



Universidad de Concepción
Dirección de Posgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Magíster en Ciencias con Mención en Pesquerías

**MEDICIONES *in situ* DE FUERZA DE BLANCO DE ANCHOVETA
(*Engraulis ringens*) A PARTIR DE DATOS COLECTADOS CON UNA
ECOSONDA COMERCIAL DURANTE OPERACIONES DE PESCA
INDUSTRIALES EN EL STOCK NORTE-CENTRO PERUANO**

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la
Universidad de Concepción para optar al grado de Magíster en Ciencias con
Mención en Pesquerías

POR: MARTIN ANGEL SANTIVÁÑEZ YUFFRA
Profesor Guía: LUIS CUBILLOS SANTANDER
Profesor Co-guía: HÉCTOR PEÑA ALID

Abril, 2025
Concepción-Chile

La presente tesis se realizó en el Departamento de Oceanografía de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción y ha sido aprobada por la siguiente Comisión Evaluadora:

Profesor Guía:

Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción, Chile

Profesor Co-guía:

Dr. Héctor Peña Alid
Institute of Marine Research, Noruega

Comisión Evaluadora:

Dr. Leonardo Castro Cifuentes
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción, Chile

Dr. Guillermo Boyra Eizaguirre
Azti-Tecnalia, España

Dr. Ariel Cabreira Di Vietro
Instituto Nacional de Investigación
y Desarrollo Pesquero, Argentina

Dr. Billy Ernst Elizalde
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción, Chile

AGRADECIMIENTOS

A todos mis compañeros del área de Flota de Copeinca. En particular, muchas gracias a Eduardo Jáuregui, Nathaly Pereira, Cynthia Vasquez y Alexandra Suárez por todo su apoyo, comprensión y por su inestimable amistad. Sin la ayuda de ustedes hubiera sido muy difícil concluir esta tesis.

A todas las tripulaciones de las embarcaciones de Copeinca. Muchas gracias por permitirme navegar con ustedes, por la amistad brindada y por compartirme su valioso conocimiento empírico, a partir del cual pude obtener ideas para terminar de plantear el segundo capítulo de esta tesis.

A los profesores del programa del Magíster. Muchas gracias por los conocimientos impartidos durante las clases, los cuales muchas veces apliqué “en vivo y en directo” a mi trabajo/pega.

A Guillermo Boyra, Ariel Cabreira y a los profesores Billy Ernst y Leonardo Castro por aceptar ser parte del Comité Evaluador de esta tesis.

Al profesor Luis Cubillos y a Héctor Peña por aceptar ser los asesores de esta tesis y por acompañarme durante todo el desarrollo de la misma. Gracias por todos los consejos, por las correcciones de tantos borradores, por su paciencia en la demora del envío de mis manuscritos, pero sobre todo por su decisivo apoyo moral durante el último tramo de la tesis.

A la comunidad de científicos que se dedican a la acústica pesquera. En particular, muchas gracias a Mariano Gutiérrez por sus “clases de historia” sobre los TS en el Mar Peruano, a Luis La Cruz y Daniel Grados por las discusiones sobre el presente y futuro de las estimaciones de TS en el Pacífico Sudeste, a Sven Gastauer por explicarme su metodología del Curve Fitting y a Toby Jarvis por su ayuda en la implementación de algoritmos en Echoview.

A mi familia. A mi mamá Ana María, mis hermanos Christian y Diego y mis mascotas Magoo y Monina, por todo su apoyo y comprensión desde el momento en el que decidí postular al programa hasta el término de esta tesis. ¡Los quiero mucho!

TABLA DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS.....	vii
ÍNDICE DE ILUSTRACIONES.....	viii
RESUMEN GENERAL.....	x
GENERAL ABSTRACT.....	xii
INTRODUCCIÓN.....	1
HIPÓTESIS.....	12
OBJETIVOS.....	14
CHAPTER 1: <i>In situ</i> target strength measurements of Peruvian anchovy (<i>Engraulis ringens</i>) from data collected by a commercial echosounder during fishing operations.....	16
ABSTRACT.....	17
1. INTRODUCTION.....	18
2. METHODS.....	21
2.1. Study area and data acquisition.....	21
2.2. Data processing.....	24
2.3. Data analysis.....	26
3. RESULTS.....	28
3.1. TS/L relationships.....	32
3.2. Diel fluctuations of TS.....	33
3.3. Depth-dependence of TS.....	34
4. DISCUSSION.....	35
4.1. General TS/L relationships.....	38
4.2. Diel fluctuations of TS.....	44
4.3. Depth-dependence of TS.....	44
5. CONCLUDING REMARKS.....	46
ACKNOWLEDGEMENTS.....	47
SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	48
BIBLIOGRAPHY.....	50
CAPÍTULO 2: Estudio <i>in situ</i> de los comportamientos individuales de natación, patrones grupales de orientación y de la influencia de los	

ángulos de inclinación horizontales, verticales y distancia al eje acústico sobre la fuerza de blanco de anchoveta (<i>Engraulis ringens</i>).....	57
RESUMEN.....	58
ABSTRACT.....	60
1. INTRODUCCIÓN.....	61
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	63
2.1. Obtención de <i>tracks</i> (<i>target tracking</i>)	63
2.2. Procesamiento de <i>tracks</i>	64
2.3. Comportamientos individuales de natación.....	68
2.4. Patrones grupales de orientación.....	68
2.5. Influencia del <i>tilt</i> , <i>yaw</i> y DOA en la fuerza de blanco.....	70
3. RESULTADOS.....	71
3.1. Velocidades y comportamientos individuales de natación.....	74
3.2. Patrones grupales de orientación.....	75
3.3. Relación del TS estandarizado (b_{20e}) con el <i>tilt</i> , <i>yaw</i> y DOA.....	77
4. DISCUSIÓN.....	78
4.1. Generalidades.....	78
4.2. Velocidades de natación.....	80
4.3. Comportamientos de natación individual.....	82
4.4. Patrones de orientación grupal.....	85
4.5. Influencia del <i>tilt</i> , <i>yaw</i> y DOA sobre la fuerza de blanco.....	86
5. CONCLUSIONES.....	88
BIBLIOGRAFÍA.....	89

ÍNDICE DE TABLAS

Table 1.1. Calibration results and echosounder recording settings.....	23
Table 1.2. Single target detection parameters.....	26
Table 1.3. Summary statistics of each acoustic event (AE, where “F” and “P” indicate fishing trip and purse seine). \bar{L} , n_{ind} , n and \bar{Z} are respectively mean L, number of sampled specimens, number of single targets and mean single target depth.....	31
Table 1.4. Descriptors of PDFs fitted on L and TS scaled distributions. x and $\gamma(k)$ represent scaled values and the gamma function respectively.....	32
Table 1.5. Summary of some TS/L relationships estimated for Peruvian anchovy at 120 kHz. L_{range} : body length range used in each TS/L parameter estimation. L_{range}^+ : body length range in which b_{20} value of its same row is used for official anchovy biomass estimations (R. Castillo, pers. comm.). *: <i>Ex situ</i> estimation.....	43
Tabla 2.1. Configuración del algoritmo de detección de <i>tracks</i> (<i>target tracking</i>). Para ver los parámetros de detección de blancos individuales crudos, revisar el Capítulo 1.....	64
Tabla 2.2. Descriptores de los 10 modelos de orientación animal propuestos por (Shnute y Groot 1992). CG: clasificación general, CE: clasificación específica, M: número de modas, P: número de parámetros libres (sin valor fijo).....	70
Tabla 2.3. Estadísticos de cada evento acústico (EA). n : número total de <i>tracks</i> o pings, V : estadístico V de Picke, CG: clasificación grupal general, CE: clasificación grupal específica (ver Tabla 2.2), ver: grupo de datos verticales, hor: grupo de datos horizontales, T_A : <i>tilt</i> , Y_A : <i>yaw</i>	73
Tabla 2.4. Velocidades promedio de natación de <i>E. ringens</i> estimadas mediante metodologías hidroacústicas. u.p/w.p: bajo/sin el efecto de predación, N/NC/SC: Stock (Mar Peruano) o Unidad Demográfica (Mar Chileno) Norte/Norte-Centro/Sur, u/d: ascenso/descenso, L: longitud corporal total promedio, $V_T/V_H/V_V$: Velocidad promedio total/horizontal/vertical, *: metros por segundo ($m s^{-1}$), **: cuerpos promedio por segundo ($BL s^{-1}$).....	81

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Figure 1.1. Study area. Dashed and dotted lines are the 200 m (shelfbreak) and 1000 m (end of slope) isobaths.....	22
Figure 1.2. SNR profiles for a -70 dB S_v target at 120 kHz.....	29
Figure 1.3. Density plots of pooled data. a: target strength (TS), b: total body length (L), c: scaled TS and L values with best-fitted PDF curves.....	30
Figure 1.4. Fitted TS/L relationships obtained in (10) and (11) from the pooled data. Dashed lines are TS/L regressions whose b_{20} are currently used for official anchovy biomass estimations in Perú.....	33
Figure 1.5. Mean TS vs time of day. White and light gray regions are day and night respectively. Left/right dark gray regions are sunset and sunrise respectively. SE: Standard error of TS (for each acoustic event).....	34
Figure 1.6. TS/Z curve obtained in (12) and fitted to 3 m bin data points.....	35
Figure 1.7. Mean depth (Z_s) vs time of the day plot of anchovy schools found on all the 18 acoustic events. School density was categorized according to Castillo et al. 2021. n: number of schools. Black line: GAM trend.....	37
Figure 1.8. TS vs $\text{Log}_{10}(L)$ plot of <i>Engraulis</i> species available in the literature. *: <i>Ex situ</i> estimations. All the other data points are <i>in situ</i> estimations.....	40
Figure 1.9. TS/L relationships from Gutiérrez 2002, Simmonds et al. 2009 and those currently used for official anchovy biomass estimations in Perú.....	41
Supplementary Figure S1. Hovmöller plot of sea surface salinity (SSS, 0-50 nm daily averages) since 6 May to 7 July 2017 (green: Cold Coastal Waters, blue: Subtropical Superficial Waters, skyblue: Mixed Waters) with overimposed time series of the 100 purse seines (gray dots and line). Black dots: purse seines corresponding to the 18 selected acoustic events. SSS data was downloaded from Hybrid Coordinate Ocean Model v. GOFS 3.1 (HYCOM 3.1, Metzger et al. 2017).....	48
Supplementary Figure S2. Density plots of target strength values for each of the 18 acoustic events.....	49
Supplementary Figure S3. Density plots of total body length (L) values for each of the 18 acoustic events. Dotted vertical lines: size class of 12 cm (adults).....	49
Figura 2.1. Vista típica de un <i>track</i> en un ecograma (a) y proyección horizontal (b) y vertical (c) de dos pings consecutivos. a) elaboración propia. b) y c): adaptado de (Arrhenius et al. 2000).....	66
Figura 2.2. Representación gráfica de la tortuosidad en dos <i>tracks</i> con diferentes patrones de natación. Elaboración propia.....	67

Figura 2.3. Ecogramas con <i>tracks</i> representativos de los tres comportamientos de natación estudiados. Elaboración propia.....	68
Figura 2.4. Generalidades de los tracks de anchoveta.....	72
Figura 2.5. Diagramas de cajas de las velocidades de natación individuales totales (a), horizontales (b) y verticales (c). d) Número de <i>tracks</i> de anchoveta por cada tipo de comportamiento de natación individual.....	74
Figura 2.6. Principales atributos de los <i>tracks</i> de anchoveta según su tipo de natación individual y dirección de natación.....	75
Figura 2.7. <i>Polar plots</i> y clasificación de los <i>tilt</i> para cada set de datos.....	76
Figura 2.8. <i>Polar plots</i> y clasificación de los <i>yaw</i> para cada set de datos.....	76
Figura 2.9. Representación gráfica de a) la influencia del T_A y el DOA sobre el b_{20e} según (30), b) influencia del T_A sobre el b_{20e} según (31).....	78

RESUMEN GENERAL

Los pequeños pelágicos que habitan los Ecosistemas de Afloramiento de Borde Este (EBUS) como la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) se caracterizan por su importancia económica (sustentan grandes pesquerías), ecológica (son componentes centrales de las redes tróficas) y por la alta variabilidad espacio-temporal de su biomasa. Debido a esta variabilidad (cada vez más alta producto del cambio climático) y para lograr un mejor manejo adaptativo es necesario que los stocks de anchoveta sean monitoreados con la mayor frecuencia posible. En ese sentido, la información colectada por las embarcaciones comerciales durante las temporadas de pesca -periodos en los que la anchoveta no es evaluada mediante cruceros sistemáticos- podría ser utilizada para generar indicadores que ayuden alcanzar dicho objetivo. En este trabajo se estimó la fuerza de blanco de anchoveta (*target strength*, TS, parámetro fundamental para la estimación de biomasa) dentro del área correspondiente al stock Norte-Centro peruano (NC, 3°30'S-16°00'S) y se estudió el efecto de la talla (L), profundidad, fases del día, ángulos de inclinación y distancia al centro del eje acústico sobre dicha variable. Asimismo, se investigó los comportamientos de natación individual y patrones de orientación grupal de dicha especie. También se comparó los TS y velocidades de natación de *E. ringens* con lo publicado para el género *Engraulis*. Se utilizó datos acústicos colectados por una ecosonda comercial ES60 instalada en una embarcación cerquera durante sus faenas de pesca en el stock NC entre mayo y julio de 2017. Durante el periodo analizado, la anchoveta presentó TS de individuos grandes ($L \geq 13.5$ cm) mucho más altos

respecto a los valores actualmente utilizados en las evaluaciones oficiales de anchoveta en Perú. También se encontró que el TS de anchoveta estuvo fuertemente influenciado por la profundidad y que los TS estimados durante la noche fueron más altos que los del día. En cuanto a las otras variables explicativas, solamente los ángulos de inclinación vertical y la distancia al centro del eje acústico tuvieron influencia sobre el TS. Se encontró tres tipos de comportamientos de natación individuales: Ondulatorio (predominante), Directo y Estacionario (casi inexistente). Los patrones grupales de orientación verticales fueron mucho más fuertes y homogéneos que los horizontales. A nivel interespecífico, *E. ringens* presentó los TS más bajos del género *Engraulis*. A nivel intraespecífico, se observó que los TS de *E. ringens* estimados en la zona del stock NC peruano fueron mucho más bajos que aquéllos provenientes de las tres Unidades Demográficas chilenas. Finalmente, las velocidades de natación individuales de la anchoveta en el Mar Peruano fueron ~50% más bajas que aquéllas estimadas en el Mar Chileno.

GENERAL ABSTRACT

Small pelagic fish that inhabit Eastern Boundary Upwelling Systems (EBUS) such as Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) are characterized by their economic (they sustain big fisheries) and ecological (they are key components of trophic webs) importance and for the high variability of their biomass. Due to such variability (constantly increasing as consequence of climate change) and, to improve their adaptive management, anchovy stocks should be monitored as frequently as possible. In that sense, information collected by commercial vessels during fishing seasons -periods in which anchovy is not assessed through systematic surveys- could be used to generate proxies that help to reach this goal. In this work, we computed the target strength of anchovy (TS, crucial for biomass estimations) inside the area corresponding to the Peruvian North-Center stock (NC, 3°30'S-16°00'S). Influence of body length (L), depth, phases of the day, orientation angles and distance from acoustic axis on TS were explored. Individual swimming behaviors and group orientation patterns were also investigated. We also compared TS and individual swimming speeds of *E. ringens* with that published for the *Engraulis* genus. We used acoustic data collected by a commercial echosounder ES60 installed in a purse-seiner during its fishing operations throughout NC stock between May and July 2017. For the studied period, anchovy exhibited highest TS values for big individuals ($L \geq 13.5$ cm) compared with those currently used in official biomass estimations in Perú. We also found that anchovy TS was

strongly influenced by depth and that TS estimated at night were higher than those computed at day. About the other explanatory variables, only tilt angles and distance to the center of the acoustic axis had influence on TS. We found three types of individual swimming behaviors: Undulatory (predominant), Direct and Stationary (almost inexistent). Vertical group orientation patterns were more homogeneous and stronger than horizontal ones. At interspecific level, *E. ringens* exhibited the lowest TS values of the *Engraulis* genus. At intraspecific level, we observed that TS of *E. ringens* from Peruvian NC stock were lower than those from the three Chilean Demographic Units. Lastly, individual swimming speeds of anchovy computed from Peruvian Sea were ~50% slower than those estimated from Chilean Sea.

INTRODUCCIÓN

La anchoveta (*Engraulis ringens*, Jenyns 1842) es un pez pelágico pequeño cuya abundancia en el Mar Peruano sustenta una de las pesquerías monoespecíficas más grandes del mundo (Fréon et al. 2008). En efecto, desde la implementación de la ley de cuotas en 2008 (Produce 2016), el stock Norte-Centro de este recurso (3°30'S-16°00'S) ha generado en promedio capturas de más de dos millones de toneladas por temporada de pesca (Gutiérrez et al. 2012). Dicho stock es evaluado por el Instituto del Mar del Perú (Imarpe) mediante métodos de producción de huevos e hidroacústicos (Castillo et al. 2021) durante cruceros realizados como mínimo dos veces al año, generalmente en febrero-abril (evaluación de verano-otoño) y agosto-noviembre (evaluación de invierno-primavera). Dentro de los parámetros más importantes determinados durante dichas evaluaciones se encuentra la abundancia acústica absoluta estimada mediante ecointegración (Q), insumo indispensable en el cálculo de la biomasa del stock (Simmonds et al. 2009). Para obtener dicho parámetro se necesita determinar la suma de los coeficientes náuticos de retrodispersión acústica (NASC) colectados durante el respectivo crucero y la sección media retrodispersante (σ_{bs} , m²), la cual representa la intensidad de la energía acústica reflejada por un individuo promedio de la especie estudiada al ser impactado por la señal (onda sonora) generada por un equipo emisor (MacLennan et al. 2002). En el caso de Perú, dichos equipos son los transductores de haz dividido de las ecosondas utilizadas por los

buques de investigación de Imarpe (Castillo et al. 2009) y por varios barcos industriales dedicados a la pesca de anchoveta, jurel y caballa (ICES 2007). La fuerza de blanco (*target strength*, TS, dB re 1m²) es la expresión logarítmica (en base 10) del σ_{bs} (Foote 1980a). Cuando un pez cuenta con vejiga natatoria, la energía que dicho órgano refleja suele constituir 90-95% del TS (Ona 2003). En general, se asume que el área de la vejiga natatoria (por ende, el σ_{bs}) es proporcional a la longitud corporal del pez (L, Foote 1987). Por ello, la relación entre el TS y L (longitud total en el caso de *E. ringens*) suele estimarse según la siguiente ecuación (Simmonds y MacLennan 2005):

$$TS = a \text{Log}_{10}(L) + b \quad (1)$$

Donde a es la pendiente y b es el intercepto. Si lo que se desea es obtener biomazas lo más cercanas a la realidad (Ona 2003), lo recomendable es generar estimaciones directas de a y b (McClatchie et al. 2003) a partir de data acústica y de tallas colectadas en cada evaluación (Scoulding et al. 2017). Sin embargo, existen situaciones en las cuales, al no contar con una estructura de tallas representativa (e.g. Boyra et al. 2018) ni con el suficiente número de mediciones de blancos individuales (e.g. Palermino et al. 2023) se suele asumir que el TS es proporcional al cuadrado de L (se fuerza a que a=20, Foote 1987). En dichos casos, el intercepto de la ecuación TS/L es denominado b₂₀ (MacLennan et al. 2002). Tanto b como b₂₀ constituyen identificadores específicos robustos y son utilizados para hacer estudios comparativos intra e interespecíficos (e.g. Sawada et al. 2011; Salvetat et al. 2020; Palermino et al. 2021).

A diferencia de los peces fisoclistos (como el jurel) la vejiga natatoria de los fisóstomos (como la anchoveta) se encuentra conectada al tubo digestivo y no cuenta con glándulas que permitan liberar/absorber gas de su entorno para compensar los efectos de la presión generados por los cambios de profundidad (Simmonds y MacLennan 2005). Por ello, se espera que la vejiga natatoria de este tipo de peces se comprima/expanda con el aumento/disminución de la profundidad siguiendo la ley de Boyle (Huse y Ona 1996). Dado que la sección media retrodispersante es proporcional al área de la vejiga natatoria, el comportamiento de σ_{bs} en función a la profundidad suele modelarse de la siguiente manera (Ona 2003):

$$\sigma_z = \sigma_0 \left(1 + \frac{Z}{10}\right)^\gamma \quad (2)$$

Donde σ_z y σ_0 son los valores de σ_{bs} cuando el pez se encuentra a una profundidad de Z y 0 respectivamente y γ es el factor de compresión. Al reemplazar (2) en (1), se obtiene que el TS de un pez fisóstomo se relaciona con su talla y la profundidad a la que se encuentra según:

$$TS = a_z \text{Log}_{10}(L) + 10\gamma \text{Log}_{10}\left(1 + \frac{Z}{10}\right) + b_z \quad (3)$$

Donde a_z y b_z son respectivamente la pendiente y el intercepto cuando se incluye el efecto de la profundidad en (1) (Zhao et al. 2008). A excepción de lo encontrado por Sobradillo et al. 2021 para *E. encrasicolus* en la bahía de Vizcaya, varios estudios (Zhao et al. 2008; Madirolas et al. 2017; IFOP 2022) han determinado que la influencia de la profundidad sobre el TS de las especies del género *Engraulis* se da según (3).

Junto con la profundidad, una de las variables más influyentes en las estimaciones de TS de un pez mediante ecosondas verticales es la orientación de su zona dorsal respecto al pulso acústico incidente (Foote 1980a). Pequeños cambios en la orientación de un pez generan grandes variaciones en sus valores de TS (Ona 2001) debido a que son blancos con alta directividad (i.e. la energía retrodispersada no es uniforme en todas las direcciones, Foote 1980b) y a que sus diferentes comportamientos de natación producen cambios significativos en sus ángulos de inclinación verticales (*tilt*) y, en menor medida, horizontales (*yaw*) (McQuinn y Winger 2003; Henderson et al. 2008). En teoría, el TS alcanza su máximo valor cuando el *tilt* es igual a 0° (la onda incidente y la zona dorsal del pez son perpendiculares), decayendo con el aumento de dicho ángulo tanto en direcciones de ascenso como descenso (Jech 2011). La relación teórica del *yaw* con el TS es similar a la del *tilt* (Handegard et al. 2009). Sin embargo, numerosos estudios han encontrado que la influencia del *tilt* (e.g. Kloser et al. 2013) y el *yaw* (e.g. Pedersen et al. 2009) sobre el TS suele ser muy diferente a lo esperado a nivel teórico, variando incluso según la distancia al centro del haz acústico a la que se encuentre el pez (Clayton y Horne 1994; Henderson et al. 2008).

Una de las técnicas más empleadas en la estimación de los *tilt* y *yaw* a partir de data colectada por ecosondas con transductores de haz dividido es el seguimiento de blancos o *target tracking* (Blackman 1986; Handegard 2007). Un *track* es un conjunto de blancos individuales generalmente

continuos en el espacio y tiempo, los cuales corresponden a detecciones acústicas de un mismo pez (Simmonds y MacLennan 2005). Aparte de los ángulos de inclinación, es posible cuantificar los desplazamientos, distancias y velocidades totales, horizontales y verticales de un pez (Torgersen y Kaartvedt 2001; Christiansen et al. 2022) a partir de las posiciones tridimensionales de los blancos individuales que conforman su track (Dunning et al. 2023). El *tilt* y, en menor medida, el *yaw* suelen ser usados en conjunto con la velocidad y desplazamiento para caracterizar comportamientos individuales de natación (Čech y Kubečka 2002; Christiansen et al. 2019) y comportamientos grupales de orientación (McQuinn y Winger 2003; Henderson et al. 2008). Dado que los patrones de natación suelen ser únicos en cada especie (Kaartvedt et al. 2008) tipificar dichos comportamientos contribuiría a mejorar significativamente la performance de los modelos metabólicos y predador-presa, en los cuales la velocidad es un componente medular (Onsrud et al. 2005).

Los datos acústicos y de tallas necesarios para la estimación de a , b y b_{20} generalmente son obtenidos a través de alguna de estas tres metodologías (Henderson y Horne 2007): mediciones *in situ* (realizadas en el área de distribución del stock evaluado, sin restringir los movimientos de los individuos que lo componen), *ex situ* (colectadas en condiciones controladas) y modelamiento del σ_{bs} en base a la anatomía del pez. Desde inicios de los 90s (e.g. Ona 1990) hasta la presente década (e.g. Wanzenböck et al. 2020) ha existido consenso en considerar a los datos

colectados *in situ* como los más robustos debido a que, cuando son correctamente registrados y procesados (e.g. Peña 2008) éstos suelen capturar todo el espectro de valores de TS asociado al comportamiento natural de los individuos (Conti et al. 2005). Aparte de las tres principales fuentes de variabilidad ya mencionadas (longitud corporal, profundidad y orientación de natación) las mediciones *in situ* también permiten estudiar el efecto del comportamiento de agregación (McQuinn y Winger 2003), ciclo nictimeral (Onsrud et al. 2005), interacciones predador-presa (Knudsen et al. 2009), contenido graso (Zhang et al. 2011) y condición reproductiva (Ona 2003) sobre el TS. En contraste, los cálculos de TS realizados a partir de datos acústicos tomados *ex situ* generalmente son clasificados como poco realistas (Scoulding y Kloser 2020) debido a que las numerosas fuentes de estrés a las que se encuentran sometidos los individuos (limitaciones de movimiento, condiciones ambientales muy diferentes a las de su hábitat, ejemplares maltratados, etc.) suelen generar estimaciones sesgadas que no reflejan el estado fisiológico ni el comportamiento real de la especie estudiada (Simmonds y MacLennan 2005). Esto último ha conllevado a estimaciones erróneas de biomásas y cuotas de los stocks evaluados (e.g. Scoulding et al. 2017). En cuanto a los estudios de modelamiento, la cantidad de los supuestos que se usan en su planteamiento suelen generar resultados con discrepancias muy altas respecto a lo obtenido mediante técnicas *in situ* (e.g. Kloser et al. 2013) e incluso *ex situ* (e.g. Henderson y Horne 2007).

En Perú se cuenta con estimaciones de TS, a, b y b_{20} de pequeños pelágicos (anchoveta, samasa (*Anchoa nassus*), sardina (*Sardinops sagax*), entre otros) para las frecuencias de 38 kHz y 120 kHz, realizadas en su mayoría a finales de los 90s debido a la implementación de ecosondas con transductores de haz dividido en los buques de Imarpe (Castillo et al. 2009). En el caso de la anchoveta, se tiene dos ecuaciones TS/L generales (cubren un amplio rango de tallas, 5.5 cm-17 cm, sin forzar $a=20$) para la frecuencia en la que dicha especie es evaluada (120 kHz, Imarpe 2020) estimadas a partir de datos colectados *in situ* durante cruceros realizados a lo largo del Mar Peruano entre 1997 y 2001 (Gutiérrez 2002, $a=29.16$, $b=-88.98$ dB) y entre 1992 y 2006 (Simmonds et al. 2009, $a=30$, $b=-88.57$ dB). Asimismo, se tiene tres relaciones TS/L puntuales (rango de tallas muy acotado, forzando $a=20$, datos *in situ* provenientes de un único lance de pesca) obtenidas en la misma frecuencia a partir de datos registrados en cruceros desarrollados en 1998 (Gutiérrez y MacLennan 1998, $15^{\circ}53.5'S$, $74^{\circ}15.8'W$, 10 cm-13 cm, $b_{20}=-76.25$ dB; Gutiérrez 1999a, sin información de la posición del lance, 6 cm-8.5 cm, $b_{20}=-81.8$ dB) y 1999 (Gutiérrez 1999b, sin información de la posición del lance, 5.5 cm-9.5 cm, $b_{20}=-82.2$ dB). También se tiene para 120 kHz los resultados de un experimento *ex situ* (12 cm-17 cm, $a=20$, $b_{20}=-77.5$ dB) realizado en noviembre de 1997 frente a Huacho ($11^{\circ}12'S$) mediante el uso de peces vivos capturados con redes de cerco (sin información de las coordenadas en las que fueron extraídos), aclimatados por 48 horas en tanques y puestos en jaulas pequeñas sumergidas en mar abierto (MacLennan et al.

1998). A pesar de la robustez de las dos ecuaciones generales respecto al resto de las mencionadas, desde fines de los 90s (Ramiro Castillo, comunicación personal) los cálculos oficiales de biomasa de anchoveta en Perú se realizan utilizando simultáneamente los b_{20} de las relaciones TS/L provenientes de dos de las estimaciones *in situ* puntuales (Gutiérrez y MacLennan 1998; Gutiérrez 1999a) y de la estimación *ex situ* (MacLennan et al. 1998). En cuanto a los experimentos *in situ*, no se aplicó ningún tipo de limpieza (remoción de ruido, blancos múltiples, plancton, entre otros) a los datos acústicos utilizados en la determinación del TS (Mariano Gutiérrez, comunicación personal). Cuando estos procesos no son efectuados, hay altas probabilidades de incluir numerosos blancos que no correspondan a la especie objetivo, generando sesgos positivos y/o negativos en los cálculos que implican el uso de estos datos (Ryan et al. 2015), particularmente en las estimaciones de TS (McQuinn y Winger 2003; Henderson y Horne 2007). En efecto, los TS, b y b_{20} de *E. ringens* obtenidos hasta el momento en el Mar Peruano son muy bajos respecto a lo publicado en los últimos 15 años para la misma especie en el Mar Chileno (IFOP 2022) y otras especies del género *Engraulis* en el Mar Amarillo (Zhao et al 2008), el Mar Egeo (Pyrounaki et al 2012), el Mar Argentino (Madirolas et al 2017), California (Zwolinski et al 2017) y la bahía de Vizcaya (Sobradillo et al 2021). Asimismo, a diferencia de la mayoría de las investigaciones llevadas a cabo en otras partes del mundo durante los últimos 25 años (e.g. Huse y Ona 1996; Ona 2003; Henderson y Horne 2008; Ito et al. 2015; Dunning et al. 2023) hasta hoy ningún estudio desarrollado en el Mar

Peruano ha analizado la influencia de la profundidad, los ángulos de inclinación u otras variables diferentes a la talla sobre el TS.

Los barcos pesqueros suelen funcionar como plataformas científicas oportunistas (ICES 2007; Haris et al. 2021), colectando información de las especies que explotan y de su ecosistema en áreas y durante fechas que no son cubiertas por los cruceros de evaluación (Barbeaux et al. 2013; Melvin et al. 2016). Con el objetivo de alcanzar los mismos estándares de calidad que tienen las ecosondas científicas, en las últimas dos décadas se ha desarrollado numerosos protocolos para coleccionar, almacenar y procesar la data acústica registrada por ecosondas comerciales instaladas en los barcos pesqueros durante sus operaciones rutinarias (i.e. faenas de pesca) (e.g. ICES 2007; Brunel et al. 2013; Demer et al. 2015; Fässler et al. 2016). Dichas metodologías han permitido utilizar estos datos en estudios de estimación de biomasa (e.g. Honkalehto et al. 2011; Surette et al. 2015) y en menor medida, de TS *in situ* (e.g., Gastauer et al. 2017; Scoulding y Kloser 2020). En Perú, las dos temporadas de pesca industrial del stock Norte-Centro de anchoveta suelen desarrollarse en abril-julio y noviembre-enero (Castillo et al. 2021). En el transcurso de estas temporadas, los barcos pesqueros de las empresas afiliadas a la Sociedad Nacional de Pesquería peruana (SNP) que poseen ecosondas comerciales con transductores de haz dividido coleccionan la data acústica de la totalidad de sus recorridos, así como la composición de especies y estructura de tallas de anchoveta de todos sus lances de pesca, obteniéndose información de

gran parte del área de distribución del stock en cuestión (Gerlotto et al. 2011). Si se dispusiera de un TS representativo de dicho stock durante las temporadas de pesca, podría realizarse estimaciones de biomasa de anchoveta al menos de las áreas correspondientes a las zonas de pesca (Surette et al. 2015; Gastauer et al. 2017) durante la mitad del año en la que Imarpe no realiza evaluaciones. Esto conllevaría a la generación de indicadores que permitan un monitoreo más robusto del stock (Brunel et al. 2013; Barbeaux et al. 2014; Fässler et al. 2016). Las condiciones ambientales a las que se encuentra sometido el stock Norte-Centro de anchoveta (e.g. Imarpe 2022) así como el estado biológico de los individuos que lo conforman (e.g. Perea 2015) suelen ser muy diferentes durante los meses en los que se realizan los cruceros y aquéllos en los que se dan las temporadas de pesca. Por ello, es poco probable que los TS de *E. ringens* existentes hasta el momento en Perú reflejen el estado real de los individuos que forman parte del stock Norte-Centro durante dichas temporadas. En ese sentido, es necesario contar con nuevas estimaciones *in situ* de TS del stock en cuestión a partir de datos colectados en las zonas de pesca durante estos periodos.

En este contexto, el objetivo principal del presente trabajo es obtener una estimación de TS del stock Norte-Centro peruano de anchoveta a partir del análisis de datos *in situ* colectados por un barco pesquero industrial durante sus operaciones rutinarias a lo largo de una temporada de pesca (mayo-julio 2017). También se investigará el efecto de la longitud corporal,

profundidad, fases del día, ángulos de inclinación (*tilt* y *yaw*) y distancia al centro del haz acústico (*distance-off-axis*, DOA) sobre el TS. Finalmente, se caracterizará los comportamientos individuales de natación y grupales de orientación de anchoveta durante dicha temporada de pesca. Los resultados obtenidos serán comparados con lo publicado hasta el momento para ésta y otras especies del género *Engraulis*.

HIPÓTESIS

CAPÍTULO 1:

Dado que aún no existe una estimación de fuerza de blanco (TS) robusta que refleje el estado real del stock Norte-Centro (NC) peruano de anchoveta (*Engraulis ringens*) durante los meses en los que se desarrollan las temporadas de pesca de este recurso, las dos hipótesis que se plantean para este capítulo son las siguientes:

H₁: Es posible obtener una estimación *in situ* robusta de TS del stock NC peruano de anchoveta a partir de datos colectados por ecosondas comerciales con transductores de haz dividido durante las operaciones de pesca de la flota industrial.

H₂: La longitud corporal, profundidad y fases del día tienen un efecto significativo sobre el TS del stock NC peruano de anchoveta.

CAPÍTULO 2:

La aplicación de técnicas de *target tracking* a data acústica colectada por ecosondas con transductores de haz dividido ha posibilitado estudiar la influencia conjunta de los ángulos de inclinación verticales (*tilt*), horizontales (*yaw*) y la distancia al centro del haz acústico (DOA) sobre el TS de varias

especies marinas explotadas, así como cuantificar su velocidad y caracterizar sus patrones de natación. Sin embargo, hasta el momento ningún análisis de este tipo se ha llevado a cabo para la anchoveta en el Mar Peruano. Por ello, las dos hipótesis con las que se trabajará en el segundo capítulo son:

H₃: El *tilt*, *yaw* y la DOA tienen influencia significativa sobre el TS del stock NC peruano de anchoveta.

H₄: Es posible tipificar los comportamientos de natación individuales y los comportamientos de orientación grupales de anchoveta en el área ocupada por el stock NC peruano de dicho recurso.

OBJETIVOS

GENERALES:

CAPÍTULO 1

Estimar un TS *in situ* de anchoveta en el stock NC peruano con datos colectados por ecosondas comerciales durante una temporada de pesca.

CAPÍTULO 2

Determinar los patrones de natación *in situ* de anchoveta en el stock NC peruano y cuantificar su influencia sobre el TS.

ESPECÍFICOS:

CAPÍTULO 1

1. Diseñar una metodología de limpieza de ecogramas y aislamiento de blancos individuales que permita usar los datos colectados por ecosondas comerciales durante operaciones de pesca en estudios de TS *in situ* de anchoveta y otros pequeños pelágicos.
2. Estimar el TS *in situ* del stock NC peruano de anchoveta durante una temporada de pesca, así como los coeficientes de las respectivas ecuaciones TS/L (a, b y b_{20}).
3. Determinar la influencia de la profundidad sobre el TS de anchoveta.

4. Determinar si existe diferencias significativas entre los TS de anchoveta estimados en diferentes fases del día.

CAPÍTULO 2:

1. Estimar mediante *target tracking* los *tilt*, *yaw* y velocidades de los ecotrazos correspondientes a blancos individuales continuos (*tracks*) de anchoveta.
2. Determinar la influencia de los *tilt*, *yaw* y DOA sobre el TS de anchoveta.
3. Caracterizar el comportamiento de natación individual (velocidad de nado y patrones de natación) y grupal (comportamiento de orientación horizontal y vertical) de la anchoveta.

CHAPTER 1

***In situ* target strength measurements of Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) from data collected by a commercial echosounder during fishing operations**

Martin Santivañez Yuffra^{1,2,3,*}, Nathaly Pereira Letona^{1,3} and Cynthia Vasquez Paredes^{1,3}

¹Copeinca. Av. Manuel Olguín 325 piso 15 Santiago de Surco, 15023, Lima, Perú

²Programa de Magíster en Ciencias con Mención en Pesquerías, Universidad de Concepción, Víctor Lamas 1290, 4070386, Región del Bío-bío, Chile

³Sociedad Nacional de Pesquería. Av. República de Panamá 3591, San Isidro, 150131, Lima, Perú

*Corresponding author. Copeinca. Av. Manuel Olguín 325 piso 15 Santiago de Surco, 15023, Lima (Perú). E-mail: msantivanez@copeinca.com.pe

ABSTRACT

Although fishing vessels have been used as opportunistic scientific platforms in the last two decades, target strength (TS) studies based on industry-collected data are still scarce. Here we present an *in situ* TS estimation of Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) from data recorded by a 120 kHz Simrad ES60 commercial echosounder mounted on the purse-seiner “Maru” in May-July 2017 during its fishing operations on North-Center stock area. TS-length (L) relationship parameters a, b and b_{20} were estimated from pooled data using a curve fitting method. Diel fluctuations and influence of depth (Z) were also investigated. Mean TS of 10-16.5 cm individuals was -54.2 dB (± 0.2 dB) with corresponding a, b and b_{20} values of 22.2, -79.5 dB and -77 dB. TS on day was ~ 1.6 dB lower than night. TS showed strong dependence with depth following Boyle’s law: $TS = 20\text{Log}_{10}(L) - 6.4\text{Log}_{10}(1 - Z/10) - 73.3$ dB ($r^2 = 0.8$). Our TS and b_{20} estimates are in line with existing values for *E. ringens* in Perú but are lower than those published for the same species in Chile and from other members of the *Engraulis* genus. Results reported here can be used for biomass estimation during periods not covered by systematic surveys, helping to achieve near-real time monitoring of stocks.

Keywords: Peruvian Sea, *Engraulis ringens*, commercial echosounders, *in situ* target strength, depth-dependency

1. INTRODUCTION

Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) is a small epipelagic clupeid whose biomass in Peruvian waters sustains the world's largest monospecific fishery (FAO 2024). More than two million tonnes of such species are extracted from the Peruvian North-Center (NC) stock (3°30'S-16°00'S) each fishing season (Gutiérrez et al. 2012). Such stock is assessed at least twice a year (February-April and August-November) by the Peruvian Marine Institute (Imarpe) using egg production method and acoustic-trawl surveys (Castillo et al. 2021). Total abundance of fish (Q), key for NC stock acoustic biomass estimations (Simmonds et al. 2009) is derived from the sum of nautical area scattering coefficients (NASC, $m^2 \text{ nmi}^{-2}$) and mean target strength (TS, dB re 1 m^2). TS is the logarithmic expression of backscattering cross-section (σ_{bs} , m^2), which represents the intensity of acoustic energy reflected by a target when is impacted by a soundwave (MacLennan et al. 2002) emitted in this case by a split-beam transducer (Castillo et al. 2009). In fish with a gas-filled swimbladder, the backscattered energy from such organ comprises 90-95% of the TS (Foote 1980).

There are three existing methodologies to compute TS: *in situ*, *ex situ* measurements, and modelling. General consensus considers *in situ* measurements as preferred (Ona 1990, Wanzenböck et al. 2020) because when correctly collected and processed (e.g. Peña 2008), they tend to capture the TS variability associated with natural behavior of fish (Conti et al. 2005). In

contrast, *ex situ* measurements are considered to be less representative (e.g. Henderson and Horne 2007) and can lead to biased TS estimations, with subsequent errors in stock biomass and quota calculations (Scouling et al. 2017). A total of 12 anchovy TS estimations (10 *in situ* and 2 *ex situ*) had been obtained from data collected by Imarpe research vessels (RVs) in Peruvian waters between 1992 and 2006 (Castillo et al. 2009; Simmonds et al. 2009, Gutiérrez et al. 2012). Of those, results of two *in situ* (Gutiérrez and MacLennan 1998, Gutiérrez 1999a) and one *ex situ* (MacLennan et al. 1998) TS measurements (all of them at 120 kHz) had being simultaneously employed in official NC stock biomass calculations since 1998 (R. Castillo, pers. comm., Table 1.5).

Depth is one of the main sources of TS variability in swimbladdered fish (Ona 1990). In contrast to physoclists (with a closed swimbladder), physostomous fish (such as anchovy) are not able to compensate for pressure effects caused by depth changes because their swimbladder is open (connected to the digestive tract) and do not possess gas-secreting/resorpting glands (Simmonds and MacLennan 2005). Therefore, it is expected that swimbladders in those species compress and expand with changes in depth as per Boyle's law (Ona 2003). Evidence shows that the *in situ* TS of some *Engraulis* species is strongly influenced by depth (Zhao et al. 2008, Madirolas et al. 2017, IFOP 2022). Body length (Foote 1987), acoustic frequency (Sobradillo et al. 2021), orientation angles (tilt and, to a lesser extent, yaw and roll, Henderson et al. 2008), fat content (Zhang et al. 2011) and gonad size

(Ona et al. 2001) also influence the TS. With the exception of length (e.g. Gutiérrez 2002), studies dedicated to investigating the effect of those variables on the TS of species in Peruvian waters are lacking.

Since the early 2000's, fishing vessels (FVs) have been used as opportunistic scientific platforms (Melvin et al. 2002, Haris et al. 2021), measuring economically important species and ecosystem information in areas and periods not covered by stock assessment surveys (Brunel et al. 2013, Fässler et al. 2016). Dedicated calibration, sampling and post-processing procedures (ICES 2007, Demer et al. 2015) allow commercial echosounders to provide acoustic data with the same quality standards as their scientific counterparts (e.g. Barbeaux et al. 2013, Surette et al. 2015). The suitability of this data for research purposes, such as *in situ* TS isolation, has been demonstrated (e.g. Gastauer et al. 2017, Scoulding and Kloser 2020). In Perú an increasing number of industrial fishing vessels equipped with split-beam commercial echosounders have been collecting acoustic information from the NC stock area (Gerlotto et al. 2011) throughout the fishing seasons (periods in which anchovy is not monitored by Imarpe surveys, Castillo et al. 2021). However, to date such industry-collected data has not been used on TS extraction studies.

In that context, the aim of this work was to obtain an *in situ* TS estimation of Peruvian anchovy in the NC stock from acoustic and biological data collected by a FV during fishing operations. Effects of depth on TS and possible diel

fluctuations were also considered. Results were compared to published estimates for *E. ringens* and other *Engraulis* species.

2. METHODS

2.1. Study area and data acquisition

All the data used in this study were collected between 6 May and 5 July 2017 by the FV “Maru”, an industrial 45 m purse-seiner (draft: 4.37 m, vertical extension of the net: 70 m, mesh size: 12.5 mm) during its routine operations within fishing grounds located throughout the NC stock area (5-50 nm, 6°14'S-15°20'S, Figure 1.1). Environmental conditions were strongly influenced by a moderated coastal El Niño event, with intrusion of Subtropical Superficial Waters (SSW) in the center of the study area and presence of Cold Coastal Waters (CCW) and Mixed Waters (MW) in both extremes (Gutiérrez and Bouchon 2021). As CCW (and, in a lesser degree, MW) are the favourable habitat of anchovy (Swartzman et al. 2008), its horizontal distribution was similar to the spatial coverage of such water masses (Supplementary Figure S1).

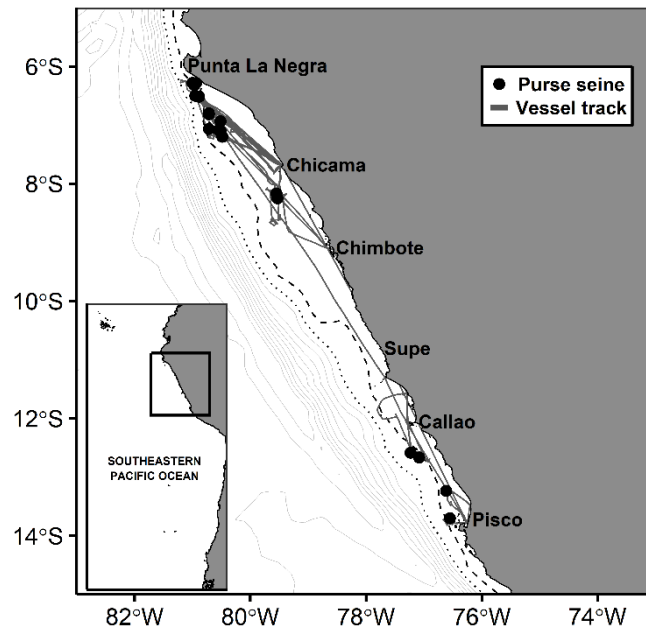


Figure 1.1. Study area. Dashed and dotted lines are the 200 m (shelfbreak) and 1000 m (end of slope) isobaths.

Acoustic data were continuously recorded during 34 fishing trips (including 100 purse seine sets) with a hull-mounted Simrad ES60 commercial echosounder operating at 120 kHz. The echosounder was calibrated at Isla Blanca (9°06'18"S; 78°37'18"W) in August 2017 with a 23 mm copper sphere and following standard procedures (Demer et al. 2015). The triangle wave error sequence (TWES, systematic error present in data collected from ES60 and ES70 echosounders, Ryan et al. 2015) was removed from the sphere data using the e60Adjust.jar software (Keith et al. 2005). Sound speed in water (m s^{-1}) and the acoustic absorption coefficient (dB re m^{-1}) were derived from temperature and salinity measurements collected with a SBE 19plus V2 CTD profiler. Calibration results (Table 1.1) were obtained using ESP3 1.50.0

(Ladroit et al. 2020) and applied to the .raw files in Echoview 13.1 (Echoview Software Pty Ltd 2023).

From each purse seine set, species composition and total body length (L, to the nearest 0.5 cm) of at least 180 anchovy were measured onboard from a 20 kg sample randomly collected during the pumping of the catch. Only data recorded during acoustic events (i.e. effective periods of the catch, after throwing the net and before pumping, Peña 2008) with vessel speed ≤ 1.5 kt and dominance of anchovy in the sample ($\geq 95\%$) were considered for further analyses. The TWES was also removed from .raw files of selected acoustic events.

Table 1.1. Calibration results and echosounder recording settings.

	Units	Value
Transducer type	-	ES120-7C
Frequency	kHz	120
Absortion coefficient	dB m ⁻¹	0.038
Major/minor axis 3 dB angle	degrees	6.72
Major/minor axis angle offset	degrees	0
Ping rate	-	Maximum
Pulse length	ms	0.256
Sa correction	dB	-0.48
Sound speed	m s ⁻¹	1516
Transducer gain	dB	25.43
Transmitter power	W	600
Two way beam angle	dB re 1 sr	-21.1

2.2. Data processing

Data were cleaned for impulsive noise (Ryan et al. 2015) caused by unsynchronized use of a Furuno FCV-588 echosounder and a Furuno CSH-5L sonar, and background noise (De Robertis and Higginbottom 2007), mainly generated by vessel engine and propellers. The sea was calm during this fishing season, so there was no need to correct for transient noise. After detailed echogram scrutinization, echotraces corresponding to fish aggregations were identified using the shoal analysis and patches algorithm (SHAPES, Coetzee 2000). Volume backscattering strength (S_v , dB re 1 m⁻¹) and mean depth (Z_s , m) of schools were computed for additional analyses. Dense aggregations can lead to biased TS estimates due to erroneous single target detections (Scoulding et al. 2017), so schools were filtered out from echograms after extracting S_v and Z_s . Echoes below schools were also removed in order to avoid potential shadowing effects due to high density echotraces (Simmonds and MacLennan, 2005, Scoulding 2016). Plankton echoes were excluded with a minimum S_v detection threshold of -70 dB (Madirolas et al. 2017).

Signal-to-noise ratios (SNR, dB) were estimated from S_v echograms according to (De Robertis and Higginbottom 2007). In order to both avoid non-anchovy targets and limit subsequent analyses to data with negligible levels of noise, only echogram sections between the nearfield (1.88 m from the ES120-7C transducer) and effective range for TS extraction were used. The effective

range was defined as the shorter of the average extension of the net (70 m) and the depth at which the SNR for a -70 dB target (minimum S_v value attributable to an anchovy at 120 kHz, Castillo et al. 2009) reached the threshold of 3 dB.

Multiple targets (i.e. echoes with a high probability of containing more than one fish) were filtered out by thresholding fish density by sampled volume (N_v) and proportion of multiple echo (M) indices (Sawada et al. 1993):

$$N_v = \frac{c\tau\Psi R^2\rho_v}{2} \quad (4)$$

$$M = \frac{\rho_v - \rho_s}{\rho_v} \times 100\%, \quad (5)$$

where c is the sound speed in water, τ is the pulse length (s), Ψ the equivalent beam angle (sr), R the target range (m), ρ_v the density of fish from echo integration (ind. m⁻³), and ρ_s the density of fish from echocounting (ind. m⁻³). ρ_v is the cocient between the S_v of a sampling volume and a preliminar value of anchovy σ_{bs} ($\langle\sigma_{bs}\rangle$). Sampling regions were subsetted into 2 min by 10 m grids and $\langle\sigma_{bs}\rangle$ obtained for each grid by means of an iterative method (Scoulding 2016). Only cells with $N_v < 0.04$ (Gauthier and Rose 2001, Pedersen and Korneliussen 2009) and $M < 70\%$ (Sawada et al. 1993, Gastauer et al. 2017) were retained. TS values were isolated from remaining cells using a single target detection algorithm (STDA) accounting for beam compensation and split-beam angle data (Soule et al. 1997). STDA parameters (Table 1.2) were chosen based on those employed in various *Engraulis in situ* TS studies

(Zhao et al. 2008, Madirolas et al. 2017, Sobradillo et al. 2021). To avoid TS underestimation due to the inclusion of invalid weak targets from poor SNR regions on the edge of the beam (Scoulding et al. 2015), an off-axis angle filter (Zhao 1996) was applied. All the targets further than 3° from normal to the transducer face distance were removed. Depending on the dataset, 40-70% of the targets were filtered out after this step. Resulting single targets of each acoustic event were then exported. Finally, single target depth (Z, m) was computed by adding vessel draft to the range of each target.

Table 1.2. Single target detection parameters.

	Units	Value
TS threshold	dB re 1 m ²	-70
Pulse length determination level (PLDL)	dB re 1 m ²	6
Min. normalized pulse length	-	0.5
Max. normalized pulse length	-	1
Max. beam compensation	dB	6
Max. angle SD (minor/major axes)	Degrees	0.8

2.3. Data analysis

For each dataset, mean backscattering cross-section ($\overline{\sigma_{bs}}$), mean target strength (\overline{TS}) and its standard error (\overline{TS}_e) were estimated according to (Simmonds and MacLennan 2005):

$$\overline{\sigma}_{bs} = \sum_n^i (10^{TS_i/10})/n \quad (6)$$

$$\overline{TS} = 10\text{Log}_{10}(\overline{\sigma}_{bs}) \quad (7)$$

$$\overline{TS}_e = 10\text{Log}_{10}(\text{sd}(10^{\overline{TS}/10}))/\sqrt{n} \quad (8)$$

where n is the number of individual targets and sd is the standard deviation. Datasets were removed if: 1) both TS and L histograms were not unimodal and their modes did not coincide (Gutiérrez 2002), 2) n was less than 1000 (Ona 2003) and, 3) \overline{TS}_e was higher than 5% of its corresponding \overline{TS} (Pedersen and Korneliussen 2009). Only 18 acoustic events from 16 fishing trips met those requirements (Figure 1.1).

The conventional TS/L relationship was estimated from the pooled data of remaining datasets using (1). TS/L relationship parameters were obtained by means of a curve fitting method (Gastauer et al. 2017), based on a least-squares fitting procedure (MacLennan and Menz 1996). This method first fits normal or gamma probability density function (PDF) curves to scaled TS and L distributions through log-likelihood and Akaike Information Criterion (AIC). Secondly, equal probability is given to TS and L by averaging each pair of points of both fitted density curves. Then, the resulting mean density fitted curve is used to back-transform both TS (TS_{bt}) and L (L_{bt}) distributions. After that, TS_{fit} is obtained by solving (1) with triplets composed by each L_{bt} point and 1 value for a and b picked from all possible combinations of $15 \leq a \leq 30$ in 0.01 steps and $-90 \text{ dB} \leq b \leq -50 \text{ dB}$ in 0.01 dB steps. Optimal a and b estimates were found when the difference between TS_{bt} and TS_{fit} was minimal. For

comparison purposes, calculations were performed both without forcing a and with $a=20$ ($b=b_{20}$).

The influence of depth (Z) on TS was investigated following the methods of (Madirolas et al. 2017). Pooled single target data were first sorted by depth and scanned by a 3 m-depth moving window with steps of 0.1 m. 3 m-depth bins with less than 50 targets were excluded. Then, averages of TS and Z were computed for each retained bin and used in the regression (Zhao et al. 2008):

$$TS = 20\text{Log}_{10}(L) + 10\gamma\text{Log}_{10}\left(1 + \frac{Z}{10}\right) + b_{20,z} \quad (9)$$

where γ is the compression rate of the backscattering cross-section due to depth (Ona 2003) and $b_{20,z}$ the b_{20} in (1) with the depth effect (Zhao et al. 2008). Finally, \overline{TS} diel fluctuations were examined (sunrise was from 05:19-06:30; and sunset 18:17-19:31 during the study period). A \overline{TS} vs time trend was estimated through a generalized additive model (GAM, Hastie and Tibshirani 1990).

All the analyses mentioned in this section were implemented in R 4.1.1 (R Core Team 2021).

3. RESULTS

Average SNR for a -70 dB S_v target reached the 3 dB threshold below 100 m depth for all of the 18 selected acoustic events. This was deeper than the maximum vertical extension of the net (Figure 1.2).

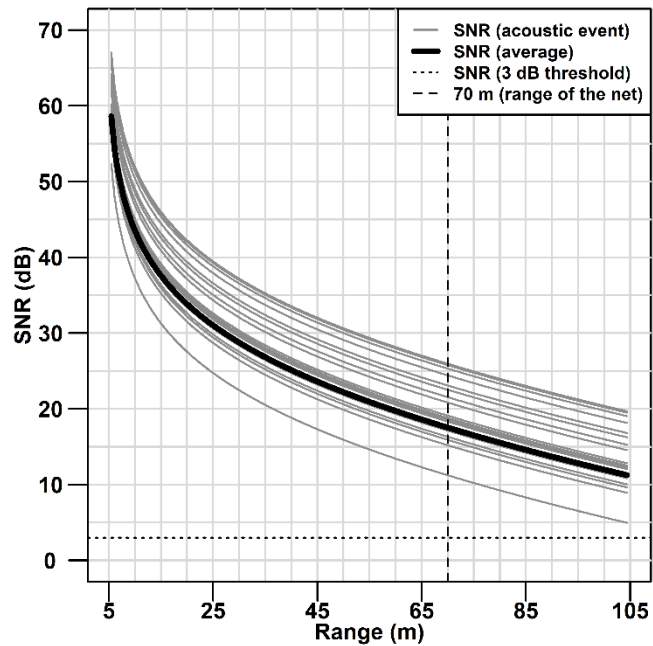


Figure 1.2. SNR profiles for a -70 dB S_v target at 120 kHz.

A total of 4046 L and 70,387 TS measurements were obtained from the 18 acoustic events (Table 1.3). Data were collected during sunrise (3 acoustic events), day (8 acoustic events), sunset (2 acoustic events) and night (5 acoustic events). L ranged from 10 to 16.5 cm. Sampled individuals were mostly adults ($L \geq 12$ cm; Figure 1.3 b). The proportion of juveniles (JUV) was high only in 2 acoustic events (F30P02: 54%; F31P03: 48.3%). Mean L and JUV of pooled data were respectively 13.7 cm and 6.3%. The TS of single targets ranged from -33 dB to -69.9 dB (Figure 1.3 a), with \overline{TS} of acoustic events fluctuating between -52.9 dB and -57.7 dB. The lowest \overline{TS} values (-57.3 dB and -57.7 dB) were from the 2 acoustic events with the highest JUV, both located at 13°S. The depth (Z) of single targets oscillated between 5.9 m and

54.4 m. Mean Z of pooled data was 36.1 m. Both TS and L distributions were narrow around their respective modes for most of the acoustic events (Supplementary Figure S2; Supplementary Figure S3).

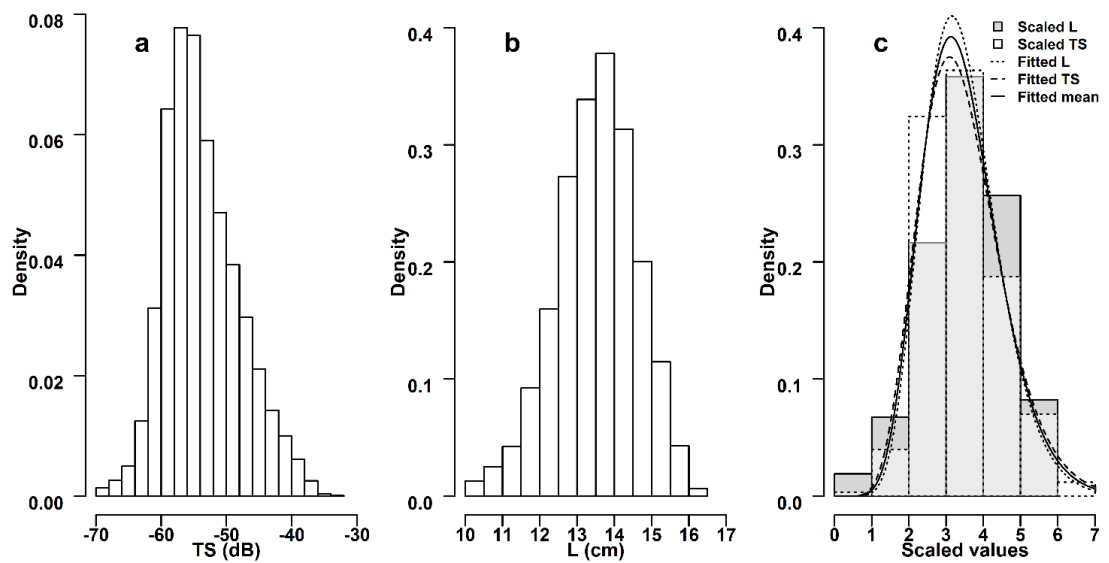


Figure 1.3. Density plots of pooled data. a: target strength (TS), b: total body length (L), c: scaled TS and L values with best-fitted PDF curves.

Table 1.3. Summary statistics of each acoustic event (AE, where “F” and “P” indicate fishing trip and purse seine). \bar{L} , n_{ind} , n and \bar{Z} are respectively mean L, number of sampled specimens, number of single targets and mean single target depth.

AE	Position	Date	Time (GMT)	\bar{L} (cm)	L_{range} (cm)	n_{ind}	\overline{TS} (dB)	\overline{TS}_{se} (dB/% \overline{TS})	n	\bar{Z} (m)	Z_{range} (m)
F01P01	12°35'S;77°14'W	06/05/2017	12:09:00	13.4	12.0-16.0	257	-53.7	-0.7 (1.3)	4649	36.7	14.4-46.4
F02P04	12°40'S;77°05'W	07/05/2017	11:12:00	13.1	11.5-15.5	188	-55.2	-0.8 (1.6)	2809	31.0	05.9-46.4
F16P03	06°17'S;81°00'W	28/05/2017	18:26:00	13.8	12.5-16.0	269	-54.8	-0.8 (1.4)	3159	31.3	06.0-45.7
F17P04	06°30'S;80°57'W	30/05/2017	05:51:00	14.5	13.0-16.5	211	-55.2	-0.7 (1.3)	4409	35.9	14.4-43.4
F20P02	06°19'S;80°58'W	03/06/2017	19:59:00	14.7	13.5-16.5	224	-52.9	-0.7 (1.3)	4248	37.6	14.4-44.1
F21P03	06°31'S;80°53'W	05/06/2017	08:11:00	14.3	13.0-16.5	240	-55.7	-1.4 (2.7)	1176	42.1	24.5-47.4
F22P03	06°17'S;80°56'W	06/06/2017	16:21:00	14.2	12.5-16.0	224	-56.1	-1.3 (2.4)	1373	36.4	24.4-43.3
F23P03	08°10'S;79°33'W	10/06/2017	09:38:00	14.3	12.5-16.5	251	-53.7	-0.7 (1.4)	3892	35.0	19.4-44.4
F25P03	08°15'S;79°32'W	13/06/2017	07:04:00	13.7	12.5-16.0	218	-54.0	-0.8 (1.4)	3504	36.8	24.4-45.5
F30P02	13°42'S;76°33'W	19/06/2017	11:51:00	11.9	10.0-13.5	196	-57.7	-1.5 (2.6)	1171	34.3	08.4-43.3
F31P03	13°14'S;76°37'W	21/06/2017	11:36:00	12.1	10.5-14.0	237	-57.3	-1.1 (1.9)	1884	34.8	07.5-44.1
F32P02	06°49'S;80°43'W	30/06/2017	00:24:00	13.9	12.0-15.5	228	-53.6	-0.7 (1.3)	4714	38.8	24.4-44.0
F32P03	06°48'S;80°43'W	30/06/2017	03:57:00	13.3	12.0-15.0	197	-53.4	-0.5 (1.0)	7896	42.1	09.1-54.4
F33P01	07°04'S;80°43'W	01/07/2017	05:45:00	14.0	12.5-16.0	234	-54.0	-0.6 (1.2)	5493	37.2	24.4-47.2
F33P02	07°05'S;80°33'W	01/07/2017	19:23:00	14.0	12.5-16.0	225	-53.8	-0.7 (1.4)	4083	35.6	24.4-43.7
F33P03	07°12'S;80°29'W	01/07/2017	22:02:00	14.3	13.0-16.0	211	-54.6	-0.8 (1.4)	3542	31.4	07.1-45.7
F33P04	07°06'S;80°31'W	02/07/2017	03:00:00	13.9	12.5-16.0	236	-53.4	-0.6 (1.1)	5198	32.8	10.4-43.3
F34P01	06°56'S;80°31'W	04/07/2017	06:08:00	14.2	13.0-16.0	200	-55.0	-0.5 (1.0)	7187	34.6	14.4-44.4

3.1. TS/L relationships

Pooled L and TS scaled distributions were best described by normal and gamma PDFs respectively (Table 1.4, Figure 1.3 c).

Table 1.4. Descriptors of PDFs fitted on L and TS scaled distributions. x and $\gamma(k)$ represent scaled values and the gamma function respectively.

Scaled variable	Fitted PDF	Fitted PDF form	Fitted PDF component	Estimate (\pm Std. Error)
L	Normal	$\frac{1}{\sqrt{(2\pi)\sigma(x)}} e^{-\frac{(x-\bar{x})^2}{2\sigma(x)^2}}$	Mean (\bar{x}) Std. dev. ($\sigma(x)$)	3.15 (± 0.02) 0.99 (± 0.01)
TS	Gamma	$\frac{1}{\left(\frac{1}{k}\right) \gamma(k)} x^{k-1} e^{-xk}$	Shape (q) Rate (k)	11.66 (± 0.06) 3.38 (± 0.02)

General TS/L equations obtained by curve fitting were (Figure 1.4):

$$TS = 22.2 \text{Log}_{10}(L) - 79.5 \quad (10)$$

$$TS = 20 \text{Log}_{10}(L) - 77 \quad (11)$$

With a, b and b_{20} variances (σ) of 2.9, 9 and 8.5 respectively. Solving (10) and (11) for $L=13.7$ cm yielded the estimated mean TS of the pooled data (-54.2 dB, ± 0.2 dB).

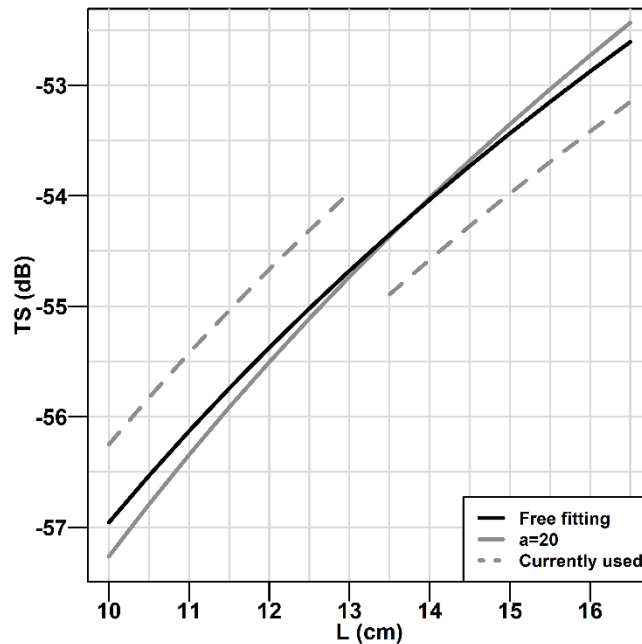


Figure 1.4. Fitted TS/L relationships obtained in (10) and (11) from the pooled data. Dashed lines are TS/L regressions whose b_{20} are currently used for official anchovy biomass estimations in Perú.

3.2. Diel fluctuations of TS

In general, \overline{TS} of acoustic events were weaker during the day (\overline{TS} day= -55.2 dB) than the night (\overline{TS} night= -53.2 dB), sunset (\overline{TS} sunset= -54.2 dB) and sunrise (\overline{TS} sunrise= -54.7 dB). The GAM trend showed that \overline{TS} tended to increase/decrease from late day to early night and from late night to early day respectively (Figure 1.5).

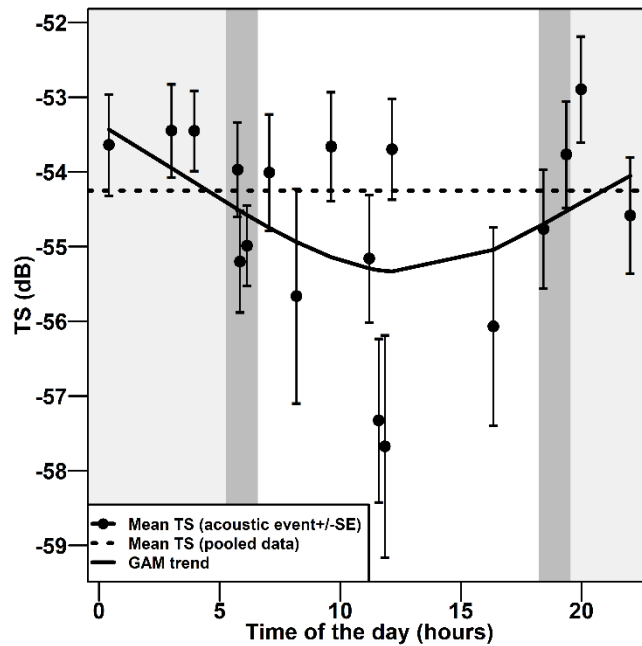


Figure 1.5. Mean TS vs time of day. White and light gray regions are day and night respectively. Left/right dark gray regions are sunset and sunrise respectively. SE: Standard error of TS (for each acoustic event).

3.3. Depth-dependence of TS

In all, 451 valid 3 m-depth bins were obtained from the pooled data with Z ranging from 6 m to 51 m. The influence of depth on TS was significant and strong ($p \sim 0$; $r^2 = 0.8$). The corresponding equation was (Figure 1.6):

$$TS = 20 \text{Log}_{10}(L) - 6.4 \text{Log}_{10} \left(1 + \frac{Z}{10} \right) - 73.3 \quad (12)$$

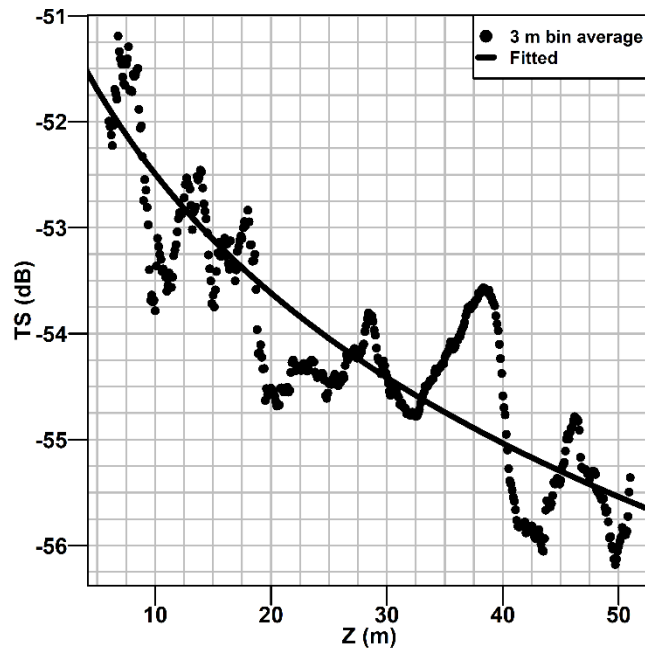


Figure 1.6. TS/Z curve obtained in (12) and fitted to 3 m bin data points.

4. DISCUSSION

The target strength of a species can vary both spatially and temporally (e.g. Gorska and Idczak 2022) due to various factors (Ona et al. 2001): 1) operational (different echosounder configurations, acoustic frequencies, etc.), 2) biological (differences in body length, fat content, gonadal development, etc.) and 3) behavioral (changes in depth and tilt angle due to diel and seasonal migrations, vessel avoidance, environmental stress, etc.). Hence, in order to obtain reliable biomass results, it is preferable to use TS values that are representative of the species during the data collection period (Scoulding and Kloser 2020). The ES60 echosounder used in this work was configured with the settings used by Peruvian fishing skippers in their anchovy fishing

operations. Although pulse length used in this work (0.256 ms) differs to that used by Imarpe in their systematic surveys (0.512 ms, Castillo et al. 2009), both are considered optimal for single target detection (Godlewska et al. 2011). Almost all of the anchovy sampled in this study were adults ($L \geq 12$ cm). Resolved single targets were deeper than usual for anchovy in Perú (above 20 m, Imarpe 2024) and associated with dense schools (Figure 1.7). This behavior was a consequence of the anomalous warm conditions caused by marine heatwaves trapped in the northern part of NC stock area between 2016 and 2017, leading to a moderate coastal El Niño event (Gutiérrez and Bouchón 2021). Therefore, the results obtained in this work are applicable to periods in which anchovies are subject to similar environmental conditions. These are expected to become more frequent in marine coastal ecosystems, such as the Peruvian Sea, due to climate change (Varela et al. 2023).

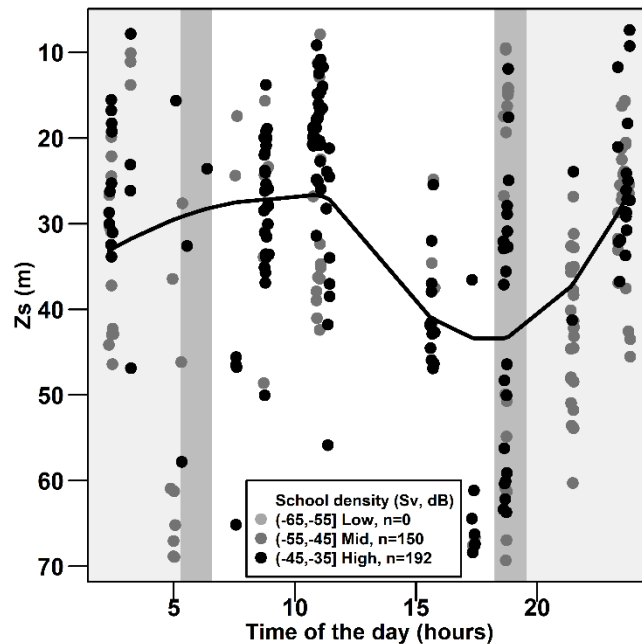


Figure 1.7. Mean depth (Z_s) vs time of the day plot of anchovy schools found on all the 18 acoustic events. School density was categorized according to Castillo et al. 2021. n: number of schools. Black line: GAM trend.

One of the main concerns about TS data collected by commercial vessels during fishing operations is the potential for high noise levels that can reduce the effective range of the echogram (Peña 2008). After cleaning for impulsive and background noise, SNR profiles showed that our acoustic data were of sufficient quality to be used for single target detection to at least 100 m depth. Similar results were found for commercial vessels using EK60 (Peña 2008) and ES70 (Gastauer et al. 2017) echosounders operating at 38 kHz. Despite the good quality of the acoustic data and that anchovy schools were present to a range of 70 m in many acoustic events (Figure 1.7), valid single targets were only obtained to ~55 m. This was occurred for two reasons: 1) a high

number of schools below this range were too dense to permit detection of single targets, and 2) when the STDA was able to isolate targets below this range, they were discarded because Nv and M filters identified them as multiple targets.

Only red squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) was reported as incidental catch (less than 5% in species composition) in all 18 biological samples. Reported TS values for this crustacean at 120 kHz in Perú vary from -74.2 dB to -56.2 dB, centered between -70 dB and -60.5 dB (Gutiérrez 2002). None of the 18 TS histograms contained modes at those ranges (Supplementary Figure S3). In addition, industrial Peruvian anchovy skippers always try to avoid fishing grounds with presence of red squat lobster due to the operational complications associated to the manipulation of the net when this crustacean is caught (pers. obs.). Hence, inclusion of single targets from *P. monodon* was considered to be unlikely.

4.1. General TS/L relationships

The mean TS obtained in this work ($\overline{TS} = -54.2$ dB, $\bar{L} = 13.7$ cm) was within the range of that reported for *E. ringens* in the Peruvian Sea, except for one *ex situ* estimation at 38 kHz (MacLennan et al. 1998) that is considered an overestimate (MacLennan 1998). All existing *E. ringens* TS estimates from the Peruvian Sea (including ours) are, except for two estimates for *E. encrasicolus* from Benguela (Barange et al. 1996) and the Aegean Sea (Pyrounaki et al.

2012), lower than those published for other species in the *Engraulis* genus: *E. anchoita* in the Argentine Sea (Madirolas 1991, Madirolas et al. 2017), *E. mordax* in Gulf of California (Zwolinski et al. 2017), *E. japonicus* in the Northwest Pacific (Zhao et al. 2008, Kang et al. 2009, Sawada et al. 2009, Kim et al. 2023) and *E. encrasicolus* in the Bay of Biscay (Doray et al. 2016, Sobradillo et al. 2021). This occurs across a wide range of body lengths and acoustic frequencies (Figure 1.8). Although all published TS estimates for *E. ringens* are lower than expected from the classic TS/L relationship for clupeids ($b_{20}=-71.29$ dB, Foote 1987), those estimated in Chilean Waters (IFOP 2003, 2011, 2014, 2022) are consistently higher than those from Perú. Such differences could be because all anchovy TS estimations from Perú were obtained from data collected in the NC stock area (M. Gutiérrez, pers. comm.). In the case of Chile, TS/L relationships for the three anchovy demographic units (North, North-Center and Center-South) are similar, so they can be represented by a general equation (IFOP 2022). As the Northern Chilean demographic unit and Southern Peruvian stock compose a single stock (16°00'S-27°00'S, Alheit and Ñiquen 2004, Cubillos et al. 2007), it is likely that future TS/L relationships for *E. ringens* in this part of Peruvian Sea will be similar to the general equation from Chile reported in (IFOP 2022).

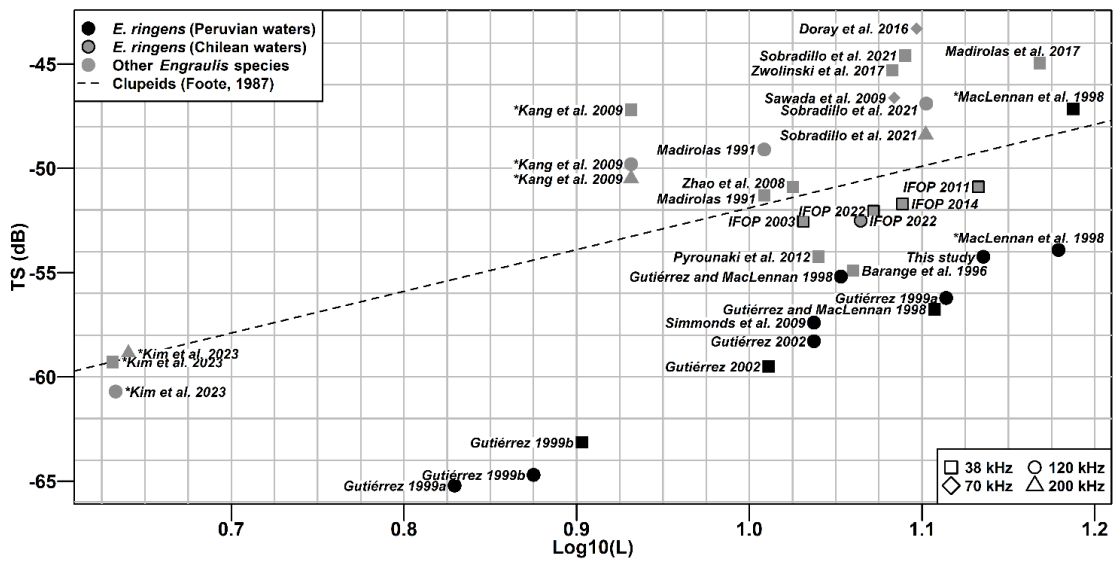


Figure 1.8. TS vs $\text{Log}_{10}(L)$ plot of *Engraulis* species available in the literature. *: *Ex situ* estimations. All the other data points are *in situ* estimations.

The curve fitting method (Gastauer et al. 2017) used here to estimate the TS/L relationships differs from the least squares method of (MacLennan and Menz 1996) used for the calculation of the three TS/L parameters (b_{20}) currently employed in anchovy biomass estimations in Perú (Gutiérrez et al. 1998, MacLennan et al. 1998, Gutiérrez 1999a). The curve fitting method provides both TS/L relationship parameters (a and b) without recurring to the controversial forcing of a to 20 (McClatchie et al. 2003, Simmonds and MacLennan 2005). Compared to those generated by the official TS/L equations, the two TS/L relationships obtained in this work give higher TS values for anchovies of $L \geq 13.5$ cm and lower for those of $10 \text{ cm} \leq L \leq 13$ cm (Figure 4). This difference also occurs between the official TS/L relationships and the two other relationships for *E. ringens* in Perú where the slope was not

forced to 20 (Gutiérrez 2002, Simmonds et al. 2009) (Figure 1.9). The body length range sampled in this study did not allow us to estimate TS/L relationships for anchovies of $L < 10$ cm. However, it is interesting to note that b_{20} currently used in Perú for individuals of $L \leq 9$ cm and $9.5 \text{ cm} \leq L \leq 13$ cm are -81.8 dB (Gutiérrez 1999a) and -76.2 dB (Gutiérrez and Maclennan 1998) respectively (Table 1.5). This implies a difference of ~ 6.0 dB between the TS of two anchovies of 9.0 cm (TS: -62.7 dB) and 9.5 cm (TS: -56.7 dB) respectively (Figure 1.9).

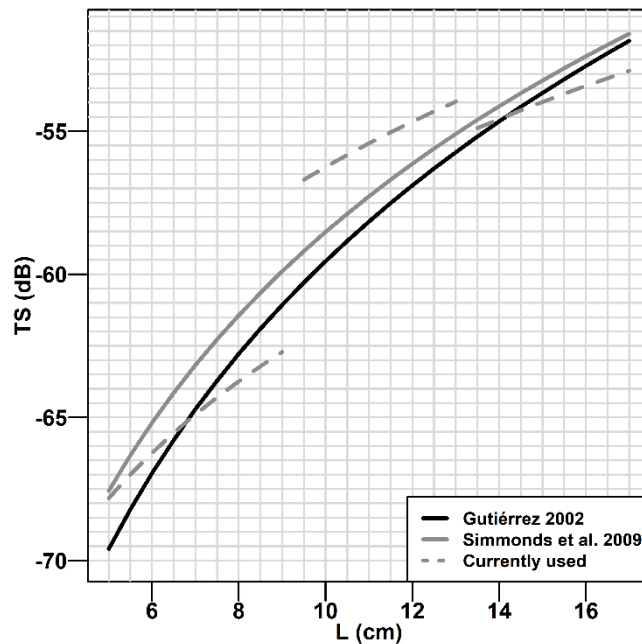


Figure 1.9. TS/L relationships from Gutiérrez 2002, Simmonds et al. 2009 and those currently used for official anchovy biomass estimations in Perú.

In addition, b_{20} reported in this work is ~ 0.5 dB higher than the currently used b_{20} for $L=13.7$ cm (MacLennan et al. 1998, Table 1.5). This could be due to applied power (this work: 600 W, MacLennan et al. 1998: 1000 W) and differences in gonad size. At high frequencies (e.g. 120 kHz) increasing power leads to a reduction in TS values (and b_{20}) due to non-linear losses (Tichy et al. 2003). For gonad size, an inverse relationship between TS and gonadosomatic index (GSI) is expected because gonads compress the swimbladder when they grow, leading to a reduction in TS values (Ona 1990). Although no dedicated gonad analyses were carried out in these two TS studies, GSI values of NC stock during November 1997 (the month in which the *ex situ* experiment reported in MacLennan et al. 1998 was developed) was $\sim 4.5\%$ (Buitrón and Perea 2000), whilst between May and July 2017 (study period of this work) the GSI was $\sim 2.5\%$ (Imarpe 2017).

Table 1.5. Summary of some TS/L relationships estimated for Peruvian anchovy at 120 kHz. L_{range} : body length range used in each TS/L parameter estimation. L_{range}^+ : body length range in which b_{20} value of its same row is used for official anchovy biomass estimations (R. Castillo, pers. comm.). *: *Ex situ* estimation.

Reference	\bar{L} (cm)	L_{range} (cm)	L_{range}^+ (cm)	a	b (dB)	b_{20} (dB)	Area
Gutiérrez 1999a*	06.8	06.0-08.5	≤ 09.0	-	-	-81.8	Peruvian sea
Gutiérrez and MacLennan 1998 ⁺	11.3	10.0-13.0	09.5-13.0	-	-	-76.2	Peruvian sea
MacLennan et al. 1998**	15.1	12.0-17.0	≥ 13.5	-	-	-77.5	Peruvian sea
Gutiérrez 2002	10.9	05.0-17.0	-	33.4	-92.9	-77.9	Peruvian sea
Simmonds et al. 2009	10.9	05.0-17.0	-	30.1	-88.6	-78.1	Peruvian sea
This study	13.7	10.0-16.5	-	22.2	-79.5	-77.0	Peruvian sea
IFOP 2022	11.6	05.4-16.2	-	18.5	-72.4	-74.0	Chilean sea

4.2. Diel fluctuations of TS

The anchovy single target data used in this work showed diel fluctuations. On average, TS collected during the day were ~1.6 dB lower than at night. It can be argued that this is partly due to the body length effect, as the two acoustic events with the lowest \overline{TS} and highest JUV occurred during the day. However, when those two \overline{TS} were removed the difference between day and night was still high (~1.0 dB), so the diel pattern remains. Additional data are required to assess how a diel effect should be incorporated into biomass calculations. In particular, future studies could consider whether a diel change occurs in other stocks/demographic units and/or different environmental conditions (such as during La Niña events).

4.3. Depth-dependence of TS

TS values obtained in this work showed a strong negative relationship with depth. The compression factor reported in (12) ($\gamma=0.64$ at 120 kHz) was similar to that for *E. japonicus* in the Yellow Sea ($\gamma=0.61$ at 38 kHz, Zhao et al. 2008). Both values were close to that expected from Boyle's law ($\gamma=0.67$, Ona 2003). In addition, (Zwolinski et al. 2017) found that *in situ* TS values of *E. mordax* at 38 kHz in the Gulf of California are better explained when $\gamma=0.61$ is assumed, suggesting that the depth-dependent effect on TS for such species could also follow Boyle's law. In contrast, *in situ* reports for both *E. anchoita* in the Argentine Sea ($\gamma=0.47$ at 38 kHz, Madirolas et al. 2017) and for the same *E.*

ringens in Chilean Waters ($\gamma=0.42$ at 38 kHz; $\gamma=0.43$ at 120 kHz, IFOP 2022) were close to that expected for a spheroid with both of its major axis extremes fixed, in which only the transversal section is pressure-sensitive ($\gamma=0.5$, Gorska and Ona 2003).

It is possible that the depth-dependent effect on TS reported in this study has been found due to the wide vertical range of valid single targets (from 6 to 51 m). When single target data have a shallow distribution (for example, up to 20 m) significant relationships between TS and depth are not usually found (e.g. Ona et al. 2001, Sobradillo et al. 2021). It is likely that this happens because, at shallow ranges, the body length effect on TS could be masking that exerted by depth (Sobradillo et al. 2021). Hence, it could not be possible to find a coherent TS/Z relationship from single target data of anchovy collected in the NC stock area during neutral environmental conditions, when this species is usually found above 20 m depth (Gutiérrez and Gerlotto 2016). In such cases, using a general TS/L equation should not have a significant effect on biomass estimation. However, when strong warm conditions predominate (as in the case of this study) and anchovy are forced to descend down to 200 m (Imarpe 2024), not correcting for depth-dependence on TS could lead to a significant underestimation in biomass. For example, hypothetically assuming there are 2 strata (A and B) with identical anchovy NASC and \bar{L} (13.7 cm) but different average depths (A=15 m and B=35 m). According to (12), TS would decrease ~ 1.6 dB when moving from the shallower to deeper stratum. As a consequence the anchovy biomass in stratum B would be $\sim 50\%$ higher than in A. This

suggests that ignoring a depth-dependent effect could explain, in part, why the NC stock biomass during El Niño events has been up to five orders of magnitude lower than those calculated after normalization of environmental conditions (Bertrand et al. 2004).

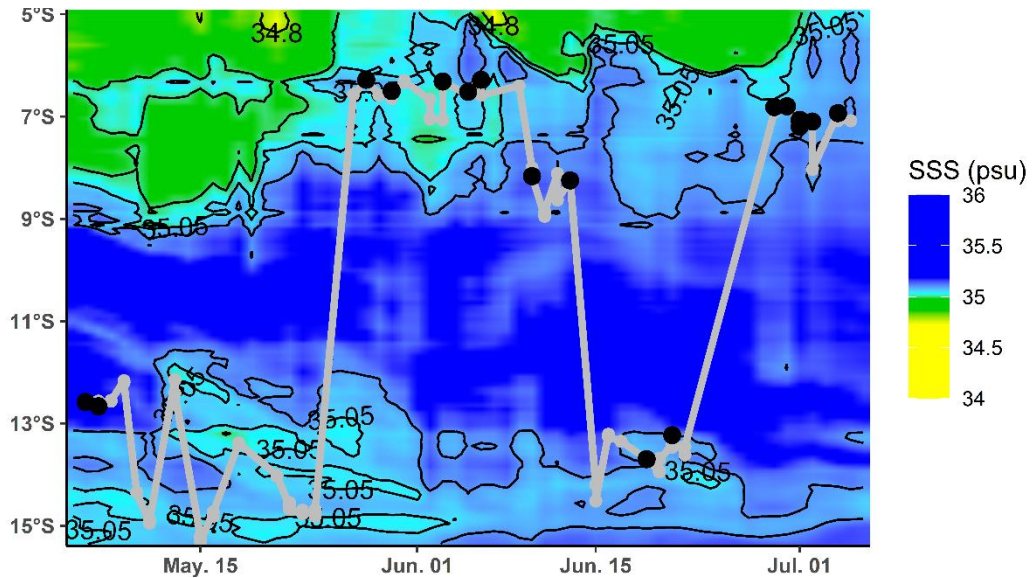
5. CONCLUDING REMARKS

This study documents the first *in situ* TS measurements of Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) from data collected by a commercial echosounder during fishing operations in the Peruvian Sea. SNR profiles showed that these industry-collected data had sufficient quality to be used for single target data extraction of pelagic species down to 100 m depth. The b_{20} parameter was ~0.5 dB higher than the corresponding b_{20} for $\bar{L}=13.7$ cm (mean total body length of our samples) used in official anchovy biomass estimations in Perú. To our knowledge, diel variation of anchovy TS was reported for the first time. A strong depth dependent effect on anchovy TS was also found. Methods implemented in this work could be used to obtain *in situ* TS from other pelagic species targeted by Peruvian industrial vessels, such as jack mackerel (*Trachurus murphyi*) and chub mackerel (*Scomber japonicus*).

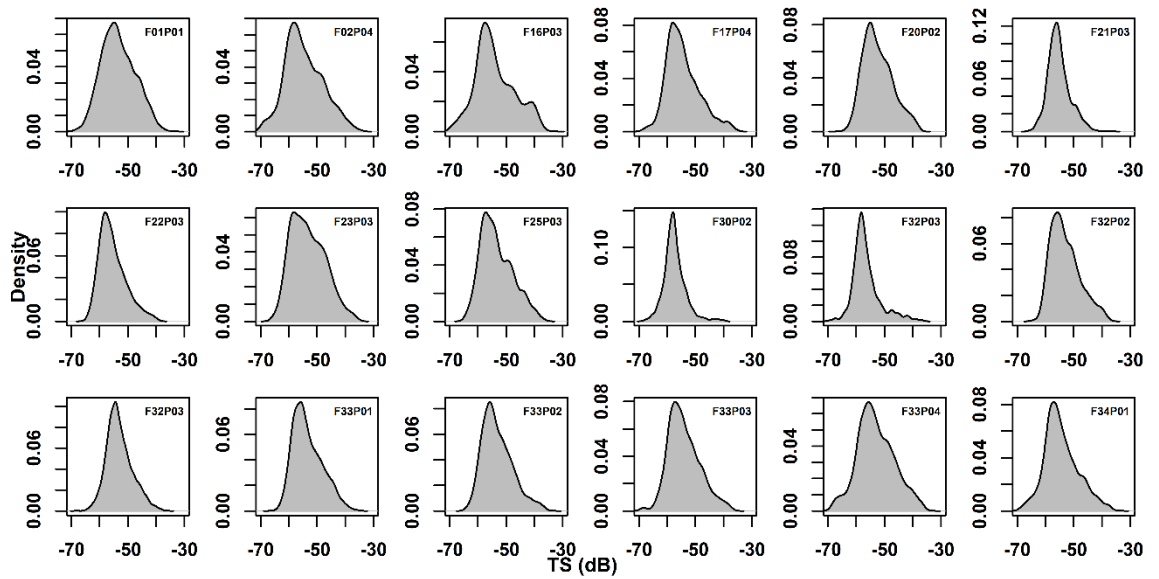
ACKNOWLEDGEMENTS

The three authors would like to thank the crew of F/V “Maru” for their support with data collection and hospitality onboard, in particular during fishing operations. Mr. Eduardo Jáuregui (fleet manager of Copeinca) is thanked for all his logistical support. MSY would like to thank Héctor Peña and Luis Cubillos for their valuable suggestions that improved the manuscript, Toby Jarvis for his help with Echoview algorithms, Sven Gastauer for his explanation about the curve fitting method and Mariano Gutiérrez for his “history lessons” about TS estimation in the Peruvian Sea. Gavin Macaulay is thanked for reviewing the English language. This paper is a contribution to the research area “Stock assessment” of the University of Concepción’s Master in science with mention in fisheries program.

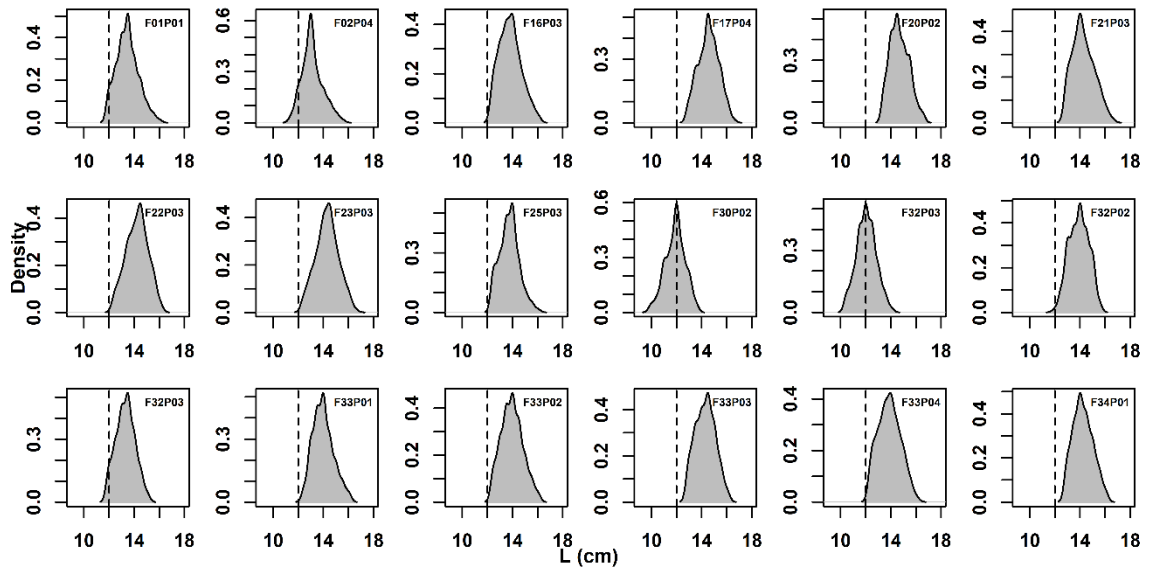
SUPPLEMENTARY MATERIAL



Supplementary Figure S1. Hovmöller plot of sea surface salinity (SSS, 0-50 nm daily averages) since 6 May to 7 July 2017 (green: Cold Coastal Waters, blue: Subtropical Superficial Waters, skyblue: Mixed Waters) with overimposed time series of the 100 purse seines (gray dots and line). Black dots: purse seines corresponding to the 18 selected acoustic events. SSS data was downloaded from Hybrid Coordinate Ocean Model v. GOFS 3.1 (HYCOM 3.1, Metzger et al. 2017).



Supplementary Figure S2. Density plots of target strength values for each of the 18 acoustic events.



Supplementary Figure S3. Density plots of total body length (L) values for each of the 18 acoustic events. Dotted vertical lines: size class of 12 cm (adults).

BIBLIOGRAPHY

Alheit J, Ñiquen M. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. *Prog Oceanogr* 2004;60:201–22.

Barange M, Hampton I, Soule M. Empirical determination of *in situ* target strengths of three loosely aggregated pelagic fish species. *ICES J Mar Sci* 1996;53:225–32.

Barbeaux SJ, Horne JK, Dorn MW. Characterizing walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) winter distribution from opportunistic acoustic data. *ICES J Mar Sci* 2013;70:1162–73.

Bertrand A, Segura M, Gutierrez M et al. From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. *Fish Fish* 2004;5:296–316.

Brunel T, Gastauer S, Fässler SMM et al. Using acoustic data from pelagic fishing vessels to monitor fish stocks. *Rep IMARES* 2013, C021/03:40.

Buitrón B, Perea A. Reproductive aspects of Peruvian anchovy during the period 1992-2000. *Bol Inst Mar Per* 2000;19:45–54. (In Spanish, with English abstract).

Castillo PR, Ñiquen M, La Cruz L et al. Migration behavior of anchoveta (*Engraulis ringens*) in the Northern Humboldt Current System between September 2019 and September 2020. *Lat Am J Aquat Res* 2021;49(5),702–16.

Castillo PR, Peraltilla S, Aliaga A et al. Technical protocol for hydroacoustic assessment of distributional areas and abundance of pelagic resources from Peruvian Sea. 2009 version. *Inf Inst Mar Per* 2009;36(1-2):7–28. (In Spanish).

Coetzee J. Use of a shoal analysis and patch estimation system (SHAPES) to characterise sardine schools. *Aquat Living Resour* 2000;13(1):1–10.

Conti SG, Demer DA, Soule MA et al. An improved multiple-frequency method for measuring *in situ* target strengths. *ICES J Mar Sci* 2005;62(8):1636–46.

Cubillos LA, Serra R, Fréon P. Synchronous pattern of fluctuation in three anchovy fisheries in the Humboldt Current System. *Aquat Living Resour* 2007;20(1):69–75.

De Robertis A, Higginbottom I. A post-processing technique to estimate the signal-to-noise ratio and remove echosounder background noise. *ICES J Mar Sci* 2007;64(6):1282–91.

Demer DA , Berger L, Bernasconi M et al. Calibration of acoustic instruments. *ICES Coop Res Rep* 2015;326:133.

Doray M, Berger L, Le Bouffant N et al. A method for controlled target strength measurements of pelagic fish, with application to European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *ICES J Mar Sci* 2016;73:1987–97.

Echoview Software Pty Ltd, 2023. Echoview Software. Echoview Software Pty Ltd, Hobart, Australia.

FAO. The State of World Fisheries and Aquaculture 2024—Blue Transformation in action. *The State of World Fisheries and Aquaculture (SOFIA)*. Rome: FAO, 2024, 264.

Fässler SM, Brunel T, Gastauer S et al. Acoustic data collected on pelagic fishing vessels throughout an annual cycle: operational framework, interpretation of observations, and future perspectives. *Fish Res* 2016;178:39–46.

Foote KG. Importance of the swimbladder in acoustic scattering by fish: a comparison of gadoid and mackerel target strengths. *J Acoust Soc Am* 1980;67:2084–9. <https://doi.org/10.1121/1.384452>

Foote KG. Fish target strength for use in echo-integrator surveys. *Journal of the Acoustical Society of America* 1987;82:981–7.

Gastauer S, Scouling B, Parsons M. Estimates of variability of goldband snapper target strength and biomass in three fishing regions within the Northern Demersal Scalefish Fishery (Western Australia). *Fish Res* 2017;193:250–62. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.05.001>

Gauthier S, Rose GA. Diagnostic tools for unbiased in situ target strength estimation. *Can J Fish Aquat Sci* 2001;58:2149–55. DOI: 10.1139/cjfas-58-11-2149.

Gerlotto F, Gutiérrez M, Josse E et al. Acoustic data from fishing vessels: what can be obtained that research vessels cannot offer? *J Acoust Soc Am* 2011;129, 2692.

Godlewska M, Colon M, Jóźwik A et al. How pulse lengths impact fish stock estimations during hydroacoustic measurements at 70 kHz. *Aquat Living Resour* 2011;24(1):71–8.

Gorska N, Ona E. Modelling the acoustic effect of swimbladder compression in herring. *ICES J Mar Sci* 2003;60(3):548–54.

Gorska N, Idczak J. On Baltic herring morphometry and its impact on the backscattering properties. *Oceanologia* 2022;64(1):198–211.

Gutiérrez D, Bouchon M. The 2017 coastal El Niño and its impacts on the marine ecosystem. *Bol Inst Mar Per* 2021;36(2):313–28.

Gutiérrez M, MacLennan D. Preliminary results of *in situ* target strength measurements of the main pelagic species. RV Humboldt 9803-05 survey from Tumbes to Tacna. *Inf Inst Mar Per* 1998;135:16–19. (In Spanish, with English abstract).

Gutiérrez M. *In situ* TS measurements on late spring 1998. RV José Olaya Balandra 9811-12 survey. *Inf Inst Mar Per* 1999a;146:7–10. (In Spanish, with English abstract).

Gutiérrez M. *In situ* TS measurements on late summer 1999. RV José Olaya Balandra 9902-03 survey. *Inf Inst Mar Per* 1999b;147:7–10. (In Spanish, with English abstract).

Gutiérrez M. Determination of the target strength of the main Peruvian species. Master's thesis. Federico Villareal National University 2002 (in Spanish).

Gutiérrez M, Castillo R, Segura M et al. Trends in spatio-temporal distribution of Peruvian anchovy and other small pelagic fish biomass from 1966-2009. *Lat Am J Aquat Res* 2012; 40(3):633–48.

Gutiérrez M, Gerlotto F. Spatial dynamics of interaction between aggregations of anchovy (*Engraulis ringens*) and small lobster munida (*Pleuroncodes monodon*) during a diel cycle. *Inf Inst Mar Per* 2016;43(3):264–74. (In Spanish, with English abstract).

Haris K, Kloser RJ, Ryan TE et al. Sounding out life in the deep using acoustic data from ships of opportunity. *Sci Data* 2021;8(1):23.

Hastie T, Tibshirani R. Generalized Additive Models. *CRC Monographs on Statistics and Applied Probability*. London: Chapman and Hall, 1990, 352.

Henderson MJ, Horne JK. Comparison of *in situ*, *ex situ*, and backscatter model estimates of Pacific hake (*Merluccius productus*) target strength. *Can J Fish Aquat Sci* 2007;64(12):1781–94.

Henderson MJ, Horne JK, Towler RH. The influence of beam position and swimming direction on fish target strength. *ICES J Mar Sci* 2008; 65(2):226–37.

ICES. Collection of acoustic data from fishing vessels. ICES Coop Res Rep 2007; 287.

IFOP. Hydroacoustic assesment of recruitment of anchovy and common sardine between V and X regions, year 2002. Final Rep 2003, FIP N° 2002-13:461. (In Spanish).

IFOP. Hydroacoustic assesment of recruitment of anchovy in XV, I and II regions, year 2011. Final Rep 2011, FIP N° 2010-13:507. (In Spanish, with English abstract).

IFOP. Hydroacoustic assesment of recruitment of anchovy and common sardine between V and X regions, year 2014. Final Rep 2014, FIP N° 2013-05:761. (In Spanish, with English abstract).

IFOP. Target strength (TS) estimation for demographic units of anchovy at national scale. Final Rep 2022, FIPA 2020-19:233. (In Spanish, with English abstract).

Imarpe. Report of reproductive indicators of Peruvian anchovy *Engraulis ringens*. Rep LBR/AFIRNP/DGIRP 2017, N°27-2017:2. (In Spanish).

Imarpe. Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) North-Center stock status until 01 april 2024 and explotation perspectives for the first fishing season of the year. Corresp Rep to MR N° 0118-2024-PRODUCE, 2024, 48. (In Spanish).

Kang D, Cho S, Lee C et al. *Ex situ* target-strength measurements of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) in the Coastal Northwest Pacific. ICES J Mar Sci 2009;66:219–24.

Keith GJ, Ryan TE, Kloser RJ. ES60adjust.jar. Java Software Utility to Remove a Systematic Error in Simrad ES60 Data. CSIRO Marine and Atmospheric Research Hobart, Castray Esplanade, Tasmania, Australia. 2005. <https://github.com/gavinmacaulay/calibration-code/tree/master> (1 July 2024, date last accessed).

Kim H, Cho S, Kim M et al. Acoustic target strength according to different growth stages of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*): a comparison of juvenile and adult fish. J Mar Sci Eng 2023;11:1575. <https://doi.org/10.3390/jmse11081575>.

Ladroit Y, Escobar-Flores PC, Schimel AC et al. ESP3: An open-source software for the quantitative processing of hydro-acoustic data. SoftwareX 2020;12:100581.

McClatchie S, Macaulay GJ, Coombs RF. A requiem for the use of 20 log10 length for acoustic target strength with special reference to deep-sea fishes. ICES J Mar Sci 2003;60:419–28.

MacLennan DN, Menz A. Interpretation of *in situ* target-strength data. ICES J Mar Sci 1996;53:233–6. [https:// doi.org/ 10.1006/ jmsc.1996. 0027](https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0027)

MacLennan DN. Review of the results obtained during the pelagic resources hydroacoustic assessment survey 9803-05. Inf Inst Mar Per 1998;135:191–201. (In Spanish).

MacLennan D, Gutiérrez M, Castillo PR et al. Target strength of anchovy (*Engraulis ringens*) using 38 and 120 kHz frequencies. Inf Inst Mar Per 1998;133:15–26. (In Spanish, with English abstract).

MacLennan D , Fernandes PG, Dalen J. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. ICES J Mar Sci 2002;59:365–9. [https:// doi.org/ 10.1006/ jmsc.2001.1158](https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1158)

Madirolas A. Echointensity analysis in relation to length composition for common hake (*Merluccius hubbsi*) and anchoita (*Engraulis anchoita*). Fren Mar 1990;8:29–36 (In Spanish, with English abstract).

Madirolas A, Membiela FA, Gonzalez JD et al. Acoustic target strength (TS) of Argentine anchovy (*Engraulis anchoita*): the nighttime scattering layer. ICES J Mar Sci 2017;74(5):1408–20.

Melvin G, Li Y, Mayer L et al. Commercial fishing vessels, automatic acoustic logging systems and 3D data visualization. ICES J Mar Sci 2002;59:179–89.

Ona E. Physiological factors causing natural variations in acoustic target strength of fish. J Mar Biol Assoc U K 1990;70:107–27. [https:// doi.org/ 10.1017/ S002531540003424X](https://doi.org/10.1017/S002531540003424X)

Ona E, Zhao X, Svellingen I et al. Seasonal variation in herring target strength. In: Funk F et al. (ed.), Herring: Expectations for a New Millennium. Fairbanks, Alaska: University of Alaska Sea Grant College Program, 2001, 461–508.

Ona E. An expanded target-strength relationship for herring. ICES J Mar Sci 2003;60:493–9.

Pedersen G, Korneliussen RJ. The relative frequency response derived from individually separated targets of northeast Arctic cod (*Gadus morhua*), saithe (*Pollachius virens*), and Norway pout (*Trisopterus esmarkii*). ICES J Mar Sci 2008;66(6):1149–54.

Peña H. *In situ* target-strength measurements of Chilean jack mackerel (*Trachurus symmetricus murphyi*) collected with a scientific echosounder installed on a fishing vessel. ICES J Mar Sci 2008;65:594–604.

Pyrounaki MM, Machias A, Giannoulaki M. Target strength equations for anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) from acoustic surveys in Aegean Sea. In: Proceedings of the 10th Panhellenic Symposium of Oceanography and Fisheries, Athens, 2012, p.168–74.

R Core Team . R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2014.

Ryan TE, Downie RA, Kloser RJ et al. Reducing bias due to noise and attenuation in open-ocean echo integration data. ICES J Mar Sci 2015;72(8):2482-93.

Sawada K, Furusawa M, Williamson NJ. Conditions for the precise measurement of fish target strength *in situ*. Fisheries Science 1993;20:15–21.

Sawada K, Takahashi H, Abe K et al. Target-strength, length, and tilt-angle measurements of Pacific saury (*Cololabis saira*) and Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) using an acoustic-optical system. ICES J Mar Sci 2009;66(6):1212-8.

Scoulding B, Chu D, Ona E et al. Target strength of two abundant mesopelagic fish species. Journal of the Acoustical Society of America 2015;137:989–1000.

Scoulding B. *In situ* target strength of pelagic fish. PhD. thesis. University of Aberdeen 2016.

Scoulding B, Gastauer S, MacLennan DN et al. Effects of variable mean target strength on estimates of abundance: the case of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). ICES J Mar Sci 2017;74:822–31. [http:// doi.org/ 10.1093/ icesjms/ fsw212](http://doi.org/10.1093/icesjms/fsw212)

Scoulding B, Kloser R. Industry-collected target strength of high seas orange roughy in the Indian Ocean. ICES J Mar Sci 2020;78(6):2120-31.

Simmonds EJ, MacLennan DN. Fisheries acoustics: theory and practice. Fish and Aquatic Resources Series. Oxford; Ames, IA: Blackwell Science, 2005, 437.

Simmonds EJ, Gutiérrez M, Chipollini A et al. Optimizing the design of acoustic surveys of Peruvian anchoveta. ICES J Mar Sci 2009;66:1341–8.

Sobradillo B, Boyra G, Pérez-Arjona I et al. *Ex situ* and *in situ* target strength measurements of European anchovy in the Bay of Biscay. ICES J Mar Sci 2021;78(3):782–96.

Soule M, Barange M, Solli H et al. Performance of a new phase algorithm for discriminating between single and overlapping echoes in a split-beam echosounder. ICES J Mar Sci 1997;54:934–8.

Surette T, LeBlanc CH, Claytor RR et al. Using inshore fishery acoustic data on Atlantic herring (*Clupea harengus*) spawning aggregations to derive annual stock abundance indices. Fish Res 2015;164:266–77.

Swartzman G, Bertrand A, Gutiérrez M et al. The relationship of anchoveta and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983 to 2005. Prog Oceanogr 2008;79:228–37. doi: 10.1016/j.pocean.2008.10.021

Tichy FE, Solli H, Klaveness H. Non-linear effects in a 200-kHz sound beam and the consequences for target-strength measurement. ICES J Mar Sci 2003;60(3):571–4.

Varela R, de Castro, M, Dias JM et al. Coastal warming under climate change: Global, faster and heterogeneous. Sci Total Environ 2023;886:164029.

Wanzenböck J, Kubecka J, Sajdlova Z et al. Hydroacoustic target strength vs. fish length revisited: Data of caged, free-swimming European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) suggest a bi-phasic linear relationship under a limited range of tilt angles. Fish Res 2020;229:105620.

Zhang B, Zhao X, Dai F. Monthly variation in the fat content of anchovy (*Engraulis japonicus*) in the Yellow Sea: implications for acoustic abundance estimation. Chinese J Oceanol Limnol 2011; 29(3):556-63.

Zhao X. Target strength of herring (*Clupea harengus* L.) measured by the split-beam tracking method. MPhil thesis. The University of Bergen Department of Fisheries and Marine Biology 1996.

Zhao X, Wang Y, Dai F. Depth-dependent target strength of anchovy (*Engraulis japonicus*) measured *in situ*. ICES J Mar Sci 2008;65(6):882-8.

Zwolinski JP, Demer DA, Macewicz BJ et al. Distribution, biomass and demography of the central-stock northern anchovy during summer 2016, estimated from acoustic-trawl sampling. NOAA Tech Mem NMFS 2017, 572:18. <http://doi.org/10.7289/V5/TM-SWFSC-572>

CAPÍTULO 2

Estudio *in situ* de los comportamientos individuales de natación, patrones grupales de orientación y de la influencia de los ángulos de inclinación horizontales, verticales y distancia al eje acústico sobre la fuerza de blanco de anchoveta (*Engraulis ringens*)

Martin Santivañez Yuffra^{1,2,3}

¹Copeinca. Av. Manuel Olguín 325 piso 15 Santiago de Surco, 15023, Lima, Perú

²Programa de Magíster en Ciencias con Mención en Pesquerías, Universidad de Concepción, Víctor Lamas 1290, 4070386, Región del Bío-bío, Chile

³Sociedad Nacional de Pesquería. Av. República de Panamá 3591, San Isidro, 150131, Lima, Perú

*Copeinca. Av. Manuel Olguín 325 piso 15 Santiago de Surco, 15023, Lima (Perú). E-mail: msantivanez@copeinca.com.pe

RESUMEN

Se estudió los comportamientos individuales de natación (ISB), patrones grupales de orientación (GOP) y la influencia del *tilt*, *yaw* y la distancia al centro del eje acústico (DOA) sobre el TS estandarizado (b_{20e}) de anchoveta (*Engraulis ringens*) en el Mar Peruano a partir de datos colectados por una embarcación comercial durante mayo-julio 2017. La data acústica fue obtenida con una ecosonda comercial ES60 de haz dividido durante 18 lances de cerco a lo largo del área correspondiente al stock Norte-Centro de anchoveta. En base a correlaciones entre el tiempo de emisión de pings vs profundidad, desplazamiento vertical neto y presencia de picos/crestas, los ISBs de $n=971$ tracks fueron tipificados como Directos, Ondulatorios y Estacionarios. Los GOPs horizontales (*yaw*) y verticales (*tilt*) de los 18 sets de datos fueron clasificados a través de tests de Pycke y análisis de máxima verosimilitud. Las velocidades totales promedio fueron 0.63 m s^{-1} (ascenso) y 0.83 m s^{-1} (descenso). Las velocidades horizontales fueron ~ 2.5 veces más rápidas que las verticales. El ISB predominante fue el ondulatorio ($n=547$), seguido por el Directo ($n=353$). El ISB Estacionario fue prácticamente inexistente ($n=13$). Los GOPs horizontales fueron más diversos y débiles que los verticales. Solamente el *tilt* y el DOA tuvieron un efecto significativo sobre el b_{20e} . Los resultados fueron comparados con lo ya publicado para *E. ringens* en aguas peruanas y chilenas.

Palabras clave: Anchoqueta, comportamientos de natación, patrones de orientación, *target tracking*, barcos pesqueros, ecosondas comerciales de haz dividido.

ABSTRACT

Individual swimming behaviors (ISB), group orientation patterns (GOP) and influence of tilt, yaw and distance off-axis (DOA) on standardized TS (b_{20e}) of anchovy (*Engraulis ringens*) in Peruvian Waters were studied from a fishing vessel through May-July 2017. Acoustic data were obtained from a split-beam commercial echosounder during 18 purse seines across North-Center stock area. Based on depth/ping-to-ping time correlations, neat vertical displacement and presence of peaks/crests, ISBs of $n=971$ tracks were typified as Direct, Undulatory and Stationary. Horizontal (yaw) and vertical (tilt) GOPs of 18 datasets were classified through Pycke tests and maximum likelihood. Average total speeds were 0.63 m s^{-1} (upwards) and 0.83 m s^{-1} (downwards). Horizontal speeds were ~ 2.5 times faster than vertical ones. Undulatory ISB was predominant ($n=547$), followed by Direct ($n=353$). Stationary ISB was practically inexistent ($n=13$). Horizontal GOPs were more diverse and weaker than vertical ones. Only tilt and DOA had significant effects on b_{20e} . Results were compared with existing ones for anchovy in Peruvian and Chilean Waters.

Keywords: Peruvian anchovy, swimming behavior, orientation patterns, target tracking, fishing vessels, split-beam commercial echosounders.

1. INTRODUCCIÓN

Los resultados de las investigaciones enfocadas en analizar el comportamiento tridimensional de natación de las especies más importantes de los ecosistemas marinos pueden ser aplicados en múltiples campos (Arrhenius et al. 2000). Por ejemplo, la información sobre la velocidad y patrones de natación individual y grupal de peces suele ser un componente medular en los modelos predador-presa y bioenergéticos (Taylor et al. 2007). Por otro lado, determinar el comportamiento de natación de un pez ayudaría a explicar su fuerza de blanco (TS, parámetro fundamental para las estimaciones de biomasa, Simmonds y MacLennan 2005). Esto se debe a que los ángulos de orientación horizontales y verticales de un individuo así como su posición dentro del haz acústico suelen influenciar fuertemente sus valores de TS (McQuinn y Winger 2003; Henderson et al. 2008). Finalmente, estimar la velocidad y dirección de natación de las especies marinas explotadas también tiene una utilidad comercial ya que, por ejemplo, dilucidar sus patrones de atracción y/o evitamiento al barco y al arte de pesca utilizados podría ayudar a mejorar el diseño y performance de estas últimas (e.g. Røstad et al. 2006; Schmidt 2009).

Desde inicios de los 2000s, las metodologías hidroacústicas vienen siendo utilizadas en los estudios *in situ* de comportamientos de natación de especies marinas (e.g. Christiansen et al. 2021; 2022) debido a que suelen ser no invasivas y a la gran resolución espaciotemporal de la data colectada

por los equipos utilizados (como las ecosondas de haz dividido). Una de las técnicas más empleadas en este tipo de estudios es el aislamiento de blancos individuales continuos (*target tracking*, Blackman 1986; Handegard 2007) la cual, a partir de las posiciones angulares derivadas de la data acústica colectada por ecosondas de haz dividido, permite estimar con bastante precisión los ángulos de inclinación horizontales (*yaw*) y verticales (*tilt*) de un pez, así como derivar sus velocidades de natación (Dunning et al. 2023) y su posición dentro del haz acústico (Henderson et al. 2008).

La anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) no solamente tiene una gran importancia económica (es la pesquería monoespecífica más grande del mundo, FAO 2024), sino también es un componente central de las redes tróficas del Mar Peruano (Espinoza et al. 2017). A pesar de ello, aún no existen estudios *in situ* sobre su comportamiento de natación individual. Por estos motivos, en este segundo capítulo se buscó caracterizar mediante técnicas de *target tracking* los comportamientos individuales de natación y grupales de orientación de la anchoveta durante una temporada de pesca, así como la influencia del *tilt*, el *yaw* y la posición dentro del haz acústico sobre el TS de esta especie.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Obtención de *tracks* (*target tracking*)

La data acústica y biológica utilizada en este estudio fue colectada por la embarcación pesquera industrial “Maru” en el área correspondiente al stock Norte-Centro peruano de anchoveta (*Engraulis ringens*) entre mayo y junio de 2017. Los criterios de selección de los 18 lances de pesca óptimos (de 100 disponibles) para extraer blancos individuales, así como los filtros de limpieza de ecogramas (ruido impulsivo y ambiental, ecotrazos densos, blancos múltiples, etc.) y los parámetros del algoritmo utilizado para la obtención de blancos individuales crudos están descritos en el Capítulo 1. Luego de obtener los blancos individuales crudos, se les aplicó un algoritmo de seguimiento de blancos individuales continuos (*target tracking*, Blackman 1986). Siguiendo la recomendación de (Ito et al. 2015) para pequeños pelágicos, este algoritmo fue configurado para identificar tracks con al menos cinco pings y con solamente un espacio ($gap=1$) entre ellos (Tabla 2.1). La aplicación del algoritmo de *target tracking* y la exportación de *tracks* fueron realizados en ESP3 1.50.0 (Ladroit et al. 2017).

Tabla 2.1. Configuración del algoritmo de detección de *tracks* (*target tracking*). Para ver los parámetros de detección de blancos individuales crudos, revisar el Capítulo 1.

TIPO	PARÁMETRO	VALOR
Target tracking	Alfa	0.7
	Beta	0.7
	Distancia de exclusión-ejes máximo y mínimo (m)	4
	Distancia de exclusión-rango (m)	0.2
	Incertidumbre angular (°)	0.8
	Expansión de pings perdidos (%)	0
Pesos (%)	Eje mayor	30
	Eje menor	30
	Rango	40
	TS	10
	Hueco entre pings (<i>gaps</i>)	0
Aceptación de <i>tracks</i>	Número mínimo de blancos individuales	5
	Número mínimo de pings	5
	Máximo de huecos (número de <i>gaps</i>)	1

2.2. Procesamiento de *tracks*

Primero se corrigió las posiciones horizontales de cada ping (x,y) en función al desplazamiento del barco (producido principalmente por las corrientes) según la metodología de (McQuinn y Winger 2003). Luego, siguiendo la recomendación de (Christiansen et al. 2022), las posiciones tridimensionales de cada ping (x,y,z, m) fueron suavizadas respecto al tiempo mediante la aplicación de funciones de regresión polinomial local (Loess, Cleveland et al. 1992). A continuación, se calculó la distancia al eje acústico (DOA_p, m) de

cada ping así como los desplazamientos horizontales, verticales y totales (d_h , d_v , d_T , m) y velocidades horizontales, verticales y totales (v_h , v_v , v_T , m s⁻¹) para cada par de pings contiguos (i,i+1) según (Arrhenius et al. 2000):

$$DOA_p = \sqrt{x_i^2 + y_i^2} \quad (13)$$

$$d_h = \sqrt{(x_{i+1} - x_i)^2 + (y_{i+1} - y_i)^2} \quad (14)$$

$$d_v = z_{i+1} - z_i \quad (15)$$

$$d_T = \sqrt{d_h^2 + d_v^2} \quad (16)$$

$$t = t_{i+1} - t_i \quad (17)$$

$$v_h = \frac{d_h}{t} \quad (18)$$

$$v_v = \frac{d_v}{t} \quad (19)$$

$$v_T = \frac{\sqrt{d_h^2 + d_v^2}}{t} \quad (20)$$

donde t (s) es el tiempo de emisión entre pings. Asimismo, se calculó el tilt (θ , °) y yaw (ω , °) entre cada par de pings consecutivos según (Henderson et al. 2008) (Figura 2.1):

$$\theta = \sin^{-1} \frac{d_v}{\sqrt{d_h^2 + d_v^2}} \quad (21)$$

$$\omega = \tan^{-1} \frac{y_{i+1} - y_i}{x_{i+1} - x_i} \quad (22)$$

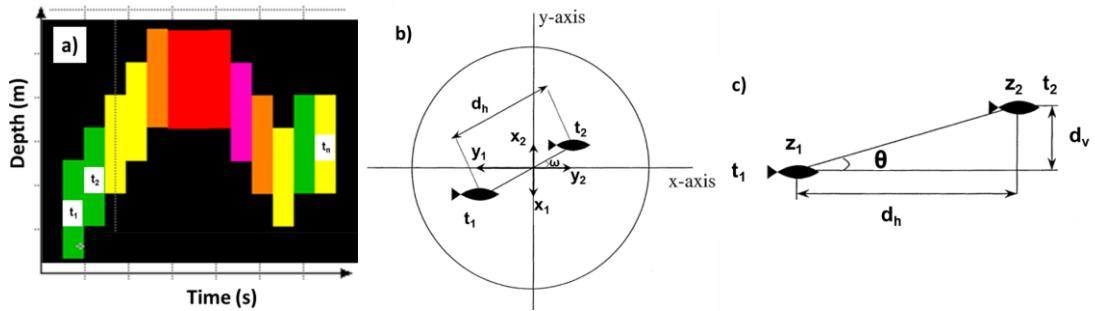


Figura 2.1. Vista típica de un *track* en un ecograma (a) y proyección horizontal (b) y vertical (c) de dos pings consecutivos. a) elaboración propia. b) y c): adaptado de (Arrhenius et al. 2000).

Por cada *track*, se calculó el desplazamiento neto horizontal y vertical (D_h , D_v) mediante la sumatoria de d_h y d_v . Cuando D_v fue positivo, se consideró que el *track* tuvo una dirección de natación ascendente (*upwards*); cuando fue negativo, la dirección de natación fue descendente (*downwards*). La velocidad horizontal, vertical y total (V_h, V_v, V_T) así como el tiempo promedio de emisión de pings, *tilt* (T_A), *yaw* (Y_A) y DOA de cada *track* fueron obtenidos promediando respectivamente v_h , v_v , v_t , t , θ , ω y DOA_p . La tortuosidad, indicador de la homegeidad (linealidad) del patrón de natación tridimensional de un pez, fue estimada como el cociente del desplazamiento total de un *track* y la distancia entre su primer (i) y último (n) ping (Henderson et al. 2008):

$$\text{Tortuosidad: } \frac{\sum d_T}{\sqrt{(x_n - x_i)^2 + (y_n - y_i)^2 + (z_n - z_i)^2}} \quad (23)$$

Cuando el *track* tuvo tortuosidades ≤ 1 se consideró que su patrón de natación fue homogéneo; cuando tuvo tortuosidades ≥ 1.5 , se consideró heterogéneo (IFOP 2022) (Figura 2.2).

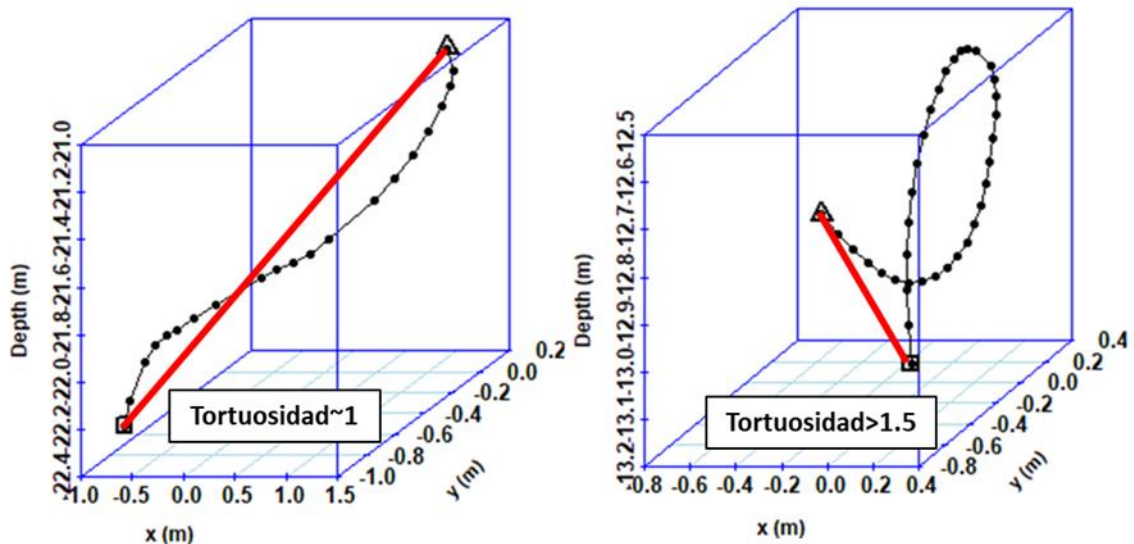


Figura 2.2. Representación gráfica de la tortuosidad en dos *tracks* con diferentes patrones de natación. Elaboración propia.

La fuerza de blanco promedio del *track* (\overline{TS} , dB re 1 m) se obtuvo según (Simmonds y MacLennan 2005):

$$\overline{TS} = 10 \log_{10} \left(\sum_n^i (10^{TS_i/10}) / n \right) \quad (24)$$

donde TS es la fuerza de blanco del ping i y n es el número de pings del *track* en cuestión. La fuerza de blanco estandarizada (b_{20e}) se calculó restando al \overline{TS} de cada *track* el efecto conjunto de la talla y la profundidad encontrado en el Capítulo 1:

$$b_{20e} = \overline{TS} - 20\text{Log}_{10}(\overline{L}) + 6.4\text{Log}_{10}\left(1 + \frac{\overline{Z}}{10}\right) \quad (25)$$

donde \overline{L} y \overline{Z} son respectivamente la longitud corporal promedio (cm) de la anchoveta en un evento acústico y la profundidad promedio (m) del track.

2.3. Comportamientos individuales de natación

En base a correlaciones entre el tiempo de emisión de pings vs profundidad (r^2), desplazamiento vertical neto (D_v) y presencia de picos/crestas (PC), los comportamientos individuales de los *tracks* fueron tipificados como Directos ($r^2 > 0.9$, PC=0, $D_v > 0.04$ m), Ondulatorios (PC \neq 0, $D_v > 0.04$ m) y Estacionarios ($D_v \leq 0.04$ m) (Figura 2.3).

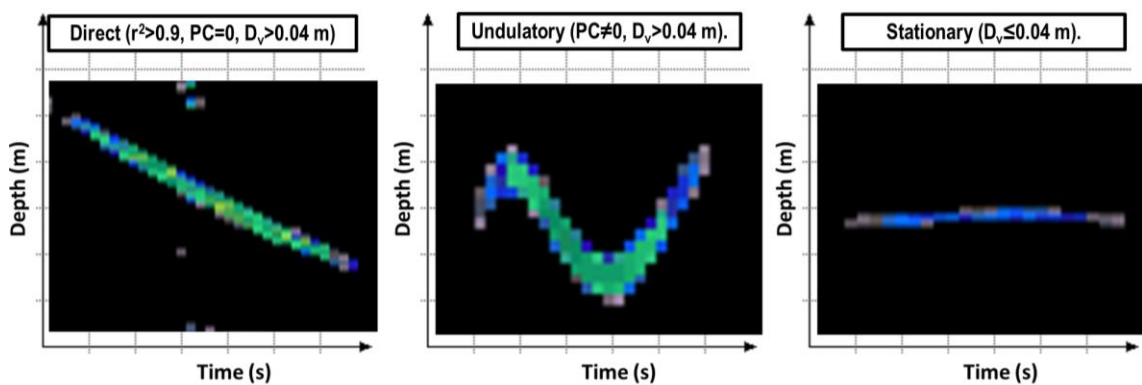


Figura 2.3. Ecogramas con *tracks* representativos de los tres comportamientos de natación estudiados. Elaboración propia.

2.4. Patrones grupales de orientación

Las distribuciones de los grupos de datos de *tilt* (θ) y *yaw* (ω) de cada evento acústico fueron modelados mediante una distribución bimodal de Von Mises, la cual está en función a cinco parámetros: ϕ_1/ϕ_2 y κ_1/κ_2 son respectivamente las direcciones promedio y los factores de concentración de las dos modas y λ es la distribución proporcional de la primera moda (Shnute y Groot 1992):

$$B(\alpha|\phi_1, \kappa_1, \lambda, \phi_2, \kappa_2) = \lambda M(\alpha|\phi_1, \kappa_1) + (\lambda - 1)M(\alpha|\phi_2, \kappa_2) \quad (26)$$

donde α es un grupo de datos angulares (θ y ω en este caso) y $M(\alpha|\phi, \kappa)$ es una distribución simple de Von Mises (Mardia 1972):

$$M(\alpha|\phi, \kappa) = \frac{e^{\kappa \cos(\alpha - \phi)}}{2\pi I_0(\kappa)} \quad (27)$$

donde $I_0(\kappa)$ es una función de Bessel de orden 0. Luego, cada distribución fue clasificada en uno de los 10 modelos de orientación animal propuestos por (Shnute y Groot 1992, Tabla 2.2) mediante análisis de verosimilitud. La función negativa del logaritmo de verosimilitud (*negative log likelihood*) evaluada fue (Fitak y Johnsen 2017):

$$L(Q) = \sum_{i=1}^m -\ln[B(\alpha|\phi_1, \kappa_1, \lambda, \phi_2, \kappa_2)] \quad (28)$$

donde m es el número de componentes de un grupo de datos angulares α .

La direccionalidad (fuerza de agregación alrededor de las direcciones principales o modas) de cada grupo de datos fue medida a través del estadístico V de Picke (Picke 2010):

$$V = \left(\frac{1}{m} \right) \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m \left(\frac{2(\cos(\alpha_i - \alpha_j) - \sqrt{0.5})}{1.5 - (2\sqrt{0.5} \cos(\alpha_i - \alpha_j))} \right) \quad (29)$$

Se decidió utilizar el estadístico V de Picke porque el test que lo genera es uno de los más robustos para evaluar la direccionalidad en distribuciones multimodales (Landler et al. 2018), las cuales suelen ser frecuentes en datos angulares de orientación horizontal de peces (e.g. Fitak y Johnsen 2017; Fitak et al. 2020).

Tabla 2.2. Descriptores de los 10 modelos de orientación animal propuestos por (Shnute y Groot 1992). CG: clasificación general, CE: clasificación específica, M: número de modas, P: número de parámetros libres (sin valor fijo).

MODELO	CG	CE	M	P	$B(\alpha \phi_1, \kappa_1, \lambda, \phi_2, \kappa_2)$
M1	Uniforme	Uniforme/Aleatoria	0	0	(-, 0, 1, -, -)
M2A	Unimodal	Unimodal	1	2	($\phi_1, \kappa_1, 1, -, -$)
M2B	Unimodal	Unimodal simétrica modificada	1	2	($\phi_1, \kappa_1, 0.5, -, 0$)
M2C	Unimodal	Unimodal modificada	1	3	($\phi_1, \kappa_1, \lambda, -, 0$)
M3A	Bimodal	Bimodal simétrica homogénea	2	2	($\phi_1, \kappa_1, 0.5, \phi_1+\pi, \kappa_1$)
M3B	Bimodal	Bimodal simétrica	2	3	($\phi_1, \kappa_1, 0.5, \phi_1+\pi, \kappa_2$)
M4A	Bimodal	Bimodal axial homogénea	2	3	($\phi_1, \kappa_1, \lambda, \phi_1+\pi, \kappa_1$)
M4B	Bimodal	Bimodal axial	2	4	($\phi_1, \kappa_1, \lambda, \phi_1+\pi, \kappa_2$)
M5A	Bimodal	Bimodal homogénea	2	4	($\phi_1, \kappa_1, \lambda, \phi_2, \kappa_1$)
M5B	Bimodal	Bimodal	2	5	($\phi_1, \kappa_1, \lambda, \phi_2, \kappa_2$)

2.5. Influencia del *tilt*, *yaw* y DOA en la fuerza de blanco

Para cada evento acústico, se generó promedios del TS estandarizado (b_{20e}), *tilt* (T_A), *yaw* (Y_A) y distancia al eje acústico (DOA). Luego, se generó seis modelos lineales, seis polinomiales y seis mixtos considerando diferentes configuraciones e interacciones de las variables explicativas (T_A , Y_A y DOA) y b_{20e} como variable dependiente. El mejor modelo para explicar la varianza del TS estandarizado fue elegido mediante el criterio de información de Akaike (AIC, Akaike 1973). Usando la misma metodología, también se buscó el mejor modelo que explique b_{20e} pero únicamente en función al T_A . Esto último se realizó con el objetivo de comparar resultados con trabajos en los cuales solamente se usó el T_A como variable explicativa (e.g. McQuinn y Winger 2003; Kloser et al. 2013).

Los promedios de las variables angulares (*tilt* y *yaw*), la determinación de picos y crestas, el estadístico V de Pike y la clasificación de comportamientos de orientación mediante máxima verosimilitud fueron realizados respectivamente en los paquetes “circular”, “quantmod” y “CircMLE” del lenguaje estadístico R 4.1.1 (R Core Team 2021).

3. RESULTADOS

Se obtuvo 8371 blancos individuales contenidos en 971 *tracks* provenientes de los 18 eventos acústicos seleccionados (Tabla 2.3). 75.45% de los *tracks*

estuvieron compuestos por 5-10 pings. La cadencia de los pings que compusieron los *tracks* fluctuó entre 0.12 s y 0.57 s (cadencia promedio: 0.2 s). El TS promedio de los *tracks* fue -55.75 dB. La tortuosidad promedio de los *tracks* fue 1.49. 59.36% de los *tracks* tuvieron tortuosidad ≤ 1.5 . Los *tracks* estuvieron distribuidos entre los 2.3 m-37.2 m de profundidad, principalmente entre los 10 m-20 m. La mayoría de las posiciones horizontales promedio de los *tracks* estuvieron distribuidas dentro de los ± 0.8 m en ambos ejes (Figura 2.4).

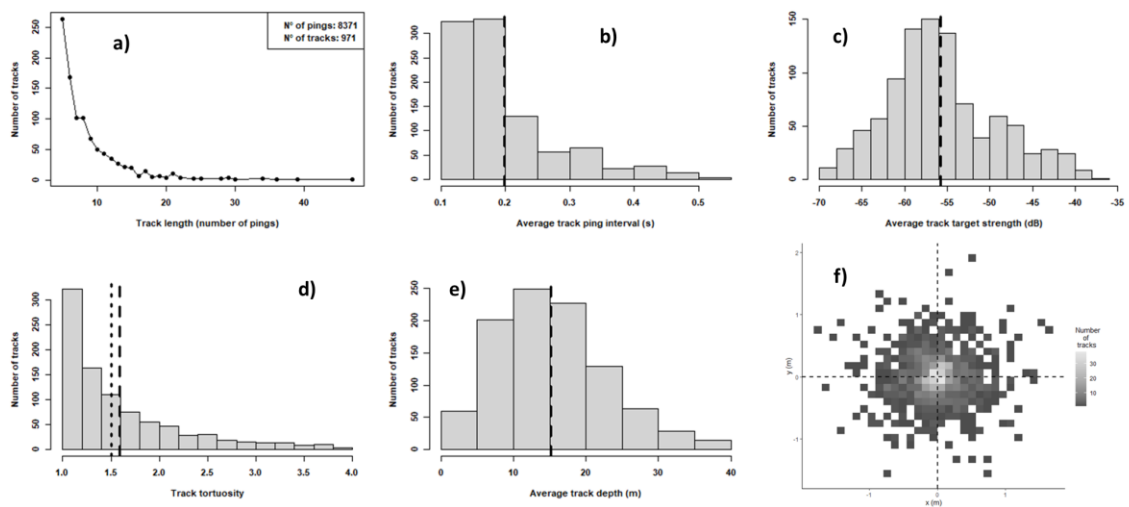


Figura 2.4. Generalidades de los *tracks* de anchoveta.

Información sobre los tilt, yaw, DOA y b_{20e} promedio de cada evento acústico se encuentra en la Tabla 2.3.

Tabla 2.3. Estadísticos de cada evento acústico (EA). n: número total de *tracks* o pings, V: estadístico V de Picke, CG: clasificación grupal general, CE: clasificación grupal específica (ver Tabla 2.2), ver: grupo de datos verticales, hor: grupo de datos horizontales, T_A: *tilt*, Y_A: *yaw*.

EA	n _{pings}	n _{tracks}	T _A (°)	Y _A (°)	DOA (m)	b _{20e}	V _{ver}	CG _{ver}	CE _{ver}	V _{hor}	CG _{hor}	CE _{hor}
F01P01	1255	142	2.5	130.4	0.5	-77.6	1174.9	Unimodal	M2A	39.7	Bimodal	M5B
F02P04	622	75	-5.3	90.8	0.7	-71.1	672.3	Unimodal	M2A	7.7	Bimodal	M5A
F16P03	396	38	-7.1	95.5	0.6	-72.8	402.5	Unimodal	M2A	45.2	Unimodal	M2A
F17P04	92	11	0.3	107.7	0.4	-82.7	71.5	Unimodal	M2A	21.3	Unimodal	M2B
F20P02	1257	130	-6.9	128.8	0.7	-73.9	1307	Unimodal	M2A	38.7	Bimodal	M5A
F21P03	199	26	-9.9	116.6	0.4	-77.3	187.9	Unimodal	M2A	23.9	Unimodal	M2B
F22P03	580	72	-0.1	56.3	0.5	-80.5	681.9	Unimodal	M2A	73.5	Bimodal	M5B
F23P03	450	48	-10.4	244.9	0.4	-74.9	351.4	Unimodal	M2A	16.8	Bimodal	M5A
F25P03	296	34	0	137.3	0.6	-75	317.7	Unimodal	M2A	4.7	Uniforme	M1
F30P02	96	15	1.7	92.5	0.6	-77.7	85.2	Unimodal	M2A	20.8	Unimodal	M2B
F31P03	500	58	-2.5	142.7	0.6	-78.1	386	Unimodal	M2A	2.6	Uniforme	M1
F32P02	838	101	3.1	114.8	0.4	-77.1	654.7	Unimodal	M2A	67.5	Unimodal	M2C
F32P03	85	13	-3.9	99	0.4	-74.8	75.1	Unimodal	M2A	2.9	Uniforme	M1
F33P01	224	29	-10.8	113.1	0.5	-72.4	179.6	Unimodal	M2A	1.4	Uniforme	M1
F33P02	205	31	-3	248.6	0.5	-74	123.1	Unimodal	M2A	0.2	Uniforme	M1
F33P03	556	60	-5.1	92.3	0.4	-74.5	460	Unimodal	M2A	11.5	Bimodal	M5A
F33P04	475	58	-3.5	38.4	0.4	-76.4	444.2	Unimodal	M2A	9.6	Unimodal	M2A
F34P01	245	30	-5.4	135.3	0.4	-77.4	212.6	Unimodal	M2A	11.1	Unimodal	M2C

3.1. Velocidades y comportamientos individuales de natación

La velocidad promedio de los *tracks* fue de 0.63 m s^{-1} (ascenso) y 0.83 m s^{-1} (descenso) (Figura 2.5 a). Las velocidades horizontales (ascenso: 0.56 m s^{-1} , descenso: 0.59 m s^{-1}) fueron ~ 2.5 veces más rápidas que las verticales (ascenso: 0.21 m s^{-1} , descenso: 0.25 m s^{-1}) (Figura 2.5 b-c). De los 971 *tracks*, 353 (36.4%) tuvieron comportamiento de natación Directo, 547 (56.3%) Ondulatorio y 13 (1.3%) Estacionario. 58 *tracks* (6%) no cumplieron con ninguno de los criterios de clasificación (Figura 2.5 d).

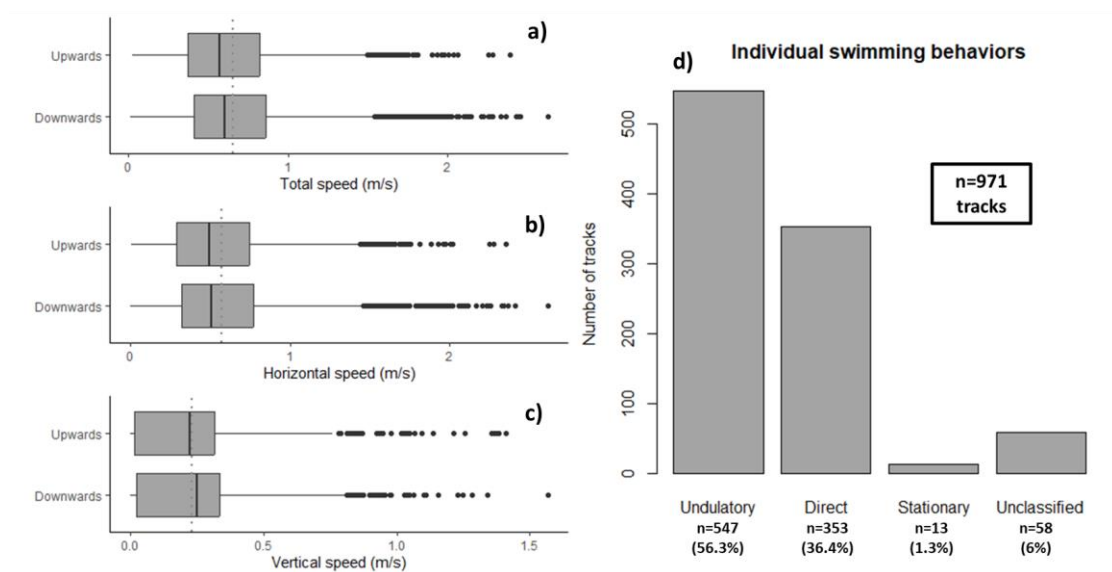


Figura 2.5. Diagrama de cajas de las velocidades de natación individuales totales (a), horizontales (b) y verticales (c). d) Número de *tracks* de anchoveta por cada tipo de comportamiento de natación individual.

Los *tracks* Directos exhibieron las más altas velocidades verticales y los *tilts* más altos. Los *tracks* Ondulatorios tuvieron las tortuosidades más altas. Los *tracks* Estacionarios presentaron fuerzas de blanco mucho más bajas que los otros dos comportamientos (Figura 2.6).

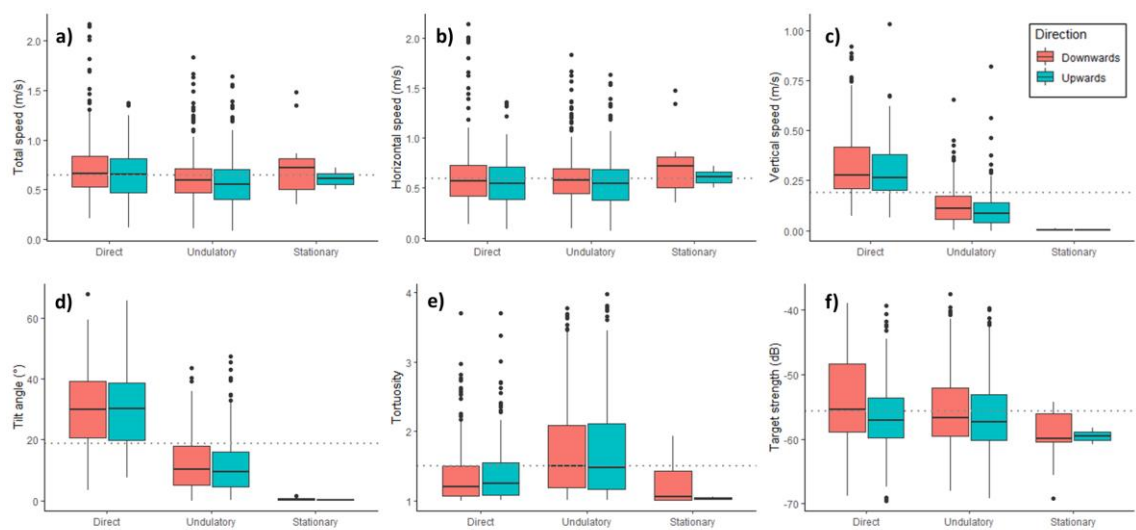


Figura 2.6. Principales atributos de los *tracks* de anchoveta según su tipo de natación individual y dirección de natación.

3.2. Patrones grupales de orientación

La anchoveta presentó un marcado patrón grupal de orientación vertical direccionado Unimodal en los 18 eventos acústicos seleccionados (Figura 2.7). En contraste, se encontró tres patrones de orientación horizontal grupal: Uniforme/Aleatorio (cinco eventos acústicos), direccionado Unimodal (siete eventos acústicos) y direccionado Bimodal (seis eventos acústicos) (Figura

2.8). En general, la direccionalidad (estadístico V de Picke) fue mucho más intensa en la orientación vertical ($V_{\text{promedio}}: 432.64, 72 \leq V \leq 1175$) que en la horizontal ($V_{\text{promedio}}: 22.16, 0.24 \leq V \leq 80.53$) (Tabla 2.3).

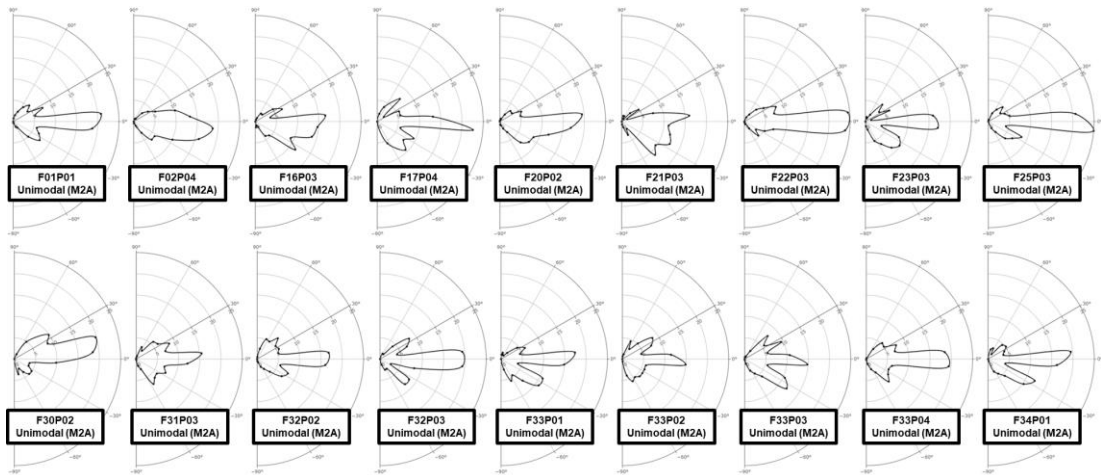


Figura 2.7. Polar plots y clasificación de los tilt para cada set de datos.

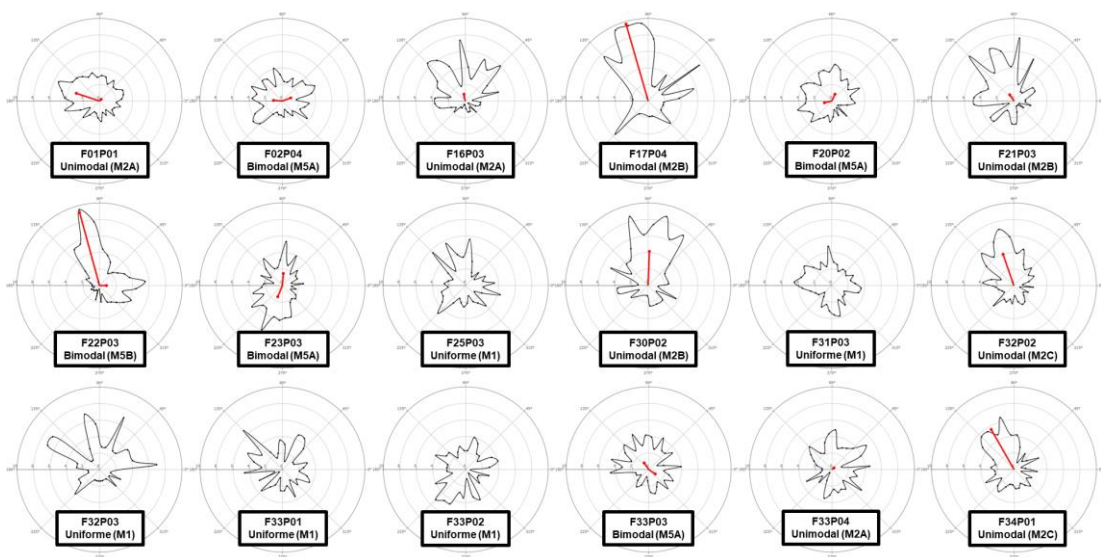


Figura 2.8. Polar plots y clasificación de los yaw para cada set de datos.

3.3. Relación del TS estandarizado (b_{20e}) con el tilt, yaw y DOA

El mejor modelo para explicar el b_{20e} elegido mediante AIC tuvo la siguiente forma:

$$b_{20e} = -86.63 - 0.92T_A + 0.31T_A^2 + 0.09T_A^3 + 0.01T_A^4 + 15.24DOA \quad (30)$$

Tanto el *tilt* (T_A) como el DOA influyeron significativamente ($p= 0.002$; $r^2 = 0.67$) en los valores promedio de b_{20e} utilizados en este estudio. La relación del b_{20e} con el T_A fue polinomial de orden cuatro; con el DOA, lineal positiva. El *yaw* (Y_A) no tuvo influencia alguna sobre el b_{20e} (Figura 2.9 a). El modelo que mejor explicó el b_{20e} usando únicamente al T_A como variable explicativa fue polinomial de orden tres (Figura 2.9 b):

$$b_{20e} = -78.50 - 0.31T_A + 0.17T_A^2 + 0.02T_A^3 \quad (31)$$

Si bien este modelo fue significativo ($p=0.04$), no tuvo tanta fuerza explicativa ($r^2 = 0.3$) respecto al modelo que tuvo al DOA como parte de su formulación.

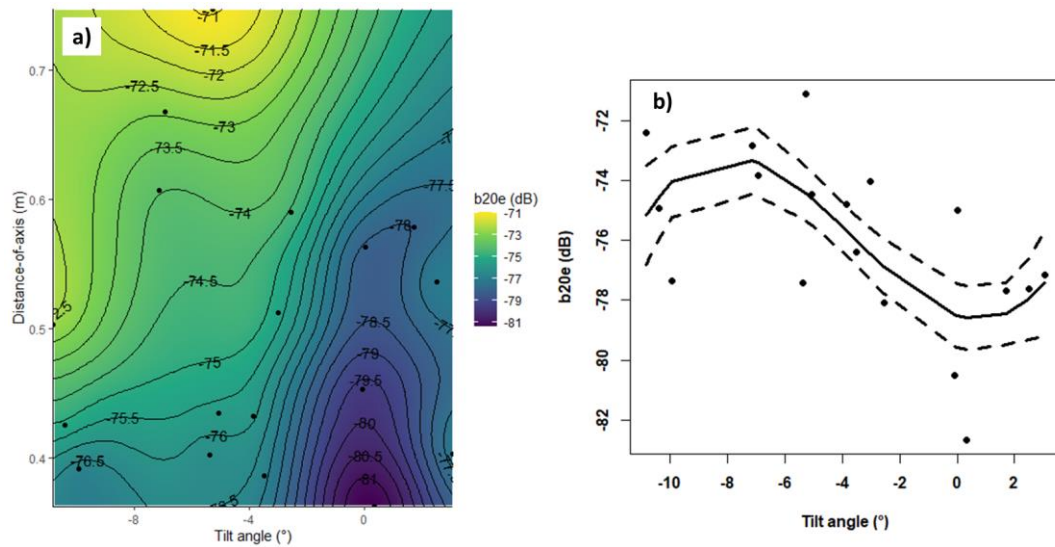


Figura 2.9. Representación gráfica de a) influencia del TA y DOA sobre el b_{20e} según (30), b) influencia del TA sobre el b_{20e} según (31).

4. DISCUSIÓN

4.1. Generalidades

La mayoría de los *tracks* de anchoveta utilizados en este trabajo tuvo una longitud menor a 10 pings, lo cual coincide con lo reportado en estudios *in situ* enfocados en otras especies epipelágicas como el jurel (*Trachurus murphyi*) y la caballa (*Scomber japonicus*) (Ito et al. 2015). En contraste, los *tracks* de los peces mesopelágicos son mucho más largos (e.g. Christiansen et al. 2019). Esto podría deberse a dos motivos: 1) los mesopelágicos suelen presentar velocidades de natación mucho menores que los epipelágicos, haciendo que permanezcan más tiempo dentro del haz acústico, y 2) los

desplazamientos verticales de los mesopelágicos son mucho más largos que los recorridos de los epipelágicos (Kaartvedt et al. 2008). Las tortuosidades de los *tracks* de anchoveta utilizados en este trabajo tuvieron una distribución tirada hacia la derecha, con más de 50% de sus valores promedio menor a 1.5, lo cual fue similar a lo encontrado para peces mesopelágicos en los fiordos de Noruega (Christiansen et al. 2022).

Debido a que, por su diseño, los algoritmos de *target tracking* suelen descartar pings con TS bajos (Handegard 2007) se espera que los TS promedio estimados a partir de *tracks* sean más altos que aquéllos determinados a partir de data cruda (sin trackear), como lo reportado para *T. murphyi* en aguas chilenas (Peña 2008) o para el pez dientado (*Dissostichus mawsoni*) en aguas antárticas (O'Driscoll et al. 2018). Sin embargo, esto no necesariamente se cumple en todos los estudios *in situ*. Por ejemplo, el TS promedio de *E. ringens* estimado mediante *target tracking* en este trabajo fue ~1.5 dB menor al TS promedio general obtenido en el Capítulo 1 (-54.25 dB). Similar relación se encontró para *E. encrasicolus* en el golfo de Vizcaya (Doray et al. 2016) y para el carbonero (*Pollachius virens*) en el Mar del Norte (Pedersen 2001). También existen casos en los que ambos TS promedio coinciden, como lo reportado para la bacaladilla azul (*Micromesistius australis*) en el sur de Nueva Zelanda (O'Driscoll et al. 2013).

4.2. Velocidades de natación

Este es el primer estudio enfocado en estimar velocidades de natación individuales de anchoveta en el Mar Peruano mediante herramientas hidroacústicas. Existen dos trabajos que han reportado la velocidad de natación horizontal de *E. ringens* en Perú pero a la escala de cardumen y mediante el uso de sonares (Gerlotto et al. 2006; Peraltilla y Bertrand 2014). Los resultados encontrados en ambos trabajos fueron similares a las velocidades horizontales promedio reportadas en este estudio (Tabla 9) y ligeramente superiores a aquéllas estimadas para *E. mordax* en un estudio *ex situ* (0.29-0.31 m s⁻¹, Carey y Goldbogen 2017). En contraste, una investigación realizada en el Mar Chileno (IFOP 2022) encontró velocidades individuales totales promedio (V_T) de anchoveta más del doble de rápidas que las estimadas en el presente trabajo. Esta diferencia también se evidencia cuando se comparan dichas velocidades en cuerpos estándar por segundo (BL s⁻¹, dividiendo V_T entre la longitud corporal promedio L, Tabla 2.4).

Tabla 2.4. Velocidades promedio de natación de *E. ringens* estimadas mediante metodologías hidroacústicas. u.p/w.p: bajo/sin el efecto de predación, N/NC/SC: Stock (Mar Peruano) o Unidad Demográfica (Mar Chileno) Norte/Norte-Centro/Sur, u/d: ascenso/descenso, L: longitud corporal total promedio, $V_T/V_H/V_V$: Velocidad promedio total/horizontal/vertical, *: metros por segundo ($m s^{-1}$), **: cuerpos promedio por segundo ($BL s^{-1}$).

Referencia	Escala	Plataforma	Área	L (cm)	V_T (*, **)	V_h (*, **)	V_v (*, **)
Gerlotto et al. 2006	Cardumen	Sonar multihaz RESON	Mar Peruano (NC)	--	--	0.48* (u.p.) 0.28* (w.p.)	--
Peraltilla y Bertrand 2014	Cardumen	Sonar multihaz SX90	Mar Peruano (NC)	--	--	0.60*	--
Este trabajo	Individuo	Ecosonda ES60	Mar Peruano (NC)	13.66	0.63*/ 4.63** (u)	0.56*/ 4.07** (u)	0.21*/ 1.55** (u)
					0.68*/ 4.65** (d)	0.59*/ 4.32** (d)	0.25*/ 1.80** (d)
IFOP 2022	Individuo	Ecosonda EK60	Mar Chileno (N)	10.50	1.30*/ 10.48**	--	--
IFOP 2022	Individuo	Ecosonda EK60	Mar Chileno (NC)	12.40	1.40*/ 13.33**	--	--
IFOP 2022	Individuo	Ecosonda EK60	Mar Chileno (SC)	12.60	1.70*/ 13.49**	--	--

Este estudio también encontró que la velocidad horizontal de la anchoveta (V_h) fue más del doble de rápida respecto a su velocidad vertical (V_v). Dicha diferencia también ha sido reportada para peces mesopelágicos (Torgersen y Kaartvedt 2001; Christiansen et al. 2022). Si bien el movimiento de deriva del barco (producto de las corrientes geostroficadas) pudo haber sesgado positivamente los valores de V_h a pesar de las correcciones aplicadas y a que el estudio se llevó a cabo en aguas calmas, esta diferencia también ha sido reportada en trabajos en los cuales se utilizó ecosondas fijas al fondo marino (Christiansen et al. 2019; 2021; 2022). La diferencia entre V_h y V_v podría deberse a que los peces no tienen restricciones fisiológicas para moverse horizontalmente, mientras que en el plano vertical estarían limitados porque los procesos de expansión/contracción de la vejiga natatoria como efecto de los cambios de profundidad son muy lentos, ralentizando el desplazamiento en dicho eje (McQuinn y Winger 2003).

4.3. Comportamientos de natación individual

Se identificó tres tipos de comportamientos individuales de natación en nuestros *tracks* de anchoveta, siendo el Ondulatorio (conocido también como Sinusoidal, Čech y Kubečka 2002) el más frecuente, seguido por el Directo, mientras que el Estacionario fue casi inexistente. Existe un cuarto tipo de comportamiento reportado en la literatura: el Escalonado o *Step-Wise*. Los *tracks* con comportamiento Escalonado constan de pings diagonales (desplazamiento vertical) interrumpidos por pings paralelos al eje horizontal

(pausas o descansos) (Kaartvedt et al. 2008). Ninguno de nuestros *tracks* cumplió con los criterios de clasificación de (Christiansen et al. 2019) para el comportamiento Escalonado, probablemente porque este tipo de comportamiento es más propio de especies como los mesopelágicos, cuyos desplazamientos verticales durante su migración nictimeral suelen durar horas, por lo cual necesitarían tomar pausas durante sus recorridos (Christiansen et al. 2022). En cambio, el comportamiento Ondulatorio suele ser el más frecuente en especies epipelágicas (Jarolím et al. 2010; Fernandes et al. 2016) como lo es la anchoveta. Asimismo, se ha reportado que, para algunas especies, este tipo de comportamiento suele ser más frecuente durante los procesos de forrajeo de zooplancton (e.g. Čech y Kubečka 2002). Similarmente, (Christiansen et al. 2022) hipotetiza que los *tracks* con las más altas tortuosidades (indicador de cambios bruscos de dirección) de una población monoespecífica estarían asociados a comportamientos de búsqueda y persecución de alimento. Por ello, y dado que las tortuosidades más altas de nuestros datos se dieron en los *tracks* tipificados como Ondulatorios, es probable que éste sea el comportamiento de natación que la anchoveta (cuyas presas principales son el zooplancton compuesto mayormente por eufáusidos y copépodos, Espinoza y Bertrand 2008) exhibiría con mayor frecuencia durante el forrajeo. En contraste, el comportamiento de natación Directo suele estar asociado a procesos de escape frente a predadores (Onsrud et al. 2005), por lo cual -al igual que en nuestros *tracks* clasificados con comportamiento Directo- los individuos que presentan este modo de natación suelen tener las velocidades verticales más altas (O'Brien

et al. 1990). En los muestreos biológicos no se encontró predadores de la anchoveta (e.g. jurel y caballa, Alegre et al. 2015), por lo cual el hecho de haber tenido tantos *tracks* con comportamiento Directo pueda deberse a algún tipo de evitamiento al barco o a la red, similarmente a lo reportado para otras especies (e.g. Underwood et al. 2020).

En teoría, el TS de un pez alcanzará su máximo cuando éste tenga un comportamiento de natación paralelo al eje horizontal, es decir, cuando el *tilt* sea 0° (Jech 2011). Sin embargo, los pocos *tracks* de este trabajo que fueron tipificados como Estacionarios (*tracks* con *tilt*~0°) tuvieron los TS más bajos de los tres comportamientos estudiados. Esto puede deberse -entre otros motivos- a que la vejiga natatoria de *E. ringens* (órgano cuya reflectividad constituye más del 90% del TS de un pez) al igual que otras especies del género *Engraulis* (Madirolas et al. 2017; Sobradillo et al. 2021) se encuentra más inclinada respecto a la normal que el resto de su cuerpo (IFOP 2022). Futuros estudios *in situ* con más datos de *tracks* con comportamiento Estacionario así como experimentos de modelamiento del TS en función del ángulo de inclinación de la vejiga natatoria podrían ayudar a sustentar esta hipótesis.

Se ha reportado para algunas especies que la proporción de tipos de comportamientos individuales varía según la estación del año (e.g. Christiansen et al. 2022) y los periodos de desove (e.g. Jarolím et al. 2010). Debido a que nuestros datos fueron colectados de manera oportunista (los 18

eventos acústicos no necesariamente provienen de la misma locación, ver Capítulo 1) y a que no se recopiló información reproductiva de los ejemplares muestreados, ninguna de estas dos hipótesis pudo ser evaluada en este trabajo.

4.4. Patrones de orientación grupal

Hasta donde tenemos conocimiento, este es el primer trabajo que se ha enfocado en clasificar los patrones de orientación grupales horizontales y verticales de la anchoveta mediante el número de direcciones preferidas (modas) y la fuerza de agregación alrededor de éstas (direccionalidad). Los resultados encontrados para la orientación vertical (distribuciones unimodales y direccionalidad muy fuerte en todos los casos) fueron similares a lo reportado para varias especies (e.g. Huse y Ona, 1996; Ona 2001; Fernandes et al. 2016; Choi et al. 2017). En cambio, los patrones de orientación horizontal fueron más diversos (aleatorios, unimodales y bimodales) y débiles que los verticales. Al igual que con las velocidades horizontales, los ángulos de orientación horizontales (*yaw*) utilizados en este trabajo podrían estar sesgados debido a la deriva del barco. Sin embargo, esta variedad en los patrones horizontales respecto a los verticales también ha sido reportada para otras especies como el bacalao (*Gadus morhua*, McQuinn y Winger 2003), la merluza del Pacífico Norte (*Merluccius productus*, Henderson et al. 2008) y una comunidad de peces bentodemersales en el mar de Corea del Sur (Choi et al. 2017).

4.5. Influencia del *tilt*, *yaw* y DOA sobre la fuerza de blanco

Son muchos los trabajos en los que se ha evaluado el efecto del comportamiento de natación (expresado en los ángulos de inclinación) sobre el TS directamente, es decir, sin remover el efecto de otro tipo de variables explicativas (e.g. Henderson et al. 2008; Kloser et al. 2013; Scouling y Kloser 2020). Asimismo, en un número más pequeño de investigaciones (e.g. McQuinn y Winger 2003; Sawada et al. 2009; Ito et al. 2015) se consideró que, al remover solamente el efecto de la talla (L) del TS, la varianza de éste puede ser explicada casi en su totalidad por los ángulos de inclinación. Sin embargo, como ya se mencionó y demostró para *E. ringens* en el Mar Peruano en el Capítulo 1, el TS de los peces fisóstomos también se encuentra fuertemente influenciado por el efecto de la profundidad (Z). En ese sentido, en este trabajo se decidió remover el efecto de L y Z para estandarizar el TS de anchoveta (b_{20e}) y así poder estudiar la influencia de los ángulos de inclinación (*tilt* y *yaw*) y de la distancia al eje acústico (DOA) sobre esta variable.

Prácticamente la totalidad de trabajos en los cuales se ha tratado de estudiar el efecto del comportamiento de natación de los peces sobre el TS se han enfocado exclusivamente en la influencia del *tilt* (e.g. McQuinn y Winger 2003; Kloser et al. 2013; Ito et al. 2015; Homma y Ovstrosky 2021). En efecto, solamente hemos encontrado en la literatura un único estudio en el cual, aparte del *tilt*, también se ha evaluado el efecto del *yaw* y el DOA sobre el TS (Henderson et al. 2008). A diferencia de lo reportado en dicho trabajo para la

merluza del Pacífico Norte, nosotros encontramos que el *yaw* no tuvo influencia sobre el TS de anchoveta, aunque la relación con el DOA sí fue similar en ambos (significativa y lineal positiva). En cuanto al *tilt*, la forma de la relación con el TS obtenida en (30) y (31) fue polinomial. En ambos casos y a diferencia de lo esperado a nivel teórico, el valor máximo de TS de anchoveta no se dio cuando el *tilt* fue 0°, sino en un ángulo con valor negativo. Esta discrepancia entre lo observado y lo esperado ha sido reportada en varios estudios *in situ* para especies epipelágicas como el jurel y la caballa (Ito et al. 2015), de media agua como el bacalao (McQuinn y Winger 2003) y de aguas profundas como el reloj anaranjado (*Hoplostethus atlanticus*, Kloser et al. 2013; Scouling y Kloser 2020). Volviendo a *E. ringens*, hasta donde sabemos este es el primer trabajo que ha estudiado la influencia de los ángulos de inclinación de dicha especie y de su posición en el haz acústico sobre el TS. En ese sentido, futuras investigaciones podrán ayudar a dilucidar si es que, similarmente a lo que sucede con la profundidad (ver Capítulo 1) y a las velocidades individuales (este Capítulo), existe diferencia en la forma y fuerza (significancia) de las relaciones del *tilt*, *yaw* y DOA con el TS de la anchoveta presentadas en el Mar Peruano y en el Mar Chileno.

5. CONCLUSIONES

-La velocidad de nado individual de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el Mar Peruano durante este estudio fue 0.63 m s^{-1} (ascenso) y 0.68 m s^{-1} (descenso), ~ 50% más lenta que lo reportado para la misma especie en el Mar Chileno.

-Similarmente a lo encontrado en otros peces (e.g. mesopelágicos), las velocidades horizontales de la anchoveta (ascenso: 0.56 m s^{-1} ; descenso: 0.59 m s^{-1}) fueron mucho más rápidas que las verticales (ascenso 0.21 m s^{-1} ; descenso: 0.25 m s^{-1}).

-El comportamiento de natación individual predominante fue el Ondulatorio (presencia de picos/crestas, tortuosidades más altas), seguido por el Directo (movimiento rectilíneo, velocidades verticales más altas). El comportamiento estacionario (*tilt*~ 0° , TS más bajos) fue casi inexistente.

-Los patrones de orientación grupal fueron más diversos (aleatorios, unimodales y bimodales) y débiles que los verticales (unimodales).

-El TS estandarizado de la anchoveta estuvo influenciado de manera conjunta por el *tilt* y el DOA. El *yaw* no tuvo influencia significativa sobre el TS de esta especie.

BIBLIOGRAFÍA

Akaike H. Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. En: Petrov B y Csáki F (ed.), Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory. Budapest: Akademiai Kiado. 267–81.

Alegre A, Bertrand A, Espino M et al. Diet diversity of jack and chub mackerels and ecosystem changes in the northern Humboldt Current system: A long-term study. *Prog Oceanogr* 2015;137:299-315.

Arrhenius F, Benneheij B, Rudstam B et al. Can stationary bottom split-beam hydroacoustics be used to measure fish swimming speed *in situ*?. *Fish Res* 2000; 45:31-41.

Blackman SS. Multiple-target tracking with radar applications. Norwood; Dedham, MA: Artech House Inc, 1986, 463.

Carey N, Goldbogen J. Kinematics of ram filter feeding and beat-glide swimming in the northern anchovy *Engraulis mordax*. *J Expl Biol* 2017;220:2717-25.

Čech M, Kubečka J. Synusoidal cycling swimming pattern of reservoir fishes. *J Fish Biol* 2002;61:456-71.

Choi J, Park J, Park J et al. The behavioral properties of fish near Yokji Island in the South Sea of South Korea obtained using fish track technique. *J Korean Soc Fish Technol* 2017;53(2):132-41 (En coreano con abstract en inglés).

Christiansen S, Titelman J, Kaardtvedt S. Nighttime Swimming Behavior of a Mesopelagic Fish. *Front Mar Sci* 2019;6:787.

Christiansen S, Klevjer T, Røstad A et al. Flexible behaviour in a mesopelagic fish (*Maurolicus muelleri*). *ICES J Mar Sci* 2021;78(5):1623-35.

Christiansen S, Langangen Ø, Titelman J et al. Three-dimensional swimming behavior and activity of mesopelagic fish. *Limnol Oceanogr* 2022;67:2677-90.

Cleveland W, Grosse E, Shyu W. Local Regression Models. En: Chambers J, Hastie T (ed.), *Statistical Models in S*. Wadsworth & Brooks/Cole, 1992, ch. 8.

Doray M, Berger L, Le Bouffant N et al. A method for controlled target strength measurements of pelagic fish, with application to European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *ICES J Mar Sci* 2016;73:1987–97.

Dunning J, Jansen T, Fenwick A et al. A new *in-situ* method to estimate fish target strength reveals high variability in broadband measurements. *Fish Res* 2023;261:106611.

Espinoza P, Bertrand A. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Prog Oceanogr* 2008;79(2-4):215-27.

Espinoza P, Lorrain A, Ménard F et al. Trophic structure in the Northern Humboldt Current system: new perspectives from stable isotope analysis. *Mar Biol* 2017;164:1-15.

FAO. The State of World Fisheries and Aquaculture 2024—Blue Transformation in action. *The State of World Fisheries and Aquaculture (SOFIA)*. Rome: FAO, 2024, 264.

Fernandes P, Copland P, Garcia R et al. Additional evidence for fisheries acoustics: small cameras and angling gear provide tilt angle distributions and other data for mackerel surveys. *ICES J Mar Sci* 2016;73(8):2009-19.

Fitak R, Johnsen S. Bringing the analysis of animal orientation data full circle: model-based approaches with maximum likelihood. *J Expl Biol* 2017;220:3878-82.

Fitak R, Wheeler B, Johnsen S. Effect of a magnetic pulse on orientation behavior in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Behav Process* 2020;104058.

Gerlotto F, Bertrand S, Bez N et al. Waves of agitation inside anchovy schools observed with multibeam sonar: a way to transmit information in response to predation. *ICES J Mar Sci* 2006;63:1405-17.

Handegard N. Observing individual fish behavior in fish aggregations: Tracking in dense fish aggregations using a split-beam echosounder. *JASA* 2007;122(1):177-87.

Henderson MJ, Horne JK, Towler RH. The influence of beam position and swimming direction on fish target strength. *ICES J Mar Sci* 2008;65(2):226–37.

Homma H, Ovstrosky I. The relationship between target strength frequency response and vertical swim velocity: a new approach for fish discrimination. *Aquat Living Resour* 2021;34:11.

Huse I, Ona E. Tilt angle distribution and swimming speed of overwintering Norwegian spring spawning herring. *ICES J Mar Sci* 1996;53:863-73.

IFOP. Target strength (TS) estimation for demographic units of anchovy at national scale. Final Rep 2022, FIPA 2020-19:233. (en español, con abstract en inglés).

Ito M, Matsuo I, Imaizumi T et al. Target strength spectra of tracked individual fish in schools. *Fish Sci* 2015; 81:621-33.

Jarolím O, Kubečka J, Čech M et al. Sinusoidal swimming in fishes: the role of season, density of large zooplankton, fish length, time of the day, weather condition and solar radiation. *Hydrobiologia* 2010;624:253-65.

Jech M. Interpretation of multiple-frequency data: Effects of fish orientation. *JASA* 2011;129(1);54-63.

Kaartvedt S, Torgersen T, Klevjer T et al. Behavior of individual mesopelagic fish in acoustic scattering layers of Norwegian fjords. *Mar Ecol Prog Ser* 2008;360:201-9.

Kloser R, Macaulay G, Ryan T et al. Identification and target strength of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) measured *in situ*. *JASA* 2013;134(1):97-108.

Ladroit Y, Escobar-Flores PC, Schimel AC et al. ESP3: An open-source software for the quantitative processing of hydro-acoustic data. *SoftwareX* 2020;12:100581.

Landler L, Ruxton G, Malkemper E. Circular data in biology: advice for effectively implementing statistical procedures. *Behav Ecol SocioBiol* 2018;72:128.

Madirolas A, Membiela FA, Gonzalez JD et al. Acoustic target strength (TS) of Argentine anchovy (*Engraulis anchoita*): the nighttime scattering layer. *ICES J Mar Sci* 2017;74(5):1408–20.

Mardia K. A multi-sample uniform scores test on a circle and its parametric competitor. *J R Stat Soc Ser B Stat Method* 1972;34(1):102-13.

McQuinn I, Winger P. Tilt angle and target strength: target tracking of Atlantic cod (*Gadus morhua*) during trawling. *ICES J Mar Sci* 2003;60:575-83.

O'Brien W, Browman H, Evans B. Search strategies of foraging animals. *Am Sci* 1990;78(2):152-160.

O'Driscoll R, Oeffner J, Dunford A. *In situ* target strength estimates of optically verified southern blue whiting (*Micromesistius australis*). *ICES J Mar Sci* 2013;70(2):431-9.

- O'Driscoll R, Canese S, Ladroit Y et al. First *in situ* estimates of acoustic target strength of Antarctic toothfish (*Dissostichus mawsoni*). *Fish Res* 2018;206:79-84.
- Ona E. Herring Tilt angles, Measured through Target Tracking. En: Funk F et al. (ed.), *Herring: Expectations for a New Millennium*. Fairbanks, Alaska: University of Alaska Sea Grant College Program, 2001, 509–19.
- Onsrud M, Kaartvedt S, Breien M. *In situ* swimming speed and swimming behaviour of fish feeding on the krill *Meganctiphanes norvegica*. *Can J Fish Aquat Sci* 2005;62:1822-32.
- Pedersen G. Hydroacoustic measurement of swimming speed of North Sea saithe in the field. *J Fish Biol* 2001;58:1073-85.
- Peña H. *In situ* target-strength measurements of Chilean jack mackerel (*Trachurus symmetricus murphyi*) collected with a scientific echosounder installed on a fishing vessel. *ICES J Mar Sci* 2008;65:594–604.
- Peraltilla S, Bertrand S. *In situ* measurements of the speed of Peruvian anchovy schools. *Fish Res* 2014;149:92-4.
- Picke J. Some tests for uniformity of circular distributions powerful against multimodal alternatives. *Can J Stat* 2010;38(1):80-96.
- R Core Team . R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2014.
- Røstad A, Kaartvedt S, Klevjer T et al. Fish are attracted to vessels. *ICES J Mar Sci* 2006;63:1431-37.
- Sawada K, Takahashi H, Abe K et al. Target-strength, length, and tilt-angle measurements of Pacific saury (*Cololabis saira*) and Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) using an acoustic-optical system. *ICES J Mar Sci* 2009;66(6):1212-8.
- Schmidt M. Reactions of vendace (*Coregonus albula*, Linnaeus 1758) towards an approaching pelagic pair-trawl observed by split-beam echosounding. *Fish Res* 2009;96:95-101.
- Scoulding B, Kloser R. Industry-collected target strength of high seas orange roughy in the Indian Ocean. *ICES J Mar Sci* 2020;78(6):2120-31.
- Shnute J, Groot K. Statistical analysis of animal orientation data. *Anim Behav* 1992;43:15-33.

Simmonds EJ, MacLennan DN. Fisheries acoustics: theory and practice. Fish and Aquatic Resources Series. Oxford; Ames, IA: Blackwell Science, 2005, 437.

Sobradillo B, Boyra G, Pérez-Arjona I et al. *Ex situ* and *in situ* target strength measurements of European anchovy in the Bay of Biscay. ICES J Mar Sci 2021;78(3):782–96.

Taylor J, Rand P, Jenkins J. Swimming behavior of juvenile anchovies (*Anchoa* spp.) in an episodically hypoxic estuary: implications for individual energetics and trophic dynamics. Mar Biol 2007;152:939-57.

Torgersen T, Kaartvedt S. *In situ* swimming behaviour of individual mesopelagic fish studied by split-beam echo target tracking. ICES J Mar Sci 2001;58:346-54.

Underwood M, García-Seoane E, Klevjer T et al. An acoustic method to observe the distribution and behaviour of mesopelagic organisms in front of a trawl. Deep-Sea Res II 2020;180:104873.