



UNIVERSIDAD DE CONCEPCION
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Doctorado en Oceanografía

**Caracterización bio-física del micronecton en relación
a condiciones oceanográficas de meso-escala en el
Sistema de la Corriente de Humboldt frente al Perú**

RODOLFO MARTIN CORNEJO URBINA

CONCEPCION - CHILE

2011

PROFESOR GUÍA : CIRO OVARZUN GONZALEZ
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA
FACULTAD DE CS. NATURALES Y OCEANOGRAFICAS
UNIVERSIDAD DE CONCEPCION



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Doctorado en Oceanografía

Caracterización bio-física del micronecton en relación a condiciones
oceanográficas de meso-escala en el Sistema de la Corriente de
Humboldt frente al Perú

RODOLFO MARTIN CORNEJO URBINA
CONCEPCIÓN-CHILE
2011

Profesor Guía: **Ciro Oyarzún González**
Departamento de Oceanografía
Facultad de Cs. Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado

La Tesis Doctoral en Oceanografía "*Caracterización bio-física del micronecton en relación a condiciones oceanográficas de meso-escala en el Sistema de la Corriente de Humboldt frente al Perú*" del Sr. *Rodolfo Martín Cornejo Urbina*, realizada en el Departamento de Oceanografía, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dr. *Ciro Oyarzún G.*
Profesor Guía
Universidad de Concepción

Dr. *Leonardo Castro C.*
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. *Marcus Sobarzo B.*
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. *Edwin Niklitschek H.*
Evaluador Externo
Universidad Austral, Chile

Dr. *Rubén Escribano V.*
Director de Programa (S)
Universidad de Concepción

Concepción, Mayo de 2011

Dedicado al amor de mi vida mi esposa Sussan y mis preciosas hijas Gianella y Maricielo

Índice de Contenidos

Agradecimientos	vi
Curriculum vitae	viii
Resumen	x
Abstract	xiii
1.- INTRODUCCIÓN	1
1.1.- El Micronecton: Definiciones y características	1
1.2.- Micronecton en relación a características oceanográficas	6
1.3.- Estudios de peces micronectónicos en el Pacífico Suroriental del Perú	8
1.4.- Elección de la escala de estudio y técnica de observación	8
1.5.- Hipótesis	10
1.6.- Objetivo general	10
1.7.- Objetivos específicos	10
2.- MATERIALES Y MÉTODOS	11
2.1.- Condiciones climáticas, oceanográficas y pesqueras de la zona de estudio	11
2.2.- Escala y técnica de observación	14
2.3.- Metodología en terreno	15
2.4.- Estaciones de pesca con red de arrastre pelágico	16
2.5.- Acústica	17
2.6.- Estaciones oceanográficas	20
2.7.- Taxonomía	20
2.8.- Análisis de contenido estomacal	21
2.9.- Procesamiento y análisis de datos biofísicos	22
3.- RESULTADOS	24
3.1.- Manuscrito 1	24
3.2.- Manuscrito 2	45
3.3.- Manuscrito 3	99
3.4.- Características oceanográficas	109
3.5.- Observaciones acústicas de los peces mesopelágicos en la escala diaria	111
3.6.- Distribución vertical de las capas de dispersión acústica relacionado a variables ambientales	113
3.7.- Migración vertical diaria del micronecton	118
4.- DISCUSIÓN	119
4.1.- Dinámica de los organismos micronectónicos	119
4.2.- Efecto de características oceanográficas de mesoescala en relación al micronecton	122
4.3.- Funcionamiento y organización espacio-temporal del micronecton en el SCH frente a Perú	125
5.- REFERENCIAS	129
6.- ANEXO	146
6.1.- Familias de la ictiofauna mesopelágica y batipelágica	146
6.2.- Características taxonómicas, bioecológicas y pesqueras de las familias de la ictiofauna mesopelágica y batipelágica	148
6.3.- Lista Sistemática de especies de peces mesopelágicos y batipelágicos colectados durante el periodo de estudio	162
6.4.- Catálogo de especies de la ictiofauna mesopelágica y batipelágica colectados durante el periodo de estudio	165

Publicaciones y Manuscritos

- 1.- Cornejo RM & R Koppelman (2006) Distribution patterns of mesopelagic fishes with special reference to *Vinciguerria lucetia* (Pisces: Phosichthyidae) in the Humboldt Current Region of Peru. *Marine Biology*. 149: 1519-1537.
- 2.- Cornejo RM, C Oyarzún, R Koppelman, R Castillo, L Castro, N Chirichigno, CM Salazar, F Ganoza & M Ñiquen (in revision) Bio-physical characterisation of micronektonic sound scattering layers in Southeastern Pacific off Peru. *Deep Sea Research Part I*.
- 3.- Rosas R, R Tafur, A Alegre, R Castillo, RM Cornejo, C Salinas & P Sánchez (in press) Trophic relationships between jumbo squid *Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835 and the mesopelagic fish *Vinciguerria lucetia* Garman, 1899 in the Humboldt Current System of Peru. *Scientia Marina*.

Agradecimientos

Quiero expresar mi más cordial y profundo agradecimiento a diversas personas e instituciones que contribuyeron durante mi estudio doctoral. Especialmente a mi maestra y amiga la Dra. Norma Chirichigno por sus enseñanzas en la ictiología marina y en las investigaciones científicas del mar Peruano, así como por sus invalorable consejos y decidido apoyo. A mi profesor guía, Dr. Ciro Oyarzún por su amistad y orientación académica. Al Dr. Rolf Koppelman quien me acogió en el Instituto de Hidrobiología y Ciencias Pesqueras en Hamburgo, Alemania, por su permanente preocupación sobre mi avance académico, apoyo incondicional y enseñanzas del maravilloso mundo del océano profundo. Al Dr. Arnaud Bertrand por su método, disciplina y tiempo. Al Mag Mariano Gutierrez, por sus valiosas enseñanzas y entrenamiento en la acústica pesquera. A los Drs. Sam McClatchie, Tracey Sutton, Andrev Suntsov, Gordie Swartzman, por atender mis consultas sobre el micronecton. Al Dr. Jhon Paxton, “el Padre de los Mictófidós” por sus comentarios y consejos sobre los peces de media-agua. A todos los profesores del Programa de Postgrado en Oceanografía, por contribuir en mi formación y compartir su valiosa experiencia. A los compañeros de la generación 2002: Aldo, Sergio, Marco, Alex, Mauricio, Cecilia, Gisella, Pamela, Cristina, Gabriel y Antonio (q.e.p.d) con quienes nos apoyamos mutuamente en las exigencias y desafíos académicos del Doctorado fortaleciendo nuestra “Amistad Latinoamericana”, haciendo más llevadera y agradable la primera parte del postgrado. Así como a los amigos de las otras generaciones: Jaime, Andrés, Fito, Bea, Claudia, Sara, Orlando, Samuel, Fernando, Rene, Rocky, Rodrigo, por sus consejos, amistad y las reuniones futboleras. A la Sra. Fabiola Gaete por atender con mucha cordialidad mis consultas e inquietudes. A mi familia, mi esposa Sussan y mis preciosas hijas Gianella y Maricielo por su paciencia, comprensión y cariño de siempre. A mi mamá Yolanda y mi papá Rodolfo, quienes desde Italia me dieron su ánimo, fuerza, apoyo e impulso final para terminar la tesis. A mis hermanos el Dr. Franklin por su aliento y su visión Vargallosiana, así como a Yuli y Cristian. A la alta dirección del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) por permitir mi participación en los cruceros de investigación y la utilización de la base de datos para realizar la presente investigación. A mis colegas y amigos de la Dirección de investigaciones en Pesca y Desarrollo Tecnológico del IMARPE:

Unidad de Tecnología de Extracción “*Pesca Team*” el Ing. Martín Salazar e Ing. Francisco Ganoza quienes me apoyaron en la última fase de la tesis; el Ing. Julio Alarcón y los Técnicos en pesca Armando Fiestas (Chocherita) y Carlos Vásquez por su compañerismo; así como la Unidad de Tecnología de Detección, los “*acústicos*”; Mariano Gutierrez, Ramiro Castillo, Salvador Peraltilla, Anibal Aliaga, Adolfo Gonzáles y Jairo Calderón por compartir sus experiencias sobre la acústica pesquera con quienes navegamos junto con los amigos de *pesca team* en los Cruceros de Investigación Científica a bordo de los BIC Humboldt y José Olaya a lo largo y ancho del mar Peruano conociendo y entendiendo su *variabilidad*.

El sostenimiento personal y familiar durante mis estudios doctorales en Chile, así como mi estadía de investigación en Hamburgo, Alemania fue financiado por la beca DAAD A/02/19912 del Servicio de Intercambio Académico Alemán (DAAD). La empresa Sonardata (Myriax) facilitó el uso de una llave electrónica para el procesamiento de datos acústicos. El financiamiento parcial de procesamiento y análisis de datos durante algunos meses estuvo a cargo del IRD de Francia, así como de una beca Italo-Peruana (RCYU) para la culminación de la presente tesis. El financiamiento de pasajes y estadía a Chile para coordinaciones en la última parte del doctorado estuvo a cargo del Dr. Wagner de la Universidad de Tübingen, Alemania en el marco del crucero de investigación para el estudio de la fauna meso y batipelágica de la trinchera Perú-Chile a bordo del BIC Sonne.

Curriculum Vitae

Rodolfo Martín Cornejo Urbina

Nacido el 28 de Septiembre de 1975 en Lima, Perú

1999: Ingeniero Pesquero, Universidad Nacional Federico Villarreal, Perú

2011: Doctor en Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile

PUBLICACIONES

Revistas ISI

1. **Cornejo RM & R Koppelman** (2006) Distribution patterns of mesopelagic fishes with special reference to *Vinciguerria lucetia* (Pisces: Phosichthyidae) in the Humboldt Current Region of Peru. *Marine Biology*. 149: 1519-1537.
2. **Cornejo RM, C Oyarzún, R Koppelman, R Castillo, L Castro, N Chirichigno, M Salazar, F Ganoza & M Ñiquen** (in revision) Bio-physical characterisation of micronektonic sound scattering layers in Southeastern Pacific off Peru. *Deep Sea Research Part I*.
3. Rosas R, R Tafur, A Alegre, R Castillo, **RM Cornejo**, C Salinas & P Sánchez (in press) Trophic relationships between jumbo squid *Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835 and the mesopelagic fish *Vinciguerria lucetia* Garman, 1899 in the Humboldt Current System of Peru. *Scientia Marina*.

AREAS DE INVESTIGACION

Principal: Estructura y organización espacio-temporal de peces marinos y oceánicos, ecología de ictiofauna de media agua y profundidad asociadas con procesos oceanográficos utilizando técnicas biofísicas: acústica, artes, aparejos de pesca y equipos hidrográficos.

Secundaria: Taxonomía y biogeografía de peces marinos y oceánicos.

Otras: Oceanografía Pesquera

EXPERIENCIA DOCENTE Y CIENTIFICA

Docente de las asignaturas: Recursos Pesqueros, Oceanografía Biológica e Ingeniería de Flotas. Escuela Profesional de Ingeniería Pesquera, Facultad de Oceanografía Pesquera y Ciencias Alimentarias, Universidad Nacional Federico Villarreal. Desde 2008 hasta la actualidad.

Docente de la asignatura: Ictiología. Facultad de Biología Marina y Ecomercados, Universidad Científica del Sur. Agosto – Diciembre 2009.

Investigador Científico. Dirección de Investigaciones en Pesca y Desarrollo Tecnológico. Unidad de Tecnología de Extracción. Instituto del Mar del Perú. Desde 2007 hasta la actualidad.

Resumen Tesis

Caracterización bio-física del micronecton en relación a condiciones oceanográficas de meso-escala en el Sistema de la Corriente de Humboldt frente al Perú

Rodolfo Martín Cornejo Urbina
Programa de Doctorado en Oceanografía
Universidad de Concepción, 2011

Dr. Ciro Oyarzún, Profesor Guía

Con el objetivo de determinar el efecto de las condiciones oceanográficas de meso-escala sobre la dinámica del micronecton distribuida en las capas de dispersión sónica en la escala diaria, se analizó la variabilidad de las características bio-físicas (composición taxonómica, distribución, abundancia y comportamiento agregativo) asociado a parámetros ambientales de temperatura, salinidad y oxígeno, así como, establecer la relación trófica entre el calamar gigante (*Dosidicus gigas*) y el pez mesopelágico (*Vinciguerria lucetia*). Se utilizó análisis de datos biofísicos de mediciones acústicas, estaciones de pesca con red de arrastre pelágica y perfiles oceanográficos dentro de los primeros 500 m de la columna del agua durante el periodo comprendido entre 2001-2003 y 2007-2008 en el Sistema de la Corriente de Humboldt frente al Perú (03° S–18°S).

En esta región, la comunidad micronectónica está conformada por una alta biodiversidad (36 especies), la cual está dominada por especies de la familia Phosichthyidae (*Vinciguerria lucetia*), Euphausiidae (*Euphausia mucronata*) y Myctophidae (*Diogenichthys laternatus*, *Myctophum* spp, *Lampanyctus* spp). Esta comunidad micronectónica presentó diversos patrones de distribución y comportamiento agregativo observados a través de las capas de dispersión sónica relacionados a su ambiente físico influyendo directamente sobre su funcionamiento y organización espacio-temporal.

De esta manera, la comunidad micronectónica utilizan características oceanográficas de mesoescala como: (i) Corrientes (Corriente de Humboldt y Corriente Sub-Superficial Perú-Chile); (ii) Frentes de surgencia (Frente de Surgencia Norte, Frente de Surgencia Sur, Pan-Corriente de Humboldt); (iii) Masas de agua superficiales e intermedias: peces

mesopelágicos como *V. lucetia* y mictófidos principalmente asociados a Aguas Costeras Frías (ACF) y Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS), así como aguas de mezcla (ACF) y Aguas Subtropicales Superficiales, mientras que el crustáceo *E. mucronata* principalmente distribuido en Aguas Ecuatoriales Profundas, Aguas Templadas Frías, y Aguas de la Extensión Sur de la Corriente de Cromwell; y (iv) Zona Mínima de Oxígeno, registrándose a las siguientes familias de peces (Phosichthyidae, Myctophidae, Bathylagidae, Astronesthidae, Evermannellidae, Melamphaeidae, Stommidae, Sternoptychidae), crustáceos (Euphausiidae) y cefalópodos (Octopoteuthidae) distribuidos en bajas concentraciones de oxígeno (< 0.5 ml/L) durante el día debido que presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas. Por consiguiente, este escenario oceanográfico es utilizado por el micronecton como rutas migratorias para transportar larvas y huevos, acceder a áreas de alimentación, desove y crianza en la zona de estudio.

El índice de densidad acústico de las capas de dispersión sónica presentó variaciones durante el ciclo de la migración vertical diaria de acuerdo a la composición específica del micronecton. Los peces micronectónicos (especialmente *V. lucetia* y mictófidos) contribuyeron principalmente a la formación de energía acústica en comparación con los crustáceos (especialmente eufaúsidos), aunque esta relación es inversa en términos de ocupación espacial. Las mayores intensidades de energía acústica fueron registradas en las capas de dispersión sónica durante la migración ascendente nocturna del micronecton en los primeros 200 m de la columna del agua. Durante el día, las aguas superficiales (10- 200 m prof.) fueron ocupadas por parches de *V. lucetia* caracterizados por alta energía acústica y bajo índice de ocupación espacial.

Se registró, el atípico comportamiento diurno de la distribución vertical y comportamiento agregativo de *V. lucetia* debido probablemente a la disponibilidad de presas zooplanctónicas en la capa superficial. En aguas intermedias y profundas (250-500 m) se observaron capas de peces, crustáceos y cefalópodos dominados por *E. mucronata* presentando una baja energía acústica, aunque con un alto índice de ocupación espacial. Durante la noche, la mayoría de la comunidad micronectónica migratoria está distribuida formando capas y parches de diferente densidad acústica con altas extensiones horizontales.

Las especies dominantes de la comunidad micronectónica como *V. lucetia* y *E. mucronata* constituyen un importante componente de la dieta de especies de importancia comercial como calamar gigante (*Dosidicus gigas*), regulando el comportamiento y la estrategia de ocupación del espacio de sus predadores, debido a la relación directa de sus movimientos migratorios. Esta relación trófica promueve un incremento potencial de las poblaciones de especies comerciales asociados a las características físicas en el Sistema de la Corriente de Humboldt.

En este contexto, la alta resolución de muestreo simultáneo y continuo de herramientas biofísicas ofrece un excelente potencial para evaluar estudios sobre patrones de distribución y comportamiento espacio-temporal con otros componentes ambientales dentro del marco del enfoque ecosistémico y monitoreo de los efectos del cambio climático.

Abstract

Bio-physical characterisation of micronekton in relation to mesoscale oceanographic conditions in the Humboldt Current System off Peru

Rodolfo Martín Cornejo Urbina
Programa de Doctorado en Oceanografía
Universidad de Concepción, 2010

Dr. Ciro Oyarzún, Profesor Guía

In order to determine the effect of mesoscale oceanographic conditions on dynamics of micronekton distributed in sound scattering layers in the daily scale, we analyzed the variability of bio-physical characteristics (taxonomic composition, distribution, abundance and aggregative behavior) associated with environmental parameters of temperature, salinity and oxygen, as well as establish the relationship between trophic giant squid (*Dosidicus gigas*) and mesopelagic fish (*Vinciguerria lucetia*). We used biophysical analysis of acoustic measurements, fishing stations and pelagic trawl oceanographic profiles within the first 500 m of the water column during the period between 2001-2003 and 2007-2008 in the Current System Humboldt off Peru (03 ° S-18 ° S).

In this region, micronekton community is formed by a high biodiversity (36 species), which is dominated by species of the family Phosichthyidae (*Vinciguerria lucetia*) Euphausiidae (*Euphausia mucronata*) and Myctophidae (*Diogenichthys laternatus*, *Myctophum* spp, *Lampanyctus* spp)

This community micronekton presents different patterns of distribution and aggregative behavior observed through the sound scattering layers related to their physical environment directly impacting on the functioning and spacial temporal organization. This oceanographic scenario is used by micronekton as migration routes for transporting larvae and eggs of species and access to feeding areas, spawning and breeding in the study area. Thus mesoscale oceanographic structures used as: Current (Humboldt Current and Undercurrent Peru-Chile); upwelling fronts (North Upwelling Front, upwelling Front South, Pan-Humboldt Current); water mass surface and intermediate with *V.lucetia* and

myctophids mainly associated with Cold Coastal Waters (CCW) and Equatorial Subsurface Water (ESSW) and water mixing of CCW and Subtropical Surface Water, while *E. mucronata* mainly distributed in Equatorial Deep Water, Cold Temperate Water, and Southern Extension of Cromwell Current, and Oxygen Minimum Zone registered to families of fish (such as Phosichthyidae, Myctophidae, Bathylagidae, Astronesthidae, Evermannellidae, Melamphaeidae, Stommidae, Sternoptychidae), crustaceans (Euphausiidae) and cephalopods (Octopoteuthidae) distributed in low oxygen concentrations (<0.5 ml / L) during the day because they have morphological and physiological adaptations.

The acoustic density index of sound scattering layers showed variations during cycle of daily vertical migration according to specific composition of micronekton. Micronekton fish (especially *V. lucetia* and myctophids) mainly contributed to formation acoustic energy in comparison with crustaceans (especially euphausiids), although this relationship is reversed in terms of spatial occupation. The highest intensities of acoustic energy were recorded in sound scattering layer during nighttime in the upward migration of micronekton in the first 200 m of water column. During day, surface waters (10 - 200 m prof.) were occupied by patches of *V. lucetia* characterized by high acoustic energy and low spatial occupation. Thus there has been the atypical diurnal vertical distribution and aggregative behavior of *V. lucetia* probably due to availability of zooplankton prey in surface layer. In intermediate and deep waters (250-500 m) were observed layers of fish, crustaceans and cephalopods dominated by *E. mucronata* exhibit a low acoustic energy, but with a high spatial occupation. During night, most migrant micronekton community is distributed forming layers and patches of different acoustic density with high horizontal extensions.

The dominant species of micronekton community as *V. lucetia* and *E. mucronata* are an important component of diet of commercially important species such as giant squid (*Dosidicus gigas*), regulating the behavior and strategy of spatial occupation to predators due to direct relationship of their migration. These trophic relationships promote an increase potential of commercial species stock associated with physical features of the Humbolt Current System

In this context, high resolution of continuous and simultaneous sampling of biophysical tools offers great potential to studies about patterns of distribution and spatio temporal behavior with other environmental components within the framework of the ecosystem approach and monitoring the effects of climate change.

1.- INTRODUCCION

1.1.- El Micronecton: Definiciones y características

¿Porqué es importante estudiar el micronecton desde el punto de vista oceanográfico y ecológico pesquero?, ¿es necesario utilizar un enfoque ecosistémico para estudiar estos organismos?, ¿es de utilidad describir la dinámica de los peces micronectónicos a través de la comprensión del comportamiento de las estructuras agregativas durante la migración vertical diaria ?. El micronecton es un componente de un sistema complejo, el ecosistema pelágico oceánico, donde interactúa con su ambiente físico y biogeoquímico. Por lo tanto, es necesario la utilización de un enfoque ecosistémico que permita la comprensión del funcionamiento y niveles de organización espacio temporal del micronecton distribuido en las estructuras agregativas en función del hábitat biótico y abiótico. Este tipo de enfoque puede brindar una importante contribución al monitoreo de la variabilidad oceanográfica (e.g. efectos del cambio climático) y gestión pesquera basado en el ecosistema (Kloser et al. 2009).

El micronecton está principalmente compuesto por peces, crustáceos y cefalópodos en el rango de talla de 2 a 10 cm agrupando a organismos del plancton y necton en términos de su capacidad de natación (Brodeur & Yamamura 2005). Aunque estas especies debido a su pequeña talla no son sometidas a un esfuerzo pesquero, representan un crítico y escasamente comprendido enlace trófico entre el mesozooplancton y macrozooplancton, así como los altos niveles tróficos incluyendo peces, aves y mamíferos marinos. Varios estudios indican que las especies micronectónicas son una fuente de alimento para una amplia variedad de especies nectónicas en habitats nerfíticos y oceánicos (Luo et al. 1997; Brodeur & Yamamura 2005; Butler et al 2001; Cornejo & Koppelman 2006). En el Pacífico Suroriental del Perú y Chile, el micronecton es la principal presa de especies objetivo de importancia comercial como jurel (*Trachurus murphyi*), atunes (*Thunnus* spp.), merluza (*Merluccius gayi*), calamar gigante, jibia o pota (*Dosidicus gigas*) y anchoveta (*Engraulis ringens*) (Konchina 1981; Shchetinnikov 1989; Dioses 1995; Escribano et al. 2000; García-Godos 2001; Espinoza & Bertrand 2008; Rosas et al. en prensa). Por

consiguiente, la biomasa del micronecton es un factor clave en controlar la abundancia, distribución y sostenimiento de las poblaciones de los predadores topes. Sin embargo, son considerados de manera dispersa en modelos tróficos (Benoit-Bird et al 2001; Sinclair & Stabeno 2002, Lam & Pauly 2005). En general, el micronecton ha sido pobremente muestreado en diferentes estudios de campo debido a la capacidad de evasión de las redes planctónicas y el escape a través de las redes de arrastre comerciales (Brodeur & Yamamura 2005). Para este estudio se consideran principalmente sólo las especies micronectónicas mesopelágicas habitantes y dominantes de la zona pelágica oceánica en aguas Peruanas, tales como peces (vinciguerría, mictófidis) y crustáceos (eufáusidos).

El micronecton ha sido en el pasado objeto de numerosos estudios en especial de la ictiofauna oceánica. Sin embargo, la mayoría de las investigaciones han sido enfocadas sobre aspectos de taxonomía, historia de vida, zoogeografía, migración vertical, alimentación, flujos de materia orgánica y comportamiento (e.g. Nafpaktitis 1973; Wisner 1976; Angel 1984; Auster et al. 1992; Hopkins & Gartner 1992; Zahuranec 2000; Brodeur & Yamamura 2005). Desde la década de los 90's se ha renovado el interés de la investigación en este grupo de especies en conexión con estudios ecosistémicos, así como investigaciones conjuntas de procesos biogeoquímicos, ecológicos y pesqueros (e.g. programa Joint Global Ocean Flux Study, JGOFS; proyecto ECOMAR, Patterns and Processes of the Ecosystems of the Northern Mid-Atlantic, Bioluminescence and biological rhythms in the mesopelagic fauna Sonne SO209).

Los peces micronectónicos son un componente importante de los ecosistemas oceánicos y áreas transicionales debido a su amplia distribución en todos los océanos y por constituir las más altas biomásas que cualquier otro animal vertebrado en el mundo (Ahlstrom et al. 1976; Sassa et al. 2002; McClatchie & Dunford 2003). Los peces micronectónicos dentro de la trama trófica pelágica oceánica, son los principales consumidores de zooplancton, larvas y peces juveniles y son presas importantes de atunes y calamares. Por tanto, son un nexo entre el macrozooplancton y los predadores topes (Kinzer & Schulz 1985). Las regulares migraciones verticales de grandes biomásas de estos peces distribuidos en estructuras agregativas son una fuente de exportación de materia orgánica desde aguas

costeras hacia aguas oceánicas y desde la zona epipelágica hacia aguas intermedias y profundas transportando y transformando biomasa de bajos a altos niveles tróficos (Benoit-Bird & Au 2002) constituyendo así, un importante rol (aunque no cuantificado) en la dinámica de la energía hacia el océano profundo (Angel 1984; Calliet & Ebeling 1990; Wakeham & Lee 1998). En general, la capacidad migratoria de los organismos micronectónicos regula la presencia de predadores dentro y fuera del ámbito de la plataforma continental en aguas superficiales e intermedias influyendo en el comportamiento y la estrategia de ocupación del espacio durante el ciclo diario de la migración vertical (Konchina 1981; Brodeur & Yamamura 2005).

La fauna de peces micronectónicos (animales pelágicos entre 2 a 10 cm de longitud) está integrada por los peces mesopelágicos también denominados peces de “media agua”, “intermedios” y de “aguas profundas” (Ebeling et al. 1970; Karnella 1987; Papaconstantinou et al. 1997). Estos organismos son habitantes de la zona mesopelágica, comprendida por las masas de agua intermedia entre la zona epipelágica inferior a 200 m de profundidad y la zona batipelágica superior a 1000 m de profundidad. Salvanes & Kristoffersen (2001), identifican 33 familias de peces mesopelágicos. Las familias Myctophidae y Gonostomatidae son dominantes en todos los océanos (Gjøsaeter & Kawaguchi 1980; Zahuranec 2000) y son los grupos más importantes desde el punto de vista taxonómico y ecológico. Otras familias (e.g. Stommidae, Melamphaeidae, Bathylagidae) son también importantes en algunas áreas (Gjøsaeter & Kawaguchi 1980; Sassa et al. 2002).

Las especies que componen la familia Myctophidae se agrupan en dos subfamilias Myctophinae y Lampanyctinae las que se diferencian en sus comportamientos migratorios y rangos de distribución vertical relacionadas a sus características morfológicas y ecológicas (Moser & Smith 1993; Salvanes & Kristoffersen 2001). Barham (1971) distingue dos tipos de mictófidios. 1) mictófidios “activos” o del tipo *Myctophum*, especies pertenecientes a la subfamilia Myctophinae (e.g. *Myctophum* spp., *Hygophum* spp., *Symbolophorus evermanni*, *Benthoosema* spp., *Diogenichthys laternatus*, *Gonichthys tenuiculum*), las que carecen de vejiga natatoria o la tienen bien desarrollada, con bajo

contenido lipídico, escamas plateadas, ojos grandes y cuerpos firmes. Son habitantes de aguas intermedias durante el día y migran durante la noche hacia la superficie. Algunas especies presentan fototaxis positiva como *Benthosema panamense* y; 2) mictófidios “inactivos” “letárgicos” o del tipo *Lampanyctus*, especies pertenecientes a la subfamilia Lampanyctinae (e.g. *Lampanyctus* spp., *Triphoturus mexicanus*, *Ceratoscopelus townsendi*), las que presentan vejigas natatorias llenas de grasa, escamas de color oscuro, ojos pequeños o medianos y cuerpo blando. Son habitantes de aguas profundas durante el día, ubicados generalmente en posición vertical y en estado de diapausa, mientras que durante la noche migran hacia profundidades intermedias. La causa del letargo, al parecer, son las bajas concentraciones de oxígeno. Presentan fototaxis negativa como *Triphoturus mexicanus*. Moser & Smith (1993) señalan que *T. mexicanus* migra cerca de la superficie, aunque también es posible que sólo una fracción de la población realice migraciones nictimerales (e.g. juveniles).

La principal característica de los organismos micronectónicos son las extensivas migraciones verticales diarias o nictimerales, concentrándose en la zona epipelágica durante la noche para alimentarse del plancton, migrando luego varios cientos de metros hacia las profundidades durante el día (Alexander 1972; Gjøsaeter & Kawaguchi 1980; Watanabe et al. 1999; Salvanes & Kristoffersen 2001). La distribución vertical de los principales grupos taxonómicos del micronecton presenta dos o tres concentraciones máximas. Los patrones de distribución son principalmente influenciados por factores hidrográficos locales y tróficos. Vinogradov (1997) explica que la distribución nocturna de los peces micronectónicos está caracterizada por tres máximos de concentración: (1) el primer máximo se distribuye en la superficie y está conformado por los mictófidios nictoeipelágicos, (2) el segundo máximo, presente principalmente en áreas productivas, aunque mucho menos obvio en áreas oligotróficas, es usualmente posicionado cerca del borde superior o encima de la termoclina principal a profundidades entre 50-120 m. Este máximo, al parecer, es debido a los mictófidios migrantes de media agua. En el Pacífico Tropical Oeste, las biomásas de *Ceratoscopelus warmingi* y pequeños especímenes de los géneros *Diaphus*, *Lampanyctus*, entre otros, alcanzan entre el 25-75% de la biomasa micronectónica total. En el Pacífico Ecuatorial Oriental, *Bathylagus nigrigenys* y otros

batilagidos son importantes en la segunda máxima concentración (Sameoto 1981). La concentración de peces generalmente decrece debajo del segundo máximo. (3) el tercer máximo se encuentra en la parte inferior de la zona mesopelagial. En el área del Pacífico Ecuatorial Oriental, esta máximo es fácilmente reconocido a profundidades entre 300-400 m y está integrada por agregaciones de peces comparativamente grandes (e.g. *Anoplogaster*, *Gonostoma*, etc) y ciclónidos.

El ciclo diario de la migración vertical es realizado a través de numerosas “*Estructuras Agregativas*”, conocidas como Capas de Dispersión Sónica (Sound Scattering Layers, SSL's) o capas biológicas (Ebeling & Weed 1963; Tont 1975, Lapko & Ivanov 1994, Benoit Bird 2009, Hazen & Jhonston 2010), las que son registradas a través de ecosondas, arrastres pelágicos o muestras observadas *in situ* desde sumergibles. La presencia de estas estructuras agregativas pueden ser un elemento esencial de la estructura espacial de la comunidad micronectónica (Vinogradov 1997). Varias asociaciones de multiespecies (mictófidós, eufaúsidos, copépodos, cefalópodos pequeños) componen estas estructuras agregativas, las que migran en diferentes “zonas de vida vertical” (Longhurst 1976; Sameoto 1986). Es ampliamente aceptado que las especies de peces micronectónicos de las familias Myctophidae y Phosichthyidae dominan principalmente estas estructuras agregativas (Percy & Laurs 1966; Lapko & Ivanov 1994; Gutierrez et al. 1999 a; Cornejo & Koppelman 2006).

Múltiples estructuras agregativas han sido reportadas en varios sistemas (Balino & Aksnes 1993; Gjøsæter 1981; Greenlaw & Percy 1985; Williams & Koslow 1997). Intensas estructuras agregativas son observadas sobre el talud continental y la plataforma e islas continentales (Gjøsæter & Kawaguchi 1980; Young et al. 1996 a y b). Varios autores postulan que los taludes continentales someros son el principal factor para determinar la distribución, migración vertical y concentración de los peces micronectónicos (e.g. Benoit-Bird & Au 2002). Asimismo, la diferencia composicional a nivel específico de las estructuras agregativas es poco conocida. Sin embargo, coregistros acústicos sugieren diferencias en la composición y clases de tamaño dentro y entre las estructuras acústicas (Sameoto 1982).

Los peces micronectónicos se distribuyen en estructuras agregativas monoespecíficas y multiespecíficas desde parches débiles a densos (Miya et al. 1995; Luo et al. 2000). Se observa que las asociaciones de especies micronectónicas son monoespecíficas cuando la densidad de las estructuras agregativas es alta y las biomásas están dominadas por mictófididos y/o fotictidos, resultando en un incremento del nivel de ocupación espacial. Por el contrario, cuando las estructuras agregativas son multiespecíficas, compuestas por mictófididos y otros organismos, sin alguna afinidad real por un taxón particular, éstas se presentan dispersas y en parches débiles, entonces el nivel de ocupación del espacio es bajo. En resumen, la diversidad de las especies de peces presenta una correlación inversa con la densidad de las estructuras agregativas (Auster et al. 1992; Bertrand et al. 2002).

1.2.- Micronecton en relación a características oceanográficas

En general, la presencia de estructuras agregativas coincide con las capas de incremento del gradiente de densidad, concentración de oxígeno u otras características físicas y químicas. En el Pacífico Tropical Oriental, la ocurrencia de angostas estructuras agregativas de especies micronectónicas de alta densidad (eufaúsidos, peces linterna, peces gonostomátidos, ctenóforos, pequeñas medusas y quetognatos) están asociadas principalmente con la Zona de Mínimo de Oxígeno (ZMO) (Vinogradov 1997). Estas especies son capaces de vivir en condiciones anaerobias usualmente formando estructuras agregativas angostas o delgadas en la parte superior o inferior de la zona de mínima de oxígeno, donde las concentraciones de oxígeno son mayores que en el núcleo de la ZMO (Pearcy & Laurs 1966; Johnson 1982; Sameoto 1986).

Este fenómeno se ha observado en varios grupos de especies. Alldredge et al. (1984) observan densas agregaciones del copépodo *Calanus pacificus* en estado de diapausa a 450 m de profundidad en una capa con concentraciones de oxígeno de 0.2 ml L^{-1} cerca de la costa de California (34° N). Similares agregaciones asociadas con ZMO son formadas en el Pacífico Oriental por *Eucalanus inermis* (Sameoto 1986) en la región del Domo de Costa Rica donde existen dos ZMO: una menos evidente entre 80-160 m de profundidad (0.5 ml L^{-1} de oxígeno) y una capa inferior más pronunciada entre 350-800 m de

profundidad con una concentración de oxígeno de casi 0.22 ml L^{-1} a 500 m de profundidad. Las agregaciones de zooplancton se distribuyen en la parte superior e inferior de la ZMO entre 350 m y 600 m de profundidad, respectivamente.

La ocurrencia de agregaciones de peces micronectónicos (principalmente Myctophidae) durante el día en los horizontes superior e inferior de la ZMO y su ausencia en su núcleo son típicos de varias regiones del Pacífico Oriental (Johnson 1982; Ritz 1984; Shushkina & Vinogradov, 1992). Los peces linterna forman agregaciones encima y debajo de la ZMO, dentro de un amplio rango de concentraciones de oxígeno (desde 1.5 a 0.2 ml L^{-1}). En algunas regiones los mictófididos desaparecen cuando las concentraciones de oxígeno decrecen a 0.5 ml L^{-1} , mientras que en otras regiones (con una más pronunciada mínima de oxígeno en el núcleo de la capa) ellos pueden formar máximas concentraciones en niveles de oxígeno de 0.2 ml L^{-1} (Shushkina & Vinogradov 1992).

Varios autores indican que en el Pacífico Tropical Oriental, la distribución de los peces micronectónicos están asociados a la ZMO, como se reporta en las familias Myctophidae (e.g. *Diogenichthys laternatus*, *Gonichthys tenuiculum*), Bathylagidae (*Bathylagus bericoides*, *Leuroglossus stilbilbius*), Scopelarchidae (*Scopelarchoides nicholsi*) y Evermannellidae (*Evermanella ahlstromi*, *Rossenblatichthys volucris*) (Sameoto 1981; Santander & Castillo 1981; Johnson 1982). Esta interpretación es soportada por la relación directa entre la distribución espacial de estas especies con la extensión geográfica de las áreas de mínimo de oxígeno y por la falta de correspondencia entre las distribuciones de las especies con algún factor físico y biológico (e.g. temperatura, circulación, productividad). Es evidente que la presencia de la ZMO incrementa y fortalece el comportamiento gregario de las poblaciones de animales micronectónicos, tanto fitófagos (copépodos y eufaúsidos) como carnívoros (peces, quetognatos, ctenóforos, etc). Por lo tanto, la distribución de la ZMO direcciona la formación de estructuras agregativas densas durante las migraciones diarias o estacionales (ontogenéticas).

Cambios en la biomasa de los peces micronectónicos son también dependientes de las condiciones hidrográficas y tróficas. Es bien conocido, que las aguas superficiales

oligotróficas presentan bajas biomásas micronectónicas, por tanto, los carnívoros sólo pueden obtener suficiente energía si están concentrados en micro-estructuras agregativas. Esta puede ser la causa de la típica estratificación de varios grupos tróficos de animales en la zona epipelágica y es más evidente en las aguas oligotróficas. En áreas ecuatoriales productivas, las estructuras agregativas ocupan una significativa parte de la columna del agua y la biomasa es alta (Vinogradov 1997).

Por consiguiente, es evidente que para caracterizar la dinámica de las estructuras agregativas de peces micronectónicos se requiere incorporar varios parámetros ambientales (bióticos y abióticos). Por ejemplo, en el plano vertical, el rango del hábitat abiótico de las estructuras agregativas está controlada por la irradiancia (Widder & Frank, 2001), aunque también por la presencia de la zona de mínimo de oxígeno y la estructura de la trama trófica (Johnson 1982; Bertrand et al. 2002). Por tanto, es necesario utilizar un enfoque ecosistémico o integrativo para comprender las interacciones entre el ambiente biofísico y la comunidad de especies micronectónicas. Como detallaremos más adelante, para cumplir con este objetivo, la acústica es una herramienta potencial en los estudios basados en el ecosistema, debido que permite observaciones simultáneas y directas de los principales componentes ambientales de un ecosistema en varias escalas espacio-temporales.

1.3.- Estudios de peces micronectónicos en el Pacífico Suroriental del Perú

En los últimos años, en el Pacífico Suroriental del Perú se ha iniciado la exploración de la zona mesopelágica debido al interés del conocimiento científico, así como el potencial pesquero de los peces micronectónicos de las familias Phosichthyidae y Myctophidae, en especial del pez luminoso *Vinciguerria lucetia*, especie circumtropical típica del Pacífico Tropical Oriental (Johnson & Feltes 1984). Se han observado extensas estructuras agregativas de esta especie detectadas por medio de la acústica (Gutierrez et al. 1999 a y b). Cruceros de evaluación acústica efectuados por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE) estimaron biomásas comprendidas entre 2.2 y 13 millones de toneladas (Castillo et al. 1998; Gutierrez et al. 1999 a y b). Al parecer *Vinciguerria lucetia* es el pez mesopelágico que formaría las estructuras agregativas más compactas del Pacífico

Suroriental. Frente a las costas del Perú, se distribuye durante el día en aguas intermedias entre 200 y 550 m de profundidad, aunque también se ha observado distribuido en la superficie, mientras que durante la noche se ha observado en la capa superficial sobre los 100 m de profundidad (Castillo et al. 1998). Algunos estudios indican que esta especie probablemente evite la Zona de Mínimo de Oxígeno (Johnson 1982).

.1.4.- Elección de la escala de estudio y técnica de observación

Para estudiar el micronecton en relación a su ambiente biótico y abiótico se ha considerado la escala de estudio del nivel de ocupación espacial de las estructuras agregativas en relación a los procesos físico-químicos y la diversidad de especies durante el ciclo diario de la migración vertical. Entonces nos planteamos la interrogante ¿Qué escalas de observación elegir? . Varios autores se han interesado por la pregunta (e.g. Haury et al. 1978; Levin 1992; Steele 1998).

Es ampliamente aceptado que la distribución de los organismos marinos es extremadamente heterogénea y están agregados en parches con abundancias que varían en una amplia escala espacio-temporal (Haury et al. 1978). Los recursos marinos presentan una distribución en parches (agregaciones) a través de niveles de organización que varían desde algunos centímetros (micro-escala) hasta varios miles de kilómetros (gran escala) (Mann & Lazier 1996).

Para May (1999), numerosos científicos se concentran en la escala fina y olvidan los procesos a meso-escala y gran escala que pueden influenciar ampliamente el sistema que ellos estudian. En efecto, con una escala espacio-temporal fina los fenómenos estocásticos hacen los sistemas más impredecibles. Por tanto, es necesario interesarse en una escala más grande en la cual los comportamientos macroscópicos son más regulares. Cambiando la escala de descripción, se cambian de casos individuales sin interpretación o no reproducibles a una colección de casos donde el comportamiento es suficientemente regular para permitir generalizaciones. Haciendo esto se compensa la pérdida de precisión y detalle en un grupo en provecho de un mejor poder de predicción (Levin 1992).

1.5.- Hipótesis

La variabilidad en los patrones biofísicos (composición, distribución, abundancia y comportamiento agregativo) del micronecton en la escala diaria es debida principalmente al efecto de condiciones oceanográficas de meso-escala.

1.6.- Objetivo General

El objetivo principal de la presente tesis es determinar el efecto de las condiciones oceanográficas de meso-escala sobre la dinámica del micronecton distribuida en las capas de dispersión sónica en la escala diaria frente al Perú. Para cumplir con este objetivo se utilizó un enfoque simultáneo y continuo de muestreo *in situ* y análisis de descriptores a partir de mediciones acústicas, arrastres pelágicos y perfiles oceanográficos.

1.7.- Objetivos específicos

1. Determinar la variabilidad de las condiciones oceanográficas (temperatura, salinidad y oxígeno) de meso-escala asociado a la dinámica del micronecton.
2. Caracterizar los patrones biofísicos del micronecton distribuido en las capas de dispersión acústica en la escala diaria.
3. Determinar la relación trófica entre el calamar gigante (*Dosidicus gigas*) y el pez mesopelágico (*Vinciguerria lucetia*) en la zona de estudio.
4. Describir aspectos taxonómicos y zoogeográficos de la ictiofauna micronectónica colectada durante el desarrollo de los cruceros de investigación.

2.- MATERIALES Y METODOS

2.1. Condiciones climáticas, oceanográficas y pesqueras de la zona de estudio

La zona de estudio comprende la plataforma continental y zona oceánica del Perú entre 03°45'S, 81°76'W y 18°23'S, 71°13'W. Esta área corresponde a la parte norte-centro del Pacífico Suroriental, el cual está caracterizado por el Ecosistema de Surgencia Costero Peruano (ESCP) considerado como uno de los principales sistemas marinos del mundo debido a su gran complejidad, variabilidad y productividad. El ESCP está sujeto a una significativa variabilidad climática estacional, interanual como consecuencia del ciclo ENOS (El Niño Oscilación Sur), con su fase cálida, El Niño (EN) y fase fría, La Niña (LN) e interdecadal (régimen cálido: El Viejo; régimen frío: La Vieja). Las principales características oceanográficas, ecológicas y pesqueras de la zona de estudio son las siguientes (Teves & Evangelista 1974; Zuta & Guillén 1970; Calienes & Guillén 1981; Guillén & Calienes 1981; Chavez & Barber 1987; Espino et al. 1995; Mann & Lazier 1996; Espino 1998; Longhurst 1998; Yamashiro et al. 1998; Morón 2000; Bakun 2001; Blanco et al 2001; Chirichigno & Cornejo 2001; Nixon & Thomas 2001; Pizarro et al 2002; Tarazona et al. 2003; Bertrand et al. 2004; Ishida et al 2005; Cornejo & Koppelman 2006, Hormazabal et al 2006; Graco et al 2007; Fuenzalida et al 2009):

- Permanente surgencia costera de masas de agua de diferente origen direccionada por vientos alisios. La influencia de las surgencias se extiende cientos de kilómetro fuera de la costa. La extensión del área de surgencia ha sido estimada entre 80 km (120 000 km², El Niño) y 250 km (400 000 km², La Niña) con un promedio de 120 km (182 000 km²) fuera de costa desde 4° S a 18° S . Estas condiciones oceanográficas favorecen la presencia y agregación de ictiofauna altamente migratoria (e.g. jurel, *Trachurus murphyi*, caballa, *Scomber japonicus*, atunes, *Thunnus* spp, perico, *Coryphaena hippurus*, peces mesopelágicos, *V. lucetia*, *Myctophum* spp.) e invertebrados (e.g. pota o calamar gigante, *Dosidicus gigas*);
- Presencia de la capa de Ekman de superficie que alimenta filamentos superficiales, fertilizando aguas fuera de la costa;

- Predominante circulación desde el polo cerca de la costa consistente con la Corriente Costera Peruana, una corriente somera y costera (<100 km) direccionada por el viento hacia el Ecuador y la Corriente de Gunther o Corriente Sub-Superficial Perú-Chile asociada con el núcleo de la Zona Mínima de Oxígeno (ZMO) y masas de Agua Ecuatoriales Sub-superficiales (AESS);
- La Contracorriente Perú-Chile está distribuida entre 100– 300 km fuera de la costa y la Corriente oceánica ecuatorial entre 600- 1000 km fuera de la costa;
- La extensión sur de la Corriente Subsuperficial de Cromwell ubicada entre 05° a 09°S, se integra a la Corriente Sub-Superficial Perú-Chile, caracterizándose por sus altos valores de oxígeno (> 1,0 ml l⁻¹ entre 100-200 m) influyendo directamente sobre la dinámica de las poblaciones de la merluza (*Merluccius gayi peruanus*), falso volador (*Prionotus stephanophrys*), meros (*Mycteroperca* spp.), pargos (*Lutjanus* spp.), esciánidos (Gen. *Paralonchurus*, *Sciaena*, *Ctenosciaena*, *Menticirrhus*, etc), congrios (*Genypterus* spp) entre otros en el ecosistema demersal;
- Presencia de una somera e intensa Zona Mínima de Oxígeno (< 0.5 ml l⁻¹, ~ 50–500 m) que intersecta el margen costero, afectando los procesos biogeoquímicos y las comunidades biológicas en la columna de agua y el sedimento;
- Intrusión de masas de agua de diversos orígenes: ecuatorial, tropical, subtropical, aguas costeras frías y aguas templadas sub-antárticas (Tabla 1);
- El forzamiento local está modulado tanto por características topográficas (e.g. la extensión de la plataforma continental y el ángulo de la línea costera) como por forzamiento remoto propagado por ondas atrapadas a la costa en el Pacífico Ecuatorial el cual influye en la dinámica física y biológica del ecosistema pelágico nerítico y oceánico durante años normales (no -El Niño),
- Presencia de meandros y remolinos de mesoescala influenciados por surgencias en la zona costera propagando altas concentraciones de biomasa fitoplanctónica hacia la zona oceánica, favoreciendo la concentración de presas (e.g. micronecton) y la formación de agregaciones de predadores (e.g. jurel);
- La producción primaria promedio en áreas de surgencia es estimada en aproximadamente 1 KgCm⁻² a⁻¹; la más alta en el océano global;

- La alta producción primaria y la corta trama trófica del subsistema pelágico eleva las grandes poblaciones de peces pelágicos pequeños dominado por la anchoveta (*Engraulis ringens*), por encima de 20- 30 millones de toneladas de biomasa total, sustentando una de las principales industrias pesqueras del mundo.

Tabla 1 Características de las masas de agua frente a la costa peruana

Masa de Agua	Ubicación	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	Salinidad psu	Oxígeno (ml/L)
Superficiales					
Aguas Costeras Frías (ACF)	Sur de 4°S	0- 75	13.5°-17° (invierno), 15°- 19° (verano), 14-19 (primavera)	34.8- 35.05	< saturación (2-4.5)
Aguas Subtropicales Superficiales (ASS)	Costa Peruana	0 -100 m	17°- 25° (invierno), 20°- 25° (verano)	>=35.1 – 35,7 Máximo relativo de salinidad	Saturadas >5 Máximo relativo de oxígeno
Aguas Tropicales Superficiales (ATS)	Norte de 8°S	0- 25 m	>23°C (invierno), >26 (verano)	<34.00 Mínima absoluta de salinidad	Saturadas 4.5- 4.75
Sub-Superficiales					
Extensión Sur de la Corriente de Cromwell (ESCCr)	Norte de 10°S	100 hasta 300 (5°S - 8°S)	13°- 16°	34.8- 34.9	0.5- 2.5
Aguas Ecuatoriales Sub-Superficiales (AESS)	6°-18°	50- 300m	12°- 15°	34.9- 35.1, Máximo relativo de salinidad	<0.5 Mínimo relativo de oxígeno
Agua Templada Frías* (ATF)	13°-18°	< 100m	13°- 15°	34.6- 34.8 Mínimo relativo de salinidad	Máximo relativo de oxígeno
Agua Ecuatorial Profunda (AEP)	Costa Peruana	150 - 700	7°- 13°	34.6- 34.9 Máximo relativo de salinidad	Mínimo relativo de oxígeno

* Aguas subantárticas según Zuta y Guillén (1970); Graco et al, (2007)

2.2. Escala y técnica de observación

El hábitat pelágico oceánico fue descrito en dos escalas: escala regional y escala fina o local. La escala regional es aquella de la zona de estudio. Se trata de caracterizar mediante la descripción el funcionamiento físico-químico y trófico del ecosistema del micronecton utilizando de manera global los datos colectados de diferentes métodos de muestreo biofísico: prospecciones acústicas, lances de pesca con red de arrastre pelágica y estaciones hidrográficas con CTD (temperatura, salinidad, oxígeno). El conocimiento de las características macroscópicas del ecosistema permitió caracterizar el hábitat más finamente. La escala fina o local estuvo determinada por la zona muestreada por las prospecciones acústicas y las estaciones de lances de pesca de comprobación y perfiles hidrográficos en la escala diaria. Con este propósito, la información obtenida sobre la composición específica de los lances de pesca con red de arrastre pelágica fue comparada con los diferentes tipos de estructuras agregativas y asociado a las características oceanográficas.

La elección de una técnica de observación integrativa simultánea y continua como lo constituye la utilización de descriptores biofísicos a través de muestreos de acústica, redes y perfiles oceanográficos constituyen una herramienta potencial para el entendimiento del ecosistema que integra distribución, abundancia y comportamiento del micronecton en relación a las características oceanográficas. Es posible realizar muestreos empleando solamente la red de arrastre de media agua pero esta herramienta permite muestras localizadas y ampliamente sesgadas por la capturabilidad. Se reconoce la limitación de esta técnica debido al evitamiento visual de los peces, así como el escape a través de las mallas (Gartner *et al.*, 1989). Sin embargo, las prospecciones acústicas permiten de manera clásica obtener un muestreo por segundo y de recorrer un orden de 100 km en el transcurso de una jornada o de una noche. El método de observación cubre así la meso-escala (100 m -1000 km) y la fina-escala (1 m -1 km). Por tanto, el único medio para estudiar el hábitat de los peces micronectónicos en forma continua y en una amplia escala de profundidades es mediante el uso de métodos acústicos (Mc Clatchie & Dunford 2003). La acústica es

una herramienta que permite la colección simultánea de datos cualitativos y cuantitativos en varios grupos de especies de un ecosistema, desde el plancton hasta grandes predadores, y también de parámetros abióticos (e.g. características del sustrato, profundidad de la oxiclina). La utilización de esta técnica de observación en combinación con tecnologías complementarias como son redes y aparejos de pesca para determinar la composición de las capturas y la variabilidad de la diversidad de las estructuras agregativas, así como equipos hidrográficos para establecer las características del hábitat abiótico de estos organismos conforman un programa potencial multidisciplinario de investigación oceanográfica, ecológica y pesquera para el manejo y estudio basado en un enfoque ecosistémico o integrativo.

2.3. Metodología en terreno

La presente investigación sobre el micronecton y su ambiente biótico y abiótico en la zona de estudio fue analizada a través de cruceros hidroacústicos-oceanográficos ejecutados por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE) en coordinación con Japan Deep Sea Trawlers Associations (JDSTA) en el marco de un convenio de cooperación internacional para la exploración de recursos pelágicos oceánicos entre Octubre 2001 y Diciembre de 2003, así como cruceros bio-hidroacústicos de evaluación de recursos pelágicos realizados por IMARPE entre Marzo de 2007 y Diciembre de 2008. Se realizó el procesamiento y análisis de datos de muestras biofísicas obtenidas de mediciones acústicas, estaciones de pesca con red de arrastre de media agua y perfiles oceanográficos con CTD y botellas Niskin provenientes de seis cruceros de meso-escala: (i) 2001: Cr011011 (03 octubre – 13 noviembre), (ii) 2002: Cr021011 (30 septiembre – 16 noviembre); (iii) 2003: Cr031012 (24 octubre – 07 diciembre) a bordo del BIC Humboldt; (iv) 2007: Cr070204 (03 – 10 marzo) a bordo del BIC José Olaya Balandra; (v) 2008: Cr080507 (04 junio – 12 julio) y (vi) Cr081112 (09 noviembre – 18 diciembre) a bordo del BIC Humboldt (Tabla 2). El diseño de la grilla o recorrido del buque fue sistemático paralelo con transectos perpendiculares a la costa entre 50 (92.5 km) y 200 (300 km) millas náuticas e inter-transectos con una distancia de 15 mn (27.5 km) (Figura 1a).

Tabla 2. Resumen de las colecciones de muestras de micronecton y calamar gigante o pota obtenidos de cruceros bio-hidroacústicos y hidroacústicos- oceanográficos utilizados en el presente estudio.

Embarcación	Periodo de muestreo	Estación	Objetivo del estudio	Área Muestreada	N lances de pesca/ muestras	N estaciones hidrográficas	Estrato de profundidad	Ecosonda	Red
BIC Humboldt	03 octubre – 13 noviembre 2001	Primavera	Micronecton-Ambiente	03° S -18° S	74	7	0- 500 m	Ek-60	Arrastre comercial
BIC Humboldt	30 septiembre – 16 noviembre 2002	Primavera	Micronecton-Ambiente	03° S -18° S	38	8	0- 500 m	Ek-60	Arrastre comercial
BIC Humboldt	24 octubre – 07 diciembre 2003	Primavera	Micronecton-Ambiente	03° S -18° S	57	8	0- 500 m	Ek-60	Arrastre comercial
BIC Olaya	03 - 10 marzo 2007	Verano	Análisis Contenido estomacal pota	05° S -18° S	61	1	0- 500 m	Ek-60	Arrastre comercial
BIC Humboldt	04 junio - 12 julio 2008	Invierno	Análisis Contenido estomacal pota	05° S -18° S	659	1	0- 500 m	Ek-60	Arrastre comercial
BIC Humboldt	09 noviembre - 18 diciembre 2008	Primavera	Análisis Contenido estomacal pota	05° S -18° S	217	1	0- 500 m	Ek-60	Arrastre comercial

2.4. Estaciones de pesca con red de arrastre pelágico

Los organismos micronectónicos fueron colectados en estaciones de pesca empleando una red de arrastre pelágica comercial de no cierre tipo Nordsea de 240 m de longitud, con una abertura de boca de 18 x 19 m. El tamaño de malla gradualmente decrece de 6.4 m en la boca a 9.4 mm en el copo de la red. La profundidad de muestreo de la red, así como la abertura horizontal y vertical de la red son monitoreadas y controladas a través del sistema de registro acústico de la red Modelo SCANMAR RX 400 para obtener información de la abertura horizontal y vertical y profundidad de la red. La velocidad de arrastre fue de 1.5 a 3.0 nudos y el tiempo efectivo de los arrastres oblicuos fue de 30 minutos.

Las estaciones de pesca con red de arrastre pelágico de media agua fueron conducidos de acuerdo a la distribución y concentración de las Capas de Dispersión Sónica observadas por la ecosonda. La composición de las capturas en las estaciones de pesca ha sido estimada de arrastres realizados durante el día (entre 1 hora después del alba y 1 hora antes del ocaso, profundidad máxima: 500 m) y la noche (entre 1 hora después del ocaso y 1 hora antes del alba, profundidad máxima: 200 m). Las muestras fueron identificadas taxonómicamente determinando el peso húmedo de la captura total. En total, se ejecutaron 169 estaciones de pesca con red de arrastre pelágica de media agua: (74 arrastres en 2001, 38 arrastres en

2002, y 57 arrastres en 2003) (Figura 1a). Debido que la tasa de filtración de la red no fue estimada, las capturas no son convertidas a unidades de volumen. Las capturas fueron estandarizadas como gramos por minuto de arrastre ($\text{g arrastre min}^{-1}$). Un total, de 937 ejemplares de calamar gigante (61 ejemplares en 2007, 876 ejemplares en 2008) fueron muestreados para el análisis de contenido estomacal (Figura 1b).

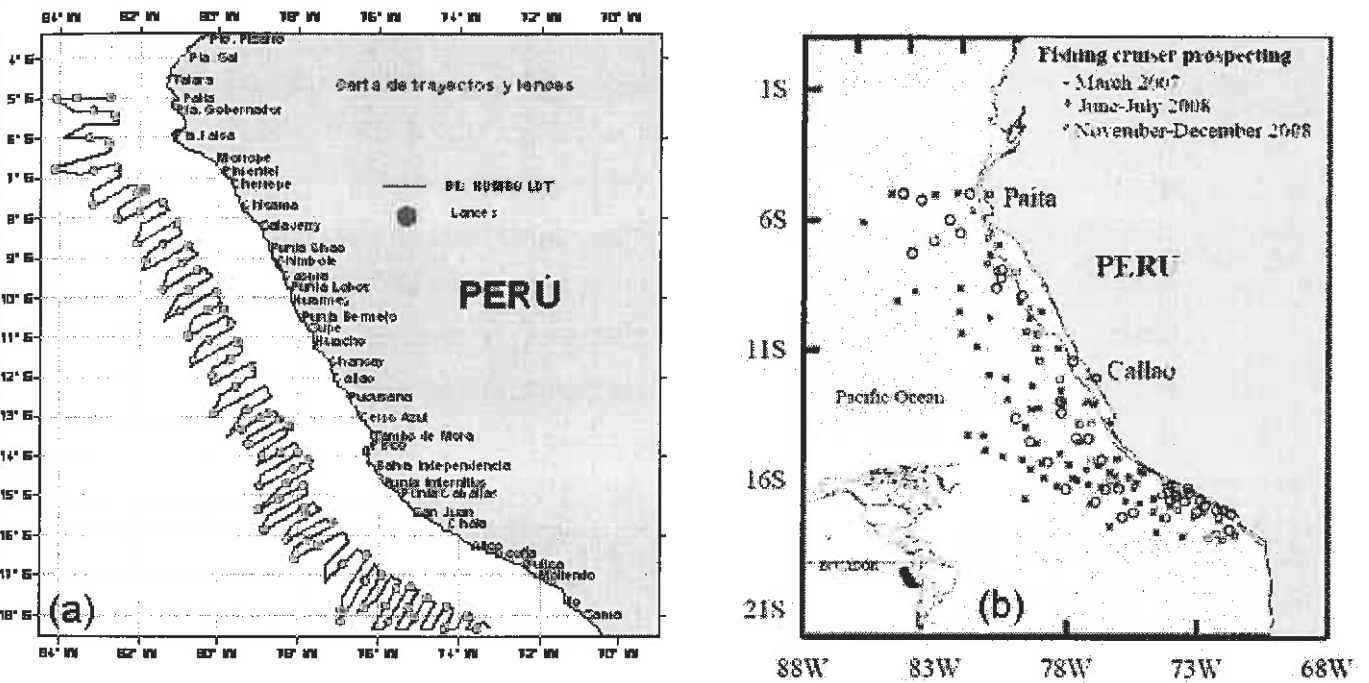


Figura 1. (a) Zona de estudio. Carta de trayecto del buque (grilla tipo sistemático paralelo) del rastreo acústico y estaciones de pesca (puntos negros) realizados para el estudio del micronecton durante el periodo 2001 - 2003. (b) Estaciones de pesca del calamar gigante en la zona de estudio durante el periodo 2007- 2008.

2.5. Acústica

Los datos provienen de prospecciones acústicas diurnas y nocturnas efectuados en las estaciones de pesca, utilizando un ecosonda científica de multifrecuencia (38 kHz y 120 kHz) modelo SIMRAD EK60. La calibración del ecosonda ha sido realizada de acuerdo a procedimientos estándar (Foote et al. 1987). Para el post-procesamiento, tratamiento y análisis de datos acústicos, así como para el escrutinio de los ecogramas se utilizó el

software Echoview (versión 3.2). Se realizaron mediciones acústicas de la columna del agua a profundidades comprendidas entre 250 m y 500 m utilizando las frecuencias de 120 kHz y 38 kHz respectivamente. El criterio para ejecutar las estaciones de pesca fue de acuerdo a la posición y estructura de las Capas de Dispersión Sónicas (CDS's), también conocidas como Capas de Retrodispersión Acústica observadas a través del ecosonda los cuales fueron detectados en cuatro estratos de profundidad entre 5 y 220 m durante la noche y diez estratos de profundidad entre 5 y 500 m durante el día.

Se consideraron descriptores de ecotrazo acústico según lo establecido por (Simmonds & MacLennan 2005, ICES 2000): cualitativo (posicional y morfométrico) y cuantitativo (energético) los cuales fueron filtrados usando un umbral de -70 dB para minimizar las desviaciones por ruido y organismos no micronectónicos. Con este umbral, el Coeficiente de Retrodispersión del Área Náutica (en inglés, Nautical Area Backscattering Coefficients, NASC) también conocido como s_A (Revisar Mac Lennan & Simmonds 1992 y MacLennan et al. 2002 para definiciones acústicas) son registrados para cada Unidad Básica de Muestreo (UBM) definida por 1 milla náutica geofrenciada (latitud, longitud) a lo largo de los transectos evaluados.

Descriptor cualitativo: la morfometría de los ecotrazos observados a través del ecosonda ha sido clasificada como tipología de Capa y Parche (Figura 2) según lo descrito por ICES (2000) y Bertrand et al. (2002): Capa (Capa de Dispersión Clásica, CDC; Capa Densa Pequeña, CDP) y Parche (Parches Dispersos Pequeños, PDP; Grandes Parches Densos, GPD).

Descriptor cuantitativo: para estimar el área espacial de la masa de agua ocupada por el micronecton se determinó el Coeficiente de Retrodispersión del Área Náutica o s_A en celdas acústicas: 2 m de alto y 1 ping de ancho con valores positivos de s_{A+} de acuerdo al método de Bertrand et al. (2002). También se define un Índice de Ocupación Espacial (IOE), el cual corresponde a las celdas acústicas con presencia de micronecton ($s_A > 0$) en relación al número total de celdas. Para los principales análisis estadísticos, el s_A ha sido normalizado mediante la transformación $\text{Log}(x+1)$.

La estimación de la biomasa acústica de *V. lucetia* y *D. gigas* es determinada con la siguiente expresión:

$$TS_{kg} = TS - 10 \log (<w>/1000)$$

$$\sigma_{Kg} = 4\pi 10^{TS_{kg}/10}$$

$$C = C_i / (1000 \sigma_{Kg})$$

$$Biomasa = C.A. <S_A>$$

V. lucetia: TS= 20 Log L-79.06 (dB), L: 3.5 to 6.5 cm. (Gutierrez and Herrera, 1998)

D. gigas: TS= 20 Log L-92.82 (dB), L: 65.5 to 93.5 cm (Castillo and Gonzales, 2000)

D. gigas: TS= 20 Log L-86.17 (dB), L: 22 to 38 cm (Castillo and Gonzales, 2000)

Donde:

TS: Ecuación específica de Fuerza de blanco (TS) de la especie.

< S_A >: Coeficiente de Retrodispersión del Área Náutica (m^2/mn), obtenida de la eointegración del área isoparalitoral.

A: Area isoparalitoral (mn^2).

σ_{Kg} : Sección acústica de retrodispersión de las especies expresada en Kg.

C_i : Constante de calibración de la ecosonda.

< w >: Peso promedio de la especie expresada en g.

L: Longitud de la especie (peces: longitud total; cefalópodos: longitud dorsal del manto)

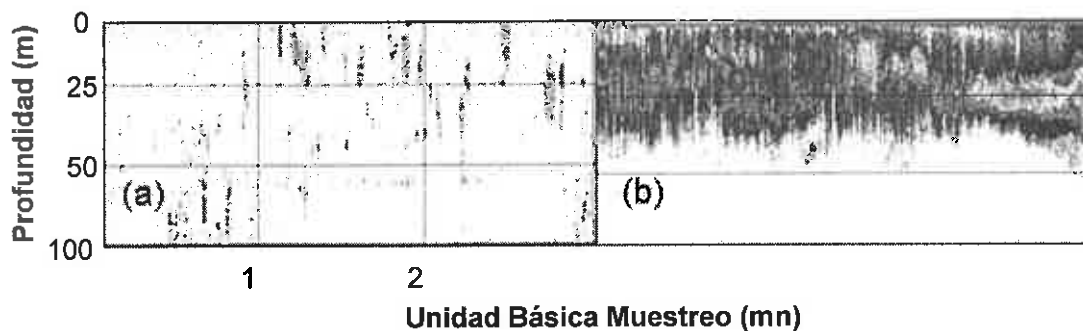


Figura 2. Tipología de ecotrazo observados a través de la acústica en las Capas de Dispersión Sónica formados por organismos micronectónicos: (a) Parche y (b) Capa.

2.6. Estaciones oceanográficas

Se analizaron las condiciones oceanográficas (temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, OD) de la columna del agua con 89 lanzamientos verticales de CTD (Seabird Electronics Inc., Bellevue, Wash) y botellas Niskin hasta una profundidad de 500 m a lo largo de 23 perfiles oceanográficos en áreas preseleccionadas (de sur a norte): Atico, San Juan, Pisco, Callao, Chimbote, Chicama, Salaverry, Punta Aguja, Paita y Puerto Pizarro (Figura 3).

El oxígeno disuelto fue después determinado en laboratorio con el método modificado de Winkler (Carritt & Carpenter 1966) para diferentes profundidades de la columna del agua: 0 m, 10 m, 30 m, 50 m, 75 m, 100 m, 150 m, 200 m, 300 m, 400 m y 500 m. Los perfiles oceanográficos son clasificados de acuerdo al tiempo (día - noche) y zonación vertical: superficie (0-75 m), intermedia (100-200 m) y profunda (300-500 m).



Figura 3. Mapa de los perfiles y estaciones hidrográficas colectados en la zona de estudio durante la primavera austral 2001, 2002 y 2003. La isobata de 200 m es presentada.

2.7. Taxonomía

La identificación taxonómica ha sido realizada a través de la consulta de bibliografía especializada (claves, guías y catálogos) para peces (Ebeling & Weed 1963; Bussing 1965; Wisner 1976; Johnson 1982; Fischer et al. 1995; Chirichigno & Vélez 1998; Zahuranec

2000; Wang & Chen 2001; Chirichigno & Cornejo 2001), crustáceos (Chirichigno 1970; Méndez 1981) y cefalópodos (Boyle 1983). Los organismos capturados fueron clasificados en grupos funcionales considerando el criterio de phylum, nivel trófico y abundancia de acuerdo a las definiciones establecidas por Gjørseter & Kawaguchi 1980; Williams & Koslow 1997; y Salvanes & Kristoferssen 2001. Los grupos funcionales fueron definidos como Vinciguerra, mictófidios, peces planctívoros, peces piscívoros, crustáceos y cefalópodos. Para los análisis de estadística multivariada, sólo fueron considerados las 20 especies más abundantes.

2.8. Análisis de contenido estomacal

Los análisis de contenido estomacal fueron realizados en laboratorio con observaciones de microscopio binocular (60-120x) sobre un fondo para permitir la identificación. Las estructuras duras como otolitos y tejidos de peces, cefalópodos y crustáceos son usados para identificar presas del contenido estomacal de los ejemplares de calamar gigante a través de la consulta de bibliografía especializada, Peces: Fitch & Brownell 1968, y Garcia-Godos 2001, Cefalópodos: Wolff 1984, Crustáceos: Newel 1963 y Méndez 1981, y Moluscos: Alamo & Valdivieso 1987.

Para cuantificar la dieta son usados métodos gravimétricos, numéricos y frecuencia de ocurrencia. La frecuencia de ocurrencia %FO ha sido calculada como el porcentaje de calamares gigantes o pota que se alimentan sobre alguna presa, el número, %N es estimado como el número de individuos de cierta presa relativo al número total de presas individuales y el peso %W es definido como el peso de cierta presa relativo al peso total de todas las presas (Cailliet 1977). Los gráficos de Índice de Importancia Relativa (IRI) fueron utilizados para ilustrar la composición de la dieta (Pinkas et al. 1971). Las presas más importantes de acuerdo al IRI son ploteadas. $IRI = (\%N + \%W) * \%FO$. El porcentaje de *V. lucetia* en el contenido estomacal del calamar gigante ha sido estimado para presentar la relación trófica entre estas especies. La expresión matemática para estimar el consumo de *V. lucetia* por *D. gigas* es la siguiente:

$$Q_i = \sum_{j=1}^n B_j \cdot (Q|B)_j \cdot DC_{ij}$$

(Q_i) = Consumo de la presa.

B_j = Biomasa del predador.

(Q/B)_j = Relación biomasa-consumo del predador, tomado de Alarcón- Muñoz et al. 2008.

(DC_{ij}) = Composición de la dieta de la presa (i) en el contenido estomacal del predador (j).

2.9. Procesamiento y análisis de datos biofísicos

El procesamiento y análisis de datos biofísicos fueron realizados a través de técnicas de análisis multivariado. Para caracterizar las condiciones oceanográficas interanuales se utilizó Análisis de Componente Principal, seguido por Análisis de Clasificación Jerárquico Ascendente. Para caracterizar la composición taxonómica, distribución diaria y comportamiento gregario del micronecton en relación a las características oceanográficas se utilizó Análisis de Correspondencia Binaria, seguido por Análisis de Clasificación Jerárquico Ascendente. Datos de descriptores biofísicos (acústica, red de arrastre, perfiles hidrográficos) colectados en muestras diurnas y nocturnas son utilizados para definir variables activas e ilustrativas. La potencial correlación entre variables ilustrativas y distribución de clases, comportamiento gregario y condiciones oceanográficas son analizados por un Test de Student asociados con un Análisis de Clasificación Jerárquico Ascendente (Lebart et al. 1999). El software SPAD 5.0 ha sido usado para el procesamiento estadístico.

Análisis de varianza (ANOVA) son usados para evaluar la relación entre los índices de densidad de descriptores de evaluaciones acústicas, red de arrastre, diversidad de organismos, condiciones oceanográficas y la distribución vertical de la zona mínima OD (100 – 200 m y 0 – 500 m). Asimismo, el test de comparación post hoc Newman-Keuls el

cual limita las desviaciones potenciales en evaluaciones múltiples ha sido usado para detectar diferencias entre cada grupo.

Para análisis gráfico, los datos de perfiles oceanográficos, intensidad de retro-dispersión acústica y abundancia de micronecton, jurel y calamar gigante en la escala horizontal y vertical diaria son interpolados para la zona de estudio usando un sistema de mapeo superficial (SURFER Golden software).

3. RESULTADOS

3.1. Manuscrito 1: Cornejo RM & R Koppelman (2006) Distribution patterns of mesopelagic fishes with special reference to *Vinciguerria lucetia* (Pisces: Phosichthyidae) in the Humboldt Current Region of Peru. *Marine Biology*. 149: 1519-1537.

Se describe la distribución horizontal y vertical de peces mesopelágicos adultos a partir de evaluaciones hidroacústicas y 169 estaciones de pesca con red de arrastre pelágica hasta 500 m de profundidad en relación a las características oceanográficas. La zona de estudio comprende un transecto longitudinal a lo largo del sistema de la Corriente de Humboldt del Perú desde 03°45'S, 81°76'W a 18°23'S, 71°13'W entre 50 y 200 millas náuticas durante la primavera austral de 2001, 2002 y 2003. Un total de 2 952 Kg. de peces han sido colectados, incluyendo 13 familias, 23 géneros y 28 especies. La comunidad mesopelágica está dominada por las familias: Phosichthyidae (*Vinciguerria lucetia*), Myctophidae (*Diogenichthys laternatus* y *Lampanyctus idostigma*) y Bathylagidae (*Leuroglossus urotronus*), con 60.4 %, 12.8% y 3.7%, de la captura total, respectivamente.

De acuerdo a los patrones de distribución horizontal estas especies son asociadas a los frentes de surgencia categorizados dentro de tres grupos: (i) Grupo del Frente de Surgencia Norte-Centro (*L. urotronus*, *Nemichthys fronto* y *Scopelarchoides nicholsi*); (ii) Grupo del Frente de Surgencia Sur (*Hygophum reinhardti*, *Myctophum nitidulum*, *Paralepis* sp y *Scopeloberyx* sp.); y (iii) Grupo Pan-Corriente de Humboldt (*V. lucetia*, *D. laternatus*, *L. (Nannobranchium) idostigma*, *L. omostigma*, *M. aurolaternatum*, *Triphoturus oculeus*, *Bathylagus (Melanolagus) berycoides*, *Leuroglossus stilbius*, *Argyropelecus affinis*, *Sternoptyx obscura*, *Melamphaes* sp., *Stomias* sp. y *Scopelosaurus* sp.).

Durante la noche, la distribución vertical estuvo caracterizada por un máximo de abundancia en los primeros 50 m de la columna del agua. Durante el día, se observaron los patrones de tres máximos de abundancia: superficial en los primeros 100 m, media-agua entre 200 y 400 m coincidiendo con la zona mínima de oxígeno y en profundidad entre 400 y 500 m. El pez luminoso mesopelágico *V. lucetia* fue la especie dominante en los máximos

de abundancia superficial y media-agua mientras que mictófidios, peces planctívoros y piscívoros estuvieron distribuidos en la zona de media-agua. La energía de retrodispersión acústica s_A ha sido ubicua en la región. Mediciones acústicas registraron un máximo de s_A principalmente localizado entre 11°S y 18°S de la zona de estudio durante el ciclo diario. El pez luminoso micronectónico *V. lucetia*, es considerado un componente significativo de las Capas de Dispersión Sónica en la Región de la Corriente de Humboldt frente al Perú.

Rodolfo Cornejo · Rolf Koppelman

Distribution patterns of mesopelagic fishes with special reference to *Vinciguerria lucretia* Gaman 1899 (Phosichthyidae: Pisces) in the Humboldt Current Region off Peru

Received: 29 November 2005 / Accepted: 24 March 2006 / Published online: 28 April 2006
© Springer-Verlag 2006

Abstract The horizontal and vertical distributions of adult mesopelagic fishes are described from acoustic and trawl surveys over the full-depth of 500 m at 169 stations on a longitudinal transect crossing the Humboldt Current (03°45'S, 81°76'W and 18°23'S, 71°13'W) at 50–200 nautical miles off Peru during austral spring (October–November) of 2001, 2002 and 2003. A total of 2,952 kg of fishes was collected, which included 13 families, 23 genera and 28 species. The mesopelagic community is dominated by the families Phosichthyidae (*Vinciguerria lucretia*), Myctophidae (*Diogenichthys laternatus* and *Lamparyctes idostigma*) and Bathylagidae (*Leuroglossus urotramus*), accounting for 60.4, 12.8 and 3.7%, respectively, of the total catch. Based on horizontal distribution patterns these species were categorized into three groups, i.e. northern-central upwelling front group (*L. urotramus*, *Nemichthys fronto* and *Scopelogadus nicholsi*), Southern upwelling front group (*Hoplostethus atlanticus*, *Myctophum atlanticum*, *Paralepis* sp. and *Scopeloberyx* sp.) and pan-Humboldt Current group (*V. lucretia*, *D. laternatus*, *L. (Nannobranchium) idostigma*, *L. omistigma*, *M. aurolateratum*, *Triphoturus oculus*, *Bathylagus (Melanolagus) berycoides*, *Leuroglossus stilbius*, *Argyropelecus affinis*, *Sternoptyx obscura*, *Melamphaes* sp., *Stomus* sp. and *Scopelosaurus* sp.). Nighttime vertical distribution was characterized by a single abundance peak in the upper 50 m. Daytime patterns showed three peaks of abundance: an upper

peak in the upper 100 m, a midwater peak between 200 and 400 m, coinciding with an oxygen minimum zone, and a deeper peak between 400 and 500 m. *V. lucretia* was dominant in the upper and midwater peaks while myctophids, other planktivorous and piscivorous fishes were distributed in the midwater. Acoustic back-scattered energy (S_{b}) was ubiquitous in the region. Maximum S_{b} was mainly located between 11° and 18°S during day and night. *V. lucretia* is a significant component of the sound-scattering layers in the Humboldt Current Region off Peru.

Introduction

Mesopelagic fishes are important components of oceanic ecosystems because of their common and abundant distribution in the world oceans except for the Arctic (Ahlestrom et al. 1976; Sassa et al. 2002; McClatchie and Dunford 2003). They are main consumers of zooplankton and larval and juvenile fishes and are important prey for the higher producers such as tunas, squids and dolphins in the oceanic food web, thus providing a link between top predators and zooplankton (Kinzer and Schulz 1985; Williams et al. 2001). The remarkable features of mesopelagic fishes is that dominant fishes such as myctophids undergo extensive diel vertical migration (DVM) and form dense patches, which can be observed by acoustic means as sound-scattering layers (SSLs) (Lapko and Ivanov 1994; Luo et al. 2000). The DVM is one of the most widespread patterns of animal behavior in the mesopelagic zone (Frank and Widder 2002) which influences the life history of nonmigrating and migrating fishes directly and indirectly (Willis and Pearey 1982). Thus, the migrating animals influence the feeding behavior and spatial distribution patterns of predators (Konchina 1981; Benoit-Bird and Au 2002; Bertrand et al. 2002). DVM of mesopelagic fishes has been shown to contribute significantly to the rapid vertical modification and transport of organic matter from epipelagic to mesopelagic zones,

Communicated by O. Kinne, Oldendorf/Luhe

R. Cornejo (✉)
Departamento de Oceanografía,
Universidad de Concepción, Chile Cabina 9,
Concepción, Chile
E-mail: rcornejo@udec.cl
Tel.: +56-41-204239

R. Koppelman (✉)
Institute of Hydrobiology and Fishery Science,
University of Hamburg, Zeiseweg 9, 22765 Hamburg, Germany
E-mail: koppelmann@uni-hamburg.de
Tel.: +49-40-428386679

referred to as the biological pump (Ashjian et al. 2002; Brodeur and Yamamura 2005). Through this biological pump, carbon fixed as living organic matter plus anthropogenic substances such as insecticides, butyltin and PCBs are transported into deep-sea ecosystems. Myctophids have been suggested as particularly good monitors of deep-sea pollution because they encounter a variety of water masses (of different origin) during their substantial DVMs (Brodeur and Yamamura 2005). The variability of the DVM indicates that a rigid adherence to light as the controlling factor might be a simplistic view and that it is fine-tuned by factors like hunger, satiation and contact with phytoplankton or zooplankton aggregations, and is constrained by such physical boundaries like steep gradients of temperature, salinity, or oxygen (Herring 2002).

Dense shallow and deep scattering layers consisting of oceanic micronektonic fishes like lanternfish (Myctophidae), lightfish (Phosichthyidae) and deep-sea smelt (Bathylagidae) were observed across different oceanographic structures off Peru (R. Cornejo, unpublished). Within these groups, *Vinciguerra huetia* dominates in numbers and biomass (IMARPE 2003). The biomass of this species off Peru varied from 2 to 11 million tons as measured by acoustic means (Castillo et al. 1998; Gutierrez et al. 1999; IMARPE 2003). Therefore, *V. huetia* is a significant ecosystem component of the SSLs off Peru and probably of waters in the Humboldt Current.

Investigations on the spatial distribution of mesopelagic fishes were mainly done in the North Pacific and Atlantic Oceans and the Arabian Sea (Paxton 1967; Gjosaeter 1981; Willis and Percy 1982; Calliet and Ebeling 1990; Kinzer et al. 1993; Watanabe et al. 1999; Sassa et al. 2002; Fock et al. 2004). Most studies on mesopelagic fishes off Peru were primarily devoted to aspects of taxonomy, spatial distribution and the acoustic biomass estimation of *V. huetia* (Bussing 1965; Parin et al. 1976; Santander and de Castillo 1979, 1981; Sameoto 1981; Ayón and Girón 1997; Ayón et al. 1998; Chirchigno and Vélez 1998; Girón 1998; Guzmán et al. 1998; Gutierrez et al. 1999; Sunstov 2000, 2002; Chirchigno and Cornejo 2001).

Oceanography of the study area

Various oceanographic features are strongly influenced by seasonal, interannual (El Niño, La Niña events) and decadal (warm 'El Viejo'/cool 'La Vieja') climate variations (Bertrand et al. 2004) in the Humboldt Current Region off Peru. These conditions provide strong trigger signals for biological processes: (1) The continental shelf is narrow in the northern and southern region and broad in the central region (Teves and Evangelista 1974). (2) The northern region off Peru (4°–6°S) is South America's westernmost region in the Pacific Ocean (Riehlman and Smith 1981). It provides a nearshore deep-sea habitat with oceanic warm water masses containing typical subtropical and tropical species. (3) An intrusion of equatorial and poleward flowing water masses exist: tropical, subtropical, subsurface equato-

rial, cold coastal and sub-Antarctic temperate water masses can be detected (Zuta and Guillén 1970; Bertrand et al. 2004). (4) Southeastern trade winds drive the permanent coastal upwelling (Guillén and Calienes 1981; Longhurst 1998). (5) A shallow Ekman layer (< 100 m) produces surface filaments that fertilize offshore waters (Guillén and Calienes 1981; Nixon and Thomas 2001). (6) Upwelling currents on the continental shelf and slope known as the Gunther Current or equatorial subsurface water mass (ESSW) are associated with the core of the oxygen minimum zone (OMZ) (Calienes and Guillén 1981) and deeper counter currents (primary and secondary south equatorial subsurface counter currents, SESCC, Ishida et al. 2005) with different temperature, salinity and oxygen properties. (7) Mesoscale oceanographic structures (i.e. upwelling plumes, fronts) permit the offshore export, aggregation and/or retention of phytoplankton, zooplankton and the occurrence of patches of micronekton and predators (Mum and Lazier 1996; Bakun 2001).

In this paper, we describe the composition, horizontal and vertical distributions and abundance of mesopelagic fishes associated with physical oceanographic structures in the Humboldt Current Region off Peru and discuss ecological implications using three simultaneous approaches: (1) pelagic trawls, (2) acoustic measurements and (3) hydrographic profiles.

Materials and methods

Sampling device

Fishes were collected onboard the R. V. Humboldt during three austral spring cruises performed by IMARPE (Peruvian Marine Institute) in October–November 2001, 2002 and 2003. The samples were taken on a longitudinal transect crossing the Humboldt Current (03°45'S, 81°76'W and 18°23'S, 71°13'W) at 50 (92.5 km) to 200 (300 km) nautical miles off the coast of Peru; intertransect distance was 15 nautical miles (27.5 km) (Fig. 1). In total 169 stations were sampled: 74 samples in 2001, 38 in 2002 and 57 in 2003.

Acoustics

Acoustic data were measured with a 120 and 38 kHz SIMRAD EK60 split-beam scientific echosounder system, calibrated using standard procedures (Foote et al. 1987). Acoustic data processing was done using Echoview (version 3.2). The water column was investigated down to depths of 500 m with 38 kHz and 220 m with 120 kHz, respectively. Acoustic data obtained in this study came either from nocturnal or from diurnal measurements (Fig. 1). Trawling was conducted according to the distribution of SSLs or acoustic back-scattering layers observed by the echosounder. Acoustic backscatter energy was detected in up to four layers (5–50, 50–100, 100–150 and

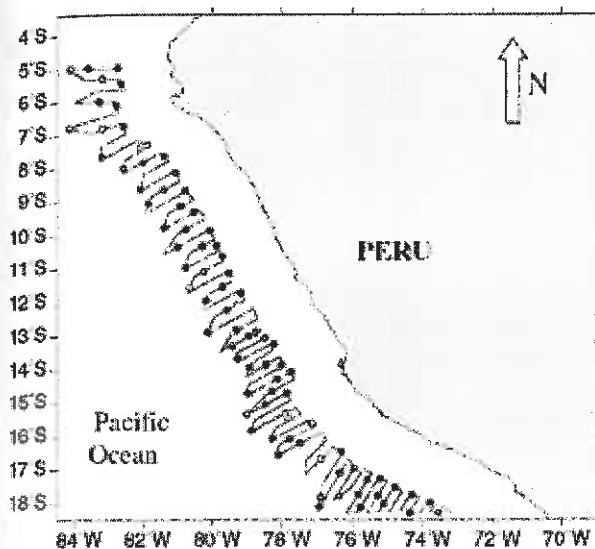


Fig. 1 The study area. Track (2001, 2002 and 2003) and stations exemplified for 2001 (hydrographic, trawls and acoustics) off Peru, during austral spring

150–220 m) during night and up to ten layers (5–50, 50–100, 100–150, 150–200, 250–300, 300–350, 350–400, 400–450 and 450–500 m) during day. These layers are dominated by mesopelagic fishes and reflect the composition, distribution and morphology of the micronektonic community (Benoit-Bird et al. 2002; Bertrand et al. 2002). After the detection of a back-scattering layer, sampling was done down to the maximum depth of the layer to get insights into the vertical distribution of mesopelagic fishes.

Mesopelagic fishes are known to have various types of gas bladders, from completely absent to lipid or gas-filled types, not only by species, but also by growth stages, suggesting specific and ontogenetic changes in target strength (Brodeur and Yamamura 2005). Some myctophid species have a well-inflated swim bladder and strong backscatter; others have atrophied (or fat-filled) swim bladders and weak backscatter (Yasuma et al. 2003; Brodeur and Yamamura 2005). Therefore, a -70 dB threshold was applied on the acoustic data to minimize bias due to the integration of noise or non-mesopelagic fishes. With such threshold, the acoustic back-scattered energy by the surface unit (S_s) (MacLennan et al. 2002) can be considered to represent mesopelagic fish biomass (Bertrand et al. 1999). The mean strength of acoustic back-scattered energy (S_m) was calculated for cells where fishes were present (S_m+) for each trawl, which is an index of fish density. For the main statistical analyses, (S_m) was normalized following a $\log(x+1)$ transformation.

Pelagic trawls

Mesopelagic fishes were sampled using a commercial pelagic non-closing trawl (NORDSEA type, Japan).

240 m long, with an 18×19 m mouth opening. The mesh size was 6,400 mm at the mouth, gradually decreasing to 9.4 mm at the cod end. Although small mesh cannot be adopted for an entire trawl net because of its high resistance, the fine mesh cod-end makes commercial trawls effective for determining qualitative characters or relative abundance of micronekton (Brodeur and Yamamura 2005). The visual threat by the large mesh would be effective for good swimmers to prevent extrusion through the mesh (Gartner et al. 1988; Brodeur and Yamamura 2005). Sampling depth and height of the net mouth were monitored and controlled by an acoustic net-recorder. Trawling velocity was 1.5–3 knots and effective trawling time was about 30 min. The composition and structure of the population was estimated from day (max. depth 500 m) and night trawls (max. depth 150 m) for different fish species distributed in SSLs. Tows conducted between 1 h after sunrise and 1 h before sunset, and between 1 h after sunset and 1 h before sunrise, were considered “daytime” and “night-time” samples, respectively. The samples were sorted and the wet weight of each taxonomic group as a whole was measured.

Taxonomic identification

For taxonomic purposes we followed the classification proposed by Nelson (1994). The specific identification was based on taxonomic keys and catalogs (Ebeling and Weed 1963; Bussing 1965; Wisner 1976; Johnson 1982; Chirichigno and Velez 1998; Zahuranc 2000; Wang and Chen 2001; Chirichigno and Cornejo 2001). Mesopelagic fishes were arranged in functional groups, taking into account the criteria of trophic level, range of vertical distribution and abundance, as defined by Gjøsæter and Kawaguchi (1980), Salvanes and Kristoferssen (2001) and Williams et al. (2001).

Hydrographical measurements

Abiotic parameters like temperature and salinity were determined using CTD (Seabird) and dissolved oxygen using modified Winkler method (Carritt and Carpenter 1966) throughout the cruises down to 500 m depth.

Data analysis

The data was standardized as gram trawl per minute (mean of all trawls from the area over 3 years). Since the filtration rate of the net was not estimated, catches were not standardized to volume units. The standardized biomass data were transformed by the natural logarithm, $\ln(x+1)$, to stabilize variances. For graphical analyses, hydrographical data, the diel acoustic back-scattered strength and the horizontal and vertical abundances of mesopelagic fishes in functional groups were interpolated for the whole study area using a surface mapping system (SURFER Golden software, 2002).

Results

Oceanographic conditions

Upwelling fronts

A northern central upwelling front (NCUF) was formed by upwelling water masses (Fig. 2) which derive from (1) the well-oxygenated waters of the southern extension of the Cromwell undercurrent (or primary SESCO) north of 6°S and (2) the oxygen-deficient waters of the Gunther current and secondary SESCO waters north of 12°S (Caliñes and Guillén 1981; Ishida et al. 2005). The southern upwelling front (SUF) was influenced by strong upwelling of mixed sub-Antarctic waters and Gunther current waters between 14 and 16°S (Caliñes and Guillén 1981). Upwelling fronts off Peru were developed at the boundary between cold waters, nutrient-rich recently upwelled to the surface through Ekman divergence and warmer offshore waters, less nutrient-rich during southeastern trade wind-driven coastal upwelling (Guillén and Caliñes 1981; Mann and Lazier 1996). The areas of most intense upwelling and Ekman layer, associated with the highest values of primary production and chlorophyll content, are located between 14–16°S, 4–6°S, 7–9°S and 11–12°S, listed in decreasing order of intensity (Zuta and Guillén 1970; Caliñes and Guillén 1981; Ishida et al. 2005). Upwelling fronts are important physical oceanographic structures which influence the distribution patterns of mesopelagic fishes in the Humboldt Current Region off Peru.

Temperature

Temperature in the upper 100 m showed a continuous decrease with latitude. A mixed layer was observed

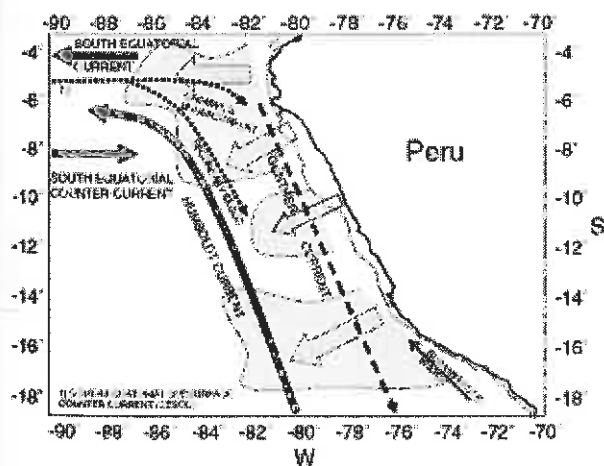


Fig. 2 The *Schmitt* represents the physical oceanography currents, counter currents, upwellings and upwellings fronts of the study area. Arrows indicate the location and intensity of upwelling areas. Dashed areas indicate the location of fronts. The line indicates the continental shelf (200 m)

between 40 and 70 m depth with a thermocline centered at 70–80 m. The horizontal distribution of the < 15°C isotherms are the indicators of upwelling waters (Zuta and Guillén 1970; Bertrand et al. 2004); a cold-water filament was detected at around 95 m depth in the north and somewhat shallower around 75 m in the south (Fig. 3).

Salinity

The salinity distribution reflected the N–S intrusion of water masses. Salinity fields in surface and subsurface layers were consistent with the oxygen and temperature distribution (Fig. 3). Three main water masses according to Caliñes and Guillén (1981); Morón (2000) and Bertrand et al. (2004) were detected: (1) The sub-Antarctic (temperate) water, characterized by a salinity minimum, was located below 100 m in the southern part up to 14°S. (2) Subtropical water, defined by a salinity maximum, was found in the upper 70 m from 5° to 17°S. (3) Subsurface equatorial water, characterized by a subsurface salinity maximum 34.85 PSU, was found at around 220 m over the entire area studied and corresponded to an OMZ spreading southward as the Gunther Current.

Oxygen

The oxygen distribution was characterized by (1) a surface oxygen maximum layer with highest values in the upper 50 m over the entire area studied, (2) an oxycline, deeper in the north and shallower and sharper in the central and southern area, which followed the contour of the pycnocline and (3) an OMZ (< 1 ml/l) below 200 m, sloping upward from north to south (Antezana 2002) (Fig. 3).

Mesopelagic fishes

A total of 2,952 kg mesopelagic fish was collected, which included 13 families, 23 genera and 28 species. The mesopelagic community off Peru was dominated by the fish families Phosichthyidae (*V. luectia*), Myctophidae (especially *Diogenichthys laternatus* and *Lampanyctus idostigma*) and Bathylagidae (especially *Lernaeoglossus urotomus*) accounting for 60.4, 12.8 and 3.7% of the total abundance, respectively. Several other fish species occurred in the hauls, but only in small numbers (Table 1).

Vinciguerrtia luectia was most common and comprised more than half of the total catch (Table 1, Fig. 4). Total fish abundance expressed as gram per minute trawling (mean of all trawls from the area) was higher at night (287 g trawl min⁻¹ in 2001, 998 g trawl min⁻¹ in 2002, 1,740 g trawl min⁻¹ in 2003) than during the day (109 g trawl min⁻¹ in 2001, 394 g trawl min⁻¹ in 2002, 1,160 g trawl min⁻¹ in 2003). Averaged over the 3 years of sampling, *V. luectia* dominated the total biomass in diurnal (722 g trawl min⁻¹) and nocturnal (837 g trawl min⁻¹) trawls. Among the myctophid species, *D. laternatus* was most numerous during night (127 g trawl min⁻¹). The bathylagid *L. urotomus* was only caught in nocturnal trawls (96 g trawl min⁻¹ in 2003). The following species

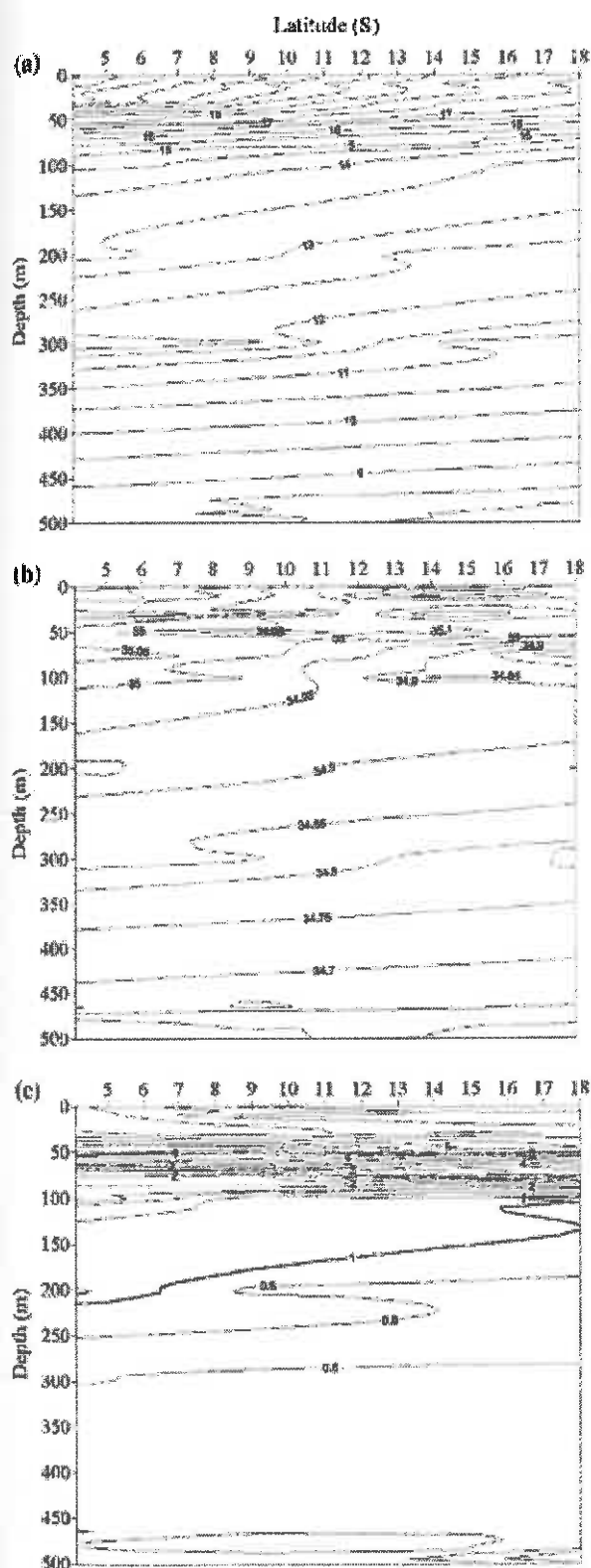


Fig. 3 a Temperature ($^{\circ}\text{C}$), b salinity and c dissolved oxygen (O_2 ml/l) from 5° to 18°S and between 74° and 82°W off Peru in austral spring, 2002. The $1 \text{ ml O}_2 \text{ l}^{-1}$ isoline is depicted

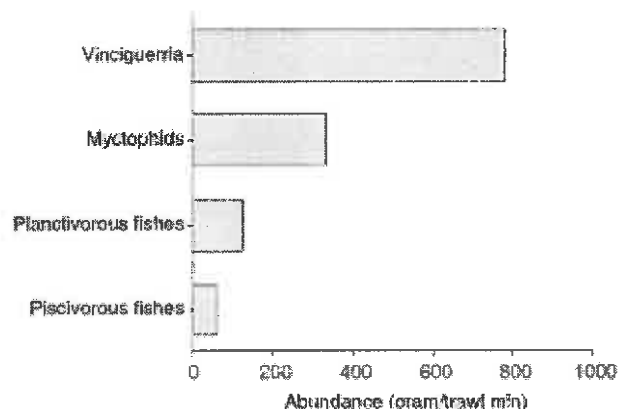


Fig. 4 Mean abundance of functional groups of mesopelagic fishes collected in pelagic trawls

were found in the deep daytime trawls and are typical inhabitants of the upper mesopelagic zone: *Chauliodax* sp. (Stomiidae), *Argyroleucus affinis*, *Sternoptyx obscura* (Sternoptychidae), *Gonistoma elongatum* (Gonistomidae), *Scopelarchoides nicholai* (Scopelarchidae), and *Scopeloberyx* sp. (Melamphacidae).

Diogenichthys laternatus and *Stomias* sp. were the dominant species of myctophids and piscivorous fishes, respectively. Planctivorous fishes were represented by seven species and their abundance was small (Fig. 4). In this group, the deep-sea smelt *L. urotamis* was dominant followed by the black smelt *Bathylagus* (*Melanolagus*) *bercyoides* and the hatchetfish *A. affinis*.

The low abundance of the myctophids *Lampanyctus* and *Myctophum* and the bathylagids *Lernoglossus* and *Bathylagus* (Table 1) were probably caused by their ability of net escapement. Due to their small cross section, they are not effectively retained by the large net meshes until some critical threshold of body thickness is reached (Gartner et al. 1988). We suggest that the abundance of these species is underestimated.

Horizontal distribution

Horizontal distribution patterns will be related to oceanographic conditions like upwelling fronts. The fish species were categorized into three groups, i.e. NCUF group (3 species) (Fig. 5), SUF group (4 species) (Fig. 6) and Pan-Humboldt Current (Pan-HC) group (14 species) (Fig. 7). We used the "eyeballing the data" method rather than a statistical method such as cluster analysis due to clear horizontal distribution patterns of mesopelagic fishes. The faunal pattern of these groups in this area seemed to be represented by a mix of equatorial and central eastern Pacific components (Pequeño 2000; Suntuov 2000; Chirichigno and Cornejo 2001).

NCUF group

This group was observed at 99 stations located in the NCUF area between 5° and 12°S . *L. urotamis* ranked

Table 1 Mesopelagic fishes collected off Peru (mean of all samples over 3 years)

Order	Family	Species	Functional group	Total catch 169 samples (kg)	Mean abundance (g trawl min ⁻¹)		Relative abundance (%)		
					Day	Night			
Anguilliformes	Nemichthyidae	<i>Nemichthys fronto</i>	PISCIV	0.92	1.00	5.66	0.26		
	Serrivomeridae	<i>Serrivomeris sector</i>	PISCIV	1.60	53.00	0.26	2.06		
Osmeriformes	Bothylagidae	<i>Bothylagus heterocephalus</i>	PLANCT	9.52	0.00	24.65	0.95		
		<i>Leuroglossus stibianus</i>	PLANCT	4.31	4.34	12.15	0.64		
		<i>Leuroglossus urotronus</i>	PLANCT	29.19	0.00	96.27	3.73		
Stomiiformes	Stomiidae	<i>Stomius</i> sp.	PISCIV	3.09	7.85	5.86	0.53		
		<i>Chanthochis</i> sp.	PISCIV	0.27	5.01	0.00	0.19		
	Idiacanthidae	<i>Idiacanthus</i> sp.	PISCIV	0.23	0.47	4.32	0.19		
		Sternoptychidae	<i>Argyropspectus affinis</i>	PLANCT	8.93	34.45	0.96	1.37	
			<i>Sternptyx obscura</i>	PLANCT	0.31	1.56	0.00	0.06	
		Gonostomatidae	<i>Gonostoma elongatum</i>	PLANCT	0.20	4.65	3.00	0.30	
		<i>Polymnia</i> sp.	PISCIV	1.08	0.00	6.30	0.24		
Aulopiformes	Phosichthyidae	<i>Vinciguerria luctua</i>	VINCI	2,449.92	722.46	536.92	60.36		
	Paralepididae	<i>Paralepis</i> sp.	PISCIV	1.50	0.00	6.86	0.27		
	Scopelosauridae	<i>Scopelosaurus</i> sp.	PISCIV	2.75	0.13	7.92	0.31		
	Scopelarchidae	<i>Scopelarchoides nicholsi</i>	PISCIV	1.56	14.20	1.99	0.63		
Myctophiformes	Myctophidae	<i>Drogomichthys laternatus</i>	MYCTO	238.84	34.22	127.37	6.51		
		<i>Goniistius tenuicellum</i>	MYCTO	0.57	0.40	4.98	0.21		
		<i>Hygophum reinhardtii</i>	MYCTO	2.93	0.00	14.31	0.55		
		<i>Hygophum proximum</i>	MYCTO	1.26	0.00	16.37	0.63		
		<i>Lampanyctus idostigma</i>	MYCTO	66.03	4.58	106.15	6.25		
		<i>Lampanyctus oostigma</i>	MYCTO	63.21	24.07	144.11	4.29		
		<i>Lampanyctus</i> sp.	MYCTO	20.27	13.54	17.51	1.20		
		<i>Myctophum aurohateratum</i>	MYCTO	11.15	0.00	36.84	1.43		
		<i>Myctophum meridionale</i>	MYCTO	7.47	1.47	66.34	2.62		
		<i>Triphoturus oculatus</i>	MYCTO	16.61	20.10	27.82	1.85		
		Stephanoberyciformes	Melamphaeidae	<i>Melamphaes</i> sp.	PLANCT	6.77	8.75	37.42	1.79
				<i>Scopeloberycx</i> sp.	PLANCT	1.44	11.30	3.59	0.58
				Sum		2,951.84	967.56	1,615.95	100.00

MYCTO myctophids, PISCIV piscivorous fishes, PLANCT planetivorous fishes, VINCI Vinciguerria

first (80.8%) in the total catch, followed by *Nemichthys fronto* (13.6%) and *S. nicholsi* (5.6%) (Fig. 5, Table 2). *L. urotronus* is typical of Chile Peru transition region

(Steffeld et al. 1995; Chirichigno and Cornejo 2001). Johnson 1982 indicated that *S. nicholsi* is largely restricted to equatorial water masses in the Pacific Ocean.

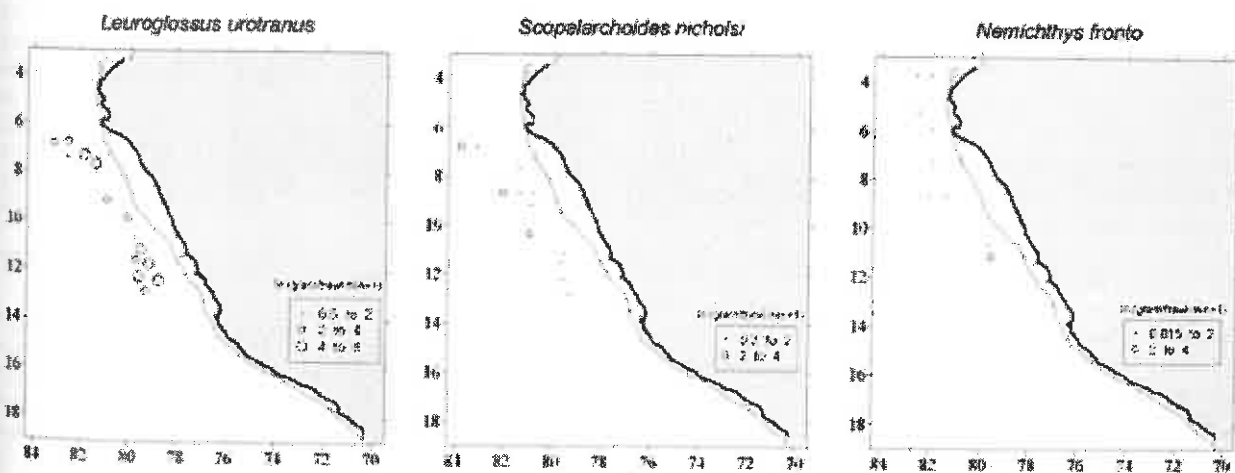


Fig. 5 Horizontal distribution of mesopelagic fishes of the North-central Humboldt group. Size rings reflect the abundance of fish caught in the pelagic trawls. The thin line reflects the 200 m depth

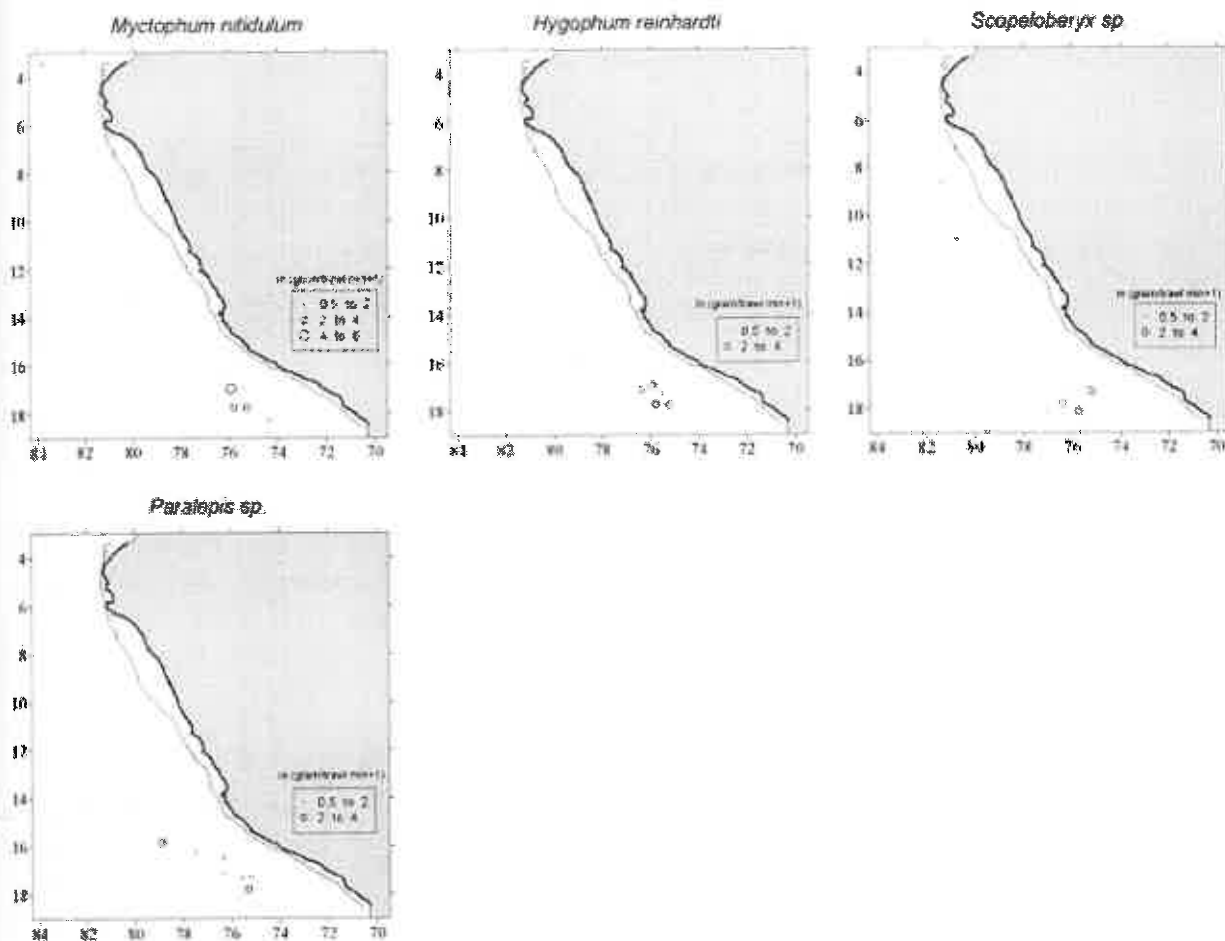


Fig. 6. Horizontal distribution of mesopelagic fishes of the South Humboldt group. Size rings reflect the abundance of fish caught in the pelagic trawls. The thin line reflects the 200 m depth.

SUF group

This group was observed at 59 stations in the SUF area between 14° and 18°S. *Myctophum nitidulum* and *Scopeloberyx* sp., which are typical tropical and subtropical central water species (Ebeling and Weed 1963; Sielfeld et al. 1995; Watanabe et al. 1999; Pequeño 2000), were dominant in this group. They accounted for 65.3 and 14.4% of the total catch, respectively, followed by *Hygophum reinhardtii* (13.8%) and *Paralepis* sp. (6.6%; Fig. 6, Table 2).

Pan-HC group

Species of this group were observed at 160 stations and were distributed in the NCUF and SUF areas along the Humboldt Current between 5° and 18°S (Fig. 7). Lightfish, *V. lucetta* dominated and accounted for 68.9% of total catch, followed by myctophids *D. laternatus* (7.4%), *L. (Nannobranchium) idostigma* (7.1%) and *L. omostigma* (4.9%). Other species occurred in < 2% of total catch (*Triphaturus oculatus*, *L. sp.*, *B. (Melanolagus) berycolides*,

A. affinis, *M. auroleternatum*, *Melanphacs* sp., *Leuroglossus stilbius*, *Stomias* sp., *Scopelosaurus* sp. and *S. obscura* (Table 2).

Vertical distribution

The nighttime vertical distribution was characterized by single abundance peaks in the upper 50 m (Fig. 8). *V. lucetta*, myctophids of the tribes Lampanyctinae (*L. idostigma*, *Lampanyctus omostigma*, *T. oculatus*) and Myctophinae (*D. laternatus*, *Myctophum auroleternatum*, *H. reinhardtii*) and the barracudina *Scopelosaurus* sp. were restricted to the upper 100 m. The largest concentrations of mesopelagic fishes at night were recorded in and above the thermocline.

The daytime distribution was characterized by three peaks of abundance (Fig. 8). The upper abundance peak (usually in the upper 100 m) was well developed with 1.8–9 (ln gram trawl per minute + 1) and corresponded to *V. lucetta*. One single surface haul (8 m, 11:44 a.m.) recorded an abundance of 3 (ln gram trawl per minute + 1) of *Lampanyctus* sp. and *T. oculatus*. The

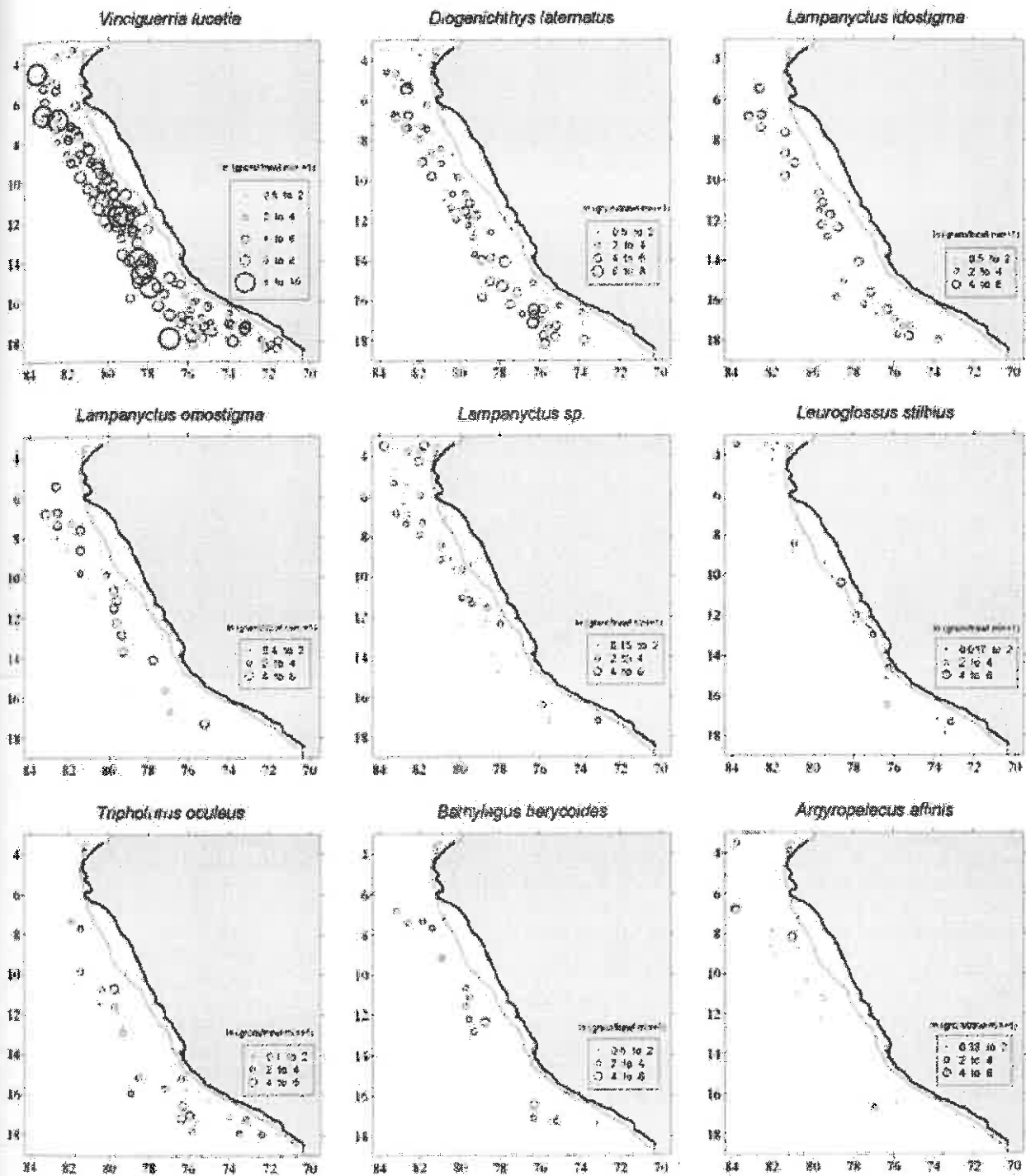


Fig. 7. Horizontal distribution of mesopelagic fishes of the Pan-Humboldt Group. Size ranges reflect the abundance of fish caught in the pre-lagic trawls. The shaded area reflects the 200 m depth

midwater abundance peak was most developed, but spread over a wider depth range (200–400 m). The most abundant species, ranging from 2 to 9 (in gram trawl $\text{min}^{-1}+1$), were *V. lucetta*, *D. lateratus*, *A. affinis*, *L. idostigma*, *Lampanyctus* sp., *Scopelogobius* sp., *Melanphacis* sp., *S. obscura*, *S. nicholsi* and *Stomatias* sp. (listed

in decreasing order of abundance). A part of this layer coincided with the core of the OMZ ($< 1 \text{ ml l}^{-1}$) between 250 and 300 m. The deeper abundance peak was weakly developed with 1–4 (in gram trawl $\text{min}^{-1}+1$) and occurred between 400 and 500 m. The most abundant species in this zone were *Lampanyctus* sp. and *Serrivomer*

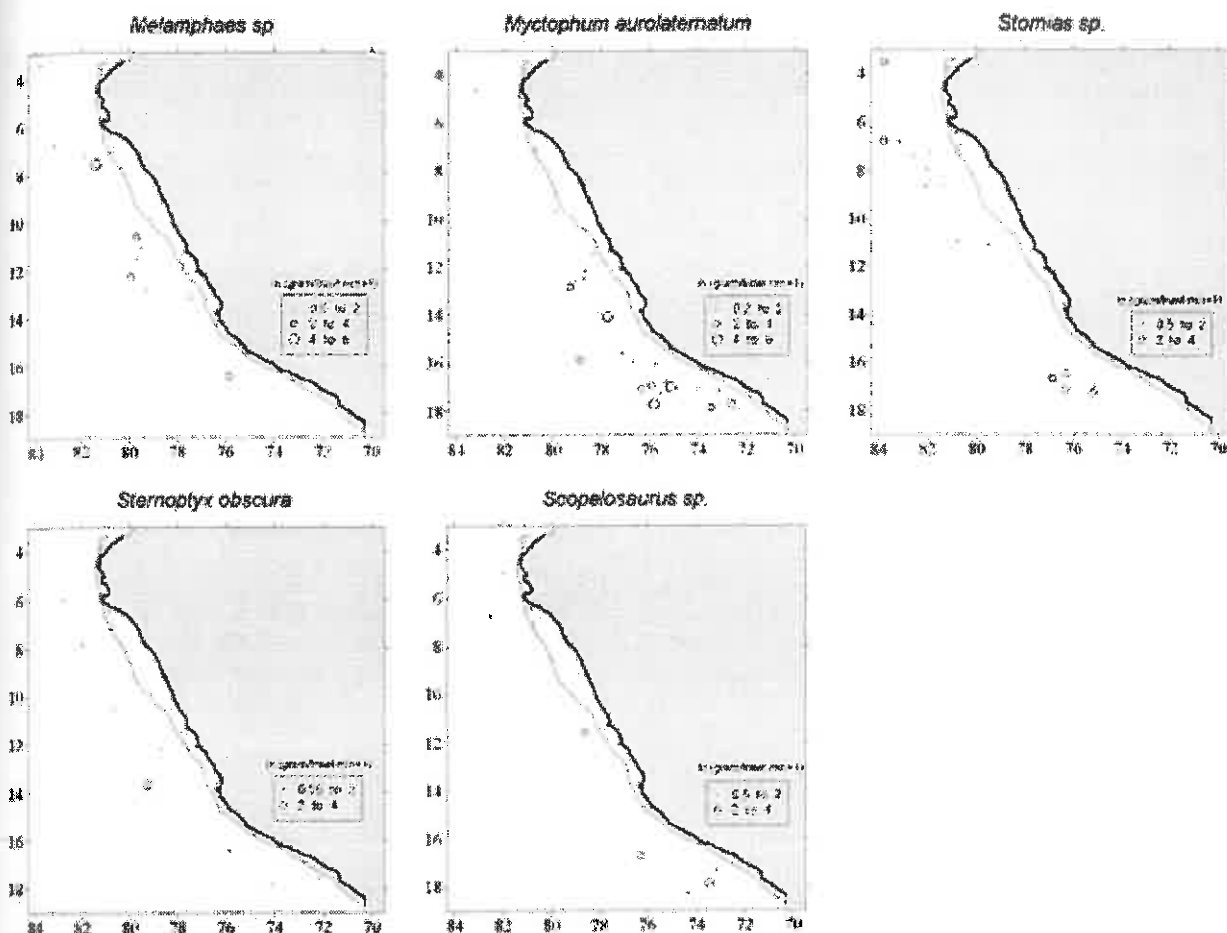


Fig. 7 (Contd.)

sector. *M. nitidulum*, *Serrivomer sector* and *Goniistius elongatum* were only found in this layer.

Acoustic back-scattering strength

The index of back-scattering strength showed that back-scattered energy was ubiquitous off Peru and maximum back-scattered energy was mainly located between 11° and 18°S during day and night (Fig. 9). The horizontal distribution of nocturnal and diurnal acoustic responses confirmed the presented biomass distribution in this area (Fig. 10).

The basic structure of both the epi- and mesopelagic back-scatters were also consistent. A distinct, and generally single, layer (typically between 50 and 60 m) was found in the upper 100 m of the water column during day and night (Fig. 9). The epipelagic layer showed maximum back-scatter energy between 60 and 90 m depth during the day. A deeper layer was detected below 120 m during night and extended to 220 m (lower boundary of acoustic surveys during night).

A complex pattern of back-scatter energy was observed below 180 m depth during the day. This depth

zone normally consists of two bands of distinct back-scatter intensity (Fig. 9). The vertical extent of the first band or layer was generally between 180 and 240 m and the second band between 260 and 340 m. The second band was lifted upward in the south and showed intensive back-scattering in the northern and southern periphery of the study area (Figs. 9, 10). Along the northern and central zone, a deeper layer (15 m thickness) was observed in the 390–415 m depth stratum (Fig. 9).

Discussion

The area off Chile and Peru is a zone of zoogeographic transition where mesopelagic fishes as indicator species of equatorial water, central water, sub-Antarctic water and cosmopolitan distribution occur (Pequeño 2000; Chirichigno and Cornejo 2001). Zahuranec (2000) called this zone "Peruvian Upwelling Region". Twenty-eight taxa were found in our study. These taxa are already registered in the region and north of Chile as ichthyoplankton (Samco 1981; Santander and de Castillo 1979).

Table 2 Dominant mesopelagic fishes in each group (NCUF, SUF and Pan-HC) expressed as a percentage of averaged abundance

Rank	NCUF group (5°-12° latitude S)		SUF group (14°-18° latitude S)		Pan-HC group (5°-18° latitude S)	
	Species	%	Species	%	Species	%
1	<i>Leuroglossus arctus</i>	80.81	<i>Myctophum nitidulum</i>	65.29	<i>Vinciguerra lucetta</i>	68.95
2	<i>Scopelogadus nicholsi</i>	13.60	<i>Scopelogadus</i> sp.	14.34	<i>Dioszeghites intermedius</i>	7.44
3	<i>Nemichthys fronto</i>	5.59	<i>Hygophum reinhardti</i>	13.77	<i>Lamparus adonitiformis</i>	7.14
4			<i>Paralepis</i> sp.	6.60	<i>Lamparus aeneus</i>	4.90
5					<i>Triphoturus ocellus</i>	2.12
6					<i>Myctophum</i> sp.	2.04
7					<i>Myctophum australoternatum</i>	1.63
8					<i>Argyropheus affinis</i>	1.57
9					<i>Lamparus</i> sp.	1.37
10					<i>Bathylagus beryloides</i>	1.09
11					<i>Leuroglossus stibbini</i>	0.73
12					<i>Stomus</i> sp.	0.61
13					<i>Scopelogadus</i> sp.	0.36
14					<i>Sternopyx obscura</i>	0.07

NCUF Northern-central upwelling front, SUF Southern upwelling front, PHC Pan-Humboldt Current

1981, Ayón and Girón 1997; Ayón et al. 1998; Girón 1998; Guzmán et al. 1998; Sunstov 2000; Rodríguez-Graña and Castro 2003) and adult fish (Bussing 1965; Wisner 1976; Sielfeld et al. 1995; Chirichigno and Cornejo 2001). The dominance of the myctophids and phosichthyids (formerly known as gonostomatids) is typical of oceanic waters in the Eastern Tropical Pacific and Indian Oceans (Ahlström 1968; Brodeur and Yamamura 2005). The high biomass of *V. lucetta* is common for the eastern tropical and subtropical Pacific. A California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI) time series study (Smith and Moser 1988) on the relative abundance of larval fish assemblages in the period from 1951 to 1981 indicated that *V. lucetta* ranked 3rd after the northern anchovy (*Engraulis mordax*) and the Pacific hake (*Merluccius productus*).

Feeding and spawning grounds of species according to distribution

In the Humboldt Current Region off Peru, three horizontal distribution patterns were recognized for the mesopelagic fishes (NCUF, SUF and Pan-HC groups). These distribution patterns were well defined by hydrographic structures, such as the location of upwelling fronts which strongly depends of upwelling waters of different physicochemical characteristics and intensity and the continental shelf extension (Fig. 2). Upwelling waters may be an important mechanism promoting the shoreward migration and concentration of fishes in fronts (Shanks et al. 2000). Some authors also found that myctophid larvae were adapted to oceanographic structures and mechanisms of current transport (such as fronts, filaments) in western North Pacific and Southeastern Pacific (Rodríguez-Graña and Castro 2003; Sassa et al. 2004a, b).

The distribution and concentration of small pelagic fishes (such as myctophiformes and clupeiformes) were strongly related to the location of frontal zones (Rogachev et al. 1996; Garrison et al. 2002; Sinclair and Stabenro 2002). The abundance of prespawning feeding

aggregations was associated with the high density of zooplankton along tidal-mixing fronts (Garrison et al. 2002). In addition to the high food availability for adults, these locations are typical areas of strong larval retention (nursery), and they are therefore optimal habitats to support recruitment success (Garrison et al. 2002; Sassa et al. 2004a, b).

Distribution areas of fishes of the NCUF group (*L. arctus*, *N. fronto* and *S. nicholsi*) and SUF group (*H. reinhardti*, *M. nitidulum*, *Paralepis* sp and *Scopelogadus* sp.) are typical for Peru (Ebeling and Weed 1963; Santander and de Castillo 1979, 1981; Johnson 1982; Ayón et al. 1998; Girón 1998; Guzmán et al. 1998; Chirichigno and Cornejo 2001). We suggest that the distribution areas of the NCUF, SUF and Pan-HC groups represent their main feeding and spawning grounds. Ichthyoplankton of regular cruises conducted by IMARPE during austral spring off Peru indicated broad latitudinal ranges of abundance of eggs and larvae of mesopelagic fishes in regions east of 84°W which taper rapidly to the west (Santander and de Castillo 1979; Girón 1998; Guzmán et al. 1998). Some species of Pan-HC group such as *V. lucetta*, *D. lateralis* and *Lamparus* spp. occur widely and are abundantly distributed in the Humboldt Current Region off Peru (Santander and de Castillo 1979; Johnson 1982; Ayón et al. 1998; Girón 1998; Guzmán et al. 1998; IMARPE 2003). Therefore, reproductive centers are located in this area.

Larval and adult transport to their nursery and spawn grounds

The westward and eastward extensions of mesopelagic species into Eastern Tropical Pacific must be associated with the equatorial currents and countercurrents (Johnson 1982). This was observed in the study area, where the species largely penetrated in the zones of the South Equatorial Subsurface Counter Current, the Gunther Current and the Humboldt Current. Pan-HC species *V. lucetta* showed an extended size ranged from 20 to

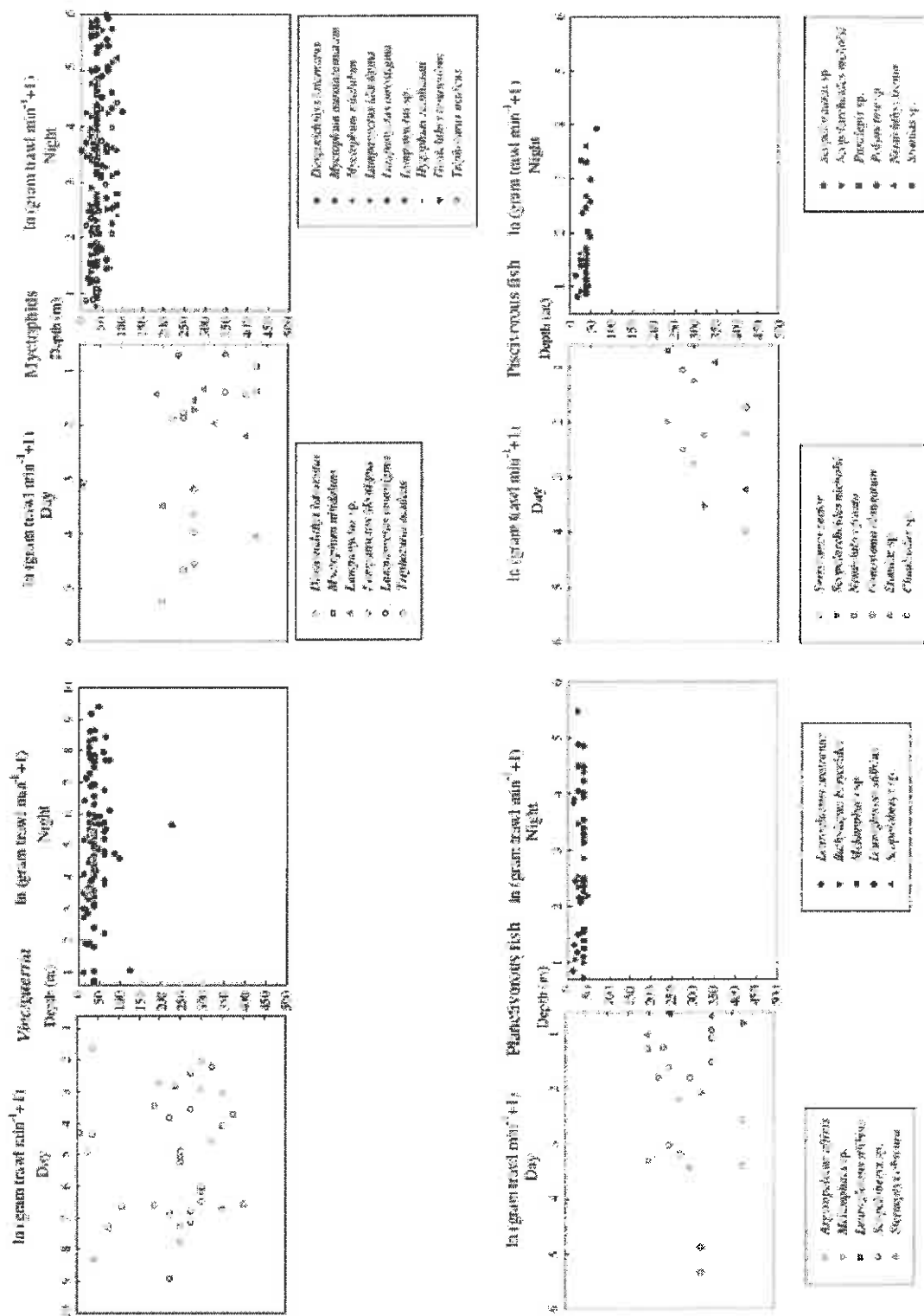


Fig. 8. Diel vertical distribution of functional groups of meso-pelagic fishes in 1-gram trawl per minute + 1 l off Peru

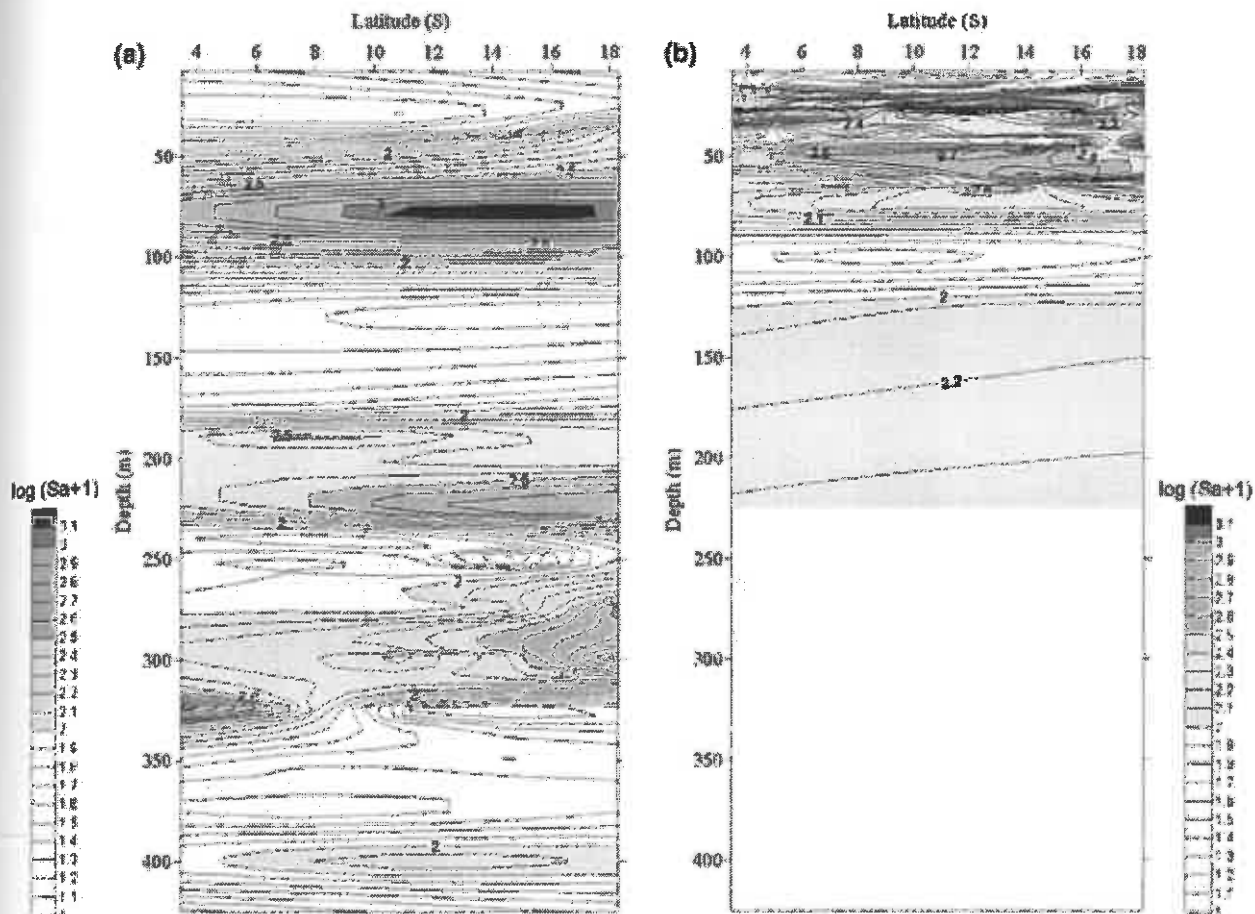


Fig. 9. Latitudinal vertical distribution of a diurnal and b nocturnal acoustic back-scatter energy (S_v) of mesopelagic fishes on a logarithmic scale

70 mm total length south of 09°S while north of 09°S sizes between 35 and 45 mm dominated (IMARPE 2003). *Vinciguerria luetia* in the size of 45–70 mm are mainly matured and in spawn process (Buitrón et al. 1998). The presence of eggs and larvae of other myctophids (such as *D. laevnatus*, *Hygophum* spp., *Lampanyctus* spp., *Myctophum* spp. and *T. ocellus*), bathylagids (such as *Bathylagus nigriceps* and *L. stilbius*) and scopelarchid (such as *S. nicholsi*) also indicated strong nursery and spawn process in the study area (Santander and de Castillo 1979, 1981; Johnson 1982; Giron 1998; Guzmán et al. 1998). The adults and juvenile stages found in SUF and NCUF indicate two tracks of feeding migration: (1) northward within of the Humboldt Current and (2) southward within of Gunther Current. This suggests that mesopelagic fishes prefer spawning and nursery areas in frontal and upwelling zones to the areas in central waters and take advantage of the current and countercurrent to transport their eggs and larvae (Santander and de Castillo 1981; Landaeta and Castro 2002; Rodríguez-Graña and Castro 2003; Sassa et al. 2004a) up to 1,000 km (Brodeur and Yamamura 2005).

This strategy of migration within productive areas such as Humboldt Current System supports the high

biomass of mesopelagic fishes distributed in dense SSLs, especially of *V. luetia*. The biomass of this species off Peru varied from 2 to 11 million tons as measured by acoustic means (Castillo et al. 1998; Gutierrez et al. 1999; IMARPE 2003). Overall, exact knowledge is essential on this type of large-scale migration in order to understand the productivity and fluctuation of populations of each micronekton species. The significance of phosichthyids and myctophids as food mainly for tuna, jack mackerel and squids has been suggested (Konchina 1981; Shechtinnikov 1989; Dioses 1995).

Mesopelagic fishes migration according to larval and adult distribution

Based on the spawning and nursery grounds and the adult distribution, three migration patterns were recognized in the Humboldt Current Region off Peru (Fig. 11). Adults of *L. urotomus*, *N. fronto* and *S. nicholsi* (NCUF group) were distributed in subtropical and tropical waters of the eastern Tropical Pacific, including the South Equatorial Current, SESCC and Gunther Current (Ebeling and Weed 1963; Johnson 1982). This suggests that the adults of this group migrate southward from

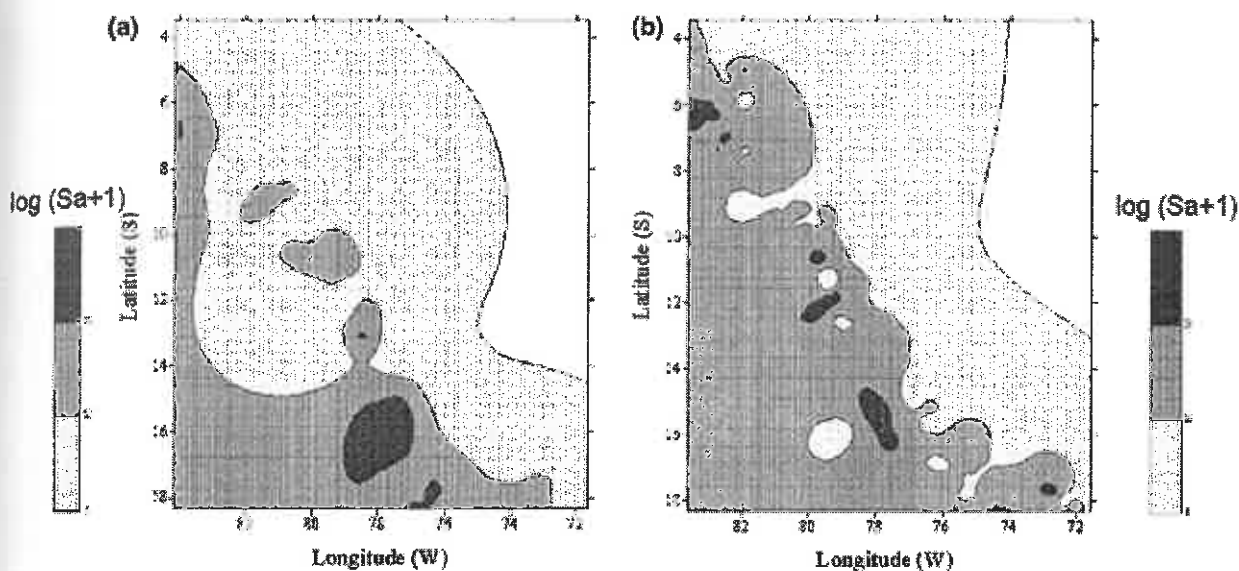


Fig. 10 Diurnal (a) and nocturnal (b) distribution of acoustic back-scatter energy (S_a) of mesopelagic fishes on a logarithmic scale

equatorial and central waters to NCUF within of Gunther Current (Fig. 11a). Larvae of these species are abundant in NCUF during spring (Santander and de Castillo 1979; Guzmán et al. 1998). Vertical distribution during day indicated that these species are distributed within the core of the OMZ. Overall, *L. wotranus* and *S. nicholsi* are strongly related to the subsurface low oxygen areas in eastern Tropical Pacific (Santander and de Castillo 1979, 1981; Johnson 1982).

Adults of *H. reinhardtii* and *M. nitidulum* were distributed in subtropical and tropical central waters (Ebeling and Weed 1963; Sielfeld et al. 1995; Watanabe et al. 1999). Larvae are registered off Peru (Santander and de Castillo 1979; Girón 1998; Guzmán et al. 1998). These species are typical trans-Pacific species of subtropical and tropical central waters. Adults and larvae occur in the warm core rings of Kuroshio and Oyashio Current and off the California Current, but were not found in colder waters (Brodeur and Yamamura 2005). Adults of *Paralepis* sp. and *Scopeloberyx* sp. were found in central and equatorial waters (Ebeling and Weed 1963) and larvae were common off Peru (Santander and de Castillo 1979; Girón 1998; Guzmán et al. 1998). Species of the SUF group undergo a northward migration to the SUF across sub-Antarctic, tropical and subtropical waters within of Humboldt Current (Fig. 11b). *Scopeloberyx* sp. was distributed in the core of the OMZ, whereas *H. reinhardtii*, *M. nitidulum* and *Paralepis* sp. were not found in the OMZ. These species are strong vertical migrators and live below 500 m depth during the day (Watanabe et al. 1999; Chirichigno and Cornejo 2001).

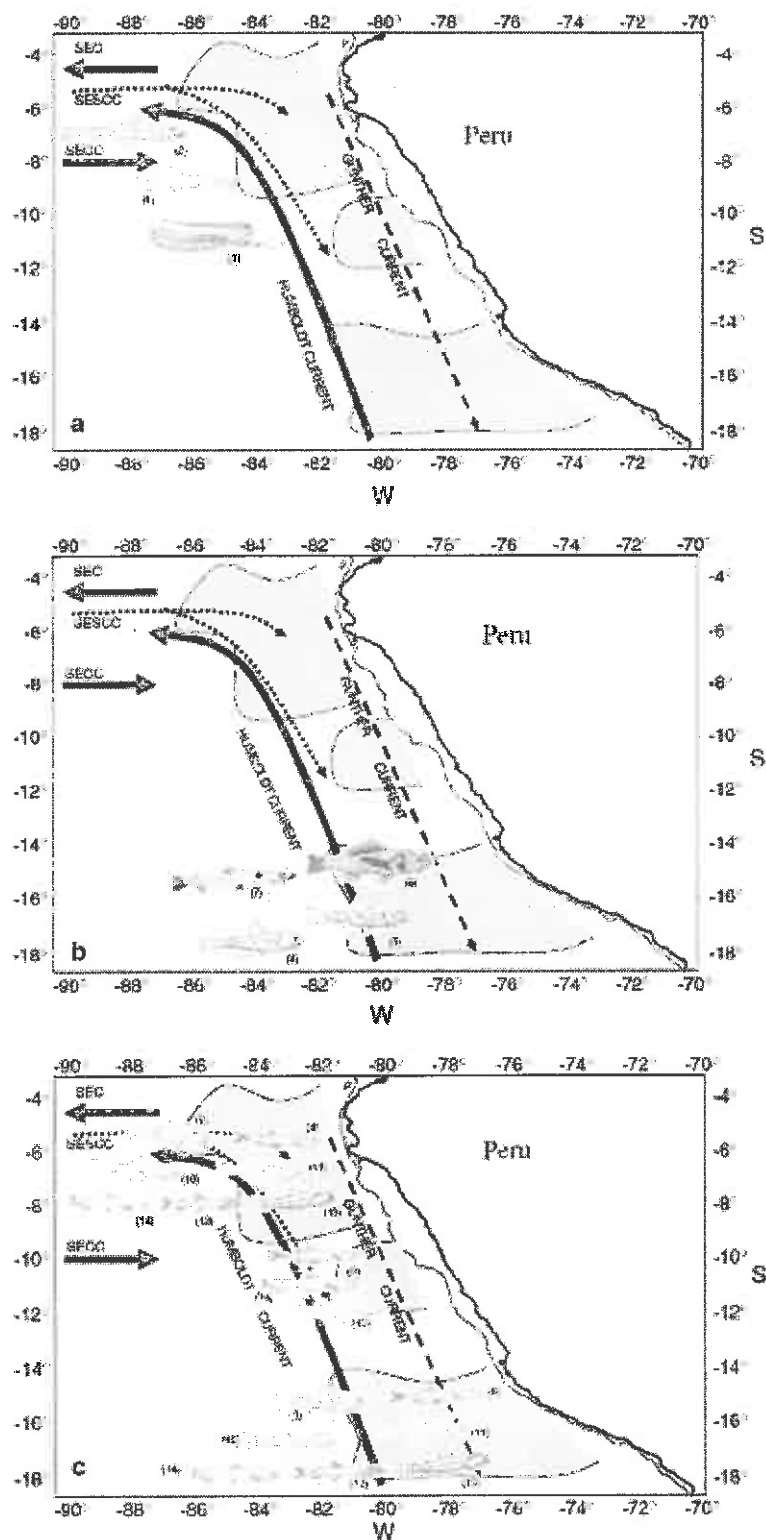
Both adult and larvae of dominant species of the pan-HC group (*V. lucetta*, *D. laternatus*, *Lampanyctes* spp., *T. oculatus*, *L. stilbius* and *B. berycoides*) are widely reported in Humboldt Current waters and are considered endemic of the eastern Tropical Pacific (Bussing

1965; Santander and de Castillo 1979; Johnson 1982; Zahuranc 2000; Rodríguez-Graña and Castro 2003). These species are thought to spawn mainly during spring within the NCUF and SUF. Larvae of *V. lucetta* are sometimes more abundant than larvae of the Peruvian anchovy and *D. laternatus*. Highest concentrations of *V. lucetta* were found north of 6°S and south of 14°S, while bathylagids were distributed mainly between 4°S and 10°S, but with annual variations according to oceanographic conditions (Santander and de Castillo 1979, 1981; Ayón et al. 1998; Girón 1998; Guzmán et al. 1998). These previous records suggest together with our results that adults and larvae were transported mainly northward and southward the Gunther Current and Humboldt Current, respectively (Fig. 11c). All these species except *T. oculatus* and *B. berycoides* tolerate the OMZ which may explain their wide distribution. *T. oculatus* reside in shallower strata and *B. berycoides* in deeper strata, avoiding low oxygen concentrations (Rodríguez-Graña and Castro 2003).

Ecology of *Vincentiguerria lucetta*

Diurnal and nocturnal aggregations of acoustic back-scatterers were mainly observed along the zones of intense upwelling (14°–16°S and 4°–6°S; Fig. 10). An upwelling front between 14° and 16°S coincided with the diurnal maximum of acoustic back-scattering strength (Fig. 10) and with mono-specific aggregations (or patches) of *V. lucetta* (Fig. 8). A part of the population of *V. lucetta* remained in surface waters during daytime (Fig. 10), a behavior that was also observed for other species like *V. nimbaria*, *Maurolicus muelleri*, *Benthosema pterota* (Gjøseter 1981; Armstrong and Prosch 1991; Marchal and Lebourges 1996) and that appears to be a common migration behavior in convergence zones

Fig. 11 Schematic model of migration patterns of a the northern-central upwelling fronts group [*Leuroglossum urotumans* (1), *Scopelogobius nicholsi* (2), and *Nemichthys frosto* (3)], b the southern upwelling front group [*Myctophum mitidulum* (4), *Hygophum reinhardtii* (5), *Scopelogobius* sp. (6), and *Paralichthys* sp. (7)] and c the Pan-Humboldt Current group [*Vinciguirria luettici* (8), *Diogenichthys lateralis* (9), *Lampanyctus idostigma* (10), *Lampanyctus novostigma* (11), *Leuroglossus stibitz* (12), *Triplocterus ocellatus* (13), and *Bathylagodon bercaide* (14)] in relation to physical oceanographic structures in the Humboldt Current Region off Peru. SEC South Equatorial Current, SECC South Equatorial Counter Current, SESSCC South Equatorial Subsurface Counter Current. Dashed areas correspond to upwelling fronts. The thin line reflects the 200 m depth. The illustration of each species is after Chirichigno and Cornejo (2001)



(Lebourges et al. 2000; Bertrand et al. 2002). This behavior is caused by two factors. (1) Upwelled waters at the surface with increased fluorescence (chlorophyll *a*) and,

thus, reduced light penetration, provide an "antipredation window" inside the front and favorable feeding conditions (Kaarvedt et al. 1996). (2) *V. luettici* follows the

zooplankton which is a major component of mesopelagic fish diet. Lebourges et al. (2000) observed this behaviour for *Vinciguerra nimbata*, but in areas of low productivity. Off Peru, the zooplankton inhabits a thin surface layer due to food availability and the presence of a mid-water OMZ (Boyd et al. 1981; Smith et al. 1981). Large amounts of zooplankton are available for *V. lucetta* in this zone. The occurrence of narrow layers of zooplankton in the upper surface suggests that competitive interactions among zooplankters (Smith et al. 1981) and small pelagic fishes (engraulids, clupeids, phosichthyids and myctophids) (Santander and Carrasco Luyo 1981; Guzmán et al. 1998) might be intensified off Peru, which allows the application of the "fundamental triad hypothesis" (Bakun 1996) to mesopelagic fishes as well (Landaeta and Castro 2002).

Due to the high biomass of the Peruvian anchovy *Engraulis ringens* in the coastal zone and *V. lucetta* in the oceanic zone (Castillo et al. 1998; Gutiérrez et al. 1999), there is probably a competition of zooplanktivorous animals in the region since copepods (i.e. *Eucalanus*, *Calanus*, *Oncocis*) are the main component of the diet of these species (Ozawa et al. 1977; Alamo 1981; Ware et al. 1981; Espinoza et al. 1998; N'Goran and Pagano 1999). This competition is most pronounced during spring and summer and during El Niño events when *V. lucetta* approaches inshore over the shelf-break to take advantage of the zooplankton production and probably of eggs and larvae of Peruvian anchovy. A high abundance of eggs and larvae of Peruvian anchovy was registered extending to 150 nautical miles from the coast (Cirón et al. 1988). Smith and Moser (1988) suggest that interannual variation in incidence and abundance of mesopelagic ichthyoplankton in the California Current Region might provide recruitment information for species such as sardine and anchovy. On the other hand, the predation by major mesopelagic species could affect survival rates of ontogenetic stages of epipelagic populations (e.g. sardine and anchovy) and thus influence recruitment variations. It is also possible that these processes occur in the pelagic community of the Humboldt Current Region and can be caused by the interannual variations of Peruvian anchovy.

Vertical distribution associated to biotic and abiotic characteristics

Functional groups of mesopelagic fishes showed different depth distributions. During nighttime, myctophids of the subfamily *Lamppanyctinae* (*Lamppanyctus*) (except *T. oculatus*), planctivorous and piscivorous fishes were collected at shallower depths (0–50 m) than myctophids of the subfamily *Myctophinae* (*Diogenichthys*, *Goniichthys*, *Hypophum* and *Myctophum*) and *V. lucetta* (50–100 m). The latter species was found down to 200 m (lower boundary of pelagic trawls). These distribution patterns of myctophids were also reported for other regions and seemed to be common in the oceans. Evolutionary and genetic factors may have triggered this vertical habitat

segregation to reduce trophic competition within the family (Sassa et al. 2004a).

The maximum zooplankton abundance off Peru coincides with the deep chlorophyll maximum and the sharp thermocline and oxycline gradients and may mark different faunal zones between non-OMZ copepods and OMZ copepods (Mackas et al. 1981). Copepods like *Povaealanus* and *Centropages* are above the peak of zooplankton. These genera were also present in considerable numbers along with *Calanus* and *Eucalanus*. *Oithona* sp., polychaetes, ostracods, euphausiids and small medusae in the OMZ (Mackas et al. 1981). This feeding ground can be approved by the mesopelagic fishes, which are considered to be opportunistic predators (Kinzer and Schulz 1985), due to their feeding rhythms and tolerance to OMZ. The diversity of prey in their stomach contents can differ markedly from species to species, which is associated with the sizes of the predator (Guglielmo et al. 1995; Sutton et al. 1995). The agility of the predator and the dimensions of its buccal parts and the dentition also control the size and type of prey (Legend et al. 1972). In general, smallest fishes are essentially copepodophagous, while medium-sized fishes prey on euphausiids and the large ones on other fishes (Hopkins and Baird 1985).

Feeding behaviour can also be conditioned to the oxygen concentration in the lower water layers. Vertical distribution of mesopelagic fishes is significantly affected by the presence of the OMZ. This was also reported for the Arabian Sea (Kinzer et al. 1993) and the Pacific Ocean (Wisner 1976; Santander and de Castillo 1981; Matsui and Rosenblatt 1987). The OMZ in the Humboldt Current Region is considered as one of the most extreme and shallow of the world's oceans (Kamykowski and Zentara 1990). Zones of enhanced biological and biogeochemical activity in the upper and lower boundaries of the OMZ exist due to oxygen and organic matter gradients (Wisner et al. 1995). The elevated amount of organic matter is utilized by some species of the families *Astronesthidae*, *Evermannellidae*, *Melamphaeidae* and *Stommiidae* (Ebeling et al. 1970; Bussing 1965; Gibbs 1969; Johnson 1982; Butler et al. 2001). In our study, we observed the DVM of some mesopelagic fishes into the OMZ (Figs. 3, 8): *V. lucetta*, *D. laternatus*, *A. affinis*, *L. ilostigma*, *Lamppanyctus* sp., *Scopeloberyc* sp., *Melamphaes* sp., *S. obscura*, *S. nicholsi* and *Stomias* sp. These species have evolved remarkable physiological and morphological adaptations to living in oxygen-deficient waters like a small heart, enlarged gill surface, reduction in respiration rate (oxygen demand) and high LDH (Lactate dehydrogenase) enzyme activity (Childress et al. 1980; Johnson 1982; Herring 2002). Dead, dying or dormant animals, or other organic particles may provide sources of food in the OMZ, but the endemic euphausiid, *Euphausia mucronata* is the most abundant zooplankton species in the OMZ of the Humboldt Current Region (Antezana 2002). Thus the diel migration of mesopelagic fishes into zones of lower light intensity and oxygen concentration would diminish predation pressure (Wanink et al. 2001).

Sampling bias

Quantifying DVM is difficult due to observational limitations. Thus, there is no ideal solution as each trawl and acoustic method has potential biases; therefore, we have used the data within their limits, while acknowledging that they are not fully quantifiable.

Net trawls—The main advantage of net trawls is that organisms collected can be identified and analyzed, yielding full taxonomic information, as well as data on biomass and chemical composition. Conventionally, the difference between night and day biomass from net trawls in the surface has been assumed to be caused by species that have migrated up from their deep daytime depths. However, some of this difference might be an artifact of visual or mechanical net avoidance and escapement through the meshes during capture by small fishes of slender body shapes (Gartner et al. 1988; Ianson et al. 2004). Organisms might avoid capture by visual or mechanical cues. Visual cues can come from natural light and, potentially, from bioluminescence caused by a net's passage, whereas mechanical cues result from the pressure wave associated with the net (Ianson et al. 2004). Bioluminescence might also attract zooplankton or cause them not to avoid capture. Wiebe et al. (2004) concluded that the use of a high-powered strobe light at night caused a significant increase in catch of large Antarctic krill (*Euphausia superba*).

Some surface migrant myctophids are not collected effectively with sampling gears deployed from the stern of the vessel due to the disturbance from the ship's wake. To avoid the ship's wake, neuston net sampling should be conducted from the side of the ship, but the effects of the bow wave, and bridles and towing wire from the side beam, are also potential problems (Brodeur and Yamamura 2005). At present, there are no suitable sampling gears to estimate densities of surface migrant mesopelagic fishes, in spite of their considerable biomass, and their importance as prey in the oceanic surface ecosystem at night. Towing commercial-sized trawls in their daytime habitat would be promising but visual avoidance of the net is likely, since their daytime habitat is in the upper mesopelagic zone.

Acoustic—Quantitative acoustics is a remote-sensing technology. Although applied mainly for the purposes of fisheries management and stock assessment, its ability to estimate the biomass of planktonic, micronektonic (such as mesopelagic fishes) and nektonic organisms at fine scales makes it an important research tool in modern biological oceanography (Bertrand et al. 2003; Brodeur and Yamamura 2005). Although it does not suffer the disadvantage of net avoidance, shipboard and towed sounders, acoustic is subject to many biases related to turbulence, variability of acoustic responses between organisms and therefore in the estimation of target strength of species and so on (Bertrand et al. 2002; Yasuma et al. 2003). However, acoustic do demonstrate conclusively that DVM occurs (Ianson et al. 2004).

Conclusions

The complexity of oceanographic and topographic factors in the Humboldt Current Region off Peru, especially the dynamics of upwelling fronts affect the horizontal and vertical distribution of mesopelagic fishes. The zooplankton productivity in these zones greatly affects survival, recruitment and growth of migratory mesopelagic fishes (Watanabe and Kawaguchi 2003), as they are typical zooplankton feeders (Hopkins and Baird 1985; Guglielmo et al. 1995). Our results strongly suggest that the Humboldt Current Region off Peru functions as spawning or nursery grounds of mesopelagic fishes. The atypical diurnal behaviour that a part of *V. lucetta* remains at the surface during the day permits these animals to maintain in the area of high zooplankton abundance. Therefore, competition with commercial species like the Peruvian anchovy probably exists. The occurrence of some mesopelagic fishes as inhabitants of the OMZ reinforces the emerging cognition that the OMZ fauna is highly adapted to hypoxia. In this context, the high resolution of acoustics and trawl data offer excellent potential for testing behavioral hypotheses and for correlating spatial-temporal patterns with other environmental data.

Acknowledgements This article was done thanks to IMARPE (Peruvian Marine Institute), which to authorized the use of acoustic and fisheries scientific information for the development of doctoral thesis of principal author. Thanks to crew of RV Humboldt for assistance during cruises. To A. Bertrand and M. Gutierrez, for logistic support and suggestions for acoustic data processing and to B. Martin and two anonymous reviewers for critical comments on this manuscript. R. Cornejo was supported by a doctoral scholarship of the DAAD (Deutscher Akademischer Austauschdienst). This article is partly based on the doctoral thesis in oceanography of R. Cornejo and was prepared during his research stay in the Institute of Hydrobiology and Fisheries Sciences, University of Hamburg, Germany.

References

- Ahlstrom E (1968) Mesopelagic and bathypelagic fishes in the California Current region. *CalCOFI Rep* 13:39–44
- Ahlstrom EH, Moser HG, Toole MJ (1976) Development and distribution of larvae and early juveniles of the commercial lanternfish *Lampanyctus hecterbis* (Gunther), off the west coast of southern Africa with a discussion of phylogenetic relationship of the genus. *Bull South Calif Acad Sci* 75:138–152
- Alamo A (1981) Estudio sobre la alimentación de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* J durante los años 1976 y 1977. In: Landa A (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 258–263
- Antezana T (2002) Vertical distribution and diel migration of *Euphausia hutchinsonii* in the oxygen minimum layer of the Humboldt Current. In: Farber Lorda J (ed) Oceanography of the Eastern Pacific II. CICESE, pp 13–28
- Armstrong MJ, Prosch RM (1991) Abundance and distribution of the mesopelagic fish *Munida macleayi* in the southern Benguela system. *S Afr J Mar Sci* 10:13–28
- Ashjan C, Smith S, Flagg C, Idrisi N (2002) Distribution, annual cycle, and vertical migration of acoustically derived biomass in the Arabian Sea during 1994–1995. *Deep-Sea Res II* 49:2377–2402

- Ayón P, Girón M (1997) Composición y distribución del zooplankton e ictioplankton frente a la costa Peruana durante febrero a abril 1997. *Inf Inst Mar Perú* 127:49-55
- Ayón P, Girón M, Arones K, Quesquén R (1998) Composición, abundancia y distribución del ictioplankton frente a la costa del Perú en otoño 1998. *Cruceiro BIC Humboldt* 9803-05 de Tumbes a Tacna. *Inf Inst Mar Perú* 135:121-133
- Bakun A (1996) Patterns in the ocean: ocean process and marine population dynamics. University of California Sea Grant, San Diego, USA in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste La Paz Baja California Sur, Mexico
- Bakun A (2001) 'School-mix feedback': a different way to think about low frequency variability in large mobile fish populations. *Prog Oceanogr* 49:485-511
- Benoit-Bird KJ, Au WL (2002) Target strength measurements of Hawaiian mesopelagic boundary community animals. *J Acoust Soc Am* 110:812-819
- Bertrand A, Le Borgne R, Josse E (1999) Acoustic characterisation of micronekton distribution in French Polynesia. *Mar Ecol Prog Ser* 191:127-140
- Bertrand A, Bard F, Josse E (2002) Tuna food habits related to the micronekton distribution in French Polynesia. *Mar Biol* 140:1023-1037
- Bertrand A, Josse E, Bach P, Dagorn L (2003) Acoustics for ecosystem research: lessons and perspectives from a scientific programme focusing on tuna-environment relationships. *Aquat Living Resour* 16:197-203
- Bertrand A, Segura M, Gutierrez M, Vasquez L (2004) From small-scale habitat loops to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. *Fish Fish* 5:296-316
- Boyd CM, Smith SL, Cowles TW (1981) Grazing patterns of copepods in the upwelling system off Peru. In: Landa A (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 144-154
- Brodaur R, Yamamura O (2005) Micronekton of North Pacific. *PICES report* N°30, pp 111
- Buitón B, Mecklenburg E, Perea A (1998) Condición reproductiva y fecundidad de *Engraulis ringens pacifici* durante el cruceiro BIC Humboldt 9808-09. *Inf Inst Mar Perú* 141:34-42
- Bussing WA (1965) Studies of the midwater fishes of the Peru-Chile trench. *Biology of Antarctic Seas II*. *Antarct Res* 5:185-227
- Büttler M, Bollens SM, Burkhalter B, Madin LP, Horgan M (2001) Mesopelagic fishes of the Arabian Sea: distribution, abundance and diet of *Chauliobius pammelas*, *Chauliobius shomi*, *Stomus affinis* and *Stomus nebulosus*. *Deep-Sea Res II* 48:1369-1383
- Caliènes R, Guillén O (1981) Masas de agua y producción primaria en el Perú. In: Landa A (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 155-163
- Calliet G, Ebeling A (1990) The vertical distribution and feeding habits of two common midwater fishes (*Leurogobius wabbis* and *Stenobrachius leucopsarus*) off Santa Barbara. *CalCOFI Rep* 31:106-123
- Carritt D, Carpenter J (1966) Comparison and evaluation of currently employed modifications of the Winkler method for determining dissolved oxygen in seawater: a NASCO report. *Mar Res* 24:266-318
- Castillo R, Gutierrez M, Peraltila S, Herrera N (1998) Biomasa de recursos pesqueros a finales del invierno de 1998. *Cruceiro BIC Humboldt* y *BIC José Olaya*, de Paíta a Tacna. *Inf Inst Mar Perú* 141:136-155
- Childress JJ, Taylor SM, Calliet GM, Price MH (1980) Patterns of growth, energy utilization and reproduction in some meso- and bathypelagic fishes off Southern California. *Mar Biol* 61:27-40
- Chirichigno N, Vélez J (1998) Clave para identificar los Peces Marinos del Perú. (segunda edición, revisada actualizada). *Pub Esp Inst Mar Perú*, pp 500
- Chirichigno N, Cornejo RM (2001) Catálogo comentado de los Peces Marinos del Perú. *Pub Esp Inst Mar Perú*, pp 313
- Dioses T (1995) Análisis de la distribución y abundancia de los recursos jurel y caballa frente a la costa Peruana. *Inf Progr Inst-Mar del Peru* N°3, pp 55
- Ebeling AW, Weed WH (1963) *Metamphaeidae* III systematics and distribution of the species in the bathypelagic fishes genus *Scopelogadus* Vaillant. *Dana Report* 69, pp 53
- Ebeling AW, Ibara RM, Lavenberg RJ, Rohlf FJ (1970) Ecological groups of deep sea animals off southern California. *Bull Los Angeles MNHS* N° 6, pp 43
- Espinoza P, Blaskovic V, Navarro I (1998) Comportamiento alimentario de *Engraulis ringens*, a finales del invierno 1998. *Cruceiro de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos* 9808-09. *Inf Inst Mar Perú* 141:67-71
- Fock H, Pusch C, Ehrlich S (2004) Structure of deep-sea fish assemblages in relation to the Mid-Atlantic Ridge (45°-50°N). *Deep-Sea Res I* 51:953-978
- Footo KG, Knudsen HP, Vestnes DN, MacLennan DN, Simmonds EJ (1987) Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide. In: ICES cooperative research report 244. International council for the exploration of the sea. Copenhagen 144:1-69
- Frank TM, Widler EA (2002) Effects of a decrease in downwelling irradiance on the daytime vertical distribution patterns of zooplankton and micronekton. *Mar Biol* 140:1181-1193
- Garrison L, Michaels W, Link J, Fogarty M (2002) Spatial distribution and overlap between ichthyoplankton and pelagic fish and squids on the southern flank of Georges Bank. *Fish Oceanogr* 11:267-285
- Gartner J, Conley W, Hopkins T (1988) Escapement by fishes from midwater trawlers: a case study using lanternfishes (Pisces: Myctophidae). *Fish Bull* 87:213-222
- Gibbs RH (1969) Taxonomy, sexual dimorphism, vertical distribution and evolutionary zoogeography of the bathypelagic fish genus *Stomus* (Stomiidae). *Smithsonian contribution zoology* N°31, pp 15
- Girón M (1998) Zooplankton e ictioplankton durante el cruceiro BIC Humboldt 9709-10, de Maturani a Paíta. *Inf Inst Mar Perú* 130:70-77
- Girón M, Chang F, Ayón P (1998) Larvas de anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) y su relación con el fitoplancton como alimento disponible. *Cruceiro* 9608-09 entre Paíta y Tambo de Mora. *Inf Inst Mar Perú* 123:20-27
- Gjoseter J (1981) Abundance and production of lanternfish (Myctophidae) in western and northern Arabian Sea. *Fiskeridirektoratet Skrifter. Serie Havundersokelser* 17:215-251
- Gjoseter J, Kawaguchi K (1980) A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO Fish Tech Pap* 193:1-51
- Guiglielmo L, Marabellio F, Vanucci S (1995) The role of the mesopelagic fishes in the pelagic food web of the Straits of Messina. In: Guiglielmo L, Mangano A, De Domenico (eds) *The Straits of Messina ecosystems*. Proceedings of a symposium held in Messina, 4-6 April, 1991. Dipartimento di Biologia Animale ed Ecologia Marina, Messina, pp 223-246
- Guillén O, Caliènes R (1981) Productividad y afloramiento frente a las Aguis Costeras Peruanas. In: Landa A (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 130-143
- Gutierrez M, Castillo R, Peraltila S (1999) Biomasa de recursos pesqueros a finales de la primavera de 1998. *Cruceiro BIC José Olaya* 981112. *Inf Inst Mar Perú* 146:11-18
- Guzmán S, Ayón P, Quesquén R (1998) Composición, distribución y abundancia del ictioplankton. *Cruceiro BIC Humboldt* y *BIC José Olaya Balandra* 9808-09. *Inf Inst Mar Perú* 141:72-84
- Herring P (2002) The biology of the deep ocean. In: Crawley et al (eds) *Biology of habitats*. Oxford, pp 314
- Hopkins TL, Baird RC (1985) Aspects of the trophic ecology of the mesopelagic fish *Lampanyctus alatus* (Family Myctophidae) in the eastern Gulf of Mexico. *Biol Oceanogr* 3:285-313
- Ianson D, Jackson G, Angel M, Lampitt R, Burd A (2004) Effect of net avoidance on estimates of diel vertical migration. *Limnol Oceanogr* 49:2297-2303

- (MARPE (2003) Crucero de Evaluación de Recursos Pesqueros Cr0310-12, convenio IMARPE-JDSTA. Informe de Campo pp 35
- Ishida A, Mitsudera H, Kashino Y, Kadokura T (2005) Equatorial Pacific subsurface countercurrents in a high-resolution global ocean circulation model. *J Geophys Res* 110:7014-7035
- Johnson RK (1982) Fishes of the families Evermannellidae and Scopelarchidae: systematics, morphology, interrelationships and zoogeography. *Feldiana Zool*, N° 12:252
- Kaartvedt S, Melle W, Knutsen T, Skjoldal H (1996) Vertical distribution of fish and krill beneath water of varying optical properties. *Mar Ecol Prog Ser* 136:51-58
- Kamykowski D, Zentara SJ (1990) Hypoxia in the world ocean as recorded in the historical data set. *Deep-Sea Res* 37:1861-1874
- Kinzer J, Schulz K (1985) Vertical distribution and feeding patterns of midwater fish in the central equatorial Atlantic I Myctophidae. *Mar Biol* 85:313-322
- Kinzer J, Bottger-Schnack R, Schulz K (1993) Aspects of horizontal distribution and diet of myctophid fish in the Arabian Sea with reference to the deep water oxygen deficiency. *Deep-Sea Res II* 40:783-800
- Konchina YV (1981) The Peruvian jack mackerel, *Trachurus symmetricus murphyi*, a facultative predator in the coastal upwelling ecosystem. *VNIRO* 46: 59
- Landaeta M, Castro L (2002) Spring spawning and early nursery zone of the mesopelagic fish *Munida parrivimbis* at the coastal upwelling zone of Talcahuano, central Chile. *Mar Ecol Prog Ser* 226:179-191
- Lapko VV, Ivanov OA (1994) Composition and distribution of the sound-scattering layer in Pacific Kurile waters. *Oceanology* 33:497-504
- Lebourges A, Marechal E, Menkes C, Champalbert G, Biessy B (2000) *Vinciguerria nimbata* (micronekton), environment and tuna their relationships in the Eastern Tropical Atlantic. *Oceanol Acta* 23:515-528
- Legend M, Bourret P, Fourmanoir P, Grandperrin R, Guérodlat JA, Michel A, Rancurel P, Repelin R, Roger C (1972) Relations trophiques et distributions verticales en milieu pélagique dans l'océan Pacifique intertropical. *Cahiers ORSTOM séries Océanographie* X:303-393
- Longhurst A (1998) Ecological geography of the sea. Academic, London, 398
- Luo J, Ortner PB, Foreucci D, Cummings SR (2000) Diel vertical migration of zooplankton and mesopelagic fish in the Arabian Sea. *Deep-Sea Res II* 47:1451-1473
- Mac Lennan DN, Fernandes PG, Dalen J (2002) A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES J Mar Sci* 59:365-369
- Mackas DL, Boyd CM, Smith S, Santander H (1981) Vertical distributions of plankton in the upper 35 m of peruvian upwelling zones - application of a shipboard electronic plankton counting system. In: Landa A (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 67-71
- Mian KH, Lazier JR (1996) Dynamics of marine ecosystems. Blackwell, Oxford, 389
- Marchal E, Lebourges A (1996) Acoustic evidence for unusual diel behaviour of mesopelagic fish (*Vinciguerria nimbata*) exploited by tuna. *ICES J Mar Sci* 53:443-447
- Matsui T, Rosenblatt R (1987) Review of the deep-sea fish family Platytrochidae (Pisces: Salmomiformes). *Bull Inst Oceanogr Univ Calif San Diego*, 159 pp
- Mc Clatchie S, Dunsford A (2003) Estimated biomass of vertically migrating mesopelagic fish off New Zealand. *Deep-Sea Res I* 50:1263-1281
- Morón O (2000) Características del ambiente marino frente a la Costa Peruana. *Bol Inst Mar Perú* 19:179-204
- Nelson (1994) Fishes of the world. John Wiley, New York, 601
- N'Goran YN, Pagano M (1999) Type de nutrition chez *Vinciguerria nimbata* (Photichthyidae) dans une zone tropicale de l'Atlantique oriental. *Cybius* 23:85-92
- Nixon S, Thomas A (2001) On the size of the Peru upwelling ecosystem. *Deep-Sea Res I* 45:2521-2528
- Ozawa T, Fujii K, Kawaguchi K (1977) Feeding chronology of the vertically migrating gonostomatid fish, *Vinciguerria nimbata* (Jordan and Williams), off Southern Japan. *J Oceanogr Soc Japan* 33:320-327
- Parin NV, Pokhilskaya GN, Sazonov YI, Fedoryako BI (1976) Rare and poorly know midwater fishes from the central and eastern equatorial Pacific Ocean (in Russian). *Tian PP Shirshov Inst Ocean USSR* 104:206-236
- Paxton JR (1967) A distributional analysis for the lanternfishes (Family Myctophidae). *Bull Los Angeles CMNH Sci* 13:1-81
- Pequeño G (2000) Delimitaciones y relaciones biogeográficas de los peces del Pacífico Suroriental. *Est Ocean* 19:53-76
- Richman JG, Smith L (1981) On the possible enhancement of oxygen depletion in the coastal waters of Peru between 6°S and 11°S. In: Landa A (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 22-33
- Rodriguez-Gracia L, Castro L (2003) Ichthyoplankton distribution off the Peninsula de Mejillones, Chile (23°S, 71°W), under variable hydrographic conditions during the austral summer and winter of the 1997 El Niño. *Hydrobiologia* 501:59-73
- Rogachev KA, Salomatin AS, Carmack EC (1996) Concentration of pelagic organisms at mesoscale fronts in the western subarctic Pacific: small fish on long waves. *Fish Oceanogr* 5:153-162
- Salvanes AG, Kristoffersen JB (2001) Mesopelagic fishes. In: Steele J et al (eds) Encyclopedia of ocean sciences. Academic, New York 3:1711-1717
- Samcoy DD (1981) Distribution and abundance of six species of fish larvae in peruvian waters and their relationships with the physical and biological environment. In: Landa A (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 171-179
- Santander H, de Castillo O (1979) El ictioplancton de la costa Peruana. *Bol Inst Mar Perú* 4:69-112
- Santander H, Carrasco Luyo SG (1981) El zooplancton del área norte del Perú. In: Landa A (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 244-253
- Santander H, de Castillo OS (1981) El ictioplancton en el área norte del Perú en noviembre de 1977. In: Landa A (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 234-243
- Sassa C, Kimoshita T, Watanabe C (2002) Assemblages of vertical migratory mesopelagic fish in the transitional region of the western north Pacific. *Fish Oceanogr* 11:193-204
- Sassa C, Kawaguchi K, Hirota Y, Ishida M (2004a) Distribution patterns of larval myctophid fish assemblages in the subtropical-tropical waters of the western North Pacific. *Fish Oceanogr* 13:267-282
- Sassa C, Kawaguchi K, Ozeki Y, Kubota H (2004b) Distribution patterns of larval myctophid fishes in the transition region of the western North Pacific. *Mar Biol* 144:417-425
- Shanks A, Largier J, Brink L, Brubaker J, Houff R (2000) Demonstration of the onshore transport of larval invertebrates by the shoreward movement of an upwelling front. *Limnol Oceanogr* 45:230-236
- Shevtinnikov A (1989) Food spectrum of *Dissodites gigas* (Oegopsida) in the ontogenesis. *Zool Zhurnal* 68:28-30
- Steffend W, Vargas M, Fuenzalida R (1995) Peces mesopelágicos frente a la costa norte de Chile (18°25'S-21°47'S). *Invest Mar Valparaíso* 23:83-97
- Sinclair EH, Stabeno PJ (2002) Mesopelagic nekton and associated physics of the southeastern Bering Sea. *Deep-Sea Res II* 49:6127-6145
- Smith SL, Boyd CM, Lane PV (1981) Short term variation in the vertical distribution of copepods off the coast of northern Peru. In:

- Landa A (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 112-118
- Smith P, Moser G (1988) CALCOFI time series: an overview of fishes. CALCOFI Rep XXIX:66-78
- Suntsov AV (2000) Ichthyoplankton assemblages off the coast of Peru during the initial stage of El Niño 1987. J Ichthyol 40:139-151
- Suntsov AV (2002) Vertical and horizontal distribution of ichthyoplankton off Peru in february 1982. J Ichthyol 42:384-389
- Sutton TT, Hopkins TL, Lamerat TM (1995) Trophic diversity of a mesopelagic fish community. IOC Workshop Rep N 142:353-357
- Teves N, Evangelista E (1974) Las 200 millas de mar territorial peruano y sus fondos marinos. Bol Soc Geol Perú 53:59-74
- Wang J, Chen C (2001) A review of lanternfish (Families: Myctophidae and Neosopelidae) and their distribution around Taiwan and the Tungsha Islands with notes on seventeen new records. Zool Stud 40:103-126
- Wanink JH, Kashindye JJ, Goudswaard PC, Witte F (2001) Dwelling at the oxycline: does increased stratification provide a predation refugium for the Lake Victoria sardine *Rastrineobola argentea*? Freshwater Biol 46:75-85
- Ware DM, Rojas de Mendiola B, Newhouse DS (1981) Primera alimentación, sobrevivencia y tiempo de actividad de las larvas de anchoveta (*Engraulis ringens*: J). In: Landa A (eds) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 80-87
- Watanabe H, Kawaguchi K (2003) Decadal change in abundance of surface migratory myctophid fishes in the Kuroshio region from 1957 to 1994. Fish Oceanogr 12:100-111
- Watanabe H, Moku M, Kawaguchi J, Ishimaru K, Ohno A (1999) Diel vertical migration of myctophid fishes (Family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. Fish Oceanogr 8:115-127
- Wiebe P, Ashjian C, Gallager S, Davis C, Lawson G, Copley N (2004) Using a high-powered strobe light to increase the catch of Antarctic krill. Mar Biol 144:493-502
- Williams A, Koslow A (1997) Species composition, biomass and vertical distribution of micronekton over the mid-slope region off Southern Tasmania, Australia. Mar Biol 130:259-276
- Williams A, Koslow JA, Terauds A, Haskard K (2001) Feeding ecology of five fishes from the mid slope micronekton community off southern Tasmania, Australia. Mar Biol 139:1177-1192
- Willis J, Percy W (1982) Vertical distribution and migration of fishes of the lower mesopelagic zone off Oregon. Mar Biol 70:87-98
- Wisner KF, Ashjian CJ, Gelfman C, Gowing M, Kann L, Levin L, Mullineaux L, Saftzman J (1995) Pelagic and benthic ecology of the lower interface of the Eastern Tropical Pacific oxygen minimum zone. Deep-Sea Res I 42:93-115
- Wisner RL (1976) The taxonomy and distribution of lanternfishes (Family Myctophidae) of the eastern Pacific. Mississippi NOR-DA Rep 3:1-229
- Yasuma H, Sawada K, Ohshima T, Miyashita K, Aoki I (2003) Target strength of mesopelagic lanternfishes (family Myctophidae) based on swimbladder morphology. ICES J Mar Sci 60:584-591
- Zalunnes BJ (2000) Zoogeography and Systematics of the Lanternfishes of the Genus *Nannobranchium* (Myctophidae: Lampnycetini). Smithsonian Contrib Zool 607:69
- Zuta S, Guillén O (1976) Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol Inst Mar Perú 2:161-233

3.2.- Manuscrito 2: Cornejo RM, C Oyarzún, R Koppelman, R Castillo, L Castro, N Chirichigno, M Salazar, F Ganoza & M Ñiquen (in revision). Bio-physical characterisation of micronektonic sound scattering layers in Southeastern Pacific off Peru. *Deep Sea Research Part I*.

El sistema de la corriente de Humboldt está caracterizado por una intensa Zona Mínima de Oxígeno (ZMO), la cual es considerada como una de los más extremas y someras del océano global. El objetivo de este trabajo ha sido describir la diversidad de organismos, migración diaria y comportamiento agregativo de las Capas de Dispersión Sónica (CDS) relacionado a las características oceanográficas, principalmente la ZMO, a través de mediciones de variables físicas y biológicas utilizando tres enfoques simultáneos: (1) arrastres pelágicos, (2) mediciones acústicas y (3) perfiles hidrográficos en los primeros 500 m de la columna de agua a lo largo de transectos longitudinales desde 50 a 200 millas náuticas de la costa en la región de la Corriente de Humboldt frente al Perú (05°S–18°S). Las muestras presentaron que la migración vertical diaria y comportamiento agregativo de las CDS's del micronekton es fortalecida por la distribución de la ZMO. En el núcleo de la región de la ZMO, las capturas del micronekton son dominadas por el pez luminoso *Vinciguerria lucetia*, el eufáusido *Euphausia mucronata* y mictófidios (especialmente *Diogenichthys laternatus* y *Lampanyctus* spp). Observaciones acústicas indicaron que el micronekton realiza regulares migraciones verticales diarias formando ecotrazos tipo parche y capas de diferente densidad desde débiles a intensos durante el día en la profundidad de mínima concentración de oxígeno (< 0.5 mL/L), así como capas someras durante la noche. Se registró, el atípico comportamiento agregativo del pez luminoso *Vinciguerria lucetia* formando parches durante el día, el cual puede estar influenciado por la distribución y concentración del zooplancton (presa) en aguas superficiales. Indicadores del nivel de ocupación espacial del micronekton en las masas de agua (S_A , Índice de Ocupación Espacial, ISO) indicaron que *Vinciguerria lucetia*, Mictófidios y *Euphausia mucronata* son un importante componente en la producción de intensas capas de retrodispersión acústica en la ZMO. El activo comportamiento agregativo de estas especies micronectónicas puede ser considerado como una ventaja competitiva a condiciones óptimas de alimento y zona de refugio en la ZMO frente al Perú.

Rodolfo Cornejo

Graduate Program in Oceanography,
Department of Oceanography
University of Concepcion
e-mail: rocornejo@udec.cl

Instituto del Mar del Perú IMARPE
Esquina Gamarra y Gral. Valle S^N Chucuito
Apartado 22, Callao
Lima-Perú
Tel: +51 1 4291858
e-mail: rcornejo@imarpe.gob.pe

Editor of Deep-Sea Research I
Dr. Michael P. Bacon

Submission of a manuscript

Dear Dr. Bacon

attached please find a manuscript dealing with the distribution of micronekton in mesopelagic waters off Peru. I would be very glad, if the manuscript could be considered for publication in Deep-Sea Research I.

Sincerely yours,

Rodolfo Cornejo

1 **Bio-physical characterisation of micronektonic sound scattering layers in the**

2 **Southeastern Pacific off Peru**

3

4 Rodolfo Cornejo^{a,b,c}, Ciro Oyarzún^a, Rolf Koppelman^d, Ramiro Castillo^b, Leonardo
5 Castro^a, Norma Chirichigno^c, Martín Salazar^b, Francisco Ganoza^b, Miguel Ñiquen^b

6

7 ^a Graduate Program in Oceanography, Department of Oceanography, University of
8 Concepcion, casilla 160-C, Concepción, Chile [Tel: +5641 204239, e-mail:
9 rocornejo@udec.cl].

10

11 ^b Instituto del Mar del Perú IMARPE, Esquina Gamarra y Gral. Valle S/N Chucuito,
12 Apartado 22, Callao, Lima-Perú [Tel: +51 1 4297630, e-mail: rocornejo@imarpe.gob.pe],

13

14 ^c Escuela Profesional de Ingeniería Pesquera, Facultad de Oceanografía, Pesquería y
15 Ciencias Alimentarias, Universidad Nacional Federico Villarreal, Roma 340, Miraflores-
16 Perú. [Tel: +51 1 4452087, Fax 445-6946].

17

18 ^dInstitute of Hydrobiology and Fisheries Science, University of Hamburg, Grosse
19 Elbstrasse 133 22767 Hamburg, Germany. E-mail: koppelman@uni-hamburg.de. Tel.:
20 +49-40-428386679

21

22 **Keywords:** Micronekton, diel distribution, gregarious behaviour, oxygen minimum zone,
23 pelagic ecosystem functioning, *Vinciguerria lucetia*, *Euphausia mucronata*, Humboldt
24 Current system, Peru.

25 **Abstract**

26 The Humboldt Current system is characterized by an intense Oxygen Minimum Zone
27 (OMZ) which is considered as one of the most extreme and shallow of the world's oceans.
28 In order to describe the organism diversity, diel migration and gregarious behaviour of
29 micronektonic Sound Scattering Layers (SSL's) related to oceanographic features, mainly
30 OMZ, we used biological and physical measurements of three simultaneous approaches: (1)
31 pelagic trawls, (2) acoustic measurements, and (3) hydrographic profiles in the upper 500-
32 m layer along longitudinal transects crossing the Humboldt Current region off Peru (05°S-
33 18°S) at 50 to 200 nautical mile intervals from the coast. The samples showed that the diel
34 vertical migration and aggregative behaviour of SSL's micronektonic species is not affected,
35 but is enhanced by OMZ. In the core of the OMZ region, micronekton catches were
36 dominated by the Phosichthyid *Vinciguerria lucetia*, the Euphausiid *Euphausia mucronata*
37 and Myctophids (mainly *Diogenichthys laternatus* and *Lampanyctus* spp). Acoustics
38 allowed observing that micronekton performed regular diel vertical migrations and formed
39 scattered to thick shoals during the day at the depth of minimum oxygen concentration (<
40 0.5 mL/L) and shallow layers at night. The atypical behaviour of lightfish *Vinciguerria*
41 *lucetia* formed patches during daytime was registered which might be triggered by the
42 distribution and concentration of zooplankton (prey) in surface waters. Proxy of the spatial
43 occupation level of the water mass by the micronekton (e.g. S_A and index of surface
44 occupation-ISO) indicated that *Vinciguerria lucetia*, Myctophids and Euphausiid
45 *Euphausia mucronata* are important components in the production of intense acoustic back-
46 scattering layers in OMZ. The active schooling behaviour of these species indicates an
47 competitive advantage to optimal conditions of food and antipredator refuge zone in the
48 OMZ off Peru.

50 1. Introduction

51 Micronekton is mainly composed of fish, crustaceans and cephalopods in the size range of
52 2 to 10 cm. This group is dominated by myctophids and euphausiids and in some areas (e.g.
53 Peru) also by phosichthyids. They are prey for various species, including fishes, seabirds and
54 marine mammals both in neritic and oceanic habitats (Luo et al., 2000; Brodeur and
55 Yamamura, 2005; Pusch et al., 2004; Cornejo and Koppelman, 2006; Collins et al., 2008).
56 Off Chile and Peru, micronekton belongs to the primary prey of commercial species, e.g.
57 jack mackerel (*Trachurus murphyi*), tunas (*Thunnus* spp.), hake (*Merluccius gayi*) and
58 jumbo squid (*Dosidicus gigas*) (Konchina, 1981; Shchetinnikov, 1989; Dioses, 1995;
59 Escribano et al., 2000, 2009; García-Godos, 2001; Espinoza and Bertrand, 2008; Antezana,
60 2010; Liu et al., 2010; Argüelles and Tafur, 2010; Rosas et al. in press). Espinoza and
61 Bertrand (2008) reported recently that euphausiids were the major diet of anchovy
62 (*Engraulis ringens*) off Peru. Various authors noted that the biomass of micronekton was a
63 key factor in controlling the abundance and distribution of top predators, but are generally
64 sparsely considered in trophic models (Angel and Pugh, 2000; Benoit-Bird, 2001; Sinclair
65 and Stabeno, 2002). Micronektonic species form layers and patches of high biomass as
66 detected by acoustic surveys in the Humboldt Current system (HCS) off Peru - particularly
67 species of the following families were found (see Cornejo and Koppelman, 2006; Paxton
68 et al., 2010): Phosichthyidae (*Vinciguerria lucetia*), Euphausiidae (especially *Euphausia*
69 *mucronata*) and Myctophidae (especially *Lampanyctus* spp. and *Diogenichthys laternatus*).
70 Within these groups, *Vinciguerria lucetia* dominated in numbers and density with
71 biomasses ranging from 2 to 11 million tons in the HCS area off Peru (3100 km²) as
72 detected by acoustic means (Castillo et al., 1998; Gutierrez et al., 1999; IMARPE, 2003).

73 The total biomass estimate of mesopelagic fish for the Southeast Pacific is 54.9 million tons
74 (Lam and Pauly, 2006). In general, the vertical distribution of micronekton is affected
75 mainly by the presence of the extended Oxygen Minimum Zone (OMZ) in the Humboldt
76 Current System (Cornejo and Koppelman, 2006). The OMZ has a strong impact on the
77 pelagic ecosystem, in particular for the mesopelagic community (Wishner et al., 1995;
78 Butler et al., 2001; Karuppasamy et al., 2010). Some species avoid low oxygenated waters,
79 while others have developed morphological and physiological adaptations which allow
80 them to live in these zones (Wisner, 1976; Kinzer et al., 1993; Brodeur and Yamamura,
81 2005). The HCS is a zoogeographic transition zone for various mesopelagic fish, where the
82 endemic euphausiid *Euphausia mucronata* lives associated with the OMZ (Bussing, 1965;
83 Gjøsæter and Kawaguchi, 1980; Antezana, 2002; Santander and Castillo, 1981; Johnson,
84 1982; Matsui and Rosenblatt, 1987; Zahuranec, 2000; Antezana, 2010). Compared to others
85 areas such as Australia (Williams and Koslow, 1997), Irminger Sea (Anderson et al., 2005),
86 North Pacific (Sassa et al., 2004; Brodeur and Yamamura, 2005), Arabian Sea (Luo et al.,
87 2000; Karuppasamy et al., 2010), the knowledge on micronekton dynamics and structures
88 in the HCS is still scarce. In this paper, we describe organism diversity, diel migration and
89 gregarious behaviour of micronektonic sound scattering layers related to oceanographic
90 features off Peru. This study is based on biological and physical measurements like
91 acoustics, pelagic trawls and oceanographic parameters (temperature, salinity and dissolved
92 oxygen) in order to obtain an integrated vision of micronekton dynamic despite the fact that
93 each method has a bias (Ianson et al., 2004; Brodeur and Yamamura 2005, De Forest and
94 Drazen, 2009). This approach also could provide valuable inputs to ecosystem-based
95 fishery management, marine planning, and monitoring the effects of climate change (Kloser
96 et al., 2009).

97

98 2. Material and methods

99

100 2.1. Data collection

101 Field data were collected on board the 76 m long R.V. "Humboldt" from the Instituto del
102 Mar del Perú (IMARPE) during three scientific surveys performed in austral spring
103 (October – November) 2001, 2002 and 2003. The samples were taken on a longitudinal
104 transects off Peru between 03°45'S, 81°76'W and 18°23'S, 71°13'W at a distance of 50
105 (92.5 km) to 200 (300 km) nautical miles from the Peruvian coast. Inter-transect distance
106 was 15 nautical miles (27.5 km) (Fig. 1).

107

108 2.2. Acoustic data

109 Nocturnal and diurnal acoustic data were obtained using a SIMRAD EK60 split-beam bi-
110 frequency (38 and 120 kHz) scientific echo-sounder system. Echosounder calibration was
111 performed according to standard procedures (Foote et al., 1987; Simmonds and
112 MacLennan, 2005). Acoustic data processing was done using Echoview. The water column
113 was measured down to depths of 250 m and 500 m for the 120 kHz and 38 kHz channels,
114 respectively. Acoustic data obtained in this study came from night and day measurements at
115 the trawling stations (Fig. 1). Trawling was conducted according to the position and
116 structure of Sound Scattering Layers (SSL's) observed by the echosounder. Acoustics echo-
117 trace descriptors (ICES, 2000), qualitative (position and morphometry), and quantitative
118 (energy) data were filtered using a threshold of -70 dB to minimise bias by noise or non-
119 micronekton organisms. At this threshold, the Nautical-Area-Backscattering Coefficients
120 (NASC or s_A) (see MacLennan et al., 2002 for acoustic definitions) were recorded for each

121 one nautical mile georeferenced elementary distance sampling unit along the survey tracks.
122 The morphometry of the echo-traces of each survey was classified as layers (CSL, Classic
123 Scattering Layer; SDL Small Dense Layer) and patches (TSP, Thick Scattering Patch; LDP,
124 Large Dense Patch) as described by ICES (2000). Then, the s_{A+} was calculated for acoustic
125 cells (height: 2m; width: 1 ping) if micronekton were present ($s_A > 0$) following the method
126 of Bertrand et al. (2002). We also defined an Index of Spatial Occupation (ISO), which
127 corresponds to the percentage of cells with micronekton present ($s_A > 0$) in relation to the
128 total number of cells. For the main statistical analyses, s_A was normalised following a Log
129 $(x+1)$ transformation.

130

131 *2.3. Pelagic trawl data*

132 Micronektonic organisms were collected by a pelagic non-closing trawl "Nordsea" of 240
133 m length, with an 18×19 m mouth opening. The mesh size was 6400 mm at the mouth,
134 gradually decreasing to 9.4 mm at the codend mesh. Sampling depth and height of the net
135 mouth were monitored and controlled by an acoustic net-recorder. Trawling velocity was
136 1.5 to 3 knots and effective trawling time was about 30 min. Trawling was conducted
137 according to the distribution and concentration of acoustic structures observed by the
138 echosounder. The species composition of acoustic structures was estimated from daytime
139 (between 1 h after sunrise and 1 h before sunset, maximum depth 500 m) and nighttime
140 trawls (between 1 h after sunset and 1 h before sunrise, maximum depth 200 m). The
141 samples were identified and each taxonomic group was wet weighed as a whole. In total
142 169 pelagic trawls (74 in 2001, 38 in 2002, 57 in 2003) were performed. Since the filtration
143 rates of the nets were not estimated, catches were not converted to volume units. Catches
144 were standardized as gram per trawl minute.

145

146 *2.4. Taxonomy*

147 Taxa identification was based on taxonomic keys, guides and catalogs for fish (Ebeling and
148 Weed, 1963; Bussing, 1965; Wisner, 1976; Johnson, 1982; Fischer et al., 1995; Chirichigno
149 and Vélez, 1998; Zahuranec, 2000; Wang and Chen, 2001; Chirichigno and Cornejo, 2001),
150 crustaceans (Chirichigno, 1970; Méndez, 1981) and Cephalopods (Boyle, 1983).
151 Organisms were arranged in 'functional groups', taking into account the criteria of phylum,
152 trophic level, and abundance, as defined by Gjørseter and Kawaguchi (1980), Williams and
153 Koslow (1997), and Salvanes and Kristoferssen (2001). The functional groups defined are
154 *Vinciguerria*, myctophids, planctivorous fish, piscivorous fish, crustaceans and
155 cephalopods (Table 1). For multivariate analyses, only the 20 most abundant species were
156 considered (Table 3).

157

158 *2.5. Oceanographic data*

159 Temperature, salinity and Dissolved Oxygen (DO) were determined by 89 CTD casts
160 (Seabird Electronics Inc., Bellevue, Wash) and a rosette sampler carrying Niskin bottles in
161 the upper 500 m of the water column along 23 oceanographic sections collected regularly
162 by IMARPE. DO was determined after a modified Winkler method (Carritt and Carpenter,
163 1966) at 0, 10, 30, 50, 75, 100, 150, 200, 300, 400 and 500 m depth. Oceanographic
164 profiles were classified according to time (day-night) and depth zone: surface (0-75 m),
165 intermediate (100-200 m) and deep (300-500 m).

166

167

168

169 *2.6. Bio-physical data processing*

170 Multivariate analysis: A Principal Component Analysis (PCA) followed by an Ascending
171 Hierarchical Classification analysis (AHC) was used to characterise interannual
172 oceanographical conditions. A Binaried Correspondence Analysis (BCA) followed by AHC
173 was used to characterise the taxonomic composition, diel distribution and gregarious
174 behaviour of micronekton in relation to oceanography. Nocturnal and diurnal physical and
175 biological data (acoustics, hydrography, pelagic trawls) were used to define illustrative and
176 active variables (Table 2). The potential correlations between illustrative variables and the
177 distribution classes, gregarious behaviour and oceanographic conditions were analysed by a
178 Student's t-test associated with an AHC (Lebart et al., 1999). SPAD 5.0 software was used
179 for all statistical processings.

180

181 ANOVAs (analysis of variance) were used to test the relation between density indices of
182 acoustic surveys, pelagic trawls, the diversity of organisms (species numbers), the
183 interannual oceanographic conditions and the DO minimum depths (from 100-200 m and 0-
184 500 m). The Newman-Keuls post hoc comparison test, which limits potential biases in
185 multiple testing, was used to detect differences between each group.

186

187 **3. Results**

188

189 *3.1. Micronekton composition*

190 A total of 4252 kg of micronektonic organism were taken with 169 trawl samples,
191 representing 21 families, 27 genera and 36 species (Table 1, 2). Fishes (mainly
192 *Vinciguerria lucetia*) dominated in the micronekton with 2738 kg (66 %) followed by

193 crustaceans (mainly *Euphausia mucronata*) with 1441 kg (29 %) and cephalopods with
194 71.64 kg (3 %). The main functional groups in descending order of total fish abundance
195 expressed as gram per minute trawling (mean of all trawls from the area) were *Vinciguerria*
196 *lucetia* with 684 g trawl min⁻¹, crustaceans with 424 g trawl min⁻¹ (mainly *Euphausia*
197 *mucronata*), myctophids with 106 g trawl min⁻¹ (mainly *Diogenichthys laternatus* and
198 *Nannobrachium idostigma*), cephalopods with 21 g trawl min⁻¹ (mainly Enoploteuthidae),
199 planctivorous fish with 15 g trawl min⁻¹ (mainly *Leuroglossus urotronus*) and piscivorous
200 fish with 5 g trawl min⁻¹ (mainly *Paralepis* sp., and *Melamphaes* sp., Table 2).

201

202 3.2. Oceanographic features

203 Temperature, salinity and DO measured between 2001 and 2003 were classified into 10
204 groups defined by multivariate analyses (PCA and HCA) (Table 3). These classes were
205 integrated into a bio-physical data matrix to characterize micronekton community in the
206 study area. These ten groups obtained by multivariate analysis were related to the spatial
207 and temporal distribution of water masses (horizontal: scale of the study area; vertical:
208 surface, midwater and deep water) and the OMZ distribution defined by the DO
209 concentrations <0.5 ml L⁻¹ (Wishner et al., 2000; Fuenzalida et al., 2009). Water mass were
210 determinated according to Zuta and Guillen (1970), Morón (2000), Blanco et al. (2001) and
211 Graco et al. (2007). Surface water masses are Cold Coastal Water (CCW) and Subtropical
212 Surface Water (SSW). Subsurface and deep water masses are Equatorial Subsurface Water
213 (ESSW), Cromwell Current Southern Extension (CCSE), Sub-Antartic Template Water
214 (SATW) and Equatorial Deeper Water (EDW).

215

216 In 2001, the oceanographic conditions in the study area (05° S - 16° S, 73° W - 81° W) were
217 influenced by ESSW (DO: 0.15-0.39 ml L⁻¹) and EDW (DO: 0.06-0.09 ml L⁻¹) subsurface
218 and deep water masses, respectively. The distribution was limited by CCSE (DO: 1.4-1.9
219 ml L⁻¹) in the north (3.4° S - 3.5° S, 80° W - 83° W) and by SATW (Sal: 34.74-34.76;
220 Temp: 11-13° C and DO: 0.17-1.20 ml L⁻¹) in the south (14° S - 17° S, 74° W - 78° W). In
221 general, the OMZ was intense.

222

223 In 2002, the oceanographic conditions showed the presence of CCSE (Sal: maximum
224 subsurface salinity, 34.93-35.02 and DO: 0.79-1.65 ml L⁻¹) in the north-central zone (5°S -
225 10°S, 80°W - 84°W). In the central-south, SATW was found at the coastal stations (12°S -
226 18°S, 71°W - 78°W; DO: 0.64-1.37 ml L⁻¹) and at oceanic stations (12°S - 16°S, 75°W -
227 79°W; DO: 1.03-4.04 ml L⁻¹). The strong intrusion of subsurfaces water masses such as
228 CCSE and SATW, characterised by high values of DO, caused the “ventilation” of
229 intermediate waters, thus resulting in a weak OMZ.

230

231 The oceanographic conditions observed at the oceanic stations in the north-central zone
232 (04°S - 10°S, 80°W - 84°W) in 2003 showed mixed waters of ESSW and CCSE origin (Sal:
233 maximum subsurface salinity, 34.93 - 35.03), while that at the coastal stations in the
234 central-south revealed mixed waters of CCW and SSW (maximum surface salinity, DO:
235 0.35 - 1.24 ml L⁻¹ between 08°S - 15°S, 78°W - 81°W; DO: 1.43-5.73 ml L⁻¹ between 14°S -
236 18°S, 74°W - 78°W) in the surface and the presence of ESSW (DO: 0.21-0.52 ml L⁻¹) in
237 midwater. The OMZ was moderate during this period.

238

239

240 *3.3. Characterisation of micronektonic sound scattering layers*

241 Multivariate analyses of nocturnal and diurnal data using bio-physical descriptors (acoustic,
242 pelagic trawls and hydrographical classes) displayed different patterns. AHC analysis
243 focused on 3 day classes and 4 night classes. Each class was significantly associated with
244 different modalities of bio-physical descriptors. This gives insights into the spatial and
245 temporal variability of structure and organization of micronektonic organisms related to
246 oceanographic processes (Figs 2, 3).

247

248 *3.3.1. Day time distribution*

249 The first two axes of the BCA represented respectively 37.11 % and 20.74 % of the total
250 variance of processed data (Figure 2). Three typological classes were obtained by the AHC
251 analysis (Table 4).

252

253 *20-100 m depth*

254 In this range of the water column, the first typology (Class 1) was characterized by the
255 dominance of lightfish *Vinciguerria lucetia* which formed dense patches with high S_A and
256 low ISO in subsurface layers, associated with upper and intermediate water masses (20-100
257 m depth) such as CCW, ESSW and mixing of CCW and SSW.

258

259 *100-250 m depth*

260 The second typology (Class 2) was characterised by the distribution of micronekton in
261 central-south zone (13°S-18°S) between 100-250 m depth with presence of scattering layers
262 with low ISO.

263

264 250-500 m depth

265 *Euphausia mucronata*, was represented by class 3. This species was distributed in deep
266 waters (250-500 m) in scattering patches and layers with low S_A and high ISO associated to
267 SATW and EDW.

268

269 In general, results indicated that *Vinciguerria lucetia* and *Euphausia mucronata* were main
270 species in diurnal echotraces presenting opposite patterns in terms spatial occupation and
271 density in the study zone.

272

273 3.3.2. Night time distribution

274 The first two axes of the BCA represent 24.05 % and 17.93 % of the total variance of
275 processed data (Figure 3). Four typological classes were defined by the AHC analysis.

276 Overall, during night, various micronektonic species form acoustic structures in surface
277 waters showing an ubiquitous horizontal distribution and occupying different depth strata
278 (Table 5).

279

280 The 10-50 m depth layer was constituted by the classes 1 and 4 which included fishes and
281 crustaceans associated with CCW and mixing CCW and SSW. In class 1, *Vinciguerria*
282 *lucetia* showed intermediate values of S_A and ISO, whereas *Lampanyctus omostigma*,
283 *Nannobrachium idostigma*, *Leuroglossus urotronus*, *Bathylagus berycoides* and
284 Pasiphaeidae were detected in class 4 by dispersed dense echotraces with high S_A and low
285 ISO.

286

287 Class 3 was dominated by myctophids (*Diogenichthys laternatus*, *Myctophum*
288 *aurolaternatum* and *Nannobranchium idostigma*) between 50 and 100 m depth associated
289 with CCW and mixing SSW and ESSW. It was significantly related to a Small Dense Layer
290 with a low S_A and an intermediate ISO.

291

292 The 100-250 m depth layer was formed by class 2. This class is characterised by classical
293 echotraces with intermediate values of S_A and high values of ISO with a dominance of
294 *Euphausia mucronata* in CCSE and SATW waters.

295

296 3.4. Interactions between density index micronekton and abiotic environment

297 ANOVAs and Newman-Keuls post hoc comparison tests showed that the majority of
298 micronektonic species (in terms of density index) were not significantly different according
299 to interannual oceanographic classes and (DO) minimum classes (between 100-200 m and
300 0-500 m depth). No significant differences were observed among species diversity
301 (numbers) and classes formed by (DO) minimum distributed between 100-200 m depth
302 ($F_{[2,102]}=0.61576$, $p=0.54223$, Newman-Keuls tests). However, the density index (acoustic
303 and pelagic trawls) of micronektonic species varied significantly when each density
304 index/hydrographical class and each density index/DO minimum class was considered
305 independently (Newman-Keuls tests, Tables 6 and 7). Hydrographic class where acoustic
306 ($\log S_A$ and ISO) and pelagic trawls (relative abundance) index of micronekton where
307 distributed varied significantly according to year when results were analysed survey by
308 survey (ANOVA, Newman-Keuls tests, Table 5 and 6). In the class by class analysis, the
309 (DO) minimum 0-500 m depth difference for some species micronektonic such as fishes
310 (*Vinciguerria lucetia*, *Leuroglossus stilbius*, *Diogenichthys laternatus*, *Lampanyctus*

311 *idostigma*), cephalopod (Enoploteuthidae) and crustacean (*Euphausia mucronata*) was
312 significant (Newman-Keuls tests). But, these species were distributed in OMZ in
313 concentrations between 0.07 to 0.59 mL L⁻¹ (Table 7).

314 Acoustic images illustrate day/night differences in micronektonic SSL's vertical
315 distribution related to hydrographic profiles of temperature, salinity and dissolved oxygen
316 in C58 station (Chimbote) and E 205 station (Callao). (a) during night-time whole
317 micronekton community distributed in surface formed extensives SSL's in oxic and anoxic
318 waters. (b) During daytime, surface waters (10-200 m) were occupied by atypic patches of
319 *Vinciguerria lucetia* whereas deeper and intermediate waters (250- 400 m) showed layers
320 formed by fish, crustaceans and cephalopods, dominated by *Euphausia mucronata*
321 associated with the OMZ. Strong temperature and salinity gradient in surface indicative of
322 front between cold and warm water mass (Figure 4).

323

324 4. Discussion

325

326 4.1. Organization spatial – temporal micronektonic sound scattering layers

327 Gear sampling, acoustics and submersible observations showed that the distribution of
328 micronekton can be clumpy or patchy (Tont et al., 1975; Greenlaw and Percy, 1985;
329 Murase et al., 2009). These layers and patches of different intensity and density are a
330 common feature of oceanic micronektonic animals and may have some special ecological
331 value for these organisms (Greenlaw and Percy, 1985). The formation of aggregates
332 (patchiness) is not merely a random variation in the environment; it is probably an essential
333 requirement to obtain adequate concentrations of food (Lalli and Parson, 1997; Benoit-Bird
334 and Au, 2004; Fock et al., 2004; Brodeur and Yamamura, 2005). Various micronektonic

335 animals are capable of large-scale movement, as shown by their large diel migrations, the
336 behavior of animals (e.g. reproductive and intraspecific interactions like competition,
337 predation and parasitism) are likely to be an important cause of aggregation (Ritz, 1994;
338 Fréon and Misund, 1999; Sassa et al., 2002; Prince and Goodyear, 2006). Physical
339 oceanographic forcing like currents, upwelling, tides, OMZ, etc., may also affect
340 micronekton aggregations (patchiness) indirectly by creating spatial variability in the
341 richness and suitability of the environment, particularly of food resources (Benoit-Bird and
342 Au, 2004; Parker-Stetter and Horne, 2008). However, micronekton showed diverse
343 strategies of spatial occupation at different scales as a response of organisms to the
344 variability of environmental conditions of habitats. The degree of response to each strategy
345 can be dependent of morphological, physiological, genetical, evolutionary and ecological
346 characteristics of each species (Gjøsaeter and Kawaguchi, 1980; Johnson, 1982; Herring,
347 2002; Sassa et al., 2004; Benoit-Bird, 2009).

348

349 *4.2. Patterns of micronektonic sound scattering layers during diel scale*

350 In this sense, the application of an ecosystem approach using simultaneous observation
351 tools (acoustic, pelagic trawls and hydrography) provided insights into the dynamic of the
352 micronektonic community. Overall, results indicated that the acoustic density index of
353 micronekton showed marked variations in diel cycle and depth strata according to the
354 taxonomic composition of acoustic structures sampled related to their environmental
355 variability. The micronektonic fish (phosichthyids, myctophids and bathylagids)
356 contributed stronger to the formation of acoustic energy (s_A) than crustaceans (particulary
357 euphausiids), however, the relationship is inverse according to the Index of Spatial
358 Occupation (ISO). Thus, higher s_A 's were detected during night than during daytime.

359 During daytime, surface waters (10-200 m) were occupied by atypic patches of
360 *Vinciguerria lucetia* with a high s_A and a low ISO, whereas deeper and intermediate waters
361 (250-500 m) showed layers formed by fish, crustaceans and cephalopods, dominated by
362 *Euphausia mucronata* with a low s_A and a high ISO. It would be due to (i) small size of
363 individuals integrant of SSL; (ii) some fish and invertebrates have non-swimbladders or
364 wax-ester filled swimbladder, therefore low resonance and (iii) limitations in depth acoustic
365 detection (e.g. transmission losses and secondary scattering) (Simmonds and MacLennan,
366 2005; Kloser et al., 2009; O'Driscoll et al., 2009). During night time, we observed classic
367 patterns of micronektonic community composed for fish (phosichthyids, myctophids and
368 bathylagids), crustaceans (particulary euphausiid) and cephalopods (particulary
369 Enoploteuthidae) with surface distribution formed high density layers and dispersed patches
370 with high spatial occupation and acoustical signal in the upper 200 m of water column.

371

372 Resonance organs such as swimbladders, heads, bony skeletons, scaly integuments of
373 micronektonic species influence the backscatter strength (Farquhar, 1970; Stanton et al.,
374 1996; Salvanes and Kristoffersen 2001, Yasuma et al., 2003; Brodeur and Yamamura,
375 2005). Uchikawa et al., 2001a, report that *Euphausia pacifica* undertakes diel vertical
376 migration and forms dense aggregations in the near-bottom layer during daytime. Thus,
377 several species of mesopelagic fishes were observed feeding actively on the aggregation of
378 macrozooplanktonic organisms in mesopelagic layer (Alldredge et al., 1984; Uchikawa et
379 al., 2001b; De Forest and Drazen, 2009). Commonly, monospecific aggregates form dense
380 patches whereas multispecific aggregates form scattered layers (Auster et al., 1992; Pusch
381 et al., 2004; Anderson et al., 2005). These observations were consistent with our results of
382 the variation of taxa according to the typology and density of micronekton aggregations.

384 These patterns of distribution explain by acoustic and net sampling give an indirect
385 evidence of resource partitioning. Generally, spatio-temporal habitat segregation by
386 different diel vertical migration patterns and resource partitioning appears to be very
387 common in the micronektonic fish community (Sutton et al., 1995; Brodeur and
388 Yamamura, 2005). Most mesopelagic species were usually characterized as “opportunistic”
389 feeders (Hopkins and Baird, 1985; Guglielmo et al., 1995; Escribano et al., 2009; Antezana,
390 2010). However, some studies have revealed evidence of resource partitioning by species
391 and size for many taxa in open waters (Clarke, 1978; Hopkins and Gartner, 1992; Moku et
392 al., 2000; Watanabe et al., 2002; Sassa et al., 2004). In productive areas (e.g. upwelling
393 systems), however, the diel feeding cycles of mesopelagic fish are less evident and may
394 overlap in distribution and feeding depth. Nevertheless, temporal segregation has also been
395 suggested (Rodríguez-Graña et al., 2005).

396

397 Is know, most species of myctophids show an active feeding maximum in surface waters
398 and a minimum in midwater (Hopkins and Baird, 1985; Williams et al., 2001). The
399 extension and maintenance of feeding rhythms in micronektonic fish during daytime has
400 been reported for productive areas such as the NW African Upwelling zone for the
401 myctophids *Benthosema glaciale*, *Diaphus dumerilii*, *Lepidophanes guentheri* and
402 *Ceratoscopelus warmingii* (Kinzer and Schultz, 1985). In our study, the spatial organization
403 of micronekton diversity in surface waters and midwater explained by acoustic echo-traces
404 during day can be considered as an opportunistic feeding response according to the spatial
405 and temporal distribution of their prey in areas of high productivity which can be enhanced
406 predator-prey relationship in upwelling ecosystem of Humboldt Current System. This

407 hypothesis is probably confirmed by Rodríguez-Graña et al. (2005) in an adjacent area to
408 the study zone (upwelling area off northern Chile, 23°S) for myctophid larvae of
409 *Diogenichthys laternatus* and *Triphoturus mexicanus* aff. *oculeus*, which show a flexible
410 feeding behavior by shifting their diet depending on food availability.

411

412 Copepods and euphausiids are common prey of mesopelagic fishes (Watanabe et al., 1999;
413 Uchikawa et al., 2001a; Williams et al., 2001), which are key organisms in the food web of
414 Humboldt Current System (Santander et al., 1981; Escribano, 2006; Ayón et al., 2008;
415 Escribano et al., 2009; Antezana, 2010). Off Peru, the micronektonic fishes can take
416 advantage of different feeding sources. In surface with strong faunal zones of copepod
417 distribution were detected above and below the OMZ (Mackas et al., 1981; Criales et al.,
418 2008), which may explain the unusual behavior of *Vinciguerria lucetia* remaining at the
419 surface during the day (see below) and in midwater high ISO caused by *Euphausia*
420 *mucronata* aggregations appear closely associated with the OMZ. This suggests a high
421 availability of prey for micronekton in this epipelagic and mesopelagic depth range.

422

423 4.3. Atypic diel aggregative behaviour of *Vinciguerria lucetia*

424 It is known that SSL's move upward after sunset and downward before dawn (Longhurst,
425 1976; Brodeur and Yamamura, 2005; Cornejo and Koppelman, 2006; Hazen and
426 Johnston, 2010). This holds true for the bulk of micronekton, however, some micronektonic
427 fish remain in surface waters during the day (Marchal and Lebourges, 1996; Lebourges et
428 al., 2000; Uchikawa et al., 2001b; Abookire et al., 2002; Brodeur and Yamamura, 2005).
429 Marchal and Lebourges (1996) described this behaviour for *Vinciguerria nimbaria* in the
430 Equatorial Atlantic convergence zones, where enhanced productivity exist. This pattern

431 also was observed for *Vinciguerria lucetia*, indicated by their presence in the diet of
432 shallow-diving seabirds in the North Pacific and South Eastern Pacific (García-Godos,
433 2001; García-Godos et al., 2002).

434

435 In our study observed the occurrence of dense mono-specific patches of lightfish
436 *Vinciguerria lucetia* at the surface, mainly between 20-100m depth during daytime.
437 *Vinciguerria lucetia* has a wide range of tolerance for abiotic parameters since this species
438 was found above and below of oxyclines, termoclines, pycnoclines and between cold (e.g.
439 Cold Coastal Waters) and warm (e.g. Surface Subtropical Waters) water masses. This raises
440 the question why remain lightfishes at the surface, when they are able to migrate into the
441 OMZ to avoid predators like jack mackerel, tuna, dolphin, whales and seabird.

442

443 Thus, large amounts of micronekton prey were not detected by acoustic means during
444 surveys. Cisewski et al., 2010 indicated that copepods are very weak scatterers of sound
445 and small or less abundant species should have contributed insignificantly to the acoustic
446 backscattering. However, acoustic surveys off Peru detected continuous layers of
447 zooplankton at a frequency of 200 kHz and Tracor Acoustic Profile System (TAPS)
448 recently during summer (R. Castillo and S. Peraltilla comm pers). Also, Peraltilla et al.,
449 2006, described acoustic layers formed by copepods mainly in the upper part of water
450 column (above 50 m depth) using an acoustic zooplankton profiler at frequencies between
451 265 kHz and 3 MHz in Peruvian waters. Therefore, this atypical behaviour of lightfish
452 might be triggered by the distribution and concentration of zooplankton (prey) in surface
453 waters. Lebourges-Dhaussy et al., (2000) also showed that *V. nimbaria* remained at the
454 surface during the day when stable hydrographical conditions with a well-mixed surface

455 layer and a strong deep chlorophyll maximum occurred allowing them to feed at the
456 surface. The vertical abundance of potential prey is more important in determining the diel
457 vertical migration of mesopelagic fish than the gradient of physical stratification, in
458 subtropical–tropical regions (Moser and Smith, 1993) and the astronomical cycle of solar
459 irradiance in polar region (Cisewski et al., 2010).

460

461 4.4. Micronektonic sound scattering layer's and oceanographic features

462 Results of hydrographical characterisation indicated that study zone is influenced mainly for
463 an OMZ and other oceanographic features such as water masses with different physico-
464 chemical properties. The active behaviour aggregative of micronektonic SSL's to be good
465 indicator of that majority of species micronektonic tolerates the OMZ. We observed that
466 mesopelagic species diversity not decrease in OMZ and that species dominant *Vinciguerria*
467 *lucetia* and *Euphausia mucronata* to increase their density within of the OMZ. Vertical
468 distribution of dispersed dense patches of *Vinciguerria lucetia* and myctophids were
469 associated to oxic (1.5 – 5.5 mL/L) and anoxic (0.02 – 0.59 mL/L) waters between 30 to
470 250 m depth whereas that multispecific aggregations dominated for *Euphausia mucronata*
471 and micronektonic fishes such as myctophids and bathylagids was most strongly associated
472 with the steep oxygen gradient from about 0.02 – 0.34 mL/L at the core of OMZ between
473 250 to 500 m depth.

474

475 The pelagic fauna of the oceanic OMZ are uniquely adapted to the very low oxygen and
476 strong spatial and temporal patterns of this widespread suboxic environment (Wishner et
477 al., 2000). It is known that various species micronektonic show adaptations for living in
478 habitat low concentrations of DO (Sameoto, 1981; Santander and Castillo, 1981; Johnson,

479 1982; Nair et al., 1999; Antezana, 2000). These adaptations include morphological or
480 physiological features facilitating oxygen absorption, vertical migration and behavior of
481 some animals move in and out of the most suboxic water on diel scale (Tont, 1975;
482 Herring, 2002; Cornejo and Koppelman, 2006). The distribution and concentration of
483 micronektonic SSL's in the OMZ would be explained for increased biological activity
484 because of greater nutrient concentration plus larger food supplies in the form of snow
485 marine (Whisner et al., 1995; Koppelman et al., 2003).

486

487 Based on oxygen levels of micronekton and nekton may alter their diel distribution
488 horizontal and vertical and aggregative behavior (Parker-Stetter and Horne, 2008).
489 Differences in specific oxyclines may also separate predators from their prey in low-oxygen
490 refuges. The OMZ acted as an upper boundary to fish vertical migration as jack mackerel
491 (*Trachurus murphyi*) during daytime. In the absence of the OMZ, jack mackerel would
492 reduce the mesopelagic fish and euphausiid density through predation in surface during
493 nighttime (Dioses, 1995; Bertrand et al., 2006). But, the vertical range of predator giant
494 squid (*Dosidicus gigas*) include environments from the epipelagic (night) to the
495 mesopelagic and bathypelagic zone (day) (Yatsu et al., 1999; Argüelles and Tafur, 2010;
496 Tafur et al., 2010) into of OMZ of Eastern Pacific (Keyl et al., in press). *Dosidicus gigas* is
497 an important opportunistic predator and mesopelagic fish such as myctophid (e.g.
498 *Diogenichthys laternatus*, *Lampanyctus* spp.) and lightfish (*Vinciguerria lucetia*) compose
499 a large portion of its diet which feeds in the OMZ by day to move and hunt actively for
500 hours under hypoxic conditions (Keyl et al., 2008; Rosas et al., in press). Argüelles et al.,
501 2008 suggested that an increase in prey availability mainly mesopelagic fish *Vinciguerria*
502 *lucetia* caused the increase in the stocks of *Dosidicus gigas* off Peru.

503

504 4.5. *Conclusions*

505 The SSL's showed differences according to taxa and acoustic density-typology during diel
506 vertical migration. The diel vertical migration exhibit a variety of both distinct and diffuse
507 bands of high backscatter, which indicate downward and upward migration of different
508 micronektonic species. Fishes mesopelagic such as phosichthyids, myctophids and
509 bathylagids and crustaceans particularly euphausiid were typical species in SSL's in oceanic
510 waters off Peru. In terms of abundance relative the lightfish *Vinciguerria lucetia* and
511 euphausiid *Euphausia mucronata* were dominant species in SSL's. Micronektonic fishes
512 are mainly distributed in the 100 to 250 m and 250 to 500 m layers respectively, with some
513 patches of lightfish in the upper 100 m during the daytime and migrate to the 0 to 100 m
514 layer at night in oceanic waters off Peru. Among the micronektonic fishes prey, the
515 copepods and euphausiid *Euphausia mucronata* are mainly distributed in the 20 to 70 m
516 layer and the 250 to 500 m layer, respectively. The diel vertical migration patterns of these
517 crustaceans overlaps with micronektonic fishes and cephalopods, suggesting that these
518 species feed during the day in mesopelagic zone, but also at night in epipelagic. The
519 distribution of lightfish in surface during both day and night may indicate that it occur in
520 the zooplankton rich epipelagic throughout the whole day. Since crustacean zooplanktonic
521 are abundant in Humboldt Current System, their 24 h availability would be beneficial to
522 micronekton predators. In Humboldt Current System off Peru, micronektonic community is
523 dominated by organisms adapted to OMZ. The dissolved oxygen is key parameter in spatial
524 structure and organization of micronekton, not temperature and salinity due that these
525 species are strong vertical migrators habitants through of cold and warm water mass. The
526 OMZ in the Humboldt Current System is considered as one of the most extreme and

527 shallow of the world's oceans (Kamykowski and Zentara, 1990) and would be as anti-
528 predator refuge zone and feeding area for micronekton (e.g. *Vinciguerria lucetia*,
529 myctophids, euphausiids), at least during the day. The diel vertical migration and
530 aggregative behaviour of SSL's micronektonic species no is affected, but if enhanced by
531 OMZ as exemplified for lightfish *Vinciguerria lucetia* and *Euphausia mucronata* dominant
532 species due to occupation spatial strategies which would be considered as competitive
533 advantage for feeding in surface waters, predator-avoidance (e.g. jack mackerel), but not
534 for giant squid and to transfer organic matter toward deepwater. The unusual diel
535 aggregative behaviour of *Vinciguerria lucetia*, but usual behaviour pattern in zone of high
536 productivity as fronts, convergences in upwelling ecosystem would be due to advection,
537 concentration and retention of high abundance of macrozooplankton. This competitive
538 advantage in OMZ would be permit both to *Vinciguerria lucetia* and *Euphausia mucronata*
539 to reach high biomasses and to sustain the population of oceanic and neritic predators, but
540 also a possible competition for prey between micronekton and planktivorous commercial
541 fishes during diel feeding migration to the euphotic zone in the Southeastern Pacific off
542 Peru.

543

544 **Acknowledgements:**

545 We are grateful to Peruvian Marine Institute Research (IMARPE). Thanks to captains, crew
546 and scientific staff of RV Humboldt for assistance in surveys cruises. To A. Bertrand and
547 M. Gutierrez for their helpful suggestions and criticisms of the manuscript early version.
548 We thank to Mathew Willson of Sonar Data (Myriax). R. Cornejo was funded by the
549 German Academic Exchange Service (DAAD) A/02/19912 doctoral scholarship. This
550 article is partly based on the doctoral thesis in oceanography of R. Cornejo.

551

552 **References**

553

554 Abookire, A., Piatt, J.F., Speckman, S.G., 2002. A nearsurface, daytime occurrence of two
555 mesopelagic fish species (*Stenobrachius leucopsarus* and *Leuroglossus schmidti*) in a
556 glacial fjord. Fishery Bulletin 100:376–380.

557

558 Alldredge, A.L., Robinson, B.H., Fleminger, A., Torres, J.J., King, J.M., Hamer, W.M.,
559 1984. Direct sampling and in situ observation of a persistent copepod aggregation in the
560 mesopelagic zone of the Santa Barbara Basin. Marine Biology 80: 75-81.

561

562 Anderson, C.I., Brierley, A.S., Armstrong, F., 2005. Spatio-temporal variability in the
563 distribution of epi- and meso-pelagic acoustic backscatter in the Irminger Sea, North
564 Atlantic, with implications for predation on *Calanus finmarchicus*. Marine Biology 146:
565 1177–1188.

566

567 Angel, M.V., Pugh, P.R., 2000. Quantification of diel vertical migration by micronektonic
568 taxa in the northeast Atlantic. Hydrobiologia 440: 161-179.

569

570 Antezana, T., 2002. Adaptive behaviour of *Euphausia mucronata* in relation to the
571 oxygen minimum layer of the Humboldt Current. In: Färber, Jaime (Ed.), Oceanography of
572 the Eastern Pacific II. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de
573 Ensenada CICESE, México: 29-40.

574

575 Antezana T., 2010. *Euphausia mucronata*: A keystone herbivore and prey in the Humboldt
576 Current System. Deep Sea Research II doi:10.1016/j.dsr2.2009.10.014.

577

578 Argüelles, J., Tafur, R., Taipe, A., Villegas, P., Keyl, F., Dominguez, N., Salazar, M., 2008.
579 Size increment of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* mature females in Peruvian waters,
580 1989–2004. Progress in Oceanography 79 (2008) 308–312.

581

- 582 Argüelles, J., Tafur, R., 2010. New insights on the biology of the jumbo squid *Dosidicus*
583 *gigas* in the Northern Humboldt Current System: Size at maturity, somatic and reproductive
584 investment. *Fisheries Research* 106:185–192.
- 585
- 586 Ayón, P., Criales-Hernandez, M. I., Schwaborn, R., Hirche, H.J., 2008. Zooplankton
587 research off Peru: A review. *Progress in Oceanography* 79: 238-255.
- 588
- 589 Benoit-Bird, K.J., Au, W.L., Brainard, R.E., Lammers, M.O., 2001. Diel horizontal
590 migration of the Hawaiian mesopelagic boundary community observed acoustically.
591 *Marine Ecology Progress Series*, 217:1-14
- 592
- 593 Benoit-Bird, K.J., Au, W.W.L., 2004. Diel migration of an island-associated sound-
594 scattering layer. *Deep-Sea Research I* 51, 707–719.
- 595
- 596 Benoit-Bird, K.J., 2009. The effects of scattering-layer composition, animal size, and
597 numerical density on the frequency response of volumen backscatter. *ICES Journal of*
598 *Marine Science*, 66: 582–593.
- 599
- 600 Bertrand, A., Josse, E., Bach, P., Gros, P., Dagorn, L., 2002. Hydrological and trophic
601 characteristics of tuna habitat: consequences on tuna distribution and longline catchability.
602 *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* 59: 1002-1013.
- 603
- 604 Bertrand, A., Barbieri, M.A., Gerlotto, F., Leiva, F., Cordova, J., 2006. Determinism and
605 plasticity of fish schooling behavior as exemplified by the South Pacific jack mackerel
606 *Trachurus murphyi*. *Marine Ecology Progress Series* 311, 145–156.
- 607
- 608 Blanco, J., Thomas, A., Carr, M., Strub, P., 2001. Seasonal climatology of hydrographic
609 conditions in the upwelling region off northern Chile. *Journal of Geophysical Research*
610 *Oceans*. 106(C6), 11451-11467.
- 611

- 612 Boyle, P.R., 1983. Cephalopod life cycles. Species accounts. London: Academic Press:
613 231.
614
- 615 Brodeur, R., Yamamura, O., 2005. Micronekton of North Pacific. PICES report N°30, pp
616 111.
617
- 618 Bussing, W.A., 1965. Studies of the midwater fishes of the Peru-Chile trench. Biology of
619 Antarctic Seas II. Antarctic Research 5: 185-227.
620
- 621 Butler, M., Bollens, S.M., Burkhalter, B., Madin, L.P., Horgan, M., 2001. Mesopelagic
622 fishes of the Arabian Sea: distribution, abundance and diet of *Chauliodus pammelas*,
623 *Chauliodus sloani*, *Stomias affinis*, and *Stomias nebulosus*. Deep sea research II 48: 1369-
624 1383.
625
- 626 Carritt, D., Carpenter, J., 1966. Comparison and evaluation of currently employed
627 modifications of the Winkler method for determining dissolved oxygen in seawater; a
628 NASCD report. Mar Res 24:286-318.
629
- 630 Castillo, R., Gutiérrez, M., Peraltillo, S., Herrera, N., 1998. Biomasa de recursos pesqueros
631 a finales del invierno de 1998. Crucero BIC Humboldt y BIC José Olaya, de Paita a Tacna.
632 Informe del Instituto del Mar del Perú 141: 136-155.
633
- 634 Chirichigno, N., 1970. Lista de crustáceos del Perú (Decapoda y Stomatopoda) con datos
635 de su distribución geográfica. Inf. Inst. Mar Perú-Callao, 35: 1-95.
636
- 637 Chirichigno, N., Vélez, J., 1998. Clave para identificar los peces marinos del Perú.
638 (Segunda Edición, revisada y actualizada) Pub. Esp. Inst. Mar Perú. Callao-Perú. 500pp.
639
- 640 Chirichigno, N., Cornejo, R.M., 2001. Catálogo comentado de los Peces Marinos del Perú.
641 Publicación Especial del Instituto del Mar del Perú, Callao-Perú. 313pp.
642

- 643 Cisewski, B., Strass, V., Rhein, M., Krägefsky, S., 2010. Seasonal variation of diel vertical
644 migration of zooplankton from ADCP backscatter time series data in the Lazarev Sea,
645 Antarctica. *Deep-Sea Research I* 57: 78–94.
- 646
- 647 Clarke, T.A., 1978. Diel feeding patterns of 16 species of mesopelagic fishes from
648 Hawaiian waters. *Fisheries Bulletin* 76: 495–513.
- 649
- 650 Collins, M., Xavier, J., Jhonston, N., North, A., Enderlein, P., Tarling, G., Waluda, C.,
651 Hawker, E., Cunningham, N., 2008. Patterns in the distribution of myctophid fish in the
652 northern Scotia Sea ecosystem. *Polar Biol.* 31:837–851.
- 653
- 654 Cornejo, R.M., Koppelman, R., 2006. Distribution patterns of mesopelagic fishes with
655 special reference to *Vinciguerria lucetia* (Pisces: Phosichthyidae) in the Humboldt Current
656 Region of Peru. *Marine Biology*. 149: 1519-1537.
- 657
- 658 Criales, H.M., Schwamborn, R., Graco, M., Ayón, P., Hirche, H.J., Wolff, M., 2008.
659 Zooplankton vertical distribution and migration off Central Peru in relation to the oxygen
660 minimum layer. *Helgoland Marine Research* 62: 85-100.
- 661
- 662 Dioses, T., 1995. Análisis de la distribución y abundancia de los recursos jurel y caballa
663 frente a la costa Peruana. *Inf. Progr. Instituto Mar del Perú N°3*, pp 55.
- 664
- 665 De Forest, L., Drazen, J., 2009. The influence of a Hawaiian seamount on mesopelagic
666 micronekton. *Deep-Sea Research I* 56:232–250
- 667
- 668 Ebeling, A.W., Weed, W.H., 1963. Melamphaeidae III. Systematics and distribution of the
669 species in the bathypelagic fishes genus *Scopelogadus* Vaillant. *Dana Report* 60, 53pp.
- 670
- 671 Escribano, R., Marín, V., Iribaren, C., 2000. Distribution of *Euphausia mucronata* at the
672 upwelling area of Peninsula Mejillones: the influence of the oxygen minimum layer.
673 *Scientia Marina* 64, 69-77.

674

675 Escribano, R., Hidalgo, P., Krautz, C., 2009. Zooplankton associated with the oxygen
676 minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000. *Deep*
677 *Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56: 1083-1094.

678

679 Espinoza, P., Bertrand, A., 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*)
680 trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Progress in*
681 *Oceanography*, 79: 215-227.

682

683 Farquhar, G.B. 1970. Proceedings of an international symposium on biological sound
684 scattering in the ocean. Mc Report 005. U.S. Naval Oceanographic Office, 642pp.

685

686 Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K.E., Niem, V.H., 1995.
687 Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-
688 oriental Vol. 3 Vertebrados—Parte 2. Roma, FAO, 3: 1201-1813.

689

690 Fock, H.O., Pusch, C., Ehrich, S., 2004. Structure of deep-sea pelagic fish assemblages in
691 relation to the Mid-Atlantic Ridge (45°–50°N). *Deep-Sea Research I* 51: 953–978.

692

693 Foote, K.G., Knudsen, H.P., Vestnes, D.N., MacLennan, D.N., Simmonds, E.J., 1987.
694 Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide.
695 *Internacional Council for the Exploration of the Sea* 144:1–69.

696

697 Fréon, P., Misund, O.A., 1999. Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour: effects
698 on fisheries and stock assessment. Fishing News Books, Oxford.

699

700 Fuenzalida, R., Schneider, W., Garcés-Vargas, J., Bravo, L., Lange, C., 2009. Vertical and
701 horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean. *Deep*
702 *Sea Research II* 56: 992-1003.

703

704 García-Godos, I., 2001. Patrones morfológicos del otolito sagitta de algunos peces óseos

705 del mar peruano. Bol. Inst. Mar Perú 20 (1-2): 83.
706
707 García-Godos, I., Goya, E., Jahncke, J., 2002. The diet of Markham's Storm Petrel
708 *Oceanodroma markhami* on the central coast of Peru. *Marine Ornithology* 30: 77-83.
709
710 Gjøsaeter, J., K. Kawaguchi., 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish.
711 FAO Fisheries Technical Paper. 193: 1-51.
712
713 Graco, M., Ledesma, J., Flores, G., Girón, M. 2007. Nutrientes, oxígeno y procesos
714 biogeoquímicos en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a Perú.
715 *Revista Peruana Biología* 14(1): 117-128.
716
717 Greenlaw, Ch., Pearcy. W.G., 1985. Acoustical patchiness of mesopelagic micronekton.
718 *Journal Marine Research*. 43: 163-178.
719
720 Guglielmo, L., Marabello, F., Vanucci, S., 1995. The role of the mesopelagic fishes in the
721 pelagic food web of the Straits of Messina. In: Guglielmo L, Manganaro A, De Domenico
722 (eds) *The Straits of Messina ecosystems. Proceedings of a symposium held in Messina, 4-6*
723 *April, 1991. Dipartimento di Biologia Animale ed Ecologia Marina, Messina, pp 223-246.*
724
725 Gutiérrez, M., Castillo, R., Peraltilla, S., 1999 a. Biomasa de recursos pesqueros a finales
726 de la primavera de 1998. Crucero BIC José Olaya 981112. Inf. Instituto Mar del Perú 146:
727 11-18pp.
728
729 Hazen, E., Johnston, D., 2010. Meridional patterns in the deep scattering layers and top
730 predator distribution in the central equatorial Pacific. *Fisheries Oceanography* 19:6, 427-
731 433,
732
733 Herring, P., 2002. The biology of the deep ocean. In: Crawley et al.(eds) *Biology of*
734 *habitats. Oxford, pp 314.*
735

- 736 Hopkins, T.L., Baird, R.C., 1985. Aspects of the trophic ecology of the mesopelagic fish
737 *Lampanyctus alatus* (Myctophidae) in the Eastern Gulf of Mexico. *Biology and*
738 *Oceanography* 3:285–313.
- 739
- 740 Hopkins, T.L., Gartner, Jr., 1992. Resource-partitioning and predation impact of a low-
741 latitude myctophid community. *Marine Biology* 114: 185-197.
- 742
- 743 Ianson, D., Jackson, G., Angel, M., Lampitt, R., Burd, A., 2004. Effect of net avoidance on
744 estimates of diel vertical migration. *Limnology and Oceanography* 49:2297–2303.
- 745
- 746 ICES., 2000. Report on echotrace classification. ICES report Cooperative Research Report,
747 238.
- 748
- 749 IMARPE., 2003. Crucero de evaluación de recursos pelágicos 0310-12. Convenio
750 IMARPE-JDSTA. Inf. Campo, Instituto Mar Perú, 26pp.
- 751
- 752 Johnson, R.K., 1982. Fishes of the families Evermannellidae and Scopelarchidae:
753 Systematics, morphology, interrelationships and zoogeography. *Fieldiana: Zoology*, new
754 series, N 12, 252 pp.
- 755
- 756 Kamykowski, D., Zentara, S.J., 1990. Hypoxia in the world ocean as recorded in the
757 historical data set. *Deep-Sea Research I* 37:1861–1874.
- 758
- 759 Karuppasamy, P.K., Muraleedharan, K.R., Dinneshkumar, P.K., Nair, M., 2010.
760 Distribution of mesopelagic micronekton in the Arabia Sea during the winter monsoon.
761 *Indian Journal of Marine Sciences*. Vol 39 (2): 227 – 237.
- 762
- 763 Keyl, F., Argüelles, J., Mariátegui, L., Tafur, R., Wolff, M., Yamashiro, C., 2008. A
764 hypothesis on range expansion and spatio temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid
765 (*Dosidicus gigas*) in the eastern Pacific Ocean. *CalCOFI Reports*, 49: 119–128.
- 766

- 767 Keyl, F., Argüelles, J., Tafur, R., (in press). Interannual variability in size structure, age,
768 and growth of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) assessed by modal progression analysis.
769 ICES Journal of Marine Science; doi:10.1093/icesjms/fsq167.
770
- 771 Kinzer, J., Schulz, K., 1985. Vertical distribution and feeding patterns of midwater fish in
772 the central equatorial Atlantic. I. Myctophidae. *Marine Biology* 85: 313-322.
773
- 774 Kinzer, J., Bottger-Schnack, R., Schulz, K., 1993. Aspects of horizontal distribution and
775 diet of myctophid fish in the Arabian Sea with reference to the deep water oxygen
776 deficiency. *Deep-Sea Research II* 40 (3): 783-800.
777
- 778 Kloser, R.J., Ryan, T.E., Young, J.W., Lewis, M.E., 2009. Acoustic observations of
779 micronekton fish on the scale of an ocean basin: potential and challenges. – *ICES Journal*
780 *of Marine Science*, 66: 998–1006.
781
- 782 Konchina, Yu.V., 1981. The Peruvian Jack Mackerel, *Trachurus symmetricus murphyi*, a
783 facultative predator in the coastal upwelling ecosystem. *VNIRO* : 46-59.
784
- 785 Koppelman, R., Fabian, H., Weikert, H., 2003. Temporal variability of deep-sea
786 zooplankton in the Arabian Sea. *Marine Biology* 142: 959–970
787
- 788 Lalli, C., Parsons, T., 1997. *Biological Oceanography. An introduction.* Open University.
789 University of British Columbia, Vancouver, Canada, 307 pp.
790
- 791 Lam, V., Pauly, D., 2005. Mapping the global biomass of mesopelagic fishes. *Sea Around*
792 *Us Project Newsletter* (30): 4.
793
- 794 Lebart, L., Morineau, A., Lambert, T., Pleuvret, P., 1999. SPAD. Système Pour l'Analyse
795 des Données, Paris.
796

- 797 Lebourges, A., Marchal, E., Menkes, C., Champalbert, G., Biessy, B., 2000. *Vinciguerria*
798 *nimbaria* (micronekton), environment and tuna: their relationships in the Eastern Tropical
799 Atlantic. *Oceanol Acta* 23:515–528.
- 800
- 801 Liu, B., Chen, X., Lu, H., Chen, Y., Qian, W., 2010. Fishery biology of the jumbo flying
802 squid *Dosidicus gigas* off the Exclusive Economic Zone of Chilean waters. *Scientia Marina*
803 74(4).
- 804
- 805 Longhurst, A.R., 1976. Vertical migration. In: D. H. Cushing, J.J. Walsh (Eds), pp. 116-
806 137. *The ecology of the Seas*. W.B. Saunders Company.
- 807
- 808 Luo, J., Ortner, P.B., Forcucci, D., Cummings, S.R., 2000. Diel vertical migration of
809 zooplankton and mesopelagic fish in the Arabian Sea. *Deep Sea Research* 47: 1451-1473.
- 810
- 811 MacLennan, D.N., Fernandes, P.G., Dalen, J., 2002. A consistent approach to definitions
812 and symbols in fisheries acoustics. *ICES Journal of Marine Science*, 59: 365–369.
- 813
- 814 Mackas, D.L., Boyd, C.M., Smith, S., Santander, H. 1981. Vertical distributions of
815 plankton in the upper 35 m of peruvian upwelling zone—application of a shipboard
816 electronic plankton counting system. In: Landa A (ed) *Cooperative investigation on the*
817 *anchovy and its ecosystem between Peru and Canada*. Instituto del Mar del Peru and
818 *Bedford Institute of Oceanography, Callao*, pp 67–71.
- 819
- 820 Matsui, T. Rosenblatt, R., 1987. Review of the deep-sea fish family *Platyroctidae* (Pisces:
821 *Salmoniformes*). *Bulletin Scripps Institute of Oceanography of the University California*
822 *San Diego*. 159 pp.
- 823
- 824 Méndez, M., 1981. Clave de identificación y distribución de los langostinos y camarones
825 (Crustacea: Decapoda) del mar y ríos de la costa del Perú. *Bol. Inst. Mar Peru*. 5-170.
- 826

- 827 Moku, M., Kawaguchi, K., Watanabe, H., Ohno, A., 2000. Feeding habits of three
828 dominant myctophid fishes, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsaurus* and *S. nannochir*,
829 in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific. Marine Ecology
830 Progress Series 207:129–140.
- 831
- 832 Morón, O., 2000. Características del ambiente marino frente a la Costa Peruana. Boletín
833 Instituto Mar Perú 19 (1-2): 179-204.
- 834
- 835 Moser, H.G., Ahlstrom, E.H., 1996. Myctophidae: lanternfishes. In: The Early Stages of
836 Fishes in the California Current Region. H.G. Moser (ed.) La Jolla, California: CalCOFI
837 Atlas 33:387–475.
- 838
- 839 Murase, H., Ichihara, M., Yasuma, H., Watanabe, H., Yonezaki, S., Nagashima, H.,
840 Kawahara, S. Miyashita, K., 2009. Acoustic characterization of biological backscatterings
841 in the Kuroshio-Oyashio inter-frontal zone and subarctic waters of the western North
842 Pacific in spring. Fisheries Oceanography 18: 386-401.
- 843
- 844 Nair, K., Madhupratap, M., Gopalakrishnan, T., Haridas, P., Gauss, M., 1999. The Arabian
845 Sea: physical environment, zooplankton and myctophic abundance. Indian Journal of
846 Marine Sciences, Vol 28, pp 138-145.
- 847
- 848 O'Driscoll, R.L., Gauthier, S., Devine, J.A., 2009. Acoustic estimates of mesopelagic fish:
849 as clear as day and night? – ICES Journal of Marine Science, 66: 1310–1317.
- 850
- 851 Parker-Stetter, S.L., Horne, J.K., 2008. Nekton distribution and midwater hypoxia: A
852 seasonal, diel prey refuge?. Estuarine, Coastal and Shelf Science.doi:10.1016/
853 j.ecss.2008.09.021.
- 854
- 855 Paxton, J.R., Bray, N., Baldwin, Z., 2010. Mesopelagic fauna of the coast Peru and Chile.
856 In: Wagner, H-J. Bioluminescence and biological rhythms in the mesopelagic fauna. Cruise
857 Report SO209 FS Sonne, 75pp.

858

859 Peraltilla, S., Lebourges-Dhaussy, A., Quesquen, R., Josse, E., 2006. Preliminary studies of
860 zooplankton in the Peruvian sea, using a combined methodology of multifrequency
861 acoustics and plankton multinetts. Book of extended abstracts, International Conference The
862 Humboldt Current System: climate, ocean dynamics ecosystem processes, and fisheries,
863 Lima, Peru, 140-141p.

864

865 Prince, E.D., Goodyear, P., 2006. Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic
866 fishes. *Fisheries Oceanography* 15: 451-464.

867

868 Pusch, C., Beckmann, A., Porteiro, M., von Westernhagen, H., 2004. The influence of
869 seamounts on mesopelagic fish communities. *Archives of Fishery and Marine Research* 51
870 (1-3), 165-186.

871

872 Ritz, D.A., 1994. Social aggregation in pelagic invertebrates. *Advances in Marine Biology*
873 30: 156-196.

874

875 Rodríguez-Graña, L., Castro, L., Loureiro, M., González H., Calliari, D. 2005. Feeding
876 ecology of dominant larval myctophids in an upwelling area of the Humboldt Current.
877 *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 290: 119-134.

878

879 Rosas, R., Tafur, R., Alegre, A., Castillo, R., Cornejo, R.M., Salinas, C., Sánchez, P., (in
880 press). Trophic relationships between jumbo squid *Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835 and
881 the mesopelagic fish *Vinciguerria lucetia* Garman, 1899 in the Humboldt Current System
882 of Peru. *Scientia Marina*.

883

884 Salvanes, A.G.V., Kristoffersen, J.B., 2001. Mesopelagic fishes. In: J. Steele *et al* (Ed),
885 1711-1717pp. *Encyclopedia of Ocean Sciences*, Vol. 3. Academic Press.

886

887 Sameoto, D.D., 1981. Distribution and abundance of six species of fish larvae in peruvian
888 waters and their relationships with the physical and biological environment. In: Landa A

- 889 (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada.
890 Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 171–179.
891
- 892 Santander, H., Castillo, O.S., 1981. El ictioplancton en el área norte del Perú en noviembre
893 de 1977. In: Cooperative Investigation on the Anchovy and its Ecosystem between Peru
894 and Canada. Callao, Perú: Instituto del Mar del Perú; and Halifax, NS, Canada. 234-243pp.
895 Berford Institute of Oceanography.
896
- 897 Santander, H., G. Luyo, S. Carrasco, M. Véliz y O.S. Castillo. 1981. Catálogo de
898 zooplancton en el mar Peruano. Primera parte: Area: Pisco-San Juan.
899
- 900 Sassa, C., Kawaguchi, K., Kinoshita, T., Watanabe, C., 2002. Assemblages of vertical
901 migratory mesopelagic fish in the transitional region of the western north Pacific. Fisheries
902 Oceanography 11: 193-204.
903
- 904 Sassa, C., Kawaguchi, K., Hirota, Y., Ishida, M., 2004. Distribution patterns of larval
905 myctophid fish assemblages in the subtropical–tropical waters of the western North Pacific.
906 Fisheries Oceanography 13:4, 267–282.
907
- 908 Shchetinnikov, A.S., 1989. Food spectrum of *Dosidicus gigas* (Oegopsida) in the
909 ontogenesis. Zoology Zhu., 68(7): 28-39.
910
- 911 Simmonds, J., MacLennan, D., 2005. Fisheries Acoustics. Theory and practices 2nd Ed.
912 Chapman & Hall: 437 pp.
913
- 914 Sinclair, E.H., Stabeno, P.J., 2002. Mesopelagic nekton and associated physics of the
915 southeastern Bering Sea. Deep Sea Research 49: 6127-6145.
916
- 917 Stanton, T.K., Chu, D., Wiebe, P.H., 1996. Acoustic scattering characteristics of several
918 zooplankton groups. ICES J. Mar. Sci. 53, 289-302.
919

- 920 Tafur, R., Keyl, F., Argüelles, J. 2010. Reproductive biology of the jumbo squid (*Dosidicus*
921 *gigas*) as related to size and environmental variability in the northern Humboldt Current
922 system. *Marine Ecology Progress Series*, 400: 127–141.
- 923
- 924 Tont, S.A., 1975. Deep scattering layers: patterns in the Pacific. *CALCOFI Rep.*, 18:112-
925 117.
- 926
- 927 Uchikawa, K., Yamamura, O., Sakurai, Y., 2001a. Feeding Habits of the Mesopelagic Fish
928 *Gonostoma gracile* in the Northwestern North Pacific. *Journal of Oceanography*, Vol. 57,
929 509 -517.
- 930
- 931 Uchikawa, K., Kitagawa, D., Sakurai, Y., 2001b. Notes on feeding habitats of the
932 mesopelagic fish *Maurolicus japonicus* off the Pacific coast of northern Japan. *Bull. Fac.*
933 *Fish. Hokkaido Univ.* 52 (3), 151-156.
- 934
- 935 Wang, J.T.-M., Chen, C.-T., 2001. A review of lanternfishes (Families: Myctophidae and
936 Neoscopelidae) and their distributions around Taiwan and the Tungsha islands with notes
937 on seventeen new records. *Zool. Stud.* 40(2):103-126.
- 938
- 939 Watanabe, H., Kawaguchi, K., Hayashi, A., 2002. Feeding habits of juvenile surface
940 migratory myctophid fishes (family Myctophidae) in the Kuroshio region of the western
941 North
942 Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 236:263–272.
- 943
- 944 Williams, A., Koslow, A., 1997. Species composition, biomass and vertical distribution of
945 micronekton over the mid-slope region off Southern Tasmania, Australia. *Marine Biology*
946 130: 259-276.
- 947
- 948 Williams, A., Koslow, J.A., Terauds, A., Haskard, K., 2001. Feeding ecology of five fishes
949 from the mid slope micronekton community off southern Tasmania, Australia. *Marine*
950 *Biology* 139: 1177-1192.

951

952 Wishner, K.F., Ashjian, C.J., Gelfman, C., Gowing, M., Kann, L., Levin, L., Mullineaux,
953 L., Saltzman, J., 1995. Pelagic and benthic ecology of the lower interface of the Eastern
954 Tropical Pacific oxygen minimum zone. *Deep-Sea Research I* 42:93–115

955

956 Wishner, K.F., Gowing, M., Gelfman, C., 2000. Living in suboxia: Ecology of an Arabian
957 Sea oxygen minimum zone copepod. *Limnology and Oceanography* 45(7): 1576–1593.

958

959 Wisner, R.L., 1976. The taxonomy and distribution of lanternfishes (Family Myctophidae)
960 of the eastern Pacific. Mississippi, NORDA Report, 3: 1-229pp. Ocean Navy Ocean
961 Research and Development Activity.

962

963 Yasuma, H., Sawada, K., Ohshima, T., Miyashita, K., Aoki, I., 2003. Target strength of
964 mesopelagic lanternfishes (family Myctophidae) based on swimbladder morphology. *ICES*
965 *J. Mar. Sci.* 60, 584-91.

966

967 Yatsu, A., Yamanaka, K., Yamashiro, C., 1999. Tracking experiments of the jumbo flying
968 squid *Dosidicus gigas*, with an ultrasonic telemetry system in the Eastern Pacific Ocean.
969 *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fisheries.* N 36, 55-60.

970

971 Zahuranec, B.J., 2000. Zoogeography and Systematics of the Lanternfishes of the Genus
972 *Nannobranchium* (Myctophidae: Lampanyctini). *Smithsonian Contributions to Zoology*
973 607: 69pp.

974

975 Zuta, S., Guillén, O., 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. *Boletín del*
976 *Instituto del Mar del Perú- Callao* 2(5): 161-233pp.

977

978

Figure and Table

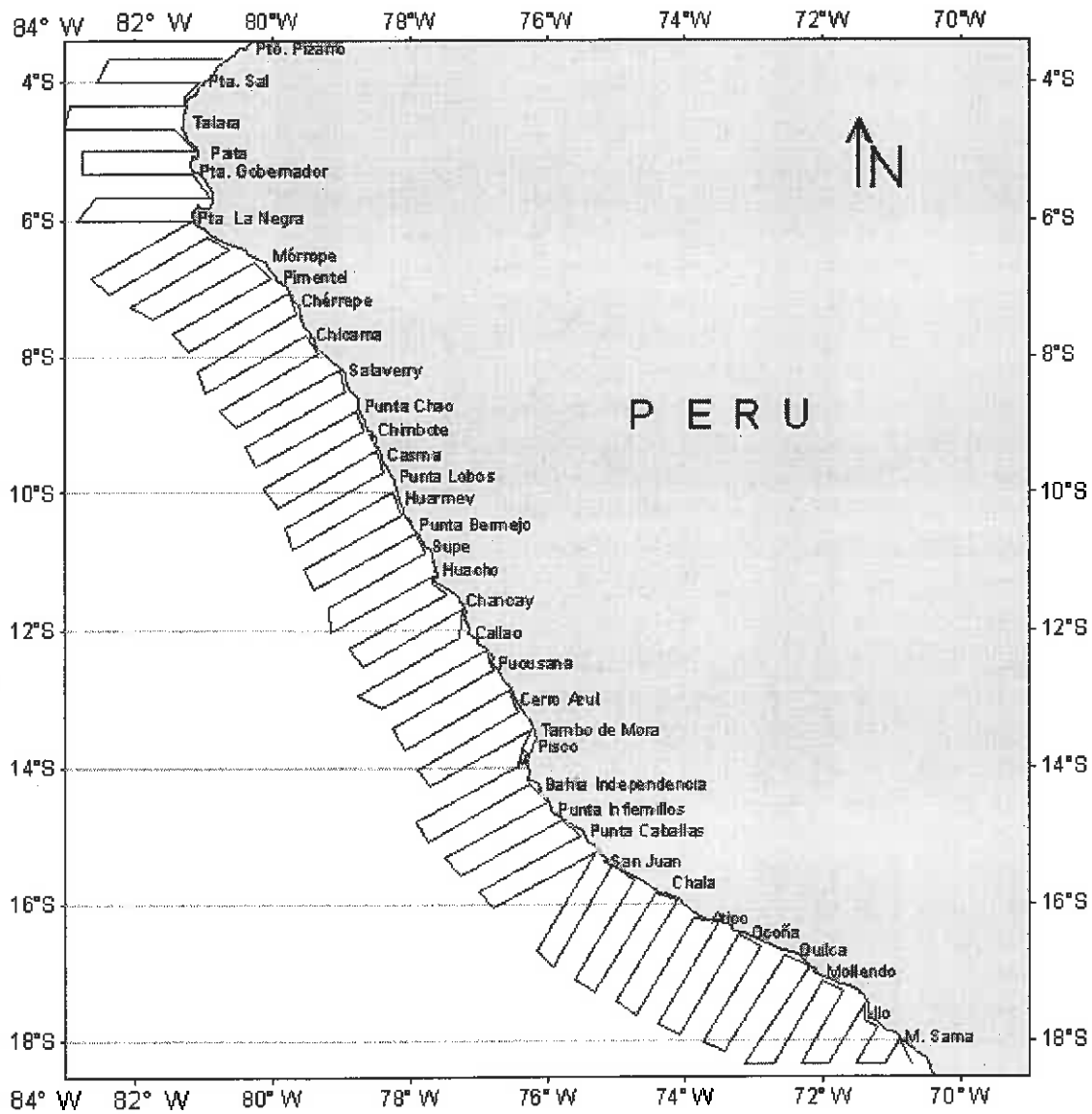


Fig. 1 The study area. Track of vessel during the surveys cruises of the R/V Humboldt 2001 2002 and 2003 in the Southeastern Pacific off Peru.

Table 1. Taxonomic composition of micronekton collected off Peru (mean of all samples over 3 years). Abbreviations of the 20 most abundant species were considered for multivariate analysis. *Lampanyctus idostigma* = *Nannobranchium idostigma*.

Phylum Functional group	Code	Family	Species	Mean abundance (g /trawl min)	Relative abundance (%)		
	PISCES		Subtotal	810.22	64.40		
Vinciguerria	VLUT	Phosichthyidae	<i>Vinciguerria lucetia</i>	683.78	54.35		
	Myctophids	DLAT	Myctophidae	<i>Diogenichthys laternatus</i>	58.20	4.63	
		LIDO		<i>Lampanyctus idostigma</i>	17.77	1.41	
		LOMO		<i>Lampanyctus omostigma</i>	16.99	1.35	
		MNIT		<i>Myctophum nitidulum</i>	1.94	0.15	
		MAUR		<i>Myctophum auroaternatum</i>	2.33	0.18	
		TOCU		<i>Triphoturus oculus</i>	4.23	0.34	
		LASP		<i>Lampanyctus</i> sp.	4.01	0.32	
		HREI			<i>Hygophum reinhardti</i>	0.59	0.05
					<i>Hygophum proximun</i>	0.29	0.02
			<i>Gonichthys tenuiculum</i>	0.12	0.01		
Planktivorous fish	LURO	Bathylagidae	<i>Leuroglossus urotronus</i>	8.54	0.68		
	BBER		<i>Bathylagus berycoides</i>	2.48	0.20		
	LSTI		<i>Leuroglossus stilbius</i>	1.44	0.11		
	MESP	Melamphaeidae		<i>Melamphaes</i> sp.	1.76	0.14	
				<i>Scopeloberyx</i> sp.	0.40	0.03	
	AAFF	Sternoptychidae	<i>Argyropelecus affinis</i>	0.28	0.02		
		<i>Sternoptyx obscura</i>	0.07	0.01			
Piscivorous fish		Paralepididae	<i>Paralepis</i> sp.	2.47	0.20		
		Serrivomeridae	<i>Serrivomer sector</i>	0.32	0.03		
		Scopelosauridae	<i>Scopelosaurus</i> sp.	0.47	0.04		
		Stomiidae		<i>Stomias</i> sp.	0.63	0.05	
				<i>Stomias colubrinus</i>	0.09	0.01	
		Nemichthyidae	<i>Nemichthys fronto</i>	0.27	0.02		
		Scopelarchidae	<i>Scopelarchoides nicholsi</i>	0.43	0.03		
		Gonostomatidae		<i>Polymetme</i> sp.	0.15	0.01	
				<i>Gonostoma elongatum</i>	0.05	0.00	
		Chauliodontidae	<i>Chauliodus</i> sp.	0.06	0.00		
		Idiacanthidae	<i>Idiacanthus</i> sp.	0.05	0.00		
		Astronesthidae	<i>Astronesthes</i> sp.	0.00	0.00		
	CRUSTACEANS		Subtotal	426.61	33.91		
	EMUC	Euphausiidae	<i>Euphausia mucronata</i>	423.73	33.68		
	PASI	Pasiphaeidae	<i>Pasiphaea</i> sp.	2.64	0.21		
	GALA	Galatheididae	<i>Pleuroncodes monodon</i>	0.24	0.02		
	CEPHALOPODS		Subtotal	21.20	1.68		
	OCTO	Octopoteuthidae		2.72	0.22		

ENOP	Enoploteuthidae	16.97	1.35
CRAN	Cranchiidae	1.51	0.12
Total		1258.02	100.00

Table 2. Weight and percent of micronekton according to phylum collected in pelagic trawls

Phylum	Total sample	
	Weight (Kg)	Percent (%)
Fishes	2738.54	66.80
Crustaceans	1441.92	29.79
Cephalopods	71.64	3.41
Total	4252.10	100

Table 3. Biophysical variables used in multivariate analysis (CA= Continuous Active variables; NI= Nominal Illustrative variable)

Abbreviations	Description	Type
LAT	Latitud	CA
DC	Distance to the coast (nautical mile)	CA
Depth	Depth of the place where done pelagic trawls (m)	CA
CSL (CDC), SDL (PPD), TSP (GEA), LDP (CDN)	Echotraces type: Classic Scattering Layer (CSL); Small Dense Layer (SDL), Thick Scattering Patch (TSP); Large Dense Patch (LDP)	NI
ISO	Spatial Occupation Index defined by acoustic (%)	CA
s_A	Scattering coefficient by acoustic nautical area	CA
$s_A p$	Scattering coefficient by acoustic nautical area calculated only on non-null cells	CA
Log s_A	Logarithm of scattering coefficient by acoustic nautical area	CA
SST	Sea Surface Temperature (°C)	CA
2001 (01-1, 01-2, 01-3, 01-4); 2002 (02-1, 02-2, 02-3); 2003 (03-1, 03-2, 03-3)	Hydrographic classes defined by multivariate analysis (PCA and HAC)	NI
0-50, 50-100, 100-250, 250-500	Depth range of pelagic trawls (m)	NI
VLUT, DLAT, LIDO, LOMO, MNIT, MAUR, TOCU, LASP, HREI, LURO, BBER, LSTI, MESP, AAFF, EMUC, PASI, GALA, OCTO, ENOP, CRAN	Catches index of 20 micronektonic species most abundant (gr trawl min ⁻¹)	CA

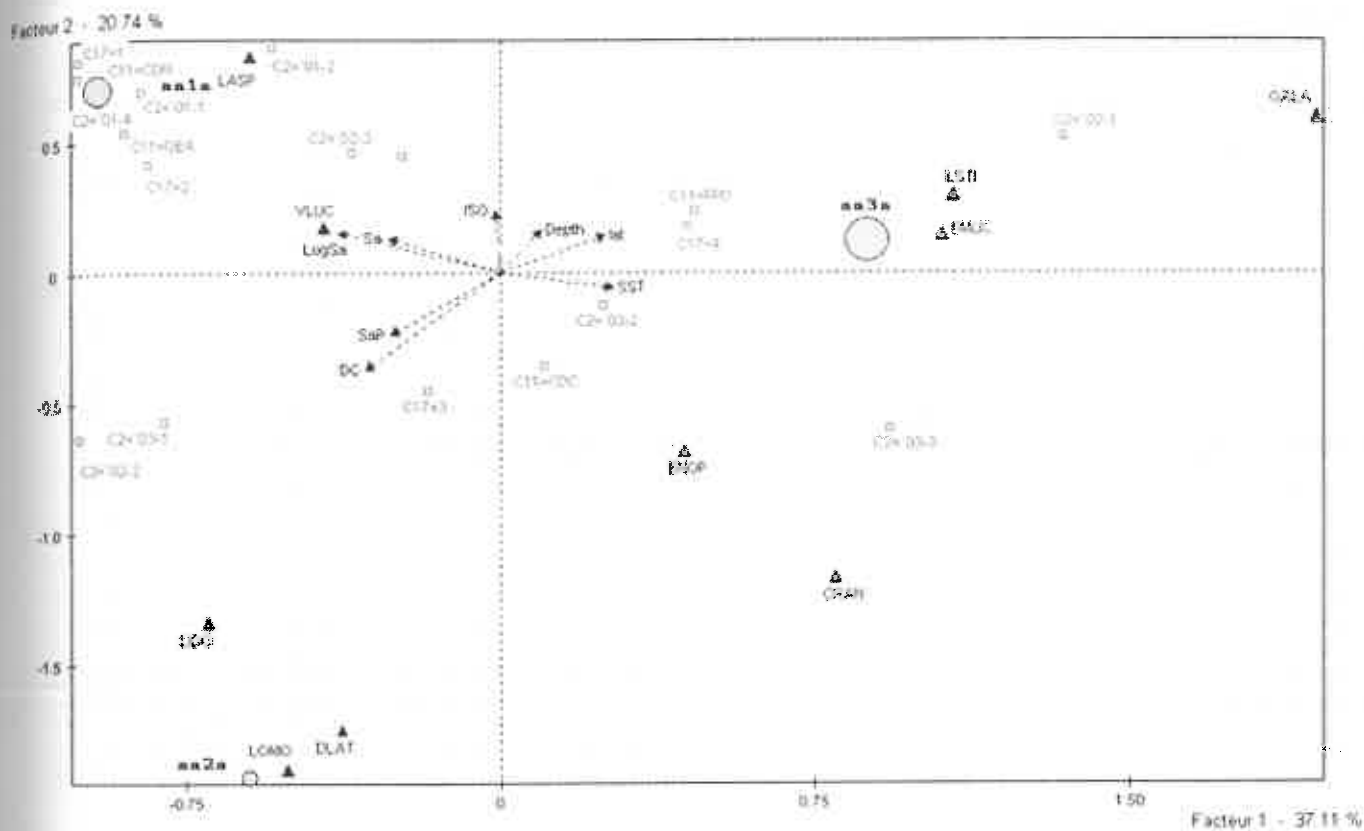


Fig. 2. Characterization of micronekton during day-time from overview biophysical (acoustic measurements, pelagic trawls and hydrographic profiles) obtained of Binarie Correspondence Analysis (BCA) and Hierarchical Ascendent Classification (HAC) during 2001, 2002 and 2003. Class 1 (aa1a), Class 2 (aa2a), Class 3 (aa3a). See biophysical variables list according Table 3.

Table 4. Summary of Characterization of micronekton during day-time through multivariate statistic

Day	Class 1	Class 2	Class 3
Ubication	08°-18°S	13°-18°S	07°-18°S
Range depth (m)	0-100	100-250	250-500
Dominant Specie	VLUT		EMUC
Echotrace type	LDP, TSP	CSL	SDL
S _A	122.1		14.9
ISO (%)	10.9	1.6	12.1
Hydrographic class	01-4		02-1

Facteur 2 - 17.93 %

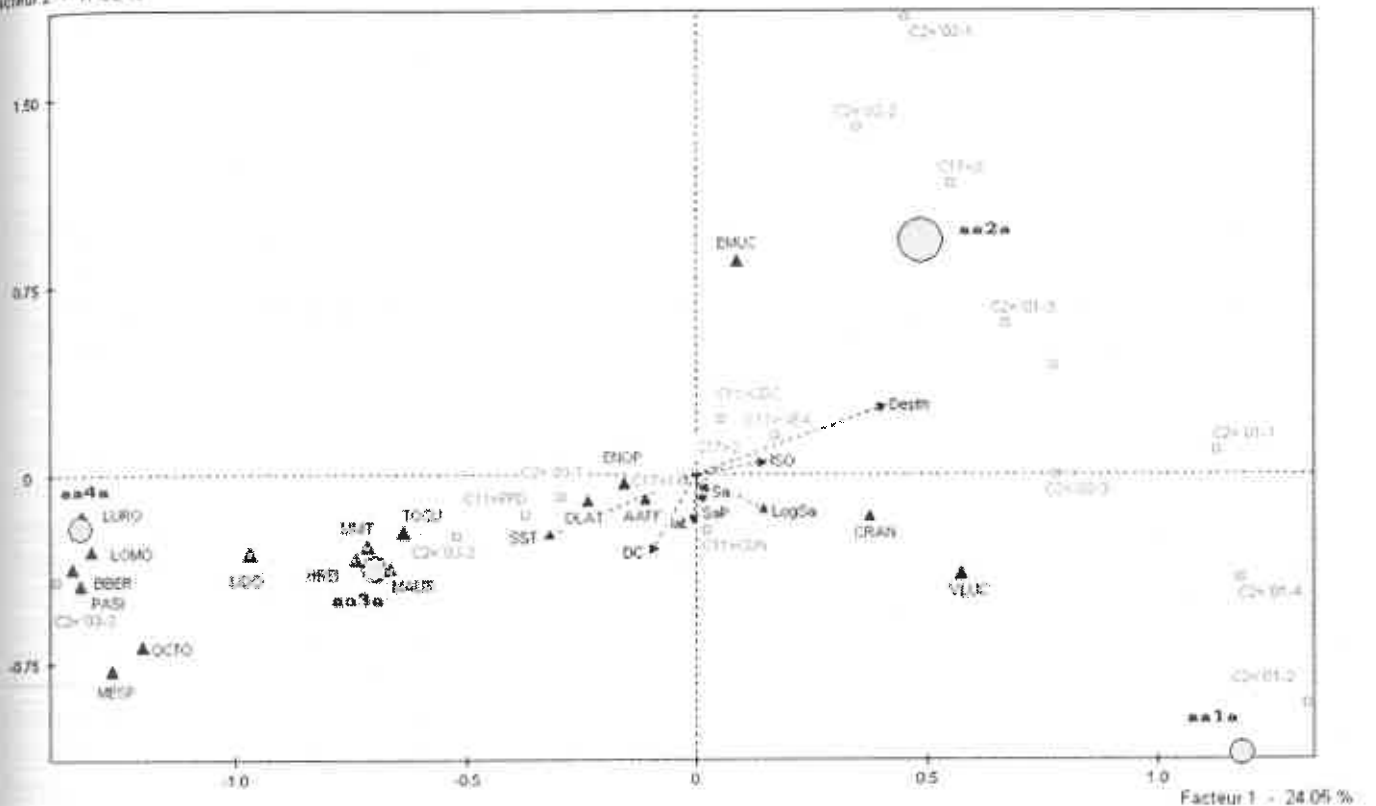


Fig. 3. Characterization of micronekton during night-time from overview biophysical (acoustic measurements, pelagic trawls and hydrographic profiles) obtained of Binarie Correspondence Analysis (BCA) and Hierarchical Ascendent Classification (HAC) during 2001, 2002 and 2003. Class 1 (aa1a), Class 2 (aa2a), Class 3 (aa3a), Class 4 (aa4a). See biophysical variables list according Table 3.

Table 5. Summary of Characterization of micronekton during night-time through multivariate statistic

Night	Class 1	Class 2	Class 3	Class 4
Ubication	03°-17°S	03°-17°S	05°-18°S	06°-17°S
Range depth (m)	0-50	100-250	50-100	0-50
Dominant Species	VLUT	EMUC	DLAT, MAUR, LIDO	LOMO, LURO, LIDO, BBER, PASI
Echotrace type		CSL	LDP	SDL- CSL
S _A	69.2	95.2	36.5	109.9
ISO (%)	34	40	31	25
Hydrographic class	01-4, 02-3	02-1, 02-2, 02-3	03-1	03-2, 03-3

Table 5. Synthesis of the results (degrees of freedom, value of the F-statistic and the associated probability, Pr (F) from ANOVAs on density index acoustic and pelagic trawls to according to classes both hydrographic and [DO] minimum with significant difference [$p < 0.05$]. Hydrographic class from multivariate analysis. DO class 100-200 m (mL L^{-1}): class 1=0.14- 0.21 mL L^{-1} ; class 2= 0.32- 0.65 mL L^{-1} ; class 3= 0.81-1.04 mL L^{-1} . DO class 0-500 m (mL L^{-1}): class 1= 0.07 mL L^{-1} - 0.20; class 2= 0.20- 0.40 mL L^{-1} ; class 3=0.40- 0.60 mL L^{-1} .

Descriptors	Hydrographic class		DO class (0-500m)		DO class (100-200m)	
	ANOVA	p(F)	ANOVA	p(F)	ANOVA	p(F)
log S_A	$F_{[9,138]} = 3.82$	$p=0.00024$				
ISO	$F_{[9,138]} = 5.22$	$p=0.00000$				
<i>Vinciguerria lucetia</i>	$F_{[9,138]} = 6.53$	$p=0.00000$	$F_{[2,145]} = 7.16$	$p=0.00108$		
<i>Lampanyctus</i> sp	$F_{[9,138]} = 7.53$	$p=0.00000$			$F_{[2,145]} = 4.23$	$p=0.01632$
<i>Diogenichthys laternatus</i>	$F_{[9,138]} = 6.73$	$p=0.00000$	$F_{[2,145]} = 6.71$	$p=0.00027$		
<i>Argyrolepecus affinis</i>	$F_{[9,138]} = 3.07$	$p=0.00218$				
<i>Myctophum aurolaternatum</i>	$F_{[9,138]} = 2.93$	$p=0.00324$				
<i>Lampanyctus idostigma</i>	$F_{[9,138]} = 5.83$	$p=0.00000$	$F_{[2,145]} = 4.88$	$p= 0.00885$		
<i>Hygophum reinhardti</i>	$F_{[9,138]} = 3.18$	$p=0.00161$				
<i>Lampanyctus omostigma</i>	$F_{[9,138]} = 6.17$	$p=0.00000$				
<i>Leuroglossus urotronus</i>	$F_{[9,138]} = 3.58$	$p=0.00050$				
<i>Leuroglossus stilbius</i>			$F_{[2,145]} = 5.51$	$p=0.00491$		
<i>Euphausia mucronata</i>	$F_{[9,138]} = 5.25$	$p=0.00000$	$F_{[2,145]} = 7.72$	$p=0.00065$		
Galatheidae	$F_{[9,138]} = 1.97$	$p=0.04724$				
Pasiphaeidae	$F_{[9,138]} = 5.84$	$p=0.00000$				
Enoplateuthidae	$F_{[9,138]} = 7.82$	$p=0.00000$	$F_{[2,145]} = 10.38$	$p= 0.00006$		

Table 6. The p- values of Newman –Keuls post hoc for acoustic and pelagic trawls variables, according to year and hydrographic class (bold italic print: significant differences p<0.05). Abbreviatures according biophysical variables.

Hydrographic class	2001 Class 1	2001 Class 2	2001 Class 3	2001 Class 4	2002 Class 1	2002 Class 2	2002 Class 3	2003 Class 1	2003 Class 2	2003 Class 3
(a) log sA where hydrographic class were distributed										
2001 Class 1		0.5099	0.1280	0.4987	0.4869	0.5471	0.0232	0.1053	0.1077	0.5852
2001 Class 2	0.5099		0.0426	0.7687	0.8668	0.6138	0.2743	0.5630	0.5256	0.9560
2001 Class 3	0.1280	0.0426		0.0286	0.0211	0.0850	0.0001	0.0006	0.0008	0.0279
2001 Class 4	0.4987	0.7687	0.0286		0.8296	0.7037	0.3744	0.6540	0.5870	0.9739
2002 Class 1	0.4869	0.8668	0.0211	0.8296		0.7412	0.4154	0.6623	0.5471	0.9969
2002 Class 2	0.5471	0.6138	0.0850	0.7037	0.7412		0.1096	0.3188	0.3079	0.8473
2002 Class 3	0.0232	0.2743	0.0001	0.3744	0.4154	0.1096		0.5578	0.7735	0.3100
2003 Class 1	0.1053	0.5630	0.0006	0.6540	0.6623	0.3188	0.5578		0.9229	0.4894
2003 Class 2	0.1077	0.5256	0.0008	0.5870	0.5471	0.3079	0.7735	0.9229		0.2968
2003 Class 3	0.5852	0.9560	0.0279	0.9739	0.9969	0.8473	0.3100	0.4894	0.2968	
(b) ISO where hydrographic class were distributed										
2001 Class 1		0.3986	0.5725	0.3708	0.3468	0.6070	0.0001	0.3872	0.3722	0.3764
2001 Class 2	0.3986		0.1703	0.8507	0.8383	0.7761	0.0193	0.9694	0.9177	0.9511
2001 Class 3	0.5725	0.1703		0.3107	0.1305	0.4273	0.0000	0.1451	0.1681	0.1918
2001 Class 4	0.3708	0.8507	0.3107		0.8299	0.9542	0.0023	0.8753	0.8011	0.7583
2002 Class 1	0.3468	0.8383	0.1305	0.8299		0.7758	0.0191	0.9735	0.9492	0.9577
2002 Class 2	0.6070	0.7761	0.4273	0.9542	0.7758		0.0022	0.8417	0.6720	0.5148
2002 Class 3	0.0001	0.0193	0.0000	0.0023	0.0191	0.0022		0.0077	0.0222	0.0170
2003 Class 1	0.3872	0.9694	0.1451	0.8753	0.9735	0.8417	0.0077		0.9864	0.9833
2003 Class 2	0.3722	0.9177	0.1681	0.8011	0.9492	0.6720	0.0222	0.9864		0.8428
2003 Class 3	0.3764	0.9511	0.1918	0.7583	0.9577	0.5148	0.0170	0.9833	0.8428	
(c) VLUT where hydrographic class were distributed										
2001 Class 1		0.9079	0.7003	0.8795	0.8563	0.7839	0.0745	0.1212	0.0280	0.7501

2001	Class 2	0.9079		0.5069	0.8548	0.9321	0.8151	0.0380	0.0761	0.0111	0.9201
2001	Class 3	0.7003	0.5069		0.5304	0.7136	0.5003	0.0048	0.0126	0.0010	0.7251
2001	Class 4	0.8795	0.8548	0.5304		0.8401	0.9373	0.1223	0.1021	0.0774	0.8261
2002	Class 1	0.8563	0.9321	0.7136	0.8401		0.6287	0.0857	0.1240	0.0363	0.8715
2002	Class 2	0.7839	0.8151	0.5003	0.9373	0.6287		0.1738	0.2001	0.0958	0.7590
2002	Class 3	0.0745	0.0380	0.0048	0.1223	0.0857	0.1738		0.7451	0.6611	0.0403
2003	Class 1	0.1212	0.0761	0.0126	0.1021	0.1240	0.2001	0.7451		0.7254	0.0758
2003	Class 2	0.0280	0.0111	0.0010	0.0774	0.0363	0.0958	0.6611	0.7254		0.0126
2003	Class 3	0.7501	0.9201	0.7251	0.8261	0.8715	0.7590	0.0403	0.0758	0.0126	

(d) LASP where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		0.8845	0.0000	0.7355	0.8366	0.2413	0.7734	0.9260	0.5217	0.7638
2001	Class 2	0.8845		0.0000	0.9812	0.9245	0.0945	0.6725	0.9659	0.9914	0.8209
2001	Class 3	0.0000	0.0000		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
2001	Class 4	0.7355	0.9812	0.0000		0.9278	0.0933	0.6083	0.9958	0.9155	0.7215
2002	Class 1	0.8366	0.9245	0.0000	0.9278		0.0964	0.6510	0.9896	0.9789	0.7863
2002	Class 2	0.2413	0.0945	0.0000	0.0933	0.0964		0.2354	0.1027	0.0883	0.2591
2002	Class 3	0.7734	0.6725	0.0000	0.6083	0.6510	0.2354		0.7145	0.5477	0.7021
2003	Class 1	0.9260	0.9659	0.0000	0.9958	0.9896	0.1027	0.7145		0.9973	0.8634
2003	Class 2	0.5217	0.9914	0.0000	0.9155	0.9789	0.0883	0.5477	0.9973		0.6141
2003	Class 3	0.7638	0.8209	0.0000	0.7215	0.7863	0.2591	0.7021	0.8634	0.6141	

(e) DLAT where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		1.0000	0.9808	0.9153	0.9774	0.0106	0.7709	0.0056	0.2103	0.4973
2001	Class 2	1.0000		0.9977	0.9938	0.9943	0.0133	0.8531	0.0068	0.2550	0.5809
2001	Class 3	0.9808	0.9977		0.9354	0.8270	0.0115	0.5905	0.0068	0.1853	0.3992
2001	Class 4	0.9153	0.9938	0.9354		0.9517	0.0118	0.7142	0.0066	0.2081	0.4683
2002	Class 1	0.9774	0.9943	0.8270	0.9517		0.0164	0.4473	0.0107	0.2008	0.3698
2002	Class 2	0.0106	0.0133	0.0115	0.0118	0.0164		0.0882	0.8112	0.2551	0.1837
2002	Class 3	0.7709	0.8531	0.5905	0.7142	0.4473	0.0882		0.0734	0.4494	0.5580

2003	Class 1	0.0056	0.0068	0.0068	0.0066	0.0107	0.8112	0.0734		0.3531	0.1889
2003	Class 2	0.2103	0.2550	0.1853	0.2081	0.2008	0.2551	0.4494	0.3531		0.5349
2003	Class 3	0.4973	0.5809	0.3992	0.4683	0.3698	0.1837	0.5580	0.1889	0.5349	

(f) MESP where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		1.0000	0.8664	0.9999	0.9801	0.1915	0.9891	1.0000	0.9975	0.1725
2001	Class 2	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	0.3760	1.0000	1.0000	1.0000	0.3841
2001	Class 3	0.8664	1.0000		0.9979	0.9819	0.2041	0.9819	0.9998	0.9997	0.1695
2001	Class 4	0.9999	1.0000	0.9979		0.9996	0.2826	1.0000	1.0000	1.0000	0.2778
2002	Class 1	0.9801	1.0000	0.9819	0.9996		0.1483	0.9970	1.0000	1.0000	0.1055
2002	Class 2	0.1915	0.3760	0.2041	0.2826	0.1483		0.2344	0.3300	0.0868	0.9308
2002	Class 3	0.9891	1.0000	0.9819	1.0000	0.9970	0.2344		1.0000	0.9996	0.2226
2003	Class 1	1.0000	1.0000	0.9998	1.0000	1.0000	0.3300	1.0000		1.0000	0.3319
2003	Class 2	0.9975	1.0000	0.9997	1.0000	1.0000	0.0868	0.9996	1.0000		0.0426
2003	Class 3	0.1725	0.3841	0.1695	0.2778	0.1055	0.9308	0.2226	0.3319	0.0426	

(g) AAFB where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		1.0000	0.0691	1.0000	1.0000	0.9904	1.0000	0.9605	0.8499	0.0087
2001	Class 2	1.0000		0.1835	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0232
2001	Class 3	0.0691	0.1835		0.1238	0.0955	0.0212	0.1532	0.0509	0.0738	0.4244
2001	Class 4	1.0000	1.0000	0.1238		1.0000	0.9997	1.0000	0.9988	0.9976	0.0152
2002	Class 1	1.0000	1.0000	0.0955	1.0000		0.9982	1.0000	0.9931	0.9805	0.0118
2002	Class 2	0.9904	1.0000	0.0212	0.9997	0.9982		0.9999	0.9741	0.9929	0.0054
2002	Class 3	1.0000	1.0000	0.1532	1.0000	1.0000	0.9999		0.9998	0.9997	0.0190
2003	Class 1	0.9605	1.0000	0.0509	0.9988	0.9931	0.9741	0.9998		0.9354	0.0093
2003	Class 2	0.8499	1.0000	0.0738	0.9976	0.9805	0.9929	0.9997	0.9354		0.0114
2003	Class 3	0.0087	0.0232	0.4244	0.0152	0.0118	0.0054	0.0190	0.0093	0.0114	

(h) MAUR where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.1965	1.0000	1.0000
2001	Class 2	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.1679	1.0000	1.0000

2001	Class 3	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.1398	1.0000	1.0000
2001	Class 4	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	0.1126	0.9999	1.0000
2002	Class 1	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	0.0866	0.9996	1.0000
2002	Class 2	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	0.0624	0.9967	1.0000
2002	Class 3	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		0.0228	0.8390	0.9932
2003	Class 1	0.1965	0.1679	0.1398	0.1126	0.0866	0.0624	0.0228		0.0149	0.0407
2003	Class 2	1.0000	1.0000	1.0000	0.9999	0.9996	0.9967	0.8390	0.0149		0.9756
2003	Class 3	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.9932	0.0407	0.9756	

(i) LIDO where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.2304	0.2989	0.0236
2001	Class 2	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.1941	0.2486	0.0194
2001	Class 3	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.1582	0.1980	0.0155
2001	Class 4	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	0.1232	0.1480	0.0120
2002	Class 1	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	0.0900	0.1003	0.0088
2002	Class 2	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	0.0595	0.0572	0.0061
2002	Class 3	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		0.0330	0.0220	0.0038
2003	Class 1	0.2304	0.1941	0.1582	0.1232	0.0900	0.0595	0.0330		0.8317	0.3695
2003	Class 2	0.2989	0.2486	0.1980	0.1480	0.1003	0.0572	0.0220	0.8317		0.5079
2003	Class 3	0.0236	0.0194	0.0155	0.0120	0.0088	0.0061	0.0038	0.3695	0.5079	

(j) HREI where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.1653	1.0000	1.0000
2001	Class 2	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.1405	1.0000	1.0000
2001	Class 3	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.1163	1.0000	1.0000
2001	Class 4	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	0.0931	1.0000	1.0000
2002	Class 1	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	0.0712	1.0000	1.0000
2002	Class 2	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	0.0510	1.0000	1.0000
2002	Class 3	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		0.0330	1.0000	0.9988
2003	Class 1	0.1653	0.1405	0.1163	0.0931	0.0712	0.0510	0.0330		0.0179	0.0075

2003	Class 2	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0179		0.9622
2003	Class 3	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.9988	0.0075	0.9622	

(k) LOMO where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.9853	0.2056	0.0016
2001	Class 2	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.9713	0.1724	0.0013
2001	Class 3	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.9444	0.1399	0.0010
2001	Class 4	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	0.8936	0.1084	0.0008
2002	Class 1	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	0.8001	0.0788	0.0005
2002	Class 2	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	0.6346	0.0518	0.0004
2002	Class 3	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		0.3634	0.0286	0.0002
2003	Class 1	0.9853	0.9713	0.9444	0.8936	0.8001	0.6346	0.3634		0.0996	0.0038
2003	Class 2	0.2056	0.1724	0.1399	0.1084	0.0788	0.0518	0.0286	0.0996		0.1172
2003	Class 3	0.0016	0.0013	0.0010	0.0008	0.0005	0.0004	0.0002	0.0038	0.1172	

(l) LURO where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.2808	0.6232
2001	Class 2	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.2431	0.5602
2001	Class 3	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.2052	0.4893
2001	Class 4	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.1676	0.4104
2002	Class 1	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	0.1309	0.3246
2002	Class 2	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	0.0958	0.2338
2002	Class 3	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	0.0635	0.1426
2003	Class 1	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		0.0354	0.0592
2003	Class 2	0.2808	0.2431	0.2052	0.1676	0.1309	0.0958	0.0635	0.0354		0.5548
2003	Class 3	0.6232	0.5602	0.4893	0.4104	0.3246	0.2338	0.1426	0.0592	0.5548	

(m) ENOP where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		0.9970	0.9527	0.9405	1.0000	0.6964	0.0557	0.1844	0.0038	0.0457
2001	Class 2	0.9970		0.9992	0.9942	0.9414	0.8547	0.0757	0.2632	0.0044	0.0578
2001	Class 3	0.9527	0.9992		0.7839	0.9981	0.5582	0.0468	0.1442	0.0036	0.0409

2001	Class 4	0.9405	0.9942	0.7839		0.9872	0.4501	0.0635	0.1524	0.0073	0.0624
2002	Class 1	1.0000	0.9414	0.9981	0.9872		0.8124	0.0734	0.2435	0.0048	0.0581
2002	Class 2	0.6964	0.8547	0.5582	0.4501	0.8124		0.1969	0.2719	0.0541	0.2321
2002	Class 3	0.0557	0.0757	0.0468	0.0635	0.0734	0.1969		0.5329	0.5914	0.8664
2003	Class 1	0.1844	0.2632	0.1442	0.1524	0.2435	0.2719	0.5329		0.3782	0.7081
2003	Class 2	0.0038	0.0044	0.0036	0.0073	0.0048	0.0541	0.5914	0.3782		0.4186
2003	Class 3	0.0457	0.0578	0.0409	0.0624	0.0581	0.2321	0.8664	0.7081	0.4186	

(n) EMUC where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		0.8679	0.9592	0.9130	0.0057	0.0039	0.4555	0.4607	0.2058	0.8976
2001	Class 2	0.8679		0.9136	0.9590	0.0040	0.0026	0.4737	0.4504	0.1828	0.9293
2001	Class 3	0.9592	0.9136		0.9807	0.0033	0.0021	0.5017	0.4589	0.1762	0.9526
2001	Class 4	0.9130	0.9590	0.9807		0.0062	0.0046	0.3615	0.4088	0.1942	0.7389
2002	Class 1	0.0057	0.0040	0.0033	0.0062		0.8651	0.1411	0.1246	0.1812	0.0134
2002	Class 2	0.0039	0.0026	0.0021	0.0046	0.8651		0.1423	0.1464	0.2877	0.0110
2002	Class 3	0.4555	0.4737	0.5017	0.3615	0.1411	0.1423		0.8518	0.7024	0.3040
2003	Class 1	0.4607	0.4504	0.4589	0.4088	0.1246	0.1464	0.8518		0.5391	0.4445
2003	Class 2	0.2058	0.1828	0.1762	0.1942	0.1812	0.2877	0.7024	0.5391		0.2597
2003	Class 3	0.8976	0.9293	0.9526	0.7389	0.0134	0.0110	0.3040	0.4445	0.2597	

(o) CRAN where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		0.9996	0.9978	0.9905	0.9993	0.0466	0.8415	0.9983	0.9993	0.9992
2001	Class 2	0.9996		0.9697	0.9956	0.9848	0.0333	0.7093	0.9440	0.8948	0.9902
2001	Class 3	0.9978	0.9697		0.9590	0.9950	0.0379	0.7646	0.9839	0.9842	0.9960
2001	Class 4	0.9905	0.9956	0.9590		0.9978	0.0401	0.7978	0.9939	0.9962	0.9979
2002	Class 1	0.9993	0.9848	0.9950	0.9978		0.0320	0.5297	0.9755	0.9733	0.9094
2002	Class 2	0.0466	0.0333	0.0379	0.0401	0.0320		0.0976	0.0455	0.0371	0.0240
2002	Class 3	0.8415	0.7093	0.7646	0.7978	0.5297	0.0976		0.6861	0.6933	0.3365
2003	Class 1	0.9983	0.9440	0.9839	0.9939	0.9755	0.0455	0.6861		0.8485	0.9886
2003	Class 2	0.9993	0.8948	0.9842	0.9962	0.9733	0.0371	0.6933	0.8485		0.9870

2003	Class 3	0.9992	0.9902	0.9960	0.9979	0.9094	0.0240	0.3365	0.9886	0.9870
------	---------	--------	--------	--------	--------	--------	---------------	--------	--------	--------

(p) GALA where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		0.9205	1.0000	1.0000	0.1671	0.9996	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
2001	Class 2	0.9205		0.8349	0.7647	0.1677	0.4127	0.5948	0.8851	0.4460	0.6684
2001	Class 3	1.0000	0.8349		1.0000	0.1177	0.9955	0.9998	1.0000	0.9999	1.0000
2001	Class 4	1.0000	0.7647	1.0000		0.0942	0.9857	0.9959	1.0000	0.9993	1.0000
2002	Class 1	0.1671	0.1677	0.1177	0.0942		0.0714	0.0651	0.1420	0.0471	0.0721
2002	Class 2	0.9996	0.4127	0.9955	0.9857	0.0714		0.9027	0.9986	0.6943	0.9550
2002	Class 3	1.0000	0.5948	0.9998	0.9959	0.0651	0.9027		1.0000	0.9696	0.9313
2003	Class 1	1.0000	0.8851	1.0000	1.0000	0.1420	0.9986	1.0000		1.0000	1.0000
2003	Class 2	1.0000	0.4460	0.9999	0.9993	0.0471	0.6943	0.9696	1.0000		0.9915
2003	Class 3	1.0000	0.6684	1.0000	1.0000	0.0721	0.9550	0.9313	1.0000	0.9915	

(q) PASI where hydrographic class were distributed

2001	Class 1		1.0000	0.9973	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.5020	0.0005
2001	Class 2	1.0000		0.9933	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.4421	0.0004
2001	Class 3	0.9973	0.9933		0.9591	0.9016	0.9833	0.7765	0.6070	0.1706	0.0007
2001	Class 4	1.0000	1.0000	0.9591		1.0000	1.0000	0.9999	0.9981	0.3092	0.0003
2002	Class 1	1.0000	1.0000	0.9016	1.0000		1.0000	0.9916	0.9835	0.2383	0.0002
2002	Class 2	1.0000	1.0000	0.9833	1.0000	1.0000		1.0000	0.9998	0.3776	0.0003
2002	Class 3	1.0000	1.0000	0.7765	0.9999	0.9916	1.0000		0.8702	0.1705	0.0001
2003	Class 1	1.0000	1.0000	0.6070	0.9981	0.9835	0.9998	0.8702		0.1431	0.0002
2003	Class 2	0.5020	0.4421	0.1706	0.3092	0.2383	0.3776	0.1705	0.1431		0.0205
2003	Class 3	0.0005	0.0004	0.0007	0.0003	0.0002	0.0003	0.0001	0.0002	0.0205	

Table 7. The p- values of Newman –Keuls post hoc for micronektonic species according to [DO] minimum class 0-500 m (mL L⁻¹): class 1= 0.07 mL L⁻¹- 0.20; class 2= 0.20- 0.40 mL L⁻¹; class 3=0.40- 0.60 mL L⁻¹ (bold italic print: significant differences p<0.05)

minimum DO class (0-500m)	Class 1	Class 2	Class 3	Mean	N
(a) <i>Vinciguerria lucetia</i> where DO minimum were distributed					
Class 1		0.0074	0.0054	0.5944	27
Class 2	0.0074		0.8194	1.8385	13
Class 3	0.0054	0.8194		1.7441	108
(b) <i>Leuroglossus stilbius</i> where DO minimum were distributed					
Class 1		0.1123	0.1487	0.0456	27
Class 2	0.1123		0.0069	0.0892	13
Class 3	0.1487	0.0069		0.0058	108
(c) <i>Diogenichthys laternatus</i> where DO minimum were distributed					
Class 1		0.9490	0.0182	0.0037	27
Class 2	0.9490		0.0080	0.0177	13
Class 3	0.0182	0.0080		0.5981	108
(d) <i>Lampanyctus idostigma</i> where DO minimum were distributed					
Class 1		1.0000	0.0435	0.0000	27
Class 2	1.0000		0.1077	0.0000	13
Class 3	0.0435	0.1077		0.2694	108
(e) Enoploteuthidae where DO minimum were distributed					
Class 1		0.5352	0.0051	0.0104	27
Class 2	0.5352		0.0123	0.0708	13
Class 3	0.0051	0.0123		0.3146	108
(f) <i>Euphausia mucronata</i> where DO minimum were distributed					
Class 1		0.7609	0.0231	0.2185	27
Class 2	0.7609		0.0200	0.3315	13
Class 3	0.0231	0.0200		1.1961	108

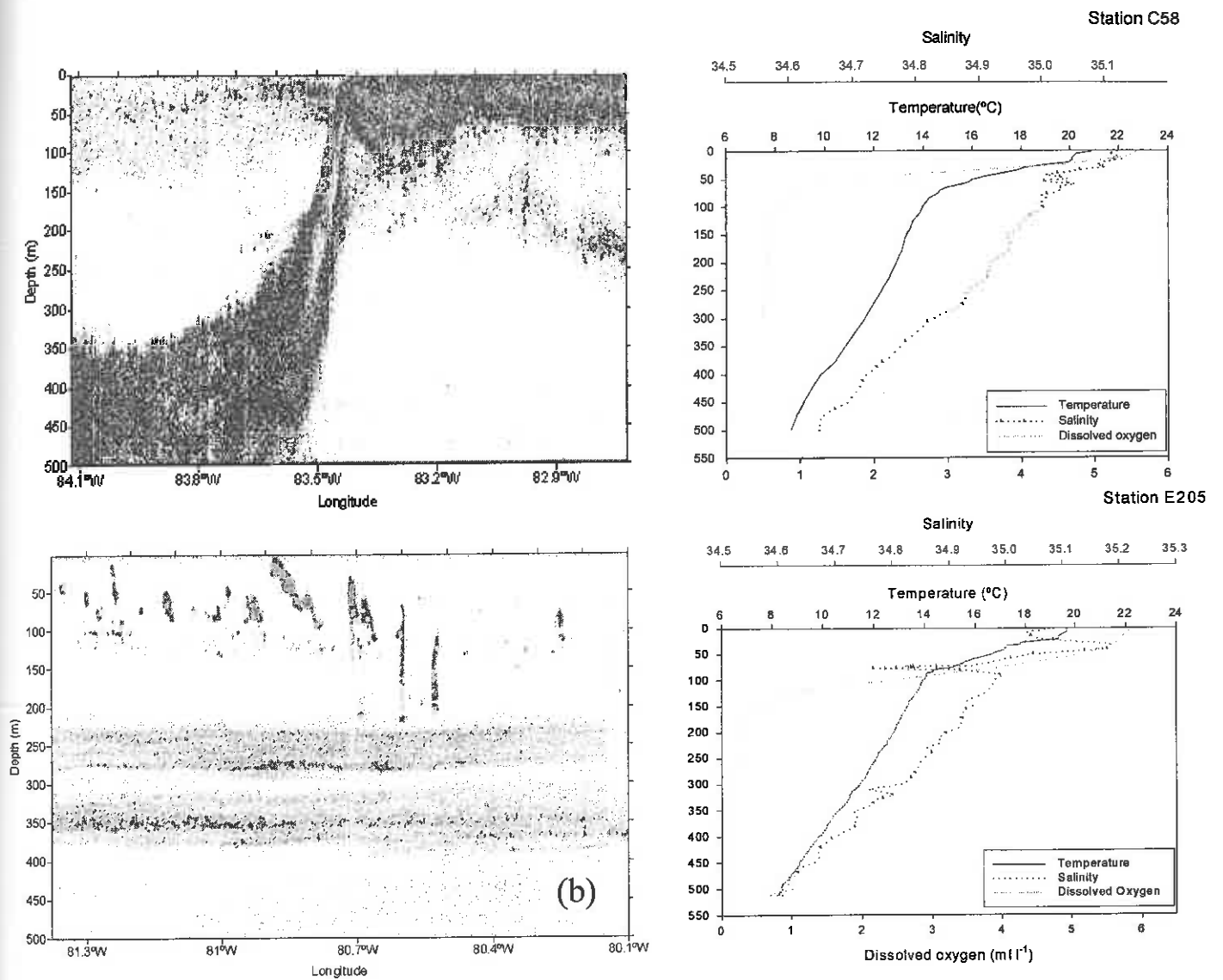


Fig 4. Acoustic images of micronektonic SSL's diel vertical migration related to hydrographic profiles of temperature, salinity and dissolved oxygen registered in C58 station (Chimbote) and E 205 station (Callao). (a) Night-time: upward migration micronekton, (b) Daytime: atypic aggregative behavior of *Vinciguerria lucetia* in surface, myctophids and euphausiid in midwater associated to strong OMZ.

3.3.- Manuscrito 3: Rosas R, R Tafur, A Alegre, R Castillo, RM Cornejo, C Salinas & P Sánchez (accepted) Trophic relationships between jumbo squid *Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835 and the mesopelagic fish *Vinciguerria lucetia* Garman, 1899 in the Humboldt Current System of Peru. *Scientia Marina*.

En este estudio se obtienen evaluaciones acústicas para estimar la distribución y biomasa del calamar gigante *Dosidicus gigas* y el pez luminoso *Vinciguerria lucetia* en el Sistema de la Corriente de Humboldt del Perú durante 2007 y 2008. Un total de 937 ejemplares de calamares fueron capturados para análisis de contenido estomacal. La dieta del calamar gigante estuvo dominada por peces, siendo el pez mesopelágico *Vinciguerria lucetia* el principal componente seguido por los peces mictófidios nictoepipelágicos *Diogenichthys laternatum* y *Myctophum nitidulum*. Estimación de la biomasa acústica de estas especies presentaron que *Vinciguerria lucetia* es uno de los principales componentes en las estructuras agregativas oceánicas en el sistema de la Corriente de Humboldt del Perú, presentando patrones de distribución y movimientos fuertemente relacionados al calamar gigante (movimientos migratorios). Estas relaciones tróficas promueven un incremento de la biomasa de calamar gigante que es resultado de un patrón similar en *Vinciguerria lucetia*, propiciando un efecto trófico positivo en el ecosistema oceánico.

Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerra lucetia*) in the Humboldt Current System off Peru

RIGOBERTO ROSAS LEIS¹, RICARDO CAJER-JIMENEZ², ANA R. ALEGRE NORZA³,
PEDRO R. CASTILLO VALDERRAMA², ROBERTO M. CORNELIO URBINA⁴,
CESAR A. SALINAS ZAVALA¹ and PILAR SANCHEZ¹

¹Instituto de Ciencias del Mar (ICM-CSIC), Program Marino de la Barceloneta, S/N, 08003 Barcelona, Spain
E-mail: rigoberto@icm.csic.es

²Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Esquina Garmans con General Valle s/n, Chusquea, Callao, Perú

³Programa de Doctorado en Oceanografía, Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160C,
Concepción, Chile

⁴Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. Mar Bismayo 195, Colonia Playa, Pdo de Santa Rita,
La Paz, B.C.S., México

SUMMARY: Acoustic surveys for assessing the biomass and distribution of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerra lucetia*) were carried out in the Humboldt Current System of Peru in 2007 and 2008. At the same time, 937 jumbo squid were caught and their stomach contents analyzed. The diet of the jumbo squid was dominated by mesopelagic fish. The 60th component of their diet was *V. lucetia* and the second component was the mysidophid fish *Diogenichthys labroniana*. Acoustic biomass estimates of these species show that *V. lucetia* is an important component in aggregative assemblages in the Humboldt Current System of Peru and its distribution and movements are closely related to the migratory movements of the jumbo squid. The trophic relationship observed between *D. gigas* and *V. lucetia* promotes an increase in jumbo squid biomass and has a positive receptor effect on the ocean ecosystem.

Keywords: jumbo squid, *Dosidicus gigas*, *Vinciguerra lucetia*, trophic relationships, acoustic method, Humboldt Current.

RESUMEN: Estudios acústicos sobre la biomasa y distribución de la calamar gigante (*Dosidicus gigas*) y el pez lucetiano (*Vinciguerra lucetia*) en el sistema de la corriente de Humboldt de Perú. — La biomasa de calamar gigante (*Dosidicus gigas*) y el pez lucetiano (*Vinciguerra lucetia*) se obtuvieron a partir de detecciones acústicas en la Corriente de Humboldt de Perú durante 2007 y 2008. Simultáneamente, 937 calamares fueron capturados y se les analizó el contenido estomacal. La dieta de *D. gigas* estuvo dominada por peces, siendo *V. lucetia* el principal componente y un segundo lugar el micelofido *Diogenichthys labroniana*. A partir de la evaluación de la biomasa de ambas especies, estimada por el método acústico, se observó que *V. lucetia* es uno de los principales componentes en el sistema de la Corriente de Humboldt de Perú y sus patrones de distribución y movimientos espacio-temporal están fuertemente relacionados a los desplazamientos migratorios del calamar. Estas relaciones tróficas promueven un incremento de la biomasa de *D. gigas* que es resultado de un patrón similar en *V. lucetia*, lo que representa un efecto receptor positivo en el ecosistema oceánico.

Palabras clave: calamar gigante, *Dosidicus gigas*, *Vinciguerra lucetia*, relaciones tróficas, método acústico, corriente de Humboldt.

INTRODUCTION

The jumbo squid *Dosidicus gigas* (Obigny, 1835) is a voracious predator that attacks a great va-

riety of prey, including fish, crustaceans and other invertebrates (Ehrlén et al., 1986; Muela and Sosa-Nishizaki, 2003; Markaida et al., 2008). It is considered an important organism in the ecosystem due

in its voracity and its tendency not to feed selectively (Markaida and Sosa-Nishizaki, 2003). It has become an important commercial resource in the eastern Pacific Ocean. In Peru the jumbo squid fishery has been one of the most important fisheries since 1990 (Yamashiro *et al.*, 1998; Markaida and Sosa-Nishizaki, 2003; Rosas-Luis *et al.*, 2008; Keyl *et al.*, 2009). This species feeds mainly at night, but there are reports of jumbo squid feeding during the day in the California Current System of Mexico (Markaida and Sosa-Nishizaki, 2003; Rosas-Luis *et al.*, 2008) and in the Humboldt Current System of Peru (Alegre-Narza, personal observations, 2010), which shows that the species carries out both vertical (Gilly *et al.*, 2006) and horizontal migrations (Markaida *et al.*, 2005).

In the Humboldt Current System of Peru, upwelling events on the coast result in high concentrations of primary and secondary production that are exploited by *D. gigas* and other species such as mesopelagic fish. A remarkable feature of mesopelagic fish, such as the lanternfish (*Myxopholidae*) and lightfish (*Photichthyidae*), is that they perform extensive vertical migrations and form dense patches. Vertical migration is one of the most widespread patterns of animal behaviour in mesopelagic zones (Frank and Widley, 2002), and influences the life histories of non-migrating and migrating fish and cephalopods (mainly the jumbo squid) and the feeding behaviour and spatial distribution patterns of predators (Rouchina, 1983; Benoit-Bird and Au, 2002; Bertrand *et al.*, 2002). Aggregations, densities and the geographic distribution of species can be quantified and mapped by acoustic methods, such as sound scattering layers (Lapke and Ivanov, 1994; Lur *et al.*, 2000; Cornejo and Kappelmann, 2005). This is very useful for estimating the abundance of marine organisms. Data from acoustic surveys can also provide biological information, such as spatial distribution patterns and migratory movements. These methods have therefore been used to study the predator-prey relationship when species are well discriminated (Miyashita *et al.*, 2004). For *D. gigas*, the acoustic method has been standardized and acoustic detection has frequently been used to estimate biomass in Mexico and Peru (Benoit-Bird *et al.*, 2008). However, acoustic detection of the lightfish (*Visigueria lucetta* Günther, 1891) is always compared with hauls that are monitored and controlled by an acoustic net-recorder (Marchal and Lehoucq, 1996; Cornejo and Kappelmann, 2005).

Obsolobus gulosus is an important commercial resource and like *V. lucetta*, it is important to marine ecology. *V. lucetta* is one of the most abundant species of mesopelagic fish in the eastern Pacific Ocean both in tropical and warm waters (Ahlinstrom, 1968), and it has been reported in studies on the feeding habits of squid (Schemmmlow, 1986; Schemmmlow, 1989; Markaida and Sosa-Nishizaki, 2003; Markaida, 2006; Rosas-Luis, 2007). Due to the abundance of *D. gigas*, its feeding behaviour and its importance as a fishery resource, and also the dynamics and abundance of *V.*

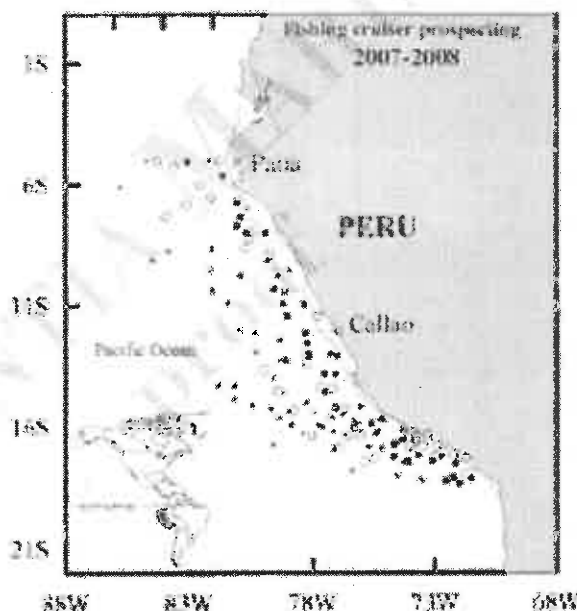


Fig. 1. Pacific Ocean off Peru, principal areas of jumbo squid fishing in the Humboldt Current System (fishing effort prospecting): * March 2007, * June-July 2008 and * November-December 2008.

lucetta, the objective of this study was to determine the trophic relationship between *D. gigas* and *V. lucetta* in the pelagic ecosystem in the southeast Pacific Ocean off Peru (Fig. 1), based on the data analysis of acoustic measurements, midwater trawl fishing and stomach content analyses in 2007 and 2008.

MATERIALS AND METHODS

Biological data

Three bio-acoustic surveys were carried out by the Instituto del Mar del Perú (IMARPE) aboard the R/C *Humboldt* and *Jose Gálvez Balboa* in the Humboldt Current System off Peru in March (summer) of 2007 and June-July (autumn-winter) and November-December (spring) of 2008.

Jumbo squid were caught, measured and the stomach contents were sampled. Haul structures and baskets of fish, cephalopods and crustaceans were used to identify prey in 820 stomachs, while 108 stomachs were empty. The stomach contents were passed through a 500 μ m mesh sieve in the Tropic Ecology Laboratory of IMARPE. Observations were made under a binocular microscope (60-120 \times) over a black and white background to aid identification.

Hair structures were identified by consulting the work of Fitch and Brownell (1968), and García-Godoy (2001) for fish, Wolf (1994) for cephalopods, Newell (1963) and Mendes (1981) for crustaceans and Abasco and Valdivieso (1987) for molluscs.

Frequency of occurrence and numeric and gravimetric methods were used to quantify the diet. The

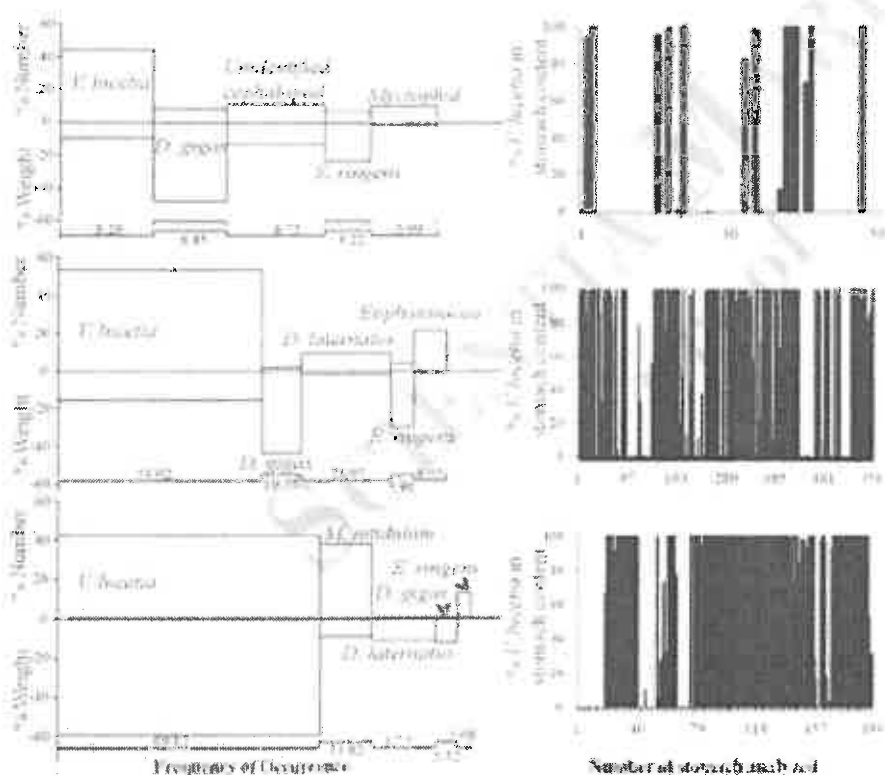


FIG. 2. Left: Composition by percentage number (%N) and weight (%W) (vertical axis) and frequency of occurrence (FO; horizontal axis) of the main prey found in the stomach contents of jumbo squid collected in the Humboldt Current System off Peru (March 2007, June–July 2008 and November–December 2008). Right: Prevalence of *E. lucifera* found in the stomach contents of jumbo squid.

frequency of occurrence (FO) was calculated as the percentage of jumbo squid that fed on a certain prey, the number (%N) was the number of individuals of a certain prey in relation to the total number of individual prey, and the weight (%W) was defined as the weight of a certain prey in relation to the total weight of all the prey (Cuddeford 1977).

Graphs of the index of relative importance (IRI) were plotted to illustrate the diet compositions obtained from scientific cruises (Pipkas *et al.* 1974) (Fig. 2). The most important prey according to the IRI were included in the plots. $IRI = (\%N + \%W) \times FO$.

Acoustic data

Acoustic data were collected with a Simrad EK60 dual frequency omnidirectional scientific echosounder that consisted of split-beam transducers of 38 and 120 kHz mounted on the ship's hull, which were calibrated prior to the survey using standard procedures (Coste *et al.* 1987). The data were processed with Echoview (Simmonds and MacLennan 2005). The water column was investigated down to depths of 500 m. Figure 3 shows the acoustic survey area and the 11 parallel transect lines. Each transect line crossed the continental shelf to the oceanic zones (about 300 nautical miles from

the shore), where sea depths range from 5 to 500 m. A daytime survey (from 1 h after sunrise to 1 h before sunset) and a night-time survey (from 1 h after sunset to 1 h before sunrise) were conducted for each transect line within 24 h.

For mesopelagic fish, acoustic detection with a -70 dB threshold was applied to minimize bias due to noise from other mesopelagic fish. With this threshold, the nautical area backscattering coefficients were recorded along survey tracks at perpendicular elementary distance sampling units of 1 nautical mile each. The result can be considered to represent the biomass of mesopelagic fish (Bertrand *et al.* 1999; MacLennan *et al.* 2002). Sometimes several species were found in mixed concentrations so that the marks on the echogram from each species could not be distinguished. The echogram shows that the echo signals can provide data about a group of mixed species as one category, but not about the individual species. However, it is possible to make further divisions to species-level by referencing the composition of the trawl catches (Nakaya and Dommasnes 1975). To support this process, organism samples were collected at the same time by net-closing pelagic trawls (length: 55 m, mesh codend: 15 mm). Commercial midwater trawls were used to determine the taxonomic composition of the mesopelagic fish to

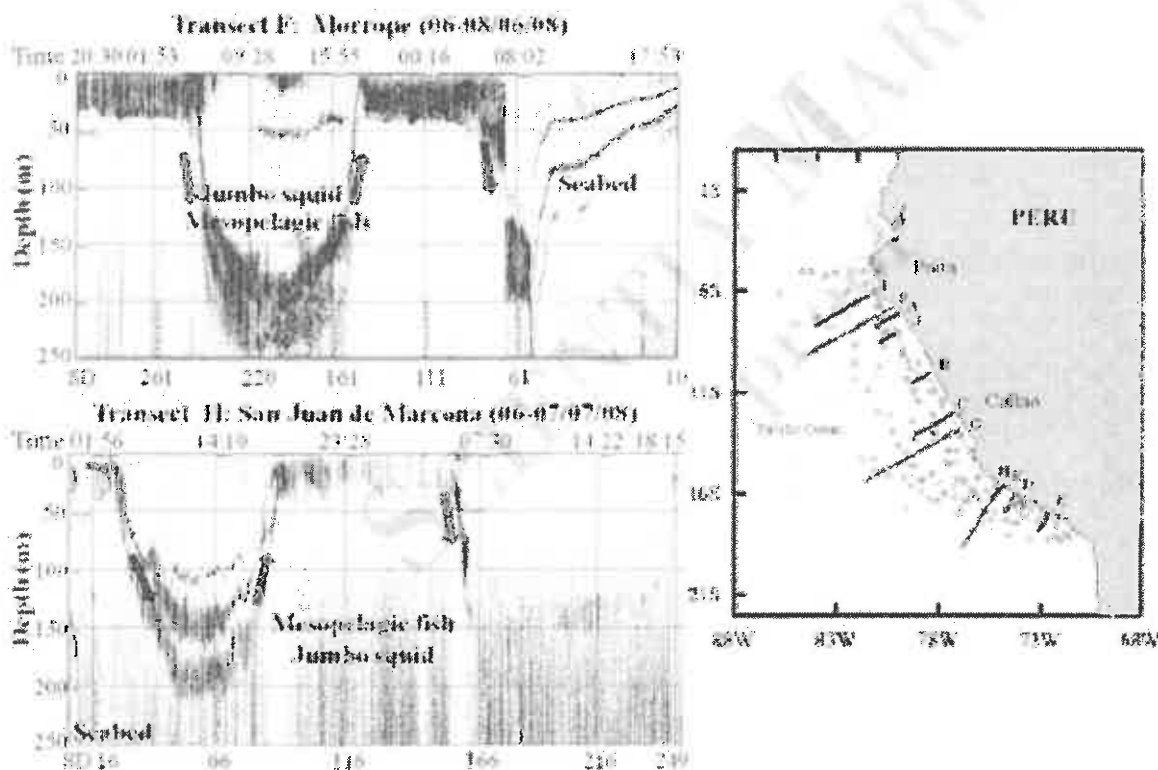


Fig. 3. Acoustic detection of *V. laccina* and *D. gigas* in 2007 and 2008 in the Humboldt Current System off Peru. Transects A, B, C, D and E were completed in March 2007, F, G and H in June-July 2008, and I and J in November-December 2008. SD, station distance in nautical miles. Vertical movements of jumbo squid and *V. laccina* were clearly detected in the echograms of transects E and H.

the water column according to the distribution of the sound scattering layers (SSLs) observed on the echo sounder. Acoustic backscatter energy was detected in up to four layers of 50 m intervals (5 to 220 m) during the nighttime and up to ten layers (5–500 m) during the daytime.

The nautical-range backscattering coefficients (S_N) were calculated for each track for cells in which fish were present (S_{Nf}), which is an index of fish density. We used the following expression for calculating the biomass:

$$Biomass = C \cdot A \cdot S_{Nf} \\ C = C_0 (1000)^{\alpha_1} \\ \alpha_1 = 17 (R^{270})^{\alpha_2} \\ TS_{Nf} = TS - 10 \log (area / 1000)$$

V. laccina: $TS = 20 \log L - 79.96$ (dB), $L = 3.5$ to 9.5 cm (Gutierrez and Herrera, 1998)

D. gigas: $TS = 20 \log L - 92.82$ (dB), $L = 65.5$ to 93.5 cm (Castillo and Gonzales, 2000)

D. gigas: $TS = 20 \log L - 86.17$ (dB), $L = 22$ to 38 cm (Castillo and Gonzales, 2000)

where:

TS = target strength, specific to each species.

$\langle S_N \rangle$ = nautical coefficient average of dispersal area (m^2), coefficient average of isoparabolic area (m^2) (isoparabolic area (m^2))
 α_1 = retrodispersed acoustic section (kg)
 C_0 = instrumental constant of echosounder.
 α_2 = weight average of species (g)
 L = body length of a scatterer (normally this is the total length for fish, and dorsal mantle length for squid)
 C = acoustic constant

Consumption of *V. laccina*

The percentage of *V. laccina* in the total stomach contents of each jumbo squid was calculated and plotted to show the trophic relationship between these two species. To estimate the consumption rate (Q_i) of *V. laccina* by *D. gigas*, we determined three parameters: (1) the biomass of the predator (B_i); (2) the consumption/biomass relationship of the predator (Q/B_i) [taken from Aburto-Munoz *et al.* (2005)]; and (3) the diet composition (DC_i) of the prey (i) in the stomach contents of the predator (j). The following expression was used to calculate the consumption rate:

$$Q_i = \sum_{j=1}^n B_j (Q/B_j) DC_{ij}$$

TABLE 1. – Summary data of jumbo squid collected in the Humboldt Current system of Peru in 2007–2008

Fishing cruise prospecting	Date	Female	Sex Male	Unknown	Total	Mantle length (cm)
Bio. Olaya 0702-04	March 3-10	37	29	2	61	13.5–81.5
Bio. Humboldt 0805-07	June 4–July 12	546	313		839	6.7–103.5
Bio. Humboldt 0811-12	November 9–December 18	98	114	7	217	3.2–101.0
Total		472	456	9	937	3.2–103.5

RESULTS

A total of 937 jumbo squid was sampled (472 females, 456 males and 9 unknown). The dorsal mantle length (ML) was measured and ranged in size between 3.2 and 103.5 cm (Table 1). The most usual size of males and females was 10 to 30 cm ML, and large jumbo squid (>70 cm ML) were observed on all research cruises.

Diet description

The stomach contents of *D. gigas* revealed two main groups: fish and molluscs (mainly cephalopods). Fish were found in practically every stomach (81.62% FO) in 2008 and (18% FO) 2007, and were the most important group in both years. The index of relative importance (IRI) was used to determine the importance of each group in the diet of *D. gigas*. In 2007 fish and cephalopods (Teuthida) were the most important groups and we observed that *D. gigas* fed primarily on these two groups (Fish IRI=1841, Teuthida=1238). The situation changed drastically in 2008, when jumbo squid were found to feed mainly on fish (Fish IRI=2705.82 and Teuthida=852.5). *V. lucetia* was the main item in the jumbo squid diet. In 2007 it accounted for 44.1% IRI=445.4, and in 2008 it was present in over half of the samples (54% and 69.12% FO) and accounted for 53.3% and 42.6% IRI=3734 and 7023). The second most important fish was the myctophid *Myctophium notidulum*, which was present in both years, and showed particularly high values in November–December 2008 (IRI=651). Another myctophid in the squid's diet was *Diogenichthys labridactis*, which was only present in 2008 (IRI 268 and 199) (Table 2).

Cephalopods were next in importance, and were found in 19.4% of stomachs in 2007 and 10.8%, and 5.53% in 2008, and accounted for 19.4% of the prey in 2007 and 4.62% and 0.77% in 2008. *D. gigas* was the main item in the group as it was found in 6.45% of samples in 2007 and accounted for 8.24% of prey (IRI= 364.3). In 2008 its importance in the diet declined (IRI=479.7 and 69.7) (Table 2).

Other groups were present in the diet such as the crustaceans: *Pleuroncodes monodon*, pteropods and protists but they were not significant (IRI less than 35) (Table 2).

The stomach samples collected represent the climatic seasons of Peru: March (summer), June–July (autumn–winter) and November–December (spring). *D. gigas* mainly fed on *V. lucetia* in the three seasons (Fig.

2), and the importance of this fish increased throughout the year (IRI summer= 445.4, autumn–winter= 3734 and spring= 7023.2) (Fig. 2, spelling bars). The diet of *D. gigas* did not vary over the year, and we always found the same prey groups (fish, cephalopods and crustaceans); however, the frequency of occurrence of these groups varied in the two years (Table 2).

Acoustic observation of the distribution patterns of *D. gigas* and *V. lucetia*

Typical echograms at 38 and 120 kHz (Fig. 3) allowed us to explain the distribution patterns and the aggregative behaviour of *D. gigas* and *V. lucetia* in the Humboldt Current System of Peru. We observed the daily vertical migration of mesopelagic fish distributed in the sound scattering layers. The midwater trawls indicated that these acoustic structures were formed mainly by micro-nektonic organisms such as *V. lucetia*. In the summer 2007, *D. gigas* was detected at depths of between 2 and 215 m, and it was observed interacting with *V. lucetia* (Fig. 3). The distribution of the two species was similar at between 26 and 290 nautical miles (nm) from the seashore. Both species came close to the surface water at night, and migrated to deeper waters during the day. Biomass detection of these species with acoustic methods showed *V. lucetia* to be a principal component of the mesopelagic system, and its movements were related to those of *D. gigas*.

Transsect F and H in Figure 3 show important interaction between *D. gigas* and *V. lucetia* in 2007 and 2008. The echograms were plotted during day and night. The vertical migration of the two species is the main component of the echogram; during the day, they occupied deeper waters from 120 to 300 m depth and at sunset they returned to surface water. Generally, *D. gigas* and *V. lucetia* shared the same distribution range at the same times. In the northern area at night they were detected in two areas (257–300 nm and 60–160 nm) near the surface water and at 50 m depth, whereas in the day the distribution was between 160 and 250 nm in deeper water (155–250 m depth) (Transsect F). The same day–night pattern was found in the southern area, but the distribution of the two species was between 20 and 160 nm (Transsect H).

Consumption of *V. lucetia* by *D. gigas*

Table 3 shows the acoustic biomass estimates of *D. gigas* and *V. lucetia* obtained in 2007 and 2008. Ac-

TABLE 3. — Acoustic biomass estimation of jumbo squid and *V. lucetia*, and estimated consumption of *V. lucetia* by *D. gigas* between 2007 and 2008. Q/B of jumbo squid = 5.8, taken from Alvarez-Muñoz *et al.* (2006).

Fishing cruise or suspending	DC _j	Hydroacoustic biomass <i>D. gigas</i> (t)	<i>D. gigas</i> predation on <i>V. lucetia</i> (t)	Hydroacoustic biomass <i>V. lucetia</i> (t)	Estimation of predation by jumbo squid on <i>V. lucetia</i> biomass %
2007 02-03	0.09	123173.3	62570.1	564949.9	10.51
2008 05-07	0.15	71738.8	57084.0	2448645.2	23.31
2008 11-12	0.59	154047.0	481704.9	8237821.4	5.79

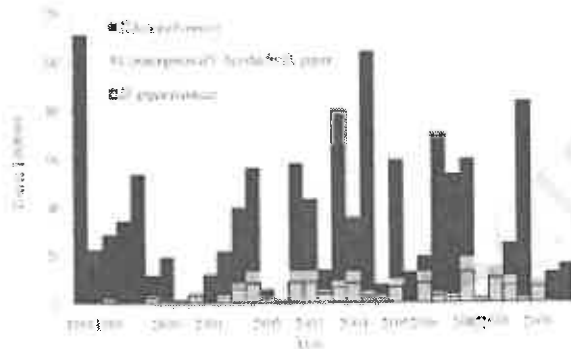


FIG. 4. — Acoustic biomass estimates of *D. gigas* and *V. lucetia* in the Humboldt Current System off Peru, and estimates of jumbo squid consumption on *V. lucetia*.

According to the Q/B and the diet of *D. gigas*, predation on *V. lucetia* by *D. gigas* was of the order of 5% to 24% of the biomass estimate. The greatest predation impact by *D. gigas* was in 2008 with 23.3%, which means that the jumbo squid consumed 570 084 tons of *V. lucetia*. We averaged the diet consumption values (DC_j = 0.30), and using this value an estimate of jumbo squid consumption was made for 1998 to 2009 (Fig. 4). We should also highlight that there was a positive correlation between the biomass estimates of *D. gigas* and *V. lucetia*. Accordingly, there was a moderate correlation throughout the entire series from 1999 to 2009 with an r^2 of 0.34 (90% confidence limits, $P = 0.05$). The biomass estimates of *D. gigas* and *V. lucetia* for 2007 and 2008 were used to contrast the trophic relationships. The regression value was less than the complete series ($r^2 = 0.28$) but in both cases the regression values were positive. This shows that there is a moderate relation between *D. gigas* and the biomass of *V. lucetia*, which is expressed in the diet of the squid.

DISCUSSION

Jumbo squid sampled in 2007 and 2008 showed typical trophic behaviour: they fed on fish, cephalopods and crustaceans, and discarded the cannibalism. In general, studies on the feeding behaviour of jumbo squid are influenced by fishing activity because jumbo squid nibble fishery products, which has led to misconceptions about its feeding activity (Nigmatullin *et al.*, 2001; Murakida and Sasa-Nishizaki, 2003; Murakida, 2006; Ruiz-Casely *et al.*, 2006; Field *et al.*, 2007; Rosas-Luis, 2007; Murakida *et al.*, 2008). However, when

the data come from scientific sources, the results are more reliable: cannibalism is reduced or absent (Rosas-Luis, 2007), which is also reflected in this study. Samples of jumbo squid were taken on fishing cruises and the stomach contents were immediately frozen to preserve the tegument, scales and otoliths, which are the main structures used for identifying prey. The main group in the diet of the jumbo squid was found to be mesopelagic fish and the principal prey was the light fish *V. lucetia*.

The acoustic biomass estimates made for *D. gigas* and *V. lucetia* are considered realistic because the target strengths were contrasted *in situ* with jig sampling of squid and fish trawls for *V. lucetia*. It is possible for acoustic signals to be misinterpreted, however different ways of obtaining the best signal for squid have been contrasted and it has been shown that the squid length is the best factor for obtaining the best target strength estimate (Castillo and Genzoles, 2000; Benoit-Biad *et al.*, 2008). In fact, other considerations can modify the final biomass values (sex proportion, maturity stage and size) but the error is not significant (Soule *et al.*, 2010). In mesopelagic fish is more difficult to identify the acoustic signal because different fish aggregate at the same time. However, in order to correctly estimate biomass the values obtained with the acoustic method can be contrasted with net trawls, in which the collected organisms are identified and analyzed. This provides a tool for verifying the fish composition in the water column (Marchal and Lebourges, 1996; Cornejo and Koppelman, 2006). Both *D. gigas* and *V. lucetia* form aggregations. This characteristic and acoustic detection supported the hypothesis of a strong relationship between these two species, which is reflected in the jumbo squid's feeding activity (Fig. 2) and the vertical migrations shown in the echograms (Fig. 3).

Trophic relationships between *D. gigas* and *V. lucetia* are evident during the day and night and *D. gigas* probably feeds on *V. lucetia* in deeper waters. Alvarez *et al.* (2004) carried out experimental fishing with semipelagic trawls for lightfish and recorded large catches of jumbo squid. In research surveys of pelagic resources carried out by IMARPE, the jumbo squid catches also coincided with the detection of mesopelagic fish layers. The acoustic biomass estimates and echogram signals of *D. gigas* and *V. lucetia* in the water column suggest a close relationship between prey and predator, as the estimated distribution of jumbo squid near and offshore the continental shelf break overlapped with that of *V. lucetia*. During the night, *D. gigas* was near

the surface water dominated by *V. lucaria* (Fig. 3). They were together until the first hours of the day when both *V. lucaria* and *D. gigas* migrated to mid- and deeper water. They were in the same water layer during the day and returned to the surface water in the first hours of the night. This trophic relationship is reflected in the stomach content analysis of the squid, in which *V. lucaria* was the main component (Fig. 2). Evidently, jumbo squid prey on other species, such as the Peruvian anchovy (*E. ringens*) and other Mysceplids, which were present in the stomach contents at the same time as *V. lucaria*. However, their abundance in the ecosystem is probably lower than that of *V. lucaria*. Moreover, that *V. lucaria* and *D. gigas* migrate to deeper waters during the day (migratory behaviour: Markaida *et al.*, 2005; Gilj *et al.*, 2006) and it is the factor that determines the dominance of *V. lucaria* in the squid's stomach contents.

Based on the stomach content analysis of *D. gigas* and the acoustic detection we can infer that *V. lucaria* was the main component of the jumbo squid's diet in 2007 and 2008 in the Humboldt Current System off Peru. As mesopelagic fish are important components of oceanic ecosystems, they are abundant and have a wide distribution in the ocean (Mitsunori *et al.*, 1976). These characteristics of the group are evident in *V. lucaria*, one of the most important fish in the Humboldt Current System of Peru. It is found between 5° and 18°S and can dominate the total catch in up to 68% of scientific cruises (Cornejo and Koppelman, 2006). This dominance is expressed in other parts of the ocean. In the eastern tropical and subtropical Pacific this species has the third largest biomass after the northern anchovy *Engraulis mordax* and the Pacific hake *Merluccius productus* (Smith and Moser, 1988). The acoustic biomass estimates of *V. lucaria* and *D. gigas* made in the Humboldt Current System off Peru since 1988 show that there is a relation between the two species (Fig. 4). When there is a high biomass of *V. lucaria*, *D. gigas* has been observed to focus its feeding on this species (Table 3). Like other cephalopods, jumbo squid do not feed selectively, which causes direct impacts on the biomass of the most abundant species present in the same water layer. Therefore, the importance of the prey species lies in its ability to support jumbo squid predation.

V. lucaria is a species with dynamic development that promotes rapid population growth, which is reflected in a high abundance and wide distribution in the ocean. If trophic relations in the ocean ecosystem are influenced by the distribution and abundance of prey groups and *V. lucaria* is an important mesopelagic component of this ecosystem, then it can maintain the biomass of different predators, even *D. gigas*. Due to these trophic relationships, an increase in *D. gigas* biomass may be the result of a similar increase in biomass in *V. lucaria*, which promotes a positive trophic effect as well as the development of other species in the ecosystem.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the Instituto del Mar del Perú (IMARPE) for the acoustic data and trophic ecology analyses. Thanks to Katherine Stanchouse and Mark Bray for their support and observations on the English version, Carmen Yamashiro and Verónica Blaskovic for their support and orientation in marine research in Peru, and Paula Belmar Zapata for her observations on the final version. This article is partly based on the PhD thesis in Marine Science of Rigoberto Rosas Luis. His doctoral degree is supported by CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México).

REFERENCES

- Alamo, V. and V. Yáñez-Villosos. — 1987. Una macrofauna multiespecífica benthopelágica en Perú. *Rev. Inst. Mar. Perú: Experimental ecology*, 2:65.
- Alamón, E. — 1968. Mesopelagic and bathypelagic fishes in the California Current region. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.* 15: 39–54.
- Alamón, E., H. Moser and M. Loati. — 1976. Development and distribution of larvae and early juveniles of the commercial lanternfish *Luvarus setiferus* (Günther) off the west coast of southern Africa with a discussion of phylogenetic relationships of the genus. *Bull. South Afr. Acad. Sci.* 75: 138–157.
- Alvarez, J., J. Salazar, J. Gómez, G. Chaves, J. Calderón, M. Takahashi, O. Wain and Y. Masahiro. — 2006. Efectos del aumento del tamaño de malla del cerco de la red peregrina en la captura de *Vinciguerra lucaria*. *Boletín Científico Interinstitucional, Instituto del Mar del Perú-Instituto Diego San Lorenzo Universidad, Peru*.
- Alvarez-Molina, R., L. Cabello and C. Garcia. — 2008. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) biomass off central Chile: Effects on Chilean hake (*Merluccius gayi*). *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.* 49: 153–166.
- Berret-Petit, K. and W. Au. — 2002. Target strength measurements of Hawaiian mesopelagic boundary community animals. *J. Acoust. Soc. Am.* 110: 817–819.
- Berret-Petit, K., W.F. Wiley, W.W. Au and B. Mate. — 2005. Controlled and uncontrolled echographs of the jumbo squid *Dosidicus gigas* and identification of potential acoustic scattering sources. *J. Acoust. Soc. Am.* 117: 3011–3028.
- Bertrand, N., R. Le Borgne and E. Jouan. — 1999. Acoustic characteristics of mesopelagic distribution in French Polynesia. *Mar. Fish. Prog. Ser.* 191: 127–140.
- Bertrand, N., F. Rueland and E. Jouan. — 2002. Tuna sound habits related to the mesopelagic distribution in French Polynesia. *Mar. Biol.* 140: 1073–1077.
- Collier, D.M. — 1977. Survival approaches to the feeding ecology of fishes. In: C.A. Simenstad and S.J. Lipsky (eds.), *Food web habits studies, 1st Pacific Northwest Technical Workshop Proceedings*, Astoria, OR, October 18–17, 1976, pp. 1–13. Washington Sea Grant, Univ. of Washington, Seattle, WA.
- Cornejo, R. and A. González. — 2006. Mediciones acústicas de biomasa del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) para la reconstrucción de su biomasa demersal en el sector del Callao (2007–08). *Seminarios Callao, Inst. Mar. Perú*. Editora IMARPE.
- Cornejo, R. and R. Koppelman. — 2006. Distribution patterns of mesopelagic fishes with special reference to *Vinciguerra lucaria* Günther, 1859 off South America. *Progress in the Humboldt Current off Peru, Mar. Biol.* 149: 1519–1537.
- Emberlin, A., A. Solís, P. Benjamín, J. Ortiz, P. Ulloa, O. González and F. García. — 1986. Análisis de la biología y abundancia del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el golfo de California, México, durante 1980. *Cienc. Pesq.* 5: 63–78.
- Faill, J., K. Holt, J. Phillips and W. Walker. — 2000. Range expansion and trophic interactions of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.* 28: 131–146.
- Fish, J. and R. Brownell. — 1968. Ethology of the invertebrate stomachs

- and their importance in interpreting feeding habits. *J. Fish. Res. Board Can.*, 25(12): 2564-2574.
- Frank, T. and E. Widley. - 2002. Effects of a decrease in downwelling incidence on the diurnal vertical distribution patterns of zooplankton and micronekton. *Mar. Biol.*, 139: 1181-1193.
- Forre, K., H. Knutson, D. Vestnes, D. MacLennan and E. Samuelsen. - 1987. Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide. *ICES Coop. Res. Rep.*, 144: 1-99.
- Galvan-Tejada, I. - 2001. Peces marplatéicos del mar peruano. *Rev. Inst. Mar Peru.*, 28(1): 20-23.
- Gonz, W., U. Markaida, C. Bayarri, B. Block, A. Buitrago, I. Zúñiga, K. Reiterthaler, R. Robinson, G. Ruzicna and C. Salinas. - 2006. Vertical and horizontal migration by squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. *Mar. Biol.*, 149: 1241-1248.
- Gutierrez, M. and N. Herrera. - 1998. Mediciones in situ de densidad expresada a través del coeficiente de dispersión. *Rev. Inst. Mar Peru.*, 11(1): 7-12.
- Kiril, F., J. Arguñales, F. Manríquez, R. Talar, M. Wolfbrandt, C. Yarmakina. - 2008. A hypothesis on range expansion and species temporal shifts in the latitudinality of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the eastern Pacific ocean. *Calif. Coop. Ocean Fish. Invest. Rep.*, 46: 119-128.
- Kurokiya, Y. - 1983. The feeding habits of the jumbo *Mesobius opus*, *Merluccius* and the jack mackerel, *Trachurus rubrolineatus* (Carnivores) in the trophic system of the Peruvian coastal upwelling. *J. Ethol.*, 25(2): 87-98.
- López, V. and D. Jarama. - 1994. Composition and distribution of the sound scattering layer in Pacific Kuroshio waters. *Oceanology*, 33: 497-504.
- Lu, J., B. Omer, D. Francisco and S. Chumirina. - 2000. Diel vertical migration of zooplankton and mesozooplagic fish in the Arabian Sea. *Deep Sea Res. II*, 47: 1451-1473.
- MacLennan, D., P. Fernandes and J. Thelen. - 1992. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES J. Mar. Sci.*, 50: 365-369.
- Manchul, E. and A. Lebedev. - 1996. Acoustic evidence for diurnal diel behaviour of mesozooplagic fish *Vonionus* in zooplankton exploited by tuna. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 443-447.
- Markaida, U. and G. Kono-Bonazuki. - 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Chiroteuthidae) from the Gulf of California, Mexico. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 83(5): 807-812.
- Markaida, U., J. Rosenthal and W. Gilby. - 2003. Tagging studies on the jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *Fish. Bull.*, 101: 219-226.
- Markaida, U. - 2006. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997-98 El Niño event. *Fish. Res.*, 79: 16-27.
- Markaida, U., W. Gilby, C. Salinas-Zavala, R. Rosales and J. Booth. - 2005. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California during 2002-2003. *Calif. Coop. Ocean Fish. Invest. Rep.*, 43: 90-103.
- Mendez, M. - 1981. Claves de identificación y distribución de los langostinos y camarines (Crustacea: Decapoda) del mar peruano de la costa del Perú. *Rev. Inst. Mar Peru.*, 8: 1-170.
- Miyashita, R., K. Tetsunoro, S. Honda, T. Ohtani, R. Kawabe and K. Sasaki. - 2004. Diel changes in vertical distribution patterns of zooplankton and surface pelagic *Dosidicus* distributions off the Pacific coast of Eastern Hokkaido, Japan, estimated by the volume back scattering strength (SV) difference method. *Fish. Oceanogr.*, 15(1): 99-110.
- Nakken, O. and A. Thommessen. - 1975. The application of an echo integration system in investigations of the stock strength of the Barents Sea capelin 1971-1974. *Comm. Mar. Int. Coun. Explor. Fish.*, 25(2): 20.
- Nipinnallin, E., K. Nesis and A. Kallipatis. - 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Chiroteuthidae). *Fish. Res.*, 51: 9-19.
- Novel, G. - 1963. Marine plankton: a practical guide. *Biological Oceanography*, pp. 1-207. London, England.
- Parker, J., M.S. Gilpin and R. Burton. - 1971. Food habits of Atlantic bluefin tuna and herring on California waters, California Department Fish and Game. *Fish. Bull.*, 69: 1-107.
- Rosales-Lima, R., C. Salinas-Zavala, Y. Kiril, P. Del Monte-Lima and V. Morales-Zarate. - 2008. Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *Ecol. Model.*, 218: 149-161.
- Rosales-Lima, R. - 2007. Descripción de la alimentación del calamar jumbo (*Dosidicus gigas*) (Cephalopoda, 1835) en la zona costera del mar peruano del norte. *Rev. Inst. Mar Peru.*, 34(1): 1-10.
- Rosales-Lima, R., U. Markaida, D. Gershun and S. Arguñales. - 2008. Stable isotopes in jumbo squid *Dosidicus gigas* Beak as tracers to trophic position, comparison between a stomach contents and stable isotopes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 88(4): 447.
- Scherbakov, A.S. - 1996. Geographical variability of food spectrum of *Vonionus* spiro (Carnivora: Cephalopoda). In: B.G. Ivanov (ed.), *Mesozoa and other perspectives of squid of the world ocean*, pp. 143-157. VNIRO Press, Moscow. (in Russian with English abstract).
- Scherbakov, A.S. - 1999. Food spectrum of the squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) in the ontogeny. *Zool. Zh.*, 18(7): 25-30.
- Schramm, F. and MacLennan, D. - 2005. *Fisheries Acoustics: Theory and practice*, 2nd ed., Chapman and Hall.
- Smith, P. and G. Mount. - 1988. Cálculo de la biomasa microscópica de fishes. *Calif. Coop. Ocean Fish. Invest. Rep.*, 29: 65-78.
- Soule, M.A., F. Hampton and M.R. Lipinski. - 2004. Estimating the target strength of live, free-swimming chokka squid *Loligo reppunga* at 48 and 120 kHz. *J. Mar. Sci.*, 67: 1381-1391.
- Walt, E.A. - 1984. Identification and estimation of size from the beaks of 16 species of cephalopods from the Pacific Ocean. *NOAA NMFS Tech. Rep.*, 17: 1-70.
- Yamashita, C., E. Manabe, J. Kawai, J. Arguñales, R. Talar, R. López and M. Rabi. - 1998. Jumbo flying squid biology in Peru. In: T. Okamoto (ed.), *Large Pelagic Squid*, pp. 119-125. Japan Marine Fisheries Resources Research Centre, Tokyo.
- Yoshitani, A. Cherry.

Received October 8, 2010. Accepted January 25, 2011.

3.4. Características oceanográficas

Se presentan los perfiles hidrográficos de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto colectados en las zonas Norte (Punta Falsa, Paita), Centro (Callao, Chimbote, Chicama) y Sur (Atico, San Juan, Pisco) a 100 mn de distancia de la costa durante la primavera de 2003.

Temperatura

La temperatura en los primeros 100 m presentó un decrecimiento continuo con la latitud, con valores de 21,6°C, 19°C y 18°C frente a Paita, Callao y Atico, respectivamente. La distribución horizontal de la isoterma <math><15^{\circ}\text{C}</math>, indicadora de eventos de surgencia, se presentó profunda en la zona norte y somera en la zona sur. Una capa de mezcla ha sido observada entre 40 y 70 m, con una termoclina centrada a 70 y 80 m de profundidad. Bajas temperaturas se observaron a mayor profundidad alcanzando 10°C a 300 m (Figura 4).

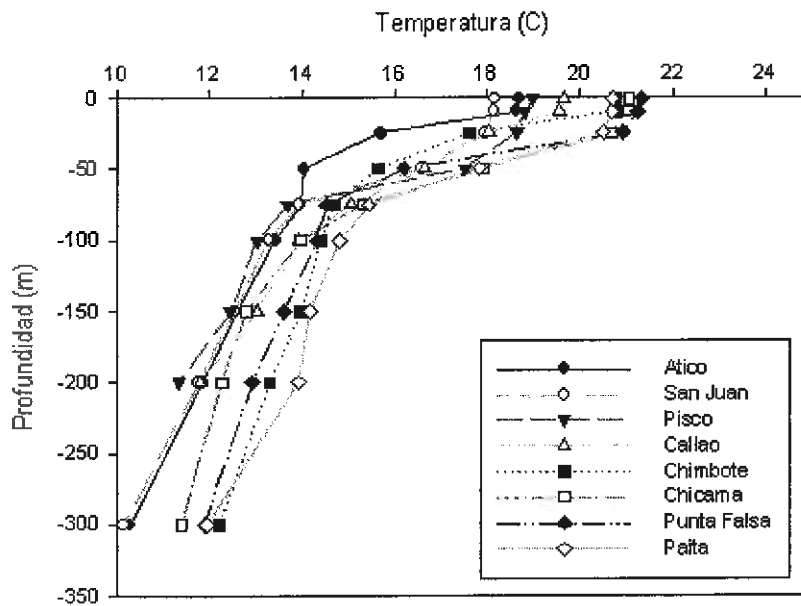


Figura 4. Perfil de temperatura en la primavera 2003.

Salinidad

La distribución de la salinidad reflejó la intrusión de las masas de agua de norte a sur. Se observó la presencia del Mínimo Salino (34,6 – 34,8) debajo de los 70 m de profundidad en la zona central. El Máximo Salino somero (35,1- 35,7) se distribuyó en los primeros 60 m de profundidad. El Máximo Salino subsuperficial (34,9- 35,1) se ubicó entre 50 y 300 m a lo largo de la zona de estudio. Valores de 34,6 – 34,9 se observaron por debajo de los 250 m de profundidad (Figura 5).

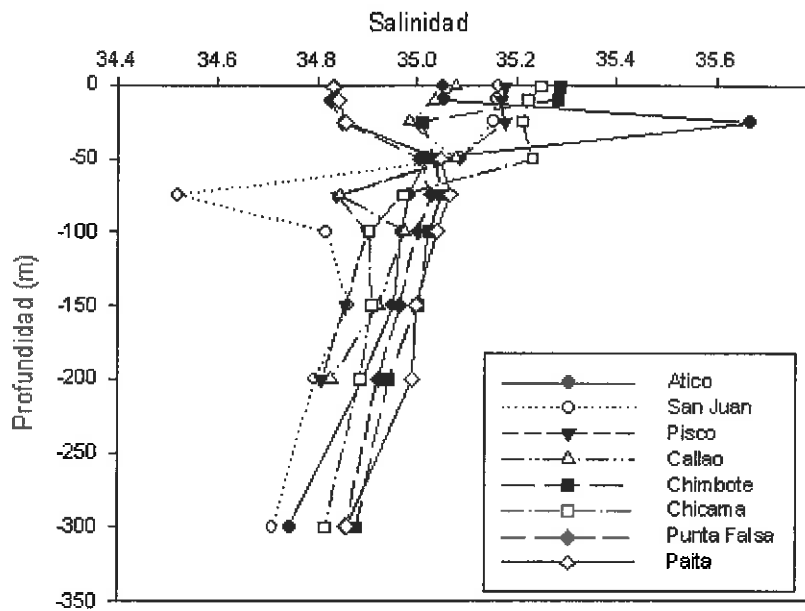


Figura 5. Perfil de salinidad en la primavera 2003.

Oxígeno

La distribución del oxígeno se caracterizó por altos valores de oxígeno (hasta 5,8 ml/L) en los primeros 50 m en la zona de estudio. La presencia de una oxiclina profunda en la zona norte y somera en la zona centro-sur, así como la Zona Mínima de Oxígeno (< 0,5 ml/L) debajo de los 70 m (zona sur) y 100 m (zona norte) de profundidad. La isolínea de 0,25 ml/L de oxígeno se presentó más superficial hacia el sur (Figura 6).

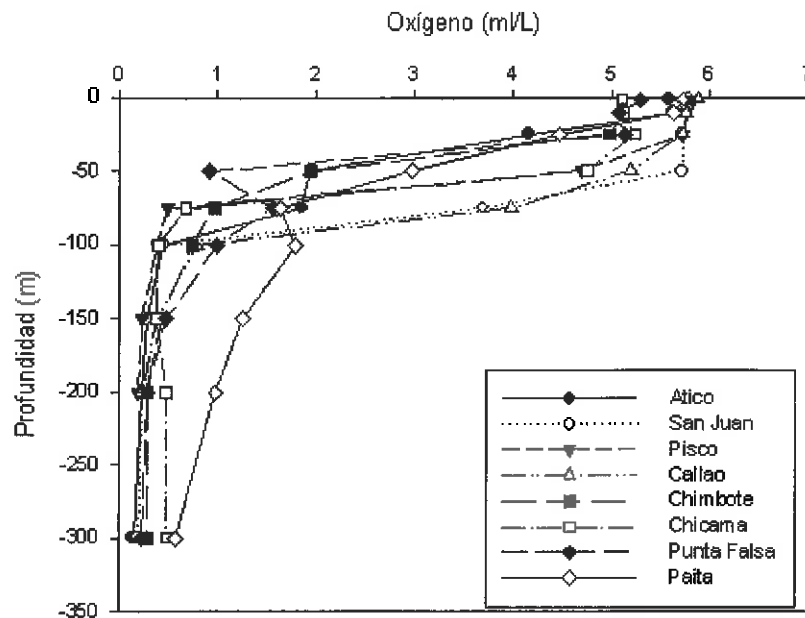


Figura 6. Perfil de oxígeno en la primavera 2003.

3.5. Observaciones acústicas de los peces mesopelágicos asociados a variables ambientales

La distribución del micronecton a través de datos acústicos (valores sA) relacionados a los parámetros de temperatura y oxígeno permitió observar la variabilidad de la estructura espacio-temporal de estos organismos en el ciclo de la migración vertical diaria. El rango de temperatura del habitat del micronecton fue amplio entre 6°C y 14°C entre 200 - 400 m de profundidad durante el día. La migración ascendente de esta comunidad se ubicó dentro de los primeros 100 m entre 16°C y 22°C durante la noche (Figura 7 a y b).

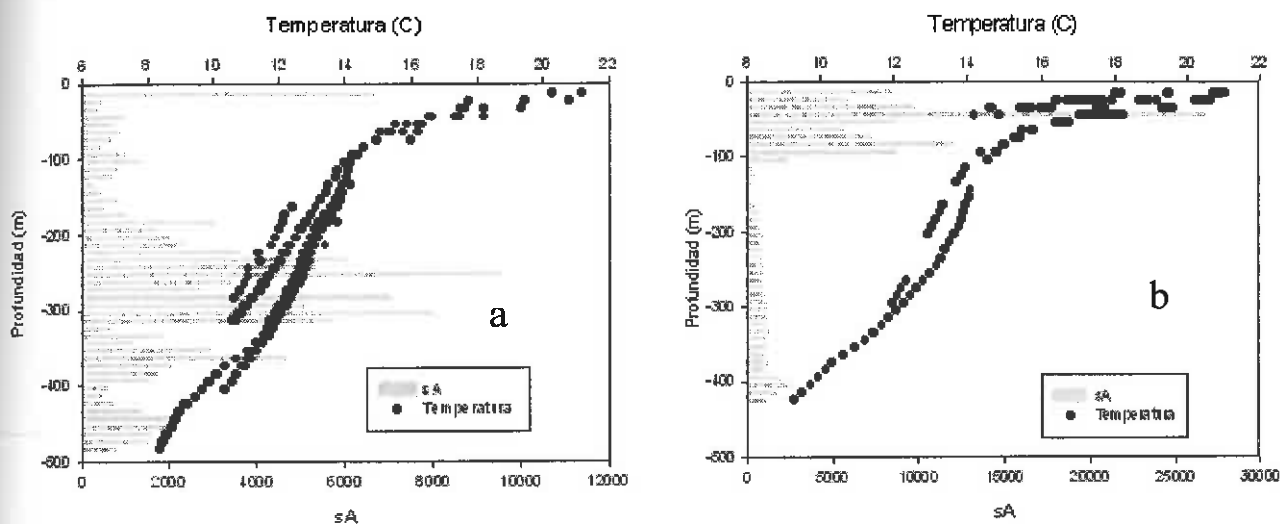


Figura 7. Perfil de temperatura en (a) Día y (b) Noche en la primavera 2003.

El micronecton toleró bajas concentraciones de oxígeno debido a su distribución vertical en aguas anóxicas de la ZMO entre 0,1 y 0,6 ml/L por debajo de los 200 m de profundidad durante el día, mientras que habita aguas oxigenadas (> 5 ml/L) superficiales durante la noche. Aunque también, se observó la presencia de capas acústicas de peces mesopelágicos en niveles de oxígeno de hasta 3ml/L en superficie durante el día. Lances de pesca indicaron que las capturas fueron dominadas por el pez luminoso *Vinciguerria lucetia* y el crustáceo *Euphausia mucronata* (Figuras 8 a, b y 9).

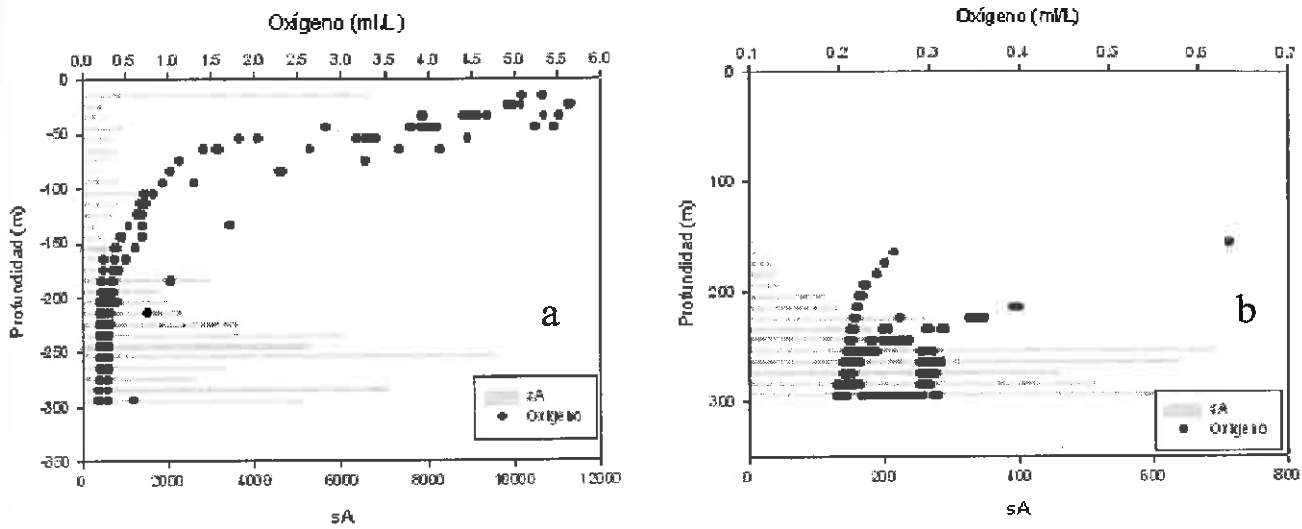


Figura 8. Perfil de oxígeno durante el día en la primavera 2003 en a) aguas superficiales oxigenadas y b) aguas sub-superficiales anóxicas.

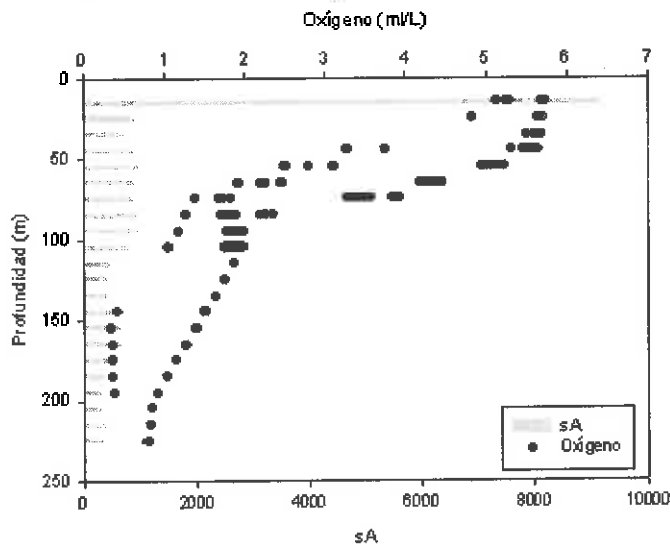


Figura 9. Perfil de oxígeno durante la noche en la primavera 2003.

3.6. Distribución vertical de las capas de dispersión sónica micronectónica relacionada a las características oceanográficas.

Atico

Esta sección presentó una termoclina compuesta por 4 isotermas (17° - 14°C) entre los 30 y 60 m de profundidad, asimismo, se evidenció la presencia de Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) con temperaturas y salinidades mayores de 17°C y 35,1 psu, respectivamente, hasta 30 m de profundidad y fuera de las 115 mn debajo de esta profundidad. Se observó la presencia de Aguas Templadas Frías (ATF), caracterizadas por salinidades menores de 34,8 psu y alrededor de 15°C entre 50 y 80 m de profundidad. La distribución de oxígeno presentó valores mayores de 5,0 ml/L en los primeros 30 m de profundidad, con una oxíclina bastante similar a la termoclina. La ZMO ($<0,5$ ml/L) se presentó por debajo de los 100 m de profundidad (Figura 10).

Las Capas de Dispersión Sónica (CDS) micronectónica con ecotrazos tipo capa densa durante la migración vertical nocturna se ubicaron dentro de los primeros 50 m de profundidad asociados a temperaturas $>16^{\circ}\text{C}$, salinidades $>34,9$ psu y niveles de oxígeno entre 3 y 5 ml/L.

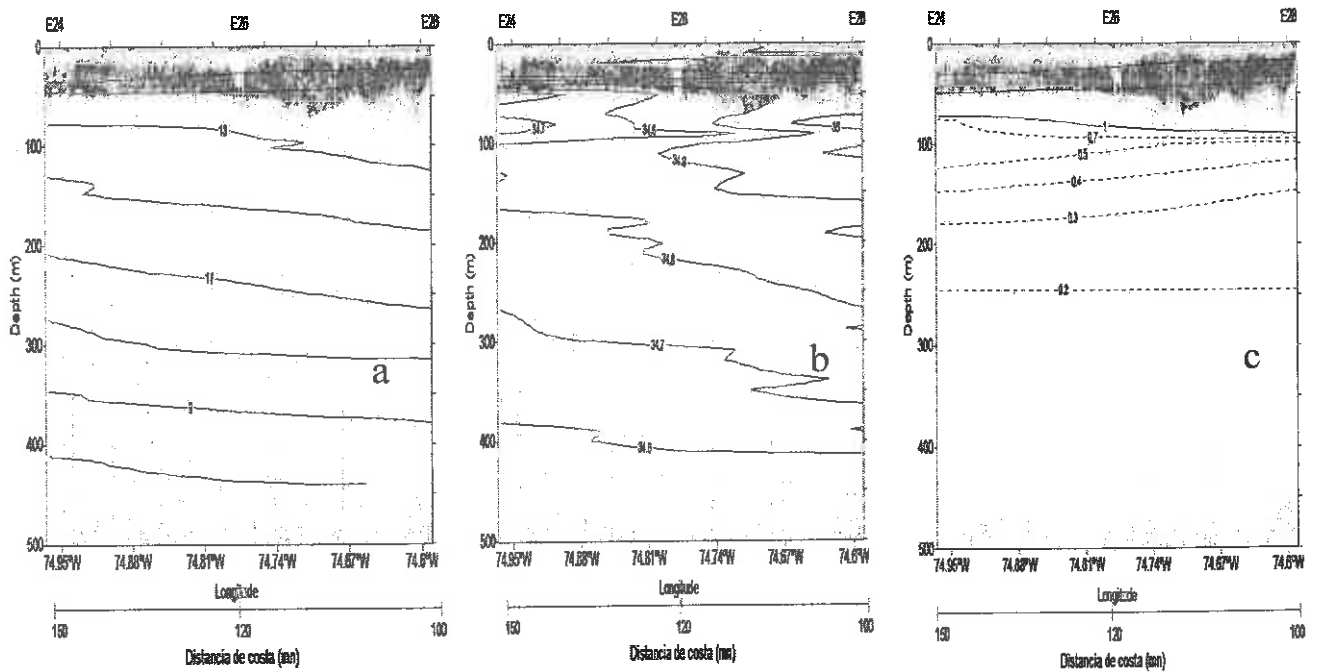


Figura 10. Ecograma de la distribución de las CDS micronectónica asociada a parámetros de (a) temperatura, (b) salinidad y (c) oxígeno frente a Atico.

San Juan

En esta sección, la temperatura estuvo entre 17° - 14°C , con presencia de ASS y valores de oxígeno mayores de 5 ml/L en la capa superior entre 40 a 90 m de profundidad. Las masas de ATF se ubicaron alrededor de los 100 m de profundidad entre 100 y 150 mn, profundizando la ZMO a 110 m de profundidad. Se observó las capas de dispersión sónica formada por ecotrazos tipo capas difusas en la superficie (capa 5- 85 m prof.- migración vertical nocturna) y media agua (capa 200 – 300 m prof.; capa 350 – 400 m prof. - migración vertical diurna) (Figura 11).

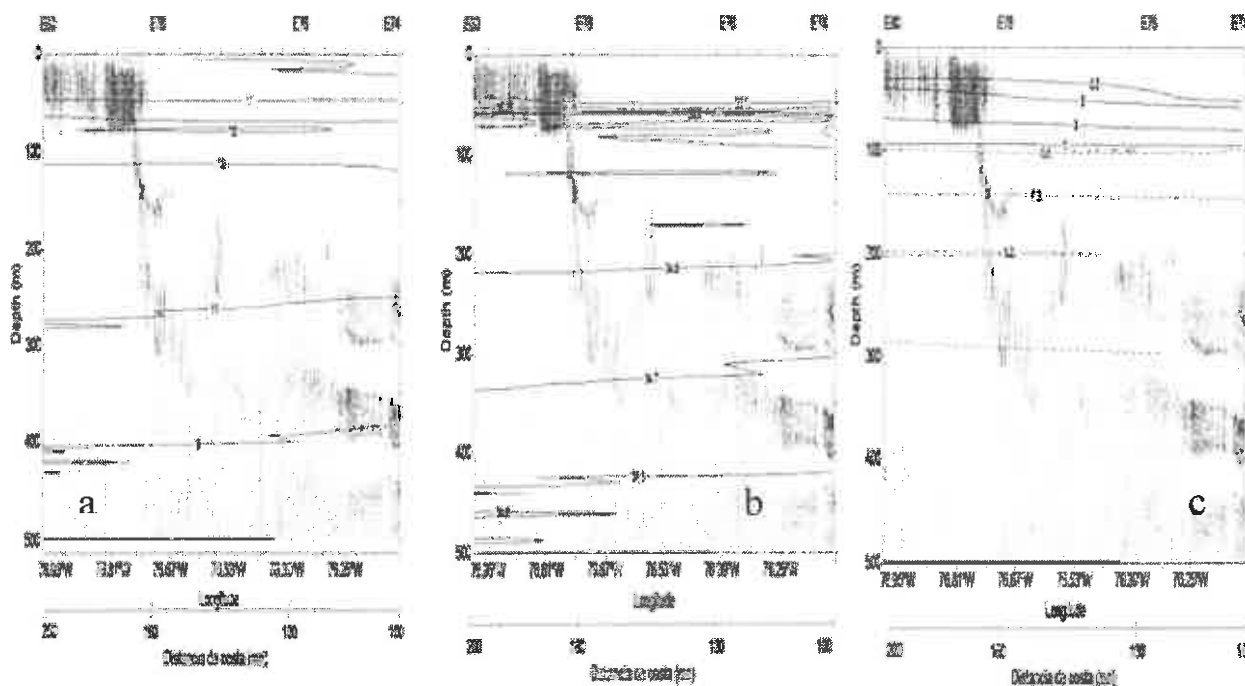


Figura 11. Ecograma de la distribución de las CDS micronectónica asociada a parámetros de (a) temperatura, (b) salinidad y (c) oxígeno frente a San Juan.

Frente a Pisco se observó la distribución vertical del micronecton durante la noche formando CDS, tipo capas densas entre 5 y 80 m de profundidad con altas concentraciones de densidad acústicas entre 30 – 60 m de profundidad asociado a valores de oxígeno $> 2,5$ ml/L entre 130 y 180 millas náuticas. Durante el día la migración descendente de las CDS se ubicaron en la ZMO por debajo de los 180 m de profundidad (capa 180 – 200m prof; capa 250 – 300 m prof) entre 100 y 135 millas náuticas. El borde superior de la ZMO se distribuyó por debajo de los 100 m (100 – 135 mn) y 150 m de profundidad (135 – 180 mn) (Figura 12).

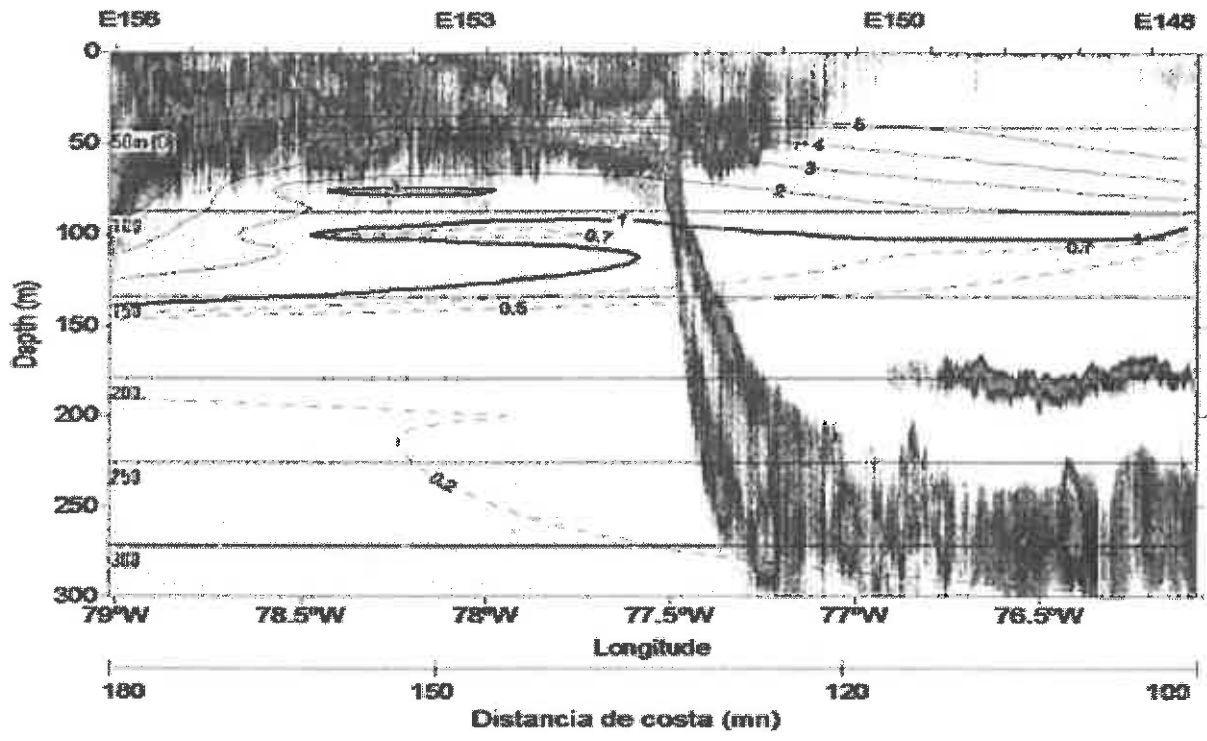


Figura 12. Distribución del micronecton relacionado a la concentración de oxígeno frente a Pisco.

Callao

Esta sección presentó una termoclina entre los 30 y 100 m de profundidad, teniendo como base la isoterma de 14°C. Las ASS se ubicaron hasta 80 m de profundidad, con altas salinidades de hasta 35,3 psu por fuera de las 140 millas náuticas. Las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS) con temperaturas y salinidades de 13°C - 15°C y 34,9 - 35,1 psu se presentaron entre 100 y 200 m de profundidad. Las Aguas Ecuatoriales Profundas (AEP) con temperaturas de 9°C - 13°C y salinidades de 34,7 - 34,8 psu se presentaron por debajo de los 200 m de profundidad.

Las CDS tipo capa densa se presentaron asociadas a las ASS (valores >17°C, 35,1 psu y 5 ml/L) en los primeros 70m de profundidad durante la migración vertical nocturna. Se observaron CDS (capa 100 - 220 m prof.; capa 200 - 400 m prof.) relacionado a masas de agua AESS y AEP, respectivamente. También se registraron CDS tipo parches densos entre 100 - 250 m de profundidad asociados a concentraciones de oxígeno entre 0,3 - 0,7 ml/L por fuera de los 115 millas náuticas durante la migración vertical diurna del micronecton (Figura 13).

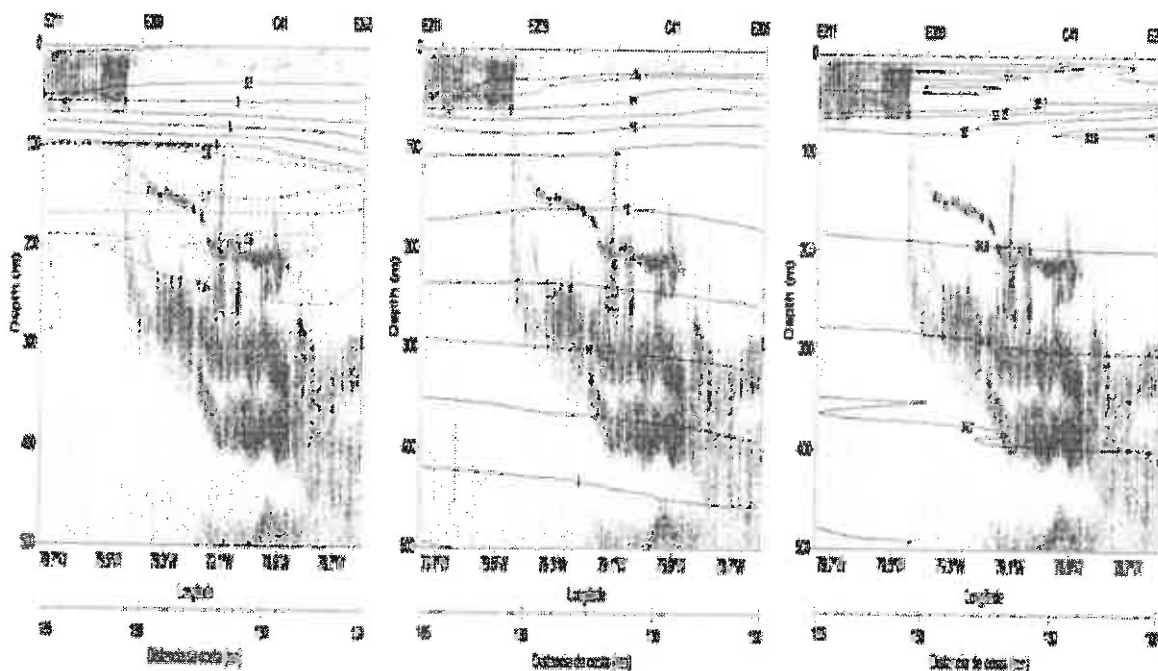


Figura 13. Ecograma de la distribución de las CDS micronectónica asociada a parámetros de (a) temperatura, (b) salinidad y (c) oxígeno frente al Callao.

Frente a Chimbote durante la migración vertical diurna del micronecton se observó las CDS tipo capa por debajo de los 250 m de profundidad asociados a concentraciones de oxígeno $<0,3$ ml/L, así como parches de baja densidad acústica entre 50 y 300 m de profundidad. Durante la noche, las CDS se ubicaron en los primeros 50 m de profundidad en concentraciones de oxígeno >2 ml/L. También se registró capas dispersas en los primeros 50 m de profundidad durante el día (Figura 14).

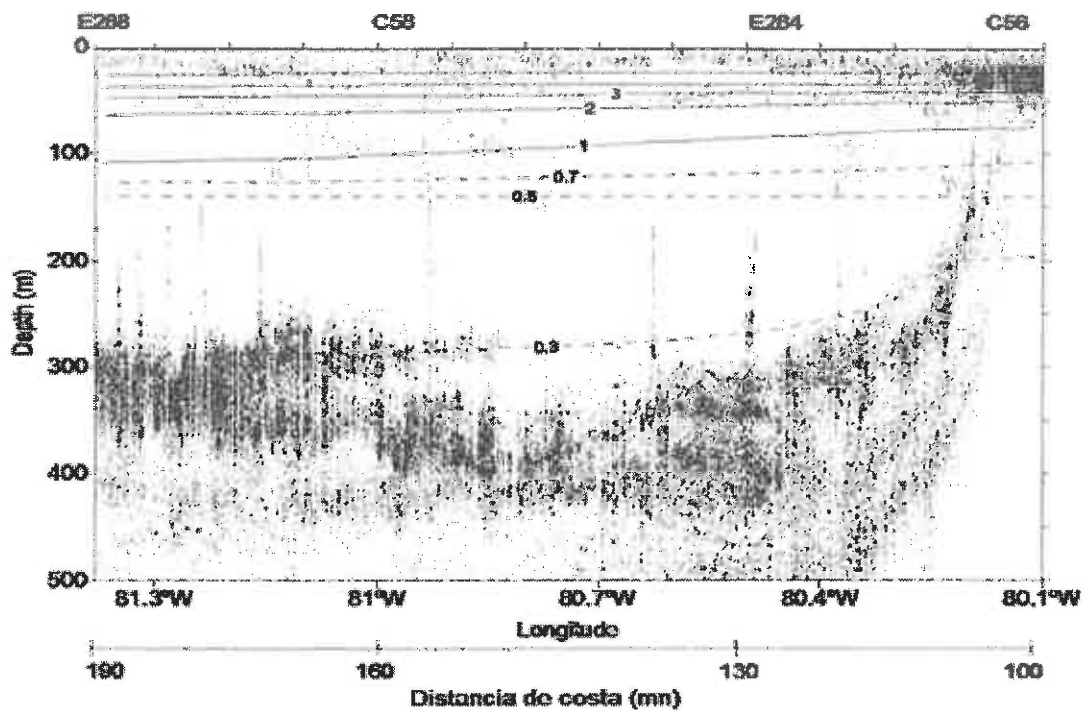


Figura 14. Distribución del micronecton relacionado a la concentración de oxígeno frente a Chimbote.

3.7. Migración vertical diaria del micronecton

El ciclo de la migración vertical diaria de la comunidad micronectónica registró variabilidad en la escala de estudio. En términos generales, las Capas de Dispersión Sónica se registraron en los primeros 100 m de profundidad durante la noche, mientras que estas capas acústicas fueron profundas en la zona norte y someras en la zona sur durante el día. Zona norte (Paíta); Noche CDS (5- 100 m), Día: una CDS (250 – 450 m). Chimbote (Zona centro); Noche: CDS (5- 70 m), Día: una CDS (200 – 370 m). Atico (Zona sur); Noche: CDS (5-100 m), Día: tres CDS (150- 200m; 250- 300 m; 350- 400m) (Figura 15).

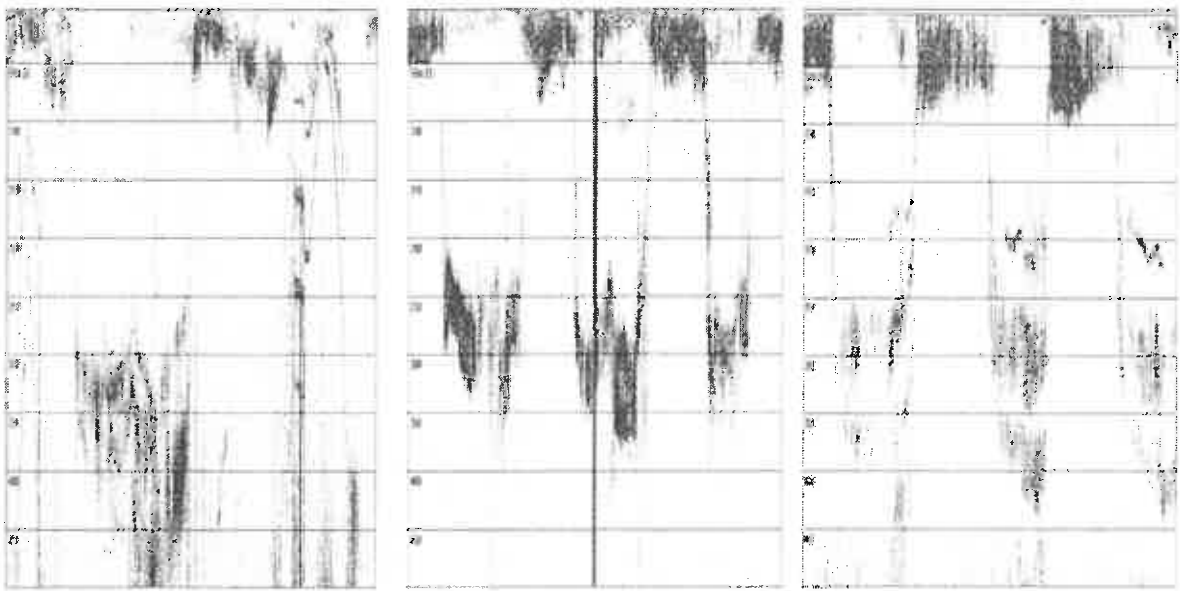


Figura 15. Migración vertical diaria del micronecton en la: (a) zona norte (Atico, 16.48°S, 76°28'W a 15.33°S, 77.49°W); (b) zona centro (Chimbote) y (c) zona sur (Paíta, 06°07'S, 81°26'W a 04°59'S, 82°11'W).

4.- DISCUSIÓN

4.1 Dinámica de los organismos micronectónicos

En este trabajo se destaca la comprensión sobre la dinámica de la composición taxonómica, distribución, abundancia y comportamiento agregativo del micronecton distribuido en las capas de dispersión sónica asociada a las condiciones oceanográficas de meso-escala. Así como el efecto de la dinámica del micronecton sobre la ocupación espacio temporal de sus predadores principalmente de la pota o jibia en las zonas epipelágica y mesopelágica en el sistema de la Corriente de Humboldt frente a Perú.

Dentro del micronecton, los peces mesopelágicos son la principal comunidad pelágica que enlaza el zooplancton con los altos grupos tróficos. En el presente trabajo, 36 especies micronectónicas (peces: 30 especies, crustáceos: 3 especies y cefalópodos: 3 especies) son registradas en los primeros 500 m de la columna del agua durante el periodo de estudio (Manuscrito 2). Entre el micronecton, en términos de biodiversidad, los grupos dominantes son los peces (Myctophidae con 10 especies), crustáceos y cefalópodos con (4 especies c/u), mientras que según su abundancia relativa destacan el pez mesopelágico *Vinciguerria lucetia* (Phosichthyidae) y el crustáceo *Euphausia mucronata* (Euphausiidae), el cual es considerado como la especie zooplanctónica más importante en el sistema de la Corriente de Humboldt (Antezana 2002; Gutiérrez et al. 2005, Ayón et al. 2008a; Espinoza & Bertrand 2008). La dominancia de Myctophidae frente al Perú también ha sido observada por Bussing, 1965, Craddock & Mead, 1970 y también para otras áreas del Océano Pacífico: Chile (Sielfeld et al. 1995); Australia (Williams & Koslow, 1997). La alta biodiversidad de la ictiofauna está en concordancia con la zona zoogeográfica de transición de los peces mesopelágicos en el Sistema de la Corriente de Humboldt de Chile y Perú (Gjøsaeter & Kawaguchi 1980, Pequeño 2000, Chirichigno & Cornejo 2001, Paxton 2010). La distribución horizontal indica que la ictiofauna micronectónica en el área de estudio está integrada principalmente por especies típicas de aguas templadas (tropicales y subtropicales, Provincia Oceánico Capricórnico), de la zona de transición Perú-Chile (Distrito Peruano-Chileno), especies de aguas frías (sub-antárticas) y especies ampliamente distribuidas (Pequeño 2000, Zahuranec 2000, Chirichigno y Cornejo 2001).

Se ha observado a través de las evaluaciones acústicas y estaciones de pesca, la variabilidad de la migración vertical diaria y el comportamiento de las estructuras agregativas del micronecton a través de las capas de dispersión sónica formada por diferentes taxones de organismos micronectónicos (Manuscrito 1). Las variaciones en la morfología y densidad de las estructuras agregativas están determinadas principalmente por la composición específica de los organismos micronectónicos y por factores físico-químicos. Por lo tanto, estas estructuras agregativas pueden representar información de procesos físicos y biológicos (Ritz 1994, Levin 1992). En este contexto, el comportamiento agregativo confiere ventajas particulares para la protección frente a la predación, reducción del tiempo de búsqueda de presas comunes y en la utilización de recursos alimenticios distribuidos en parches (Auster et al. 1992, Lavery et al. 2007, Murase et al. 2009, Manuscrito 2). En consecuencia, los animales micronectónicos no son simples partículas que responden estocásticamente a procesos de advección-difusión, éstos se agregan activamente en la proximidad de fuentes de alimentación, nadando para evitar los predadores y desplazándose hacia las entradas de medioambientes o áreas “escogidas” (Marchal & Lebourges 1996, Bakun 2001), utilizando generalmente diversas estructuras oceanográficas (e.g corrientes, surgencias, ondas internas) como ventajas hidrodinámicas para su desplazamiento (e.g. Olson & Backus 1985, Rogachev et al. 1996, Rinke et al. 2007, Keister et al. 2009, Manriquez et al. 2009, Manuscrito 1). Estos comportamientos constituyen los mecanismos de autocoherencia de las agregaciones.

Se ha registrado el atípico comportamiento diurno de la distribución vertical y comportamiento agregativo de peces micronectónicos particularmente de *Vinciguerria lucetia* y algunos mictófidis (Manuscrito 2) debido que durante el ciclo de la migración vertical diurna, estos organismos se ubican en aguas intermedias y profundas por debajo de los 200 m de profundidad. El atípico comportamiento de estos peces oceánicos puede explicarse probablemente a la disponibilidad de presas zooplanctónicas en la capa superficial (Figura 16). Ayón & Swartzman 2008, reportan frente al Perú, un cambio en los patrones de abundancia y distribución del zooplancton, presentando altos biovolúmenes dentro de los primeros 200 m de profundidad durante el día y hacia fuera de la costa. Esto indicaría un fortalecimiento de la abundancia local de zooplancton la cual estaría

interactuando con la ictiofauna oceánica. El pez mesopelágico *Vinciguerria lucetia* evidencia un comportamiento particular en el ciclo de la migración nictimeral. Durante la noche se concentra al nivel de la termoclina en grandes estructuras agregativas tipo capa. Al amanecer, asciende rápidamente hacia la capa superficial formando un parche y permaneciendo durante la mañana (a diferencia de la mayoría de peces micronectónicos que presentan una fototaxis negativa), descendiendo alrededor del mediodía hacia el fondo de la termoclina (Marchal & Lebourges 1996). Fenómenos similares han sido reportados para otras especies de peces micronectónicos (*Vinciguerria nimbaria*, *Maurolicus muelleri*, *Benthoosema pterota*) (Salvanes & Kristoffersen 2001, Markaida & Nishizaki 2003). Otros grupos de especies micronectónicas también exhiben este comportamiento (eufaúsidos, copépodos, anfípodos, galateidos, Brodeur & Yamamura 2005).

Los índices de densidad acústica de las capas de dispersión sónica presentaron variaciones durante el ciclo de la migración vertical diaria de acuerdo a la composición específica del micronecton. Los peces micronectónicos (especialmente *V. lucetia* y mictófidios) contribuyeron principalmente a la formación de energía acústica en comparación con los crustáceos (especialmente eufaúsidos), aunque esta relación es inversa en términos de ocupación del espacio. Las mayores intensidades de energía acústica fueron registradas en las capas de dispersión sónica durante la migración ascendente nocturna del micronecton en los primeros 200 m de la columna del agua. Durante el día, las aguas superficiales (10- 200 m de profundidad) fueron ocupadas por parches de *V. lucetia* caracterizados por alta energía acústica y bajo índice de ocupación espacial. En aguas intermedias y profundas (250-500 m) se observaron capas de peces, crustáceos y cefalópodos dominados por *E. mucronata* presentando una baja energía acústica, aunque un alto índice de ocupación espacial.

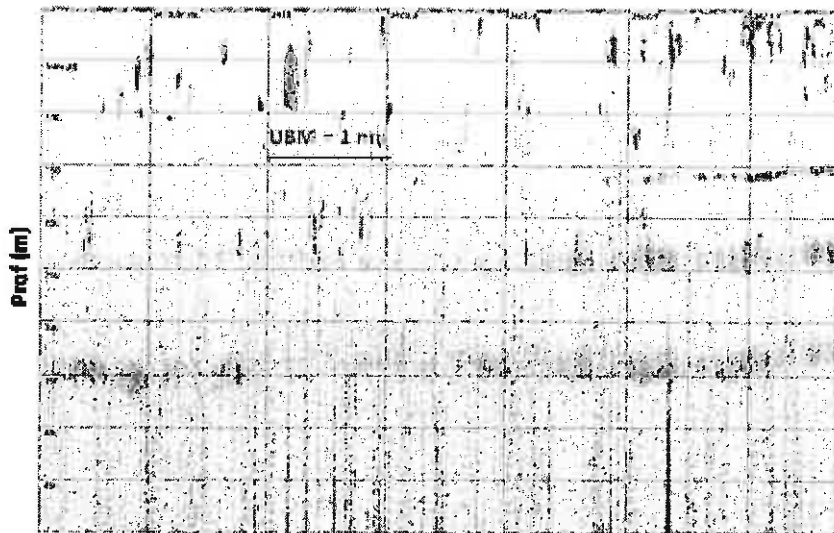


Figura 16. Observación acústica y estaciones de pesca de comprobación de ecotrazos de la atípica migración vertical del pez mesopelágico *Vinciguerria lucetia* distribuidos en superficie en ecotrazos tipo parches durante el día. Fecha: 02-12-2008; Hora: 15:00 - 17:30 hs; Transecto N° 37; Lance N° 40; Latitud: 13°19.62'S; Longitud: 79° 18.64'W; DC: 151 mn frente a Callao; TSM: 21.2°C, Cr0811-12 (UBM= Unidad Básica de Muestreo Hidroacústico). Fuente: Dirección de Investigaciones en Pesca y Desarrollo Tecnológico, Unidad de Tecnología de Detección, Instituto del Mar del Perú (IMARPE).

4.2 Efecto de las características oceanográficas de mesoescala en relación al micronecton

Las características oceanográficas tales como frentes de surgencia costero, Zona Mínima de Oxígeno (ZMO), masas de agua, meandros y remolinos gatillan la productividad biológica a través de la advección lateral y flujo vertical de nutrientes promoviendo la retención, mantenimiento y agregación de altas biomásas de macrozooplancton tanto en la capa de mezcla como en la capa intermedia de aguas costeras y oceánicas lo cual es utilizado por el micronecton y sus predadores como fuente de alimento en la zona de estudio (Fernández et al. 2002, Fernández & Färber-Lorda 2006, Prince & Goodyear 2006, Chaigneau et al. 2008, Karstensen et al. 2008, Ekau et al. 2010, Manuscrito 1, Manuscrito 2, Manuscrito 3).

Se caracterizaron algunos patrones de distribución y comportamiento del micronecton en relación a las características oceanográficas (Manuscrito 1, Manuscrito 2):

(1) *Corrientes*: Corriente de Humboldt y Corriente Sub-Superficial Perú-Chile asociada con el núcleo de la Zona Mínima de Oxígeno (ZMO) como rutas migratorias para transportar larvas y huevos de especies de la ictiofauna mesopelágica, así como para acceder a áreas de agregación de alimento en zonas de surgencia y frentes locales;

(2) *Frentes de surgencia*: se observaron peces mesopelágicos agrupados en frentes de surgencia de variable intensidad y formados por diferentes masas de agua superficiales y sub-superficiales los cuales representarían las principales áreas de alimentación, desove y crianza de estos organismos micronectónicos: Frente de Surgencia Norte : *Leuroglossus urotramus*, *Nemichthys fronto* y *Scopelarchoides nicholsi* distribuidos en aguas tropicales y subtropicales principalmente en la Corriente Sub-Superficial Perú-Chile; Frente de Surgencia Sur: *Myctophum nitidulum*, *Scopeloberyx* sp., *Hygophum reinhardtii* y *Paralepis* sp en aguas tropicales, subtropicales y templadas frías dentro de la Corriente de Humboldt; y Pan- Corriente de Humboldt: *Vinciguerria lucetia*, *Diogenichthys laternatus*, *Lampanyctus* spp., *Triphoturus oculus*, *Leuroglossus stilbius* y *Bathylagus berycoides*, considerados endémicos del Pacífico Tropical Oriental y ampliamente distribuidos en masas de agua de la Corriente de Humboldt;

(3) *Masas de agua*: los organismos micronectónicos estuvieron asociados a masas de agua de diferentes características físico-químicas regulando su migración vertical y comportamiento agregativo en la escala diaria. Se ha registrado la presencia del pez mesopelágico *V. lucetia* principalmente en Aguas Costeras Frías (ACF) y Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS), caracterizados por su alta salinidad y bajo contenido de oxígeno, así como en aguas de mezcla formados por ACF y Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) distribuidos conjuntamente con mictófidios (*L. omostigma*, *L. idostigma*), batilágidos (*Leuroglossus urotramus*, *Bathylagus berycoides*) y el crustáceo Pashipaeidae. Asimismo, algunos mictófidios como *D. laternatus*, *M. aurolaternatum* y *L. idostigma* fueron registrados en aguas de mezcla formado por ASS y AESS. El crustáceo endémico del sistema de la Corriente de Humboldt (Brinton 1962), *Euphausia mucronata*

fue registrado especialmente asociado en aguas intermedias y profundas anóxicas y con influencia de relativas concentraciones de oxígeno, ventilando el hábitat profundo como Aguas Ecuatoriales Profundas, Aguas Templadas Frías y Aguas de la Extensión Sur de la Corriente de Cromwell;

(4) *Zona Mínima de Oxígeno*: Varias especies micronectónicas de diferentes familias de peces (Phosichthyidae, Myctophidae, Bathylagidae, Astronesthidae, Evermannellidae, Melamphaeidae, Stommidae, Sternoptychidae), crustáceos (Euphausiidae) y cefalópodos (Octopoteuthidae) fueron observadas en bajas concentraciones de oxígeno (< 0.5 ml/L) durante el día: *V. lucetia*, *D. laternatus*, *A. affinis*, *L. idostigma*, *L.* sp., *Leuroglossus stilbius*, *Scopeloberyx* sp., *Melamphaes* sp., *Sternoptyx obscura*, *Scopelarchoides nicholsi*, *Stomias* sp., *Astronesthes* sp. *Chauliodus* sp., *Idiacanthus* sp., y *E. mucronata*.

La tolerancia a bajas condiciones de oxígeno observados en *V. lucetia*, *E. mucronata* y otros mictófidios ha sido reportado en el Mar de Arabia (Karuppasamy et al 2010) y Pacífico Tropical Oriental (Wisner 1976, Escribano et al. 2000, 2009, Antezana 2002, 2010, Criales et al. 2008), debido que presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas (Ebeling & Weed 1963, Bussing 1965, Gibbs 1969, Childress et al. 1980, Johnson 1982, Kinzer et al. 1993, Gonzales & Quiñones 1999, Zahuranec 2000, Butler et al. 2001, Herring 2002). Estas adaptaciones permiten a estos organismos habitar dentro de la ZMO el cual está caracterizado por el fortalecimiento de la actividad biogeoquímica debido a la disponibilidad de alta materia orgánica, así como una estrategia para reducir la presión de predación (Wishner et al. 1995, Wanink et al. 2001).

Es conocido que ejemplares adultos de eufaúsidos son usualmente distribuidos fuera de la costa alcanzando altas biomásas (Vinogradov & Shushkina 1978, Escribano et al. 2009) mientras que estados de larvas y juveniles están distribuidos en el área de la plataforma (Arones et al. 2009). La presencia de altas biomásas de eufaúsidos es indirectamente detectada por la dieta de peces pelágicos pequeños neríticos y oceánicos (e.g. anchoveta, sardina, vinciguerría, mictófidios) y predadores topes (e.g. jurel), así como las intensas capas de dispersión sónica observadas por acústica durante día y noche durante el periodo

de estudio (Konchina 1981, Espinoza & Bertrand 2008, Espinoza et al. 2009, Manuscrito 1, Manuscrito 2).

4.3 Funcionamiento y organización espacio-temporal del micronecton en el SCH frente al Perú

La variabilidad de la distribución espacial y comportamiento agregativo de los peces micronectónicos durante el ciclo de la migración vertical diaria en el Sistema de la Corriente de Humboldt frente a Perú puede ser explicada principalmente por la disponibilidad de fuentes de alimentación en la capa de mezcla y en la ZMO debido a la exportación, agregación y retención de macrozooplancton (copépodos y eufáusidos) asociadas a características físicas de mesoescala, sustentado tanto los stocks de peces micronectónicos como de especies predadores de importancia comercial. Por consiguiente, el zooplancton juega un rol crítico en la organización espacial de bajos y altos niveles tróficos, influyendo sobre la dinámica de poblaciones de especies explotadas y modificando el flujo de materiales orgánicos hacia el océano profundo (Goldthwait & Steinberg 2008, Gonzáles et al. 2009, Carlotti & Poggiale 2010).

Los peces micronectónicos utilizarían principalmente dos fuentes de alimentación durante su migración vertical diurna - nocturna: (i) durante la noche: la concentración de una alta biomasa macrozooplanctónica cuya extensión vertical esta confinada a la capa superficial oxigenada. El macrozooplancton herbívoro se alimenta sobre fitoplancton y microzooplancton, así como pequeñas partículas como bacterias a través del anillo microbiano. Estos organismos incrementan su abundancia debido a la alta disponibilidad de materia orgánica disuelta como consecuencia del bloom fitoplanctónico y bio-productos metabólicos del mesozooplancton; (ii) durante el día, en la ZMO, varias especies micronectónicas aparentemente con adaptaciones metabólicas a estos ambientes con bajos niveles de oxígeno, se alimentan casi exclusivamente del zooplancton (e.g. *Euphausia mucronata*, *Eucalanus inermis*) debido que estos grupos tienen la capacidad de realizar migraciones verticales entre la capa epipelágica y la ZMO y producir pellets fecales contribuyendo a la exportación de materia orgánica hacia el océano profundo (Antezana

2002, 2010, Ayón et al. 2008, Criales et al. 2008, Escribano et al. 2009, Hazen et al. 2009, Carlotti & Poggiale, 2010).

El mantenimiento de altas biomásas de macrozooplancton en la escala estacional e inter-anual al parecer sostienen un alto stock de peces mesopelágicos (e.g. Pacífico Suroriental: 55 millones de toneladas; Indico Occidental: 263 millones de toneladas, Lam & Pauly 2006) en áreas de alta productividad como el Mar de Arabia (Nair et al. 1999, Karuppasamy et al. 2010) y la Corriente de Humboldt (Freón et al. 2009, Gónzales et al. 2009, Manuscrito 1) caracterizados por surgencias costeras e intensas ZMO (Paulmier et al. 2006, Fuenzalida et al. 2009). Comparado con otros sistemas de surgencia de borde oriental, el SCH frente al Perú presenta una alta producción de zooplancton principalmente por la intensidad intermedia de los eventos de surgencia (Cury et al. 1998, Bakun & Weeks 2008, Chavez & Messié 2009), la ubicación cerca del Ecuador del SCH permite que la alta producción primaria combinado con una baja turbulencia inducida por vientos, incremente la eficiencia de alimentación y tiempo de residencia del zooplancton en aguas productivas minimizando las pérdidas advectivas y aumentando su reclutamiento. También, se ha observado que el evento cálido El Niño no tiene efecto negativo sobre eufaúsidos, el cual es el principal constituyente de la biomasa zooplanctónica (Bakun & Weeks, 2008). Probablemente esta fue la causa del incremento de la biomasa de peces mesopelágicos, especialmente de *V. lucetia* durante el evento cálido El Niño 98-99.

El SCH frente al Perú representa menos del 0.1 % de la superficie del océano mundial, tiene la mayor producción pesquera por unidad de área que alguna otra región en el mundo, representando casi el 10% de la captura de peces a nivel mundial, compuesta principalmente por anchoveta y sardina (Chavez et al. 2008). La producción primaria del SCH no es sustancialmente alta comparada con otro sistema de surgencia de borde oriental (Carr 2002, Patti et al. 2008), por lo tanto, es probable que una suficientemente alta producción de macrozooplancton soporte la alimentación de las poblaciones de anchoveta y sardina (Espinoza et al. 2009). Este enfoque, también se extiende hacia los peces micronectónicos dominantes de la trama trófica oceánica como son *Vinciguerria lucetia* y mictófidios.

Debido a las altas biomásas y extensivas migraciones verticales diarias, las especies dominantes de la comunidad micronectónica como *V. lucetia* y *E. mucronata* constituyen un importante componente de la dieta de especies de importancia comercial como calamar gigante (*Dosidicus gigas*) y jurel (*Trachurus murphyi*), regulando el comportamiento y la estrategia de ocupación del espacio de sus predadores, debido a la relación directa de sus movimientos migratorios. Esta relación trófica promueve un incremento potencial de las poblaciones de especies comerciales asociados a las características físicas en el Sistema de la Corriente de Humboldt. En especial para la jibia el cual tiene ventaja adaptativa sobre otro predador directo del micronecton como el jurel debido que realiza migraciones verticales en aguas profundas de la ZMO durante el día (manuscrito 3). El Jurel se alimenta preferentemente durante la noche durante la migración ascendente del micronecton en la capa superficial.

Los resultados presentados a través de los distintos estudios desarrollados en el marco de la presente tesis doctoral determinaron la aceptación de la hipótesis planteada debido que características oceanográficas de mesoescala como corrientes, frentes de surgencia, masas de agua y ZMO influyen sobre el funcionamiento y organización espacio-temporal del micronecton en el sistema de la Corriente de Humboldt frente a Perú. De esta manera, se destaca que: (i) la variabilidad de la distribución y abundancia del micronecton estaría explicada por la utilización de fuentes de alimentación macrozooplanctónica disponibles en aguas superficiales y sub-superficiales; (ii) los patrones de migración vertical y concentración de las especies micronectónicas distribuidas en las capas de dispersión sónica son intensificadas en la ZMO, demostrando que estos organismos están adaptados a condiciones anóxicas; (iii) la atípica distribución diurna en aguas superficiales del pez luminoso *V. lucetia*; y (iv) la influencia de la ocupación espacial de *V. lucetia* y *E. mucronata* sobre los movimientos migratorios de la pota o jibia *Dosidicus gigas*. Futuros estudios deben considerar el efecto de la competición de peces micronectónicos sobre las poblaciones de peces pelágicos pequeños en la zona nerítica (e.g. anchoveta), así como el transporte de materia orgánica hacia el océano profundo.

En este contexto, la alta resolución de muestreo simultáneo y continuo de herramientas biofísicas ofrece un excelente potencial para evaluar estudios sobre patrones de distribución y comportamiento espacio-temporal de organismos marinos con otros componentes ambientales dentro del marco del enfoque ecosistémico (Smith et al. 2007) y monitoreo de los efectos del cambio climático (Kloser et al. 2009).

5.- REFERENCIAS

- Ahlstrom, E.H., H.G. Moser and M.J. O' Toole. 1976. Development and distribution of larvae and early juveniles of the commercial lanternfish, *Lampanyctodes hectoris* (Gunther), off the west coast of southern Africa with a discussion of phylogenetic relationship of the genus. Bulletin of Southern California Academy of Sciences 75: 138-152.
- Alamo, V.y V. Valdivieso.1987. Lista sistemática de moluscos marinos en el Perú. Bol. Inst. Mar Peru. Exeptional volumen. 205.
- Alarcón-Muñoz R., L. Cubillos and C. Gatica. 2008. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) biomass off central Chile: Effects on Chilean hake (*Merluccius gayi*). Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep. 49: 157-166
- Alexander, R.McN. 1972. The energetics of vertical migration by fishes. Symposium of the Society for Exploration Biologic 19: 273-294.
- Allredge, A.L., B.H. Robinson, A. Fleminger, J.J. Torres, J.M. King and W.N. Hamner. 1984. Direct sampling and *in situ* observations of a persistent copepod aggregation in the mesopelagic zone of the Santa Barbara Basin. Marine Biology 80: 75-81.
- Angel, M.V. 1984. Detrital organic fluxes through pelagic ecosystems. In: Flows of Energy and Material in Marine Ecosystems (M.J.R. Fasham, ed.), 475-516pp. Plenum Press, New York.
- Antezana T. 2002. Adaptative behaviour of *Euphausia mucronata* in relation to the oxygen minimum layer of the Humboldt Current. In: Färber, Jaime (Ed.), Oceanography of the Eastern Pacific II. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada CICESE, México: 29-40.
- Antezana T. 2010. *Euphausia mucronata*: A keystone herbivore and prey in the Humboldt Current System. Deep Sea Research II doi:10.1016/j.dsr2.2009.10.014.
- Armstrong, M., D. Renard, J. Rivoirard and P. Petitgas. 1992. Geostatistics for fish survey data. Course held at Centre de Géostatistique, Fontainebleau, France, 91pp.
- Aronés K., Ayón P., Hirche H.-J. and Schwamborn R. 2009. Hydrographic structure and zooplankton abundance and diversity off Paita, northern Peru (1994 to 2004) - ENSO effects, trends and changes. Journal of Marine Systems 78: 582-598.
- Auster, P.J., C.A. Griswold, M.J. Youngbluth and T.G. Bailey. 1992. Aggregations of myctophid fishes with other pelagic fauna. Environmental Biology of Fishes 35: 133-139.

Ayón P and Swartzman G. 2008. Changes in the long-term distribution of zooplankton in the Humboldt Current Ecosystem off Peru, 1961–2005, and its relationship to regime shifts and environmental factors. *Fisheries Oceanography* . 17:6, 421–431.

Ayón P., Criales-Hernandez M. I., Schwamborn R. and Hirche H.-J. 2008a. Zooplankton research off Peru: A review. *Progress in Oceanography* 79: 238-255.

Bakun, A. 1987. Monthly variability in the ocean habitat off Peru as deduced from maritime observations, 1953 to 1984. In: D. Pauly and I. Tsukayama (Eds.) *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change*. ICLARM Studies and Reviews 15: 46-74.

Bakun, A., J. Csirke, D. Lluch-Belda and R. Steer-Ruiz. 1999. The Pacific Central American Coastal LME. In: Q. Tang and K. Sherman (Eds.), *Large Marine Ecosystems of the Pacific Rim: Assessment Sustainability and Management* Blackwell Science, Inc., Malden, MA. 465pp.

Bakun, A. 2001. "School-mix feedback": a different way to think about low frequency variability in large mobile fish populations. *Progress in Oceanography* 49: 485-511.

Bakun A. and Weeks S. J. 2008. The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold? *Progress in Oceanography* 79:290-299.

Balino, B.M. and D.L. Aksnes. 1993. Winter distribution and migration of the sound scattering layers, zooplankton and micronekton in Masfjorden, western Norway. *Marine Ecology Progress Series* 102: 35-50.

Barham, E.G. 1971. Deep scattering layer migration and composition: Observation from a diving saucer. *Science* 151 (317): 1399-1403.

Baussant, T., F. Ibañez and M. Etienne. 1993. Numeric analysis of planktonic spatial patterns revealed by echograms. *Aquatic Living Resources* 6: 175-184.

Beamish, R.J., K.D. Leask, O.A. Ivanov, A.A. Balanov and A.M. Orlov, B. Sinclair. 1999. The ecology, distribution and abundance of midwater fishes in the subarctic Pacific gyres. *Progress in Oceanography* 43 (2-4), 399-422.

Benoit-Bird, K. J. 2009. The effects of scattering-layer composition, animal size, and numerical density on the frequency response of volume backscatter. – *ICES Journal of Marine Science*, 66: 582–593.

Benoit-Bird, K.J. Au, W.W.L., Brainard, R.E., and M.O. Lammers. 2001. Diel horizontal migration of the Hawaiian mesopelagic boundary community observed acoustically. *Marine Ecology Progress Series*, 217:1-14

Benoit-Bird, KJ. and W.L. Au. 2002. Target strength measurements of Hawaiian mesopelagic boundary community animals. *Journal Acoustic Society American* 110 (2): 812-819.

Bertrand, A., E. Josse, P. Bach, P. Gros and L. Dagorn. 2002. Hydrological and trophic characteristics of tuna habitat: consequences on tuna distribution and longline catchability. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Science* 59: 1002-1013.

Bertrand A, Segura M, Gutierrez M, Vasquez L (2004) From smallscale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations of Peru. *Fish Fish* 5:296-316

Blanco, J., Thomas, A., Carr, M., Strub, P., 2001. Seasonal climatology of hydrographic conditions in the upwelling region off northern Chile. *Journal of Geophysical. Research Oceans*. 106(C6), 11451-11467.

Boyle, P.R. 1983. Cephalopod life cycles. Species accounts. London: Academic Press: 231.

Brinton E. 1962. The distribution of Pacific euphausiids. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* 8: 51-270.

Brodeur R, and O.Yamamura . 2005. Micronekton of North PaciWc.PICES report N°30, pp 111

Bussing, W.A. 1965. Studies of the midwater fishes of the Peru-Chile trench. *Biology of Antarctic Seas II*. *Antarctic Research* 5: 185-227.

Butler, M., S.M. Bollens, B. Burkhalter, L.P. Madin and Horgan. 2001. Mesopelagic fishes of the Arabian Sea: distribution, abundance and diet of *Chauliodus pammelas*, *Chauliodus sloani*, *Stomias affinis*, and *Stomias nebulosus*. *Deep sea research II* 48: 1369-1383.

Calienes R, Guillén O (1981) Masas de agua y producción primaria en el Perú. In: Landa A (ed) Cooperative investigation on the anchovy and its ecosystem between Peru and Canada. Instituto del Mar del Peru and Bedford Institute of Oceanography, Callao, pp 155-163.

Calienes, R., O. Guillén y N. Lostanau. 1985. Variabilidad espacio-temporal de clorofila, producción primaria y nutrientes frente a la costa Peruana. *Bol. Inst. Mar Perú* 10(1).

Cailliet, G. M. 1977. Several approaches to the feeding ecology of fishes. P. 1-13. In C. A. Simenstad y S. J. Lipovsky, *Fish food habits studies*. 1st Pacific Northwest Technical Workshop Proceedings, Astoria, OR, October 13-15 1976. Washington Sea Grant, Univ. of Washington, Seattle, WA.

Calliet, G. and A. Ebeling. 1990. The vertical distribution and feeding habits of two common midwater fishes (*Leuroglossus stilbius* and *Stenobranchius leucopsaurus*) off Santa Barbara. *California Comision Fisheries*, 31: 106-123.

- Carlotti F. and Poggiale J. C. 2010. Towards methodological approaches to implement the zooplankton component in "end to end" food-web models. *Progress in Oceanography* 84: 20-38.
- Carr M.-E. 2002. Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep Sea Research Part II* 49: 59-80.
- Carrasco, S. and O. Lozano. 1989. Seasonal and long term variations of zooplankton volumes in the Peruvian sea , 1964-1987. In: D. Pauly and I. Tsukayama (Eds.) *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change*. ICLARM Conference Proceedings 18: 82-85.
- Carritt D, Carpenter J (1966) Comparison and evaluation of currently employed modifications of the Winkler method for determining dissolved oxygen in seawater; a NASCD report. *Mar Res* 24:286-318.
- Castillo, R., M. Gutierrez, S. Peraltilla y N. Herrera. 1998. Biomasa de recursos pesqueros a finales del invierno de 1998. Crucero BIC Humboldt y BIC José Olaya, de Paita a Tacna. *Informe del Instituto del Mar del Perú* 141: 136-155.
- Chaigneau A., Gizolme A. and Grados C. 2008. Mesoscale eddies off Peru in altimeter records: Identification algorithms and eddy spatio-temporal patterns. *Progress in Oceanography* 79: 106-119.
- Chávez, F. 1995. A comparison of ship and satellite chlorophyll from California and Peru. *J. Geophys. Res.*, 100: 24855-24862.
- Chávez, F. and R.T. Barber. 1987. An estimate of new production in the equatorial Pacific. *Deep-Sea Research* 34(7): 1229-1243.
- Chávez, F., R.T. Barber and M.P. Sanderson. 1989. The potential primary production of the Peruvian upwelling ecosystem, 1953-1984. In: D. Pauly, P. Muck, J. Mendo and I. Tsukayama (Eds.) *The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions*. IMARPE/DTZ/ICLARM, Manila, 50-63.
- Chávez F., Bertrand A., Guevara-Carrasco R., Soler P. and Csirke J. 2008. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography* 79: 95-105.
- Chávez F. P. and Messié M. 2009. A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Progress in Oceanography* 83: 80-96.
- Childress JJ, Taylor SM, Calliet GM, and Price MH .1980. Patterns of growth, energy utilization and reproduction in some meso- and bathypelagic fishes of Southern California. *Mar Biol* 61:27-40

- Chirichigno, N. 1970. Lista de crustáceos del Perú (Decapoda y Stomatopoda) con datos de su distribución geográfica. Inf. Inst. Mar Perú-Callao, 35: 1-95.
- Chirichigno, N., y J. Vélez. 1998. Clave para identificar los peces marinos del Perú. (Segunda Edición, revisada y actualizada) Pub. Esp. Inst. Mar Perú. Callao-Perú. 500pp.
- Chirichigno, N. y M. Cornejo. 2001. Catálogo comentado de los Peces Marinos del Perú. Publicación Especial del Instituto del Mar del Perú, Callao-Perú. 313pp.
- Clarke, T. 1973. Some aspects of the ecology of lanternfishes in the Pacific Ocean near Hawaii. Fisheries Bulletin 71(2): 401-434.
- Codispoti, L.A. and T.T. Packard. 1980. Denitrification in the Eastern Tropical South Pacific. Journal of Marine Research 38: 453-477.
- Cornejo, RM. y R. Koppelman. 2006. Distribution patterns of mesopelagic fishes with special reference to *Vinciguerria lucetia* (Pisces: Phosichthyidae) in the Humboldt Current Region of Peru. *Marine Biology*. 149: 1519-1537
- Craddock, J.E. y G.W. Mead. 1970. Midwater fishes from the eastern south Pacific Ocean. Anton Bruun Rep 3 Scient. Results Southeast Pacific Expedition USA.
- Criales-Hernández M., Schwamborn R., Graco M., Ayón P., Hirche H. J. and Wolff M. 2008. Zooplankton vertical distribution and migration off Central Peru in relation to the oxygen minimum layer. *Helgoland Marine Research* 62: 85-100.
- Cury P., Roy C. and Faure V. 1998. Environmental constraints and pelagic fisheries in upwelling areas: the Peruvian puzzle. *South African Journal of Marine Science* 19: 159-167.
- Dalpadado, P. and J. Gjøsaeter. 1988. Feeding ecology of the lanternfish *Bentho-sema pterotum* from Indian Ocean. *Marine Biology*, 99: 555-567.
- Dioses, T. 1995. Análisis de la distribución y abundancia de los recursos jurel y caballa frente a la costa Peruana. Inf Progr Inst Mar del Perú N°3, pp 55.
- Dugdale, R. 1983. Effects of source nutrients concentrations and nutrients regeneration on production of organic matter in coastal upwelling centers. In: E. Sues and J. Thiede (Eds.), Coastal Upwelling; its sediment record. Part A: Responses of the sedimentary regime to present coastal upwelling. Plenum Press, New York, pp. 175-182.
- Dugdale, R. 1985. The effects of varying nutrient concentrations on biological production in upwelling regions. CALCOFI Rep., 26: 93-96.
- Ebeling, A.W. and W. H. Weed. 1963. Melamphaeidae III. Systematics and distribution of the species in the bathypelagic fishes genus *Scopelogadus* Vaillant. Dana Report 60, 53pp.

Ebeling, A.W., R.M. Ibara, R.J. Lavenberg and F.J. Rohlf. 1970. Ecological groups of deep-sea animals off southern California. Bulletin of the Los Angeles County. Museum of Natural History Science: Number 6, 43pp.

Ekau, W, Auel, H, Pörtner, HO and Gilbert, D. 2010. Impacts of hypoxia on the structure and processes in the pelagic community (zooplankton, macro-invertebrates and fish). Biogeosciences, vol. 7: 1669-1699.

Escribano, R., Marín, V., Iribaren, C., 2000. Distribution of *Euphausia mucronata* at the upwelling area of Peninsula Mejillones: the influence of the oxygen minimum layer. Scientia Marina 64, 69-77.

Escribano R., Hidalgo P. and Krautz C. 2009. Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 56: 1083-1094.

Espino, M. 1998. El mar peruano y sus recursos: Sistema de evaluación y manejo. En: Informe Final de la Segunda Reunión del Grupo de Trabajo de Evaluación y Ordenación Pesquera en el Pacífico Sudeste y de Especies Transzonales y Altamente Migratorias. P.109-130. Callao-Perú, 27-30 de abril de 1998. Comisión Permanente del Pacífico Sur - CPPS.

Espino M., R. Castillo y F. Fernández. 1995. Biology and Fisheries of Peruvian Hake (*M. gayi peruanus*) In J. Alheit and T. Pitcher (eds). P. 339-359 HAKE, fisheries, ecology and markets. Chapman & Hall, Fish and fisheries Series 15. First edition 1995.

Espinoza, P. and A. Bertrand . 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. Progress in Oceanography, 79: 215-227.

Fernández D., Escribano R. and Hidalgo P. 2002. Distribución de eufaúsidos en el sistema de surgencia frente a la península de Mejillones (23°S) asociada a condiciones previas y durante El Niño 1997-98. Investigaciones Marinas 30: 25-43.

Fernandez-Alamo A. and Färber-Lorda J. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review Progress in Oceanography 69: 318-359.

Fitch, J. and R. Brownell. 1968. Fish otoliths in cetacean stomachs and their Importance in interpreting feeding habits. J. Fish. Res. Board. Can. 25(12):2561-2574

Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental Vol. 3 Vertebrados-Parte 2. Roma, FAO, 3: 1201-1813.

Foote, K.G., H.P. Knudsen, D.N. Vestnes, D.N. MacLennan and E.J. Simmonds. 1987. Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide. *Internacional Council for the Exploration of the Sea* 144:1-69.

Frank, T.M. and E.A. Widder. 2002. Effects of a decrease in downwelling irradiance on the daytime vertical distribution patterns of zooplankton and micronekton. *Marine Biology* 140: 1181-1193.

Fréon P., Barange M. and Aristegui J. 2009. Eastern boundary upwelling ecosystems: integrative and comparative approaches. *Progress in Oceanography* 83: 1-14.

Fuenzalida R., Schneider W., Garcés-Vargas J., Bravo L. and Lange C. 2009. Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific *Ocean Deep Sea Research II* 56: 992-1003.

García-Godos, I. 2001. Patrones morfológicos del otolito sagitta de algunos peces óseos del mar peruano. *Bol. Inst. Mar Perú* 20 (1-2): 83.

Gartner, J. Jr., W.J. Conley and T.L. Hopkins. 1989. Escapement by fishes from midwater trawlers: a case study using lanternfishes (Pisces: Myctophidae). *Fishery Bulletin* 87(1): 213-222.

Gibbs, R.H. 1969. Taxonomy, Sexual, Dimorphism, vertical Distribution and evolutionary zoogeography of the bathypelagic fish genus *Stomias* (Stomiidae). *Smithsonian Contribution Zoology* N°31.

Gjøsaeter, J. 1981. Abundance and production of lanternfish (Myctophidae) in the western and northern Arabia Sea . *Fiskeridirektoratets Skrifter, Serie Havundersokelser*. 17(6): 215-251.

Gjøsaeter, J. and K. Kawaguchi. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO Fisheries Technical Paper*. 193: 1-51.

Goldthwait S. A. and Steinberg D. K. 2008. Elevated biomass of mesozooplankton and enhanced fecal pellet flux in cyclonic and mode-water eddies in the Sargasso Sea *Deep Sea Research II* 55: 1360-1377.

Gonzales, R y R. Quiñones. 1999. Determinación de la actividad de Lactato Dehidrogenasa (EC.1.1.1.27) en dos especies del plancton marino: *Euphausia mucronata* y *Calanus chilensis*. *Resumen XIX Congreso de Ciencias del Mar*. Antofagasta, Chile, 17pp.

González H. E., Daneri G., Iriarte J. L., Yannicelli B., Menschel E., Barría C., Pantoja S. and Lizárraga L. 2009. Carbon fluxes within the epipelagic zone of the Humboldt Current System off Chile: The significance of euphausiids and diatoms as key functional groups for the biological pump. *Progress in Oceanography* 83: 217-227.

- Graco, M., Ledesma, J., Flores, G., Girón, M. 2007. Nutrientes, oxígeno y procesos biogeoquímicos en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a Perú. *Revista Peruana Biología* 14(1): 117-128.
- Greenlaw, Ch. and W.G. Percy. 1985. Acoustical patchiness of mesopelagic micronekton. *Journal Marine Research*. 43: 163-178.
- Guillén, O. Y R. Calienes. 1981. Productividad y afloramiento frente a las Aguas Costeras Peruanas. *Bol. Inst Mar Perú-Callao*, Vol. Extraordinario pp 130-143.
- Gutiérrez, M., R. Castillo y S. Peraltilla. 1999 a. Biomasa de recursos pesqueros a finales de la primavera de 1998. Crucero BIC José Olaya 981112. Informe del Instituto del Mar del Perú 146: 11-18pp.
- Gutiérrez, M., R. Castillo y A. Aliaga. 1999 b. Distribución de recursos pesqueros durante la primavera de 1998. Crucero BIC José Olaya 981112. Isla Lobos de Tierra a Morro Sama. Informe del Instituto del Mar del Perú 146: 19-24pp.
- Gutiérrez, M. y D.N. Mac Lennan. 1998. Resultados preliminares de las mediciones de Fuerza de Blanco in situ de las principales especies pelágicas. Informe del Instituto del Mar del Perú 135: 16-19pp.
- Gutiérrez D., Aronés K., Chang F., Quipuzcoa L. and Villanueva P. 2005. Impacto de la variación oceanográfica estacional e interanual sobre los ensambles de microfitoplancton, mesozooplancton, ictioplancton y macrozoobentos de dos áreas costeras del norte del Perú entre 1994 y 2002. *Boletín Instituto del Mar del Perú* 22:1-60.
- Harrison, G. and T. Platt. 1981. Primary production and nutrient fluxes off northern coast of Peru: a summary. *Bol. Inst. Mar Perú Callao*. Vol. Extraordinario ICANE: 15-21.
- Haury, L.R., J.A. Mc Gowan and P.H. Wiebe. 1978. Patterns and process in the time-space scales of plankton distributions. Pages 277-327. in J.H. Steele, editor. *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum, New York, USA.
- Hazen HL, Craig JK, Good CP and Crowder LB. 2009. Vertical distribution of fish biomass in hypoxic waters on the Gulf of Mexico shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 375: 195-207.
- Hazen EL and D. Jhonston. 2010. Meridional patterns in the deep scattering layers and top predator distribution in the central equatorial Pacific. *Fisheries Oceanography*. 19:6, 427-433.
- Herring P. 2002. The biology of the deep ocean. In: Crawley et al.(eds) *Biology of habitats*. Oxford, pp 314
- Hopkins, T.L. and Jr. Gartner. 1992. Resource-partitioning and predation impact of a low-latitude myctophid community. *Marine Biology* 114: 185-197.

- Hormazábal, S., G. Shaffer, N. Silva and E. Navarro. 2006. The Perú-Chile undercurrent and the oxygen minimum zone variability off central Chile. *Gayana* 70: 37-45.
- Hutchins, D.A., C.E. Hare, R.S. Weaver, Y. Zhang, G.F. Firme, G. Ditulillo, M.B. Alm, S.F. Riseman, J.M. Maucher, M. Geesey, C.G. Trick, G.J. Smith, E.L. Rue., J. Conn and K.W. Bruland. 2002. Phytoplankton iron limitation in the Humboldt Current and Peru Upwelling. *Limnology and Oceanography* 47: 997-1011.
- ICES. 2000. Report on echotrace classification. ICES report Cooperative Research Report, 238.
- Johnson, R.K. 1982. Fishes of the families Evermannellidae and Scopelarchidae: Systematics, morphology, interrelationships and zoogeography. *Fieldiana: Zoology*, new series, Number 12, 252 pp.
- Johnson, R.K. and R. M Feltes. 1984. A new species of *Vinciguerria* (Salmoniformes: Photichthyidae) from the Red Sea and Gulf of Aqaba, with comments on the depauperacy of the Red Sea mesopelagic fish fauna. *Fieldiana: Zoology*, new series, 7Number 22, 32 pp.
- Kamykowski, D. and S.J. Zentara. 1990. Hypoxia in the world ocean as recorded in the historical data set. *Deep Sea Research* 37: 1861-1874.
- Karnella, Ch. 1987. Family Myctophidae, Lanternfishes. In: Gibbs and Krueger (Eds), pp 51-168. *Biology of midwater fishes of the Bermuda Ocean* Acre.
- Karuppasamy PK, Muraleedharan KR, Dinneshkumar PK and Nair M. 2010. Distribution of mesopelagic micronekton in the Arabia Sea during the winter monsoon. *Indian Journal of Marine Sciences*. Vol 39 (2): 227 – 237.
- Karstensen J, Stramma L and Visbeck M. 2008. Oxygen minimum zones in the eastern tropical Atlantic and Pacific oceans. *Progress in Oceanography* 77: 331-350.
- Keister J. E., Cowles T. J., Peterson W. T. and Morgan C. A. 2009. Do upwelling filaments result in predictable biological distributions in coastal upwelling ecosystems? *Progress in Oceanography* 83: 303-313.
- Kinzer, J., R. Bottger-Schnack and K. Schulz. 1993. Aspects of horizontal distribution and diet of myctophid fish in the Arabian Sea with reference to the deep water oxygen deficiency. *Deep-Sea Research II* 40 (3): 783-800.
- Kinzer, J., and K. Schulz. 1985. Vertical distribution and feeding patterns of midwater fish in the central equatorial Atlantic. I. Myctophidae. *Marine Biology* 85: 313-322.
- Kloser, R. J., Ryan, T. E., Young, J. W., and Lewis, M. E. 2009. Acoustic observations of micronekton fish on the scale of an ocean basin: potential and challenges. – *ICES Journal of Marine Science*, 66: 998–1006.

- Konchina, Yu.V. 1981. The Peruvian Jack Mackerel, *Trachurus symmetricus murphyi*, a facultative predator in the coastal upwelling ecosystem. VNIRO : 46-59.
- Lam, V. and D. Pauly. 2005. Mapping the global biomass of mesopelagic fishes. Sea Around Us Project Newsletter (30): 4.
- Lapko, V.V. and O.A. Ivanov. 1994. Composition and distribution of the sound-scattering layer in Pacific Kurile waters. *Oceanology* 33 (4): 497-501.
- Lavery A., C., Wiebe P., H., Stanton T., K., Lawson G., L., Benfield M., C. and Copley N. 2007. Determining dominant scatterers of sound in mixed zooplankton populations. *The Journal of the Acoustical Society of America* 122: 3304-3326.
- Lebart, L., Morineau, A., Lambert, T. & Pleuvret, P. (1999), SPAD. Système Pour l'Analyse des Données, Paris.
- Legend, M., P. Bourret, P. Fourmanoir, R. Grandperrin, J.A. Guédrat, A. Michel, P. Rancurel, R. Repelin e C. Roger. 1972. Relations trophiques et distributions verticales en milieu pélagique dans l'océan Pacifique intertropical. *Cahiers ORSTOM séries Océanographie X (4) : 303-393.*
- Levin, L.A., C.L. Huggett, and K.F. Wishner. 1991. Control of deep-sea benthic community structure by oxygen and organic matter gradients in the eastern Pacific Ocean. *Journal of Marine Research* 49: 763-800.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Longhurst, A.R. 1976. Vertical migration. In. D. H. Cushing, J.J. Walsh (Eds), pp. 116-137. *The ecology of the Seas*. W.B. Saunders Company.
- Longhurst A. 1998. *Ecological geography of the sea*. Academic Press, London, 398pp.
- Luo, J., P.B. Ortner, D. Forcucci and S.R. Cummings. 2000. Diel vertical migration of zooplankton and mesopelagic fish in the Arabian Sea. *Deep Sea Research* 47: 1451-1473.
- Mac Lennan, D.N. and E.J. Simmonds. 1992. *Fisheries acoustics*. Chapman and Hall, London. 325pp.
- MacLennan, D. N., Fernandes, P. G., and Dalen, J. 2002. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. – *ICES Journal of Marine Science*, 59: 365–369.
- Mann. K.H. and J.R.N. Lazier. 1996. *Dynamics of marine ecosystems*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 389pp.

- Manriquez K., Escribano R., and Hidalgo P. 2009. The influence of coastal upwelling on the mesozooplankton community structure in the coastal zone off Central/Southern Chile as assessed by automated image analysis. *Journal of Plankton Research* 31:1075-1088.
- Marchal, E. and A. Lebourges. 1996. Acoustic evidence for unusual diel behaviour of mesopelagic fish (*Vinciguerria nimbaria*) exploited by tuna. *ICES. Journal Marine Science* 53: 443-447.
- Markaida, U. and O.S. Nishizaki. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 83: 4162.2-4162.12.
- Marshall, N.B. 1971. *Exploración in the life of fishes*. Cambridge, M.A.: Harvad University Press. 35-99 pp.
- Marshall, N.B. 1972. Swimbladder organization and depth ranges of deep-sea teleosts. In: *Effects of pressure on organisms. Symposium of the Society for Exploration Biologic*. 261-272pp.
- Matsui, T. and R. Rosenblatt. 1987. Review of the deep-sea fish family Platytroctidae (Pisces: Salmoniformes). *Bulletin Scripps Institute of Oceanography of the University California San Diego*. 159 pp.
- May R.M. 1999. Crash test for real. *Nature*, 398: 371-372.
- Mc Clatchie, S. and A. Dunford. 2003. Estimated biomass of vertically migrating mesopelagic fish off New Zeland. *Deep Sea Research* 50: 1263-1281.
- 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 Peru*. 5-170.
- Miya, M., M. Yamaguchi and M. Okiyama. 1995. Midwater fishes off the Pacific coast of Boso Peninsula, Central Japan: species composition, abundance, biomass and zoogeographic affinities. *Japan Journal Ichthyology* 42(3/4): 237-248.
- Morón, O. 2000. Características del ambiente marino frente a la Costa Peruana. *Boletín Instituto del Mar del Perú* 19 (1-2): 179-204.
- Moser, H.G. and P.E. Smith. 1993. Larval fish assemblages of the California Current Region and their horizontal and vertical distributions across a front. *Bulletin Marine Science* 53: 645-691.
- Murase H., Ichihara M., Yasuma H., Watanabe H., Yonezaki S., Nagashima H., Kawahara S. and Miyashita K. 2009. Acoustic characterization of biological backscatterings in the Kuroshio-Oyashio inter-frontal zone and subarctic waters of the western North Pacific in spring. *Fisheries Oceanography* 18: 386-401.

Nafpaktitis, B.G. 1973. A review of the lanternfishes (family Myctophidae) described by A vedel Taning. Dana Report N°83, 45pp.

Nair K, M Madhupratap, T Gopalakrishnan, P Haridas and M Gauss 1999. The Arabian Sea: physical environment, zooplankton and myctophic abundance. Indian Journal of Marine Sciences, Vol 28, pp 138-145.

Newel, G.- 1963. Marine plankton a practical guide. Hutchison Biological Monographs. 1-207.

Nixon, S. and A. Thomas. 2001. On the size of the Peru upwelling ecosystem. Deep Sea Research I, 48:2521-2528.

Olson, D.B. and Backus, R.H. 1985. The concentrating of organisms at fronts: a cold-water fish and a warm-core Gulf Stream ring. Journal of Marine Research 43, 113-137.

Papaconstantinou, C., K. Anastasopoulon and E. Caragitsou. 1997. Comments on the mesopelagic fauna of the North Aegean Sea. Cybium 21(3):281-288.

Patti B., Guisande C., Vergara A. R., Riveiro I., Maneiro I., Barreiro A., Bonanno A., Buscaino G., Cuttitta A., Basilone G. and Mazzola S. 2008. Factors responsible for the differences in satellite-based chlorophyll a concentration between the major global upwelling areas. Estuarine, Coastal and Shelf Science 76: 775-786.

Paulmier A, Ruiz-Pino D, Garçon V, and Farias L .2006. Maintaining of the Eastern South Pacific Oxygen Minimum Zone (OMZ) off Chile. Geophysical Research Letters 33: L20601, doi:10.1029/2006GL026801.

Paxton, JR., N. Bray and Z. Baldwin. 2010. Mesopelagic fauna of the coast Peru and Chile. In: Wagner, H-J. Bioluminescence and biological rhythms in the mesopelagic fauna. Cruise Report SO209 FS Sonne, 75pp.

Pearcy, W.G. and R.M. Laurs. 1966. Vertical migration and distribution of mesopelagic fishes off Oregon. Deep Sea Research, 13: 153-165.

Pequeño, G. 2000. Delimitaciones y relaciones biogeográficas de los peces del Pacífico Suoriental. Estud. Oceanol. 19: 53-76pp.

Petitgas, P. 1993. Use of disjunctive kriging to model areas of high pelagic fish density in acoustic fisheries surveys. Aquatic Living Resources 6: 201-209.

Petitgas, P. and A. Prampart. 1995. EVA: Estimation Variance. A geostatistical software for structure characterisation and variance computation. Editions de l'Orstom, collection logORSTOM, Paris.

- Pinkas, L., M. S. Oliphant and K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. California Department Fish and Game. Fish. Bull. 152: 1-105
- Pizarro, O., G. Shaffer, B. Dewitte and M. Ramos. 2002. Dynamics of seasonal and interannual variability of the Peru-Chile Undercurrent. Geophysical Research Letters. 29(12), 10.1029/2002GL014790.
- Pocklington, R. 1981. Organic matter in upwelling off northern Peru, November 1977. Boletín Instituto del Mar del Perú, Callao. Vol. Extraordinario ICANE: 7-14.
- Prince ED, and Goodyear P. 2006. Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic fishes. Fisheries Oceanography 15: 451-464.
- Rinke K., Hubner I., Petzoldt T., Rolinski S., König-Rinke M., Post J., Lorke A. and Benndorf J. 2007. How internal waves influence the vertical distribution of zooplankton. Freshwater Biology 52: 137-144.
- Ritz, D. A. 1994. Social aggregation in pelagic invertebrates. Advances in Marine Biology 30: 156-196.
- Roe, H.S. and J. Badcock. 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the north east Atlantic. 5. vertical migrations and feeding of fish. Progress in Oceanography 13: 389-424.
- Rogachev, K.A., Salomatin, A.S. and Carmack, E.C. 1996. Concentration of pelagic organisms at mesoscale fronts in the western subarctic Pacific: small fish on long waves. Fisheries Oceanography 5 (3/4): 153-162.
- Roger C. 1994. The plankton of the tropical western Indian ocean as a biomass indirectly supporting surface tunas (yellowfin, *Thunnus albacares* and skipjack, *Katsuwonus pelamis*). Environmental Biology of Fishes 39: 161-172.
- Rojas de Mendiola, B. 1981. Seasonal phytoplankton distribution along the Peruvian coast. In: F. Richards (Ed.), Coastal Upwelling. AGU, Washington D.C., pp:348-356.
- Rosas R, R. Tafur, A. Alegre, R. Castillo, RM. Cornejo, C. Salinas and P. Sánchez (accepted). Trophic relationships between jumbo squid *Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835 and the mesopelagic fish *Vinciguerria luetia* Garman, 1899 in the Humboldt Current System of Peru. Scientia Marina.
- Rothschild, B.J. 1991. On the causes for variability of fish populations: the linkage between large and small scales. In Food chains, yields, models and management of large marine ecosystems. Ed. by Sherman, K., L.M. Alexander and B.D. Gold. 263-273pp. Westview Press, Boulder, San Francisco, Oxford, 320pp.

- Salvanes, A.G.V. and J.B. Kristoffersen. 2001. Mesopelagic fishes. In: J. Steele *et al* (Ed), 1711-1717pp. Encyclopedia of Ocean Sciences, Vol. 3. Academic Press.
- Sameoto, D.D. 1981. Distribution and abundance of six species of fish larvae in peruvian waters and their relationships with the physical and biological environment. In: Cooperative Investigation on the Anchovy and its Ecosystem between Peru and Canada. Callao, Perú: Instituto del Mar del Perú; Halifax, NS, Canada. 171-179pp. Berford Institute of Oceanography.
- Sameoto, D.D. 1982. Zooplankton and micronekton abundance in acoustic scattering layers on the Nova Scotian slope. Canadian Journal Fisheries Aquatic Science. 39: 760-777.
- Sameoto, D.D. 1986. Influence of the biological and physical environment on the vertical distribution of mesozooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. Marine Biology 93: 263-279.
- Santander, H. y O.S. Castillo. 1981. El ictioplancton en el área norte del Perú en noviembre de 1977. In: Cooperative Investigation on the Anchovy and its Ecosystem between Peru and Canada. Callao, Perú: Instituto del Mar del Perú; and Halifax, NS, Canada. 234-243pp. Berford Institute of Oceanography.
- Santander, H., G. Luyo, S. Carrasco, M. Véliz y O.S. Castillo. 1981. Catálogo de zooplancton en el mar Peruano. Primera parte: Area: Pisco-San Juan.
- Sassa, C.,T. Kinoshita and C. Watanabe. 2002. Assemblages of vertical migratory mesopelagic fish in the transitional region of the western north Pacific. Fisheries Oceanography 11: 193-204.
- Shchetinnikov, A. S. 1989. Food spectrum of *Dosidicus gigas* (Oegopsida) in the ontogenesis. Zoology Zhu., 68(7): 28-39.
- Shushkina, E.A. and Vinogradov M.E. 1992. Vertical distribution of zooplankton in the Guaymas basin (Gulf of California). Okeanologia 32: 881-887.
- Sielfeld, W., M. Vargas y R. Fuenzalida. 1995. Peces mesopelagicos frente a la costa norte de Chile (18 25 – 21 47 S) Invest. Mar., Valparaiso 23: 83-97.
- Simmonds J. and MacLennan D. 2005. Fisheries Acoustics. Theory and practices 2nd Ed. Chapman & Hall: 437 p.
- Sinclair, E.H. and P.J. Stabeno. 2002. Mesopelagic nekton and associated physics of the southeastern Bering Sea. Deep Sea Research 49: 6127-6145.
- Smith A. D. M., Fulton E. J., Hobday A. J., Smith D. C. and Shoulder P. 2007. Scientific tools to support the practical implementation of ecosystem-based fisheries management. ICES Journal of Marine Science 64: 633-639.

- Steele, J.H. 1998. From carbon flux to regime shift. *Fisheries Oceanography* 7 (3/4): 176-181.
- Strub, P.T. , J.M. Mesias, V. Montecino, J. Rutlant and S. Salinas. 1998. Coastal ocean circulation off Western South America. In : Robinson, A.R. and K.H. Brink (Eds). 273-314pp. *The Global Coastal Ocean. The Sea*. Wiley, New York.
- Sutton, T.T., T.L. Hopkins and T.M. Lancraft. 1995. Trophic diversity of a mesopelagic fish community. *IOC Workshop Report N° 142*: 353-357.
- Swartzman, G., W. Stuetzle, K. Kulman and M. Powojowski. 1994. Relating the distribution of pollock schools in the Bering Sea to environmental factors. *ICES. Journal of Marine Science* 51: 481-492.
- Tarazona, J. y W. Arntz. 1986. Bacterias filamentosas gigantes en fondos someros de la Bahía de Ancón. *Revista de Ciencias UNMSM* 74: 178-180.
- Tarazona, J. D. Gutiérrez, C. Paredes y A. Indacochea. 2003. Una revisión y desafíos para la investigación en biodiversidad marina en Perú. *Gayana* 67 (2): 206-231.
- Teves, N and E. Evangelista. 1974. Las 200 millas de mar territorial peruano y sus fondos marinos. *Bol Soc Geol Perú* 53:59-74.
- Thomas, A.C., M.E. Carr and P.T: Strub. 2001. Chlorophyll variability in eastern boundary currents. *Geophysical Research Letter*, 28: 3421-3424.
- Tont, S.A. 1975. Deep scattering layers: patterns in the Pacific. *CALCOFI Rep.*, 18:112-117.
- Vinogradov, M.E. 1981. Ecosystems of equatorial upwellings. In. Longhurst (Ed), *Analysis of marine ecosystems. Part 3*: 69-92pp. London Academic Press. 741pp.
- Vinogradov, M.E. 1997. Some problems of vertical distributions of meso-and macroplankton in the ocean. *Advances in Marine Biology* 32: 2-82.
- Vinogradov M. E. and Shushkina E. A. 1978. Some Development Patterns of Plankton Communities in the Upwelling Areas of the Pacific Ocean. *Marine Biology* 48: 357-366.
- Wakeham, S. and C. Lee. 1998. Production, transport, and alteration of particulate organic matter in the marine water column. In. Engel and Stephen (Eds), 145-165pp. *Organic Geochemistry*. Plenum Press, New York.
- Wang, J.T.-M. and C.-T. Chen, 2001. A review of lanternfishes (Families: Myctophidae and Neoscopelidae) and their distributions around Taiwan and the Tungsha islands with notes on seventeen new records. *Zool. Stud.* 40(2):103-126.

Wanink JH, Kashindye JJ, Goudswaard PC, and Witte F .2001. Dwelling at the oxycline: does increased stratification provide a predation refugium for the Lake Victoria sardine *Rastrineobola argentea*? *Freshwater Biol* 46:75–85.

Watanabe, H., and K. Kawaguchi. 2003. Decadal change in abundance of surface migratory myctophid fishes in the Kuroshio region from 1957 to 1994. *Fisheries Oceanography* 12 (2): 100-111.

Watanabe, H., M. Moku, J. Kawaguchi, K. Ishimaru and A. Ohno. 1999. Diel vertical migration of myctophid fishes (Family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. *Fisheries Oceanography*. 8 (2): 115-127.

Widder, E.A. and T.M. Frank. 2001. The speed of an isolume: a shrimp's eye view. *Marine Biology* 138: 669-677.

Williams, A., J.A. Koslow, A. Terauds and K. Haskard. 2001. Feeding ecology of five fishes from the mid slope micronekton community off southern Tasmania, Australia. *Marine Biology* 139: 1177-1192.

Williams, A. and A. Koslow. 1997. Species composition, biomass and vertical distribution of micronekton over the mid-slope region off Southern Tasmania, Australia. *Marine Biology* 130: 259-276.

Wishner KF, Ashjian CJ, Gelfman C, Gowing M, Kann L, Levin L, Mullineaux L, Saltzman J .1995. Pelagic and benthic ecology of the lower interface of the Eastern Tropical Pacific oxygen minimum zone. *Deep-Sea Res I* 42:93–115

Wisner, R.L. 1976. The taxonomy and distribution of lanternfishes (Family Myctophidae) of the eastern Pacific. Mississippi, NORDA Report, 3: 1-229pp. Ocean Navy Ocean Research and Development Activity.

Wolff, G. A. 1984. Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean. NOAA-NMFS Tech. Rep. 17: 1-50

Wyrtki, K. 1962. The oxygen minima in relation to ocean circulation. *Deep Sea Research* 9: 11-23.

Yamashiro, C., L. Mariategui, J. Rubio, J. Arguelles, R. Tafur, A. Taípe, M. Rabí.- 1998. Jumbo flying squid fishery in Peru. In: Okutani, T. (Ed.). *Large Pelagic Squids*. Japan Marine Fishery Resources Research Center, Tokyo. 119–125.

Young, J.W., Bradford, R., Lamb, T.D., Clementson, L.A., Kloser, R., and Galea, H. 2001. Yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) aggregations along the shelf break off south-eastern Australia: links between inshore and offshore processes. *Mar. Freshwater Res.*, 52: 463-474.

Young, J.W., R.W. Bradford, T.D. Lamb and V.D. Lyne. 1996 a. Biomass of zooplankton and micronekton in the southern bluefin tuna fishing grounds off eastern Tasmania, Australia. *Marine Ecology Progress Series* 138: 1-14.

Young, J.W., T.D. Lamb and R.W. Bradford. 1996 b. Distribution and community structure of midwater fishes in relation to the subtropical convergence off eastern Tasmania, Australia. *Marine Biology* 126: 571-584.

Zahuranec, B.J. 2000. Zoogeography and Systematics of the Lanternfishes of the Genus *Nannobranchium* (Myctophidae: Lampanyctini). *Smithsonian Contributions to Zoology* 607: 69pp.

Zuta, S. y O. Guillén. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. *Boletín del Instituto del Mar del Perú- Callao* 2(5): 161-233pp.

6.- ANEXO

Taxonomía y zoogeografía de la ictiofauna mesopelágica y batipelágica distribuida en las Capas de Dispersión Sónica colectadas en la zona de estudio

6.1. Familias de la ictiofauna mesopelágica y batipelágica

Se presenta una relación de las familias de la ictiofauna mesopelágica y batipelágica distribuida en las Capas de Dispersión Sónica los cuales fueron registradas en las estaciones de arrastre pelágico a bordo del BIC Humboldt en el Pacífico Suroriental del Perú durante el periodo de estudio.

BATHYLAGIDAE

Esperlanes
Deepsea smelts



GONOSTOMATIDAE

Cepillones
Bristlemouths



MELAMPHAEIDAE
Escamones de profundidad
Bigscale fishes, ridheads



MELANOSTOMIIDAE

Dientón negro
Scaleless black dragon fishes



MYCTOPHIDAE

Peces linterna, linternillas
Lanternfishes, lampfishes



NEMICHTHYIDAE

Anguilas zancudas, anguilas tijeras
Snipe eels



NEOSCOPELIDAE

Peces sin luces

Blackchin, unlight fishes



NOTOSUDIDAE

Pez plateado, vigilante, huesos de papel

Waryfishes, paperbones



PARALEPIDIDAE

Barracuditas

Barracuditas



PHOSICHTHYIDAE

Peces portadores de luces, peces luminosos

Lightfishes



SCOPELARCHIDAE

Ojos perlados

Pearleyes, tubular eyed fishes



SCOPELOSAURIDAE

Barracudita, vigilante

Barracudita, waryfishes



STERNOPTYCHIDAE

Peces hacha luminosos

Hatchetfishes, silver hatchetfishes



STOMIIDAE

(incluidas Astronesthidae y Melanostomiidae)

peces viboras, peces dientes ganchudos

Barbeled dragonfishes



6.2. Características taxonómicas, bioecológicas y pesqueras de las familias de la ictiofauna mesopelágica y batipelágica

PHOSICHTHYIDAE

“Peces Luminosos”

Características de diagnosis: Peces óseos perteneciente al Orden Stomiiformes de talla pequeña (registros de hasta 10 cm); cuerpo alargado, boca y ojos grandes, aleta adiposa, dientes pequeños, presencia de fotóforos formando hileras en la parte ventral del cuerpo.

Habitat, biología y pesquería: Las especies de esta familia habitan las zonas mesopelágica y batipelágica en aguas templadas, tropicales y subtropicales, presentan migraciones verticales diarias permaneciendo durante el día en profundidad y ascendiendo hacia la superficie durante la noche formando grandes cardúmenes o parches (Manuscrito 2). Se ha observado a través de la acústica y capturas con red de arrastre pelágica la presencia de parches monoespecíficos formados por *Vinciguerria lucetia* (Manuscrito 1, Manuscrito 2). Modo de alimentación, carnívoros principalmente crustáceos (copépodos). La especie *Vinciguerria lucetia* es un pez oceánico muy común, dominante de la comunidad micronectónica registrando una de las más altas biomásas de la zona mesopelágica (entre 2 y 11 millones de toneladas) en el área de estudio (Castillo et al., 1998; Gutierrez et al., 1999) y considerado recurso pesquero potencial de importancia comercial.

Comentarios: La familia está respresentada por 1 género con 3 especies en la zona de estudio: *Vinciguerria lucetia* y *Vinciguerria nimbaria* y *Ichthyococcus irregularis* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

GONOSTOMATIDAE
“Boca cerdosa, Cepillones”

Características de diagnosis: Peces óseos perteneciente al Orden Stomiiformes de talla pequeña (registros entre 4 – 7 cm, según literatura alcanzan hasta 25 cm); cuerpo comprimido, cabeza generalmente cónica, aletas dorsal y anal bien desarrolladas, con fotóforos en una hilera a lo largo de la superficie ventral del cuerpo, sin vejiga natatoria, no tiene barbos, dientes pequeños a manera de cerdas, escamas cicloideas se desprenden fácilmente; comisura de la boca oblicua sobrepasa el ojo, mandíbula inferior se proyecta al ojo pequeño.

Habitat, biología y pesquería: Especies habitantes de la zona mesopelágica y batipelágica. Amplia distribución en aguas templadas y tropicales. Realizan extensivas migraciones verticales diarias entre 300 y 1200 m de profundidad (incluso hasta 2000 m). Peces oceánicos muy comunes registrando altas capturas con red de arrastre de media-agua en el área de estudio. No presentan importancia comercial.

Comentarios: La familia está representada por 5 géneros con 11 especies en la zona de estudio: *Cyclothone acclinidens*, *Cyclothone alba*, *Cyclothone braueri*, *Cyclothone microdon*, *Cyclothone obscura*, *Cyclothone pallida*, *Cyclothone signatha*, *Diplophos taenia*, *Gonostoma* sp, *Manducus argenteolus*, *Yarella argenteola* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

STERNOPTYCHIDAE
“Peces hacha luminosos”

Características de diagnosis: Peces óseos perteneciente al Orden Stomiiformes de talla pequeña y mediana (2 – 8 cm, Se cita tallas de hasta 10 cm de longitud); cuerpo alto muy comprimido su forma se asemeja a una hacha (por esos son llamados comúnmente peces hacha luminosos), boca grande, con fotóforos en hileras o formando grupos, ojos tubulares,

aleta adiposa larga, región escapular con una proyección inferior y con 1 o más espinas neurales que se proyectan sobre su dorso por delante de la aleta dorsal.

Habitat, biología y pesquería: Especies habitantes de la zona mesopelágica y batipelágica en aguas templadas y tropicales. Realizan extensivas migraciones verticales diarias. Peces oceánicos comunes en los registros con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: La familia está representada por 4 géneros con 9 especies en la zona de estudio: *Argyropelecus affinis*, *Argyropelecus lychnus*, *Argyropelecus olfersi*, *Argyropelecus pacificus*, *Araiophos eastropas*, *Maurolicus brevipinnis*, *Maurolicus muelleri*, *Sternoptyx diaphana*, *Sternoptyx obscura* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

ASTRONESTHIDAE

“Dientes retorcidos con colmillos”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Stomiformes. (Nelson, 1994 considera esta familia dentro de la subfamilia Astronestiinae); de talla mediana (entre 15 y 30 cm); cuerpo alargado, con fotóforos dispuestos en hileras sobre el margen ventral, aleta dorsal un poco detrás de la mitad del cuerpo entre las aletas pélvica y anal; boca grande con dientes caniniformes, largo barbo en el mentón, aleta adiposa sin escamas.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona Mesopelágica y batipelágica. Realizan migraciones verticales diarias entre 100 a 3000 m de profundidad. Realizan migraciones verticales diarias. Peces oceánicos raros en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: A nivel mundial se han registrado cerca de 25 especies. En el Perú se han registrado dos especies: *Borostomias antarctica*, *Borostomias panamensis* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

MELANOSTOMIIDAE (= MELANOSTOMIATIDAE)

“Dragones desnudos” “Dragones sin escamas”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Stommiformes. Nelson, 1994, señala esta familia como Melanostomatinae; de talla mediana (registros hasta 10 cm, literatura menciona hasta 30 cm); cuerpo alargado con fotóforos en hileras en la parte ventral del cuerpo; sin escamas, mandíbulas grandes, dientes caniniformes, mentón con un largo barbo, aletas dorsal y anal en la parte posterior del cuerpo, opuestas, sin adiposa, a veces sin aletas pectorales, color negro.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica y batipelágica de aguas templadas y tropicales, con una rango de distribución desde Alaska hasta Chile. Realizan migraciones verticales diarias. Peces oceánicos poco frecuentes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: A nivel mundial se reportan 90 especies. En el Perú, se han registrado 2 especies: *Bathophilus ater* y *Bathophilus filifer* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

SERRIVOMERIDAE

“Anguila dientes de serrucho”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Anguilliformes; talla grande (hasta 62 cm); cuerpo muy alargado, mandíbulas bien alargadas y delgadas, dientes vomerinos en 2 o más filas, aletas dorsal y anal largas y confluentes, aleta dorsal se origina

bien detrás de la cabeza sobre y detrás del origen de la anal, boca grande, de color plateado o con visos oscuros y áreas plateadas.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica y batipelágica en aguas tropicales y templadas. Realizan migraciones verticales diarias. Peces oceánicos comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: En el Perú, se ha registrado 1 género con 3 especies: *Serrivomer beani*, *Serrivomer bertini* y *Serrivomer sector* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

NEMICHTHYIDAE

“anguilas zancudas”

Características de diagnóstico: Peces óseos pertenecientes al Orden Anguilliformes; talla mediana a grande (entre 0.60 y 1.50 m), forma de anguila cuerpo muy alargado, posteriormente en punta, generalmente termina en un filamento con una cola muy larga, cabeza corta, orificios nasales grandes juntos frente a los ojos, mandíbulas largas, finas y curvadas, aleta dorsal comienza cerca de la cabeza, aletas pectorales, dorsal y anal transparentes, confluentes con la caudal y los radios conectados por débiles membranas y no embebidos, sin escamas, numerosos dientes puntiagudos, ojo grande, línea lateral completa, con una o más filas de poros.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica y batipelágica de amplia distribución en los mares cálidos a grandes profundidades. Realizan migraciones verticales diarias. Peces oceánicos no comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: A nivel mundial se citan 9 especies. En la zona de estudio se registran 2 géneros con 4 especies: *Nemichthys fronto*, *Nemichthys* sp. aff. *fronto*, *Nemichthys scolopaceus* y *Avocettina bowersi* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

NEOSCOPELIDAE

“Peces mentón negro”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Myctophiformes; talla mediana (hasta 20 cm), cuerpo y cabeza comprimida, diámetro del ojo es menor que la longitud de la zona nasal, aleta dorsal casi en la mitad del cuerpo, aletas sin espinas, con aleta adiposa, el origen de la aleta anal detrás de la base de la dorsal, con o sin fotóforos, escamas cicloideas y ctenoideas, coloración negra.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica y batipelágica en mares templados y tropicales. Realizan migraciones verticales diarias entre 500- 2000 m de profundidad, ejemplares juveniles son registrados a menores profundidades. Peces oceánicos no comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: En el océano global se citan 3 géneros con 7 especies. En el Perú se han registrado 2 géneros con 3 especies: *Scopelengys dispar*, *Scopelengys tristis* y *Solivomer arenidens* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

NOTOSUDIDAE

“Peces huesos de papel, Peces plateados, Peces vigilantes, Barracuidina”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Aulopiformes; Nelson, 1994, incluye esta familia dentro de Scopelosauridae, talla grande (entre 22- 50 cm), cuerpo alargado, aleta dorsal se inserta ligeramente posterior a la mitad del cuerpo, con aleta

adiposa opuesta a la aleta anal, ojos y boca grandes con dientes puntiagudos, no presenta órganos luminosos, escamas cicloideas, fácilmente se desprenden, la forma del cuerpo e inserción de las aletas es similar a la familia Paralepididae, aunque se diferencia en el número de radios anales (15 a 21), fotóforos ausentes.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica y batipelágica en mares templados y tropicales. Realizan migraciones verticales diarias entre 500- 800 m de profundidad. Peces oceánicos no comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: En el Perú, se han registrado 2 géneros con 3 especies: *Notosudis hamiltoni* (= *Scopelosaurus hamiltoni*), *Scopelosaurus hubbsi*, *Scopelosaurus* sp. (Chirichigno y Cornejo, 2001).

SCOPELARCHIDAE

“Peces ojos perlados”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Aulopiformes; talla pequeña a mediana (más frecuentes por debajo de los 13 cm, citado hasta 25 cm), cuerpo alargado, aleta dorsal se inserta en el tercio anterior del cuerpo y casi opuesta a los pectorales, boca grande, dientes como caninos, también en la lengua, ojos tubulares alargados hacia arriba y con una mancha blanca llamado “órgano perlado”o luminoso, la mandíbula superior alcanza algo más de la mitad del ojo, inferior curvada hacia arriba, escamas cicloideas, fotóforos ausentes o sólo bajo el ojo.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica y batipelágica en mares templados, tropicales y antárticos. Realizan migraciones verticales diarias entre 100-1500 m de profundidad. Peces oceánicos no comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: En el océano global se citan 4 géneros y 17 especies. En el Perú se ha registrado 1 género con 2 especies: *Scopelarchus guenteri* y *Scopelarchus nicholsi* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

BATHYLAGIDAE

“Esperlanes de profundidad”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Osmeriformes; talla pequeña y mediana (2 – 15 cm), cuerpo alargado generalmente comprimido, cabeza corta, aleta dorsal casi en la mitad del cuerpo con o sin aleta adiposa, aletas pectorales bajas, aletas pélvicas abdominales bajo la mitad de la aleta dorsal, membranas branqui-espinales unidas en el istmo, aleta anal con 10- 28 radios, ojo grande, boca pequeña con dientes débiles, fotóforos ausentes, escamas grandes cicloideas, aletas sin espinas, 2 a 4 radios branquiostegales, coloración negros o gris, plateado o bronceados.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica y batipelágica. Distribución circumglobal. Realizan migraciones verticales diarias desde la superficie hasta 1500 m de profundidad. Peces oceánicos comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: En el Pacífico Oriental se señalan 2 géneros con 7 especies. Frente al Perú, se ha reportado 2 géneros con 4 especies: *Bathylagus berycoides*, *Bathylagus nigrigenys*, *Leuroglossus stilbius*, *Leuroglossus urotronus* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

ALEPOCEPHALIDAE

“Talismanes, Cabeza pegajosa o viscosa, Alepocefálidos”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Osmeriformes; talla mediana a grande (7 – 50 cm), cuerpo oblongo comprimido, aleta dorsal insertada detrás

del cuerpo cerca de la caudal sin aleta adiposa, aletas sin espinas, con fotóforos dispuestos en un complicado diseño, cabeza sin escamas de superficie suave, con lo cual se explica el nombre de la familia, aletas pélvicas abdominales, aleta anal opuesta a la dorsal, escamas cicloideas, algunas especies sin escamas, dientes como colmillos, sin barbos, sin aleta adiposa, aletas pectorales cortas y de posición alta, membranas branquiales libres o débiles, con vejiga natatoria, 5 a 8 radios branquiostegales, branquiespinas largas y numerosas, ojos grandes y piel viscosa, delicada o frágil característico de especies de aguas profundas.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica, batipelágica y bentopelágica. Amplia distribución en los océanos en aguas templadas y tropicales Realizan migraciones verticales diarias desde la superficie hasta 1550 m de profundidad. Peces oceánicos no comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: Para el Pacífico Oriental se reportan 10 géneros con 16 especies. En el Perú se registran 4 géneros con 7 especies: *Alepocephalus tenebrosus*, *Alepocephalus fundulus*, *Alepocephalus productus*, *Bingamichthys aphos*, *Roulenia maderensis*, *Roulenia attrita*, *Talismania bifurcata* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

IDIACANTHIDAE

“Dragones negros”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Stomiiformes, Nelson (1994) incluye esta familia dentro de la subfamilia Idiacanthinae, talla de pequeño a mediano (5 – 27 cm. Según las referencias alcanzan hasta 41 cm siendo los machos más pequeños), cuerpo alargado como anguilas, con fotóforos en la región ventral sin escamas, aleta dorsal muy larga, alcanza la aleta caudal, aleta anal menos larga, sin aleta adiposa, aletas pectorales ausentes en adultos, aleta pélvica faltante en los machos al igual que los dientes, barbos presentes en las hembras, de color oscuro (marrón o negro) variando según el sexo.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica, batipelágica en mares templados y tropicales. Realizan migraciones verticales diarias desde la superficie hasta 2000 m de profundidad. Peces oceánicos no comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: Para el Perú se registra 1 género con 3 especies: *Idiacanthus antrostomus*, *Idiacanthus panamensis* y *Idiacanthus retrodorsalis* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

CHAULIODONTIDAE

“Peces vibora”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Stomiiformes, talla pequeña a mediana (7 – 25 cm), cuerpo alargado comprimido con áreas o manchas oscuras sobre las escamas, con fotóforos en hileras paralelas en el margen ventral y la primera aleta dorsal de inserción anterior y con su primer radio modificado con un largo filamento, la segunda aleta dorsal opuesta a la aleta anal, con aleta adiposa, boca grande, dientes con colmillos que sobresalen de la boca, una formación carnosa similar a una aleta anterior a la aleta anal, un pequeño barbo en algunas especies.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica, batipelágica. Amplia distribución geográfica. Realizan extensivas migraciones verticales diarias desde la superficie hasta 1000 y 1500 m de profundidad. Peces oceánicos no comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: En el océano global se han citado 6 especies. En el Perú se ha registrado 1 género con 4 especies: *Chauliodus barbatus*, *Chauliodus danae*, *Chauliodus sloani*, *Chauliodus* sp. (Chirichigno y Cornejo, 2001).

STOMIIDAE

“Peces dragón” “Peces demonios”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Stomiiformes, talla pequeña a mediana (6 – 30 cm, se señalan tallas hasta de 40 cm), forma alargada, cuerpo comprimido, fotóforos muy tenues, lados con varias filas (5 a 6) de áreas pigmentadas, aletas dorsal y anal opuestas en la parte posterior del cuerpo, sin aleta adiposa, boca grande, dientes largos como colmillos, con barbo en el mentón que funciona como cebo, escamas delgadas las cuales se desprenden fácilmente, de color negro iridiscente.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica, batipelágica. Amplia distribución en aguas templadas y tropicales. Realizan extensivas migraciones verticales diarias desde la superficie hasta 2000 m de profundidad. Peces oceánicos comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: En el Perú se registra 1 género con 3 especies: *Stomias affinis*, *Stomias atriventer* y *Stomias colubrinus* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

PARALEPIDIDAE

“Barracudinas”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Aulopiformes, talla mediana (16 cm, se cita hasta 20 cm), peces de cuerpo alargado, delgado algo comprimido, de forma parecida a las barracudas, cabeza larga comprimida y puntiaguda, ojo grande, aleta dorsal insertado casi en la mitad del cuerpo, con aleta adiposa opuesta a la aleta anal, aletas pectorales y pélvicas alargadas, aletas pectorales bajas, boca grande con dientes puntiagudos como colmillos, mandíbula inferior proyectada, membrana libre del istmo, algunas especies no tienen escamas y si se presentan son escamas cicloideas, con 1 a 2 tubos o conductos luminosos ubicados entre la mandíbula inferior y aletas pélvicas o no

presentan órganos luminosos (en algunas especies), línea lateral marcada, sin escamas alargadas, caudal ahorquillada, de color plateado (especies con escamas) o transparentes (especies sin escamas).

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica, batipelágica en mares templados y tropicales. Realizan extensivas migraciones verticales diarias desde la superficie hasta 800 y 2000 m de profundidad. Peces oceánicos no comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: A nivel mundial se citan 12 géneros con cerca de 56 especies. En el Perú se ha registrado 2 géneros: *Macroparalepis* sp., *Lestidium* sp. (Chirichigno y Cornejo, 2001).

MELAMPHAEIDAE

“Peces cabeza con cresta, Peces escamosos, Melánfidos”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Stephanoberyciformes, talla mediana (entre 10- 15 cm), cuerpo moderadamente alargado, cabeza grande y gruesa con canales mucosos y huesos con protuberancias o crestas, aleta dorsal a la mitad del cuerpo, generalmente con 1 a 3 espinas débiles, aleta anal con inserción más baja en los 3 últimos radios de la dorsal, aletas pélvicas torácicas con 1 espina y 6- 8 radios, aleta caudal ahorquillada, cabeza con poros bien marcados y generalmente con crestas, aleta caudal con 3 a 4 espinas procurrentes o anteriores a la aleta caudal, escamas cicloideas y se desprenden fácilmente, boca oblicua, dientes viliformes, cavidad branquial y peritoneo generalmente negros.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica, batipelágica en mares templados y tropicales. En el Pacífico Oriental desde Alaska hasta Chile. Presas de peces piscívoros de aguas epipelágicas, profundas y mamíferos marinos. Realizan extensivas migraciones verticales diarias desde la superficie 2000 m de profundidad. Peces oceánicos

comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. No presentan importancia comercial.

Comentarios: Se señalan para el Perú 3 géneros con 15 especies: *Melamphaes acanthomus*, *Melamphaes cristiceps*, *Melamphaes janae*, *Melamphaes laeviceps*, *Melamphaes macrocephalus*, *Melamphaes spinifer*, *Melamphaes typhlops*, *Poromitra crassiceps*, *Poromitra megalops*, *Poromitra* sp., *Scopeloberyx microlepis*, *Scopeloberyx opisthopterus*, *Scopeloberyx robustus*, *Scopelogadus mizolepis bispinosus*, *Scopelogadus mizolepis mizolepis* (Chirichigno y Cornejo, 2001).

MYCTOPHIDAE

“Peces linterna, Mictófidis”

Características de diagnosis: Peces óseos pertenecientes al Orden Myctophiformes, talla pequeña a mediana (entre 6- 10 cm, incluso hasta 20 cm, la mayoría de especies en el Pacífico Suroriental del Perú menos de 15 cm), cabeza y cuerpo comprimidos con numerosos fotóforos sobre la cabeza y cuerpo especialmente en la región ventral, fotóforos secundarios en la cabeza en algunas especies, tejido luminoso de diferentes formas y tamaños sobre la cabeza, pedúnculo caudal y/o en la base de las aletas en varias especies, hocico romo, boca algo grande y terminal con dientes pequeños, ojo grande más largo que la longitud de la zona nasal, ojo lateral, boca grande a muy grande, boca terminal, aletas sin espinas, aleta dorsal cerca de la mitad del cuerpo, con aleta adiposa, aletas pélvicas abdominales, aleta anal se inicia por debajo de la base posterior de la aleta dorsal, escamas grandes cicloideas y deciduas, con vejiga natatoria llenas de gas y aceite en algunas especies, color: marrón o negro en especies de aguas profundas, plateado en especies de aguas someras, algunas con presencia de escamas azules o verde metálico. La identificación de las especies se realiza principalmente de acuerdo a la posición y arreglo de los fotóforos.

Habitat, biología y pesquería: Habitantes de la zona mesopelágica, batipelágica. Amplia distribución circunglobal desde Artico a Antartica. Modo de alimentación, carnívoros

principalmente crustáceos (copépodos y eufausidos) y peces pequeños. Presas de numerosos peces piscívoros, mamíferos y aves marinas. Realizan extensivas migraciones verticales diarias a diferentes profundidades según las especies desde la superficie hasta 1200 m de profundidad (migrantes nictopipelágicos, migrantes de media agua). Grupo de peces oceánicos más comunes en los registros de captura con red de arrastre de media agua. Algunas especies de los géneros *Diogenichthys*, *Lampanyctus* y *Myctophum* registran regulares biomásas en la zona mesopelágica frente a Perú, aunque con alta variabilidad espacio-temporal y en menor magnitud que la especie *Vinciguerria lucetia* (Castillo et al., 1998; Gutierrez et al., 1999), considerado recurso pesquero potencial de importancia comercial.

Comentarios: En el océano global se citan 32 géneros con casi 250 especies (descripción de nuevas especies de diferentes áreas en preparación, John Paxton, com.pers). En el Perú se ha registrado 22 géneros con 53 especies. Las especies más comunes son *Diogenichthys laternatus*, *Myctophum nitidulum*, *Myctophum aurolaternatum*, *Lampanyctus omostigma*, *Nannobranchium idostigma*, *Hygophum reinhardti*, *Diaphus* spp (Chirichigno y Cornejo, 2001).

6.3. Lista Sistemática de especies de peces mesopelágicos y batipelágicos colectados durante el periodo de estudio

Subphylum Vertebrata

Superclase Gnathostomata

Clase Osteichthyes

Subclase Actinopterygii

Division Neopterygii

Subdivision Teleostei

Infradivision Elopomorpha

Orden Anguilliformes

Suborden Anguilloidei

Familia Nemichthyidae

Nemichthys fronto Garman

Familia Serrivomeridae

Serrivomer sector Garman

Orden Argentiniformes

Familia Bathylagidae

Bathylagus berycoides (Borodin)

Leuroglossus stilbius (Gilbert)

Leuroglossus urotronus Bussing

Superorden Stenopterygii

Orden Stomiiformes

Suborden Gonostomtoidei

Familia Gonostomatidae

Cyclothone acclinidens Garman

Diplophos taenia Gunther

Gonostoma elongatum

Polymetme sp.

Familia Sternoptychidae

Sternoptyx obscura Garman

Argyrolepecus affinis Garman

Argyrolepecus lychnus Garman

Suborden Phosichthyoidei

Familia Phosichthyidae

Vinciguerria lucetia (Garman)

Familia Chauliodontidae

Chauliodus sp.

Familia Stomiidae

Stomias sp.

Stomias colubrinus Garman

Eustomias sp.

Familia Astronesthidae

Astronesthes sp.

Familia Melanostomiidae

Bathophilus sp.

Familia Idiacanthidae

Idiacanthus sp.

Orden Aulopiformes

Suborden Alepisauroidi

Familia Paralepididae

Paralepis sp.

Familia Scopelarchidae

Scopelarchus analis

Familia Scopelosauridae

Scopelosaurus hubbsi Bertelsen, Krefft y
Marshall

Scopelosaurus sp.

Superorden Scopelomorpha

Orden Myctophiformes

Familia Neoscopelidae

Scopelengys dispar Garman

Familia Myctophidae

Diogenichthys laternatus (Garman)

Gonichthys tenuiculum (Garman)

Hygophum proximun Becker

Hygophum reinhardti (Lutken)

Nannobrachium idostigma (Parr)

Lampanyctus omostigma Gilbert

Lampanyctus sp.

Lampanyctus achirus Andriashev

Myctophum aurolaternatum Garman

Myctophum nitidulum Garman

Triphoturus oculus (Garman)

Orden Lophiiformes

Familia Melanocetidae

Melanocetus johnsoni Gunther

Superorden Acanthopterygii

Series Stephanoberycomorpha

Orden Stephanoberyciformes

Superfamilia Stephanoberycoidea

Familia Melamphaeidae

Melamphaes sp.

Scopeloberyx sp.

Otras especies de peces identificadas fueron:

Orden	Familia	Especie	Nombre común
Gadiformes	Bregmacerotidae	<i>Bregmaceros bathymaster</i> Jordan y Bollman	Bregmacero, barba de choclo
Perciformes	Scomberesocidae	<i>Scomberesox saurus scombroides</i> (Richardson)	Aguilla
Perciformes	Nomeidae	<i>Psenes sio</i> Haedrich	Errante, nomeido
Perciformes	Nomeidae	<i>Psenes cyanophrys?</i> Cuvier y Valenciennes	Pez medusa, nomeido
Perciformes	Nomeidae	<i>Cubiceps pauciradiatus</i> Gunther	Pez medusa, cabeza cubo
Perciformes	Trichiuridae	<i>Trichiurus lepturus</i> Linnaeus	Pez cinta
Pleuronectiformes	Cynoglossidae	<i>Symphurus</i> sp.	Lengüeta

6.4. Catálogo de las principales especies de la ictiofauna mesopelágica y batipelágica colectados durante el periodo de estudio



(Tom. de Hildebrand, 1946)

- Nombre científico** : *Vinciguerria lucetia* (Garman)
Nombre común : Pez luminoso, portador de luces, portador de linternas
Nombre inglés : Panama lightfish, lightfish
Familia : Phosichthyidae
Distribución geográfica: Golfo de California (México), Golfo de Panamá hasta Pacífico Suroriental del Perú y Chile.
Habitat : Mesopelágica y batipelágica de aguas profundas.
Talla : 2.5 – 8 cm Lst.
Material examinado: Cr020809- Cr020809- Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Miller y Lea, 1972)

- Nombre científico** : *Cyclothone acclinidens* Garman
Nombre común : Boca cerdosa, cepillones
Nombre inglés : Bristled deepfish, bentoath bristle mouth
Familia : Gonostomatidae
Distribución geográfica: En el Pacífico Oriental desde California hasta 33° 18' S, 72° 27' W (Chile).

Habitat : Mesopelágica y batipelágica de aguas profundas. Rango de profundidad entre 300- 2000m.

Talla : 3 – 5.8 cm Lst.

Material examinado: Cr020809- Cr020809- Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Okamura et al., 1985)

Nombre científico : *Diplophos taenia* Gunther

Nombre común : Boca cepillosa

Nombre inglés : Bristlemouths

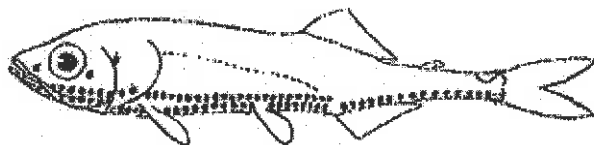
Familia : Gonostomatidae

Distribución geográfica: Distribución circumtropical. Registrado en la zona sur del Perú.

Habitat : Mesopelágica. Capturado en estaciones de arrastre nocturno (10 – 60 m prof.) y diurno (300 – 500 m prof.)

Talla : 4.6- 9.7 cm. Lst

Material examinado: Cr030809 BIC Humboldt.



Nombre científico : *Gonostoma elongatum* Gunther

Nombre común : Cepillones

Nombre inglés : Bristlemouths

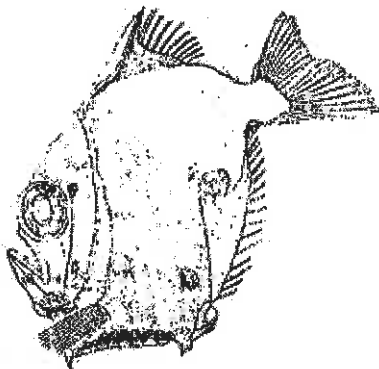
Familia : Gonostomatidae

Distribución geográfica: Registrado a 12° 05'S, 78°55'W

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 300-2800 m.

Talla : 8 cm. Lst

Material examinado: Cr010809, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Borodulina, 1978)

Nombre científico : *Sternoptyx obscura* Garman

Nombre común : Hachita, pez luminoso

Nombre inglés : Dusky hatchetfish, silvery hatchetfish

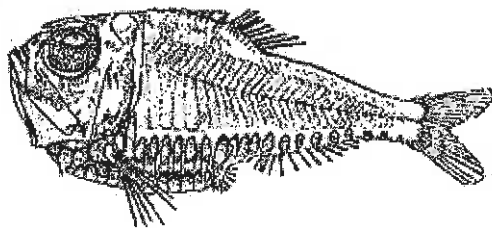
Familia : Sternoptychidae

Distribución geográfica: Registrado frente a Perú.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 300-2890 m.

Talla : 3 cm. Lst

Material examinado: Cr010809, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Borodulina, 1978)

Nombre científico : *Argyropelecus affinis* Garman

Nombre común : Pez hacha luminoso

Nombre inglés : Hatchetfish

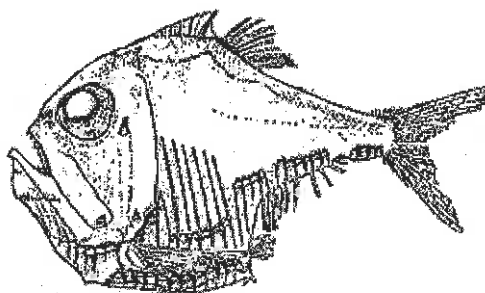
Familia : Sternoptychidae

Distribución geográfica: Registrado en el Pacífico Suroriental del Perú y Chile.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 350 - 1830 m.

Talla : 2 - 7 cm. Lst

Material examinado: Cr010809, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Borodulina, 1976)

Nombre científico : *Argyropelecus lychnus* Garman

Nombre común : Pez hacha luminoso

Nombre inglés : Hatchetfish

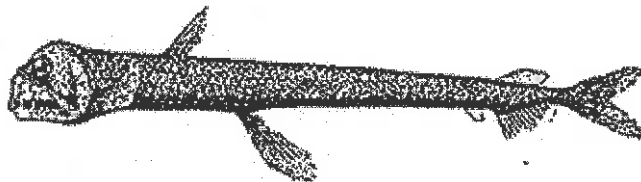
Familia : Sternoptychidae

Distribución geográfica: Registrado en 03°44'S, 82°47'W a 113 mn frente a Punta Picos (Perú) a 23°52'S, 71°08'W (Chile).

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 200- 1000 m.

Talla : 4 - 7.5 cm. Lst

Material examinado: Cr010809, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Regan y Trewavas, 1929)

Nombre científico : *Chauliodus* sp.

Nombre común : Pez vibora, pez demonio

Nombre inglés : Viperfish

Familia : Stomiidae

Distribución geográfica: Registrado en 03°29.1'S, 83°46.6'W, 05°59.5'S, 84°59'W; 06°19'S, 84°46'W, 12°10.8'S, 78°40.6'W (Perú).

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 800- 1200 m.

Talla : 18 – 19.5 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt.



(Tom. de Garman, 1899)

Nombre científico : *Stomias* sp. aff. *atriventer* Garman

Nombre común : Pez dragón

Nombre inglés : Dragonfish, black dragonfish

Familia : Stomiidae

Distribución geográfica: Sur California, México, Panamá e Islas Galápagos. En el Pacífico Suroriental del Perú: 12°16'S, 80°01'W (183 mn frente a Pachacamac) y Chile.

Habitat : Batipelágica. Rango de profundidad: 250- 2000 m.

Talla : 6- 9 cm. Lst

Material examinado: Cr010809, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Garman, 1899)

Nombre científico : *Stomias colubrinus* Garman

Nombre común : Pez dragón, pez dragón de vientre negro, pez dragón escamado

Nombre inglés : Dragonfish, scaly dragonfish, blackbelly dragonfish
Familia : Stomiidae
Distribución geográfica: Panamá, 03°21'S, 81°02'W, 06°19'S, 84°46'W (Perú) a 31°58'S, 73°15'W (Chile).
Habitat : Batipelágica. Rango de profundidad: 250- 2000 m.
Talla : 28.5 cm. Lst
Material examinado: Cr010809, Cr030809 BIC Humboldt.



Gen. *Astronesthes*
(Tom. de Bussing, 1966)

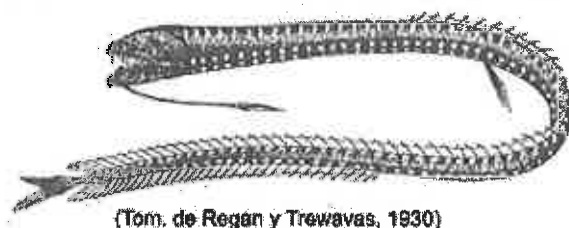
Nombre científico : *Astronesthes* sp.
Nombre común : Pez de dientes ganchudos de profundidad
Nombre inglés : Snagletooths
Familia : Stomiidae (sub familia Astronesthinae)
Distribución geográfica: 03°44'S, 82°47'W, 06°19'S, 84°46'W (Perú).
Habitat : Batipelágica. Rango de profundidad: 200- 1000 m.
Talla : 18- 23 cm. Lst
Material examinado: Cr010809, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Garman, 1899)

Nombre científico : *Bathophilus* sp.
Nombre común : Diablo de profundidad, pez demonio, dragón sin escamas

Nombre inglés : Deepsea prickledfish, scaleless black dragonfish
Familia : Stomiidae (sub familia Melanostomathinae)
Distribución geográfica: Registrada a 03°44'S, 82°47'W, 10°20'S, 78°49.5'W (Perú).
Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 500- 1500 m.
Talla : 5- 9 cm. Lst
Material examinado: Cr010809, Cr030809 BIC Humboldt.



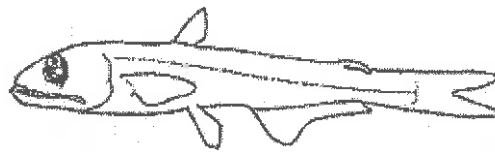
Nombre científico : *Idiacanthus* sp.
Nombre común : Dragón negro, hocicudo
Nombre inglés : Black dragonfish
Familia : Stomiidae (antes en Idiacanthidae)
Distribución geográfica: Registrada en el Pacífico Suroriental.
Habitat : Mesopelágica y batipelágica.
Talla : 27 cm. Lst
Material examinado: Cr010809, Cr030809 BIC Humboldt.

Nombre científico : *Paralepis* sp.
Nombre común : Barracudinas
Nombre inglés : Barracudinas
Familia : Paralepididae
Distribución geográfica: En el Pacífico Suroriental del Perú. Registrado desde 13° 01'S, 78° 56'W a 17° 47'S, 75° 16'W.

Habitat : Mesopelágica. Rango de profundidad: capturado en lances nocturnos en los primeros 50 m de profundidad.

Talla : 17 cm. Lst

Material examinado: Cr030809 BIC Humboldt.



Fam. Scopelarchidae
(Tom. de Paulin, 1984)

Nombre científico : *Scopelarchus analis*

Nombre común : Ojos perlados, pez de ojos tubulares

Nombre inglés : Tubular eyed fish, pearleyed

Familia : Scopelarchidae

Distribución geográfica: En el Pacífico Suroriental del Perú. Registrado desde 04° 59'S, 82° 43'W a 12° 50'S, 79° 18'W.

Habitat : Mesopelágica. Rango de profundidad: capturado en lances diurnos y nocturnos: 50- 500 m profundidad.

Talla : 7 - 12 cm. Lst

Material examinado: Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Bertelsen et al., 1976)

Nombre científico : *Scopelosaurus hubbsi* Bertelsen, Krefft y Marshall

Nombre común : Barracudina, vigilante

Nombre inglés : Barracudina, paperbones, waryfish

Familia : Scopelosauridae (antes en Notosudidae)

Distribución geográfica: En el Pacífico Suroriental del Perú. Registrado desde 04°11'S, 82°51'W; 05°15'S, 81°17'W.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: capturado en lances diurnos y nocturnos: 10- 50 m y 380- 500 m profundidad.

Talla : 15- 17 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt, Cr020809 BIC Humboldt, Cr030809 BIC Humboldt.

Nombre científico : *Scopelosaurus* sp.

Nombre común : Barracudina, vigilante

Nombre inglés : Barracudina, paperbones, waryfish

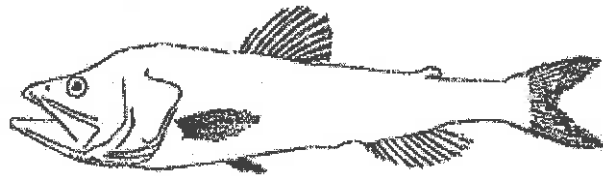
Familia : Scopelosauridae (antes en Notosudidae)

Distribución geográfica: En el Pacífico Suroriental del Perú. Registrado desde 06°11.8'S, 74°23.1'W a 17°45.9'S, 71°44.9'W.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: capturado en lances diurnos y nocturnos: 10- 50 m y 380- 500 m profundidad.

Talla : 18 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt, Cr020809 BIC Humboldt, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Garman, 1899)

Nombre científico : *Scopelengys dispar* Garman

Nombre común : Pez sin linternas

Nombre inglés : Common blackchin

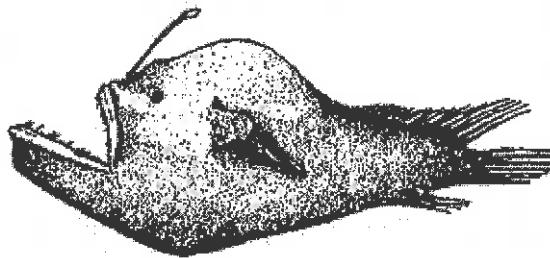
Familia : Neoscopelidae

Distribución geográfica: En el Pacífico Suroriental del Perú. Registrado en 03°44'S, 82°47'W; 08° 26'S, 80°36'W; 12°44'S, 78°32'W.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 400- 1200 m.

Talla : 6- 20 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt, Cr020809 BIC Humboldt, Cr030809 BIC Humboldt.



Nombre científico : *Melanocetus johnsoni* Gunther

Nombre común : Pescador negro abisal

Nombre inglés : Black anglerfish abyssal

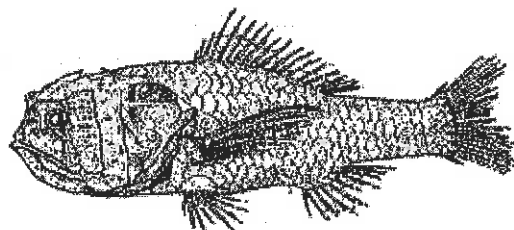
Familia : Melanocetidae

Distribución geográfica: En el Pacífico Suroriental. Registrado a 07°45'S, 81°23'W; 10° 08'S, 76°48'W a 12°33'S, 78°36'W.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 680- 1500 m.

Talla : 4- 6 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt, Cr020809 BIC Humboldt, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Ebeling, 1962)

Nombre científico : *Melamphaes* sp.

Nombre común : Melanfido, pez abisal de escamas grandes

Nombre inglés : Bigscale fish, ridgehead fish

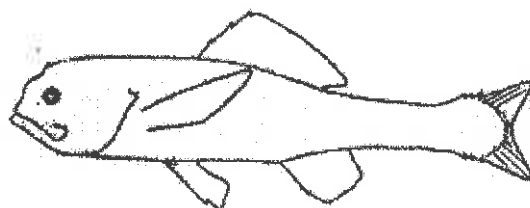
Familia : Melamphaeidae

Distribución geográfica: En el Pacífico Suroriental del Perú.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 50- 1800 m

Talla : 2- 8 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt, Cr020809 BIC Humboldt, Cr030809 BIC Humboldt.



Gen. *Scopeloberyx*
(Tom. de Kolthar, 1966)

Nombre científico : *Scopeloberyx* sp.

Nombre común : Melanfido, pez abisal de escamas grandes

Nombre inglés : Abyssal bigscale fish, ridgehead fish

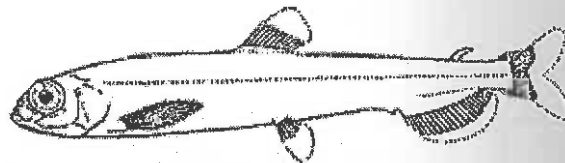
Familia : Melamphaeidae

Distribución geográfica: En el Pacífico Suroriental del Perú.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 50- 1800 m

Talla : 2- 5 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt, Cr020809 BIC Humboldt, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Norman, 1930)

Nombre científico : *Bathylagus berycoides* (Borodin)

Nombre común : Esperlan

Nombre inglés : Blacksmelts, deepsea smelts

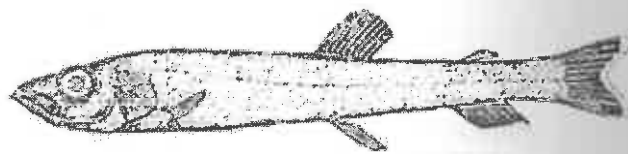
Familia : Bathylagidae

Distribución geográfica: Golfo de California (México) hasta Chile.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 10- 2890 m

Talla : 6- 9 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt, Cr020809 BIC Humboldt, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Hart, 1973)

Nombre científico : *Leuroglossus stilbius* (Gilbert)

Nombre común : Esperlan de lengua suave

Nombre inglés : California smooth tongue, deepsea smelts

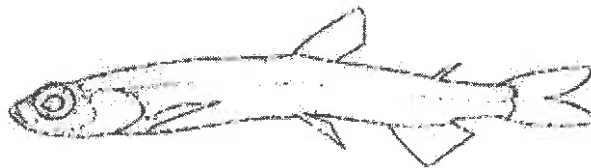
Familia : Bathylagidae

Distribución geográfica: Alaska (EE.UU.) a Perú y Chile.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 15- 150 m

Talla : 5- 13 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt, Cr020809 BIC Humboldt, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Bussing, 1966)

Nombre científico : *Leuroglossus urotronus* Bussing

Nombre común : Esperlan plateado

Nombre inglés : Deepsea smelts

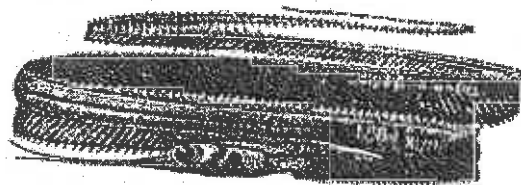
Familia : Bathylagidae

Distribución geográfica: En el Pacífico Suroriental: 03° 17'S, 82°51'W; 12°29.9'S, 78°33'W (Perú) y Chile.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 600- 2830 m

Talla : 4- 11 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt, Cr020809 BIC Humboldt, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Garman, 1899)

Nombre científico : *Nemichthys fronto* Garman

Nombre común : Anguila zancuda

Nombre inglés : Snipe eels

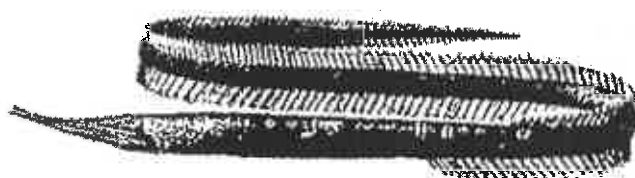
Familia : Nemichthyidae

Distribución geográfica: En el Pacífico Suroriental: 03°44'S, 82°47'W; 11°01.5'S, 77°55'W (Perú) y 20°52'S, 70°31'W (Chile).

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 125- 1500 m

Talla : 60- 135 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt, Cr020809 BIC Humboldt, Cr030809 BIC Humboldt.



(Tom. de Garman, 1899)

Nombre científico : *Serrivomer sector* Garman

Nombre común : Anguila dientes de serrucho

Nombre inglés : Sawtooth eels, deep sawtooth eel

Familia : Serrivomeridae

Distribución geográfica: Amplia distribución. Golfo de California (México), Panamá al Pacífico Suroriental del Perú y Chile.

Habitat : Mesopelágica y batipelágica. Rango de profundidad: 600- 1500 m

Talla : 40- 72 cm. Lst

Material examinado: Cr010809 BIC Humboldt, Cr020809 BIC Humboldt, Cr030809 BIC Humboldt.