisions selected to maximize the homogeneity of the resulting nodes (ALEGRE *et al.*, 2014).

### 3. RESULTS

#### Sample characteristics

A total of 954 stomachs from specimens with mantle length (ML) ranging from 12.0 cm to 93.3 cm ( $Mean = 43.35 \pm 14.18$ ) were analyzed. Of these, 703 (74%) contained identifiable prey, while 251 (26%) were empty (Table 1). The stomach content weight (SCW) ranged from 5.77 g (2018) to 18.25 g (2015) ( $Mean = 10.33 \pm 30.02$ ), with statistically significant differences observed ( $H = 27.67$ ;  $p < 0.05$ ).

Tabla 1.- Descripción general de la muestra de estómagos de ejemplares de *D. gigas* capturados durante los cruceros de investigación del IMARPE, periodo 2015-2019

Table 1. General description of the sample of *D. gigas*' stomachs collected during IMARPE's research cruises (2015-2019)

	2015	2016	2017	2018	2019	TOTAL
Nº Especies presa	24	30	25	26	31	51
Nº de estómagos	219	190	95	150	300	954
Nº estómagos vacíos	45	32	29	18	127	251
% estómagos llenos	79	83	69	88	58	74
Rango talla (cm)	22,5-82,2	16,4-48,4	12,0-93,3	19,3-52,8	19,8-72,5	12,0-93,3
Latitud (°LS)	4-8	4-10	4-19	3-19	3-19	3-19
Distancia costa (MN)	20-190	5-100	20-200	27-200	25-80	5-200

## Composición de la dieta

El espectro trófico estuvo constituido por 51 ítems presa, pertenecientes a 4 taxa. Los crustáceos fueron el grupo más importante (%PSIRI=39,59), seguido de los teleósteos (%PSIRI=33,94), cefalópodos (%PSIRI=24,91) y gasterópodos (%PSIRI=1,56) (Tabla 2, Anexo). El análisis general mostró que las presas más importantes fueron el eufáusido *Nictiphanex simplex* (%PSIRI=22,83), los congéneres *D. gigas* (%PSIRI=12,30) y el teleósteo *Vinciguerria lucetia* (%PSIRI=7,32), entre otras presas (Tabla 2, Anexo).

Las presas de mayor importancia en la dieta de *D. gigas*, de acuerdo al año, fueron Euphausiidae indeterminados (%PSIRI=26,81), congéneres *D. gigas* (%PSIRI=23,35), peces Engraulidae (*Engraulis ringens* (%PSIRI=19,79) en 2015; en 2016 el eufáusido *N. simplex* (%PSIRI=55,45), peces Engraulidae (*E. ringens*, *Cetengraulis mysticetus*) (%PSIRI=12,92); en 2017 fue la munida *Grimothea monodon* (%PSIRI=22,81), *V. lucetia* (%PSIRI=18,48), peces de la familia Myctophidae (%PSIRI=22,29); en 2018 fue *V. lucetia* (%PSIRI=25,89), cefalópodos Octopoda indeterminados (%PSIRI=14,63) y *Argonauta* (%PSIRI=10,29); en 2019 compartieron similar importancia *G. monodon* (%PSIRI=17,72) y *V. lucetia* (%PSIRI=16,18). Los peces (*V. lucetia* y Myctophidae) y cefalópodos incrementaron su importancia en la dieta a partir de 2017 (Fig. 2). No hubo diferencias significativas en la composición de la dieta de *D. gigas* por año ( $H=5,91$ ;  $p > 0,05$ ).

Según grado latitudinal (LAT), las presas de mayor importancia en la dieta de *D. gigas* de la zona norte (3°S a 9°S) fueron *N. simplex* (%PSIRI=38,08), congéneres *D. gigas* (%PSIRI=14,80); entre la zona centro y sur (10-18°S) fueron *G. monodon* (%PSIRI=24,58 y 17,94, respectivamente) y *V. lucetia* (%PSIRI=23,03 y 12,82, respectivamente). Se observó tendencia al aumento de *V. lucetia* y los mictofidos a partir de 10°S (Fig. 3). Hubieron diferencias significativas en la composición de la dieta por grado latitudinal ( $H=13,41$ ;  $p < 0,05$ ).

En relación a la dieta según distancia a la costa (DC, mn) entre 0 y 50 mn la presa más importante fue *N. simplex* (%PSIRI=47,04); entre 51 y 100 mn, los Octopoda (%PSIRI=23,69) y *V. lucetia* (%PSIRI=20,80), *V. lucetia* fue la presa más importante entre 101 y 200 mn (%PSIRI=26,89 y 25,29 mn, respectivamente). En términos genera-

## Dietary composition

The trophic spectrum consisted of 51 prey items, belonging to 4 taxa. Crustaceans were the most important group (%PSIRI = 39.59), followed by teleosts (%PSIRI = 33.94), cephalopods (%PSIRI = 24.91), and gastropods (%PSIRI = 1.56) (Table 2, Annex). The general analysis showed that the most significant prey was the euphausiid *Nictiphanex simplex* (%PSIRI=22.83), conspecifics of *D. gigas* (%PSIRI=12.30), and the teleost *Vinciguerria lucetia* (%PSIRI=7.32), among others (Table 2, Annex).

The most important prey in the *D. gigas*'s diet by year were: unidentified Euphausiidae (%PSIRI = 26.81), conspecifics of *D. gigas* (%PSIRI=23.35), Engraulidae fish (*Engraulis ringens* (%PSIRI=19,.79) in 2015; the euphausiid *N. simplex* (%PSIRI=55.45), Engraulidae fish (*E. ringens*, *Cetengraulis mysticetus*) (%PSIRI=12.92) in 2016; *Grimothea monodon* (%PSIRI=22.81), *V. lucetia* (%PSIRI=18.48), and fish from the family Myctophidae (%PSIRI=22.29) in 2017; *V. lucetia* (%PSIRI=25.89), unidentified Octopoda cephalopods (%PSIRI=14.63), and *Argonauta* (%PSIRI=10.29) in 2018. Finally, *G. monodon* (%PSIRI = 17.72) and *V. lucetia* (%PSIRI = 16.18) in 2019. Fish (*V. lucetia* and Myctophidae) and cephalopods increased in importance in the diet from 2017 onward (Fig. 2). No significant differences were observed in the diet composition of *D. gigas* by year ( $H = 5.91$ ;  $p > 0.05$ ).

Regarding latitude (LAT), the most important prey in the *D. gigas*' diet from the northern zone (3°S to 9°S) were *N. simplex* (%PSIRI = 38.08) and conspecifics of *D. gigas* (%PSIRI = 14.80). In the central and southern zones (10°S to 18°S), the most important prey were *G. monodon* (%PSIRI = 24.58 and 17.94, respectively) and *V. lucetia* (%PSIRI = 23.03 and 12.82, respectively). There was a tendency for *V. lucetia* and myctophid fish to increase in importance starting at 10°S (Fig. 3). Significant differences were observed in diet composition by latitude ( $H = 13.41$ ;  $p < 0.05$ ).

Concerning diet and distance from shore (DS, nm), at distances between 0 and 50 nm, the most important prey was *N. simplex* (%PSIRI = 47.04). Between 51 and 100 nm, Octopoda (%PSIRI = 23.69) and *V. lucetia* (%PSIRI = 20.80) were dominant, while *V. lucetia* was the most important prey at distances between 101 and 200 nm (%PSIRI = 26.89 and 25.29, respectively). In general, *V.*

les *V. lucetia* y los cefalópodos incrementaron su importancia a partir de 51 mn (Fig. 4). Hubieron diferencias significativas en la composición de la dieta según DC ( $H=11,30$ ;  $p < 0,05$ ).

Con respecto a la dieta por rango de talla (LM), en ejemplares más pequeños (20-40 cm), las presas de mayor importancia fueron eufáusidos (*N. simplex*) (%PSIRI=25,83) y *V. lucetia* (%PSIRI=14,42); en tallas intermedias (41-60 cm) fue *N. simplex* (%PSIRI=36,51), seguido de cefalópodos varios (%PSIRI=16,75); en tallas más grandes (61-80 cm) eufáusidos (%PSIRI=23,79), *D. gigas* (%PSIRI=19,48) y peces Engraulidae (*E. ringens*, *Anchoa nasus*) (%PSIRI=18,17) (Fig. 5). No hubo diferencias significativas en la composición de la dieta de *D. gigas* por rango de tallas ( $H=0,43$ ;  $p > 0,05$ ).

*lucetia* and cephalopods increased in importance starting at 51 nm (Fig. 4). Significant differences in diet composition by distance from shore were observed ( $H = 11.30$ ;  $p < 0.05$ ).

Regarding diet by size range (ML), in smaller specimens (20–40 cm), the most important prey were euphausiids (*N. simplex*) (%PSIRI = 25.83) and *V. lucetia* (%PSIRI = 14.42); in intermediate sizes (41–60 cm), *N. simplex* (%PSIRI = 36.51) was most important, followed by various cephalopods (%PSIRI = 16.75); in larger specimens (61–80 cm), euphausiids (%PSIRI = 23.79), *D. gigas* (%PSIRI = 19.48), and Engraulidae fish (*E. ringens*, *Anchoa nasus*) (%PSIRI = 18.17) were dominant (Fig. 5). No significant differences were observed in the diet composition of *D. gigas* by size range ( $H = 0.43$ ;  $p > 0.05$ ).

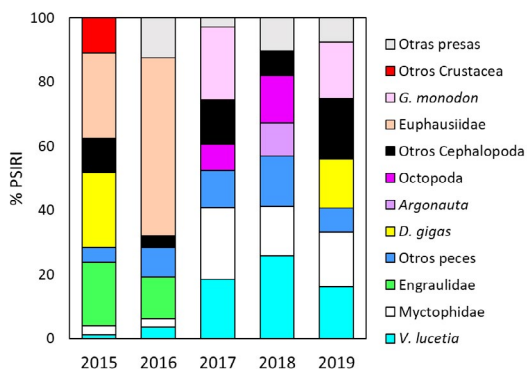


Figura 2.- Índice de Importancia de Presa Específica (%PSIRI) anual de las principales presas en la dieta de *D. gigas* procedentes de cruceros de evaluación 2015-2019

Figure 2. Annual Prey Specific Relative Importance Index (%PSIRI) of the main prey items in the diet of *D. gigas* from 2015-2019 research cruises

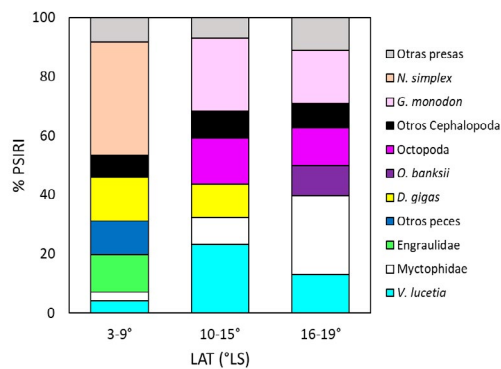


Figura 3.- Índice de Importancia de Presa Específica (%PSIRI) de las principales presas en la dieta de *D. gigas* por grado latitudinal (LAT) en ejemplares procedentes de cruceros de evaluación 2015-2019

Figure 3. Prey Specific Importance Index (%PSIRI) of the main prey items in the diet of *D. gigas* by latitudinal grade (LAT) in specimens from 2015-2019 research cruises

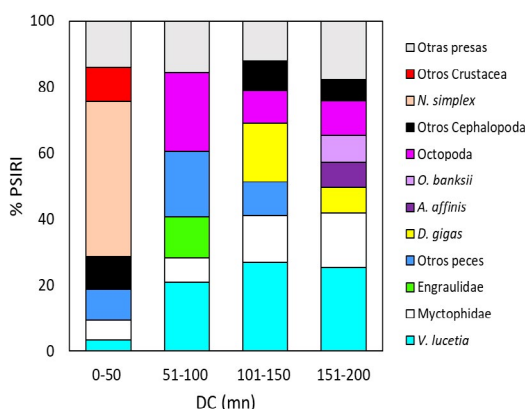


Figura 4.- Índice de Importancia de Presa Específica (%PSIRI) de las principales presas en la dieta de *D. gigas* según distancia a la costa (DC, mn) en ejemplares procedente de cruceros de evaluación 2015-2019

Figure 4. Prey Specific Importance Index (%PSIRI) of the main prey items in the diet of *D. gigas* according to distance to shore (DC, mn) in specimens from 2015-2019 research cruises

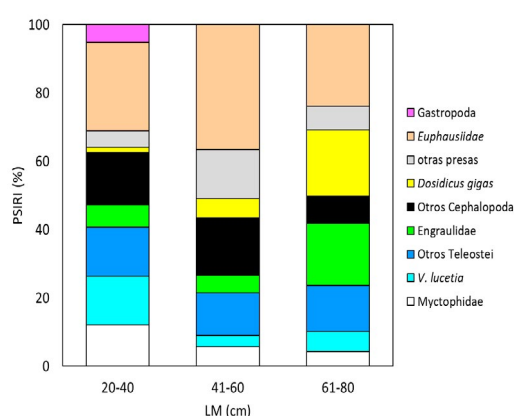


Figura 5.- Índice de Importancia de Presa Específica (%PSIRI) de las principales presas en la dieta de *D. gigas* por rango de tallas (LM, cm) en ejemplares procedente de cruceros de evaluación 2015-2019

Figure 5. Specific Prey Importance Index (%PSIRI) of the main prey items in the diet of *D. gigas* by size range (LM, cm) in specimens from 2015-2019 research cruises



### Árbol de clasificación y regresión (CART)

El árbol de clasificación mostró 14 nodos (Fig. 6). La distancia a la costa (DC) fue la principal variable influyente en la distribución de las presas, generando 2 divisiones o grupos principales. La segunda variable de importancia, en esta distribución fue el grado latitudinal (LAT) en el segundo grupo, y la TSM en el primer grupo. No se observó influencia del año y longitud del manto. El primer grupo (6 nodos,  $DC < 28,5$  mn) estuvo compuesto por la predominancia de eufáusidos, otros crustáceos, teleósteos varios, mictófidios y engráulidos; mientras que el segundo grupo (8 nodos,  $DC > 28,5$  mn) estuvo compuesto por cefalópodos, gasterópodos, *Grimothea monodon*, mictófidios y *Vinciguerria lucetia*. En el primer grupo el nodo 1 y 2 (de izquierda a derecha) estuvo dominado por eufáusidos y otros crustáceos respectivamente, los que se presentaron a  $DC \geq 16,5$  mn. Sin embargo, otros crustáceos predominaron a menor temperatura respecto a los eufáusidos. Los crustáceos también predominaron en el nodo 6, es decir a distancia entre 19 y 28,5 mn, y  $TSM > 16,85$  °C. Los nodos 3 y 4, representados por teleósteos varios y mictófidios, se ubicaron a  $DC < 16,5$  mn, con los mictófidios a mayor temperatura respecto a los teleósteos. Los mictófidios también predominaron en el segundo grupo (nodo 13) a  $DC < 39$  mn de la costa. Los engráulidos se ubicaron en el nodo 5 a  $TSM < 16,85$  °C y entre 19 y 28,5 mn. En el segundo grupo los cefalópodos predominaron en los nodos 7, 8, 9 y 11, los cuales se caracterizaron por presentarse a  $DC \geq 39$  mn y  $LAT < 15^{\circ}S$  (excepto el nodo 11). Otras variables explicativas de la predominancia de cefalópodos en este grupo fueron los años y la TSM. Los gasterópodos predominaron en el nodo 10 a  $LAT < 10,5^{\circ}S$ , los años 2016-2018, y  $TSM \geq 22,95$  °C. Por último, *V. lucetia* predominó en el nodo 14 a  $LAT > 14^{\circ}S$  y  $DC > 28,5$  mn.

### Hábitos alimentarios

#### Amplitud de nicho trófico

Los valores del índice de Levins fueron inferiores a 0,60 (general=0,30; 2015=0,40; 2016=0,06; 2017=0,35; 2018=0,27; 2019=0,28), lo que indicó que *Dosidicus gigas* presentó una estrategia de alimentación de tipo especialista, con preferencia de tres presas. De acuerdo con el análisis gráfico (Fig. 7) entre 2015-2018, se observó que la dieta mostró presas con alta abundancia específica y frecuencia de ocurrencia de baja a media (parte

### Classification and Regression Tree (CART)

The classification tree revealed 14 nodes (Fig. 6). The primary variable influencing prey distribution was distance from shore (DS), which generated two main groups. The second most important variable in this distribution was latitude (LAT) in the second group, and sea surface temperature (SST) in the first group. No significant influence from year or mantle length was observed. The first group (6 nodes,  $DS < 28.5$  nm) was dominated by euphausiids, other crustaceans, various teleosts, myctophids, and Engraulidae fish, while the second group (8 nodes,  $DS > 28.5$  nm) was characterized by cephalopods, gastropods, *G. monodon*, and *V. lucetia*. In the first group, nodes 1 and 2 (from left to right) were dominated by euphausiids and other crustaceans, respectively, with the latter appearing at  $DS \geq 16.5$  nm. However, other crustaceans dominated at lower temperatures compared to euphausiids. Crustaceans also dominated in node 6, at distances between 19 and 28.5 nm, and  $SST > 16.85$  °C. Nodes 3 and 4, representing various teleost's and myctophids, were located at  $DS < 16.5$  nm, with myctophids at higher temperatures than teleosts. Myctophids also predominated in the second group (node 13) at  $DS < 39$  nm. Engraulidae fish were located in node 5 at  $SST < 16.85$  °C and at distances between 19 and 28.5 nm. In the second group, cephalopods predominated in nodes 7, 8, 9, and 11, characterized by  $DS \geq 39$  nm and  $LAT < 15^{\circ}S$  (except for node 11). Other explanatory variables for the dominance of cephalopods in this group included year and SST. Gastropods predominated in node 10 at  $LAT < 10.5^{\circ}S$ , during 2016–2018, and at  $SST \geq 22.95$  °C. Finally, *V. lucetia* predominated in node 14 at  $LAT > 14^{\circ}S$  and  $DC > 28.5$  nm.

### Feeding habits

#### Trophic niche breadth

The values of the Levins index were below 0.60 (overall = 0.30; 2015 = 0.40; 2016 = 0.06; 2017 = 0.35; 2018 = 0.27; 2019 = 0.28), indicating that *Dosidicus gigas* follows a specialized feeding strategy, preferring three specific prey types. The graphical analysis (Fig. 7), for the period 2015-2018 revealed that the diet consisted of prey with high specific abundance and low to medium occurrence frequency (upper middle

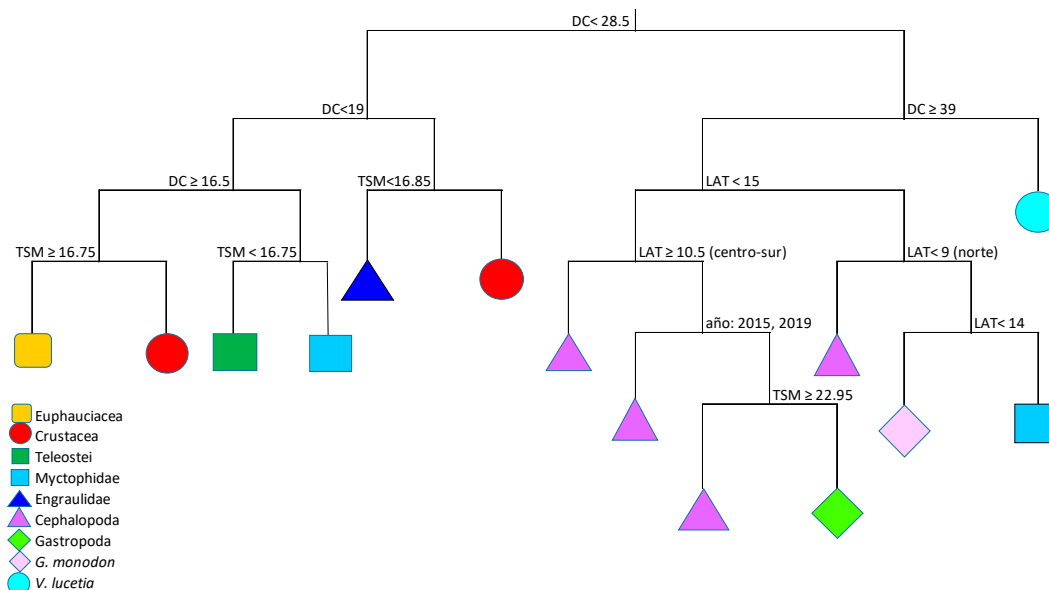


Figura 6.- Resultado del análisis CART mostrando la distribución de los principales grupos de presas en la dieta de *D. gigas* según la distancia a la costa (DC), temperatura superficial del mar (TSM), latitud (LAT), año y talla (LM)

Figure 6. Results of the CART analysis showing the distribution of the main prey groups in the *D. gigas*'s diet according to distance from the coast shore (DS), sea surface temperature (SST), latitude (LAT), year and length (ML)

superior media e izquierda) (Euphausiidae, *Vinciguerria lucetia*, *Grimothea monodon*), que habrían sido consumidas por una fracción limitada de individuos, lo cual es indicativo de especialización individual. No se observaron presas dominantes en la dieta (especialización poblacional). Así mismo, se visualizaron grupos de presas en la esquina inferior izquierda que habrían sido consumidas en baja abundancia específica y baja frecuencia de ocurrencia (presas raras o sin importancia). En 2019, se observó una estrategia de alimentación mixta, con distintos grados de especialización y generalización sobre diferentes tipos de presas. En este caso, peces Myctophidae presentaron abundancia específica baja y ocurrencia alta, los que habrían sido consumidos ocasionalmente por la mayoría de la población. Todos los puntos estuvieron ubicados a lo largo o debajo de la diagonal desde la parte superior izquierda hacia la inferior, lo que indica que *D. gigas* tendría un nicho trófico amplio.

### Nivel trófico (NT)

El nivel trófico general, estimado en el periodo de estudio fue NT=4,2, correspondiente a un depredador tope. Los valores de NT en relación a la LM variaron entre 4,4 y 4,7 (20-40 cm=4,4; 41-60 cm=4,5 y 61-80 cm=4,7). El NT anual estuvo en el rango de 3,8 (2016) a 4,6 (2015) (Fig. 8).

and left corners) (Euphausiidae, *Vinciguerria lucetia*, *Grimothea monodon*), which were likely consumed by a limited number of individuals, indicating individual specialization. No dominant prey was observed in the diet (population specialization). Additionally, prey groups located in the lower left corner, which would have been consumed in low specific abundance and low frequency of occurrence (rare or insignificant prey), were also identified. In 2019, a mixed feeding strategy was observed, with varying degrees of specialization and generalization on different prey types. In this case, Myctophidae fish showed low specific abundance but high occurrence, suggesting that they were occasionally consumed by most of the population. All points were located along or below the diagonal from the upper left to the lower right, indicating that *D. gigas* would have a broad trophic niche.

### Trophic level (TL)

The overall trophic level, estimated for the study period, was TL = 4.2, corresponding to an apex predator. The TL values related to mantle length (ML) ranged from 4.4 to 4.7 (20-40 cm = 4.4; 41-60 cm = 4.5; 61-80 cm = 4.7). The annual TL ranged from 3.8 (2016) to 4.6 (2015) (Fig. 8).

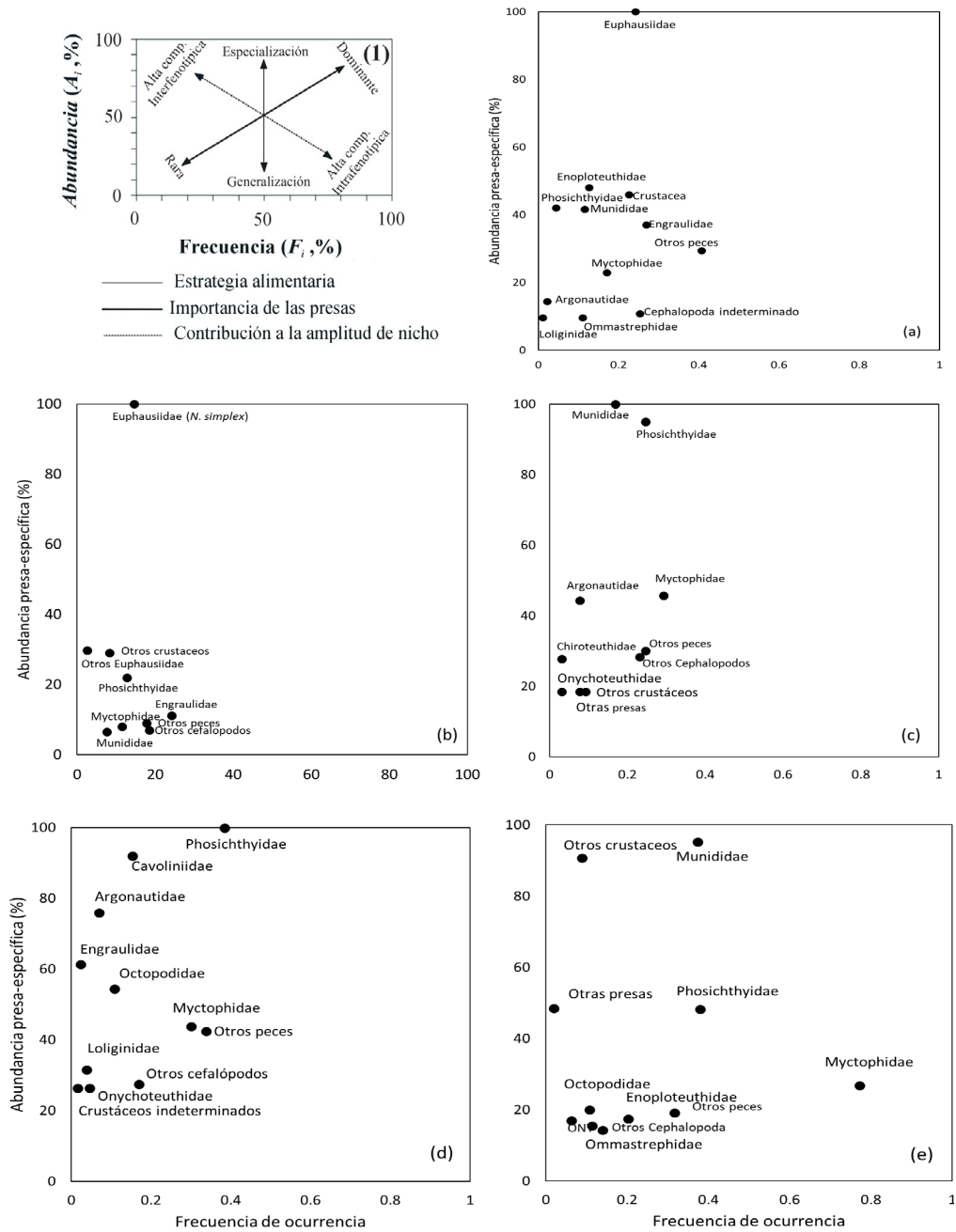


Figura 7.- Representación del método gráfico según AMUNDSEN *et al.* (1996) en la estrategia alimentaria de *Dosidicus gigas* procedente de cruces de evaluación en el litoral de Perú, 2015-2019: (a)=2015, (b)=2016, (c)=2017, (d)=2018, (e) = 2019

Figure 7. Representation of the graphical method according to AMUNDSEN *et al.* (1996) in the feeding strategy of *Dosidicus gigas* from research cruises off the Peruvian coast, 2015-2019: (a)=2015, (b)=2016, (c)=2017, (d)=2018, (e) = 2019

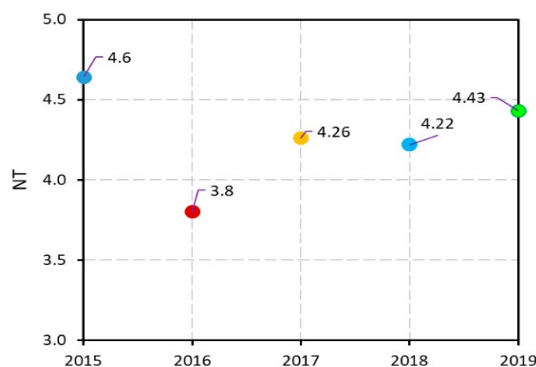


Figura 8.- Variación anual del nivel trófico (NT) de *Dosidicus gigas* durante 2015-2019

Figure 8. Annual variation of the trophic level (TL) of *Dosidicus gigas* during 2015-2019

## 4. DISCUSIÓN

### Composición de la dieta

El presente estudio demostró que la dieta del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el litoral de Perú durante 2015-2019, estuvo compuesta principalmente por crustáceos Euphausiidae, además de la munida *Grimothea monodon* que fueron las presas más abundantes; por peces mesopelágicos como *Vinciguerria lucetia* que fue la presa con mayor porcentaje de frecuencia de ocurrencia, peces Myctophidae, entre los cuales destacaron *Lampanyctus* y *Diogenichthys laternatus*, además de peces Engraulidae como la anchoveta *Engraulis ringens*. Esta preferencia por presas pequeñas que forman grandes agregaciones probablemente se ve facilitado según PORTNER *et al.* (2019) por las puntas de los brazos largos y atenuados de *D. gigas*, que tienen de dos a ocho veces más ventosas que especies confamiliares. Siguió en importancia los cefalópodos, como *Abraliopsis affinis*, el grupo Octopoda y congéneres, que fueron los que presentaron el mayor porcentaje de peso. Además del consumo oportunista de una variedad de presas, como gasterópodos pelágicos (Pteropoda) que presentaron un porcentaje de ocurrencia muy bajo.

En la composición anual de la dieta, se observó que entre 2015 y 2016, los Euphausiidae fueron la presa más importante, sobre todo en 2016, cuando la especie *Nectiphanes simplex* tuvo destacada importancia (%PSIRI=56), lo que se debería al incremento de la TSM por efecto del evento El Niño 2015-2016 (L'HEUREUX & TAKAHASHI, 2016; TAKAHASHI, 2017), que se presentó como fuerte entre abril 2015 y junio 2016; y débil entre diciembre 2016 y abril 2017 (TAKAHASHI, 2017). Este incremento de *N. simplex* durante periodos cálidos (2015-2016), se debería, según CASTAÑEDA (1998), a que esta especie tiene preferencia hacia aguas tropicales superficiales (ATS) mayores a 25 °C, así mismo reporta que durante periodos fríos su abundancia decrece. Otros registros del incremento de *N. simplex* en otras zonas, son dadas por QUESQUÉN *et al.* (2022), quienes mencionan que *N. simplex* fue registrada en concentraciones importantes en la zona norte durante 2015-2016, lo que estaría asociado a las condiciones cálidas que se presentaron en ese periodo. Así mismo, BRUNO *et al.* (2021) también reportaron que en la dieta de *D. gigas* del centro-sur de Chile, los crustáceos incrementaron su importancia en la estación más cálida. De igual modo PORTNER *et al.* (2019),

## 4. DISCUSSION

### Dietary composition

This study demonstrated that the *Dosidicus gigas*' diet along the Peruvian coast from 2015 to 2019 was primarily composed of crustaceans from the family Euphausiidae, along with *Grimothea monodon*, which were the most abundant prey items. Additionally, mesopelagic fish such as *Vinciguerria lucetia*—which had the highest frequency of occurrence—along with fish from the family Myctophidae (notably *Lampanyctus* and *Diogenichthys laternatus*), and *Engraulis ringens* (family Engraulidae) were also significant prey. This preference for small prey species that form large aggregations is likely facilitated by the long, tapered arms of *D. gigas*, which possess two to eight times more suckers than other congeneric species, as noted by PORTNER *et al.* (2019). Cephalopods such as *Abraliopsis affinis*, octopods, and their congeners followed in importance, contributing the highest percentage of biomass. The opportunistic consumption of various other prey, including pelagic gastropods (Pteropoda), was also observed, although their occurrence was minimal.

In terms of annual diet composition, from 2015 to 2016, Euphausiidae were the dominant prey, especially in 2016 when *Nectiphanes simplex* became particularly significant (%PSIRI = 56). This shift was likely associated with the rise in sea surface temperatures (SST) during the occurrence of the 2015/16 El Niño event (L'HEUREUX & TAKAHASHI, 2016; TAKAHASHI, 2017), which was strong from April 2015 to June 2016, before weakening between December 2016 and April 2017 (TAKAHASHI, 2017). According to CASTAÑEDA (1998), *N. simplex* prefers tropical surface waters (TSW) above 25 °C, which may explain its increase during the warm period (2015-2016) and its subsequent decline during colder periods. QUESQUÉN *et al.* (2022) also reported high concentrations of *N. simplex* in the northern region during this period, linked to the warm conditions. Similarly, BRUNO *et al.* (2021) found that crustaceans became more important in the diet of *D. gigas* from central-southern Chile during warmer seasons.

describieron que la dieta de *D. gigas* del Golfo de California, estuvo dominada por eufáusidos y terópodos cuando las condiciones fueron cálidas.

La importancia y alta frecuencia de ocurrencia de *V. lucetia* en el contenido estomacal de *D. gigas* en el presente estudio, sobre todo entre 2017 y 2019, corrobora su preferencia en las costas de Perú, lo cual fue reportado en estudios previos entre los años 2004-2011, por ROSAS-LUIS *et al.* (2011), quienes describieron que en el periodo 2007-2008 (muestras de cruceros IMARPE) hubo una estrecha relación trófica entre *V. lucetia* y *D. gigas*, en un estudio basado en análisis de contenido estomacal y evaluación acústica, donde *V. lucetia* fue la presa más importante, además de peces mictófidios, cefalópodos y *G. monodon*. Así mismo, LORRAIN *et al.* (2011), en un estudio en la zona norte durante 2008, reportaron que la alimentación de *D. gigas*, estuvo dominada por peces, particularmente *V. lucetia*. De igual modo, ALEGRE *et al.* (2014), indicaron que en el periodo 2004 a 2011 (muestras de la flota industrial) *V. lucetia* fue la segunda presa más frecuente (después de los cefalópodos). Así mismo, otros estudios demostraron que *V. lucetia* es un pez abundante en aguas peruanas y su distribución está estrechamente relacionada con la biomasa y distribución del calamar gigante (ARGÜELLES *et al.*, 2008). Las variaciones anuales observadas en la dieta de *D. gigas*, con relación a la presa principal estarían relacionadas sobre todo con la disponibilidad y accesibilidad de las presas, las que serían dependientes de las condiciones ambientales, que son determinantes en la variabilidad de la dieta (ALEGRE *et al.*, 2014; PORTNER *et al.*, 2019).

Se encontraron diferencias significativas en la dieta de *D. gigas* en relación al grado latitudinal y distancia a la costa. En la zona norte (3°S y 9°S), los eufáusidos fueron la presa principal, mientras que en el centro y sur (10°S-18°S), *G. monodon* y *V. lucetia* presentaron mayor importancia. LORRAIN *et al.* (2011) reportaron que, en términos de peso, la dieta entre los grados 4 y 9 estuvo compuesta principalmente por *D. gigas* (54%), eufáusidos (45%) y vinciguerría (61%). Otros autores como PARDO-GANDARILLAS *et al.* (2014); PORTNER *et al.* (2019) e IBÁÑEZ *et al.* (2008), también encontraron diferencias en la composición de la dieta de *D. gigas* entre áreas y regiones biogeográficamente distintas. En ejemplares capturados cerca de la costa, la dieta estuvo compuesta por eufáusidos como la presa más importante, mientras que a medida que se incrementó la distancia a la costa (151-200 mn), *V. lucetia* y los Myctophidae in-

PORTNER *et al.* (2019) also found that the diet of *D. gigas* from the Gulf of California was dominated by euphausiids and Pteropoda under warm conditions.

The frequent occurrence of *V. lucetia* in the stomach contents of *D. gigas*, particularly from 2017 to 2019, further supports its significance along the Peruvian coast. Previous studies (2004-2011) also reported a strong trophic relationship between *V. lucetia* and *D. gigas* in the 2007-2008 period (IMARPE cruise samples), where *V. lucetia* was the most important prey, alongside myctophids, cephalopods, and *G. monodon* (ROSAS-LUIS *et al.*, 2011). LORRAIN *et al.* (2011) found that in 2008, the diet of *D. gigas* from northern Peru was dominated by fish, particularly *V. lucetia*. ALEGRE *et al.* (2014) also found that between 2004 and 2011 (industrial fleet samples), *V. lucetia* was the second most frequent prey item after cephalopods. Other studies have shown that *V. lucetia* is abundant in Peruvian waters, and its distribution is closely linked to the biomass and distribution of *D. gigas* (ARGÜELLES *et al.*, 2008). Annual variations in the diet of *D. gigas*, especially in relation to primary prey, are likely linked to the availability and accessibility of prey, which in turn are influenced by environmental conditions, contributing to diet variability (ALEGRE *et al.*, 2014; PORTNER *et al.*, 2019).

Significant differences in the diet of *D. gigas* were observed based on latitude and distance from the shore. In the northern zone (3°S to 9°S), euphausiids were the primary prey, while in the central and southern zones (10°S to 18°S), *G. monodon* and *V. lucetia* became more important. LORRAIN *et al.* (2011) reported that the diet between 4° and 9°S was mainly composed of *D. gigas* (54%), euphausiids (45%), and *V. lucetia* (61%). Similarly, PARDO-GANDARILLAS *et al.* (2014), PORTNER *et al.* (2019), and IBÁÑEZ *et al.* (2008) found regional differences in the diet composition of *D. gigas*. Individuals captured near the coast had a diet predominantly consisting of euphausiids, whereas individuals caught further from the shore (151-200 nm) relied more on *V. lucetia* and Myctophidae, consistent with findings by ALEGRE *et al.* (2014).

crementaron su importancia, lo cual es similar a lo reportado por ALEGRE *et al.* (2014).

En cuanto a la dieta de acuerdo al tamaño, los resultados son similares a los reportados en varios estudios (NIGMATULLIN *et al.*, 2001; ALEGRE *et al.*, 2014; PORTNER *et al.*, 2019; BRUNO *et al.*, 2021) en que los individuos grandes consumen más peces, cefalópodos y también pequeños crustáceos. En relación a este punto PORTNER *et al.* (2019), mencionan que los euphausiidos suelen tener menor energía por unidad de peso, los cefalópodos tienen una energía intermedia y los peces (mictófididos y engráulidos) mayor energía, por lo que un mayor consumo de peces a medida que amplía su tamaño corporal, representaría un aumento en el total de calorías ingeridas, lo cual concuerda con la dieta de ejemplares grandes observados en este trabajo. En ejemplares de tallas menores (< 41 cm LM), predominaron los euphausiidos y peces, similar a lo reportado para *D. gigas* de Chile, en que los euphausiidos, decápodos y mísidos fueron las presas más comunes en ejemplares pequeños (< 35 cm LM) (BRUNO *et al.*, 2021). Sin embargo es contrario a lo observado por ALEGRE *et al.* (2014), quienes reportaron que la dieta de *D. gigas* del litoral de Perú, presentó aumento de euphausiidos, con el incremento del tamaño. Esta no concordancia podría deberse a diferencias espacio-temporales en la disponibilidad de euphausiidos en diferentes áreas de estudio, mostrando el carácter oportunista de *D. gigas*.

En cuanto al canibalismo, se observó una relación directa con el tamaño corporal, similar a lo reportado por BRUNO *et al.* (2021). El alto canibalismo en esta especie se da principalmente cuando son capturados con "pinta", ya que el estrés de la captura y el frenesí alimentario, característico de esta especie, induce al canibalismo (IBÁÑEZ *et al.*, 2008; IBÁÑEZ & KEYL, 2010; BRUNO *et al.*, 2021).

El análisis CART demostró que la dieta de *D. gigas* presentó variaciones espaciales, observándose que la variable más influyente en la dieta fue la distancia a la costa. El año y la longitud del manto no influyeron grandemente. Este resultado es similar a lo indicado por ARGÜELLES *et al.* (2012), en un estudio para determinar el hábitat y uso de recursos de *D. gigas* en el norte de la corriente de Humboldt (NCH), en el cual indican que la mayoría de las variaciones en sus resultados fueron influenciados por la latitud y distancia a la costa; y que las varia-

Dietary differences related to size were consistent with those observed in several other studies (NIGMATULLIN *et al.*, 2001; ALEGRE *et al.*, 2014; PORTNER *et al.*, 2019; BRUNO *et al.*, 2021), showing that larger individuals consumed more fish, cephalopods, and smaller crustaceans. PORTNER *et al.* (2019) suggested that euphausiids provide lower energy per unit of weight, cephalopods offer intermediate energy, and fish (myctophids and engraulids) provide higher energy. Thus, larger individuals, which consume more fish, are likely to ingest more total calories, which aligns with the diet observed in larger individuals in this study. Smaller individuals (<41 cm ML) primarily consumed Euphausiidae and fish, similar to observations for *D. gigas* in Chile, where small individuals (<35 cm ML) primarily consumed euphausiids, decapods, and mysids (BRUNO *et al.*, 2021). However, this contrasts with ALEGRE *et al.* (2014), who reported an increase in euphausiid consumption with body size in *D. gigas* from Peru. This discrepancy may reflect temporal and spatial differences in euphausiid availability in different study areas, highlighting the opportunistic nature of *D. gigas*.

Cannibalism was observed to be directly related to body size, as reported by BRUNO *et al.* (2021). High levels of cannibalism in this species often occur when individuals are captured with handline (during fishing), as the capture stress and the feeding frenzy characteristic of this species trigger cannibalism (IBÁÑEZ *et al.*, 2008; IBÁÑEZ & KEYL, 2010; BRUNO *et al.*, 2021).

The CART analysis revealed that the diet of *D. gigas* exhibited spatial variations, with distance from the coast being the most influential variable. Year and mantle length had a lesser effect. This finding aligns with ARGÜELLES *et al.* (2012), who studied habitat use and resource exploitation of *D. gigas* in the northern Humboldt Current (NHC). They reported that latitude and distance from the shore were the primary factors driving diet variation, with no significant differences related to mantle length. Similarly, PARGANDARILLAS *et al.* (2014) found no significant changes in the diet of *D. gigas* with respect to size, while DICKSON *et al.* (2004) suggested that

ciones de la dieta con relación a la LM, no fueron significativas. Así mismo, PARDO-GANDARILLAS *et al.* (2014) reportaron que *D. gigas* no presentó cambios en la dieta con relación a la talla, y DICKSON *et al.* (2004), proponen que diferencias en la dieta de un calamar probablemente se deban a las variaciones en la disponibilidad de las presas, más que a cambios ontogénicos en la alimentación.

## Hábitos alimentarios

### Amplitud de nicho trófico

El calamar gigante *D. gigas*, de acuerdo al índice de Levins estandarizado, presentó una estrategia alimentaria con tendencia a la especialización, ( $B' < 0,6$ ) y según el análisis gráfico fue especializada individual (2015-2018) y mixta (especialista y generalista) (2019). Estas diferencias en la estrategia de alimentación están relacionadas con las contribuciones entre y dentro del fenotipo al ancho del nicho. El primer caso es de una población con alto componente entre fenotipos, en la que diferentes individuos se especializaron en diferentes tipos de recursos, mientras que el segundo caso es de una población con alto componente dentro del fenotipo, en la cual la mayoría de los individuos utilizaron muchos tipos de recursos simultáneamente (AMUNDSEN *et al.*, 1996). En el caso de la estrategia alimentaria mixta, *D. gigas* estaría mostrando su comportamiento oportunista (BOYLE & BOLETZKY, 1996; RODHOUSE & NIGMATULLIN, 1996; ARGÜELLES *et al.*, 2012; MILLER *et al.*, 2013) y similar a otros Ommastrephidae, su comportamiento de depredador voraz es para compensar su rápido crecimiento, con depredación de las presas más abundantes (PORTNER *et al.*, 2019). Así mismo, los resultados muestran que *D. gigas* no tiene una dieta y estrategia alimentaria fija, tal como indican LORRAIN *et al.* (2011). Se observó, además que la dieta presentó un grupo de presas raras, poco frecuentes y con baja abundancia, que tuvieron disponibilidad temporal, que pudo estar relacionado con cambios ambientales durante el periodo de estudio (BRUNO *et al.*, 2021).

El análisis gráfico, también mostró que *D. gigas* tendría un nicho trófico amplio, tal como han reportado otros autores (IBÁÑEZ *et al.*, 2008; RUIZ-COOLEY *et al.*, 2010; ARGÜELLES *et al.*, 2012). En este sentido la amplitud del nicho es un parámetro que pretende cuantificar qué tan especializada es una especie dentro de un ambiente determinado (KREBS, 1989). El amplio espectro de la dieta del calamar gigante

diet differences in squids are more likely due to prey availability than ontogenetic shifts in feeding behavior.

## Feeding habits

### Trophic niche breadth

*Dosidicus gigas*, based on the standardized Levins index, displayed a feeding strategy that leaned towards specialization ( $B' < 0.6$ ). The graphical analysis indicated an individually specialized strategy between 2015 and 2018, shifting to a mixed strategy (specialist and generalist) in 2019. These variations in feeding strategy are linked to the contributions of phenotypic differences in niche breadth. In the first case, the population had a significant between-phenotype component, with different individuals specializing in different resource types. In contrast, the second case showed a high within-phenotype component, with most individuals utilizing a wide range of resources simultaneously (AMUNDSEN *et al.*, 1996). For the mixed feeding strategy, *D. gigas* appears to exhibit opportunistic behavior (BOYLE & BOLETZKY, 1996; RODHOUSE & NIGMATULLIN, 1996; ARGÜELLES *et al.*, 2012; MILLER *et al.*, 2013). Like other Ommastrephidae, its voracious predatory behavior compensates for rapid growth by preying on the most abundant species (PORTNER *et al.*, 2019). The results also indicate that *D. gigas* does not follow a fixed diet or feeding strategy, as suggested by LORRAIN *et al.* (2011). Furthermore, rare, infrequent, and low-abundance prey species were observed, which were temporarily available and likely influenced by environmental changes during the study period (BRUNO *et al.*, 2021).

The graphical analysis also suggests that *D. gigas* occupies a broad trophic niche, consistent with findings from other studies (IBÁÑEZ *et al.*, 2008; RUIZ-COOLEY *et al.*, 2010; ARGÜELLES *et al.*, 2012). In this context, niche breadth serves as a parameter for quantifying how specialized a species is within a particular environment (KREBS, 1989). The wide diet spectrum of *D. gigas* observed in this study (ranging from euphausiids to fish and cephalopods) does not support the expectation of a generalist diet. According to IBÁÑEZ *et al.* (2021), most

*D. gigas* encontrado en este trabajo (desde euphausiidos a peces y cefalópodos), no demostró una dieta generalista, como era de esperar. En este sentido, según IBÁÑEZ *et al.* (2021), la mayoría de cefalópodos presentan una dieta generalista y amplio nicho trófico, sin embargo, su estrategia de caza es selectiva y especializada a nivel individual. Sobre este aspecto VANDER ZANDEN *et al.* (2010), indican que una población de depredadores generalistas puede estar compuesta de especialistas individuales y que la especialización no está limitada a una dieta consistente de una sola presa, sino que puede ser el resultado de una mezcla de presas, el hábitat y la locación geográfica. Así mismo, AMUNDSEN *et al.* (1996), mencionan que una población con nicho estrecho debe estar compuesta necesariamente por individuos con nichos especializados y estrechos, mientras que una población con nicho amplio puede estar compuesta de individuos con nichos estrechos o amplios, o una combinación de ambos, lo que estaría reflejado en este trabajo. Sin embargo, son necesarias más investigaciones para confirmar el patrón de alimentación determinado en este estudio, a fin de confirmar como varía el grado de especialización del calamar gigante *D. gigas* en diferentes periodos.

### Nivel trófico

El nivel trófico (NT) de *D. gigas*, correspondió a un depredador tope de especies oceánicas y neríticas, lo cual se deduce del hábitat de sus presas. El NT general (NT=4,2) fue mayor que el estimado por ESPINOZA *et al.* (2017) en un estudio sobre estructura trófica en el norte de la corriente de Humboldt (NCH) utilizando isótopos estables. Los mencionados autores, encontraron que el NT del calamar gigante osciló entre 3,5 (norte) y 3,9 (sur) para ejemplares de 40 cm LM, mientras que, en el presente trabajo, ejemplares en el rango de 20-40 cm LM, tuvieron un NT= 4,4. Sin embargo, ESPINOZA *et al.* (2017), al comparar el NT estimado en su trabajo, con otros autores (p. e. MILLER *et al.*, 2013), que indican resultados similares, discute que tales estimaciones son bastante bajas considerando que estudios de alimentación de *Dosidicus gigas* en el NCH, demostraron que *D. gigas* se alimenta principalmente de peces y cefalópodos (ALEGRE *et al.*, 2014). El NT se incrementó con el tamaño (4,4 – 4,7), lo que coincide con lo reportado por ARGÜELLES *et al.* (2012), quienes observaron un aumento del NT con la ontogenia de *D. gigas*. Este incremento se debería a que ejemplares más grandes

cephalopods have a generalist diet and broad trophic niches, but their hunting strategy is selective and specialized at the individual level. VANDER ZANDEN *et al.* (2010) further explain that a population of generalist predators may consist of individual specialists, and specialization is not limited to a single prey type but can result from a mix of prey, habitat, and geographic location. Similarly, AMUNDSEN *et al.* (1996) note that a population with a narrow niche must consist of individuals with specialized, narrow niches, while a population with a broad niche may include individuals with narrow or broad niches, or a combination of both, as reflected in this study. However, further research is required to confirm the feeding patterns identified here and determine how the degree of specialization in *D. gigas* may vary over time.

### Trophic level

The trophic level (TL) of *D. gigas* was consistent with that of an apex predator of both oceanic and neritic species, based on the habitat of its prey. The overall TL (TL = 4.2) was higher than estimates from ESPINOZA *et al.* (2017), who studied trophic structure in the northern Humboldt Current (NHC) using stable isotopes. These authors found that the TL of *D. gigas* ranged from 3.5 (north) to 3.9 (south) for individuals with a mantle length of 40 cm. In contrast, in the present study, individuals in the 20–40 cm ML range had a TL of 4.4. ESPINOZA *et al.* (2017) when comparing the TL estimated in their work, with other authors (e.g. MILLER *et al.*, 2013), which indicate similar results, discuss that such estimates are quite low considering that feeding studies of *Dosidicus gigas* in the NCH, showed that the species feeds mainly on fish and cephalopods (ALEGRE *et al.*, 2014). The TL increased with size (4.4–4.7), which aligns with the findings of ARGÜELLES *et al.* (2012), who observed that TL increases with ontogeny in *D. gigas*. This increase is likely due to larger individuals consuming more fish and cephalopods by weight, with higher levels of cannibalism and reduced consumption of euphausiids. Nevertheless, LORRAIN *et al.* (2011) noted that larger *D. gigas* individuals may switch to a diet dominated by euphausiids.



de *D. gigas* consumieron más peces y cefalópodos en términos de peso, así mismo el canibalismo fue mayor, mientras que el consumo de eufáusidos fue menor. Sin embargo, LORRAIN *et al.* (2011), indican que ejemplares grandes de *D. gigas*, pueden cambiar a una dieta dominada por eufáusidos.

El NT anual, fue menor en 2016 (3,8) y estuvo en el rango determinado por ESPINOZA *et al.* (2017). El consumo de eufáusidos en ese año, habría condicionado un NT más bajo. PORTNER *et al.* (2019), también mencionan que *D. gigas* bajo condiciones cálidas (baja productividad), independientemente del tamaño, se alimentaron de presas con NT inferior (eufáusidos y terópodos), tal como se observó en el presente trabajo. Así mismo, MILLER *et al.* (2013), indican que una gran proporción de macrozooplancton, ictioplancton y peces pequeños en la dieta de *D. gigas* de la corriente del norte de California, explicaría el nivel trófico relativamente bajo reportado en su trabajo. Concordando con LORRAIN *et al.* (2011), el calamar gigante *D. gigas* puede cambiar de presas de nivel trófico alto a bajo, presentando por lo tanto un NT que puede variar en función de la disponibilidad de las presas, lo cual estaría limitado principalmente por las condiciones ambientales y por la geografía.

## 5. CONCLUSIONES

El presente estudio incrementa los conocimientos acerca de la dieta y hábitos alimentarios del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el litoral de Perú, el cual demostró preferencia de tres especies, en una dieta constituida por 51 ítems presas, pertenecientes a cuatro taxa: Crustacea, Teleostei, Cephalopoda y Gastropoda.

En el espectro trófico general, las especies más importantes fueron el eufáusido *Nictiphanes simplex*, seguido de *Dosidicus gigas* y *Vinciguerria lucetia*. El análisis CART demostró que la variable más influyente en la dieta de *D. gigas* fue la distancia a la costa.

La estrategia alimentaria según el método de Levins, fue de un depredador especialista y según el método gráfico fue especializada individual y mixta (especialista y generalista). El nivel trófico general correspondió a un depredador tope de especies oceánicas y neríticas. El NT se incrementó con la longitud del manto y presentó variaciones anuales.

In 2016, the annual TL was lower (3.8), within the range estimated by ESPINOZA *et al.* (2017). The consumption of euphausiids during this year likely contributed to the lower TL. PORTNER *et al.* (2019) also found that under warm conditions (low productivity), *D. gigas*, regardless of size, fed on prey with a lower TL (euphausiids and pteropods), as observed in this study. Similarly, MILLER *et al.* (2013) suggested that the significant presence of macrozooplankton, ichthyoplankton, and small fish in the diet of *D. gigas* from the northern California current would explain the relatively low TL reported in their study. In line with LORRAIN *et al.* (2011), *D. gigas* can switch between high- and low-trophic level prey, leading to a TL that varies based on prey availability, mainly influenced by environmental conditions and geography.

## 5. CONCLUSIONS

Our study contributes to a better understanding of the diet and feeding habits of *Dosidicus gigas* along the Peruvian coastline. The species showed a preference for three primary species in a diet consisting of 51 prey items from four taxa: Crustacea, Teleostei, Cephalopoda, and Gastropoda.

The most significant prey species in the overall trophic spectrum were the euphausiid *Nictiphanes simplex*, followed by *Dosidicus gigas* and *Vinciguerria lucetia*. The CART analysis identified distance from the shore as the most influential variable in the diet of *D. gigas*.

The feeding strategy, as determined by the Levins method, classified the species as a specialist predator, and the graphical method indicated a mixed strategy, including both specialists and generalists. The overall trophic level indicated *D. gigas* as an apex predator of oceanic and neritic species. The TL increased with mantle length and showed annual variation.

## Acknowledgments

We would like to thank the staff of IMARPE's Functional Area of Marine Invertebrate and Macroalgae Research for providing samples, biological data, and biometric information.

## Agradecimientos

Al personal del Área Funcional de Investigaciones de Invertebrados Marinos y Macroalgas, por el suministro de muestras, datos biológicos y biométricos.

## 6. REFERENCIAS

- ALEGRE, A., MENARD, F., TAFUR, R., ESPINOZA, P., ARGÜELLES, J., MAEHARA, V., FLORES, O., SIMIER, S. & BERTRAND, A. (2014). Comprehensive model of jumbo squid *Dosidicus gigas* trophic ecology in the Northern Humboldt current system. *PLoS One*, 9(1), e85919. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085919>
- AMARATUNGA, T. (1983). The role of cephalopods in the marine ecosystem. En J. F. Caddy (Eds.), *Advances in assessment of world cephalopod resources* (FAO Fisheries Technical Paper No. 231, pp. 379-415). Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).
- AMUNDSEN, P. A., GABLER, H. M. & STALDVIK, F. J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*, 48, 607–614. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01455.x>
- ARGÜELLES, J., RODHOUSE, P. G., VILLEGAS, P. & CASTILLO, G. (2001). Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters. *Fisheries Research*, 54, 51–61. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(01\)00380-0](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00380-0)
- ARGÜELLES, J., TAFUR, R., TAPE, A., VILLEGAS, P., KEYL, F., DOMINGUEZ, N. & SALAZAR, M. (2008). Size increment of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* mature females in Peruvian waters, 1989-2004. *Progress in Oceanography*, 79(2-4), 308-312. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.003>
- ARGÜELLES, J., LORRAIN, A., CHEREL, Y., GRACO, M., TAFUR, R., ALEGRE, A., ESPINOZA, P., TAPE, A., AYÓN, P. & BERTRAND, A. (2012). Tracking habitat and resource use for the jumbo squid *Dosidicus gigas*: a stable isotope analysis in the Northern Humboldt Current System. *Marine Biology*, 159, 2105-2116. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1998-2>
- ARKHIPKIN, A., ARGÜELLES, J., SHCHERBICH, Z. & YAMASHIRO, K. (2015). Ambient temperature influences adult size and life span in jumbo squid (*Dosidicus gigas*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 72(3), 400–409. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0386>
- BOYLE, P. R. & BOLETZKY, S. V. (1996). Cephalopod populations: definition and dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.*, 351, 985-1002. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0089>
- BREIMAN, L., FRIEDMAN, J., STONE, C. J. & OLSHEN, S. R. A. (1984). *Classification and Regression Trees*. Taylor & Francis.
- BROWN, S. C., BIZZARRO, J. J., CAILLIET, G. M. & EBERT, D. A. (2012). Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleuca* (Gilbert 1896). *Environ Biol Fishes*, 95, 3-20. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9959-z>
- BRUNO, C., CORNEJO, C. F., RIERA, R. & IBÁÑEZ, C. M. (2021). What is on the menu? Feeding, consumption and cannibalism in exploited stocks of the jumbo squid *Dosidicus gigas* in south-central Chile. *Fisheries Research*, 233, 105722. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105722>
- CASTAÑEDA, P. (1998). Los eufáusidos en el Pacífico Sudeste (03°16'S-31°23'S) durante El Evento El Niño, diciembre de 1997. *Acta Oceanográfica del Pacífico*, 9(1), 153-159.
- CHEREL, Y. & HOBSON, K. A. (2005). Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study the trophic ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. *Proc. R. Soc. B*, 272, 1601-1607. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3115>
- CHRISTENSEN, V. & PAULY, D. (1992). ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61, 169-185. [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8)
- CLARKE, M. R. (Ed.). (1986). *A handbook for the identification of cephalopod beaks*. Clarendon Press.
- COLL, M., NAVARRO, J., OLSON, R. J. & CHRISTENSEN, V. (2013). Assessing the trophic position and ecological role of squids in marine ecosystems by means of food-web models. *Deep-Sea Research II*, 95, 21–36. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.08.020>
- CÓRDOVA-ZAVALA, F., MENDO, J., BRIONES-HERNÁNDEZ, S. A., ACUÑA-PERALES, N., GONZALEZ-PESTANA, A., ALFARO-SHIGUETO, J. & MANGEL, J. C. (2017). Food habits of the blue shark, *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758), in waters off northern Peru. *Fishery Bulletin*, 116(3–4), 310-322. <https://doi.org/10.7755/FB.116.3-4.9>
- DE LA CHESNAIS, T., FULTON, E. A., TRACEY, S. R. & PECL, G. T. (2019). The ecological role of cephalopods and their representation in ecosystem models. *Rev Fish Biol Fisheries*, 29, 313–334. <https://doi.org/10.1007/s11160-019-09554-2>
- DICKSON, J., MORLEY, S. A. & MULVEY, T. (2004). New data on *Martialia hyadesi* feeding in the Scotia Sea during winter; with emphasis on seasonal and annual variability. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 84(4), 785-788. <https://doi.org/10.1017/S002531540400944h>
- ESPINOZA, P., LORRAIN, A., MÉNARD, F., CHEREL, Y., TREMBLAY-BOYER, L., ARGÜELLES, J., TAFUR, R., BERTRAND, S., TREMBLAY, Y., AYÓN, P., MUNARON, J.-M., RICHARD, P. & BERTRAND, A. (2017). Trophic structure in the northern Humboldt Current system: New perspectives from stable isotope analysis. *Mar. Biol.*, 164, 86. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3119-8>
- GARCÍA-GODOS, I. (2001). Patrones morfológicos del otolito sagitta de algunos peces óseos del Mar Peruano. *Bol Inst Mar Perú*, 20(1-2), 1-83. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/1061>
- GASALLA, M. A., RODRIGUES, A. R. & POSTUMA, F. A. (2010). The trophic role of the squid *Loligo plei* as a keystone species in the South Brazil Bight ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 67, 1413–1424. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq106>
- HYSLOP, E. J. (1980). Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17(4), 411-429. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>
- IBÁÑEZ, C. M. & CUBILLOS, L. A. (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(1), 123-128. <https://doi.org/10.3989/scimar.2007.71n1123>
- IBÁÑEZ, C. M. & KEYL, F. (2010). Cannibalism in cephalopods. *Rev Fish Biol Fisheries*, 20, 123-136. <https://doi.org/10.1007/s11160-009-9129-y>
- IBÁÑEZ, C. M., ARANCIBIA, H. & CUBILLOS, L. A. (2008). Biases in determining the diet of jumbo squid *Dosidicus gigas* d'Orbigny 1835 (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern-central Chile (34°S-40°S). *Helgol. Mar. Res.*, 62, 331-338. <https://doi.org/10.1007/s10152-008-0120-0>
- IBÁÑEZ, C. M., RIERA, R., LEITE, T., DÍAZ-SANTANA-ITURRIOS, M., ROSA, R. & PARDO-GANDARILLAS, M. C. (2021). Stomach content analysis in cephalopods: past research, current challenges, and future directions. *Rev Fish Biol Fisheries*, 31, 505-522. <https://doi.org/10.1007/s11160-021-09653-z>
- KREBS, C. J. (1989). *Ecological methodology*. Harper & Row.
- L'HEUREUX, M. & TAKAHASHI, K. (2016). Predicciones numéricas de El Niño 2015-2016. *Boletín Técnico IGP*, 3(12), 4-8. [http://met.igpp.gov.pe/publicaciones/Divulgacion\\_PPR\\_El\\_Niño\\_IGP\\_201612.pdf](http://met.igpp.gov.pe/publicaciones/Divulgacion_PPR_El_Niño_IGP_201612.pdf)
- LORRAIN, A., ARGÜELLES, J., ALEGRE, A., BERTRAND, A., MUNARON, J.-M., RICHARD, P. & CHEREL, Y. (2011). Sequential isotopic signature along gladius highlights contrasted individual foraging strategies of jumbo squid (*Dosidicus gigas*). *PLoS One*, 6(7), e22194. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022194>
- MARKAIDA, U. & SOSA-NISHIZAKI, O. (2003). Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, México. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 83(3), 507-522. <https://doi.org/10.1017/S0025315403007434h>
- MÉNDEZ, M. (1981). Claves de identificación y distribución de los langostinos y camarones (Crustacea: Decapoda) del mar y ríos de la costa del Perú. *Bol Inst Mar Perú*, 5(1), 1-170. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/1028>
- MILLER, T. W., BOSLEY, K. L., SHIBATA, J., BRODEUR, R. D., OMORI, K. & EMMETT, R. (2013). Contribution of prey to Humboldt squid *Dosidicus gigas* in the northern California Current, revealed by stable isotope analyses. *Mar Ecol Prog Ser.*, 477, 123-134. <https://doi.org/10.3354/meps10133>
- NESIS, K. N. (1983). *Dosidicus gigas*. In P. R. Boyle (Ed.), *Cephalopod life cycles* (Vol. 1, pp. 215-231). Academic Press.
- NIGMATULLIN, CH. M., NESIS, K. N. & ARKHIPKIN, A. I. (2001). A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fisheries Research*, 54, 9-19. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(01\)00371-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00371-X)
- PARDO-GANDARILLAS, M. C., LOHRMANN, K., GEORGE-NASCIMENTO, M. & IBÁÑEZ, C. M. (2014). Diet and parasites of *Dosidicus gigas* in the Humboldt Current System. *Molluscan Research*, 34(1), 10-19. <https://doi.org/10.1080/13235818.2013.860870>
- PORTNER, E. J., MARKAIDA, U., ROBINSON, C. J. & GILLY, W. F. (2019). Trophic ecology of Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in conjunction with body size and climatic variability in the Gulf of California, Mexico. *Limnology and Oceanography*, 65(4), 732-748. <https://doi.org/10.1002/lno.11343>
- QUESQUÉN, R., OROSCO, X. & GARCIA, W. (2022). Condiciones oceanográficas superficiales, biovolúmenes de zooplankton, ictioplancton y eufáusidos en la zona norte del mar peruano, otoño 2020. *Bol Inst Mar Perú*, 37(2), 217-233. <https://doi.org/10.53554/boletin.v37i2.369>
- RODHOUSE, P. G. & NIGMATULLIN, C. M. (1996). Role as consumers. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B. Biol. Sci.*, 351, 1003-1022. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0090>
- ROSAS-LUIS, R., TAFUR-JIMENEZ, R., ALEGRE-NORZA, A. R., CASTILLO-VALDERRAMA, P. R., CORNEJO-URBINA, R. M., SALINAS-ZAVALA, C. A. & SÁNCHEZ, P. (2011). Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) in the Humboldt Current System off Peru. *Scientia Marina*, 75(3), 549-557. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n3549>
- RUIZ-COOLEY, R. I., VILLA, E. C. & GOULD, W. R. (2010). Ontogenetic variation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  recorded in the gladius of the jumbo squid *Dosidicus gigas*: geographic differences. *Mar Ecol Prog Ser.*, 399, 187-198. <https://doi.org/10.3354/meps08383>
- SAUCEDO LOZANO, M., RODRÍGUEZ IBARRA, L. E., LANDA JAIME, V., GUERRERO SAUCEDO, I. I. & MICHEL MORFIN, J. E. (2022). Alimentación de los lenguados *Cyclosetta querna* y *Syacium latifrons* en la costa de Jalisco y Colima, México. *Marine and Fishery Sciences*, 35(1), 81-102. <https://doi.org/10.47193/mafis.3512022010110>
- TAKAHASHI, K. (2017). Fenómeno El Niño: "Global" vs "Costero". *Boletín Técnico*, 4(4), 4-7. <http://hdl.handle.net/20.500.12816/5101>
- VANDER ZANDEN, H. B., BJORN DAL, K. A., REICH, K. J. & BOLTEN, A. B. (2010). Individual specialists in a generalist population: results from a long-term stable isotope series. *Biology Letters*, 6, 711-714. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0124>
- VILLANUEVA, R., PERRICONE, V. & FIORITO, G. (2017). Cephalopods as Predators: A Short Journey among Behavioral Flexibilities, Adaptions, and Feeding Habits. *Front. Physiol.*, 8, 598. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00598>
- WOLFF, G. A. (1984). *Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean* (NOAA Tech. Rep. NMFS 17). National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service. <https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/5605>
- XAVIER, J. C. & CHEREL, Y. (2009). *Cephalopod beak guide for the Southern Ocean*. British Antarctic Survey. <https://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/13035/>

## ANEXO / ANNEX

	%FO	%W	%PW	%N	%PN	%PSIRI
<b>Teleostei</b>						
<b>Myctophidae</b>						
<i>Diogenichthys laternatus</i>	12.32	1.86	0.15	2.12	0.17	1.99
<i>Lampamnyctus</i> sp.	15.58	3.18	0.48	3.38	0.78	3.28
<i>Myctophum nitidulum</i>	3.12	0.79	0.25	0.46	0.15	0.62
<i>Myctophum aurolaternatum</i>	1.70	0.85	0.50	0.35	0.20	0.60
<i>Myctophum</i> sp.	2.27	0.55	0.24	0.26	0.11	0.40
Myctophidae n.i.	1.42	0.20	0.14	0.47	0.33	0.34
<b>Triglidae</b>						
<i>Prionotus stephanophrys</i>	1.56	2.05	1.32	0.46	0.29	1.25
<b>Bathylagidae</b>						
<i>Leuroglossus</i> sp.	4.82	0.64	0.13	0.81	0.17	0.73
<b>Sphyracidae</b>						
<i>Sphyracna</i> spp.	1.56	0.42	0.27	0.18	0.12	0.30
<b>Trachichthyidae</b>						
<i>Hoplostethus pacificus</i>	0.28	0.06	0.20	0.05	0.17	0.05
<b>Notosudidae</b>						
<i>Scopelosaurus hubbsi</i>	0.14	0.02	0.14	0.01	0.09	0.02
<b>Phosichthyidae</b>						
<i>Vinciguerra lucetia</i>	20.68	6.18	0.30	8.47	0.41	7.32
<b>Nomeidae</b>						
<i>Psenes sio</i>	1.84	0.52	0.28	0.27	0.15	0.40
<b>Engraulidae</b>						
<i>Engraulis ringens</i>	5.81	9.53	1.64	2.18	0.38	5.86
<i>Anchoa nasus</i>	2.12	2.92	1.37	0.49	0.23	1.71
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	3.26	1.68	0.52	0.83	0.25	1.25
Engraulidae n.i.	0.99	1.23	1.24	0.14	0.14	0.68
<b>Exocoetidae</b>						
	0.28	1.05	3.69	0.02	0.09	0.54
<b>Gonostomatidae</b>						
<i>Gonostoma</i> sp.	0.28	0.04	0.13	0.02	0.09	0.03
<b>Ariidae</b>						
<i>Galeichthys peruvianus</i>	0.14	0.16	1.15	0.07	0.52	0.12
<b>Ophichthidae</b>						
<i>Ophichthus remiger</i>	0.14	0.03	0.18	0.01	0.09	0.02
<b>Lophiidae</b>						
<i>Lophioides caulinaris</i>	0.28	0.05	0.16	0.04	0.13	0.04
<b>Scorpaenidae</b>						
<i>Pontinus</i> sp.	0.14	0.01	0.10	0.01	0.09	0.01
<b>Serranidae</b>						
<i>Pronotogrammus multifasciatus</i>	0.42	0.28	0.65	0.10	0.23	0.19
<b>Merlucciidae</b>						
<i>Merluccius gayi peruanus</i>	2.55	5.80	2.27	1.61	0.63	3.71
<b>Syngnathidae</b>						
	0.14	0.03	0.18	0.01	0.09	0.02
<b>Peces n.i.</b>						
	11.47	3.19	1.48	1.55	0.23	2.37
<b>Huevos de peces</b>						
	1.42	0.05	0.04	0.12	0.09	0.09
<b>Cephalopoda</b>						
<b>Loliginidae</b>						
Loliginidae n.i.	1.84	0.40	0.22	0.22	0.12	0.31
<b>Octopodidae</b>						
<i>Argonauta</i> sp.	4.11	3.48	0.85	0.78	0.19	2.13
Octopodidae n.i.	3.82	3.33	0.87	0.71	0.19	2.02
<b>Enoploteuthidae</b>						
<i>Abrialopsis affinis</i>	7.93	2.58	0.33	2.00	0.25	2.29
<b>Ommastrephidae</b>						
<i>Dosidicus gigas</i>	5.81	24.03	4.14	0.58	0.10	12.30
<i>Hyaloteuthis</i> sp.	0.14	0.01	0.05	0.02	0.17	0.02
<i>Todarodes</i>	0.14	0.02	0.13	0.01	0.09	0.02
<b>Onychoteuthidae</b>						
<i>Onychoteuthis banksii</i>	1.84	2.76	1.50	0.21	0.11	1.48
Onychoteuthidae n.i.	0.85	0.19	0.22	0.07	0.09	0.13
<b>Chiroteuthidae</b>						
<i>Chiroteuthis</i>	0.42	0.42	0.99	0.05	0.12	0.23
<i>Planctoteuthis</i>	0.14	0.00	0.02	0.02	0.17	0.01
Gonatidae	0.14	0.04	0.32	0.05	0.35	0.05
Cefalopodo n.i.	14.02	6.25	0.45	1.57	0.11	3.91
<b>Crustacea</b>						
<b>Euphausiidae</b>						
<i>Nyctiphanes simplex</i>	2.97	4.55	1.53	41.12	13.82	22.83
Euphausiidae n. i.	7.37	0.84	0.11	12.35	1.68	6.59
<b>Squillidae</b>						
<i>Squilla</i> sp.	3.68	0.61	0.17	2.16	0.59	1.38
<b>Munididae</b>						
<i>Grimothea monodon</i>	8.64	2.57	0.30	9.11	1.05	5.84
Callianassidae	0.28	0.12	0.44	0.09	0.30	0.11
Galatheididae	0.28	0.18	0.64	0.10	0.35	0.14
Stomatopoda (Megalopa)	0.42	1.39	3.26	0.05	0.12	0.72
Crustacea n.i.	2.27	2.06	0.91	1.89	0.83	1.97
<b>Gastropoda</b>						
<b>Creseidae</b>						
<i>Creseis</i>	0.28	0.04	0.15	0.96	3.39	0.50
<b>Cavoliniidae</b>						
<i>Cavolinia uncinata</i>	3.97	0.76	0.19	1.36	0.34	1.06