SPRFMO

6th Meeting of the Scientific Committee

Puerto Varas, Chile, 9 - 14 September 2018

SC6-SQ03

Biology, population structure and fishery of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in Peru

Jorge Csirke, Juan Argüelles, Ana Alegre, Patricia Ayón, Marilú Bouchon, Gladis Castillo, Ramiro Castillo, Rosario Cisneros, Renato Guevara-Carrasco, Luis Lau, Luis Mariátegui, Carlos Salazar, Ricardo Tafur, Josymar Torrejón, Carmen Yamashiro

Advance copy of:
Csirke J, Argüelles J, Alegre A, Ayón P, Bouchon M, Castillo G, Castillo R, Cisneros R, Guevara-Carrasco R, Lau L, Mariátegui L, Salazar C, Tafur R, Torrejón J, Yamashiro C. 2018. Biology, population structure and fishery of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in Peru. Bol Inst Mar Peru. 33(2): 302-364
Presented to the SPRFMO SC-06, Puerto Varas, Chile, 9-14 september 2018

BOLETÍN

INSTITUTO DEL MAR DEL PERÚ

ISSN 0458-7766

Volumen 33, Número 2

Julio - Diciembre 2018
Callao, Perú

PERÚ Ministerio de la Producción

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

BIOLOGÍA, ESTRUCTURA POBLACIONAL Y PESQUERÍA DE POTA O CALAMAR GIGANTE (*Dosidicus gigas*) EN EL PERÚ

BIOLOGY, POPULATION STRUCTURE AND FISHERY OF JUMBO FLYING SQUID (*Dosidicus gigas*) IN PERU

Jorge Csirke[1] *Juan Argüelles*[1] *Ana Alegre*[1] *Patricia Ayón*[1]
Marilú Bouchon[1] *Gladis Castillo*[1] *Ramiro Castillo*[1] *Rosario Cisneros*[1]
Renato Guevara-Carrasco[1] *Luis Lau*[1] *Luis Mariátegui*[1] *Carlos Salazar*[1]
Ricardo Tafur[1] *Josymar Torrejón*[1] *Carmen Yamashiro*[1]

RESUMEN

*Csirke J, Argüelles J, Alegre A, Ayón P, Bouchon M, Castillo G, Castillo R, Cisneros R, Guevara-Carrasco R, Lau L, Mariátegui L, Salazar C, Tafur R, Torrejón J, Yamashiro C. 2018. Biología, estructura poblacional y pesquería de pota o calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el Perú. Bol Inst Mar Perú. 33(2): 302-364.-* El calamar gigante (*Dosidicus gigas*) se encuentra en gran abundancia a lo largo de toda la costa peruana desde 10 hasta más de 500 millas náuticas de la costa. Realiza migraciones verticales de 0 a 1200 m de profundidad, con migraciones ontogénicas regulares hacia la costa y mar adentro y migraciones latitudinales menos regulares de varios cientos de millas náuticas. Es un predador muy agresivo con un amplio espectro alimentario, y en los últimos 14 años entre sus presas han predominado cefalópodos (42,33% en peso) y peces mesopelágicos *Vinciguerria lucetia* (13,05%) y Myctophidae (12,38%). Diferencias observadas en sus tamaños de madurez sexual, crecimiento y áreas de distribución sugieren que hay al menos tres grupos fenotípicos o subunidades poblacionales frente al Perú. La distribución de frecuencia de tallas en las capturas de flotas artesanales e industriales en aguas peruanas ha sido muy variable, con un cambio significativo a tallas mucho más grandes que se inicia el año 2000 y se hace más evidente a partir del año 2001. Desde entonces, los calamares capturados en aguas peruanas han sido por lo general bastante más grandes que los capturados en la alta mar adyacente. La pesquería peruana de calamar se desarrolló rápidamente a principios de la década de los años 1990, con aumentos en las capturas por una flota potera industrial extranjera operando bajo licencia peruana y una pesquería artesanal local en rápida expansión, que sustituyó gradualmente a la pesquería industrial. Las capturas totales de calamar gigante de Perú alcanzaron un máximo de 556 mil toneladas en 2014, todas capturadas por flotas artesanales locales. El stock, o stocks, de calamar gigante en aguas peruanas se consideran sub-explotado o moderadamente explotado, y las evaluaciones se basan en estimaciones de biomasa de cruceros acústicos combinados con modelos de producción excedente. Se discute la idoneidad de estos y otros métodos de evaluación de stocks, dando particular atención a la estructura de la población, la presencia de tres grupos fenotípicos o posibles subunidades poblacionales, así como otras características observadas en el calamar gigante frente a Perú y sus implicancias para la evaluación y ordenación de su pesquería.

Palabras clave: *Dosidicus gigas*, calamar gigante, biología, estructura poblacional, pesquería, Perú

ABSTRACT

*Csirke J, Argüelles J, Alegre A, Ayón P, Bouchon M, Castillo G, Castillo R, Cisneros R, Guevara-Carrasco R, Lau L, Mariátegui L, Salazar C, Tafur R, Torrejón J, Yamashiro C. 2018. Biology, population structure and fishery of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in Peru. Bol Inst Mar Peru. 33(2): 302-364.-* Jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) is found in high abundance along the whole Peruvian coast from 10 to more than 500 nautical miles from the coast. It performs diel vertical migrations from 0 to more than 650 m of depth, with regular inshore-offshore ontogenetic migrations and less regular latitudinal migrations of several hundred nautical miles. It is a very aggressive predator, having a wide food spectrum with predominance, in the last 14 years, of cephalopods (42.33%, by weight) and the mesopelagic fishes *Vinciguerria lucetia* (13.05%) and Myctophidae (12.38%). Observed differences in their size at sexual maturity, growth and distribution areas suggests that there are at least three phenotypic groups or population subunits off Peru. Their size frequency distribution in catches by both artisanal and industrial fleets in Peruvian waters has been highly variable, with a significant shift to much larger sizes that started in 2000 and became evident in 2001. Since then, squids caught in Peruvian waters have generally been much larger than those caught in the adjacent high seas. The Peruvian squid fishery developed rapidly during the early 1990s with increased catches by a licensed foreign industrial jigger fleet and a rapidly expanding local artisanal fishery that gradually phased out the industrial fishery. Total Peruvian catches of jumbo flying squid peaked at 556 thousand tons in 2014, all taken by local artisanal fleets. The stock or stocks of jumbo flying squid in Peruvian waters are considered to be underexploited or moderately exploited, and the assessments are based on biomass estimates from acoustic surveys combined with surplus production modelling. The suitability of these and other stock assessment methods is discussed giving particular attention to the observed population structure, the presence of three phenotypic groups or possible stock subunits, as well as other characteristics of jumbo flying squid off Peru and what they may imply for the assessment and management of this fishery.

Keywords: *Dosidicus gigas*, jumbo flying squid, biology, population subunits, fishery, Peru

1 Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Chucuito, Callao, Perú.
Email: jorge.csirke@gmail.com

1. INTRODUCCIÓN

La pota o calamar gigante *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) es una de las especies de cefalópodos más grandes y abundantes del mundo. Según Nigmatullin *et al*. (2001) el calamar gigante podría alcanzar una longitud de manto (LM) de hasta 120 cm y un peso total de hasta 65 kg. Pero en los estudios realizados por el Imarpe se ha reportado 133 cm LM como talla máxima en los muestreos de tallas efectuados en las capturas de la flota artesanal en 2002 (Argüelles y Taipe 2018) y en los muestreos biológicos se registró 128 cm LM como talla máxima en una hembra madura capturada en octubre 2011. *D. gigas* es además la especie de cefalópodos que soporta las mayores capturas a nivel mundial, habiéndose registrado una captura media anual de 866 mil toneladas en los últimos diez años (2007-2016) y un máximo de 1,16 millones de toneladas en 2014. Se encuentra solo en el Océano Pacífico oriental, donde tiene una amplia distribución nerítico-oceánica a lo largo de los bordes de las zonas de surgencia costera de alta productividad desde 40°N hasta 47°S (Nigmatullin *et al*. 2001) aunque se ha reportado la presencia ocasional de calamar gigante en latitudes más altas, desde 56°57'N frente al cabo Edgecumbe, Alaska (Cosgrove y Sendall 2005) hasta 50°00'S frente a Tierra del Fuego, Chile.

Es abundante cuando la saturación de oxígeno superficial es relativamente alta y hay concentraciones de especies mesopelágicas que forman parte importante de su dieta (Nesis 1970, 1983; Roper *et al*. 1984, Nigmatullin *et al*. 2001, Ehrhardt *et al*. 1983, Kreuzer 1984, Markaida 2006, 2006a; Rosas 2007, Rosas *et al*. 2011, Seibel 2011, 2013; Alegre *et al.* 2014). Las áreas con las concentraciones más altas de calamar gigante se asocian con los sistemas de surgencia de la zona centro-norte de Perú y el Golfo de California (Anderson y Rodhouse 2001, Markaida y Sosa-Nishizaki 2003, Nigmatullin *et al.* 2001) que son también las áreas que sostienen las mayores pesquerías de esta especie.

Al igual que otras especies de calamar, la pota tiene un crecimiento somático rápido, vida de corta duración y su población generalmente está compuesta por individuos de una sola clase anual. Esto hace que sus patrones de abundancia y distribución sean muy sensibles a los cambios de las condiciones ambientales y sus efectos en la abundancia de sus presas (Bazzino 2001), particularmente sobre el ciclo de producción del zooplancton, que constituye la principal fuente de alimento de sus estadios juveniles.

Sin embargo, como se discute líneas abajo, la sensibilidad a los cambios ambientales podría estar algo atenuada en el caso del calamar gigante, ya que en varios años se ha observado que la sola clase anual que conforma la población puede estar compuesta por dos o más cohortes o grupos con tallas modales diferentes y tallas

1. INTRODUCTION

The jumbo flying squid *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) is one of the largest and most abundant cephalopod species in the world. According to Nigmatullin *et al*. (2001), this squid could reach a mantle length (ML) of up to 120 cm and a total weight of up to 65 kg. However, Imarpe's studies have reported 133 cm ML as the maximum size in the size samples of the catches of the artisanal fleet in 2002 (Argüelles & Taipe 2018) and, in biological samplings, 128 cm ML was recorded as the maximum size in a mature female caught in October 2011. *D. gigas* is also the species of cephalopods that supports the highest catches worldwide, with an average annual catch of 866,000 tons in the last ten years (2007-2016) and a maximum of 1.16 million tons in 2014. It is found only in the Eastern Pacific Ocean, where it has a wide neritic-oceanic distribution along the edges of the high productivity coastal upwelling areas from 40°N to 47°S (Nigmatullin *et al*. 2001), although the occasional presence of jumbo flying squid has been reported in higher latitudes, from 56°57'N off Cape Edgecumbe, Alaska (Cosgrove & Sendall 2005) to 50°00'S off Tierra del Fuego, Chile.

They are abundant when surface oxygen saturation is relatively high and there are concentrations of mesopelagic species, which are an important part of their diet (Nesis 1970, 1983; Roper *et al*. 1984, Nigmatullin *et al*. 2001, Ehrhardt *et al*. 1983, Kreuzer 1984, Markaida 2006, 2006a; Rosas 2007, Rosas *et al*. 2011, Seibel 2011, 2013; Alegre *et al.* 2014). The areas with the highest concentrations of jumbo flying squid are associated with the upwelling systems of Central-Northern Peru and the Gulf of California (Anderson & Rodhouse 2001, Markaida & Sosa-Nishizaki 2003, Nigmatullin *et al.* 2001), which are also the areas that support the largest fisheries for this species.

Like other squid species, *D. gigas* has a fast somatic growth, short life span and its population is generally composed of individuals of a single annual class. This makes the abundance and distribution patterns of these species very sensitive to changes in environmental conditions and its effects on prey abundance (Bazzino 2001), where the effects on the production cycle of zooplankton, the main source of food for the juvenile stages, would be particularly impactful.

Nonetheless, as discussed below, the sensitivity to environmental changes may be somewhat attenuated in the case of jumbo flying squid since, in several years, it has been observed that the single annual class that makes up the population may be composed of two or more cohorts or groups with different

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

máximas de crecimiento y tallas de madurez sexual también diferentes, los que seguramente proceden de grupos de desovantes y/o tiempos de desove diferentes y, por la gran diferenciación en sus tallas de máximo crecimiento y otras características fenotípicas, podrían representar sub-unidades o sub-grupos poblacionales diferentes, lo que podría denotar una cierta adaptación de la especie a las condiciones ambientales cambiantes, típicas del mar peruano y áreas adyacentes.

Antes de 1989, los desembarques de calamar gigante en el Perú no llegaban a las mil toneladas (t) por año, todas provenientes de capturas incidentales (Flores *et al.* 1994). Recién entre 1990 y 1991 se comienza a desarrollar una pesquería dirigida a esta especie, con un rápido aumento del esfuerzo de pesca, por las capturas de la flota artesanal local y la concesión de licencias de pesca a flotas extranjeras. Es así que la flota artesanal peruana llega a capturar casi 21 mil t del recurso en 1991 y 43 mil t en 1994. En abril de 1991 el gobierno peruano otorgó licencias de pesca a un número limitado de buques poteros industriales extranjeros que capturaron casi 61 mil t ese año, llegando a 170 mil t en 1994. El desarrollo de estas pesquerías se apoyó en la información proveniente de diversos cruceros de investigación científica y pescas exploratorias realizadas directamente por Imarpe o a través de convenios de cooperación técnica desde 1979 (Mariátegui *et al.* 2018) que han continuado hasta la fecha y que han detectado y confirmado la presencia de grandes concentraciones en aguas peruanas y en la alta mar adyacente.

Como parte de las primeras medidas de ordenación de esta pesquería en desarrollo, se estableció un programa de investigación y monitoreo que incluyó la colocación de observadores a bordo y en los principales lugares de desembarque, así como la ejecución de cruceros de investigación científica en aguas jurisdiccionales peruanas y la alta mar adyacente. Este programa continúa hasta la fecha, aunque con algunos ajustes, mejoras y modificaciones. Con el tiempo se fue limitando gradualmente la pesquería industrial del recurso en aguas jurisdiccionales peruanas hasta que cesó por completo a fines del 2011, mientras que se expandía la pesca artesanal local, que a la fecha cuenta con unas 4622 embarcaciones, incluyendo 2269 poteras puras, 789 poteras-espineleras, 159 poteras-cortineras de altura y 1405 poteras combinadas con otras artes (Castillo *et al.* en preparación). Se estima que esas embarcaciones tienen una capacidad de bodega promedio de 9,8 t y han llegado a capturar más de medio millón de toneladas de calamar gigante en algunos años.

Como señalan Argüelles *et al.* (2008) y Argüelles y Tafur (2010) los patrones de comportamiento y distribución, así como los niveles de biomasa,

modal sizes, and also different maximum growth sizes and sexual maturity sizes, which surely come from different spawning groups and/or spawning times, and because of the great differentiation in their maximum growth sizes and other phenotypic characteristics, could represent different subunits or population subgroups, which, in any case, could denote a certain adaptation of the species to the changing environmental conditions that are typical of the Peruvian waters and adjacent areas.

Before 1989, the landings of jumbo flying squid in Peru did not reach 1,000 tons per year, all of which came from bycatch (Flores *et al.* 1994). It was only between 1990 and 1991 that a targeted fishery for this species began to develop, with a rapid increase in the fishing effort and catches of the local artisanal fleet and the granting of fishing licenses to foreign fleets. Thus, the Peruvian artisanal fleet caught almost 21,000 t of jumbo flying squid in 1991 and 43,000 t in 1994. In April 1991, the Peruvian government granted fishing licenses to a limited number of foreign industrial jigger vessels that caught almost 61,000 t of jumbo flying squid that year, reaching 170,000 t in 1994. The development of this local artisanal fishery and the licensing of foreign fleets was supported by information from various scientific research cruises and exploratory fisheries conducted directly by Imarpe or through technical cooperation agreements since 1979 (Mariátegui *et al.* 2018) and which have continued to date, and have detected and confirmed the presence of large concentrations of jumbo flying squid in Peruvian jurisdictional waters and the adjacent high seas.

As part of the first management measures for this developing fishery, a research and monitoring program was established that included the placement of observers aboard and at the main landing sites, as well as the execution of scientific research cruises in Peruvian jurisdictional waters and the adjacent high seas. This program continues to date, although with some adjustments, improvements and modifications. Over time, the industrial fishery for this resource in Peruvian jurisdictional waters was gradually limited until it ceased completely at the end of 2011, while local artisanal fishing was expanded, which to date has some 4,622 vessels, including 2,269 using only jiggers, 789 using jiggers and longlines, 159 using jiggers and high-sea gillnets and 1,405 using jiggers and other fishing gears (Castillo *et al.* in preparation). It is estimated that these vessels have an average holding capacity of 9.8 t and have caught more than half a million tons of jumbo flying squid in some years.

As pointed out by Argüelles *et al.* (2008) and Argüelles & Tafur (2010), the behavior and distribution patterns, as well as biomass levels,

crecimiento y tamaño corporal, y el tiempo, talla y edad de madurez sexual de esta especie pueden modificarse durante eventos intensos de El Niño o La Niña, produciendo cambios y fluctuaciones interanuales que desde la perspectiva pesquera se perciben como mayor dispersión y reducción temporal de su disponibilidad a las flotas pesqueras.

Estos y otros aspectos de la biología, ecología y pesca del calamar gigante en aguas jurisdiccionales peruanas y en la alta mar adyacente fueron examinados haciendo énfasis en las necesidades y desafíos asociados con el monitoreo, la evaluación y la eventual ordenación de su pesquería en alta mar, en el área de aplicación de la Convención sobre la Conservación y Ordenación de los Recursos Pesqueros de Alta Mar en el Océano Pacífico Sur (SPRFMO 2015), en tres informes técnicos del Instituto del Mar del Perú (Imarpe) preparados por Csirke *et al.* (2015) y Argüelles *et al.* (2016, 2017). En este artículo se revisa y actualiza la información disponible en esos tres informes, así como aquella presentada en los otros artículos incluidos en este mismo volumen a fin de examinar los diversos aspectos biológico-pesqueros y sus implicancias para el desarrollo de la pesca de calamar gigante en el Perú y los enfoques de evaluación y ordenación pesquera necesarios para asegurar la sostenibilidad y posible expansión de esta importante pesquería nacional. Pero también se observan cambios y fluctuaciones de más larga duración que en muchos aspectos podrían interpretarse como cambios de régimen a escala decadal, semejantes a los descritos para esta misma área por Csirke (1989), Lluch-Belda *et al.* (1992), Csirke *et al.* (1996), Chavez *et al.* (2008) y otros en el caso de la anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns y para el caso del jurel *Trachurus murphyi* Nichols por Csirke (2013), Flores *et al.* (2013), Espino (2013) y Alegre *et al.* (2013).

2. HÁBITAT

El calamar gigante adulto tiene alta tolerancia a cambios en la presión del agua, la temperatura, la salinidad, el oxígeno disuelto y otros factores ambientales, lo que le permite habitar y migrar a profundidades de 0 hasta 1200 m en hábitats neríticos, epi y mesopelágicos tropicales y templados en el Pacífico oriental (Anderson y Rodhouse 2001, Nigmatullin *et al.* 2001, Tafur *et al.* 2001, Gilly *et al.* 2006). Es capaz de migraciones verticales y horizontales extensas y tiene un complejo patrón de reproducción y reclutamiento (Boyle y Boletzky 1996). Es una especie nectónica que forma grandes cardúmenes de individuos de tamaño similar, está ampliamente distribuida en la vertiente continental y en las aguas costeras y oceánicas adyacentes en el Pacífico oriental y sus mayores concentraciones se encuentran generalmente en áreas donde la productividad primaria es alta pero no máxima, y donde la biomasa del zooplancton

growth and body size, and time, size and age of sexual maturity of this species can be modified during intense El Niño or La Niña events, producing inter-annual changes and fluctuations that, from a fisheries perspective, are perceived as greater dispersion and temporary reduction of their availability to fishing fleets.

These, and other aspects of the biology, ecology and fisheries of jumbo flying squid in Peruvian jurisdictional waters and the adjacent high seas, were examined with emphasis on the needs and challenges associated with the monitoring, assessment and eventual management of their fishery on the high seas, in the area of application of the Convention on the Conservation and Management of High Seas Fishery Resources in the South Pacific Ocean (SPRFMO 2015), in three technical reports by the Peruvian Marine Research Institute (Imarpe) prepared by Csirke *et al.* (2015) and Argüelles *et al.* (2016, 2017). This article reviews and updates the information available in these three reports, as well as that presented in the other articles included in this volume, in order to examine the various biological and fishery aspects, and their implications for the development of the jumbo flying squid fishery in Peru, and the approaches to fisheries assessment and management necessary to ensure the sustainability and possible expansion of this important national fishery. But longer-term changes and fluctuations are also observed, which in many respects could be interpreted as regime changes on a decadal scale, similar to those described for this same area by Csirke (1989), Lluch-Belda *et al.* (1992), Csirke *et al.* (1996), Chavez *et al.* (2008) and others in the case of anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns and for jack mackerel *Trachurus murphyi* Nichols by Csirke (2013), Flores *et al.* (2013), Espino (2013) and Alegre *et al.* (2013).

2. HABITAT

The adult jumbo flying squid has high tolerance to changes in water pressure, temperature, salinity, dissolved oxygen and other environmental factors, allowing it to inhabit and migrate to depths from 0 to 1200 m in neritic, epipelagic and mesopelagic tropical and temperate habitats in the Eastern Pacific Ocean (Anderson & Rodhouse 2001, Nigmatullin *et al.* 2001, Tafur *et al.* 2001, Gilly *et al.* 2006). It is capable of extensive vertical and horizontal migrations and has a complex pattern of reproduction and recruitment (Boyle & Boletzky 1996). It is a nektonic species that forms large schools of similarly sized individuals, which is widely distributed on the continental slope and in adjacent coastal and oceanic waters in the Eastern Pacific and its highest concentrations are generally

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

es relativamente alta y el número de peces meso y batipelágicos es máximo (Nesis 1970, 1983).

Es un depredador muy agresivo y la disponibilidad de presas es un factor más importante que la temperatura u otros parámetros ambientales en la configuración de su distribución geográfica. Los calamares más jóvenes y/o más pequeños, con LM de hasta 30 cm predominan en aguas oceánicas, mientras que los más grandes tienden a estar más cerca a la costa para alimentarse, y aparearse, para posteriormente migrar hacia aguas oceánicas para desovar (Nesis 1970, Sakai y Yamashiro 2013).

Al ser una especie euriterma, habita masas de agua con temperaturas superficiales que van desde 15 a 28 °C (Nesis 1983) e incluso tan altas como 32 °C en aguas ecuatoriales (Nigmatullin *et al.* 2001). Sin embargo, en el hemisferio sur, las mayores concentraciones se encuentran generalmente en áreas con temperaturas superficiales del mar entre 17 y 23 °C, con un máximo entre 18 y 20 °C.

Frente a Perú, el calamar gigante ha sido capturado en áreas con temperaturas superficiales del mar que van de 17,5 a 27,5 °C (Benites 1985, Benites y Valdivieso 1986, Segura *et al.* 1996, Yamashiro *et al.* 1997) y las mejores concentraciones usualmente se han encontrado en el rango de temperaturas típicas del frente entre las aguas oceánicas superficiales algo cálidas (20,0 °C) y las aguas costeras frías (17,8-19,6 °C) con máximas donde la temperatura superficial del mar ha estado por encima de 18 °C y en, o ligeramente por encima de 14 °C a 50 m de profundidad (Rubio y Salazar 1992, Yamashiro *et al.* 1997). Para un área oceánica frente a Perú y Ecuador Kuroiwa (1998) da cuenta de una caída en los índices de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de calamar gigante cuando las temperaturas superficiales del mar superaban los 23 °C, mientras que no encontró correlación entre la CPUE y la temperatura superficial del mar a temperaturas entre 16 y 23 °C. También encontró que en esa área, las capturas de calamar gigante eran más altas cuando la termoclina estaba entre 10 y 50 m de profundidad con temperaturas entre 15,0 y 15,9 °C y las capturas eran más pobres cuando las masas de agua cálida alcanzaban profundidades de 30-40 m o cuando las masas de agua fría prevalecían en la superficie.

En general, las concentraciones más altas de calamar gigante se encuentran a lo largo del borde externo de las principales áreas de surgencia, en asociación con el talud continental y el frente de confluencia entre las aguas oceánicas superficiales cálidas y las aguas costeras frías, donde peces mesopelágicos y otras posibles presas son lo suficientemente abundantes como para soportar las altas tasas de crecimiento de esta especie.

found in areas where primary productivity is high but not the maximum, and where the biomass of zooplankton is relatively high and the number of mesopelagic and bathypelagic fish is highest (Nesis 1970, 1983).

It is a very aggressive predator, and the availability of prey is a more important factor than temperature or other environmental parameters in the configuration of its geographical distribution. Younger and/or smaller squid, with a ML of up to 30 cm, predominate in oceanic waters, while larger squids tend to be closer to the coast to feed, and mate, to later migrate to oceanic waters to spawn (Nesis 1970, Sakai & Yamashiro 2013).

As a eurythermal species, it inhabits water bodies with surface temperatures ranging from 15 to 28 °C (Nesis 1983) and even as high as 32 °C in equatorial waters (Nigmatullin *et al.* 2001). However, in the southern hemisphere, the highest concentrations are generally found in areas with sea surface temperatures between 17 and 23 °C, with a maximum between 18 and 20° C.

Off Peru, the jumbo flying squid has been caught in areas with sea surface temperatures ranging from 17.5 to 27.5 °C (Benites 1985, Benites & Valdivieso 1986, Segura *et al.* 1996, Yamashiro *et al.* 1997). The best concentrations have usually been found in the temperature range typical of the front between the somewhat warm surface oceanic waters (20.0 °C) and the cold coastal waters (17.8-19.6 °C), with maximums where the sea surface temperature has been above 18 °C, and 14 °C or slightly above at 50 m depth (Rubio & Salazar 1992, Yamashiro *et al.* 1997). For an oceanic area off Peru and Ecuador, Kuroiwa (1998) reports a drop in the catch per unit of effort (CPUE) indices of jumbo flying squid when sea surface temperatures exceeded 23 °C, while it found no correlation between CPUE and sea surface temperature at temperatures between 16 and 23 °C. It also found that in that area, the catches of jumbo flying squid were highest when the thermocline was between 10 and 50 m deep with temperatures between 15.0 and 15.9 °C, and the catches were poorer when the warm water bodies reached depths of 30-40 m or when the cold-water bodies prevailed at the surface.

In general, the highest concentrations of jumbo flying squid are found along the outer edge of the main upwelling areas, in association with the continental slope and the confluence front between warm surface oceanic waters and cold coastal waters, where mesopelagic fish and other potential prey are abundant enough to support the high growth rates of this species.

Se ha observado que frente al Perú existen grupos de calamares gigantes que alcanzan la madurez sexual a diferentes tallas (Argüelles *et al.* 2008) y edades (Arkhipkin *et al.* 2015) que por lo general se encuentran a distancias de la costa y en hábitats algo diferentes. Como se discute más en detalle en las secciones que siguen, estas diferencias en las tallas y edades de maduración sexual y su relativa segregación espacial, podrían estar relacionadas de alguna manera con la alta variabilidad anual e interanual en las condiciones oceanográficas típicas del sistema norte de la Corriente de Perú (también conocida como Corriente Peruana, Corriente Peruana de Humboldt, Corriente de Perú-Humboldt y Corriente de Humboldt)[2], que podría determinar cambios en la tasa de crecimiento por la mayor o menor disponibilidad de alimento para juveniles y otras etapas tempranas de la vida. Sin embargo, cabe también anotar que, aunque las mayores concentraciones de estos grupos de tallas y edades suelen estar segregadas espacialmente, también se pueden observar simultáneamente, aunque en proporciones diversas en el mismo tiempo y áreas generales de pesca.

It has been observed that off Peru there are groups of jumbo flying squid that reach sexual maturity at different sizes (Argüelles *et al.* 2008) and ages (Arkhipkin *et al.* 2015) that are generally found at slightly different distances from the coast and in slightly different habitats. As discussed in more detail in the following sections, these differences in sizes and ages of sexual maturity and their relative spatial segregation may be related in some way to the high annual and interannual variability in oceanographic conditions typical of the northern system of the Peruvian Current (also known as the Humboldt Peruvian Current, the Peru-Humboldt Current and the Humboldt Current)[2], that could determine changes in the growth rate due to the greater or lesser availability of food for juveniles and other early life-history stages. But it should also be noted that, although the highest concentrations of these size and age groups are often spatially segregated, they can also be observed simultaneously, although in varying proportions at the same time and in different general fishing areas.

2 El propio Alexander von Humboldt, en una carta dirigida a su colega el geógrafo Heinrich Berghaus, se opuso a que esta corriente llevara su nombre sosteniendo que a él sólo le correspondía el mérito de haber sido el primero en medir su temperatura (y velocidad) (Schmieder 1964, citado en Kohlhepp 2005, Popovici y Chacon de Popovici 2003). Al respecto, Schweigger (1964) cita textualmente un pasaje de esta carta de Humboldt a Berghaus del 21 de febrero de 1840, en la que le escribe *"Protesto (también públicamente si fuera necesario) contra cualquiera denominación* como *'Corriente de Humboldt' – imitando la designación 'Corriente de Rennel' ridiculizada en Inglaterra por los marinos británicos. – La Corriente es conocida desde hace 300 años por todos los muchachos pescadores desde Chili hasta Payta; el único mérito mío es el de haber medido como primero la temperatura de esta corriente de agua"*. En efecto, como se señala en Csirke (2013) los antiguos peruanos practicaban la navegación y la pesca en estas aguas miles de años antes del inicio del imperio incaico y seguramente ya desde ese entonces conocían en parte de las características y bondades de esta corriente, aunque no dejaran evidencias citables de ello. Y en realidad, los primeros testimonios escritos sobre la existencia, dirección, fuerza, anchura y largura de esta corriente provienen de los relatos del cronista Pedro de Cieza de León, quien en 1553 en el Capítulo III de su obra 'La Crónica del Perú' describe que *"…el navegar de Panamá para el Perú es por el mes de enero, febrero y marzo, porque en este tiempo hay siempre grandes brisas, y no reinan los vendavales, y las naos con brevedad allegan adonde van, antes que reine otro viento que es el Sur, el cual gran parte del año corre en la costa del Perú* […y] *El viento sur y no otro reina mucho tiempo, como dicho he, en las provincias del Perú desde Chile hasta cerca de Tumbez, el cual es provechoso para venir del Perú a la Tierra Firme, Nicaragua y otras partes, mas para ir es dificultoso"* (Cieza de León 1553). Así, también, pocos años más tarde, en 1609, el Inca Garcilaso de la Vega en el Capítulo VII de su obra 'Comentarios Reales' escribe que *"…es de saber que desde Panamá a la Ciudad de los Reyes se navegaba con grande trabajo, por las muchas corrientes de la mar y por el viento sur que corre siempre en aquella costa, por lo cual los navíos, en aquel viaje, eran forzados a salir del puerto con un bordo de treinta o cuarenta leguas a la mar y volver con otro a tierra, y de esta manera iban subiendo la costa arriba, navegando siempre a la bolina. Y acaecía muchas veces, cuando el navío no era buen velero de la bolina, caer más atrás de donde había salido, hasta que Francisco Drac, inglés, entrando por el Estrecho de Magallanes, año de mil y quinientos y setenta y nueve, enseñó mejor manera de navegar, alargándose con los bordos doscientas y trescientas leguas la mar adentro, lo cual antes no osaban hacer los pilotos, porque sin saber de qué* ni de quién, sino de sus imaginaciones, estaban persuadidos y temerosos que, apartados de tierras cien leguas, había en la mar grandísimas calmas, y por no caer en ellas no osaban engolfarse mar adentro" (Garcilaso de la Vega 1609).

2 Alexander von Humboldt himself, in a letter to his geographer colleague Heinrich Berghaus, objected to this current bearing his name, arguing that his only merit was to have been the first one to measure its temperature (and speed) (Schmieder 1964, cited in Kohlhepp 2005, Popovici & Chacon de Popovici 2003). In this regard, Schweigger (1964) quotes a passage from this letter from Humboldt to Berghaus dated on February 21st, 1840, in which he writes that *"I protest (also publicly if necessary) against any denomination such as 'Humboldt Current' - imitating the name 'Rennel Current' ridiculed in England by British seafarers. The Current has been known for 300 years to all the fishing boys from Chile to Payta* […for Paita]*; the only merit of mine is to have measured as first the temperature of this water current"*. In fact, as pointed out in Csirke (2013), the ancient Peruvians were already navigating and fishing in these waters thousands of years before the beginning of the Inca Empire, and already since then they probably knew some of the characteristics and benefits of this current, even though they did not leave any citable evidence of it. And, in fact, the first written testimonies about the existence, direction, strength, width and length of this current come from the stories of the chronicler Pedro Cieza de Leon, who, in 1553 in Chapter III of his work `The Chronicle of Peru', describes that *"… sailing from Panama to Peru is for the months of January, February and March, because at this time there are always great breezes, and no gales reign, and the naos briefly go where they are going, before another wind reigns, which is the South, which blows along the coast of Peru for most of the year* [...and] *The south wind and not another wind reigns for a long time, as I said, in the provinces of Peru from Chile to near Tumbes, which is profitable to come from Peru to the mainland, Nicaragua and other parts, but to go back is difficult"* (Cieza de Leon 1553). Thus, also, a few years later, in 1609, the Inca Garcilaso de la Vega in Chapter VII of his work 'The Royal Commentaries of Peru' writes *that "…it is to be known that sailing from Panama to Ciudad de los Reyes* […in reference to Lima, current capital of Peru] *required a great deal of work, because of the many sea currents and the south wind that always blows on that coast, so that the ships, on that trip, were forced to leave the port with a board of thirty or forty leagues towards the sea and return with another one towards land, and in this way they were going up the coast, always sailing on the bowline. And it happened many times, when the ship was not a good sailboat from the bowline, to fall further back from where it had left, until Francis Drake, an Englishman, entering the Strait of Magellan, in 1579, taught us a better way of sailing, extending the boards into the sea by two hundred and three hundred leagues, which before the pilots did not dare to do, because without knowing what or from whom, but their imaginations, they were persuaded and fearful that, once away from lands a hundred leagues, there were great calms at sea, and to avoid falling into them they did not dare to engulf themselves too far into sea"* (Garcilaso de la Vega 1609).

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

Con respecto a esos grupos, Nesis (1983) y Nigmatullin *et al.* (2001) proponen que podría haber al menos tres grupos fenotípicos o subunidades de población de calamar gigante de acuerdo a la talla a la que alcanzan la madurez sexual. Un grupo que alcanza la madurez sexual más tarde y a una talla mayor, habitando aguas más frías de surgencia costera; mientras que aquellos que maduran a tallas intermedias o más pequeñas habitan aguas ligeramente más cálidas y más alejadas de la costa. También se ha sugerido que, al permanecer y reproducirse más cerca de la costa, las larvas del grupo que madura a mayor talla estarían más propensas a ser retenidas por los remolinos ciclónicos (eddies) del sistema norte de la Corriente de Perú, favoreciendo cierto grado de aislamiento geográfico de este grupo que así se beneficiaría de una más prolongada permanencia en áreas más costeras y más productivas.

3. DISTRIBUCIÓN ESPACIAL

El calamar gigante se encuentra comúnmente a lo largo de toda la costa peruana ocupando áreas que pueden ubicarse entre 10 y más de 500 millas náuticas (mn) de distancia de la costa, y diariamente migra verticalmente entre la superficie durante la noche a profundidades de 600 hasta 1200 m durante el día. El tamaño de las poblaciones, la abundancia local y la profundidad del fondo, latitudes y distancias de la costa donde ocurren las concentraciones más altas pueden variar mucho, estacionalmente y de año en año, aunque por lo general están más cerca de la costa en verano y más alejadas en invierno y primavera.

Se cuenta con abundante información sobre la distribución horizontal y algo sobre la distribución vertical del calamar gigante frente al Perú, proveniente de los registros y observaciones de las operaciones de pesca de las flotas industrial y artesanal, así como de las prospecciones hidroacústicas y otros cruceros de investigación científica realizados por el Imarpe. Y mientras que los cruceros de investigación científica indican que el calamar gigante se distribuye ampliamente frente a la costa del Perú, los datos de las varias pesquerías que operan frente al Perú indican que en aguas peruanas las mayores abundancias y las mejores concentraciones de interés comercial se encuentran por lo general en la parte norte y sur de su área general de distribución, mientras que en alta mar las abundancias son algo más bajas y su distribución latitudinal es más variable.

Los cruceros de prospección hidroacústica llevados a cabo regularmente por Imarpe típicamente cubren la franja costera entre 10 y 100 mn de distancia a la costa desde el extremo norte al extremo sur del dominio marítimo peruano. Estos cruceros están normalmente

With respect to these groups, Nesis (1983) and Nigmatullin *et al.* (2001) propose that there may be at least three phenotypic groups or subunits of the jumbo flying squid population according to the size at which they reach sexual maturity. A group that reaches sexual maturity later and at a greater size, inhabiting colder waters closer to the coastal upwelling, while those that mature at intermediate or smaller sizes inhabit slightly warmer waters further from the coast. It has also been suggested that, by remaining and breeding closer to the coast, larvae of the larger maturing group would be more likely to be retained by the eddies of the Northern Peruvian Current system, favoring some degree of geographic isolation of this group that would benefit from a longer stay in more coastal and productive areas.

3. SPATIAL DISTRIBUTION

The jumbo flying squid is commonly found along the entire Peruvian coast, occupying areas that can be located between 10 and more than 500 nautical miles (nm) away from the coast, and performs daily vertical migrations between the surface during the night, and depths of 600 m and up to 1200 m during the day. Population size, local abundance and the bottom depth, latitudes and distances from the coast, where the highest concentrations occur, can vary greatly, seasonally and from year to year, although they are generally closer to the coast in summer and further away in winter and spring.

There is abundant information on the horizontal distribution and some information on the vertical distribution of this squid off Peru from the records and observations of the fishing operations of the industrial and artisanal fleets, as well as from the hydroacoustic surveys and other scientific research cruises carried out by Imarpe. And while scientific research cruises indicate that the jumbo flying squid is widely distributed off the coast of Peru, data from the various fisheries operating off Peru indicate that the greatest abundances and the best concentrations of commercial interest in Peruvian jurisdictional waters are generally found in the northern and southern part, while on the high seas the abundances are somewhat lower and their latitudinal distribution is more variable.

The hydroacoustic survey cruises carried out regularly by Imarpe typically cover a coastal band between 10 and 100 nm distance from de coast, from the extreme north to the extreme south of the Peruvian maritime domain. These cruises are normally oriented to the assessment of anchoveta

orientados a la evaluación de la anchoveta y otros recursos pelágicos, pero desde 1999 incluyeron también como objetivo secundario la evaluación del calamar gigante, contribuyendo a confirmar su presencia conspicua y su amplia distribución a lo largo de toda la costa peruana (Flores *et al.* 2016). Estas prospecciones también muestran que existe gran variabilidad estacional e interanual en la distribución y extensión de las áreas con calamar gigante dentro del área explorada, dentro de la cual se distribuye más ampliamente durante primavera y verano (Figs. 1, 2). No se presenta información para los meses de otoño debido al bajo número de cruceros y la escasez de observaciones en esa estación del año.

and other pelagic resources, but since 1999 they have also included, as a secondary objective, the assessment of jumbo flying squid, contributing to confirm their conspicuous presence and wide distribution along the Peruvian coast (Flores *et al.* 2016). These surveys also show that there is great seasonal and interannual variability in the distribution and extension of the areas with jumbo flying squid within the explored area, within which it is more widely distributed during spring and summer (Figs. 1, 2). No information is presented for the autumn months due to the low number of surveys and the scarcity of observations at that time of year.

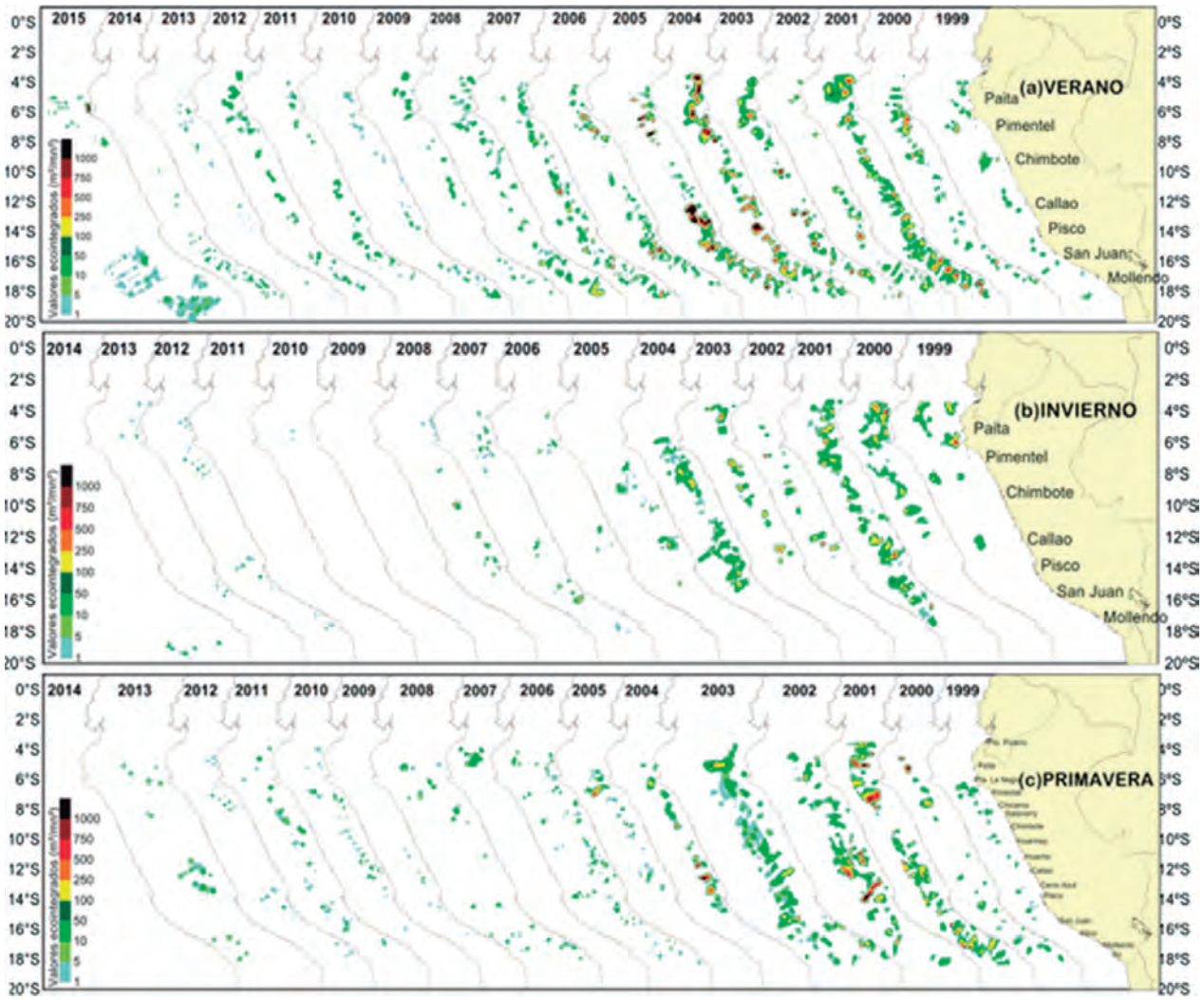

Figura 1.- Distribución horizontal de las concentraciones de calamar gigante (*D. gigas*) durante los cruceros científicos de evaluación acústica realizados por Imarpe a lo largo de la costa peruana durante: (a) verano, (b) invierno y (c) primavera, desde el verano de 1999 hasta el verano de 2015 (Flores *et al*. 2016)

Figure 1. Horizontal distribution of jumbo flying squid (*D. gigas*) concentrations during scientific acoustic assessment surveys conducted by Imarpe along the Peruvian coast during: (a) summer, (b) winter and (c) spring, from summer 1999 to summer 2015 (Flores *et al*. 2016)

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

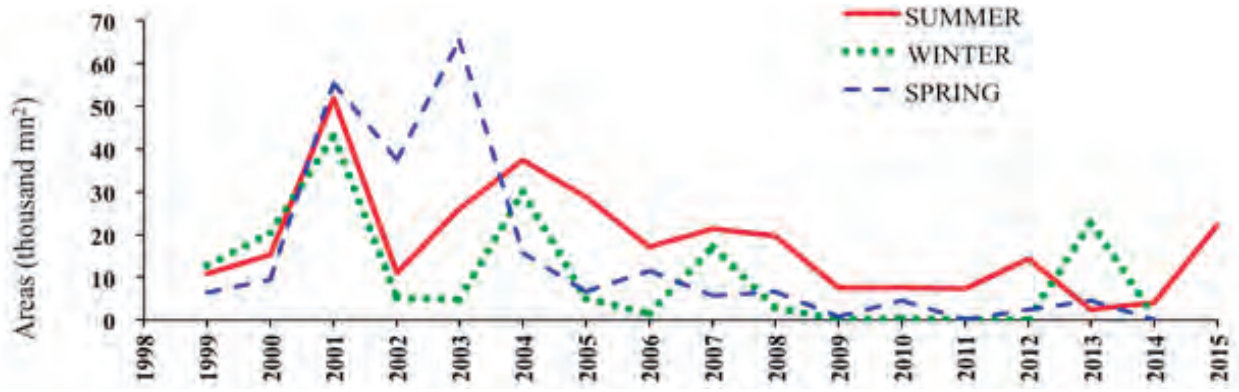

Figura 2.- Extensión de las áreas de distribución de calamar gigante (*D. gigas*) durante los cruceros científicos de evaluación acústica realizados por el Imarpe a lo largo de la costa peruana durante: (a) verano, (b) invierno y (c) primavera, desde el verano de 1999 hasta el verano de 2015 (Flores *et al*. 2016)

Figure 2. Extent of the distribution areas of giant squid (*D. gigas*) during the scientific acoustic assessment surveys carried out by Imarpe along the Peruvian coast during: (a) summer, (b) winter and (c) spring, from summer of 1999 to summer of 2015 (Flores *et al*. 2016)

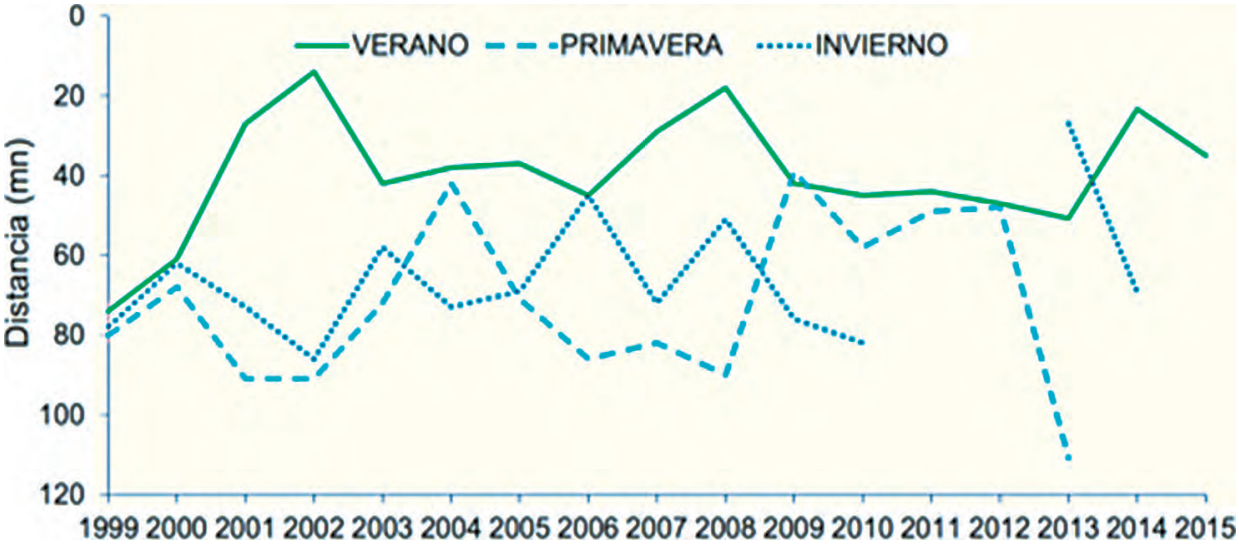

Figura 3.- Distancia de la costa de los centros de gravedad de los índices de abundancia acústica del calamar gigante (*D. gigas*) frente a la costa peruana durante las estaciones de verano, invierno y primavera, desde el verano 1999 hasta el verano 2015 (Flores *et al*. 2016)

Figure 3. Distance from the coast of the centers of gravity of the acoustic abundance indexes of jumbo flying squid (*D. gigas*) off the Peruvian coast during the summer, winter and spring seasons, between summer 1999 and summer 2015 (Flores *et al*. 2016)

Entre 2001 y 2008 el calamar gigante ocupó una mayor porción del área costera estudiada durante los cruceros. Esto fue más notorio durante los meses de verano, cuando tuvo una distribución más amplia y dispersa dentro del área explorada, con máximos en los veranos de 2001, 2003, 2004 y 2005. Luego, a partir del verano de 2009, redujo su distribución a un menor número de áreas de concentración del tipo dispersas y muy dispersas. El crucero del verano 2015 tuvo una cobertura diferente: más breve y fraccionada en sentido latitudinal y más amplia en sentido longitudinal abarcando áreas a mayor distancia de la costa, ya que las observaciones se concentraron en las dos grandes áreas de pesca de la flota artesanal dedicada a la pesca del calamar, al norte y al sur, hasta una distancia de 200 mn de la costa.

Las áreas costeras ocupadas por el calamar gigante durante el invierno también fueron muy variables, con valores más altos en los inviernos de 2000, 2001 y 2004. Desde el invierno de 2008 hay un predominio de valores más bajos, lo que sugiere que el calamar tuvo una distribución invernal más oceánica, por fuera de la zona costera estudiada.

Durante los meses de primavera los valores más altos de presencia de calamar gigante en el área estudiada se obtuvieron en 2001, 2002 y 2003 y a partir de la primavera de 2005, también ocupó una porción menor del área estudiada, con menor número de concentraciones, la mayoría del tipo dispersa y muy dispersa.

La ubicación por distancia a la costa de los centros de gravedad de los índices de abundancia acústica por estación y años entre el verano de 1999 y el verano de 2015, también muestra alta variabilidad, con distribución general más costera durante el verano. Durante esta estación los centros de gravedad de las concentraciones observadas se encontraron tan cerca como a 14 y 18 mn de la costa en los veranos de 2002 y 2008 y a no más de 50 mn de la costa los otros años, a excepción de 1999 y 2000 que estuvieron respectivamente a 74 y 61 mn de la costa, más cerca al borde exterior del área explorada (Fig. 3). Mientras que excepto un par de inviernos en 2005 y 2008 y primaveras en 2004, 2011 y 2012, esos centros de gravedad han estado fuera de las 50 mn en las dos estaciones.

Otros cruceros científicos del Imarpe con mayor cobertura longitudinal dedicados específicamente a la investigación del calamar gigante, confirman la amplia distribución de esta especie frente al Perú. Tal es el caso de los cruceros realizados con el BIC Kaiyo Maru en noviembre-diciembre 2007 y en diciembre 2011-enero 2012, que encontraron tanto adultos como juveniles y paralarvas de calamar gigante ampliamente distribuidos en toda el área explorada, desde 4 hasta 16°S, tanto en aguas jurisdiccionales peruanas como en la alta mar

Between 2001 and 2008 the jumbo flying squid occupied a larger portion of the coastal area studied during these surveys. This was most noticeable during the summer months, when it had a wider and more dispersed distribution within the explored area, with peaks in the summers of 2001, 2003, 2004 and 2005. Then, as of summer 2009, the squid distribution was reduced to fewer dispersed and very dispersed concentration areas. The summer survey in 2015 had a different coverage: narrower and fragmented latitudinally and wider in longitude, covering areas further from the coast, since the observations were focused on the two major fishing areas of the artisanal squid fishing fleet, in the north and south, up to a distance of 200 nm from the coast.

The coastal areas occupied by jumbo flying squid during winter were also highly variable, with higher values in the winters of 2000, 2001 and 2004. Since the winter of 2008 there is a predominance of lower values, suggesting that the squid had a more oceanic winter distribution, outside the coastal area studied.

During the spring months the highest values of presence of *D. gigas* in the studied area were obtained in 2001, 2002 and 2003 and, from spring 2005, it also occupied a smaller portion of the studied area, with fewer concentrations, most of them of the dispersed and very dispersed type.

The location by distance from the coast of the centers of gravity of the indices of acoustic abundance by season and year between the summer of 1999 and the summer of 2015 also shows high variability, with a more coastal general distribution during the summer. During this season the centers of gravity of the observed concentrations were as close as 14 and 18 nm from the coast in the summers of 2002 and 2008 and no more than 50 nm from the coast in the other years, with the exception of 1999 and 2000 which were respectively 74 and 61 nm from the coast, which was closer to the outer edge of the explored area (Fig. 3). While except for a couple of winters in 2005 and 2008 and springs in 2004, 2011 and 2012, those centers of gravity have been beyond the 50 nm from the coast in both seasons.

Other Imarpe scientific research cruises with greater longitudinal coverage dedicated specifically to jumbo flying squid research confirm the wide distribution of this species off Peru. Such is the case of the cruises carried out with the R/V Kaiyo Maru in November-December 2007 and December 2011-January 2012, which found adults as well as juveniles and paralarvae of this species widely distributed throughout the explored area, from 4 to 16°S, both in Peruvian jurisdictional waters and

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 ISSN 0458-7766

adyacente hasta más de 330 mn de distancia de la costa (Sakai y Yamashiro 2013).

Los registros de las pesquerías peruanas tanto industrial como artesanal (Csirke *et al.* 2015, Arguelles *et al.* 2017, Mariátegui *et al.* 2018) confirman la gran abundancia y amplia distribución del calamar gigante en las aguas jurisdiccionales peruanas y en la alta mar adyacente (Figs. 4, 5).

La flota potera industrial que operó en aguas peruanas y en la alta mar adyacente entre 1991 y 2011 reportó capturas de calamar gigante a lo largo de toda la costa, especialmente dentro de las 150 mn de la costa, aunque se hicieron algunas capturas a mayor distancia, hasta 450 mn. Las mejores y más frecuentes áreas de pesca se ubicaron entre 30 y 90 mn en dos áreas generales (Fig.–4), una de Huarmey (10°S) al norte y otra de Callao (12°S) al sur. Durante esos años, las mejores concentraciones y los valores más altos de CPUE (más de 6 t por barco por día) de calamar gigante de la flota industrial se obtuvieron a 80 mn de la costa en verano, a 100 mn en otoño y a 130 mn en invierno y primavera. Esa flota industrial dejó de operar a partir de 2012 y desde entonces, todas las capturas de calamar gigante en aguas jurisdiccionales peruanas provienen de la flota artesanal.

La flota artesanal local comenzó a aumentar sus capturas de calamar gigante en forma sostenida desde 1999. Al principio, dada su limitada autonomía, las principales áreas de pesca de esa flota se encontraban dentro de las 40 mn y cerca de sus puertos base o lugares de desembarque, en dos áreas generales, una al norte de Bayóvar (05°50'S) y la otra al sur de Matarani (17°00'S) (Fig. 5).

Entre 1999 y 2008, la pesquería artesanal local de calamar gigante desarrolló rápidamente, con un aumento de más de seis veces en el número de embarcaciones y casi diez veces en sus capturas, que aumentaron de 56 mil t en 1999 a 533 mil t en 2008 (95,4% del total Perú). Durante los años siguientes, la distribución general de las principales áreas de pesca se extendió tanto hacia fuera como a lo largo de la costa y es así que hacia 2013, incluyó áreas al norte de Casma (09°30'S) y al sur de Atico (16°00'S) y en el 2015 y 2016 continuaron extendiéndose tanto hacia alta mar como a lo largo de la costa, aunque a un ritmo más lento que en años anteriores, abarcando áreas al norte de Supe (10°48'S), al sur de San Juan de Marcona (15°20'S), y frente al Callao (12°00'S).

Por otro lado, las capturas de flotas de otros países que operan en alta mar confirman la amplia distribución del calamar gigante en la alta mar

in the adjacent high seas up to more than 330 nm offshore (Sakai & Yamashiro 2013).

Records of both industrial and artisanal Peruvian fisheries (Csirke *et al.* 2015, Arguelles *et al.* 2017, Mariátegui *et al.* 2018) confirm the high abundance and wide distribution of jumbo flying squid in Peruvian jurisdictional waters and in the adjacent high seas (Figs. 4, 5).

The industrial jigging fleet that operated in Peruvian jurisdictional waters and the adjacent high seas between 1991 and 2011 reported catches of *D. gigas* along the entire coast, especially within 150 nm of the coast, although some catches were made over a longer distance, up to 450 nm. The best and most frequent fishing areas were located between 30 and 90 nm from the coast in two general areas (Fig. 4), one from Huarmey (10°S) to the north and the other from Callao (12°S) to the south. During those years, the best concentrations and the highest CPUE values (more than 6 t per vessel per day) of jumbo flying squid from the industrial fleet were obtained at 80 nm from the coast in summer, 100 nm in autumn and 130 nm in winter and spring. This industrial fleet ceased to operate as of 2012 and since then, all catches of this species in Peruvian jurisdictional waters have been taken by the artisanal fleet.

The local artisanal fleet began to steadily increase its catches of jumbo flying squid since 1999. At first, given their limited autonomy, the main fishing areas of this fleet were within 40 nm and close to their base ports or landing sites, in two general areas, one north of Bayovar (05°50'S) and the other south of Matarani (17°00'S) (Fig. 5).

Between 1999 and 2008, the local artisanal fishery for jumbo flying squid developed rapidly, with an increase of more than six times in the number of vessels and almost ten times in their catches, which increased from 56,000 t in 1999 to 533,000 t in 2008 (95.4% of the total for Peru). During the following years, the general distribution of the main fishing areas was extended both outwards and along the coast, and so it was that by 2013 it included areas north of Casma (09°30'S) and south of Atico (16°00'S), and in 2015 and 2016 continued to extend both offshore and along the coast, although at a slower rate than in previous years, covering areas north of Supe (10°48'S), south of San Juan de Marcona (15°20'S), and off Callao (12°00'S).

On the other hand, the catches of fleets of other countries operating on the high seas confirm the wide

adyacente a las aguas peruanas, como lo muestran las imágenes satelitales de la distribución de las diversas flotas que operaron frente al Perú observadas entre 2004 y 2015 por Paulino *et al.* (2017) y lo confirman las capturas realizadas durante el 2016 por la flota de China que opera en alta mar frente al Perú (Fig. 6) que, en esa zona captura calamar gigante desde 201 hasta 500 mn de distancia de la costa, con algunas capturas hasta las 900 mn. Se observa también cierta variabilidad estacional en la distribución latitudinal de las áreas de pesca de esa flota en alta mar, donde los índices de abundancia y los rendimientos tienden a ser más bajos que en las aguas jurisdiccionales peruanas.

distribution of jumbo flying squid in the high seas adjacent to Peruvian jurisdictional waters, as shown by satellite images of the distribution of the various fleets operating off Peru observed between 2004 and 2015 by Paulino *et al.* (2017) and is confirmed by the catches made during 2016 by the Chinese fleet operating on the high seas off Peru (Fig. 6), which catches jumbo flying squid from 201 to 500 nm off the coast in this area, with some catches up to 900 nm. Some seasonal variability is also observed in the latitudinal distribution of the fishing areas of this fleet on the high seas, where indices of abundance and yields tend to be lower than in Peruvian jurisdictional waters.

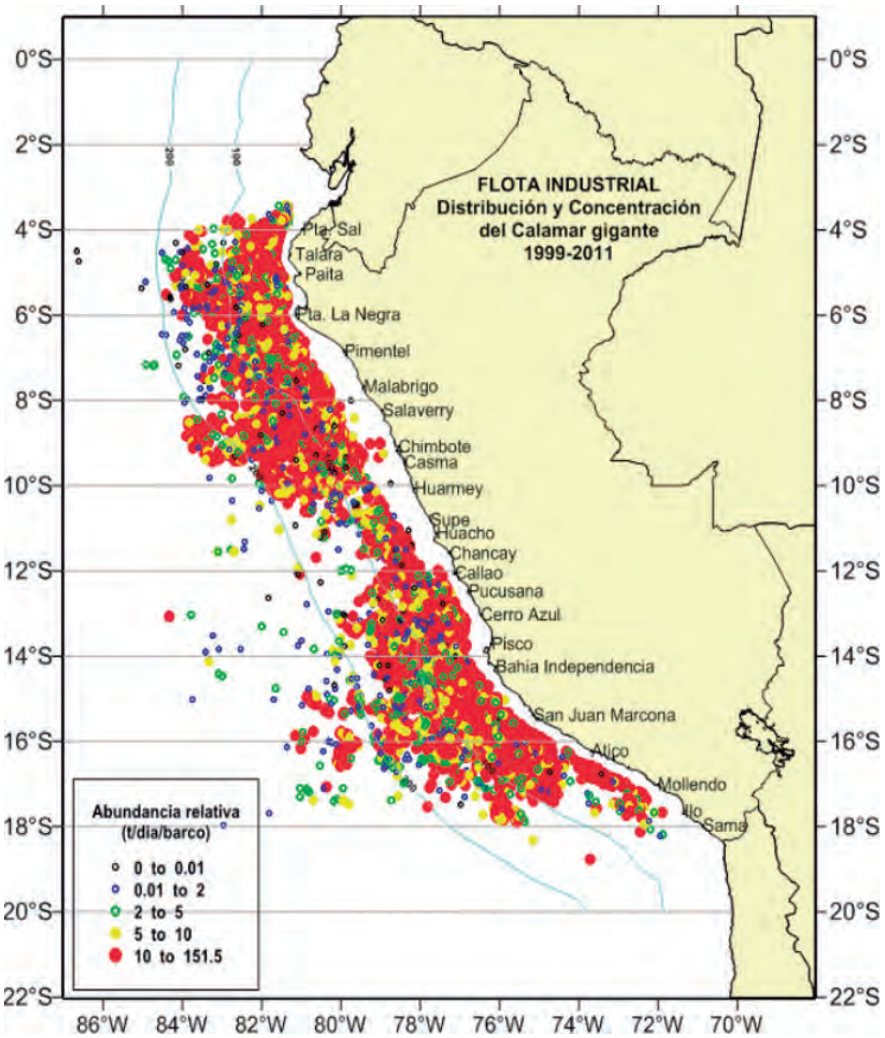

Figura 4.- Distribución general e índices de CPUE (t por barco-día) de los principales lugares de pesca de calamar gigante (*D. gigas*) de la flota potera industrial que operó frente a Perú entre 1999 y 2011 (Arguelles et al. 2017)

Figure 4. General distribution and CPUE index (t per vessel-day) of the main fishing sites of jumbo flying squid (*D. gigas*) by the industrial jigger fleet that operated off Peru between 1999 and 2011 (Arguelles et al. 2017)

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

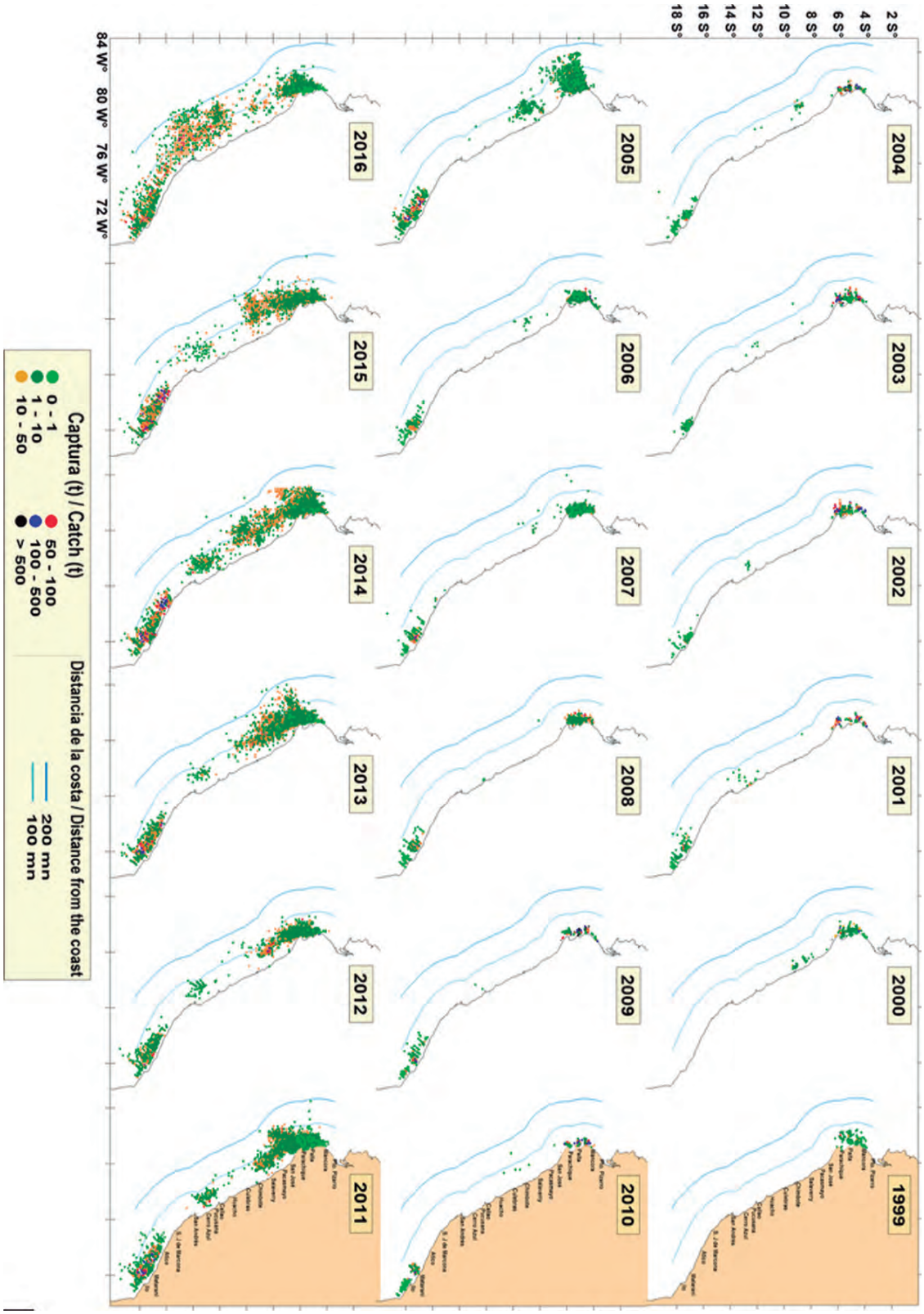

Figura 5.- Distribución geográfica de las áreas de pesca de calamar gigante (*D. gigas*) de la flota artesanal peruana anual. 1999 a 2016

Figure 5. Geographical distributions of the fishing grounds of jumbo flying squid (*D. gigas*) by the Peruvian artisanal fleet, by year. 1999 to 2016

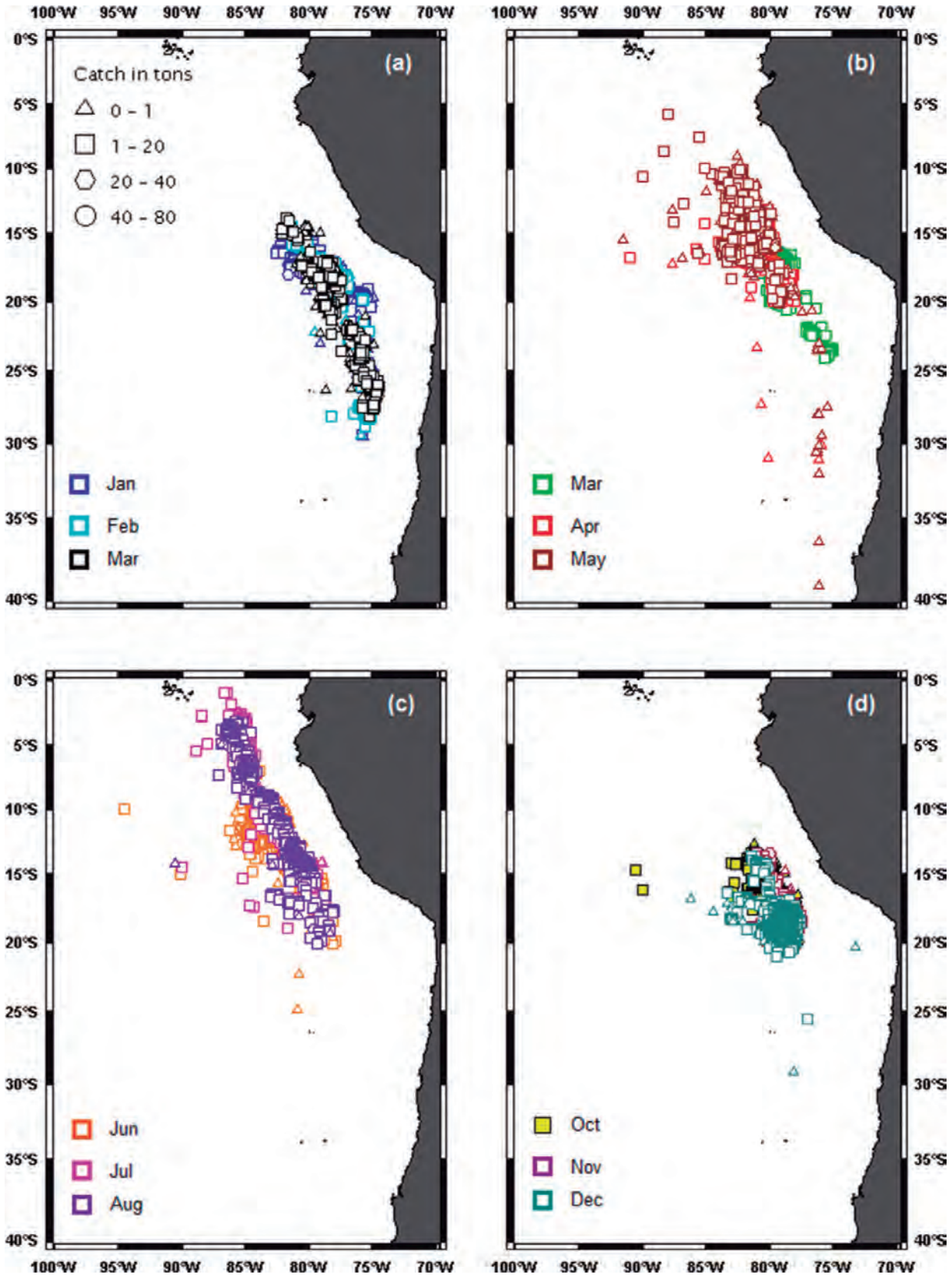

Figura 6.- Distribución geográfica estacional y mensual de las áreas de pesca de calamar gigante (*D. gigas*) de la flota de China durante el año 2016 (Li et al. 2017)

Figure 6. Seasonal and monthly geographical distribution of the jumbo flying squid (*D. gigas*) fishing areas of the Chinese fleet during 2016 (Li et al. 2017)

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 ISSN 0458-7766

4. MIGRACIONES

Las migraciones del calamar gigante pueden ser pasivas, como cuando los huevos, paralarvas y juveniles y algunas veces los adultos son transportados por las corrientes marinas, o activas cuando juveniles y adultos se desplazan por sus propios medios. Y esta especie es conocida por emprender amplias migraciones activas verticales y horizontales asociadas con sus hábitos alimenticios y reproductivos. Las migraciones verticales pueden abarcar desde la superficie hasta más de 800 m de profundidad y más en un ciclo diario (pudiendo superar los 1200 m de profundidad), mientras que se han registrado migraciones longitudinales (entre áreas costeras y oceánicas) y latitudinales a más largo plazo de varios cientos de millas, habiéndose registrado desplazamientos horizontales de hasta 100 mn en 7 días (Gilly *et al.* 2006), que equivale a una velocidad promedio de 1,1 km/h. Mientras que para desplazamientos de distancias y duración más breves se han registrado velocidades de 5 y hasta 25 km/h (Nesis 1983, Nigmatullin *et al.* 2001).

En el sistema norte de la Corriente de Perú se ha observado que el calamar gigante migra diariamente desde la superficie durante la noche hacia profundidades de 250 a 800 m y más durante el día, desplazándose a través de una amplia gradiente de temperaturas, salinidades y oxígeno disuelto mientras se alimenta de una variedad de especies mesopelágicas que también migran y se concentran cerca de la superficie durante la noche.

La amplitud de esta migración vertical diaria del calamar gigante ha sido registrada frente al Perú durante dos cruceros de investigación científica del Imarpe: el Crucero BIC José Olaya Balandra 0007-08 en el invierno del año 2000 y el Crucero BIC Kaiyo Maru 2011-2012 a principios del verano del 2012. Durante el primero de los nombrados, se realizó un perfil acústico e hidrográfico que recorrió desde 10 hasta 90 mn de distancia de la costa frente a Punta Sal (04°00'S) manteniendo un registro continuo de los trazos eco-acústicos y de la temperatura y salinidad del mar desde la superficie hasta 700 m de profundidad durante más de 11 horas (Imarpe 2000, 2000a). En ese perfil (Fig. 7) se registraron eco-trazos significativos de calamar gigante desde 20 hasta 650 m de profundidad en un rango de temperaturas de 7 a 21 °C y salinidades de 34,2 a 35,1 ups. El calamar se concentró entre 550 y 650 m de profundidad durante el día (en horas de la tarde, a 70-90 mn) en masas de agua con temperaturas de 7,0 °C y salinidades entre 34,20 y 34,45 ups. Luego, alrededor de la puesta del sol (entre 18:00 y 20:00 horas y a 60-75 mn de la costa) las agrupaciones de pota se concentraron en profundidades intermedias, ascendiendo de 600 a 120 metros de profundidad, pasando de temperaturas de

4. MIGRATIONS

Jumbo flying squid migrations can be passive, such as when eggs, paralarvae and juveniles, and sometimes adults are transported by marine currents, or active when juveniles and adults move on their own. And this species is known to undertake extensive vertical and horizontal active migrations associated with its feeding and reproductive habits. Vertical migrations can range from the surface to more than 800 m of depth and more in a daily cycle (being able to exceed 1200 m of depth), while longitudinal (between coastal and oceanic areas) and longer-term latitudinal migrations of several hundred miles have been recorded, with horizontal movements of up to 100 nm in 7 days (Gilly *et al.* 2006), equivalent to an average speed of 1.1 km/h. While for shorter distances and durations, speeds of 5 and up to 25 km/h have been recorded (Nesis 1983, Nigmatullin *et al.* 2001).

In the northern Peruvian Current system, the jumbo flying squid has been observed to migrate daily from the surface during the night to depths of 250 to 800 m and more during the day, moving through a wide gradient of temperatures, salinity and dissolved oxygen while feeding on a variety of mesopelagic species that also migrate and concentrate near the surface during the night.

The extent of this daily vertical migration of the jumbo flying squid has been recorded off Peru during two IMARPE scientific research cruises: the R/V José Olaya Balandra 0007-08 in the winter of 2000 and the R/V Kaiyo Maru 2011-2012 in early summer 2012. During the first one, an acoustic and hydrographic profile was carried out along a transect from 10 to 90 nm from the coast off Punta Sal (04°00'S), keeping a continuous record of the echo-acoustic traces and of the sea temperature and salinity from the surface to 700 m of depth for more than 11 hours (Imarpe 2000, 2000a). In this profile (Fig. 7) significant eco-traces of jumbo flying squid were recorded, from 20 to 650 m of depth, in a temperature range of 7 to 21 °C and salinity of 34.2 to 35.1 ups. Squids were concentrated between 550 and 650 m deep during the day (in the afternoon, at 70-90 nm from the coast) in water bodies with temperatures of 7.0 °C and salinity between 34.20 and 34.45 ups. Then, around sunset (between 18:00 and 20:00 hours and at 60-75 nm from the coast) the aggregations of squid concentrated in intermediate depths, rising from 600 to 120 meters deep, going from temperatures of 7.0 to 14.5 °C and salinities

7,0 a 14,5 °C y salinidades de 34,2 a 34,8 ups. Durante las horas nocturnas (19:00 a 03:00 horas, a 15-65 mn de distancia de la costa) sus concentraciones se encontraron por encima de 120 m de profundidad en masas de agua con temperaturas entre 15,0 °C y 21,0 °C y salinidades entre 34,8 y 35,1 ups.

of 34.2 to 34.8 ups. During the nighttime hours (19:00 to 03:00 hours, 15-65 nm from the coast), their concentrations were found above 120 m of depth in water bodies with temperatures between 15.0 °C and 21.0 °C and salinity between 34.8 and 35.1 ups.

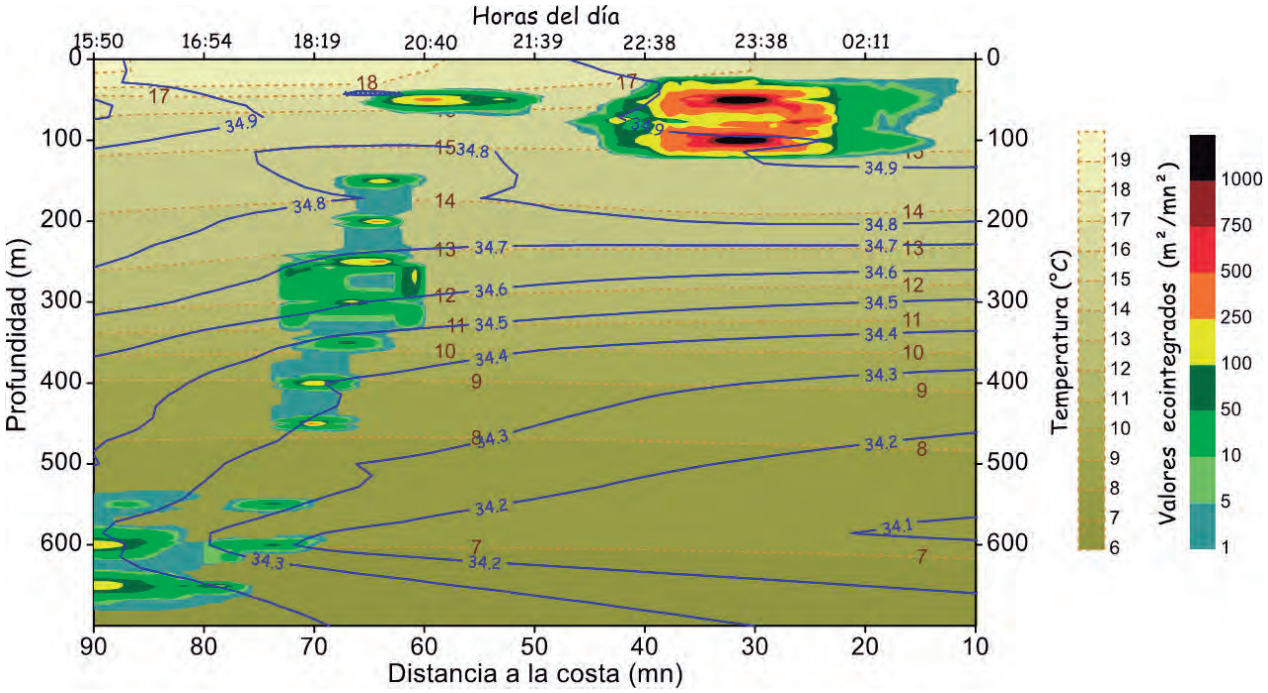

Figura 7.- Perfil acústico e hidrográfico frente a Punta Sal (04°00'S) observado durante el crucero de investigación BIC Olaya 0007-08 (invierno del año 2000) donde se muestran los valores ecointegrados (m2/mn2) de la abundancia y distribución vertical de calamar gigante (*D. gigas*) en relación con las horas del día y las isotermas (°C) e isohalinas, entre las 10 y 90 mn de distancia de la costa, los 0 y 700 m profundidad y las 15:50 y 03:30 horas del día (Imarpe 2000, 2000a)

Figure 7. Acoustic and hydrographic profile off Punta Sal (04°00'S) observed during the research survey R/V Olaya (winter of 2000) showing the ecointegrated values (m2/nm2) of the vertical distribution and abundance of jumbo flying squid (*D. gigas*) in relation to the time of day and the isotherms (°C) and isohalines at distances from 10 to 90 nm from the coast, depths between 0 and 700 m and time of day from 15:50 to 03:30 hours (Imarpe 2000, 2000a)

Durante el Crucero BIC Kaiyo Maru 2011-2012 de inicios del verano 2012, se realizó un experimento de marcación con transmisores acústicos y seguimiento por telemetría, registrándose, por alrededor de 48 horas, los desplazamientos horizontales y verticales de un calamar hembra de 48,5 cm de longitud del manto (LM) liberado a unas 270 mn de distancia de la costa frente a Huarmey (10°00'S) (Sakai y Yamashiro 2013). Durante ese experimento se verificó que el calamar marcado migró desde la superficie durante la noche a profundidades de hasta 899 y 888 m durante el día (Fig. 8), registrando desplazamientos horizontales que sumaron 70,9 mn durante las 48 horas que duró el experimento, lo que correspondería a una velocidad promedio de 45 m por minuto, equivalente a 2,7 km/h, y desplazamientos verticales con velocidades ascendentes y descendentes de 6,5 y 4,9 m por minuto, respectivamente.

During the R/V Kaiyo Maru 2011-2012 cruise in early summer 2012, a tagging experiment was conducted with acoustic transmitters and telemetry tracking, recording, for about 48 hours, the horizontal and vertical movements of a 48.5 cm mantle length (ML) female squid released about 270 nm from the coast off Huarmey (10°00'S) (Sakai & Yamashiro 2013). During this experiment, it was verified that the tagged squid migrated from the surface at night to maximum depths of 899 and 888 m during the day (Fig. 8), recording horizontal displacements of 70.9 nm during the 48 hours of the experiment, which would correspond to an average speed of 45 m per minute, equivalent to 2.7 km/h, and vertical displacements with ascending and descending velocities of 6.5 and 4.9 m per minute respectively.

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

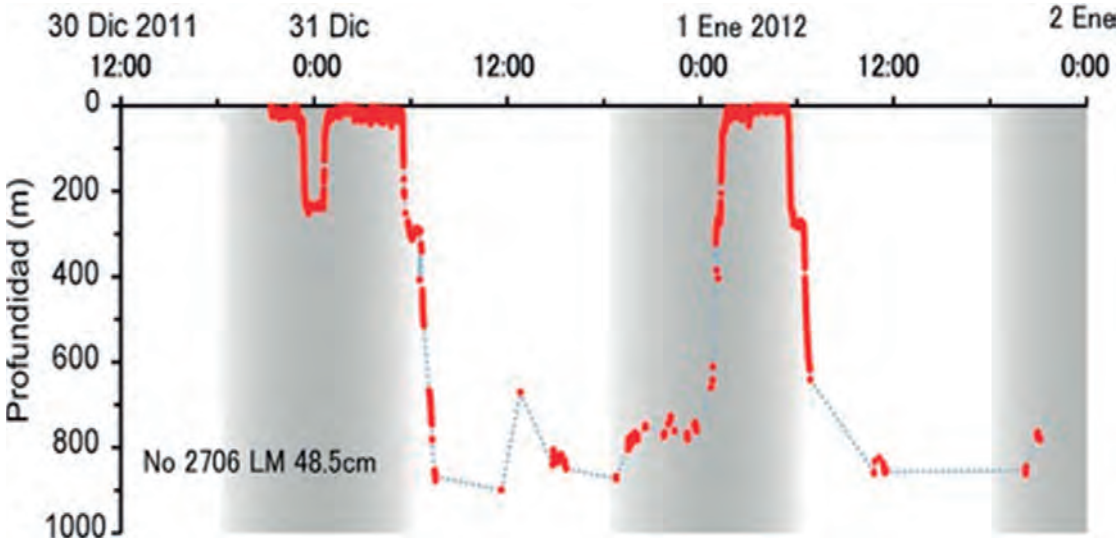

Figura 8.- Migración vertical de un calamar gigante (*D. gigas* hembra) observada durante un experimento de marcación y telemetría realizado del 30 de diciembre 2011 al 2 de enero 2012 a aproximadamente 270 mn de la costa frente a Huarmey (10°00'S) durante el crucero de investigación BIC Kaiyo Maru 2011-2012, realizado a lo largo de la costa peruana entre el 16 de diciembre 2011 y el 19 de enero de 2012 (Sakai y Yamashiro 2013)

Figure 8. Vertical migration of a female jumbo flying squid (*D. gigas*) observed during a tagging and telemetry experiment conducted from 30 December 2011 to 2 January 2012 at approximately 270 nm from the coast off Huarmey (10°00'S) during the research survey R/V Kaiyo Maru 2011-2012, conducted along the Peruvian coast from 16 December 2011 to 19 January 2012 (Sakai & Yamashiro 2013)

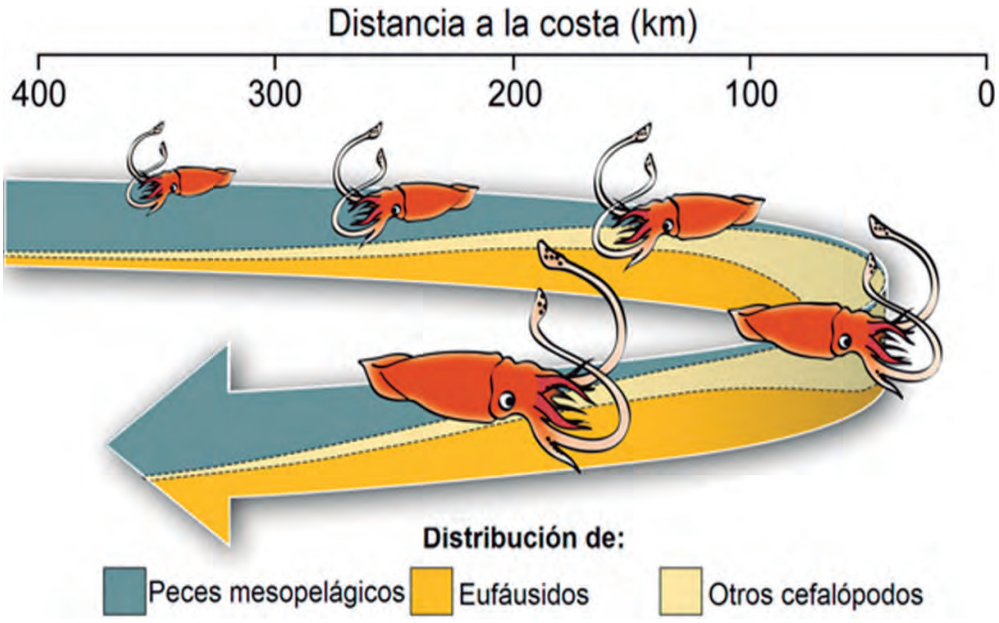

Figura 9.- Modelo conceptual de la distribución y migración oceánico-costera del calamar gigante (*D. gigas*) a lo largo de su ciclo ontogenético en relación con la distribución y abundancia proporcional de sus principales grupos de presas (peces mesopelágicos, eufáusidos y otros cefalópodos) (Alegre *et al*. 2014)

Figure 9. Conceptual model of the inshore-offshore distribution and migration of jumbo flying squid (*D. gigas*) along its ontogenetic cycle in relation to the distribution and proportional abundance of its main prey groups (mesopelagic fishes, euphausiids and other cephalopods) (Alegre *et al*. 2014)

Las mayores migraciones horizontales de alimentación del calamar gigante en aguas peruanas suelen observarse sobre todo durante verano y otoño, mientras que las migraciones reproductivas a fines del invierno y en primavera, con calamares que forman agregaciones grandes y densas que, como señalan Nesis (1983) y Nigmatullin *et al.* (2001), se pueden mover a velocidades de 5 a 25 km/h. Sin embargo, se ha podido determinar que la distancia de estas migraciones horizontales puede variar mucho entre individuos de la misma cohorte, lo que podría reflejar la alta plasticidad de la especie para adaptarse a condiciones ambientales cambiantes (Lorrain *et al.* 2011).

Aunque se le describe como una especie migratoria, mediante el análisis de isótopos de carbono en el borde dorsal anterior del manto Argüelles *et al.* (2012) mostraron que frente al Perú, el calamar gigante se suele comportar por breves períodos de tiempo como una especie residente, permaneciendo por varias semanas en algunas áreas de alimentación, probablemente mientras el suministro de presas se mantiene alto. Sin embargo, también confirmaron que a lo largo de su vida, realiza amplias migraciones ontogénicas de la zona oceánica hacia la zona costera y viceversa, con los juveniles más jóvenes que se distribuyen principalmente en aguas oceánicas entre 200 y 400 mn de la costa, desde donde migran hacia la zona costera y, a medida que maduran sexualmente, regresan mar adentro, hacia la parte exterior del borde de la plataforma y el talud continental, como se representa esquemáticamente también en relación con sus presas más frecuentes en la figura 9.

5. ECOLOGÍA TRÓFICA

El calamar gigante juega un papel importante en el ecosistema marino peruano como presa y como depredador. Como presa representa un componente importante en la dieta de los cachalotes en el Pacífico sudoriental (Vinatea 1965, Clarke *et al.* 1998), similar al papel que desempeña en el Pacífico nororiental (Ruiz-Cooley *et al.* 2004). Como depredador tiene un amplio espectro alimentario (Shchetinnikov 1989, Nigmatullin *et al.* 2001) que incluye invertebrados del macro-zooplancton, peces y cefalópodos, con predominio de macro-zooplancton y peces pequeños en la dieta de juveniles y predominio de peces y cefalópodos en la dieta de adultos. Los estudios del Imarpe realizados entre 2004 y 2011 por Alegre *et al.* (2014), que se han ampliado hasta 2017 para este artículo, confirman que el calamar gigante en el sistema norte de la Corriente de Perú consume altos porcentajes en peso de peces mesopelágicos, como *Vinciguerria lucetia, Lampanyctus* spp., *Myctophum nitidulum*, *M. aurolaternatum* y *Diogenichthys*

The largest horizontal feeding migrations of jumbo flying squid in Peruvian jurisdictional waters are mostly observed during summer and autumn, while breeding migrations are observed in late winter and spring, with squid forming large, dense aggregations that, as noted by Nesis (1983) and Nigmatullin *et al.* (2001), can move at speeds from 5 to 25 km/h. However, it has been determined that the distance of these horizontal migrations can vary greatly between individuals of the same cohort, which could reflect the high plasticity of the species to adapt to changing environmental conditions (Lorrain *et al.* 2011).

Although it is described as a migratory species, through the analysis of carbon isotopes in the anterior dorsal edge of the mantle, Argüelles *et al.* (2012) showed that, in Peru, jumbo flying squid usually behave for brief periods of time as a resident species, remaining for several weeks in some feeding areas, probably while the supply of prey remains high. But they also confirmed that throughout their lives, they make extensive ontogenetic migrations from the oceanic zone to the coastal zone and vice versa, with younger juveniles distributed mainly in oceanic waters between 200 and 400 nm from the coast, from where they migrate to the coastal zone, and, as they mature sexually, they return to the deep sea, to the outer edge of the shelf and the continental slope, as shown schematically also in relation to their most frequent preys in Figure 9.

5. TROPHIC ECOLOGY

The jumbo flying squid plays an important role in the Peruvian marine ecosystem as prey and as predator. As prey, it represents an important component in the diet of sperm whales in the Southeastern Pacific (Vinatea 1965, Clarke *et al.* 1998), similar to its role in the Northeastern Pacific (Ruiz-Cooley *et al.* 2004). As a predator, it has a wide food spectrum (Shchetinnikov 1989, Nigmatullin *et al.* 2001) that includes macro-zooplankton invertebrates, fish and cephalopods, with a predominance of macro-zooplankton and small fish in the diet of juveniles and a predominance of fish and cephalopods in the diet of adults. Imarpe studies conducted between 2004 and 2011 by Alegre *et al.* (2014), which have been extended to 2017 for this article, confirm that jumbo flying squid in the northern Peruvian Current system consume high percentages by weight of mesopelagic fish, such as *Vinciguerria lucetia, Lampanyctus* spp., *Myctophum nitidulum*, *M. aurolaternatum* and *Diogenichthys laternatus*, as well as cephalopods, including their own species (cannibalism), the squid *Abraliopsis*

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

laternatus; así como cefalópodos, incluyendo a su propia especie (canibalismo), el calamar *Abraliopsis affinis*, el nautilus *Argonauta* spp., varias especies de *Loliginidae* y, otros invertebrados, como eufáusidos y la múnida *Pleuroncodes monodon* (Fig. 10). Estudios similares para el Pacífico nororiental (Markaida y Sosa-Nishizaki 2003, Markaida 2006) muestran similitudes con la dieta del calamar gigante en el Pacífico sudoriental, con cierto predominio de peces mesopelágicos en el Pacífico sudoriental.

Los estudios del Imarpe muestran que en el período 2004-2017, de un total de 67 grupos de presas identificadas, las de mayor porcentaje promedio en peso para todo el período fueron los cefalópodos con 42,33%, incluyendo a sus congéneres (14,50%), peces mesopelágicos con 25,43%, entre los cuales destacan *Vinciguerria lucetia* (13,05%) y los Myctophidae *Lampanyctus* sp. (4,63%), *Myctophum* spp. (2,46%) y otros Myctophidae (5,29%). Otros componentes importantes de la dieta del calamar gigante son la múnida (*Pleuroncodes monodon*) y los Euphausiidae, que en promedio representaron respectivamente el 5,04% y 4,39% en peso del contenido estomacal.

affinis, the nautilus *Argonauta* spp., several species of *Loliginidae*, and other invertebrates such as euphausidae and the squat lobster *Pleuroncodes monodon* (Fig.—10). Similar studies for the Northeastern Pacific (Markaida & Sosa-Nishizaki 2003, Markaida 2006) show similarities with the diet of the jumbo flying squid in the Southeastern Pacific, with some predominance of mesopelagic fish in the Southeastern Pacific.

Imarpe studies show that in the period 2004-2017, of a total of 67 groups of identified prey, the highest average percentage by weight for the entire period were cephalopods with 42.33%, including their congeners (14.50%), and mesopelagic fish with 25.43%, among which were *Vinciguerria lucetia* (13.05%) and the Myctophidae *Lampanyctus* sp. (4.63%), *Myctophum* spp. (2.46%) and other Myctophidae (5.29%). Other important components of the diet of the jumbo flying squid are the squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) and the Euphausiidae, which on average represented 5.04% and 4.39% respectively by weight of stomach contents.

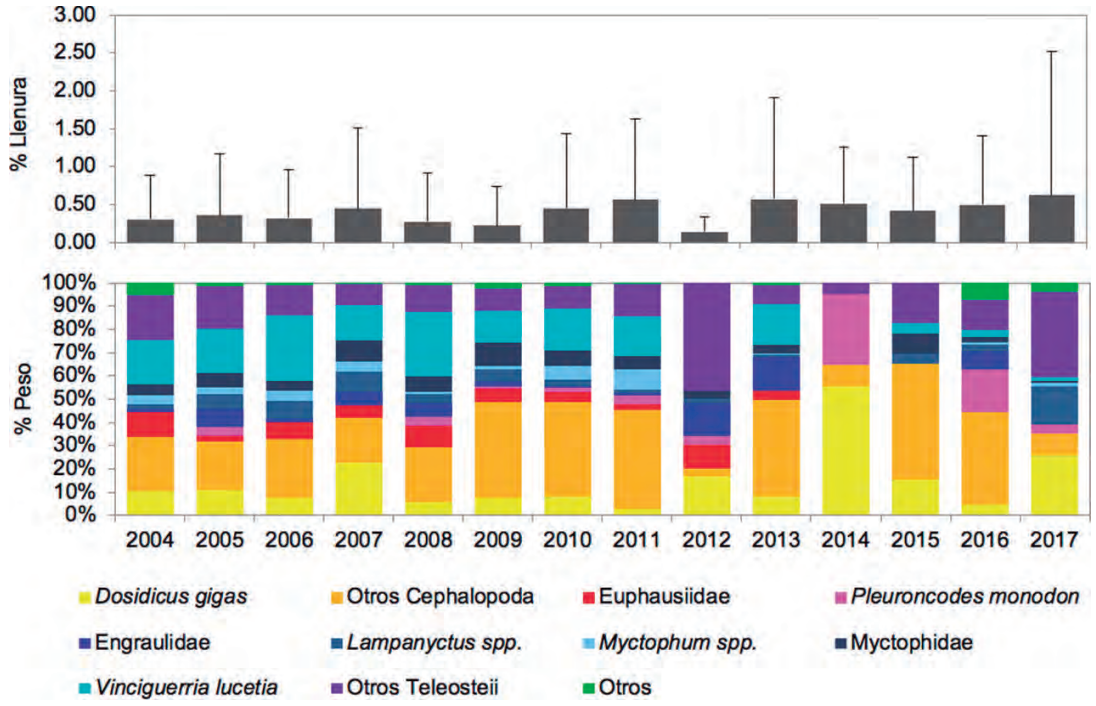

Figura 10.- Grado de llenura y peso porcentual por años de las principales presas en el contenido estomacal del calamar gigante (*D. gigas*) capturado frente a las costas del Perú entre 2004 y 2017

Figure 10. Degree of fullness and percentage weight by year of the main prey in the stomach contents of jumbo flying squid (*D. gigas*) captured off the Peruvian coast between 2004 and 2017

Las especies de interés comercial como anchoveta (*E. ringens*) y merluza *Merluccius gayi* (Guichenot, 1848) se encontraron como presas con porcentajes bajos en peso (con promedios para todo el período del 4,44% y 0,20% respectivamente). La baja incidencia de estas especies frente a Perú, contrasta con el alto consumo de merluza (*M. gayi*) en aguas del centro-sur de Chile observado por Ulloa *et al.* (2006), que según Ibáñez *et al.* (2008) podría deberse a un sesgo metodológico causado por el tipo de arte de pesca utilizado. En efecto, las observaciones de Ulloa *et al.* (2006) se hicieron sobre calamares capturados durante pescas con red de arrastre dirigidas a la captura de merluza y se ha observado que en áreas donde estas especies coexisten suele encontrarse una incidencia anormalmente alta de merluza en el contenido estomacal del calamar gigante cuando las muestras provienen de esas capturas, o de anchoveta si las muestras provienen de las capturas realizadas durante la pesquería de anchoveta con red de cerco. Ello debido a la agresividad y voracidad que caracteriza al calamar gigante, que en lugar de huir lo lleva a atacar e ingerir cualquier otro animal que se encuentre en alta concentración dentro o en proximidad del aparejo de pesca con el que ellos mismos terminan siendo capturados.

Las muestras de calamar gigante examinadas como parte del estudio de Imarpe en Alegre *et al.* (2014) provinieron todas de capturas realizadas con poteras durante la pesquería de la flota potera industrial que operó en el Perú entre 2004 y 2011 y, a partir de 2012 los estómagos analizados procedieron de ejemplares capturados con poteras manuales por la flota artesanal y muestreados como parte del monitoreo de esta pesquería que realiza el Imarpe. Al usar muestras tomadas de capturas hechas con poteras, se evitó la primera fuente de sesgo descrita por Ibáñez *et al.* (2008). Además, con el fin de estimar adecuadamente el canibalismo, en los estudios del Imarpe se descartaron los calamares frescos del contenido estomacal de los calamares examinados, ya que este consumo reciente habría sido influenciado por el efecto de atracción y concentración del método de captura o muestreo utilizado, consistente en poteras con luces empleadas precisamente para atraer y concentrar el calamar.

Alegre *et al.* (2014) encontraron que la composición en peso de la dieta del calamar gigante capturado por la flota potera industrial entre 2004 y 2011 varió con la talla de los ejemplares capturados, observándose mayor consumo de cefalópodos a tallas mayores. Los cefalópodos en general (incluyendo el calamar gigante) representaron el 24,3% en peso de la dieta de los calamares gigantes más pequeños (LM < 40 cm), mientras que en los más grandes (LM > 80 cm) aumentó al 43,2%. El porcentaje de Euphausiidae también presentó cambios significativos con el tamaño del calamar gigante, ya que representó el

Species of commercial interest, such as anchoveta (*E. ringens*) and South Pacific hake *Merluccius gayi* (Guichenot, 1848), were found to be prey with low percentages by weight (averages over the entire period of 4.44% and 0.20% respectively). The low incidence of these species off Peru contrasts with the high consumption of South Pacific hake (*M. gayi*) in waters of central-southern Chile observed by Ulloa *et al.* (2006), which, according to Ibáñez *et al.* (2008), could be due to a methodological bias caused by the type of fishing gear used. In fact, observations by Ulloa *et al.* (2006) were made on squid caught during trawl fisheries targeting South Pacific hake and it has been observed that in areas where these species coexist there is often an abnormally high incidence of *M. gayi* in the stomach contents of jumbo flying squid when the samples are taken from these catches, or of anchoveta if the samples are taken from catches taken during the anchoveta purse-seine fishery. This is due to the aggressiveness and voracity that characterizes the jumbo flying squid, which instead of trying to escape leads it to attack and ingest any other animal that is in high concentration in or near the fishing gear with which they themselves end up being caught.

The samples of jumbo flying squid examined as part of the Imarpe study in Alegre *et al.* (2014) all came from catches made with jiggers during the fishery of the industrial jigging fleet that operated in Peru between 2004 and 2011 and, from 2012 onwards, the stomachs analyzed came from specimens caught with manual jiggers by the artisanal fleet and sampled as part of the Imarpe monitoring of this fishery. By using samples taken from catches made with jiggers, the first source of bias described by Ibáñez *et al.* (2008) was avoided. In addition, in order to adequately estimate cannibalism, Imarpe studies discarded fresh squid from the stomach contents of the squid examined, as this recent consumption would have been influenced by the attraction and concentration effect of the capture or sampling method used, consisting of jiggers with lights used precisely to attract and concentrate the squid.

Alegre *et al.* (2014) found that the diet composition by weight of the jumbo flying squid caught by the industrial jigging fleet between 2004 and 2011 varied with the size of the squid caught, with higher consumption of cephalopods at larger sizes. Cephalopods in general (including jumbo flying squid) accounted for 24.3% by weight of the diet of the smallest specimens (ML < 40 cm), while in the larger ones (ML > 80 cm) it increased to 43.2%. The percentage of Euphausiidae also showed significant changes with the size of the jumbo flying squid, as it represented 6.0% of the consumption by weight in smaller specimens (ML < 40 cm), decreased to 3.5% in slightly larger specimens (ML between

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 ISSN 0458-7766

6,0% del consumo en peso en calamares gigantes más pequeños (LM < 40 cm), se redujo a 3,5% en ejemplares un poco más grandes (LM entre 40 y 60 cm) aumentó a 8,4% en calamares gigantes con LM entre 60 y 80 cm y alcanzó el 12,4% en calamares gigantes con LM mayor de 80 cm. Por otro lado, con el aumento en el tamaño del manto (de menos de 40 cm a más de 80 cm) se observó una notoria disminución en el consumo de *V. lucetia* (de 21,0% a 5,6%) y de *Myctophum* spp. (de 7,2% a 1,3%), mientras que el canibalismo aumentó (de 3,7% a 13,5%). No se encontró una clara tendencia estacional en la composición en peso de la dieta del calamar gigante, excepto por el aumento significativo (a 32%) en el consumo de *V. lucetia* y la disminución de Cephalopoda (a 26%), Euphausiidae (a 2,8%) y Teleosteii (a 9,3%) en primavera, mientras que en verano el consumo de Euphausiidae llegó a su máximo (10%), *V. lucetia* a su nivel más bajo (13,7%) y la presencia de anchoveta (*E. ringens*) fue muy escasa (0,4%).

Durante el año 2016, que se caracterizó por la presencia de un evento El Niño, la composición de las presas en la dieta del calamar gigante presentó variaciones estacionales sobre todo en la zona norte, encontrándose que destacaron *V. lucetia,* otros cefalópodos y la múnida *P. monodon* en otoño; otros cefalópodos y mictófidos en invierno y la múnida *P. monodon*, cefalópodos y engráulidos (*Cetengraulis mysticetus* (Günther)) en primavera. En el sur, la dieta estuvo compuesta principalmente por múnida *P. monodon* y otros cefalópodos en otoño; cefalópodos de la familia Chiroteuthidae, *P. monodon* y *Argonauta* spp. en invierno. Cabe destacar que durante el verano 2017, en la zona norte, la dieta del calamar gigante se caracterizó por el alto grado de canibalismo (P= 70%), además del consumo de peces indeterminados y mictófidos (Cisneros y Tafur 2017).

Alegre *et al.* (2014) también dan cuenta que la composición de la dieta del calamar gigante varió significativamente con la distancia del borde de la plataforma continental, con una ligera disminución en el consumo de Euphausiidae y una más marcada disminución en el porcentaje en peso de otros Cephalopoda, que disminuyó del 36,3% dentro de los 50 km a 26,8% a distancias mayores de 130 km, mientras que el consumo de *V. lucetia* aumentó de 13,8% dentro de los 50 km a 24,2% más allá de 130 km. La composición de la dieta también varió con las anomalías de la temperatura superficial del mar (ATSM), con un aumento en el consumo porcentual de *V. lucetia* (del 15,0% al 28,6%) en ATSM negativas intermedias (-1,49 a -0,50°C) y una disminución en el canibalismo (de 11,0% a 6,6%) al pasar de valores negativos a valores positivos de la ATSM.

Con base en estas observaciones Alegre *et al.* (2014) describen hipotéticamente la distribución general y la migración trófica ontogenética del calamar gigante mediante el modelo conceptual gráfico simplificado

40 and 60 cm), increased to 8.4% in jumbo flying squids with ML between 60 and 80 cm and reached 12.4% in squids with ML greater than 80 cm. On the other hand, with the increase in the mantle size (from less than 40 cm to more than 80 cm), there was a notable decrease in the consumption of *V. lucetia* (from 21.0% to 5.6%) and *Myctophum* spp. (from 7.2% to 1.3%), while cannibalism increased (from 3.7% to 13.5%). There was no clear seasonal trend in the dietary composition of jumbo flying squid by weight, except for the significant increase in the consumption (to 32%) of *V. lucetia* and the decrease in Cephalopoda (to 26%), Euphausiidae (to 2.8%) and Teleosteii (to 9.3%) in spring, while in summer consumption of Euphausiidae peaked (10%), *V. lucetia* was at its lowest level (13.7%) and the presence of anchoveta (*E. ringens*) was very low (0.4%).

During the year 2016, which was characterized by the presence of an El Niño event, the prey composition in the diet of the jumbo flying squid presented seasonal variations, especially in the northern zone, the most noticeable being *V. lucetia,* other cephalopods and the squat lobster *P. monodon* in autumn; other cephalopods and myctophids in winter and the squat lobster *P. monodon*, cephalopods and Engraulidae (*Cetengraulis mysticetus* (Günther)) in spring. In the south, the diet consisted mainly of squat lobster *P. monodon* and other cephalopods in autumn, and cephalopods of the Chiroteuthidae family, *P. monodon* and *Argonauta* spp. in winter. It should be noted that during the summer 2017, in the northern area, the diet of the jumbo flying squid was characterized by the high degree of cannibalism (P = 70%), in addition to the consumption of undetermined fish and myctophids (Cisneros & Tafur 2017).

Alegre *et al.* (2014) also report that the diet composition of jumbo flying squid varied significantly with the distance from the edge of the continental shelf, with a slight decrease in the consumption of Euphausiidae and a more marked decrease in the percentage by weight of other Cephalopoda, which decreased from 36.3% within 50 km to 26.8% at distances greater than 130 km, while the consumption of *V. lucetia* increased from 13.8% within 50 km to 24.2% beyond 130 km. Diet composition also varies with sea surface temperature anomalies (SSTA), with an increase in percentage consumption of *V. lucetia* (from 15.0% to 28.6%) in intermediate negative SSTA (-1.49 to -0.50 °C) and a decrease in cannibalism (from 11.0% to 6.6%) from negative to positive SSTA values.

Based on these observations, Alegre *et al.* (2014) hypothetically describe the general distribution and ontogenetic trophic migration of the jumbo flying squid using the simplified graphical conceptual

en la figura. 9, en la que se muestra que los calamares gigantes más pequeños (LM <40 cm) tienen una distribución alejada de la costa, más allá del talud continental, donde se alimentan principalmente de peces mesopelágicos como *V. lucetia* y *Myctophum* spp. A medida que crecen, por un tiempo se desplazan hacia áreas más cercanas a la costa, donde aumentan su consumo de cefalópodos. Para luego alejarse de la costa, hacia el borde de la plataforma continental, pero sin alcanzar la distribución oceánica de los más pequeños, donde aumentan su consumo de cefalópodos (incluido el canibalismo) y Euphausiidae (Lorrain *et al.* 2011, Argüelles *et al.* 2012, Alegre *et al.* 2014).

En principio, dada su forma y tamaño pequeño, los Euphausiidae podrían no parecer una presa atractiva para un predador tan agresivo como el calamar gigante. Sin embargo, su ingesta aumenta significativamente cuando el calamar gigante se encuentra sobre el borde de la plataforma continental, debido seguramente a la mayor abundancia, fácil disponibilidad y alto valor energético de esa pequeña presa. Se ha observado que por lo general el calamar gigante no ocupa las aguas más costeras, donde se concentra la mayor parte de la biomasa de anchoveta, lo que explica el bajo consumo de esta especie. Contrario a lo que ocurre en California (Field *et al.* 2013) en Perú el calamar gigante rara vez entra en aguas costeras donde la saturación de oxígeno es muy baja, ya que, aunque puede vivir en aguas hipóxicas profundas durante el día, en la noche necesita aguas normóxicas para recuperarse (Seibel 2013). Esto limita la co-ocurrencia y la posible interacción predador-presa de esas dos especies a aquellas ocasiones en las que hay una intrusión de aguas oceánicas hacia la costa.

6. REPRODUCCIÓN

Perea *et al.* (2018) contrastaron las características macroscópicas y microscópicas del tejido gonadal del calamar gigante capturado frente al Perú, y establecieron una escala de madurez gonadal basada en la descripción del desarrollo ovocitario y espermatogénico que consta de cuatro fases para hembras (I-inmaduro, II-en maduración, III-maduro y IV-en desove) y tres fases para machos (I-inmaduro, II-en maduración y III-maduro). En las muestras analizadas (colectadas en octubre y noviembre del año 2000) encontraron alta frecuencia de ejemplares inmaduros (fase I) y es de destacar que entre estos se encontraron algunas hembras de gran tamaño con el ovario grande, pero sin señas de madurez (en fase I-inmaduro), por lo que se deduce que estos ejemplares inmaduros de gran tamaño podrían pertenecer al grupo o subunidad poblacional de calamares gigantes de tallas más grandes descrito por Nesis (1983), Nigmatullin *et al.* (2001), Arkhipkin *et al.* (2015), Argüelles *et al.* (2001, 2008, 2017), Tafur *et al*. (2001), Tafur y Rabí (1997) y Tafur *et al.* (2018).

model in the Figure 9, which shows that the smaller specimens (ML <40 cm) are distributed farther from the coast, beyond the continental slope, where they feed mainly on mesopelagic fish such as *V. lucetia* and *Myctophum spp.* As they grow, they temporarily move closer to the coast, where they increase their consumption of cephalopods. Then, they move away from the coast, towards the edge of the continental shelf, but without reaching the oceanic distribution of the smaller ones, where they increase their consumption of cephalopods (including cannibalism) and Euphausiidae (Lorrain *et al.* 2011, Argüelles *et al.* 2012, Alegre *et al.* 2014).

At first, given their shape and small size, Euphausiidae may not appear to be an attractive prey for a predator as aggressive as jumbo flying squid. However, its intake increases significantly when *D. gigas* is on the edge of the continental shelf, probably due to the greater abundance, easy availability and high energy value of this small prey. It has been observed that the jumbo flying squid generally does not occupy the more coastal waters, where most of the biomass of anchoveta is concentrated, which explains the low consumption of this species. Contrary to California (Field *et al.* 2013), in Peru, jumbo flying squid rarely enter coastal waters where oxygen saturation is very low, because, although they may live in deep hypoxic waters during the day, at night they need to recover in normoxic waters (Seibel 2013). This limits the co-occurrence and possible predator-prey interaction of these two species to those occasions when there is an intrusion of oceanic waters towards the coast.

6. REPRODUCTION

Perea *et al.* (2018) compared the macroscopic and microscopic characteristics of the gonadal tissue of the jumbo flying squid captured off Peru, and established a gonadal maturity scale based on the description of oocyte and spermatogenic development, which consists of four phases for females (I-immature, II-maturing, III-mature and IV-spawning) and three phases for males (I-imature, II-maturing and III-mature). In the samples analyzed (collected in October and November 2000), they found a high frequency of immature specimens (phase I), and it should be noted that among these there were some large females with large ovaries, but no signs of maturity (in phase I-immature), so it is inferred that these large, immature specimens could belong to the group or subunit of large-sized jumbo flying squids, as described by Nesis (1983), Nigmatullin *et al.* (2001), Arkhipkin *et al.* (2015), Argu◎elles *et al.* (2001, 2008, 2017), Tafur *et al*. (2001), Tafur & Rabí (1997) and Tafur *et al.* (2018).

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

En su estudio, Perea *et al.* (2018) también destacan la presencia de hembras con ovarios parcialmente desovados, con folículos post-ovulatorios y ovocitos en varias etapas de desarrollo, pero sin ovocitos atrésicos. Ello justifica que no consideren la categoría de ovarios desovados en su escala macroscópica y además indicaría que *D. gigas* es un reproductor con desove monocíclico, capaz de desovar más de una vez de forma continua y que sus ovocitos en fase de máximo desarrollo serían reclutados en el oviducto para el posterior desove, sin regeneración del ovario.

Por otro lado, Sakai *et al.* (2018) observaron las primeras fases del desarrollo embrionario del calamar gigante en condiciones controladas y determinaron que a 20 °C los huevos eclosionaron 6,5 días después del desove.

El calamar gigante desova frente a toda la costa peruana. Donde, con cierta variabilidad interanual en su distribución longitudinal y latitudinal, se han observado grupos principales de calamares maduros y desovantes desde 20 hasta más de 300 mn de distancia de la costa, tanto en la zona norte como centro y sur, mientras que las paralarvas siguieron un patrón de distribución similar, pero en áreas más amplias (Tafur *et al.* 2001, Fisheries Agency of Japan 2009, Sakai y Yamashiro 2013, Imarpe 2015).

Los diversos índices reproductivos del calamar gigante monitoreados por Imarpe incluyen el índice gonadosomático (IGS) y el índice de la glándula nidamental (IGN) en hembras, el índice de complejo espermatofórico (SCI) en machos y el índice de actividad reproductiva (AR) o fracción de ejemplares maduros y desovantes en machos y hembras. Tafur *et al.* (2018) analizan la variación mensual de todos estos índices desde 1989 hasta 2016 y muestran que frente al Perú el calamar gigante mantiene cierta actividad reproductiva durante todo el año, con un período principal de desove en primavera-verano, con valores máximos entre octubre y enero, encontrando además un pico secundario en invierno, entre julio y agosto, coincidiendo con lo encontrado por otros autores (Nesis 1970, 1983; Tafur y Rabí 1997, Tafur *et al*. 2001, Tafur y Argüelles 2010, Tafur *et al.* 2016, Yatsu *et al*. 1999).

Al analizar el proceso reproductivo y la variabilidad de las posibles tallas de primera madurez Tafur *et al.* (2018) identifican al menos dos grupos de tallas de madurez o posibles subunidades poblacionales de calamar gigante. Para toda la serie de 1989 a 2016 habría un grupo de ejemplares más pequeños, con talla o longitud media del manto a la primera madurez (LM_{50}) estimada de 201 mm (con estimados anuales entre 91 y 336 mm) en machos y de 306 mm (con estimados anuales entre 186 y 447 mm) en hembras. Y otro grupo de ejemplares más grandes, con LM_{50}

In their study, Perea *et al.* (2018) also highlight the presence of females with partially spawned ovaries, with post-ovulatory follicles and oocytes in various stages of development, but without atretic oocytes. This justifies not considering the category of spawned ovaries in its macroscopic scale and further indicates that *D. gigas* is a breeder with monocyclic spawning, capable of spawning more than once continuously and that its oocytes in their maximum development phase would be recruited in the oviduct for subsequent spawning, without regeneration of the ovary.

Furthermore, Sakai *et al.* (2018) observed the early stages of embryonic development of jumbo flying squid under controlled conditions and determined that at 20 °C the eggs hatched 6.5 days after spawning.

The jumbo flying squid spawns off the entire Peruvian coast, where, with some inter-annual variability in their longitudinal and latitudinal distribution, main groups of mature and spawning squid have been observed from 20 to more than 300 nm from the coast, both in the northern, central and southern areas, while the paralarvae followed a similar distribution pattern, but in larger areas (Tafur *et al.* 2001, Fisheries Agency of Japan 2009, Sakai & Yamashiro 2013, Imarpe 2015).

The various reproductive indices of the jumbo flying squid monitored by IMARPE include the gonadosomatic index (GSI) and nidamental gland index (NGI) in females, the spermatophoric complex index (SCI) in males, and the reproductive activity index (RA) or fraction of mature and spawning individuals in males and females. Tafur *et al.* (2018) analyzed the monthly variation of all these indices from 1989 to 2016 and showed that off Peru the jumbo flying squid maintains some reproductive activity throughout the year, with a main spawning period in spring-summer, with maximum values between October and January, and a secondary peak in winter, between July and August, coinciding with what other authors have found (Nesis 1970, 1983; Tafur & Rabí 1997, Tafur *et al*. 2001, Tafur & Argüelles 2010, Tafur *et al.* 2016, Yatsu *et al*. 1999).

Tafur *et al.* (2018) identify at least two groups of maturity sizes or possible population subunits of jumbo flying squid when analyzing the reproductive process and the variability of possible sizes at first maturity. For the whole series from 1989 to 2016 there was a group of smaller specimens, with an estimated average mantle size or length at first maturity (LM_{50}) of 201 mm (with annual estimates between 91 and 336 mm) in males and 306 mm (with annual estimates between 186 and 447 mm)

media para toda la serie de 514 mm (y estimados anuales entre 301 y 548 mm) en machos y de 642 mm (y estimados anuales entre 500 y 801 mm) en hembras. Destacan que ambos grupos se han venido observando con gran variabilidad en aguas peruanas durante todo el período, pero el grupo de ejemplares más pequeños fue claramente el grupo dominante entre 1989 y 2000, mientras que el grupo de ejemplares más grandes fue el dominante en aguas peruanas desde el año 2001. Notaron también que en la alta mar adyacente predominaban grupos de ejemplares más pequeños que los que se encuentran tradicionalmente en aguas peruanas.

Además, los índices mensuales de actividad reproductiva o proporción de hembras en estadios III (maduro) y IV (desove) y machos en estadio III (maduros o en evacuación) observados en el período 1989-2016 muestran claras diferencias por sexo en el tiempo y duración de su actividad reproductiva. Los machos adultos usualmente permanecen activos, con altos porcentajes de ejemplares maduros o en evacuación, durante todo el año, mientras que las hembras también tienden a permanecer activas durante todo el año, pero con porcentajes de maduras o en desove mucho más bajos y los valores más altos concentrados en pocos meses, generalmente en la primavera (octubre-diciembre).

Luego de examinar los datos de estructura por tallas, sexo y estadios de maduración en las muestras de calamar gigante capturado frente al Perú entre 1989 y 2004, Argüelles *et al.* (2008) encontraron hembras maduras con longitudes de manto entre 14 y 113 cm, basados en lo cual identificaron la presencia de tres grupos o subunidades poblacionales de calamar gigante distinguibles por sus tallas de madurez sexual, siguiendo la clasificación propuesta inicialmente por Nesis (1983) y descrita más en detalle por Nigmatullin *et al.* (2001), dando cuenta que entre 1989 y 1999 la longitud de manto de hembras maduras fue en promedio de 37,4 cm, que corresponde al grupo de tallas medias (hembras maduras entre 28 y 60 cm LM) posiblemente con alguna mezcla del grupo de tallas pequeñas (*i.e.* hembras maduras entre 14 y 34 cm LM) mientras que entre 2001 y 2004 la longitud de manto de hembras maduras fue en promedio 85,9 cm, que corresponde al grupo de tallas más grandes (hembras maduras entre 55 y más de 100 cm LM).

Este análisis se ha revisado y ampliado con observaciones que se extienden desde 1989 hasta el año 2016, en el que Argüelles *et al*. (2017) y Argüelles y Taipe (2018) muestran que, como se discute líneas abajo, hay más indicaciones de la posible presencia en aguas peruanas de los tres grupos o subunidades poblacionales propuestas por Nigmatullin *et al.* (2001).

in females. The other group is of larger specimens, with average LM_{50} for the whole series of 514 mm (and annual estimates between 301 and 548 mm) in males and 642 mm (and annual estimates between 500 and 801 mm) in females. They note that both groups have been observed with great variability in Peruvian jurisdictional waters throughout the period, but the smallest group of individuals was clearly the dominant group between 1989 and 2000, while the largest group of individuals has been the dominant group in this area since 2001. They also noted that the adjacent high seas were dominated by groups of specimens smaller than those traditionally found in Peruvian jurisdictional waters.

In addition, the monthly rates of reproductive activity or proportion of females in stages III (mature) and IV (spawning) and males in stage III (mature or evacuating) observed in the period 1989-2016 show clear differences by sex in the time and duration of their reproductive activity. Adult males usually remain active, with high percentages of mature or evacuating specimens, throughout the year, while females also tend to remain active throughout the year, but with much lower percentages of mature or spawning and the highest values concentrated in a few months, generally in the spring (October-December).

After examining the data on structure by size, sex and maturity stages in the samples of jumbo flying squid caught off Peru between 1989 and 2004, Argüelles *et al.* (2008) found mature females with mantle lengths between 14 and 113 cm, based on which they identified the presence of three groups or population subunits of jumbo flying squid distinguishable by their sizes at sexual maturity, following the classification initially proposed by Nesis (1983) and described in more detail by Nigmatullin *et al.* (2001), noting that between 1989 and 1999 the mantle length of the mature females was on average 37.4 cm, corresponding to the medium size group (mature females between 28 and 60 cm ML), possibly with some mixture of the small size group (i.e. mature females between 14 and 34 cm ML), while between 2001 and 2004 the mantle length of the mature females was on average 85.9 cm, corresponding to the larger size group (mature females between 55 and more than 100 cm ML).

This analysis has been reviewed and expanded with observations from 1989 to 2016, in which Argüelles *et al*. (2017) and Argüelles and Taipe (2018) show that, as discussed below, there are further indications of the possible presence in Peruvian jurisdictional waters of the three population groups or subunits proposed by Nigmatullin *et al.* (2001).

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 ISSN 0458-7766

7. EDAD Y CRECIMIENTO

La edad y crecimiento del calamar gigante frente a Perú han sido estudiados por varios autores, que han analizado la progresión modal en frecuencias de tallas o han analizado la formación de microincrementos (presumiblemente anillos diarios) en estructuras sólidas como los estatolitos. Ambos métodos tienen sus bondades y limitaciones y por lo general se observan discrepancias marcadas entre las estimaciones de edad, longevidad y crecimiento con los dos métodos (Keyl *et al.* 2011). Se ha observado que con el análisis de tallas modales se tiende a estimar edades y longevidad más altas que con el análisis de microincrementos en los estatolitos y las diferencias pueden ser metodológicas, aunque también se mencionan posibles diferencias entre los años analizados debido a cambios en factores genéticos y/o fenotípicos en ejemplares analizados, provenientes de períodos de tiempo y/o condiciones ambientales predominantes diferentes. Esos resultados podrían ser indicadores de la gran plasticidad del calamar gigante frente a las condiciones ambientales cambiantes frente al Perú, que gracias a la presencia de grupos genotípicos ligeramente diversos o cambios en su expresión fenotípica, logra ajustar su crecimiento poblacional a esos cambios ambientales y a sus impactos sobre el suministro de presas.

La interpretación de la progresión modal en frecuencias de tallas ha demostrado ser particularmente difícil en el caso del calamar gigante capturado frente a Perú debido al carácter multimodal muy variable de las frecuencias de tallas observadas, donde es común la presencia de varias cohortes o grupos de tallas que, al variar mucho de un año a otro y de un mes a otro, hacen difícil la identificación y seguimiento de grupos modales a través del tiempo, lo que podría favorecer la sobre-estimación de las edades y de la longevidad.

Por otro lado, la determinación de la edad y el crecimiento mediante el análisis de microincrementos en los estatolitos depende de la validación del supuesto sobre la periodicidad de su formación diaria, que todavía no ha sido probado para el caso del calamar gigante. Algunos autores (Spratt 1979, Morris 1991, Pauly 1998, Chung y Lu 2005, Zumholz *et al.* 2006) sugieren que la formación diaria de estos microincrementos podría ser alterada por ciertas condiciones sub-óptimas, como la baja disponibilidad de alimento que podría alterar su periodicidad diaria, el bajo nivel de oxígeno que podría causar áreas borrosas sin anillos o las bajas temperaturas que podrían generar anillos muy pegados difíciles de distinguir, lo que podría producir una seria subestimación de las edades y la longevidad o edades máximas.

Los primeros estimados de la edad y el crecimiento del calamar gigante en aguas peruanas se remontan

7. AGE AND GROWTH

The age and growth of the jumbo flying squid off Peru have been studied by several authors, who have analyzed the modal progression in size frequencies or have analyzed the formation of micro-increments (presumably daily rings) in solid structures such as statoliths. Both methods have their strengths and limitations, and there are generally noticeable discrepancies between the estimates of age, longevity and growth with the two methods (Keyl *et al.* 2011). It has been observed that the analysis of modal sizes tends to estimate higher ages and longevity than the analysis of micro-increments in the statoliths, and the differences may be methodological, although possible differences between the years analyzed are also mentioned due to changes in genetic and/or phenotypic factors in the specimens analyzed, coming from different periods of time and/or predominant environmental conditions. These results could be indicators of the great plasticity of the jumbo flying squid in the face of the changing environmental conditions off Peru, which, thanks to the presence of slightly diverse genotypic groups or changes in its phenotypic expression, is able to adjust its population growth to these environmental changes and their impacts on the supply of prey.

The interpretation of the modal progression in size frequencies has proved to be particularly difficult in the case of the jumbo flying squid caught off Peru due to the highly variable multimodal nature of the size frequencies observed, where there is a frequent presence of several cohorts or size-groups and, as they vary greatly from one year to another and from one month to another, makes it difficult to identify and monitor modal groups over time, which could favor the over-estimation of ages and longevity.

On the other hand, the determination of age and growth through the analysis of micro-increments in the statoliths depends on the validation of the assumption about the periodicity of their daily formation, which has not yet been tested for the case of the jumbo flying squid. Some authors (Spratt 1979, Morris 1991, Pauly 1998, Chung & Lu 2005, Zumholz *et al.* 2006) suggest that the daily formation of these micro-increments may be altered by certain sub-optimal conditions, such as low food availability that may alter their daily frequency, low oxygen levels that may cause blurred areas without rings, or low temperatures that may generate blurred, hard to distinguish rings, which may lead to a serious underestimation of age and longevity or maximum ages.

The first estimates of the age and growth of jumbo flying squid in Peruvian jurisdictional waters date

a los análisis de progresión modal en frecuencias de tallas de Nesis (1970) quien asumió la presencia de una sola cohorte por año y estimó una longevidad de hasta 4 años para los ejemplares más grandes de calamar gigante (mayores de 50 cm ML). Argüelles (1996) analizó la progresión modal en las frecuencias de tallas de calamar gigante capturado en aguas peruanas por la flota potera industrial entre 1991 y 1994. En sus análisis identifica dos cohortes por año y sugiere una longevidad de hasta dos años, al estimar que los calamares observados alcanzaban una longitud de manto de 41 a 53 cm al primer año y de 64 a 80 cm al segundo año, con tasas de crecimiento de 3,9 cm por mes durante el primer año y 2,1 cm por mes durante el segundo año de vida.

Más recientemente, Keyl *et al.* (2011) ampliaron estos análisis de progresión modal examinando las frecuencias de tallas provenientes de la pesquería industrial de calamar gigante realizada frente al Perú entre 2001 y 2007. Para ese periodo identificaron un total 33 cohortes, con alta variabilidad entre 0 y 6 en el número de cohortes identificadas por año, encontrando también gran variabilidad en la longevidad y tallas terminales o tallas máximas promedio estimadas de las varias cohortes. Estimaron para una cohorte con fecha de eclosión en invierno de 1994 la longevidad promedio en 21,9 meses (1,8 años) y longevidad mínima de 11,1 meses; y para una cohorte con fecha de eclosión en verano de 1996 estimaron una longevidad máxima de 32,1 meses (2,7 años) y talla máxima de 36,1 cm. Es también interesante señalar que las observaciones de Keyl *et al.* (2011) sugieren que las cohortes de crecimiento rápido, longevidad media y mayores tallas máximas promedio (o tallas terminales) predominarían durante períodos moderadamente fríos, mientras que las cohortes de crecimiento lento, alta longevidad y tallas máximas promedio más pequeñas predominarían durante períodos con condiciones cálidas o frías extremas, del tipo de El Niño y La Niña.

Arkhipkin y Murzov (1986) fueron de los primeros en estudiar la edad y el crecimiento del calamar gigante en el Pacífico sudoriental, analizando los microincrementos en los estatolitos de 113 calamares gigantes con longitudes de manto entre 0,9 y 49,0 cm recolectados entre 1981 y 1984. Identificaron dos grupos de tamaño, que diferían por el tamaño al que alcanzaban la madurez sexual, y determinaron que los ejemplares de calamar gigante que maduraban a las tallas más grandes que encontraron (46-49 cm LM para las hembras y 38-42 cm LM para los machos, que corresponderían a tallas medianas descritas por otros autores) tendrían 36-37 semanas de edad las hembras y 29-30 semanas de edad los machos. Mientras que las hembras que maduraban a las tallas más pequeñas (26-28 cm ML) serían más jóvenes, con solo 29-30 semanas de edad.

back to the Nesis (1970) modal progression analysis of size frequencies, which assumed the presence of a single cohort per year and estimated a longevity of up to 4 years for the largest squid specimens (greater than 50 cm ML). Argüelles (1996) analyzed the modal progression in the size frequencies of jumbo flying squid caught in Peruvian jurisdictional waters by the industrial jigging fleet between 1991 and 1994. In his analyses he identifies two cohorts per year and suggests a longevity of up to two years, estimating that the squids observed reached a mantle length of 41 to 53 cm in the first year and 64 to 80 cm in the second year, with growth rates of 3.9 cm per month in the first year and 2.1 cm per month in the second year of life.

More recently, Keyl *et al.* (2011) expanded these modal progression analyses by examining the length frequencies from the industrial jumbo flying squid fishery off Peru between 2001 and 2007. For this period, a total of 33 cohorts were identified, with high variability, between 0 and 6, in the number of cohorts identified per year, and great variability in estimated longevity and terminal sizes or maximum sizes of the various cohorts. For a cohort with hatching date in winter 1994, they estimated an average longevity of 21.9 months (1.8 years) and a minimum longevity of 11.1 months; and for a cohort with hatching date in summer 1996, they estimated a maximum longevity of 32.1 months (2.7 years) and maximum length of 36.1 cm. It is also interesting to note that the observations made by Keyl *et al.* (2011) suggest that cohorts that are fast growing, have medium longevity and reach larger average maximum sizes (or terminal sizes) would predominate during moderately cold periods, while cohorts that are slow growing, have high longevity and have smaller average maximum sizes would predominate during periods of extreme warm or cold conditions, such as during El Niño and La Niña.

Arkhipkin & Murzov (1986) were among the first to study the age and growth of the jumbo flying squid in the Southeastern Pacific Ocean, analyzing the micro-increments in the statoliths of 113 jumbo flying squids with mantle lengths between 0.9 and 49.0 cm, collected between 1981 and 1984. They identified two size groups, which differed in the size at which they reached sexual maturity, and determined that the jumbo flying squid that matured to the largest sizes they found (46-49 cm ML for females and 38-42 cm ML for males, corresponding to medium sizes described by other authors) would be 36-37 weeks old for females and 29-30 weeks old for males. While females maturing to the smallest sizes (26-28 cm ML) would be younger at only 29-30 weeks of age.

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

Posteriormente Masuda *et al.* (1998) analizaron los estatolitos de 584 calamares gigantes capturados en el Pacífico sudoriental entre 1987 y 1995 y reportaron edades máximas estimadas de 352 días para un ejemplar macho de 77 cm LM y 378 días para un ejemplar hembra de 86 cm LM. También estimaron que las tasas de crecimiento diario promedio variaron entre 1,92 y 1,54 cm en el caso de las hembras y entre 1,55 y 1,70 cm en el caso de los machos.

Argüelles *et al.* (2001) también estudiaron la edad y el crecimiento del calamar gigante, examinando los microincrementos en los estatolitos de 134 ejemplares con longitud de manto entre 192 y 965 mm capturados en aguas peruanas durante 1992. No encontraron ningún ejemplar mayor de un año y estimaron que la edad de un macho de 412 mm LM era de 220 días y la edad de otro macho de 855 cm LM era de 354 días, mientras que la edad de una hembra de 474 mm LM se estimó en 205 días y la edad de otra hembra de 965 mm LM se estimó en 354 días. El retro-cálculo de las fechas de eclosión reveló la presencia de al menos dos cohortes entre los calamares de menor tamaño, una que eclosionó en otoño/invierno y se reclutó a la pesquería en primavera/verano y la otra que eclosionó en primavera/verano y se reclutó a la pesquería en otoño/invierno. También observaron que las tasas instantáneas relativas de crecimiento diario de ejemplares sexualmente maduros variaron entre 0,08 en el caso de calamares maduros de talla grande y 0,58 en el caso de calamares maduros de talla pequeña.

Liu *et al.* (2013) estudiaron la edad y crecimiento del calamar gigante mediante el análisis de los microincrementos en los estatolitos de 1.207 ejemplares hembras y 286 ejemplares machos capturados entre 2008 y 2010 en una amplia área de alta mar adyacente a las aguas jurisdiccionales peruanas, hasta casi 440 mn de distancia de la costa entre 10 y 18°S. Las edades estimadas de esos ejemplares estuvieron entre 144 y 633 días, lo que confirma las observaciones de otros autores de que el calamar gigante es una especie efímera que en algunos casos podría vivir hasta casi dos años. Las edades dominantes de hembras y machos estuvieron entre 181 y 300 días, edades en las que se encontraron 76,5% de las hembras y 80,4% de los machos analizados. La hembra de menor edad (144 días) midió 178 mm LM y tuvo un peso total de 187 g, mientras que la de mayor edad (633 días) midió 1.118 mm LM con peso total de 54.500 g. El macho de menor edad (162 días) midió 218 mm LM con peso total de 253 g, mientras que el macho de mayor edad (574 días) midió 1.033 mm con peso total de 33. 500 g. Esos autores también encontraron variaciones estacionales en el ajuste de las curvas de crecimiento, determinando que la relación talla-edad de las cohortes eclosionadas en invierno-primavera se ajustó mejor a un modelo lineal con diferencias significativas entre sexos, mientras que la misma

Later, Masuda *et al.* (1998) analyzed the statoliths of 584 jumbo flying squid caught in the Southeastern Pacific between 1987 and 1995 and reported estimated maximum ages of 352 days for a 77 cm ML male and 378 days for an 86 cm ML female. They also estimated that the average daily growth rates varied between 1.92 and 1.54 cm for females and between 1.55 and 1.70 cm for males.

Argüelles *et al.* (2001) also studied the age and growth of the jumbo flying squid, examining the micro-increments in the statoliths of 134 individuals with mantle lengths between 192 and 965 mm, all having been captured in Peruvian jurisdictional waters during 1992. They found no squids older than one year and estimated that the age of a 412 mm ML male was 220 days and the age of another 855 cm ML male was 354 days, while the age of a 474 mm ML female was estimated at 205 days and the age of another 965 mm ML female was estimated at 354 days. Retro-calculation of hatching dates revealed the presence of at least two cohorts among the smaller squids: one that hatched in autumn/winter and was recruited to the fishery in spring/summer, and the other that hatched in spring/summer and was recruited to the fishery in autumn/winter. They also noted that the relative instantaneous daily growth rates of sexually mature individuals ranged from 0.08 for large-mature squids, to 0.58 for small-mature ones.

Liu *et al.* (2013) studied the age and growth of jumbo flying squid by analyzing the micro-increments in the statoliths of 1,207 female and 286 male squids caught between 2008 and 2010 in a large area of high seas adjacent to Peruvian jurisdictional waters, up to a distance of almost 440 nm from the coast, between 10 and 18°S. The estimated ages of these specimens were between 144 and 633 days, which confirms the observations of other authors that the jumbo flying squid is an ephemeral species that, in some cases, could live up to two years. The dominant ages of females and males were between 181 and 300 days, which were the ages within which 76.5% of females and 80.4% of males were found. The youngest female (144 days) measured 178 mm ML and had a total weight of 187 g, while the oldest female (633 days) measured 1,118 mm ML with a total weight of 54,500 g. The youngest male (162 days) measured 218 mm ML with a total weight of 253 g, while the oldest male (574 days) measured 1,033 mm with a total weight of 33,500 g. These authors also found seasonal variations in the fitted growth curves, finding that the lengthage relationship for the cohorts hatched in winter-spring was best fitted by a linear model with significant differences between sexes, while the same relationship for the cohorts

relación de las cohortes eclosionadas en verano-otoño se ajustó mejor a una curva exponencial, sin diferencia significativa entre sexos.

Se puede apreciar que los diversos autores que han examinado la edad y crecimiento del calamar gigante frente al Perú, por lo general han estimado longevidades o edades máximas algo más altas con el análisis de progresión de tallas modales que con el análisis de microincrementos en estatolitos. Los estimados de longevidad o edad máxima mediante el análisis de progresión modal varían entre los 4 años estimados por Nesis (1970), 2 años por Argüelles (1996) y 2,7 años por Keyl *et al.* (2011), mientras que con el análisis de micro-estructuras en los estatolitos los diversos autores obtienen estimados de longevidad o edad máxima más bajos. Tal sería el caso de Arkhipkin y Murzov (1986) que estiman que las hembras más longevas alcanzarían la madurez sexual a las 37 semanas, lo que difícilmente las llevaría a superar de mucho las 54 semanas (1 año) de vida máxima, Masuda *et al.* (1998) que estiman edades máximas de 352 y 378 días, Argüelles *et al.* (2001) de 354 días y Liu *et al.* (2013) hasta 633 días. También cabe señalar que mientras algunos autores sugieren que los calamares gigantes que alcanzan tallas máximas intermedias serían más longevos y los que alcanzan tallas máximas más grandes tendrían longevidades medias (ej. Keyl *et al.* 2011), otros sugieren que más bien serían los ejemplares que alcanzan tallas máximas más grandes los más longevos (ej. Liu *et al.* 2013). Este es un aspecto que sin duda merece ser investigado en más profundidad.

Al respecto, Arkhipkin *et al.* (2015) analizaron estatolitos de calamar gigante en estado avanzado de maduración gonadal (maduros y/o desovados) capturado en aguas peruana entre 1992 y 2011, usando una técnica mejorada de procesamiento y lectura, confirmando los resultados de lo observado mediante experimentos de marcación por Markaida *et al.* (2005) con respecto al ciclo de vida de hasta 2 años del grupo de calamar gigante de maduración a talla grande. Mostraron también que algunos calamares tuvieron tasas de crecimiento excepcionalmente altas, alcanzando 600 mm de LM a la edad de 1 año. Las observaciones de Arkhipkin *et al.* (2015) también indican que la temperatura del mar durante las etapas tempranas de la vida, tendría un fuerte efecto sobre el crecimiento y la edad máxima del calamar gigante, sugiriendo que temperaturas del mar más altas favorecerían la maduración temprana a tallas más pequeñas y longevidades compatibles con ciclos de vida de un año, mientras que condiciones moderadamente frías, favorecerían la maduración tardía a tallas más grandes y longevidades mayores, compatibles con ciclos de vida de 1,5 a 2 años. Sin embargo, se hace notar que hasta la fecha no se han realizado estudios de crecimiento específicos para para cada grupo de talla a la primera madurez, los que serían necesarios para determinar si además de las tallas máximas alcanzadas, hay también diferencias en la tasa de crecimiento corporal de cada uno de estos grupos fenotípicos.

hatched in summer-autumn was best fitted by an exponential curve, with no significant difference between sexes.

It can be appreciated that the different authors who have examined the age and growth of the jumbo flying squid off Peru, have generally estimated longevities or maximum ages somewhat higher with the modal size progression analysis than with the analysis of micro-increments in statoliths. The estimates of longevity or maximum age through the modal progression analyses vary between the 4 years estimated by Nesis (1970), 2 years by Argüelles (1996) and 2.7 years by Keyl *et al.* (2011), while with the analysis of micro-structures in the statoliths, the different authors obtain lower estimates of longevity or maximum age. Such would be the case of Arkhipkin and Murzov (1986) who estimate that the oldest females would reach sexual maturity at 37 weeks, which would hardly lead them to much longer than 54 weeks (1 year) of maximum life, Masuda *et al.* (1998) who estimate maximum ages of 352 and 378 days, Argüelles *et al.* (2001) of 354 days and Liu *et al.* (2013) up to 633 days. It should also be noted that while some authors suggest that jumbo flying squids that reach intermediate maximum sizes would be longer-lived and those that reach larger maximum sizes would have average longevities (e.g. Keyl *et al.* 2011), others suggest that specimens that reach larger maximum sizes would actually be the longest-lived (e.g. Liu *et al.* 2013). This is an aspect that certainly deserves to be investigated further.

In this regard, Arkhipkin *et al.* (2015) analyzed statoliths of jumbo flying squid in an advanced stage of gonadal maturation (mature and/or spawned) captured in Peruvian waters between 1992 and 2011, using an improved processing and reading technique, with which they confirm what was observed through tagging experiments by Markaida *et al.* (2005) regarding the life cycle of up to 2 years of the large-maturing jumbo flying squid group. They also showed that some squid had exceptionally high growth rates, reaching 600 mm ML at age 1 year. Observations by Arkhipkin *et al.* (2015) also indicate that sea temperature during the early stages of life would have a strong effect on the growth and maximum age of the jumbo flying squid, suggesting that higher sea temperatures would favor early maturation at smaller sizes and longevities that are compatible with one-year life cycles, while moderately cold conditions would favor late maturation at larger sizes and longer longevities that are compatible with life cycles of 1.5 to 2 years. However, it is noted that to date there have been no specific growth studies on each of the groups of size at first maturity, which would be needed to determine if, in addition to their maximum sizes reached, there are also differences in the body growth of each of these phenotypic groups.

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 ISSN 0458-7766

Más recientemente, Goicochea *et al.* (2018) estimaron la edad y crecimiento de juveniles de calamar gigante analizando la formación de microincrementos en los estatolitos de 255 ejemplares con tallas entre 15 y 144 mm LM capturados en aguas peruanas en el verano 2007. Los estatolitos de estos ejemplares tuvieron entre 20 y 88 microincrementos, que se supone correspondieron a anillos diarios, y los autores destacan la amplia variación de las tasas de crecimiento al reportar tasas de crecimiento absoluto de la longitud del manto calculadas que variaron entre 0,82 mm/día para un calamar de 20 días de edad y 2,35 mm/día para otro de 88 días de edad, con una tasa de crecimiento absoluto promedio bastante alta de 1,78 mm/día.

8. DISTRIBUCIONES DE FRECUENCIAS DE TALLAS

La estructura por tamaños del calamar gigante en aguas peruanas estimada a través de los muestreos que ha realizado el Imarpe, tanto en puerto como a bordo de la flota comercial y durante cruceros de investigación, ha variado significativamente entre los años 1958 y 2017, para los cuales se tiene información. Como señalan Csirke *et al.* (2015), Argüelles *et al.* (2017) y Argüelles y Taipe (2018) de los muestreos de talla de calamar gigante se distinguen al menos tres períodos, uno con calamares gigantes de talla predominantemente grandes a fines de los años 1950 e inicios de los 1960, otro con clara predominancia de tallas medias y pequeñas en los años 1980 y 1990 y un cambio notorio hacia tallas grandes que se inicia el año 2000, se hace evidente el año 2001 y persiste hasta el 2016.

A fines de los años 1950 y 1960 no había una pesquería comercial de calamar gigante. Pero para esos años se dispone de los datos de las frecuencias de tallas del calamar gigante encontrado en el contenido estomacal de cachalotes (*Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758) cazados frente a las costas peruanas entre 1958 y 1962, los que tuvieron una talla mínima de 28 cm LM, talla máxima de 107 cm LM y talla media de 72,9 cm LM (datos en longitud estándar de Vinatea 1965 y Clarke *et al.* 1998, convertidos a longitud del manto por Argüelles y Taipe 2018), lo que confirmaría la presencia de ejemplares predominantemente grandes frente a las costas peruanas en esos años.

Luego, entre 1979 y 1983, en los muestreos de las capturas con poteras realizadas durante cruceros de investigación y en la pesca comercial todavía incipiente, predominaron las tallas medianas y pequeñas, con rango entre 7 y 39 cm LM, tallas medias anuales entre 22,9 y 25,5 cm LM y tallas modales en 12, 22 y 30 cm LM (Benites 1985, Benites y Valdivieso 1986).

Años más tarde, en 1989 y 1990, se comienza a desarrollar una pesca comercial algo más activa, con

In a more recent study, Goicochea *et al.* (2018) estimated the age and growth of juvenile jumbo flying squid by analyzing the formation of micro-increments in the statoliths of 255 individuals, between 15 and 144 mm ML, captured in Peruvian jurisdictional waters in the summer of 2007. The statoliths of these specimens had between 20 and 88 micro-increments, which are assumed to correspond to daily rings, and the authors highlight the wide variation in growth rates by reporting estimated absolute growth rates of the mantle length which vary between 0.82 mm/day for a 20-day old squid and 2.35 mm/day for an 88-day old one, with a fairly high average absolute growth rate of 1.78 mm/day.

8. SIZE FREQUENCY DISTRIBUTIONS

The size structure of the jumbo flying squid in Peruvian jurisdictional waters, estimated through Imarpe sampling, both in port and onboard the commercial fleet and during research cruises, has varied significantly between the years 1958 and 2017, for which information is available. As Csirke *et al.* (2015), Argüelles *et al.* (2017) and Argüelles & Taipe (2018) point out, these length frequency distribution samples show that there are at least three distinguishable periods, one with jumbo flying squid predominantly large in the late 1950s and early 1960s, another with a clear predominance of medium and small sizes in the 1980s and 1990s and a noticeable shift to large sizes beginning in 2000, which becomes evident in 2001 and persists until 2016.

In the late 1950s and 1960s there was no commercial fishery for jumbo flying squid but for those years, data is available on the size frequencies of the jumbo flying squid found in the stomach contents of sperm whales (*Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758) hunted off the Peruvian coast between 1958 and 1962, which had a minimum size of 28 cm ML, maximum size of 107 cm ML and average size of 72.9 cm ML (standard length data from Vinatea 1965 and Clarke *et al.* 1998, converted into mantle length by Argüelles & Taipe 2018), which would confirm the presence of predominantly large specimens off the Peruvian coast in those years.

Later, between 1979 and 1983, in the sampling of catches with squid jigs made during research cruises and in the commercial fishery, which was still in its initial phase, medium and small sizes predominated, with a range of 7 to 39 cm ML, average annual sizes between 22.9 and 25.5 cm ML and modal sizes in 12, 22 and 30 cm ML (Benites 1985, Benites & Valdivieso 1986).

Years later, in 1989 and 1990, a somewhat more active commercial fishery began to develop, with more

muestreos más frecuentes, en los que predominaron las tallas medianas con algo de tallas pequeñas. En las frecuencias de talla del calamar gigante capturado se observaron tallas mínimas y máximas de 16 y 76 cm LM, respectivamente, con medias anuales de 31,8 y 34,1 cm LM y tallas modales en 24, 28 y 35 cm LM (Imarpe-Jamarc 1991, 1992).

En los años siguientes, hasta 1999, también predominaron tallas medianas con algo de tallas pequeñas. El calamar gigante capturado en aguas peruanas tuvo un rango de talla entre 9 y 109 cm LM, con promedios anuales entre 28,3 y 44,0 cm LM y tallas modales entre 22 y 48 cm LM, a excepción de los años 1990 y 1992 en que aparecen unos ligeros modos en 64 y 82 cm LM (Rubio y Salazar 1992, Argüelles y Taipe 2018).

Pero la estructura por tamaños observada en las capturas comienza a cambiar el año 2000 y este cambio se hace mucho más marcado a partir del año 2001, ampliándose el rango hacia tallas más grandes. Entre 2000 y 2016 el rango de tallas observado cada año varió entre tallas mínimas y máximas de 13 y 133 cm LM respectivamente, con claro predominio de ejemplares de mayor tamaño, con promedios anuales entre 49,8 y 88,3 cm LM y tallas modales entre 46 y 93 cm LM. Esta tendencia se ha interrumpido durante 2017 al haberse observado tanto durante un crucero de investigación a fines del año (Imarpe 2018) como durante el año en las capturas de la flota artesanal (Imarpe 2018a), la significativa presencia de ejemplares medianos con tallas modales entre 40 y 50 cm LM y la presencia ocasional de ejemplares menores con tallas modales en 23 y 31 cm LM, además de la presencia de ejemplares de mayor tamaño con tallas modales entre 60 y 80 cm que se había venido observando como grupo dominante en años anteriores.

Las varias tallas modales y el gran cambio en la estructura por tamaños del calamar gigante en aguas peruanas ocurrido entre 1999 y 2001, se observan más claramente cuando se examina la estructura anual por tallas de solo las hembras maduras, con lo que se reduce el efecto del ligero dimorfismo sexual (las hembras alcanzan tallas y pesos de manto ligeramente mayores que los machos, y los machos maduran algo antes y permanecen sexualmente activos por más tiempo que las hembras) y se ponen más en evidencia los varios grupos de tallas modales presentes por año. Los varios grupos de tallas modales de hembras maduras observadas en los muestreos de las capturas en aguas peruanas entre 1989 y 2016, así como el cambio notable en la estructura de tallas que se inicia el año 2000, se muestran en la figura 5 de Argüelles *et al.* (2017), la figura 3 de Argüelles y Taipe (2018) y en la figura 11 de este artículo. Donde, como se puede observar, entre 1989 y 1999 casi todas las hembras maduras de calamar gigante capturadas en aguas peruanas se concentran en

frequent sampling, and the predominant size-group was the medium-size, with some small sizes. The size frequency distribution of the jumbo flying squid caught in those years had minimum and maximum sizes of 16 and 76 cm ML, respectively, with annual means of 31.8 and 34.1 cm ML, and with modal sizes of 24, 28 and 35 cm ML (Imarpe-Jamarc 1991, 1992).

In the years that followed, up to 1999, medium sizes also predominated, with some small sizes. The jumbo flying squid caught in Peruvian jurisdictional waters had a size range between 9 and 109 cm ML, with annual means between 28.3 and 44.0 cm ML and modal sizes between 22 and 48 cm ML, with the exception of the years 1990 and 1992, in which some small modes showed up at 64 and 82 cm ML (Rubio and Salazar 1992, Argüelles & Taipe 2018).

However, the size structure observed in the catches began to change in 2000, and this change became much more noticeable from 2001 onwards, with the range being extended to larger sizes. Between 2000 and 2016 the size range observed each year fluctuated between minimum and maximum sizes of 13 and 133 cm ML respectively, with a clear predominance of larger specimens, with annual mean sizes between 49.8 and 88.3 cm ML and modal sizes between 46 and 93 cm ML. This trend has been interrupted during 2017 as it was observed both during a research cruise at the end of the year (Imarpe 2018) and during the year in the catches of the artisanal fleet (Imarpe 2018a), a significant presence of medium-size squids, with modal sizes between 40 and 50 cm ML, and the occasional presence of smaller squids with modal sizes of 23 and 31 cm ML, in addition to the presence of the larger squids with modal sizes between 60 and 80 cm which had been observed as a dominant group in previous years.

The various modal sizes and the noticeable change in the size structure of the jumbo flying squid in Peruvian jurisdictional waters between 1999 and 2001 are most clearly observed when the annual size structure of only mature females is examined, thus reducing the effect of slight sexual dimorphism (females reach slightly larger mantle size and weight than males and males mature earlier and remain sexually active longer than females), and highlighting better the various groups of modal sizes present per year. The various groups of modal sizes of mature females observed in the sampling of catches in Peruvian waters between 1989 and 2016, as well as the remarkable change in the size structures that began in 2000, are shown in Figure 5 of Argüelles *et al.* (2017), Figure 3 of Argüelles & Taipe (2018) and Figure 11 of this article. As can be seen, between 1989 and 1999, almost all the mature females of jumbo flying squid caught in Peruvian waters were concentrated in one or two

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

uno o dos grupos de talla pequeña o mediana, entre 14 y 60 cm LM, con modas entre 29 y 50 cm LM y tallas máximas que difícilmente alcanzaban los 60 cm LM, a excepción del año 1990, en que se observa un grupo modal en 36 cm LM y otro entre 65 y 71 cm LM, y el año 1992 en que se observa una moda principal en 29 cm LM y una talla máxima de 86 cm LM, mientras que entre 2001 y 2016 se observa clara prevalencia de calamar gigante de talla grande de madurez sexual, la mayor parte de las hembras maduras muestreadas superan los 60 cm LM y estaban en uno o más grupos con tallas modales entre 62 y 104 cm LM, con una escasa presencia de ejemplares pequeños y medianos con tallas entre 23 y 55 cm LM.

Se estima que el 95,6% de las hembras maduras capturadas en el período 1989-1999 medían menos de 60 cm LM y pertenecerían a los grupos de desovantes pequeños y medianos que proponen Nigmatullin *et al.* (2001) mientras en el período 2001-2016, el 96,4% de las hembras maduras capturadas medían 55 cm LM o más y pertenecerían al grupo de desovantes grandes propuesto por Nigmatullin *et al.* (2001).

De estas observaciones se deduce que los tres grupos de talla de madurez sexual de calamar gigante descritos por Nigmatullin *et al.* (2001) ocurren en el sistema norte de la Corriente de Perú, aunque estos no ocurrirían simultáneamente o en niveles de abundancia comparables en las mismas áreas y en las mismas épocas. Todo parece indicar que entre 1989 y 1999 predominaron los grupos de madurez de tallas pequeña y mediana tanto en las aguas jurisdiccionales peruanas como en la alta mar adyacente, con alguna presencia del grupo de talla grande en aguas peruanas en 1990 y 1992. Entre 2001 y 2016 en las aguas jurisdiccionales peruanas, claramente ha predominado el grupo de madurez de talla grande, mientras que en la alta mar adyacente han predominado los grupos de madurez de tallas pequeña y mediana, con algunos ejemplares juveniles y adultos del grupo de talla grande, como indican las observaciones de algunos cruceros de investigación del Imarpe y como parecería sugerir la información sobre tallas y estadios de madurez sexual de los muestreos de la pesquería de calamar gigante en altamar que presentan Liu *et al.* (2013) y Li *et al.* (2017).

Además de esta segregación por distancia a la costa (aguas jurisdiccionales *vs.* altamar) de los tres grupos de talla de madurez sexual observada líneas arriba para el período 2001-2016, Csirke *et al.* (2015) y Argüelles y Taipe (2018) destacan la variación longitudinal (por distancia a la costa) en la distribución de frecuencia de tallas del calamar gigante en aguas peruanas observada en el período 2009-2011, que corresponde al período de clara dominancia de grupo de madurez sexual de talla

groups of small or medium size, between 14 and 60 cm ML, with modes between 29 and 50 cm ML and maximum sizes that hardly reached 60 cm ML, with the exception of the year 1990, in which one modal group is observed at 36 cm ML and another between 65 and 71 cm ML, and the year 1992, in which a main mode at 29 cm ML and a maximum size of 86 cm ML were observed, while between 2001 and 2016 there is a clear prevalence of large-sized, sexually mature jumbo flying squid, where most of the mature females sampled were over 60 cm ML and were in one or more groups with modal sizes between 62 and 104 cm ML, with a low presence of small and medium sized squids between 23 and 55 cm ML.

It is estimated that 95.6% of mature females caught in the 1989-1999 period measured less than 60 cm ML and would belong to the small and medium spawning groups proposed by Nigmatullin *et al.* (2001), while in the 2001-2016 period, 96.4% of mature females caught measured 55 cm ML or more and would belong to the group of large spawning females proposed by Nigmatullin *et al.* (2001).

From these observations it can be deduced that the three groups of sexual maturity size of jumbo flying squid described by Nigmatullin *et al.* (2001) occur in the northern system of the Peruvian Current, although these would not occur simultaneously or in comparable levels of abundance in the same areas and at the same times. It appears that between 1989 and 1999, small and medium size maturity groups predominated in both Peruvian jurisdictional waters and the adjacent high seas, with some presence of the large size group in Peruvian waters in 1990 and 1992. Between 2001 and 2016, in Peruvian jurisdictional waters, the large-sized maturity group clearly predominated, while the adjacent high seas were dominated by small and medium-size maturity groups, with some juveniles and adults in the large-size group, as indicated by the observations of some Imarpe research cruises and as would seem to be suggested by the information on size and sexual maturity stages from the sampling of the jumbo flying squid fishery in the high seas by Liu *et al.* (2013) and Li *et al.* (2017).

In addition to this distance-to-shore segregation (jurisdictional vs. high seas) of the three size groups of sexual maturity observed above for the period 2001-2016, Csirke *et al.* (2015) and Argüelles & Taipe (2018) highlight the longitudinal variation (by distance from the coast) in the size frequency distribution of jumbo flying squid in Peruvian waters observed in the period 2009-2011, which corresponds to the period of clear dominance of the large-sized

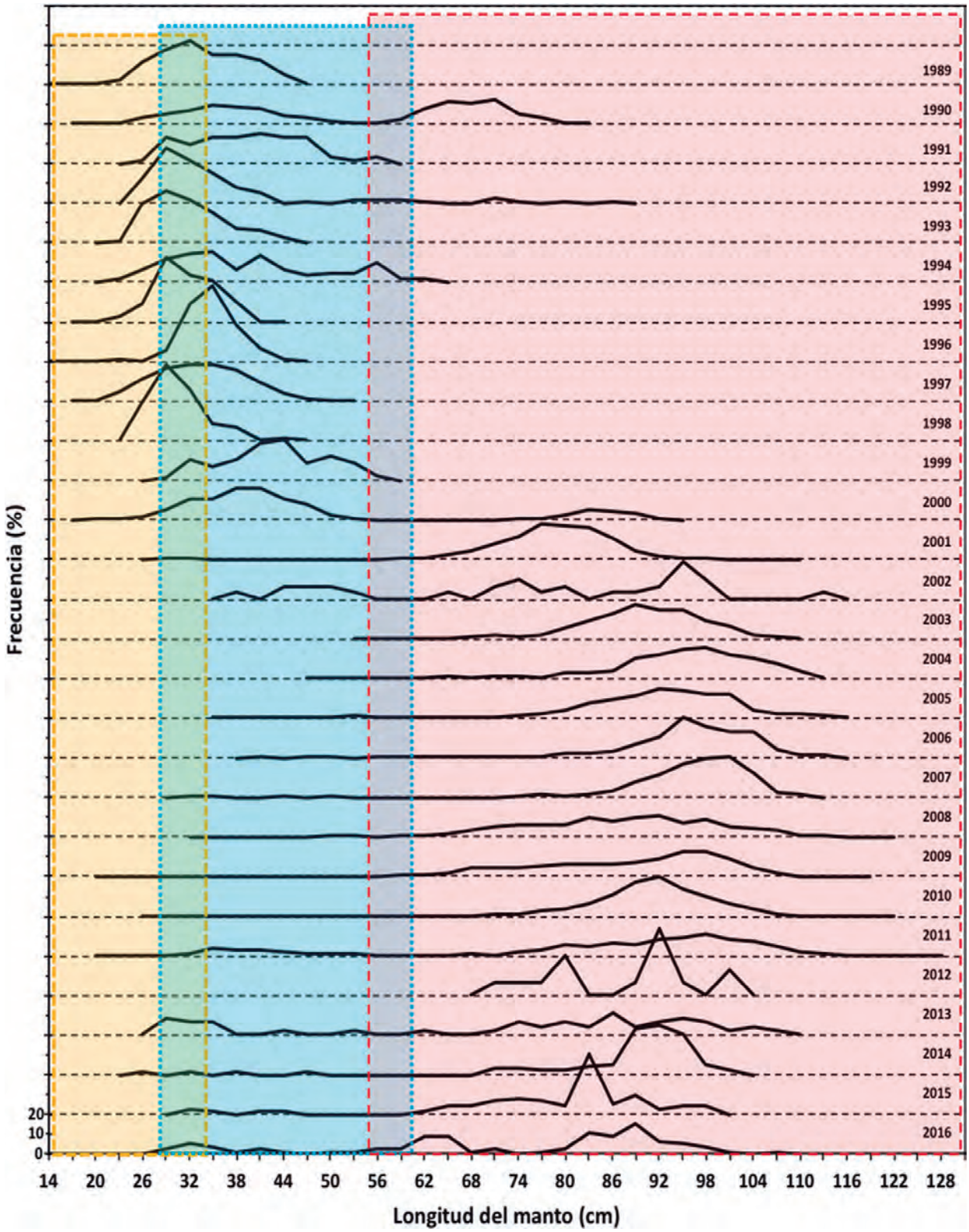

Figura 11.- Distribución anual de la frecuencia tallas del manto de hembras maduras de calamar gigante (*D. gigas*) capturadas en aguas peruanas, en porcentaje (%), años 1989 a 2016. Las áreas sombreadas indican los rangos de talla de los tres grupos de talla de madurez propuestos por Nigmatullin *et al*. (2001) (ver Tabla 1)

Figure 11. Annual mantle length frequency distribution of mature females of jumbo flying squid (*D. gigas*) caught in Peruvian waters, in percentage (%), years 1989 to 2016. The shaded areas indicate the size ranges of the three size-at-maturity groups proposed by Nigmatullin *et al*. (2001) (see Table 1)

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 ISSN 0458-7766

grande y que está representado por el modelo conceptual en la figura 9, según la cual los ejemplares juveniles más jóvenes generalmente se encontraron más lejos de la costa, en aguas oceánicas, los juveniles más grandes más cerca de la costa, sobre el talud continental y hacia áreas más costeras sobre la plataforma, mientras que los calamares más grandes ya maduros o que están madurando se alejan de la costa y se encuentran mar adentro, sobre el borde exterior de la plataforma o del talud continental. En el período 1991-2011 analizado, Argüelles y Taipe (2018) no observaron diferencias importantes o tendencias claramente distinguibles a nivel interanual en la distribución latitudinal de las frecuencias de tallas del calamar gigante en aguas peruanas.

9. POSIBLES UNIDADES POBLACIONALES

La adecuada identificación de stocks o unidades poblacionales, incluyendo la eventual presencia de grupos con características fenotípicas diferentes que se comporten como subunidades poblacionales, es de gran importancia en todo ejercicio de evaluación de recursos pesqueros, así como para el cálculo, formulación y aplicación de límites máximos de captura y otras medidas de ordenación pesquera. Esta es una preocupación que ha estado presente desde que se iniciaron las investigaciones biológico-pesqueras del calamar gigante.

Sin embargo, todavía hay incertidumbre sobre cuántos stocks o unidades poblacionales de *D. gigas* hay en todo su rango de distribución, que se extiende en una amplia área nerítico-oceánica del Pacífico oriental desde 40°N hasta 47°S frente a las costas de Norte, Centro y Sudamérica. A ese respecto, es de destacar que a pesar de tener gran movilidad es difícil suponer que todo el calamar gigante en esta amplia área de distribución pertenezca a solo una o dos unidades poblacionales. Y ello seguramente sería más difícil de admitir y acomodar al desarrollar estrategias y medidas de ordenación pesquera, dado el amplio rango de hábitats, los varios grupos de talla con parámetros de reproducción y probablemente de crecimiento tan diversos y las varias pesquerías, grupos de participantes en la pesca y áreas de pesca involucradas.

Basándose en exámenes biogeográficos, algunos autores propusieron la existencia de al menos dos stocks o unidades poblacionales de calamar gigante (*D. gigas*) en todo su rango de distribución en el océano Pacífico oriental, una en el hemisferio norte y otra en el hemisferio sur (Wormuth 1976, 1998; Nesis 1983, Clarke y Paliza 2000) lo que ha sido ratificado con estudios genéticos más recientes, que han confirmado que los calamares gigantes frente a México (Pacífico NE) y frente a Perú y Chile (Pacífico SE) pertenecen a poblaciones separadas y que han estado separadas por un tiempo lo suficiente largo como para desarrollar diferencias

sexual maturity group and is represented by the conceptual model in Figure 9, according to which the youngest juvenile specimens were generally found farther from the coast, in oceanic waters, the largest juveniles closer to the coast, on the continental slope and towards more coastal areas on the shelf, while the larger, mature or maturing squid move away from the coast and are found offshore, on the outer edge of the shelf or continental slope. Argüelles & Taipe (2018) did not observe important differences or clearly distinguishable interannual trends in the latitudinal distribution of the size frequencies of jumbo flying squid in Peruvian waters in the time period 1991-2011 they analyzed.

9. POTENTIAL POPULATION UNITS

Adequate identification of stocks or population units, including the possible presence of groups with different phenotypic characteristics that behave as population subunits, is of great importance in all fishery resource assessment exercises, as well as in the calculation, formulation and application of maximum catch limits and other fishery management measures. This is a concern that has been present since the beginning of the biological-fisheries research on jumbo flying squid.

However, there is still uncertainty about how many stocks or population units of *D. gigas* there are in its entire distribution range, which extends over a wide neritic-oceanic area of the Eastern Pacific Ocean from 40°N to 47°S off the coasts of North, Central and South America. In this regard, it should be noted that, although highly mobile, it is difficult to assume that all the jumbo flying squid in this wide range belong to only one or two population units. And this would surely be more difficult to admit and accommodate when developing fishery management strategies and measures, given the wide range of habitats, the various size groups with such diverse reproduction and probably growth parameters, and the various fisheries, groups of fishing participants and fishing areas involved.

Based on biogeographic examinations, some authors proposed the existence of at least two stocks or population units of jumbo flying squid (*D. gigas*) throughout its range in the Eastern Pacific Ocean, one in the northern hemisphere and one in the southern hemisphere (Wormuth 1976, 1998; Nesis 1983, Clarke & Paliza 2000), which has been ratified by more recent genetic studies that have confirmed that the jumbo flying squid off Mexico (NE Pacific) and off Peru and Chile (SE Pacific) belong to separate populations and have been separated for a long enough time to develop significant genetic differences (Sandoval-

genéticas significativas (Sandoval-Castellanos *et al.* 2007, 2009, 2010; Staaf *et al.* 2010). Otros grupos y probables subunidades poblacionales con características fenotípicas muy diferenciadas, no habrían gozado del mismo beneficio de estar separadas por un tiempo lo suficientemente largo para desarrollar diferencias genéticas significativas.

Luego de revisar la información disponible sobre la taxonomía, morfología funcional, biología evolutiva y ecología del calamar gigante, Nigmatullin *et al.* (2001) identificaron y describieron tres grupos intraespecíficos de esta especie que han sido observados tanto en el hemisferio norte como en el sur, distinguibles por su talla máxima y por el tamaño al que ejemplares machos y hembras alcanzan la madurez sexual con áreas de distribución y preferencias ambientales algo diferentes, que se superponen parcialmente y que, según los mismos autores, podrían corresponder a stocks o subunidades poblacionales diferentes.

Por la importancia que tiene para los fines de orientar las estrategias de evaluación del recurso y de ordenación de sus pesquerías frente al Perú, en la Tabla 1 se resumen las principales características de los tres grupos fenotípicos o subunidades poblacionales de calamar gigante descritos por Nigmatullin *et al.* (2001) que han sido observados frente al Perú. Estos grupos están presentes dentro de las 200 mn de aguas jurisdiccionales del Perú, aunque no siempre en las mismas proporciones y, como se observa en la figura 11 y se indica en la última columna de la Tabla 1, la incidencia de unos y otros ha variado a través de los años. Los tres grupos también se encuentran en la altamar adyacente, aunque suelen presentarse en abundancia y proporciones diversa a las observadas en aguas peruanas.

Castellanos *et al.* 2007, 2009, 2010; Staaf *et al.* 2010). Other groups and probable population subunits with very different phenotypic characteristics would not have enjoyed the same benefit of being separated for a sufficiently long enough time to develop significant genetic differences.

After reviewing the available information on the taxonomy, functional morphology, evolutionary biology and ecology of the jumbo flying squid, Nigmatullin *et al*. (2001) identified and described three intraspecific groups of this species that have been observed in both the northern and southern hemispheres, distinguishable by their maximum size and by the size at which males and females reach sexual maturity, with somewhat different areas of distribution and environmental preferences, which overlap partially and which, according to the same authors, could correspond to different population stocks or subunits.

Due to its importance in guiding the strategies for the assessment and management of the jumbo flying squid fisheries off Peru, Table 1 summarizes the main characteristics of the three phenotypic groups or subunits of the jumbo flying squid population described by Nigmatullin *et al.* (2001) that have been observed off Peru. These groups are present within the 200 nm of Peruvian jurisdictional waters, although not always in the same proportions and, as shown in figure 11 and indicated in the last column of Table 1, the incidence of one or another has varied over the years. The three groups are also found in the adjacent high seas, although they tend to occur in abundance and proportions different from those observed in Peruvian waters.

Tabla 1.- Cuadro resumen de los tres grupos o posibles subunidades poblacionales de *Dosidicus gigas* distinguibles por su talla de madurez (según Nigmatullin *et al.* 2001) observados frente a las costas del Perú

Table 1. Summary table of the three groups or possible population subunits of *Dosidicus gigas* distinguishable by their length at maturity (after Nigmatullin *et al.* 2001) observed off the Peruvian coast

Grupos según talla de madurez sexual ~ Groups by size at sexual maturity	Rango de longitud de manto al estado adulto (mm) ~ Range of mantle length at adult stage (mm)		Rango de distribución latitudinal ~ Latitudinal distribution range	Años de mayor incidencia observada en aguas peruanas ~ Years of higher incidence observed in Peruvian waters
	Machos ~ Males	Hembras ~ Females		
Talla pequeña ~ Small size	130 a 260	140 a 340	Cerca de la zona ecuatorial (latitudes bajas) ~ Close to the Equatorial zone (low latitudes)	1979-1983 & 1989-1999
Talla media ~ Medium size	240 a 420	280 a 600	Casi todo el rango de la especie excepto las latitudes altas ~ Almost the whole distribution range, except for the high latitudes	1979-1983, 1989-1999, 2002 & 2013
Talla grande ~ Large size	400 a 500+	550 a 1000+	Al norte de los 10°N, al sur de los 10°S y aguas frías a lo largo de la costa norte-centro del Perú ~ To the north of 10°N, to the south of 10°S and cold waters along the northern and central parts of the Peruvian coast	1958-1962, 1990 & 2000-2017

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

Es importante destacar que al proponer estos grupos o posibles subunidades poblacionales Nigmatullin *et al.* (2001) reconocen las dificultades para definir la estructura poblacional del calamar gigante, destacando que, como en otros grupos de Ommastrephidae, en el caso de *D. gigas* hay muchos grupos locales, que algunas veces pueden ser grupos alopátricos (separados por barreras físicas) pero que mayormente son grupos simpátricos (separados sin barreras físicas) y parapátricos (con distribución continua, pero con apareamiento no aleatorio) que difieren entre sí en muchos aspectos ecológicos importantes. El canibalismo y la marcada agresividad y voracidad del calamar gigante, aunados a la estrecha relación entre la talla y la velocidad de natación (y de ataque y evasión) podrían explicar en gran medida la segregación parapátrica de estos grupos.

Cabría agregar que, en la misma época, Argüelles *et al.* (2001) investigaron la edad y el crecimiento del calamar gigante mediante la lectura de incrementos diarios en los estatolitos de ejemplares muestreados durante la pesquería peruana de calamar en 1992 e identificaron dos grupos de tamaño: uno con tallas menores de 490 mm LM y edad máxima de 220 días y otro con tallas mayores de 520 mm LM y edad máxima de 354 días, los que coincidían con los dos grupos de talla de madurez sexual observados en la misma pesquería entre 1991 y 1994 por Tafur y Rabí (1997) y respaldan la sugerencia de estos autores sobre la presencia en aguas peruanas de dos grupos poblacionales de calamar gigante, que se diferenciaban por su tamaño de madurez sexual, con una unidad poblacional de madurez temprana y talla pequeña (que podría corresponder a una mezcla de los grupos de talla pequeña y mediana, Tabla 1) y otra unidad poblacional de maduración tardía y talla de madurez más grande.

Observaciones más recientes han venido confirmando la presencia, dentro de las 200 mn de aguas jurisdiccionales peruanas, en períodos de tiempo y áreas variables, de esos tres grupos fenotípicos o subunidades poblacionales, que se distinguen por tener tallas máximas, tallas y edades de madurez sexual, preferencias ambientales y otras características fenotípicas algo diferentes (Argüelles *et al.* 2008, Argüelles y Tafur 2010, Arkhipkin *et al.* 2015, Csirke *et al.* 2015, Argüelles *et al.* 2017). Observaciones en la alta mar adyacente indican que más allá de las 200 mn de la costa peruana también se encuentran los tres grupos de tallas de madurez sexual, pero con clara prevalencia de los de tallas pequeña y mediana, como lo sugieren las distribuciones de frecuencias de tallas del calamar gigante (por lo general menores de 50 cm LM) capturados por la flota de aguas distantes de China, que ha venido operando entre 2006 y 2016 en el área

It is important to note that in proposing these groups or possible population subunits, Nigmatullin *et al.* (2001) recognized the difficulties in defining the population structure of jumbo flying squid, noting that, as in other groups of Ommastrephidae, in the case of *D. gigas* there are many local groups, which can sometimes be allopathic groups (separated by physical barriers) but are mostly sympatric (separated without physical barriers) and parapatric (with continuous distribution, but with non-random mating) groups that differ from each other in many important ecological aspects. Cannibalism and the pronounced aggressiveness and voracity of the jumbo flying squid, together with the close relationship between size and swimming (and attacking and escaping) speed, could explain, to a large extent, the parapatric segregation of these groups.

It should be added that, at the same time, Argüelles *et al.* (2001) investigated the age and growth of jumbo flying squid by reading daily increments in the statoliths of individuals sampled during the Peruvian squid fishery's operations in 1992 and identified two size groups: one with sizes less than 490 mm ML and maximum age of 220 days and the other with sizes greater than 520 mm ML and maximum age of 354 days, which coincided with the two groups of size at sexual maturity observed in the same fishery between 1991 and 1994 by Tafur & Rabí (1997) and support the suggestion of these authors on the presence in Peruvian waters of two population groups of jumbo flying squid, which differed in their size at sexual maturity, with a population unit of early maturity and small size (which may correspond to a mixture of the small and medium size groups, Table 1), and another population unit of late maturity and larger size of maturity.

More recent observations have confirmed the presence, within the 200 nm of Peruvian jurisdictional waters, in varying time periods and areas, of these three phenotypic groups or population subunits, which are distinguished by their maximum sizes, sizes and ages at sexual maturity, environmental preferences and other somewhat different phenotypic characteristics (Argüelles *et al.* 2008, Argüelles & Tafur 2010, Arkhipkin *et al.* 2015, Csirke *et al.* 2015, Argüelles *et al.* 2017). Observations in the adjacent high seas indicate that beyond the 200 nm off the Peruvian coast there are also the three groups of sexually mature sizes, but with a clear prevalence of those of small and medium sizes, as suggested by the frequency distributions of sizes of jumbo flying squid (usually less than 50 cm ML) captured by China's distant water fleet, which has been operating between 2006 and 2016 in the high

de altamar frente al Perú (Liu *et al.* 2013, 2013a, Li *et al.* 2016, 2017). En particular, resulta interesante la observación de Liu *et al*. (2013a) que señalan que sus análisis muestran que el grupo de tallas medias fue el que predominó en el área de alta mar frente a Perú y Chile, que se caracteriza por aguas más temperadas al estar bajo la influencia de la Corriente de Perú, mientras que el grupo de tallas pequeñas predominó más al norte, en el área de alta mar frente a Costa Rica, que se caracteriza por aguas más cálidas.

Las marcadas diferencias entre estos tres grupos, con tallas de madurez sexual y otras características fenotípicas tan diferenciadas, hace que, como señalan Nigmatullin *et al.* (2001), se les pueda considerar como especies *in status nascendi* o al menos como subunidades poblacionales o unidades de stock diferentes. Y de hecho, al expresar características poblacionales tan diferentes en áreas y por períodos de tiempo más o menos amplios, es posible que sea necesario considerarlas como tales (*i.e.* como grupos o subunidades poblacionales más o menos separadas) al estudiar y describir su dinámica poblacional y evaluar su abundancia, estado de explotación y rendimiento máximo por recluta o del stock en su conjunto y sobre todo, para desarrollar y aplicar las medidas de ordenación pesquera más adecuadas, al menos en aquellas áreas apartadas o colindantes donde por períodos prolongados predominan grupos de tallas de madurez diferentes y donde actúan pesquerías claramente diferenciadas, tales como, por ejemplo, la pesquería ejercida por nuestra flota artesanal en aguas peruanas que desde el año 2000 ha sido sostenida mayormente por el grupo de calamares de tallas de madurez grande, y la pesquería de la misma especie por flotas de otros países en la alta mar adyacente, que es sostenida mayormente por grupos de tallas de madurez mediana y chica.

Aunque la existencia de esos tres grupos que los asemeja a subunidades poblacionales separadas es respaldada por diversas observaciones y análisis biogeográficos, la mayoría de estudios genéticos orientados a determinar la estructura poblacional del calamar gigante en el hemisferio sur, no ha encontrado que estos grupos presenten marcadores genéticos lo suficientemente divergentes como para considerarlos como grupos o unidades poblacionales diferentes desde el punto de vista genético. En efecto, los estudios de Ibáñez (2010), Ibáñez *et al.* (2011) e Ibáñez y Poulin (2014) no encontraron diferencias genéticas relevantes entre el calamar gigante muestreado frente al centro-sur de Chile y frente a Perú, y los estudios genéticos de Yokawa (1995), Sandoval-Castellanos *et al.* (2009) y Staaf *et al.* (2010) no encontraron diferencias genéticas relevantes entre muestras correspondientes a dos o a los tres grupos de tallas de madurez descritos por Nigmatullin *et al.* (2001).

seas area off Peru (Liu *et al.* 2013, 2013a, Li *et al.* 2016, 2017). In particular, it is interesting to note the observation made by Liu *et al*. (2013a) indicating that their analyses show that the medium size group was the one that predominated in the offshore area off Peru and Chile, which is characterized by more temperate waters under the influence of the Peruvian Current, while the small size group predominated further north in the offshore area off Costa Rica, which is characterized by warmer waters.

The marked differences between these three groups, with sizes at sexual maturity and other phenotypic characteristics so differentiated, means that, as Nigmatullin *et al.* (2001) point out, they can be considered as species *in status nascendi*, or at least as population subunits or different stock units. And in fact, when expressing such different population characteristics in more or less broad areas and for more or less broad periods of time, it may be necessary to consider them as such (i.e., to consider them as more or less separate population groups or subunits) when studying and describing their population dynamics and assessing their abundance, state of exploitation and maximum yield per recruit or of the stock as a whole, and above all, to develop and apply the most appropriate fisheries management measures, at least in those separate or adjoining areas where different groups of mature sizes predominate for long periods and where clearly differentiated fisheries operate, such as, for example, the fishery conducted by our artisanal fleet in Peruvian waters, which, since 2000, has been supported mostly by the large-sized squid group, and the fishery for the same species, by fleets of other countries in the adjacent high seas, which is supported mostly by medium- and small-sized size groups.

Although the existence of these three groups that resemble separate population subunits is supported by various biogeographic observations and analyses, most genetic studies aimed at ascertaining the population structure of jumbo flying squid in the southern hemisphere have not found that these groups have genetic markers that are sufficiently divergent to be considered as genetically different population groups or units. Effectively, the studies of Ibáñez (2010), Ibáñez *et al.* (2011) and Ibáñez & Poulin (2014) found no relevant genetic differences between the jumbo flying squid sampled off Central-Southern Chile and off Peru, and the genetic studies of Yokawa (1995), Sandoval-Castellanos *et al.* (2009) and Staaf *et al.* (2010) found no relevant genetic differences between samples corresponding to two or three groups of maturity sizes described by Nigmatullin *et al.* (2001).

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

Sin embargo, los mismos autores (Sandoval-Castellanos *et al.* 2009) concluyen que la falta de evidencia sobre la divergencia genética de esos grupos *"no necesariamente implica la ausencia de diferenciación entre los grupos, pero sustenta el hecho de que la población, en su amplia extensión geográfica, puede tener diferentes grupos de talla sin diferenciación genética relevante, implicando que los hipotéticos grupos genéticamente diferenciados pueden ocurrir en diferentes nichos ecológicos"*. A lo que podríamos agregar que la ausencia de marcadores genéticos claramente definidos no excluye la posibilidad de que la población de calamar gigante del Pacífico sudoriental se forme a través de múltiples unidades auto sostenidas con poca diferenciación genética, pero con procesos de crecimiento reproductivo y somático distintos y en hábitats diferentes, que en partes de su ciclo vital se pueden superponer total o parcialmente.

Además, hay que destacar el gran dinamismo del ecosistema de la Corriente de Perú que, sobre todo en su parte norte, frente al Perú, suele ser sometida al embate de marcados cambios ambientales contrapuestos, distinguiéndose los de carácter interanual, como "El Niño" y "La Niña", y los de carácter interdecadal, como "El Viejo" y "La Vieja" (Chavez *et al*. 2008), que han demostrado tener un marcado efecto sobre la distribución, transporte, dispersión y mezcla de las masas de agua de dicho ecosistema, así como sobre las especies que ahí habitan. Ello, aunado a la alta movilidad y adaptabilidad del calamar gigante, podría explicar la falta de una clara diferenciación genética ya sea a nivel latitudinal o a nivel de los tres grupos de tallas de madurez sexual ya descritos.

Como se ha mencionado líneas arriba, esos tres grupos con tallas de madurez y otras características fenotípicas tan diferentes, se han observado casi persistentemente en el ecosistema costero y oceánico frente al Perú, pero se suelen presentar como grupos dominantes separados, en períodos de tiempo diferentes y con una clara segregación espacial de sus núcleos de mayor abundancia, que tienden a alterarse esporádicamente o por períodos de una o más décadas ante cambios ambientales del tipo de El Niño, La Niña, El Viejo y La Vieja mencionados líneas arriba. Es muy probable que los procesos de dispersión y mezcla generados por estos fenómenos ambientales, tengan el efecto de mezclar también y reiniciar a nivel interdecadal, posibles procesos de divergencia genética de esos grupos.

Sin duda, la separación por una o más décadas de esos grupos fenotípicamente tan diferentes, no es suficiente para cimentar divergencias genéticas claramente identificables, a menos que se usen métodos capaces de examinar marcadores genéticos con un nivel de resolución más alto. Precisamente en esa dirección estuvo dirigido el estudio genético más reciente de Sánchez *et al.* (2016), quienes evaluaron la diversidad

However, the same authors (Sandoval-Castellanos *et al.* 2009) conclude that the lack of evidence on the genetic divergence of these groups *"does not imply complete lack of differentiation among the groups but supports the fact that a geographically spread population can have different size groups without relevant genetic differentiation, implying that the hypothetical genetically differentiated groups may occur in different ecological niches"*. To which we could add that the absence of clearly defined genetic markers does not exclude the possibility that the jumbo flying squid population of the Southeast Pacific is formed through multiple self-sustaining units with little genetic differentiation, but with different reproductive and somatic growth processes and in different habitats, which may overlap totally or partially in parts of their life cycle.

In addition, it is important to highlight the great dynamism of the Peruvian Current ecosystem, which, especially in the northern part, off Peru, is often subject to noticeable contrasting environmental changes, worth highlighting those of an interannual nature, such as "El Niño" and "La Niña", and those of an interdecadal nature, such as "El Viejo" and "La Vieja" (Chavez *et al*. 2008), which have proven to have a marked effect on the distribution, transport, dispersion and mixing of the water mases in that ecosystem, as well as on the species that inhabit it. This, in conjunction with the high mobility and adaptability of the jumbo flying squid, could explain the lack of a clear genetic differentiation either at the latitudinal level or at the level of the three groups of sizes at sexual maturity described above.

As mentioned above, these three groups with such different sizes at sexual maturity and other phenotypic characteristics have been observed almost persistently in the coastal and oceanic ecosystem off Peru, but are usually present as separate dominant groups, in different periods of time and with a clear spatial segregation of their nuclei of greatest abundance, which tend to be altered sporadically or for periods of one or more decades due to environmental changes of the type of El Niño, La Niña, El Viejo and La Vieja, which were mentioned above. It is very likely that the processes of dispersion and mixing generated by these environmental phenomena will also have the effect of mixing and resetting at the interdecadal level, possible processes of genetic divergence of these groups.

Clearly, the separation by one or more decades of these phenotypically very different groups is not sufficient to establish clearly identifiable genetic divergences, unless methods capable of examining genetic markers with a higher level of resolution are used. It was precisely in this direction that the most recent genetic study conducted by Sánchez *et al.* (2016) was directed. They evaluated the genetic

genética, los trazos de eventos demográficos del pasado y la estructura poblacional del calamar gigante en aguas peruanas y la alta mar adyacente, analizando un tipo de marcadores del DNA de mutación rápida, no usado antes en el caso de esta especie. Y entre sus hallazgos destacan el haber determinado: que hace unos 43.500 años hubo una expansión demográfica con un gran crecimiento poblacional; que los loci de los microsatélites del DNA indicaban una única estructura genética para toda el área frente al Perú: y que, en contraste, el mtDNA indicaba una diferenciación baja pero significativa entre los grupos de tallas pequeña y grande de madurez. No obstante, dado el bajo número de ejemplares analizados (n=120) y otras limitaciones que describen, los autores no llegan a resultados conclusivos, reconociendo que hay necesidad de más estudios para dilucidar este importante aspecto de la estructura poblacional del calamar gigante en aguas peruanas y en la alta mar adyacente.

Sin embargo, aunque hay serias y justificadas dudas sobre la diferenciación genética entre los tres grupos y que al estado del conocimiento actual no es posible distinguirlos como unidades poblacionales genéticamente diferentes, resaltamos lo ya expresado por Argüelles *et al.* (2017) sobre los desafíos que plantea la presencia de esos grupos con características fenotípicas tan diferentes, con áreas de distribución general también diferentes, que tienden a separarse espacialmente aun cuando sus áreas de distribución se superpongan y que son explotados por pesquerías también bastante diferentes, una artesanal costera que opera principalmente más cerca de la costa, en aguas jurisdiccionales peruanas y otra pesquería de aguas distantes que opera en alta mar, en aguas internacionales.

Lo expresado líneas arriba, plantea muchos interrogantes, demandas y desafíos serios e interesantes, en especial con respecto a cuáles son los mejores métodos de evaluación de stock a aplicar en estos casos, cuál es el enfoque y cuáles serían las estrategias de ordenación pesquera más adecuados, tanto con respecto a la pesca en alta mar como a la pesca en aguas jurisdiccionales. Y es muy probable que, aunque no se tengan evidencias concretas de que pertenecen a subunidades poblacionales genéticamente diferentes, estos tres grupos fenotípicamente tan diferentes, tendrán que ser evaluados y posiblemente también deberán ser sometidos a medidas de ordenación pesquera como si se trataran de unidades o subunidades poblacionales diferentes.

10. LA PESQUERÍA

Se identifican hasta tres períodos claros en la historia del desarrollo de la pesquería de calamar gigante en el Perú. El primero hasta antes de 1989, cuando no había una pesquería dirigida a esta especie y solo se desembarcaban algunos cientos de toneladas,

diversity, the traces of past demographic events and the population structure of jumbo flying squid in Peruvian waters and the adjacent high seas, analyzing a type of rapid mutation DNA marker not previously used in the case of this species. And among their findings, are worth noting they having established: that some 43,500 years ago there was a demographic expansion with a large population growth; that the DNA microsatellite loci indicated a single genetic structure for the entire area off Peru; and that, in contrast, the mtDNA indicated a low but significant differentiation between the small and the large-size at maturity groups. However, given the low number of specimens analyzed (n=120) and other limitations they describe, the authors do not reach conclusive results, recognizing that there is a need for more studies to elucidate this important aspect of the population structure of jumbo flying squid in Peruvian waters and in the adjacent high seas.

Nonetheless, although there are serious and justified doubts about the genetic differentiation between the three groups and that it is not possible to distinguish them with the current state of knowledge as genetically different population units, we highlight what has already been expressed by Argüelles *et al.* (2017) on the challenges posed by the presence of such groups with such different phenotypic characteristics, and with different general ranges of distribution, which tend to be spatially separated even when their ranges overlap, and are exploited by quite different fisheries, a coastal artisanal fishery operating mainly closer to the coast, in Peruvian jurisdictional waters and another distant water fishery operating on the high seas, in international waters.

The foregoing raises many serious and interesting questions, demands and challenges, especially with respect to the best stock assessment methods to be applied in these cases, and the best approach and most appropriate fisheries management strategies, both with respect to the high seas fisheries and the jurisdictional waters fisheries. And it is very likely that, although there is no concrete evidence that they belong to genetically different population subunits, these three so different phenotypic groups will have to be assessed and possibly also be subjected to fisheries management measures as if they were different population units or subunits.

10. THE FISHERY

Up to three clear periods in the history of the development of the jumbo flying squid fishery in Peru are identified. The first was before 1989, when there was no directed fishery for this species and only a few hundred tons were landed,

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

producto de capturas incidentales de la flota cortinera de altura dedicada a la pesca de atunes y tiburones, así como de la flota de cerco artesanal, más costera. El segundo período, entre 1990 y 1996, que corresponde a la fase de crecimiento inicial de una pesquería artesanal local dirigida a la pesca del calamar gigante y el inicio también de una pesquería industrial utilizando buques poteros industriales extranjeros bajo acuerdos que les permitían acceder a licencias o permisos temporales de pesca para operar en aguas peruanas. Juntas, esas dos pesquerías, llegaron a producir una captura total de 210 mil t en 1994, donde la mayor parte (80%) fue capturada por la flota industrial extranjera (Fig. 12), contribuyendo así a confirmar la presencia de densas concentraciones de calamar gigante de importancia comercial en aguas peruanas.

Luego de un breve intervalo de bajas capturas, asociado a un proceso de revisión de los acuerdos y licencias de pesca a la flota potera industrial extranjera y a la ocurrencia del muy fuerte fenómeno de El Niño de 1997-98, a partir de 1999 se observa un tercer período en el desarrollo de esta pesquería que se prolonga hasta la fecha, caracterizado por el rápido crecimiento de la pesquería artesanal local del calamar gigante y el reemplazo y eliminación gradual de la pesquería industrial con barcos industriales extranjeros. Las capturas totales en aguas jurisdiccionales peruanas en este tercer período alcanzaron un primer máximo de 558.995 t en 2008, de las cuales el 95,4% (533.000 t) fue capturado por la flota artesanal local, y en 2014 se alcanzó un segundo máximo de 556.156 t, todo capturado por la flota artesanal local.

mostly resulting from the bycatch of the high-sea gillnetting fleet fishing for tunas and sharks, as well as the artisanal purse-seine fleet, which was more coastal. The second period, between 1990 and 1996, corresponds to the initial growth phase of a local artisanal fishery aimed at fishing for jumbo flying squid and the beginning of an industrial fishery using foreign industrial jigger vessels under agreements that allowed them access to temporary fishing licenses or permits to operate in Peruvian waters. Together, these two fisheries produced a total catch of 210,000 t in 1994, where the majority (80%) was caught by the foreign industrial fleet (Fig. 12), thus contributing to confirm the presence of dense commercially important concentrations of jumbo flying squid in Peruvian waters.

After a brief interval of low catches, associated with a process of revision of the agreements and fishing licenses to the foreign industrial jigger fleet and the occurrence of the very strong El Niño phenomenon of 1997-98, from 1999 onwards a third period in the development of this fishery has been observed, which continues to date, characterized by the rapid growth of the local artisanal fishery for jumbo flying squid and the gradual replacement and elimination of the industrial fishery with foreign industrial vessels. The total catches in Peruvian jurisdictional waters in this third period reached its first peak of 558,995 t in 2008, of which 95.4% (533,000 t) were caught by the local artisanal fleet, and in 2014 a second peak of 556,156 t was reached, all caught by the local artisanal fleet.

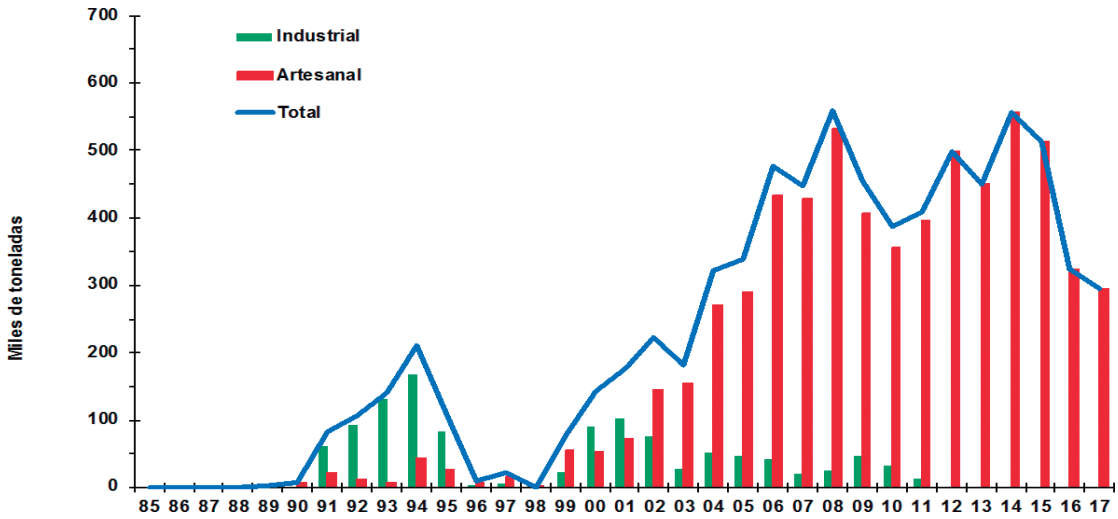

Figura 12.- Capturas anuales de calamar gigante (*D. gigas*) en aguas jurisdiccionales peruanas, total y por flotas, industrial y artesanal, años 1985-2017

Figure 12. Annual catches of jumbo flying squid (*D. gigas*) in Peruvian jurisdictional waters, totals and by the industrial and the artisanal fleets, years 1985-2017

El calamar gigante se captura a lo largo de toda la costa peruana, desde muy cerca de la costa hasta 450 mn, sin embargo, las áreas de pesca con los mejores rendimientos se encuentran generalmente entre 10 y 80 mn de la costa en verano y de 10 a 130 mn en invierno y primavera. En esta fase de desarrollo la flota industrial pescó tanto en alta mar como en aguas jurisdiccionales peruanas, mientras que la flota artesanal operó más cerca de la costa que la flota industrial.

La flota potera industrial que operó en aguas peruanas entre 1991 y 2011, capturó calamar gigante frente a toda la costa peruana. Inicialmente fue autorizada a operar solo por fuera de 20 y 30 mn de distancia de la costa hasta 2010, restricción que se amplió a hasta 80 mn de la costa en 2011. En gran parte, esas medidas tuvieron por finalidad evitar o reducir posibles conflictos con la pesquería artesanal que estaba en pleno proceso de expansión. La flota industrial realizó capturas hasta 450 mn de distancia de la costa peruana, aunque encontraron las mejores concentraciones y realizaron la gran mayoría de sus capturas dentro de las 200 mn, en aguas jurisdiccionales peruanas, sobre o ligeramente más allá del borde de la plataforma continental (Csirke *et al.* 2015). Entre 1991 y 2000, las áreas de pesca principales y más productivos de la flota industrial se ubicaron hacia el norte del Perú, entre 04 y 09°S, extendiéndose también hacia la parte centro y sur. Primero ocasionalmente, en 1992, 1993 y 1997 y luego más frecuentemente entre 2001 y 2011. A partir de 2012 se dejó de otorgar licencias para la pesca de calamar gigante con embarcaciones industriales extranjeras en aguas peruanas y desde entonces la única flota dedicada a la pesca de calamar gigante en aguas peruanas es de tipo artesanal.

Aparte de la prohibición general de pescar muy cerca de las islas y puntas guaneras, la flota artesanal ha tenido y tiene pocas o ninguna restricción de área para operar, a no ser por la limitada autonomía de sus embarcaciones que, sin embargo, se ha ido ampliando. A partir de 1999 las capturas de calamar gigante por parte de la flota artesanal aumentaron rápidamente, primero con una flota que operaba en la zona norte, principalmente desde los puertos de Paita y Talara. En la parte sur, la pesca del calamar gigante se inicia propiamente a partir del año 2001, con una flota artesanal que opera desde el puerto de Matarani.

Desde 2009, la distribución general de las áreas de pesca de la flota artesanal dedicada a la pesca de calamar gigante se ha ido extendiendo, abarcando mayor área del dominio marítimo peruano, tanto a lo largo de la costa como hacia fuera de ella. Inclusive, entre los años 2013 y 2016 se han reportado algunas capturas de calamar gigante a más de 200 mn de distancia de la costa, aunque la mayor parte de esas capturas habrían sido realizadas por la flota

The jumbo flying squid is caught along the entire Peruvian coast, from very close to the coast to 450 nm distance from the coast, however, the fishing areas with the best yields are generally between 10 and 80 nm from the coast in summer and 10 to 130 nm in winter and spring. In this phase of development, the industrial fleet fished both on the high seas and in Peruvian jurisdictional waters, while the artisanal fleet operated closer to the coast than the industrial fleet did.

The industrial jigger fleet that operated in Peruvian waters between 1991 and 2011 caught jumbo flying squid off the entire Peruvian coast. It was initially authorized to operate only outside 20 and 30 nm from the coast, until 2010; then this restriction that extended to 80 nm offshore in 2011. These measures were largely aimed at avoiding or reducing potential conflicts with the expanding artisanal fishery. The industrial fleet made catches up to 450 nm from the Peruvian coast, although they found the best concentrations and made the vast majority of their catches within 200 nm, in Peruvian jurisdictional waters, on or slightly beyond the edge of the continental shelf (Csirke *et al.* 2015). Between 1991 and 2000, the main and most productive fishing areas of the industrial fleet were located in Northern Peru, between 04 and 09°S, also extending towards the central and southern parts of the country. At first this happened occasionally, in 1992, 1993 and 1997, and then more frequently between 2001 and 2011. From 2012 onwards, the granting of licenses to fish for jumbo flying squid with foreign industrial vessels in Peruvian waters ceased, and since then the only fleet engaged in fishing for jumbo flying squid in Peruvian waters has been of the artisanal type.

Apart from the general prohibition to fish too close to islands and guano producing points, the artisanal fleet has had and still has little or no area restriction to operate, except for the limited autonomy of its vessels, which, however, has been extended. From 1999 onwards, catches of jumbo flying squid by the artisanal fleet increased rapidly, first with a fleet operating in the northern area, mainly from the ports of Paita (05°05'S) and Talara 04°34'S. In the southern part, fishing for jumbo flying squid began in 2001, with an artisanal fleet operating from the port of Matarani (17°00›S).

Since 2009, the general distribution of the fishing areas of the artisanal fleet dedicated to fish for jumbo flying squid has been expanding, covering a larger area of the Peruvian maritime domain, both along the coast and off of it. Between 2013 and 2016, some catches of jumbo flying squid were reported from more than 200 nm off the coast, although most of these catches would have been made by the multipurpose longliner-jigger fleet engaged

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

multipropósito espinelera-potera dedicada a la pesca de perico (*Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758) y varias especies de tiburones, que muchas veces usan al calamar gigante como carnada.

La mayor expansión de las áreas de pesca del calamar gigante de la flota artesanal tanto en sentido latitudinal como longitudinal, se dio a partir del año 2013, incluyendo áreas hacia el norte de Huacho (11°00´S) y al sur de Atico (16°00´S). Estas áreas continuaron extendiéndose de 2015 a la fecha, tanto hacia el borde externo de las 200 mn del dominio marítimo peruano como a lo largo de la costa, incluyendo áreas desde frente al Callao (12°00´S) hasta el sur de San Juan de Marcona (15°20´S) que antes eran poco visitadas. Esta mayor extensión de las áreas de pesca de calamar gigante, sobre todo hacia áreas más distantes de la costa, pone más en evidencia algunas limitaciones de la flota artesanal en lo que se refiere principalmente al equipamiento y facilidades que permitan mayor autonomía y mejores condiciones de captura, manipuleo y conservación a bordo. Al respecto, Salazar *et al.* (2018) examinan las características y situación actual de la flota artesanal y hacen algunas propuestas para la adecuación y desarrollo de una flota peruana especializada en la captura del calamar gigante, que incorpore tecnologías más modernas y eficientes de captura, manipuleo y conservación a bordo.

Además de la pesquería dirigida por parte de la flota potera artesanal, hay también registros de capturas incidentales de calamar gigante en las pesquerías pelágicas dirigidas a la captura de anchoveta con red de cerco, con malla de 13 mm y a la captura de jurel y caballa (*Scomber japonicus*) con red de cerco, con malla de 38 mm. Bouchon *et al.* (2018) dan cuenta que en el periodo 2000-2015 esas dos pesquerías pelágicas con red de cerco, tuvieron una captura incidental acumulada de calamar gigante de 6.247 t, que representaron el 0,0065% del desembarque acumulado de anchoveta, el 0,0062% del desembarque acumulado de los tres pelágicos y el 0,1106% de desembarque acumulado de calamar gigante en el mismo período. La mayor parte de estas 6.247 t se capturó en la región norte-centro en los años 2002 y 2003, con casi 4.000 t y 1.000 t, respectivamente.

También reviste gran interés para el Perú la pesquería de calamar gigante que realizan flotas de ultramar en áreas de alta mar adyacentes a la zona de 200 mn bajo jurisdicción nacional que, como se describe líneas arriba, realizan flotas de China (Li *et al.* 2016, 2017), China Taipéi (Anónimo 2016, 2017) y en menor grado Corea (Choi *et al.* 2017), que capturan calamar gigante de grupos de talla de madurez y posibles subunidades de stock diferentes en áreas de alta mar, claramente diferentes a los grupos de talla y las áreas donde ha venido operando la flota artesanal peruana.

in fishing for common dolphinfish (*Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758) and several species of sharks, which often use the jumbo flying squid as bait.

The largest expansion of the fishing areas for jumbo flying squid in the artisanal fleet, both latitudinally and longitudinally, began in 2013, including areas north of Huacho (11°00´S) and south of Atico (16°00´S). These areas continued to extend from 2015 to date, both to the outer edge of the 200 nm of the Peruvian maritime domain and along the coast, including areas from off Callao (12°00´S) to south of San Juan de Marcona (15°20´S) that previously were rarely visited. This greater extension of the jumbo flying squid fishing areas, especially to areas further from the coast, puts more in evidence some of the limitations of the artisanal fleet in terms of equipment and facilities that allow for greater autonomy and better conditions for catching, handling and keeping their catch on board. In this regard, Salazar *et al.* (2018) examine the characteristics and current situation of the artisanal fleet and make some proposals for adapting and developing a Peruvian fleet specialized in the catch of jumbo flying squid, which would incorporate more modern and efficient technologies for catching, handling and conservation on board.

In addition to the directed fishery by the artisanal jigger fleet, there are also records of bycatches of jumbo flying squid in the pelagic fisheries targeting anchoveta with 13 mm mesh-size purse-seines, and mackerel (*Scomber japonicus*) and jack mackerel with 38 mm mesh-size purse-seines. Bouchon *et al.* (2018) report that in the period 2000-2015, these two pelagic purse-seine fisheries had an accumulated bycatch of 6,247 t of jumbo flying squid, representing 0.0065% of the cumulative landing of anchoveta, 0.0062% of the cumulative landing of the three pelagics and 0.1106% of the cumulative landing of jumbo flying squid in the same period. Most of these 6,247 t were caught in the north-central region in 2002 and 2003, with almost 4,000 t and 1,000 t, respectively.

Also of great interest to Peru is the jumbo flying squid fishery conducted by distant water fleets in high seas areas adjacent to the 200 nm zone under national jurisdiction which, as described above, is conducted by fleets from China (Li *et al.* 2016, 2017), Chinese Taipei (Anonymous 2016, 2017) and, to a lesser extent, Korea (Choi *et al.* 2017), who catch jumbo flying squid from different sizes at maturity groups and possibly different stock sub-units in high seas areas, clearly different from the size groups and areas where the Peruvian artisanal fleet has been operating.

11. INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA

Las primeras operaciones de pesca exploratoria y cruceros de investigación para evaluar la presencia y abundancia de calamar gigante en aguas peruanas fueron realizadas por Imarpe en 1979 y 1980, encontrándose concentraciones y niveles de abundancia bajos, con pequeños núcleos de ejemplares de 7 a 39 cm LM (Benites y Valdivieso 1986). Resultados similares se encontraron durante otro estudio realizado en 1983-1984, del cual se destacan los informes sobre la presencia de 3 a 4 cohortes de calamar gigante en aguas oceánicas con predominio de hembras en una proporción de 7: 1 y, la ausencia de desembarques de calamar gigante en 1983, asociado a los efectos del fuerte El Niño 1982-1983 (Benites 1985).

En 1984, el Centro de Investigación de Recursos Pesqueros Marinos de Japón (Jamarc) realizó algunas prospecciones de pesca exploratoria en alta mar, adyacentes a las aguas jurisdiccionales peruanas y en 1989-1990, a través de un acuerdo de cooperación con Imarpe las prospecciones se ampliaron para investigar la distribución y abundancia de calamar gigante en aguas jurisdiccionales peruanas. Estas prospecciones encontraron concentraciones lo suficientemente abundantes, como para apoyar el desarrollo de una pesquería de calamar gigante en aguas peruanas (Kuroiwa 1998, Rubio y Salazar 1992). El interés comercial por el calamar gigante fue confirmado por las operaciones de pesca exploratoria realizadas entre 1989 y 1991 con barcos poteros japoneses y coreanos y por la pesca comercial de una flota soviética que utilizaba redes de arrastre pelágico (Mariátegui y Taipe 1996).

Se realizaron otros cruceros de investigación entre 1997 y 2012 a bordo del BIC Shinko Maru 3 y el BIC Kaiyo Maru, a través de acuerdos de cooperación entre Imarpe, Jamarc y la Agencia de Pesca de Japón. Esos cruceros de investigación proporcionaron información valiosa sobre la distribución y concentración de paralarvas, juveniles y adultos de calamar gigante, así como sobre su comportamiento migratorio y el desarrollo de sus etapas tempranas de vida en aguas jurisdiccionales peruanas y en la alta mar adyacente (Jamarc 1999, Yatsu *et al*. 1999, 1999a; Fisheries Agency of Japan 2009, Sakai y Yamashiro 2013).

Desde 1999, se adaptaron ligeramente los cruceros de prospección hidroacústica llevados a cabo regularmente por Imarpe con el objetivo principal de evaluar la población de anchoveta y otros recursos pelágicos, a fin de incluir también como objetivo secundario la evaluación del calamar gigante (Flores *et al.* 2016).

11. SCIENTIFIC RESEARCH

The first exploratory fishing operations and research cruises to assess the presence and abundance of jumbo flying squid in Peruvian waters were carried out by Imarpe in 1979 and 1980, finding low concentrations and low abundance levels, with small nuclei of squids from 7 to 39 cm ML (Benites & Valdivieso 1986). Similar results were obtained during another study conducted in 1983-1984, amongst it is worth noting the reports on the presence of 3 to 4 cohorts of jumbo flying squid in oceanic waters, with a predominance of females in a ratio of 7:1, and the absence of landings of jumbo flying squid in 1983, associated with the effects of the strong El Niño 1982-1983 (Benites 1985).

In 1984, the Japan Marine Fisheries Resources Research Center (Jamarc) conducted some exploratory fishing surveys on the high seas adjacent to Peruvian jurisdictional waters, and in 1989-1990, through a cooperation agreement with Imarpe, the surveys were expanded to also investigate the distribution and abundance of jumbo flying squid in Peruvian jurisdictional waters. These surveys found concentrations abundant enough to support the development of a jumbo flying squid fishery in Peruvian waters (Kuroiwa 1998, Rubio & Salazar 1992). Commercial interest in the jumbo flying squid was confirmed by exploratory fishing operations conducted between 1989 and 1991 with Japanese and Korean jigger vessels and by commercial fishing by a Soviet fleet using pelagic trawls (Mariátegui & Taipe 1996).

Other research cruises were conducted between 1997 and 2012 aboard R/V Shinko Maru 3 and R/V Kaiyo Maru, through cooperation agreements between Imarpe, Jamarc and the Fisheries Agency of Japan. These research cruises provided valuable information on the distribution and concentration of paralarvae, juveniles and adults of jumbo flying squid, as well as on their migratory behavior and the development of their early life stages in Peruvian jurisdictional waters and in the adjacent high seas (Jamarc 1999, Yatsu *et al*. 1999, 1999a; Fisheries Agency of Japan 2009, Sakai & Yamashiro 2013).

Since 1999, the hydroacoustic prospecting cruises carried out regularly by Imarpe with the main objective of assessing the population of anchoveta and other pelagic resources have been slightly adapted in order to also include the assessment of jumbo flying squid as a secondary objective (Flores *et al.* 2016).

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

Además, Imarpe tiene un programa activo de investigación y monitoreo enfocado directamente en el calamar gigante, con el cual se obtiene información actualizada sobre su biología y pesquería, incluyendo indicadores de su distribución y abundancia en el mar peruano. Yamashiro *et al.* (2018) describen los procedimientos de muestreo y registro de datos que se siguen, con la finalidad de contar con una herramienta estandarizada que contribuya a disponer de datos e información confiable sobre la biología y la pesquería del calamar gigante en el Perú. Este programa de monitoreo pesquero está siendo revisado para ampliar la cobertura de los observadores del Imarpe en los lugares de desembarque y para comenzar a colocar observadores a bordo de la flota artesanal, enfocándose en la flota artesanal que pesca esta especie.

Como parte de las actividades regulares del Imarpe, se están llevando a cabo una serie de investigaciones sobre la distribución, migraciones, preferencias de hábitat, ecología trófica, proceso reproductivo, edad y crecimiento, estructura poblacional y otros aspectos de la biología, biogeografía y dinámica poblacional del calamar gigante, cuyos resultados más recientes se describen en forma sucinta en este volumen. Además, se está iniciando el desarrollo de otros programas de investigación como, por ejemplo, el que se propone examinar la variabilidad espacio-temporal de la distribución del calamar gigante en frente al Perú e identificar las posibles relaciones entre los factores ambientales y el hábitat de esta especie. Para ello se analizará tanto la información de los cruceros hidroacústicos como la de la flota comercial y se aplicarán diversos métodos basados en datos de sola presencia (ej.: Barbet-Massin *et al*. 2012, Brodie *et al.* 2015, Elith *et al.* 2006, Iturbide *et al.* 2015, Phillips y Dudík 2008, Schmitt *et al.* 2017, Vanderwal e*t al.* 2009). Se espera que estas relaciones puedan ser usadas para evaluar probables cambios en la distribución espacial debido a variaciones ambientales causadas por el cambio climático u otros factores, además de contribuir al desarrollo de una base científica sobre aspectos ambientales y espaciales en pro de mejorar las estrategias para la ordenación y la sostenibilidad de la pesquería del calamar gigante.

En una escala regional más amplia, existe un creciente interés por investigar los procesos y mecanismos que han llevado a la expansión del rango de distribución y la mayor presencia de grandes concentraciones de calamar gigante tanto en el Pacífico nororiental como en el Pacífico sudoriental (Nigmatullin *et al.* 2001, Field *et al.* 2007, Arancibia *et al.* 2007, Zeidberg y Robinson 2007) dándose particular atención a la posible influencia de los cambios climáticos y los efectos que puedan tener el agotamiento por la pesca de los potenciales depredadores de las diferentes etapas de la historia de vida del calamar gigante, favoreciendo su crecimiento y expansión. Estudios recientes realizados por Imarpe

Furthermore, Imarpe has an active research and monitoring program focused directly on jumbo flying squid, which provides updated information on their biology and fishery, including indicators of their distribution and abundance in the Peruvian sea. Yamashiro *et al.* (2018) describe the sampling and data recording procedures followed, with the aim of having a standardized tool that contributes to the availability of reliable data and information on the biology and fishery of jumbo flying squid in Peru. This fishery monitoring program is being revised to expand the coverage of Imarpe observers at landing sites and to begin placing observers aboard the artisanal fleet, focusing on the artisanal fleet fishing for this species.

As part of Imarpe's regular activities, a series of research studies are being carried out on the distribution, migration, habitat preferences, trophic ecology, reproductive processes, age and growth, population structure and other aspects of the biology, biogeography and population dynamics of jumbo flying squid, the most recent results of which are briefly described in this volume. In addition, other research programs are starting to be developed, such as the one aimed at examining the spatio-temporal variability of the distribution of jumbo flying squid off Peru and at identifying possible relationships between environmental factors and the habitat of this species. For this purpose, both the information from the hydroacoustic cruises and the commercial fleet will be analyzed, and various methods based on sole presence data will be applied (e.g.: Barbet-Massin *et al*. 2012, Brodie *et al.* 2015, Elith *et al.* 2006, Iturbide *et al*. 2015, Phillips & Dudík 2008, Schmitt *et al.* 2017, Vanderwal e*t al.* 2009). It is hoped that these relationships can be used to assess likely changes in spatial distribution due to environmental variations that are caused by climate change or other factors, and contribute to the development of a scientific basis on environmental and spatial aspects in order to improve strategies for the management and sustainability of the jumbo flying squid fishery.

On a broader regional scale, there is growing interest in investigating the processes and mechanisms that have led to the expansion of the range and the increased presence of large concentrations of jumbo flying squid in both the Northeast and Southeast Pacific (Nigmatullin *et al.* 2001, Field *et al.* 2007, Arancibia *et al.* 2007, Zeidberg & Robinson 2007), paying particular attention to the possible influence of climate change and the effects of depletion, by fishing, of potential predators at different stages of the life history of jumbo flying squid, favoring their growth and expansion. Recent Imarpe studies

sugieren que el comportamiento, el patrón de distribución, la abundancia local y total, el tamaño corporal y el tiempo y tamaño o la edad de madurez sexual podrían modificarse notablemente bajo condiciones ambientales extremadamente cálidas o frías típicas de eventos intensos de El Niño y La Niña, por lo que también se alientan investigaciones adicionales en esa dirección.

12. EVALUACIÓN DE STOCK

Desde 1999, las evaluaciones del calamar gigante en aguas peruanas se han basado predominantemente en los estimados de biomasa obtenidos a través de cruceros de prospección hidroacústica conducidos regularmente por Imarpe (Segura *et al.* 1996, Castillo *et al.* 2009, Imarpe 2015, Flores *et al.* 2016) complementado con el monitoreo de distribuciones de frecuencia de tallas y CPUE de las pesquerías industriales y artesanales, para obtener una estimación lo más temprana posible de los reclutas que ingresan a la pesquería cada año. Más recientemente, a medida que se han ido ampliando las series de datos de captura, esfuerzo de pesca y CPUE, las evaluaciones del recurso también incluyeron la aplicación de variantes de un modelo de producción excedente (Imarpe 2015a). Además, hay otras fuentes de información que pueden proveer valiosas indicaciones sobre presencia y, eventualmente, sobre niveles de abundancia y otras características de la especie frente al Perú en el pasado reciente, como las que provienen del análisis de contenidos estomacales de cachalotes en el Pacífico sudoriental (Vinatea 1965, Clarke *et al.* 1998) y, en especial, los que provienen de las observaciones de paralarvas de cefalópodos realizadas durante los cruceros de investigación del Imarpe (Ayón 2018), que se han venido realizando regularmente y representan una buena indicación de las fluctuaciones en la presencia y abundancia relativa de cefalópodos desovantes en aguas peruanas a través del tiempo.

No se han tratado de aplicar modelos de reducción o agotamiento del stock del tipo Leslie o DeLury en el caso del calamar gigante en el sistema norte de la Corriente de Perú debido a la gran dificultad que habría para satisfacer los supuestos y requerimientos para el ajuste de este tipo de modelos. Ello, debido a la complejidad de los patrones de reproducción, reclutamiento, migración y, sobre todo, de la distribución de frecuencia de tallas que se observan en la pesquería a lo largo del año. Porque, al ser multimodales es muy difícil identificar, separar y rastrear a lo largo del año los diversos grupos de tallas modales que se observan. Los que, en el más simple de los casos, podrían resultar de la presencia de cohortes múltiples dentro de una misma clase anual. Pero que, como se plantea líneas arriba, también podrían ser el resultado de la presencia de dos o tres grupos de tallas de madurez y otras características fenotípicas bastante diferenciadas, que podrían representar y/o deberían ser

suggest that behavior, distribution patterns, local and total abundance, body size, and time and size or age at sexual maturity may change significantly under extremely hot or cold environmental conditions that are typical of intense El Niño and La Niña events, and further research is encouraged in this regard.

12. STOCK ASSESSMENT

Since 1999, the assessments of jumbo flying squid in Peruvian waters have been predominantly based on biomass estimates obtained through hydroacoustic prospecting cruises conducted regularly by Imarpe (Segura *et al.* 1996, Castillo *et al.* 2009, Imarpe 2015, Flores *et al.* 2016) complemented by monitoring of size frequency distributions and CPUE from industrial and artisanal fisheries, in order to obtain the earliest possible estimate of the recruits entering the fishery each year. More recently, as the catch, fishing effort and CPUE data series have expanded, resource assessments have also included the application of variants of a surplus production model (Imarpe 2015a). There are also other sources of information that can provide valuable indications of the presence and, eventually, abundance levels and other characteristics of the species off Peru in the recent past, such as those from the analysis of stomach contents of sperm whales in the southeastern Pacific (Vinatea 1965, Clarke *et al.* 1998) and, in particular, those from observations of cephalopod paralarvae made during Imarpe research cruises (Ayón 2018), which have been conducted regularly and represent a good indication of fluctuations in the presence and relative abundance of spawning cephalopods in Peruvian waters over time.

No attempt has been made to apply Leslie or DeLury stock reduction or depletion models in the case of jumbo flying squid in the northern system of the Peruvian Current due to the great difficulty in satisfying the assumptions and requirements for the adjustment of these type of models. This is due to the complexity of the reproduction, recruitment, migration and, above all, size frequency distribution patterns observed in the fishery throughout the year because, as they are multimodal, it is very difficult to identify, separate and track throughout the year the various modal size-groups being observed. Which, in the simplest of cases, could result from the presence of multiple cohorts within the same year class. But, as discussed above, they could also be the result of the presence of two or three groups with size at maturity and other quite different phenotypic characteristics, which could represent and/or should be treated as different population subunits with

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 ISSN 0458-7766

tratados como subunidades poblacionales diferentes con áreas de distribución que se superponen, al menos parcial y temporalmente. Sin embargo, se está investigando la posibilidad de adaptar o desarrollar un modelo alternativo que a través del análisis de datos a nivel mensual, al inicio de la temporada anual de pesca, permita estimar la situación del stock, su captura potencial y otros parámetros poblacionales para el resto del año.

Estimaciones de biomasa acústica

En principio, la ocurrencia de dos o más grupos o subunidades poblacionales con tallas y otras características fenotípicas diferenciadas, no debería afectar las estimaciones de biomasa con el método hidroacústico y esto lo hace uno de los métodos de preferencia que ha venido utilizando el Imarpe, para hacer las primeras evaluaciones de la población de calamar gigante frente a las costas del Perú.

El Imarpe ha estado utilizando las prospecciones acústicas para evaluar la biomasa de la anchoveta, y otras especies pelágicas, desde la década de los años 1960. Las estimaciones de estas prospecciones han mejorado sustancialmente con la introducción del método de eco-integración a principios de la década de los 1970 (Johannesson y Robles 1977), la actualización constante de los equipos empleados y la capacitación de los científicos y técnicos que los operan. A partir de 1999, el Imarpe modificó ligeramente el diseño y la cobertura de sus prospecciones acústicas regulares, para incluir también al calamar gigante, además de otras especies importantes del ecosistema marino peruano (Flores *et al.* 2016).

Las prospecciones siguen un diseño de muestreo sistemático paralelo, con transectos perpendiculares a la costa cada 12 a 17 mn (Johannesson y Robles 1977, MacLennan y Simmonds 1992). El equipo utilizado se ha actualizado regularmente y en los últimos años los datos acústicos se han recopilado utilizando ecosondas científicas Simrad modelo EK500 y EK60, con transductores a frecuencias de 38, 120 y 200 kHz. Se usa el software "Echoview" para el post-procesamiento de los registros acústicos. El equipo hidroacústico se calibra al comienzo de cada crucero utilizando esferas de cobre de 23 mm (para 120 kHz), 60 mm (para 38 kHz) y 13,7 mm (para 200 kHz) como blancos estándar (Foote *et al.* 1987, Simrad 1997). Además, cuando se usa más de un barco se hace una inter-calibración para estandarizar las mediciones de sus sistemas acústicos.

Debido a la combinación de sus objetivos, los cruceros de prospección acústica generalmente cubren toda el área costera de las aguas jurisdiccionales peruanas de norte a sur y desde 10 hasta 100 mn de distancia de la costa, con algunos transectos hasta solo 80 mn y otros hasta 120 mn de la costa, dependiendo de las condiciones ambientales

overlapping areas of distribution, at least partially and temporarily. Nonetheless, the possibility is being investigated for adapting or developing an alternative model that, through the analysis of monthly data at the beginning of the annual fishing season, will allow assessing the state of the stock, its potential catch and other population parameters for the rest of the year.

Acoustic biomass estimates

In principle, the occurrence of two or more population groups or subunits with different sizes and other phenotypic characteristics should not affect biomass estimates with the hydroacoustic method, and this makes it one of the preferred methods that Imarpe has been using to make the first assessments of the jumbo flying squid population off the Peruvian coast.

Imarpe has been using acoustic surveys to assess the biomass of anchoveta, and other pelagic species, since the 1960s. The estimates of these surveys have improved substantially with the introduction of the eco-integration method in the early 1970s (Johannesson & Robles 1977), the constant updating of the equipment used and the training of the scientists and technicians who operate them. Since 1999, Imarpe has slightly modified the design and coverage of its regular acoustic surveys, to include the jumbo flying squid, as well as other important species of the Peruvian marine ecosystem (Flores *et al.* 2016).

Surveys follow a systematic parallel sampling design, with transects perpendicular to the coast every 12 to 17 nm (Johannesson & Robles 1977, MacLennan & Simmonds 1992). The equipment used has been regularly updated and, in recent years, acoustic data has been collected using Simrad scientific echo sounders model EK500 and EK60, with transducers at 38, 120 and 200 kHz frequencies. "Echoview" software is used for post-processing of the acoustic recordings. The hydroacoustic equipment is calibrated at the beginning of each cruise using 23 mm (for 120 kHz), 60 mm (for 38 kHz) and 13.7 mm (for 200 kHz) copper spheres as standard targets (Foote *et al.* 1987, Simrad 1997). Also, when more than one vessel is used, an inter-calibration is done to standardize the measurements of its acoustic systems.

Due to the combination of their objectives, acoustic survey cruises generally cover the entire coastal area of Peruvian jurisdictional waters from north to south and from 10 to 100 nm from the coast, with some transects up to only 80 nm and others up to 120 nm from the coast, depending on the environmental

y la distribución de la anchoveta, la principal especie objetivo en la mayoría de estas prospecciones. Por lo tanto, se sabe que al cubrir sólo la zona costera entre 10 y 100 mn de la costa, las prospecciones proporcionan índices relativos de la biomasa acústica y, eventualmente, estimaciones acústicas de la biomasa[3] de solo una parte del stock de calamar gigante.

Y, como se explicó al referirnos a la distribución espacial líneas arriba (Figs. 1, 2, 3) la porción del stock que se encuentra dentro de las 100 millas náuticas de la costa puede variar mucho estacionalmente, con el ciclo ontogenético y entre años, debido a las condiciones ambientales cambiantes que afectan la distribución geográfica del calamar gigante. Por lo tanto, estas estimaciones de la biomasa relativa o de la biomasa absoluta deben tomarse como la biomasa mínima de calamar gigante disponible en aguas jurisdiccionales peruanas en un momento dado.

Se sabe que el calamar gigante tiene una distribución longitudinal mucho más amplia, que se extiende mucho más allá de las 200 mn de la costa y se sabe también que, por efecto de la variabilidad ambiental típica del mar peruano, la porción del stock o stocks de calamar gigante frente al Perú, que se distribuye dentro de la franja de 100 mn de la costa, varía también mucho, tanto estacionalmente como de un año a otro. Por lo tanto, si bien son válidas para las áreas cubiertas, las evaluaciones con el método hidroacústico deben considerarse como subestimaciones de la biomasa real del calamar gigante en aguas peruanas.

Durante el verano de 2015, el Imarpe realizó un crucero de prospección acústica, específicamente diseñado para evaluar la biomasa de calamar gigante, usando dos barcos de investigación en un área extendida hasta 270 mn de la costa (Imarpe 2015) pero esta prospección se centró únicamente en las áreas de distribución más septentrional y meridional del calamar gigante en aguas peruanas, que son donde se han venido concentrando la mayoría de las áreas de pesca de las flotas artesanales locales dedicadas a la pesca de este recurso (Fig. 5). Se logró solo una estimación parcial de la biomasa de calamar gigante disponible en aguas peruanas, pero presumiblemente una mejor evaluación, más enfocada de la biomasa disponible para la flota artesanal local peruana que se concentra en el norte y en el sur.

conditions and distribution of the anchoveta, the main target species in most of these surveys. Therefore, it is known that by covering only the coastal area between 10 and 100 nm from the coast, the surveys provide relative indices of the acoustic biomass and, eventually, acoustic estimates of the biomass[3] of only a part of the jumbo flying squid stock.

Additionally, as explained when referring to the spatial distribution above (Figs. 1, 2, 3), the portion of the stock within 100 nautical miles of the coast can vary greatly seasonally, with the ontogenetic cycle, and between years, due to the changing environmental conditions that affect the geographical distribution of the jumbo flying squid. Therefore, these estimates of relative biomass or absolute biomass should be taken as the minimum biomass of jumbo flying squid available in Peruvian jurisdictional waters at any given time.

It is known that the jumbo flying squid has a much wider longitudinal distribution, which extends well beyond the 200 nm from the coast and it is also known that, due to the effect of the environmental variability typical of the Peruvian sea, the portion of the stock or stocks of jumbo flying squid off Peru, which is distributed within the 100 nm of the coast, also varies greatly, both seasonally and from year to year. Therefore, while valid for the areas covered, hydroacoustic assessments should be considered as underestimates of the actual biomass of jumbo flying squid in Peruvian waters.

During the summer of 2015, Imarpe conducted an acoustic survey cruise, specifically designed to assess the biomass of jumbo flying squid, using two research vessels in an extended area up to 270 nm of the coast (Imarpe 2015), but this survey focused only on the most northern and southern distribution areas of jumbo flying squid in Peruvian waters, which are where most of the fishing areas of the local artisanal fleets dedicated to fishing for this resource have been concentrated (Fig. 5). Only a partial estimate of the biomass of jumbo flying squid available in Peruvian waters was achieved, but presumably a better, more focused assessment of the biomass available to the local Peruvian artisanal fleet concentrated in the north and south was obtained.

3 Los índices relativos de biomasa acústica asumen que las tasas de conversión de las señales acústicas retrodispersadas observadas a biomasa estimada se mantienen constantes y, por lo tanto, proporcionan estimaciones de las fluctuaciones y tendencias de la biomasa de calamar gigante que son más sólidas y confiables que las estimaciones de la biomasa en términos absolutos (ej.: en toneladas), que dependen de la precisión del valor absoluto de las tasas de conversón de las señales acústicas retrodispersadas a biomasa de calamar gigante, sobre las cuales hay todavía un cierto nivel de incertidumbre. Este es otro de los aspectos bajo investigación en el IMARPE.

3 Relative acoustic biomass indices assume that the conversion rates of observed backscattered acoustic signals to estimated biomass remain constant and therefore provide estimates of fluctuations and trends in jumbo flying squid biomass that are more robust and reliable than estimates of biomass in absolute terms (e.g., in tons), which depend on the precision of the absolute value of the backscattered acoustic signal conversion rates to jumbo flying squid biomass, for which there is still some uncertainty. This is another aspect under investigation at Imarpe.

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

Durante ese crucero de evaluación acústica de 2015 se estimó una biomasa total de 1,9 millones de toneladas de calamar gigante en solo partes seleccionadas del área total de su distribución en aguas peruanas, usando el BIC José Olaya Balandra al norte, cubriendo dos áreas seleccionadas entre 4 y 200 mn de distancia de la costa, entre las latitudes 05°00'S (Paita) y 09°00'S (Chimbote) y el BIC Humboldt al sur, cubriendo tres áreas seleccionadas entre 4 y 270 mn de distancia de la costa, entre las latitudes 14°00'S (bahía Independencia) y 20°00'S. En las áreas exploradas al norte con el BIC José Olaya Balandra se estimó una biomasa total 550 mil t de calamar gigante, mientras que en las áreas exploradas al sur con el BIC Humboldt se estimó una biomasa total de casi 1,35 millones de toneladas (Imarpe 2015).

Las estimaciones de biomasa obtenidas a través de las prospecciones acústicas entre 1999 y 2015, agrupadas por estación, se muestran en la figura 13 donde, como ya se indicó, se observa gran variabilidad estacional e interanual en las biomasas de calamar gigante estimadas dentro de las 100 mn de la costa. Se destaca que las estimaciones de biomasa más altas corresponden a la estación de verano, cuando las masas de agua preferidas por el calamar gigante se acercan más a la costa. Y las estimaciones más bajas corresponden a la estación invernal, cuando el calamar gigante se aleja de la costa. También se observa la fluctuación interanual dentro de las 100 mn de la costa, debida sin duda a la combinación de fluctuaciones ambientales y de la biomasa total de calamar gigante frente al Perú. En esos años, la biomasa máxima estimada dentro de las 100 mn fue de 1,7 millones de toneladas en el verano de 2004. En el verano de 2015, la biomasa estimada dentro de las 100 mn de la costa en áreas seleccionadas al norte (04°00' a 08°00'S) y al sur (15°00' a 19°00'S) fue de 887 mil t.

During that 2015 acoustic assessment cruise, a total biomass of 1.9 million tons of jumbo flying squid was estimated in only selected parts of the total range of its distribution in Peruvian waters, using the R/V José Olaya Balandra to the north, covering two selected areas between 4 and 200 nm distance from the coast, between latitudes 05°00'S (Paita) and 09°00'S (Chimbote), and the R/V Humboldt to the south, covering three selected areas between latitudes 14°00'S (Independencia Bay) and 20°00'S. In the areas explored to the north with the R/V José Olaya Balandra, a total biomass of 550,000 t of jumbo flying squid was estimated, while in the areas explored to the south with the R/V Humboldt, a total biomass of almost 1.35 million t was estimated (Imarpe 2015).

The biomass estimates obtained through the acoustic surveys between 1999 and 2015, grouped by season, are shown in Figure 13, where, as already noted, there is great seasonal and interannual variability in the estimated jumbo flying squid biomass within 100 nm of the coast. It should be noted that the highest biomass estimates correspond to the summer season, when the water mases preferred by the jumbo flying squid are closer to the coast, and the lowest estimates are for the winter season, when the jumbo flying squid moves away from the coast. The interannual fluctuation within 100 nm of the coast is also observed, undoubtedly due to the combination of environmental fluctuations and the total biomass of jumbo flying squid off Peru. In those years, the maximum estimated biomass within 100 nm was 1.7 million tons in the summer of 2004. In the summer of 2015, the estimated biomass within 100 nm of the coast, in selected areas to the north (04°00' to 08°00'S) and south (15°00' to 19°00'S), was 887,000 t.

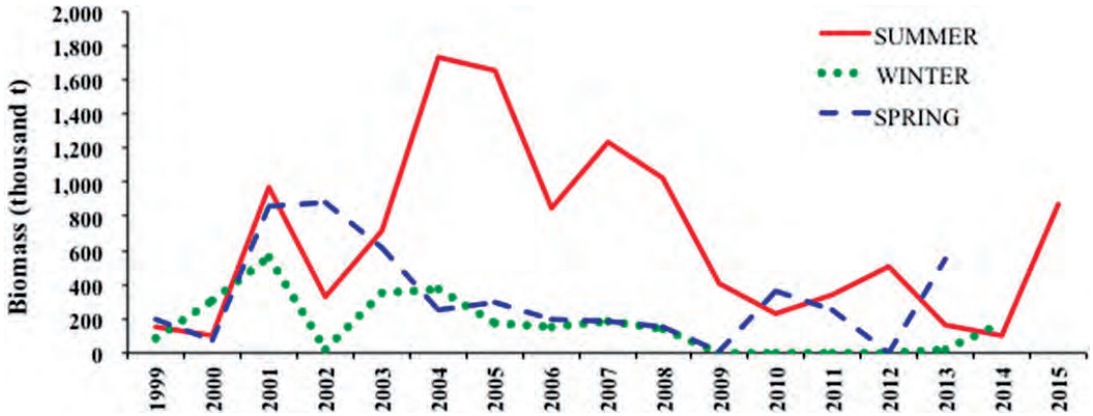

Figura 13.- Estimaciones acústicas de biomasa de calamar gigante (*D. gigas*) por estación, años 1999-2015, dentro de las 100 mn de la costa a lo largo de toda la costa peruana (años 1999-2014) y dentro de áreas seleccionadas al norte y al sur (verano 2015)

Figure 13. Acoustic biomass estimates of jumbo flying squid (*D. gigas*) by season, years 1999-2015, within 100 nm from the coast along the whole Peruvian coast (years 1999-2014) and within selected areas to the north and to the south (summer 2015)

Además del costo elevado que limita las posibilidades de tener coberturas espaciales más amplias, otra de las dificultades más saltantes que se encuentran con la aplicación del método hidroacústico para la evaluación de stock del calamar gigante, está relacionado con su adecuada identificación y valoración en los registros acústicos nocturnos, cuando se acerca a la superficie para alimentarse y se encuentran en una capa mixta con organismos más pequeños, como el plancton y una variedad de peces y otras especies pelágicas y mesopelágicas de las cuales se alimenta. Al respecto, cabe señalar que se ha encontrado que los estimados de biomasa de calamar gigante cuando se usan sólo los registros acústicos nocturnos tienden a ser más altos que cuando se usan sólo los registros diurnos, llegando en algunos casos al doble. Y hay la fundada sospecha que ello se debería a que durante las horas nocturnas la potencia de blanco o ecos de respuesta del calamar gigante podrían aumentar significativamente por la contaminación causada por la proximidad de peces y otros organismos pequeños con mayor respuesta de eco y, sobre todo, por la ingestión nocturna de peces y otros organismos con una alta potencia de blanco o respuesta de eco (ej., peces pequeños con vejiga natatoria).

Está claro que un calamar gigante que acaba de ingerir una gran cantidad de peces u organismos con una alta potencia de blanco producirá una respuesta de eco mucho más fuerte que un calamar gigante con el estómago vacío, durante el día. Sin lugar a dudas este es otro aspecto que debe ser investigado a fin de corregir evaluaciones acústicas pasadas y futuras. Pero este problema puede ser aún más complicado, ya que como se muestra en la figura 10, el grado de llenura de los estómagos de calamar gigante y la composición porcentual de peces y otras presas tiende a fluctuar marcadamente de un año a otro, y como muestran Alegre *et al*. (2014), también fluctuaría estacionalmente y por distancia a la costa.

Durante los cruceros tradicionales, orientados a la evaluación de recursos pelágicos, se realizan muestreos regulares con una red de arrastre pelágica estándar a fin de determinar la composición por especies de los registros acústicos observados. Las redes pelágicas capturan ejemplares de calamar gigante de diversos tamaños, pero, lamentablemente, sus capturas no necesariamente representan adecuadamente las tallas en la población de calamar gigante muestreada, sobre todo si se trata de calamares gigantes de tallas grandes, que evaden más fácilmente las redes pelágicas empleadas. Por ello, durante los cruceros diseñados específicamente para la evaluación del calamar gigante, se utilizan redes pelágicas combinadas con líneas manuales con poteras de diferentes tamaños para comprobar la presencia y determinar la composición por tamaños de los cardúmenes de calamar gigante detectados acústicamente. Además, en estos cruceros específicos

In addition to the high cost that limits the possibilities of having wider spatial coverage, another of the most relevant difficulties encountered with the application of the hydroacoustic method for the stock assessment of jumbo flying squid is related to its proper identification and appraisal in nocturnal acoustic records, when it approaches the surface to feed and is found in a mixed layer with smaller organisms, such as plankton and a variety of fish and other pelagic and mesopelagic species on which it feeds. In this regard, it should be noted that estimates of jumbo flying squid biomass have been found to be higher when using only night-time acoustic records than when using only daytime records, in some cases reaching twice as much. There is also a well-founded suspicion that this is due to the fact that during nighttime hours the jumbo flying squid target strength or echo signals could increase significantly due to pollution caused by the proximity of fish and other small organisms with a stronger echo response and, above all, by the nocturnal ingestion of fish and other organisms with a high target strength or echo response (e.g. small fish with a swim bladder).

It is clear that a jumbo flying squid that has just ingested a large number of fish or organisms with a high target strength will produce a much stronger echo response than a jumbo flying squid on an empty stomach, during the day. Undoubtedly, this is another aspect that must be investigated in order to correct past and future acoustic assessments. But this problem may be even more complicated, since as shown in Figure 10, the degree of fullness of jumbo flying squid stomachs and the percentage composition of fish and other prey tends to fluctuate markedly from year to year, and as shown by Alegre *et al*. (2014), would also fluctuate seasonally and by distance from the coast.

During traditional cruises, aimed at the assessment of pelagic resources, regular sampling is carried out with a standard pelagic trawl net to determine the species composition of the observed acoustic recordings. Pelagic nets catch jumbo flying squid of various sizes, but unfortunately, their catches do not necessarily adequately represent the sizes in the sampled jumbo flying squid population, especially in the case of large-sized jumbo flying squids, which more easily evade the pelagic nets used. Therefore, during cruises specifically designed for the assessment of jumbo flying squid, pelagic nets combined with hand lines with squid jigs of different sizes are used to check the presence and determine the size composition of the acoustically detected schools of jumbo flying squid. In addition, on these jumbo flying squid-

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 ISSN 0458-7766

para el calamar gigante, se trata de cubrir áreas más amplias en sentido longitudinal a fin de abarcar tanto las áreas costeras como áreas más alejadas de la costa. Pero ello se traduce en cruceros más largos y la investigación rápidamente se topa con una limitación determinante dictada por las restricciones presupuestarias.

Una ventaja del uso de la hidroacústica para la evaluación del calamar gigante es que se pueden usar varias frecuencias de sonido del ecosonda científico (5 frecuencias: 18, 38, 70, 120 y 200 kHz) que permiten una mejor frecuencia de respuesta y facilitan la identificación de las señales acústicas retrodispersadas de esta especie. Las otras tres grandes ventajas del método son que proporcionan evaluaciones directas independientes de la pesca, que las evaluaciones (de biomasa total, distribución general, composiciones de tamaño, etc.) pueden estar disponibles casi en tiempo real, poco después de la finalización del crucero de evaluación acústica y por último, y no por ello la menos importante, estas estimaciones de biomasa incluyen y no son afectadas por la presencia de los dos o tres grupos de tallas de madurez y posibles subunidades poblacionales discutidas líneas arriba.

Modelo de producción excedente

Como se describe en Csirke *et al.* (2015) a principios del 2015 el Imarpe hizo un ejercicio de evaluación del estado de la explotación de calamar gigante en la parte norte del sistema de la Corriente de Perú, mediante la aplicación de un modelo dinámico de biomasa con datos de captura y captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de la pesquería industrial y artesanal en aguas jurisdiccionales peruanas y datos de captura de las flotas de largo alcance, que pescaron en la alta mar adyacente durante el período 1999-2014. El esfuerzo y la CPUE para toda la serie se estandarizaron a los de la flota industrial en el período 1999-2011, ya que estos eran los datos disponibles y esa flota tenía registros de haber operado más o menos uniformemente a lo largo de toda la costa peruana desde 20-30 mn hasta 200 mn de distancia de la costa, mientras que la flota artesanal dedicada a la pesca del calamar gigante ha operado más cerca de la costa y se concentra principalmente en el norte y en el sur (Figs. 4, 5).

El modelo de biomasa dinámica se ajustó con la ayuda del software JAGS (Plummer 2003) desarrollado para el análisis Bayesiano utilizando el método MCMC (Markov Chain Monte Carlo) el que, a través de simulaciones, permite construir el modelo y estimar sus parámetros de tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) y capacidad de carga (K) y, a partir de ellos, derivar los estimados del rendimiento o la captura en peso (Y_{MRS}) y mortalidad por pesca (F_{MRS}) al nivel del máximo rendimiento sostenible (MRS). Como resultado del ajuste de este modelo, se estimó

specific cruises, the aim is to cover larger areas longitudinally in order to cover both coastal areas and areas further from the coast, but this translates into longer cruises, and research quickly encounters a decisive limitation dictated by the budgetary constraints.

An advantage of using hydroacoustics for the assessment of jumbo flying squid is that several sound frequencies of the scientific echo sounder (5 frequencies: 18, 38, 70, 120 and 200 kHz) can be used, which allow a better response frequency and facilitate the identification of the backscattered acoustic signals of this species. The other three major advantages of the method are that they provide direct assessments independently from the fishery, that assessments (of total biomass, general distribution, size compositions, etc.) may be available almost in real time, shortly after the end of the acoustic assessment cruise, and last but not least, these biomass estimates include and are not affected by the presence of the two or three groups of size at maturity and possible population subunits discussed above.

Surplus production model

As described by Csirke *et al.* (2015), in early 2015, Imarpe conducted an exercise to assess the state of exploitation of jumbo flying squid in the northern part of the Peruvian Current system by applying a dynamic biomass model with catch and catch per unit effort (CPUE) data from the industrial and artisanal fisheries in Peruvian jurisdictional waters, and catch data from the distant-water fleets that fished on the adjacent high seas during the period 1999-2014. The effort and CPUE for the whole series were standardized to those of the industrial fleet in the period 1999-2011, as this was the available data and this fleet had records of having operated more or less uniformly along the entire Peruvian coast from 20-30 nm to 200 nm off the coast, while the artisanal fleet engaged in fishing for jumbo flying squid has operated closer to the coast and was mainly concentrated in the north and south (Figs. 4, 5).

The dynamic biomass model was adjusted with the help of the JAGS software (Plummer 2003) developed for Bayesian analysis using the MCMC (Markov Chain Monte Carlo) method which, through simulations, allows the model to be constructed and its parameters of intrinsic population growth rate (r) and carrying capacity (K) to be estimated, and, from them, to derive the estimates of yield or catch in weight (Y_{MSY}) and fishing mortality (F_{MSY}) at the level of maximum sustainable yield (MSY). As a result of fitting this

una tasa intrínseca de crecimiento poblacional de r= 1,33 por año y una capacidad de carga de K= 4,23 millones de toneladas para el área de distribución del recurso en aguas jurisdiccionales peruanas y en la alta mar adyacente más próxima a las aguas jurisdiccionales peruanas. Se estimó una mortalidad por pesca al nivel del máximo rendimiento sostenible de F_{MRS} = 0,664 y una captura al nivel del máximo rendimiento sostenible de Y_{RMS}' = 1,40 millones de toneladas para las aguas jurisdiccionales más la alta mar adyacente y de Y_{RMS} = 1,05 millones de toneladas sólo para las aguas jurisdiccionales peruanas. Observándose que las capturas anuales tanto en las aguas peruanas (556 mil t en 2014) como en la alta mar adyacente frente al Perú (aproximadamente 340 mil t en 2014) estarían por debajo de los máximos rendimiento sostenibles estimados, sugiriendo que a fines del 2014 el calamar gigante frente al Perú se encontraba aun en estado de sub-explotación, o de explotación moderada.

Como se señala en Argüelles *et al.* (2016) para la aplicación de este y otros tipos de modelos de producción excedente, se requiere contar con series de tiempo razonables de captura y esfuerzo de pesca, y en principio no es necesario tener otras series de tiempo ni otra información u observaciones biológicas detalladas ni costosas. Y, como en otras especies, su aplicación en el caso del calamar gigante puede proporcionar estimaciones útiles del estado de explotación y las tendencias de la pesquería y las poblaciones explotadas, con resultados que pueden expresarse como estimaciones de la captura al nivel del máximo rendimiento sostenible (Y_{MRS}), la biomasa actual (B_t) en relación a la biomasa al nivel del máximo rendimiento sostenible (B_{MRS}), y la mortalidad por pesca actual (F_t) en relación a la mortalidad por pesca al nivel del máximo rendimiento sostenible (F_{MRS}) o algunas de sus variantes, que prevén niveles de explotación algo más conservadores, como la mortalidad por pesca al 10% ($F_{0,1}$) que corresponde al nivel en el cual la pendiente del rendimiento sostenible (normalmente del rendimiento por recluta) es 10% de la pendiente al origen o 2/3 de la mortalidad por pesca ($F_{2/3}$) donde la mortalidad por pesca se reduce a 2/3 de la F_{MRS}, que son parámetros relativamente fáciles de obtener y suelen ser atractivos y fáciles de entender por quienes tienen que usarlos para asesorar o para tomar decisiones sobre la ordenación de la pesca.

Sin embargo, también se ha señalado que este grupo de modelos y métodos indirectos se basa en suposiciones rígidas, tales como que la captura es proporcional al tamaño de la población y al esfuerzo de pesca aplicado, y que existe un fuerte efecto dependiente de la densidad que domina la dinámica poblacional, lo que implica una relación stock-reclutamiento con

model, an intrinsic rate of population growth of r= 1.33 per year and a carrying capacity of K= 4.23 million tons was estimated for the area of distribution of the resource in Peruvian jurisdictional waters and in the adjacent high seas closest to Peruvian jurisdictional waters. The other estimated parameters were the fishing mortality at the level of the maximum sustainable yield of F_{MSY} = 0.664, a catch at the level of the maximum sustainable yield of Y_{MSY}' = 1.40 million tons for the Peruvian jurisdictional waters plus the adjacent high seas, and of Y_{MSY} = 1.05 million tons for only the Peruvian jurisdictional waters. It should be noted that the annual catches in both Peruvian waters (556,000 t in 2014) and in the adjacent high seas off Peru (approximately 340,000 t in 2014) would be below the estimated maximum sustainable yields, suggesting that by the end of 2014 the jumbo flying squid off Peru was still in a state of under-exploitation, or moderately exploited.

As noted by Argüelles *et al.* (2016), for the application of this and other types of surplus production models, reasonable time series of catch and fishing effort are required, and, in principle, no further time series or other detailed or costly biological information or observations are required, and, as in other species, its application to jumbo flying squid can provide useful estimates of the state of exploitation and trends of the fishery and exploited stocks, with results that can be expressed as estimates of catch at the level of the maximum sustainable yield (Y_{MSY}), current biomass (B_t) relative to the biomass at the level of the maximum sustainable yield (B_{MSY}), and current fishing mortality (F_t) relative to fishing mortality at the level of the maximum sustainable yield (F_{MSY}), or some of its variants, which provide for somewhat more conservative levels of exploitation, such as fishing mortality at 10% ($F_{0.1}$) which corresponds to the level at which the slope of sustainable yield (usually yield per recruit) is 10% of the slope at the origin, or 2/3 of fishing mortality ($F_{2/3}$) where fishing mortality is reduced to 2/3 of F_{MSY}. All of which are parameters that are relatively easy to obtain and are usually attractive and easy to understand by those who have to use them to advise or make decisions about fisheries management.

However, it has also been pointed out that this group of models and indirect methods is based on rigid assumptions, such as that the catch is proportional to the size of the stock and the fishing effort applied, and that there is a strong density dependent effect that dominates the population dynamics, which implies a stock-recruitment relationship with a

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

un fuerte efecto depensatorio. Suposiciones que difícilmente se cumplirán en el caso de la pesquería y la población o poblaciones de calamar gigante.

Además, estos métodos tienen otras limitaciones bien conocidas. Como la necesidad de tener un buen contraste en la serie de tiempo que incluya observaciones por encima y por debajo de la B_{RMS}, y la incapacidad de incorporar información biológica básica pero reveladora sobre posibles cambios en ciertas características y, el estado del stock o stocks evaluados, como la estructura por tallas o edad, el crecimiento corporal, la madurez sexual, la periodicidad e intensidad del desove, la mortalidad natural, la extensión de las áreas de distribución, etc.

Y por último, es importante señalar que por sí solos, los modelos de producción excedente no son capaces de dar una alerta temprana en caso de reducciones severas del stock debido a sobrepesca o causas ambientales (o una combinación de ambas). De hecho, si el stock evaluado está disminuyendo o ha disminuido, los modelos de producción excedente advertirán esta ocurrencia solo *post-factum*, cuando los valores de CPUE hayan disminuido lo suficiente para dejar en evidencia la declinación de la población explotada, con el problema adicional que, si la causa de la disminución es independiente de la pesquería, la disminución puede pasar desapercibida por un tiempo, hasta que se traduzca en una disminución detectable tanto a través de las capturas como de los índices de CPUE.

La situación puede ser particularmente preocupante en el caso del calamar gigante que se captura tanto en aguas bajo jurisdicción nacional como en la altamar adyacente, donde es explotado por una flota internacional en un área bajo la competencia de un organismo intergubernamental, la Organización Regional de Ordenamiento Pesquero del Pacífico Sur (OROP-PS, o SPRFMO por sus siglas en inglés) de la cual Perú es uno de los 15 miembros activos, donde cualquier medida de ordenación pesquera debe ser tomada con el acuerdo de todos sus miembros, con la demora natural que ello implica.

En un contexto nacional fluido y razonablemente bien administrado, el lapso de tiempo que puede transcurrir desde el inicio de una declinación importante y duradera del stock explotado hasta la evaluación de la situación y la toma de las decisiones de ordenación pesquera que sean pertinentes, se puede reducir a unas pocas semanas e, inclusive, a unos pocos días si se trata de la adopción de medidas precautorias provisionales. En cambio, aun en el caso de una organización de ordenación pesquera intergubernamental pequeña y ágil, como la OROP-PS (SPRFMO) este proceso puede tomar varios meses e incluso un año, lo que en el caso de una severa

strong depensatory effect. These are assumptions that are unlikely to be met for the fishery and the jumbo flying squid stock(s).

In addition, these methods have other well-known limitations, such as the need to have a good contrast in the time series that includes observations above and below the B_{MSY}, and the inability to incorporate basic yet revealing biological information about possible changes in certain characteristics and the state of the stock or stocks assessed, such as size or age structure, body growth, sexual maturity, spawning periodicity and intensity, natural mortality, extension of distribution areas, etc.

And finally, it is important to note that surplus production models alone are not capable of providing early warning in the event of severe stock declines due to overfishing or environmental causes (or a combination of both). In fact, if the assessed stock is declining or has declined, the surplus production models will only signal this occurrence *post-factum*, when the CPUE values have decreased sufficiently to show the decline of the exploited stock, with the additional problem that, if the cause of the decline is independent of the fishery, the decline may go unnoticed for some time, until it translates into a detectable decline in both catches and CPUE rates.

The situation may be particularly worrying in the case of jumbo flying squid caught both in waters under national jurisdiction and in the adjacent high seas, where they are exploited by an international fleet in an area under the competence of an intergovernmental body, the South Pacific Regional Fisheries Management Organization (SPRFMO) of which Peru is one of the 15 active members, where any fishery management measure must be taken with the agreement of all its members, with the natural delay that this implies.

In a fluid and reasonably well-managed national context, the period of time that may elapse from the onset of a significant and lasting decline in the exploited stock to the assessment of the situation and the adoption of relevant fishery management decisions can be reduced to a few weeks, or even a few days for interim precautionary measures. In contrast, even in the case of a small and agile intergovernmental fisheries management organization, such as the SPRFMO, this process can take several months or even a year, which in the case of a severe decline in the stock of a short-live species such as the jumbo flying squid may be an undesirable and dangerously long time.

declinación del stock de una especie de vida tan breve como el calamar gigante puede ser un tiempo indeseable y peligrosamente largo.

En el caso de Perú, los modelos de producción excedente han demostrado ser herramientas útiles para la evaluación y ordenación de la pesquería de calamar gigante, sobre todo porque en los últimos años, del 2001 al 2016, la pesquería peruana de calamar gigante se ha basado mayormente, y en algunos años casi exclusivamente, en el grupo fenotípico o subunidad poblacional compuesta por ejemplares de tallas grandes de maduración sexual. Aunque últimamente ha habido algunos problemas para el ajuste de estos modelos debido a los efectos de los recientes eventos de El Niño sobre la abundancia, distribución y la estructura por tallas, y el debilitamiento consiguiente de algunos de los supuestos requeridos por el modelo. Pero, aun así, en el Perú, la aplicación del modelo de producción excedente al caso de la pesquería peruana de calamar gigante continúa proporcionando información valiosa ya que se utiliza en combinación con las estimaciones derivadas de la aplicación del método hidroacústico más directo y una serie de otras observaciones biológicas, ambientales y pesqueras.

Ha ayudado que, hasta el momento, ambos métodos, las evaluaciones por el método directo de la hidroacústica y por el método indirecto de los modelos de producción excedente, han proporcionado estimaciones comparables, compatibles con las altas capturas obtenidas, que confluyen en indicar que el calamar gigante en aguas peruanas se encuentra aún sub-explotado o moderadamente explotado. También es de destacar que se ha demostrado la gran ayuda que brinda el monitoreo regular que hace el Imarpe de los varios parámetros biológicos, ambientales y pesqueros, al proporcionar información casi en tiempo real sobre posibles cambios en la estructura, comportamiento, distribución y otras características del stock y de la pesquería, que no son fácilmente registrados por los cruceros de evaluación hidroacústica o por los modelos de producción excedente si estos se realizaran aisladamente. Y es este conjunto de fuentes de información lo que hasta la fecha ha venido contribuyendo a confirmar el estado saludable del stock o stocks de calamar gigante en aguas peruanas.

Una fuente de preocupación importante al aplicar los modelos de producción excedente, así como otros métodos de evaluación de stock, se refiere a la estructura o unidad del stock. En el caso del calamar gigante frente al Perú, esta puede ser una fuente importante de preocupación, dada la evidente presencia de los tres grupos fenotípicos o subunidades poblacionales descritos en forma sucinta en la Tabla 1. Afortunadamente, como se explicó líneas arriba, la mayoría del calamar gigante presente y capturado en aguas jurisdiccionales peruanas desde

In the case of Peru, surplus production models have proven to be useful tools for the assessment and management of the jumbo flying squid fishery, especially since in recent years, from 2001 to 2016, the Peruvian fishery for this species has been based largely, and in some years almost exclusively, on the phenotypic group or population subunit composed of large-size at sexual maturity squids. Though recently there have been some problems to fit these models due to the effects of recent El Niño events on the abundance, distribution and size structure, and the consequent fading of some of the assumptions required by the model. But even so, in Peru, the application of the surplus production model to the case of the Peruvian jumbo flying squid fishery continues to provide valuable information as it is used in combination with estimates derived from the application of the more direct hydroacoustic method and a number of other biological, environmental and fishery observations.

It has helped that, so far, both methods, the direct hydroacoustic method and the indirect method of surplus production models, have provided comparable estimates that are compatible with the high catches obtained, which contributes to indicate that the jumbo flying squid in Peruvian waters is still under-exploited or moderately exploited. It should also be noted that Imarpe's regular monitoring of the various biological, environmental and fishery parameters have shown to be very helpful in providing near real-time information on possible changes in the structure, behavior, distribution and other characteristics of the stock and fishery, which are not easily recorded by hydroacoustic assessment cruises or by surplus production models if these were conducted in isolation. It is this set of sources of information that, to date, has contributed to confirm the healthy state of the stock or stocks of jumbo flying squid in Peruvian waters.

A major source of concern when applying surplus production models, as well as other stock assessment methods, relates to the structure or unit of stock. In the case of the jumbo flying squid off Peru, this may be a major source of concern, given the evident presence of the three phenotypic groups or population subunits briefly described in Table 1. Fortunately, as explained above, most of the jumbo flying squid present and caught in Peruvian jurisdictional waters since 2000 belong to the phenotypic group or population subunit of large-size at sexual maturity. Therefore, until 2016, the issue of the three phenotypic groups or sub-units

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 ISSN 0458-7766

el año 2000 pertenece al grupo fenotípico o subunidad poblacional de talla grande de madurez sexual. Por lo tanto, hasta el 2016, el tema de los tres grupos fenotípicos o subunidades poblacionales de calamar gigante se mantuvo como un problema importante, pero no inminente, al menos en el caso de la pesquería peruana. Sin embargo, este no es el caso para la pesquería de calamar gigante en la alta mar adyacente, en el área de aplicación de la Convención de la OROP-PS (SPRMO), donde se observa la predominancia de ejemplares de talla de madurez media y pequeña, con grupos similares a los que se observaron y predominaron en aguas peruanas en el período 1989-2000. Y no se descarta que en algún momento se produzca un cambio de régimen ambiental que modifique nuevamente la estructura poblacional, y posiblemente también la abundancia, de calamar gigante en aguas peruanas, donde se podrían volver a presentar condiciones similares a las observadas en los decenios de los años 1980 y 1990, cuando en las aguas peruanas predominaron los grupos fenotípicos con tallas medias y pequeñas de madurez sexual.

Observaciones preliminares en aguas peruanas indican que durante 2017 y primeros meses del 2018 ha aumentado la presencia del grupo de calamares gigantes de tallas medias de madurez sexual, y posiblemente también de los de tallas pequeñas, alternando su presencia con el grupo de calamares gigantes de tallas grandes de madurez sexual. Es posible que se trate de un cambio transitorio debido a la reciente ocurrencia de cambios ambientales del tipo El Niño y La Niña. Pero si el cambio se hiciera persistente, habría que considerar la posibilidad de un cambio de régimen en el caso del calamar gigante en aguas peruanas, semejante pero en sentido inverso al observado entre el período de los años 1989 a 2000 y el período de los años 2001 a 2016, donde se cambió de un período en que predominaron ejemplares del grupo fenotípico de tallas medias y pequeñas de maduración sexual a otro donde predominaron ejemplares del grupo fenotípico de tallas grandes de maduración sexual, como se ilustra en la figura 11.

Índice de abundancia de paralarvas

La presencia y abundancia de estadios muy tempranos de la vida puede ser empleada como un indicador de la presencia y abundancia de los estadios adultos desovantes y bajo ciertas condiciones puede ser también un indicador del potencial de reclutamientos futuros. Como parte de las observaciones regulares que realiza el Imarpe durante sus cruceros de evaluación de recursos pelágicos, se han venido tomando muestras de plancton con red Hensen de 0,60 m de diámetro de boca en arrastres verticales desde 50 m de profundidad hasta la superficie, donde además del fitoplancton y zooplancton se observan huevos y formas larvarias de peces, moluscos y otras especies del mar peruano. Ayón (2018) ha analizado los datos de presencia y

of the jumbo flying squid population remained an important, but not imminent, problem, at least in the case of the Peruvian fishery. This is not the case, however, for the fishery for jumbo flying squid in the adjacent high seas, in the area of application of the SPRFMO Convention, where the predominance of medium and small-size at maturity squids are observed, with groups similar to those observed and predominant in Peruvian waters in the period 1989-2000. And it is not ruled out that at some point there will be an environmental regime change that will once again modify the population structure and possibly also the abundance of jumbo flying squid in Peruvian waters, shifting to conditions similar to those observed in the 1980s and 1990s, when the phenotypic groups with medium and small sizes of sexual maturity predominated in Peruvian waters.

Preliminary observations in Peruvian waters indicate that during 2017 and the first months of 2018, there has been an increased presence of jumbo flying squids of the medium-size at sexual maturity group, and probably also of those in the small-size group, alternating their presence with squids in the large-size at maturity group. This may be a temporary environmentally-driven change due to the recent occurrence of El Niño and La Niña, but if the change were to be persistent, it would be worth considering the possibility of a regime change in the case of jumbo flying squid in Peruvian waters, similar but in the inverse sense to that observed from the period of 1989-2000 to the period of the years 2001-2016, during which it changed from a period dominated by squids of the phenotypic group of medium and small size at sexual maturity to one dominated by squids of the phenotypic group of large sizes at sexual maturity, as shown in figure 11.

Index of abundance of paralarvae

The presence and abundance of very early life-history stages can be used as an indicator of the presence and abundance of adult spawning stages, and, under certain conditions, can also be an indicator of the potential for future recruitment. As part of the regular observations made by Imarpe during its pelagic resource assessment cruises, plankton samples have been collected with a 0.60 m diameter Hensen net in vertical trawls from 50 m depth to the surface, where, in addition to phytoplankton and zooplankton, eggs and larval forms of fish, mollusks and other species of the Peruvian sea are observed. Ayón (2018) has analyzed the presence and abundance data of cephalopod paralarvae from these surveys carried out during 94 research

abundancia de paralarvas de cefalópodos provenientes de esos muestreos, realizados durante 94 cruceros de investigación llevados a cabo hasta 100 mn de la costa a lo largo de toda la costa entre los años 1980 y 2012, con algunos cruceros que ocasionalmente extendieron algunos de sus perfiles hasta 200 mn de la costa.

Entre los principales hallazgos de Ayón (2018) destacan el haber encontrado un significativo cambio en la abundancia relativa de paralarvas alrededor del año 1998 (Fig. 14) y que, mientras en la década de los años 1980-1989 se observa una baja incidencia de paralarvas, las que estuvieron presentes en solo el 2,67% de las estaciones muestreadas, durante la década de los años 1990-1999 aumenta la abundancia y frecuencia de paralarvas a los largo de toda la costa, llegando a encontrarse en el 11,78% de las estaciones muestreadas. La abundancia e incidencia de paralarvas aumenta ligeramente durante los años 2000-2009, encontrándose en 13,31% de las estaciones muestreadas y entre 2010 y 2014 aumenta al 23,05% de las estaciones muestreadas.

En la identificación y recuento de paralarvas no se hace una distinción por especies y se incluyen, seguramente, paralarvas de una gran variedad de especies de cefalópodos del mar peruano, como *Argonauta*, *Abraliopsis*, Gonatidae, Octopodidae, entre otros, pero, sin duda, gran parte de esas paralarvas corresponden al calamar gigante y la menor abundancia relativa de paralarvas en la década de los años 1980-1989 y su mayor abundancia relativa en las últimas dos décadas dan una clara indicación de la fluctuación de la abundancia de estadios desovantes de calamar gigante en el área muestreada, y por extensión en la aguas peruanas en su conjunto.

cruises carried out up to 100 nm from the coast along the coast between 1980 and 2012, with some cruises occasionally extending some of their profile tracks to 200 nm from the coast.

Among the main findings of Ayón (2018), it is worth noting that a significant change was found in the relative abundance of paralarvae around 1998 (Fig. 14) and that, while a low incidence of paralarvae was observed between 1980 and 1989, period in which paralarvae were present in only 2.67% of the sampled stations, during the period 1990-1999 the abundance and frequency of paralarvae along the entire coast increased, being present in 11.78% of the sampled stations. The abundance and incidence of paralarvae increased slightly during the years 2000-2009, being found in 13.31% of the sampled stations, and between 2010 and 2014 it increased to 23.05% of the sampled stations.

In the identification and counting of paralarvae, no distinction is made by species and the counts surely include paralarvae of a great variety of species of cephalopods of the Peruvian sea, such as *Argonauta*, *Abraliopsis*, Gonatidae, Octopodidae, among others, but, without a doubt, a large part of these paralarvae correspond to jumbo flying squid, and the relative lower abundance of paralarvae in the 1980s and their relative higher abundance in the last two decades give a clear indication of the fluctuation of the abundance of spawning stages of jumbo flying squid in the sampled area, and by extension the Peruvian waters as a whole.

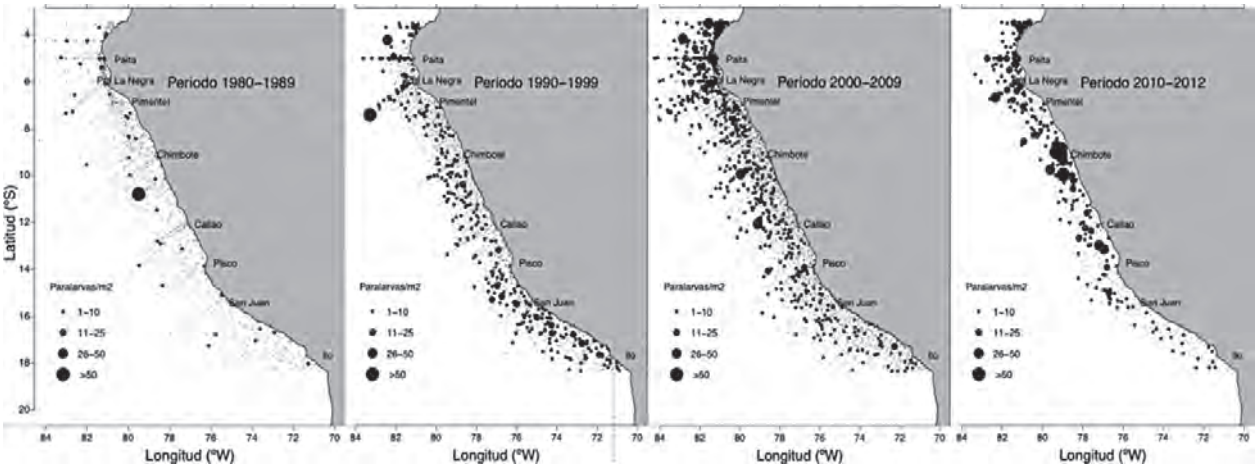

Figura 14.- Distribución espacial y abundancia relativa de paralarvas de cefalópodos a lo largo de la costa peruana hasta 100 mn de la distancia de la costa, por decenios, años 1980-2012 (Ayón 2018)

Figure 14. Spatial distribution and relative abundance of cephalopod paralarvae along the Peruvian coast within 100 nm from the coast, by decades, years 1980-2012 (Ayón 2018)

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

13. ORDENACIÓN PESQUERA

La pesquería peruana del calamar gigante tuvo su desarrollo inicial a fines de los años 1980 y principios de los años 1990. Actualmente, es la segunda pesquería más importante en el Perú, tanto en términos de volumen como de ingresos en divisas, ya que la mayoría de las capturas se destinan al mercado de exportación, habiendo generado exportaciones por un valor al embarque, FOB, de 505 millones de dólares americanos en 2014 y 406 millones de dólares americanos en 2007, la mayor parte como productos congelados (96,5%) además de harina (3,2%) y conservas (0,3%) (Promperu 2016, 2017). Esta pesquería tiene un impacto social notable ya que la mayor parte de su expansión en los años 2000 estuvo basada en el aumento de las capturas y del direccionamiento de la flota artesanal local hacia esa pesquería. Y desde 2012 toda la captura peruana de calamar gigante es realizada por flotas artesanales locales, que según la última encuesta realizada (Castillo *et al.* en preparación) llega a un total de 4.622 embarcaciones, incluyendo poteras puras (2.269), poteras-espineleras (789) y poteras combinadas con otras artes de pesca (1.564). Se estima que las 4.622 embarcaciones artesanales dedicadas a la pesca de calamar gigante dan empleo directo a más de 20.000 pescadores embarcados.

En este mismo volumen Guevara-Carrasco *et al*. (2018) examinan cómo se ha ido desarrollando la ordenación de la pesquería del calamar gigante en el Perú desde que esta se inició hace casi 30 años y, al hacerlo, también consideran los aspectos normativos en relación a otros aspectos principales que han influenciado y aun influencian el desarrollo ordenado de esta pesquería, incluyendo factores operativos, comerciales, ambientales y biológicos. Se destaca que hasta el año 1990 en el Perú no había regulaciones de ordenación pesquera específicas para el calamar gigante, debido a que no había una pesquería dirigida a esta especie y los desembarques eran muy bajos y resultaban principalmente de capturas accidentales. Como señalan Guevara-Carrasco *et al*. (2018) las primeras medidas de ordenación pesquera del calamar gigante fueron adoptadas en 1991, cuando bajo acuerdos bilaterales el Perú otorgó licencias de pesca a hasta 31 barcos poteros industriales de Japón y Corea para capturar calamar gigante en aguas peruanas entre 1991 y 1995. La concesión de las licencias y operaciones de estos barcos poteros industriales estuvieron reguladas por una serie de normas legales (Decreto Supremo N° 005-91-PE, Decreto Supremo N° 004-92-PE y Decreto Supremo N° 008-92-PE). Estas incluían regulaciones de esfuerzo de pesca, cuotas de captura, limitaciones del área de pesca y límites de talla mínima.

13. FISHERY MANAGEMENT

The Peruvian jumbo flying squid fishery had its initial development in the late 1980s and early 1990s. Currently, it is the second most important fishery in Peru, both in terms of volume and foreign exchange earnings, since most of the catches are directed to the export market, having generated exports with a free on board, FOB, value worth US$505 million in 2014 and US$406 million in 2007, most of them as frozen products (96.5%), flour (3.2%) and canned food (0.3%) (Promperu 2016, 2017). This fishery has a remarkable social impact since most of its expansion in the years 2000s was based on the increase in catches and in the targeting of the local artisanal fleet towards this fishery, and since 2012, all the Peruvian catch of jumbo flying squid is made by local artisanal fleets, which according to the latest survey (Castillo *et al.* in preparation) reaches a total of 4,622 vessels, including pure jiggers (2,269), combined jigger-longliners (789) and jiggers combined with other fishing gears (1,564). It is estimated that the 4,622 artisanal vessels dedicated to fishing for jumbo flying squid directly employ more than 20,000 fishermen on board.

In this same volume, Guevara-Carrasco *et al*. (2018) examine how the management of the jumbo flying squid fishery in Peru has been developing since it began almost 30 years ago and, in doing so, also consider the regulatory aspects in relation to other main aspects that have influenced and still influence the orderly development of this fishery, including operational, commercial, environmental and biological factors. It is highlighted that, until 1990, in Peru there were no specific fishery management regulations for jumbo flying squid, due to the fact that there was no directed fishery for this species and the landings were very low and resulted mainly from bycatches. As Guevara-Carrasco *et al*. (2018) point out, the first fishery management measures for jumbo flying squid were adopted in 1991, when under bilateral agreements Peru granted fishing licenses to up to 31 industrial jigger vessels from Japan and Korea to catch jumbo flying squid in Peruvian waters between 1991 and 1995. The licensing and operations of these industrial jigger vessels were regulated by a series of legal rulings (Supreme Decree No. 005-91-PE, Supreme Decree No. 004-92-PE and Supreme Decree No. 008-92-PE). These included fishing effort regulations, catch quotas, fishing area limitations and minimum size limits.

A medida que se fue desarrollando esta pesquería, se aprobó un Plan de Ordenamiento Pesquero más formal para el calamar gigante (Resolución Ministerial N° 155-94-PE) que entró en vigor en 1994 (Guevara-Carrasco *et al.* 2018) que, entre otras medidas, incluía un sistema de cuotas por buque y tipo de pesca, limitación de las áreas de pesca y disposiciones para estimular el desarrollo de una pesquería artesanal local de calamar gigante. Este Plan de Ordenamiento se ha ido modificando en años sucesivos a fin de ampliar o actualizar algunos de sus aspectos.

Mientras que la flota artesanal no tenía ni tiene limitaciones en cuanto a las áreas de pesca donde puede operar, aparte de las regulaciones que prohíben toda pesca a menos de 200 m de islas y lugares seleccionados de anidación de aves guaneras a lo largo de la costa, la flota industrial autorizada a capturar calamar gigante en aguas peruanas, solo tenía permitido operar lejos de la costa a una distancia mínima que entre 1991 y 1997 se fijó en 30 mn, entre 1998 y 2010 se redujo a 20 mn y en 2011 se amplió a 80 mn de distancia de la costa. Pero después de diciembre de 2011 no se otorgó ni renovó ninguna licencia para la pesca industrial de calamar gigante en aguas peruanas y desde 2012 toda la pesca de calamar gigante en aguas peruanas es realizada por la flota artesanal local (Guevara-Carrasco *et al.* 2018).

Desde octubre de 2011, la pesquería del calamar gigante en el Perú está normada por el 'Reglamento de Ordenamiento Pesquero del Calamar Gigante o Pota (*Dosidicus gigas*)', aprobado mediante Decreto Supremo N° 014-2011-PRODUCE (Produce 2011) y al amparo de ese reglamento se dan cada año otros dispositivos legales que incluyen, entre otros, las cuotas o límites máximos de captura de esta especie para el año.

En los últimos 15 años la pesquería peruana del calamar gigante se ha venido evaluando y ordenando como si todo el calamar gigante capturado por la flota peruana proviniera de una sola unidad poblacional, lo que se puede considerar como válido ya que, como se destaca líneas arriba, la mayoría, si no todo el calamar gigante presente y capturado en aguas jurisdiccionales peruanas desde el año 2001 hasta el año 2016, ha sido del grupo fenotípico o subunidad poblacional de calamar gigante de talla grande de madurez sexual. Sin embargo, de confirmarse un cambio significativo en la presencia, abundancia y predominancia de los grupos fenotípicos en aguas peruanas, habrá que considerar un cambio en las estrategias de evaluación y ordenación pesquera que considere la presencia de dos o más subunidades poblacionales de calamar gigante con regímenes de abundancia fluctuantes.

As this fishery developed, a more formal Fishery Management Plan for jumbo flying squid was adopted (Ministerial Resolution N° 155-94-PE) and entered into force in 1994 (Guevara-Carrasco *et al.* 2018), which, among other measures, included a quota system by vessel and type of fishing, limitation of fishing areas and provisions to encourage the development of a local artisanal fishery for jumbo flying squid. This Management Plan has been modified in successive years in order to expand or update some of its aspects.

While the artisanal fleet had no limitations on the fishing areas where it can operate, apart from the regulations that prohibit all fishing less than 200 m from islands and selected nesting sites of guano birds along the coast, the industrial fleet authorized to catch jumbo flying squid in Peruvian waters was only allowed to operate far from the coast at a minimum distance of 30 nm between 1991 and 1997, reduced to 20 nm between 1998 and 2010 and expanded to 80 nm from the coast in 2011. But after December 2011, no licenses were granted or renewed for industrial fishing of jumbo flying squid in Peruvian waters and since 2012 all fishing of this species in Peruvian waters is carried out by the local artisanal fleet (Guevara-Carrasco *et al.* 2018).

Since October 2011, the fishery for jumbo flying squid in Peru has been regulated by the bylaw on the 'Regulation on the Management of the Jumbo Flying Squid (*Dosidicus gigas*) Fishery", approved by Supreme Decree N° 014-2011-PRODUCE (Produce 2011) and under this regulation other legal provisions are put in place each year, including, among others, quotas or maximum catch limits for this species for the year.

In the last 15 years, the Peruvian fishery for jumbo flying squid has been evaluated and ordered as if all the jumbo flying squid caught by the Peruvian fleet were from a single population unit, which can be considered valid since, as noted above, most, if not all, of the jumbo flying squid present and caught in Peruvian jurisdictional waters from 2001 to 2016 have been from the phenotypic group or population subunit of large size sexual maturity jumbo flying squids. Nevertheless, if a significant change in the presence, abundance and predominance of phenotypic groups in Peruvian waters is confirmed, a change in the assessment and fisheries management strategies would need to be considered, to take into account the presence of two or more jumbo flying squid population subunits and fluctuating abundance regimes.

Bol Inst Mar Perú / Vol 33 / No 2/ Julio-Diciembre 2018 *ISSN 0458-7766*

14. RESUMEN DE CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Del examen de los resultados de las diversas evaluaciones realizadas por el Imarpe y los resultados de sus otras fuentes de información y observaciones sobre la pesquería, el recurso y su hábitat que se resumen en este volumen se puede concluir que el nivel de explotación del stock o stocks de calamar gigante en aguas peruanas se ha mantenido por debajo del máximo permisible y por lo tanto, se le puede considerar como un recurso sub-explotado o moderadamente explotado.

Diferencias observadas en las tallas de madurez sexual, tallas máximas de crecimiento y sus áreas más comunes de distribución, confirman que frente al Perú ocurren los tres grupos fenotípicos o subunidades poblacionales descritos por Nigmatullin *et al.* (2001). Estos tres grupos o unidades poblacionales se han observado casi persistentemente en el ecosistema costero y oceánico frente al Perú, los grupos de tallas de madurez sexual media y grande se observan con mayor frecuencia en aguas peruanas y los grupos de tallas pequeña y media se observan con mayor frecuencia en la alta mar adyacente, presentándose como grupos dominantes separados, en períodos de tiempo diferentes y con una más o menos clara segregación espacial de sus núcleos de mayor abundancia, que tienden a alterarse esporádicamente o por períodos de una o más décadas ante cambios ambientales del tipo de El Niño, La Niña, El Viejo y La Vieja. Y al menos en aguas peruanas, las fluctuaciones en la abundancia de estos grupos fenotípicos se asemejan y parecen tener cierta sincronía con los cambios de régimen a escala decadal observados en otras especies del sistema norte de la Corriente de Perú, como la anchoveta y el jurel. La naturaleza y mecanismos de ocurrencia de estas fluctuaciones merecen ser investigadas más en profundidad.

Estudios recientes realizados por Imarpe sugieren que el comportamiento, patrón de distribución, abundancia local y total, el tamaño corporal y el tiempo y tamaño o la edad de madurez sexual podrían modificarse notablemente bajo condiciones ambientales extremadamente cálidas o frías, típicas de eventos intensos de El Niño y La Niña, por lo que también se deben alentar investigaciones ulteriores en esa dirección.

La presencia y fluctuaciones de estos tres grupos fenotípicos o subunidades poblacionales de calamar gigante en aguas peruanas plantean muchos interrogantes, demandas y desafíos serios e interesantes para la ciencia y la ordenación pesquera. En especial con respecto a cuáles son los mejores métodos de evaluación de stock a aplicar en este caso, cuál es el enfoque y cuáles serían las estrategias de ordenación pesquera más adecuadas, tanto con

14. SUMMARY OF CONCLUSIONS AND RECOMMENDATIONS

From the examination of the results of the various assessments conducted by Imarpe and the results of its other sources of information and observations on the fishery, the stock(s) and its habitat, summarized in this volume, it can be concluded that the level of exploitation of the jumbo flying squid stock or stocks in Peruvian waters has remained below the maximum allowable level and can therefore be considered as an under-exploited or moderately exploited resource.

Differences observed in the sizes at sexual maturity, maximum growth size and its most common areas of distribution, confirm that the three phenotypic groups or population subunits described by Nigmatullin *et al.* (2001) occur in Peru. These three population groups or units have been observed almost persistently in the coastal and oceanic ecosystem off Peru (the groups of medium and large-size at sexual maturity are observed more frequently in Peruvian waters and the small and medium-size groups are observed more frequently in the adjacent high seas), where they tend to appear as separate dominant groups, in different periods of time and with a more or less clear spatial segregation of their nuclei of greatest abundance, which tend to alter sporadically or for periods of one or more decades due to environmental changes such as El Niño, La Niña, El Viejo and La Vieja. And at least in Peruvian waters, the fluctuations in the abundance of these phenotypic groups resemble and seem to have some synchrony with the decadal-scale regime changes observed in other species of the northern Peruvian Current system, such as anchoveta and jack mackerel. The nature and mechanisms of occurrence of these fluctuations deserve further investigation.

Recent Imarpe studies suggest that the behavior, distribution pattern, local and total abundance, body size, and the time and size or age at sexual maturity may change significantly under extremely warm or cold environmental conditions that are typical of intense El Niño and La Niña events, and further research in this regard should also be encouraged.

The presence and fluctuations of these three phenotypic groups or population subunits of jumbo flying squid in Peruvian waters raise many serious and interesting questions, demands and challenges for fisheries science and management, in particular, with respect to which would be the best stock assessment methods to be applied in this case, and the approach and the most appropriate fisheries

respecto a la pesca en aguas jurisdiccionales peruanas como en la alta mar adyacente.

Estos tres grupos tienen características fenotípicamente tan diferentes que, aunque no se tengan evidencias concretas de que pertenecen a subunidades poblacionales genéticamente diferentes, es muy probable que tengan que ser evaluados y posiblemente, también deberán ser sometidos a medidas de ordenación pesquera como si se trataran de unidades o subunidades poblacionales diferentes.

Este no ha sido un mayor problema en el caso de la pesquería peruana del calamar gigante entre los años 2001 y 2016 ya que la pesca se ha basado mayormente y en algunos años casi exclusivamente en el grupo fenotípico o subunidad poblacional compuesta por ejemplares de tallas de maduración grande. Pero si se produjera un cambio de régimen, y cambiaran la abundancia y los porcentajes de participación de estos tres grupos fenotípicos en las capturas, habría que revisar algunos de los métodos de evaluación y las estrategias de ordenación pesquera empleados.

En una escala regional más amplia, además del tema de los grupos fenotípicos o subunidades poblacionales de calamar gigante, existe un creciente interés por investigar los procesos y mecanismos que han llevado a la expansión del rango de distribución y la mayor presencia de grandes concentraciones de calamar gigante tanto en el Pacífico nororiental como sudoriental, dándose particular atención a la posible influencia que puedan tener sobre las poblaciones de calamar gigante los cambios climáticos y los efectos de la reducción por la pesca de las poblaciones de especies depredadoras de las diferentes etapas de la historia de vida del calamar gigante, que podrían favorecer su crecimiento, sobrevivencia y expansión poblacional.

management strategies, both with respect to the fishery in Peruvian jurisdictional waters and in the adjacent high seas.

These three groups have such phenotypically different characteristics that, although there is no concrete evidence that they belong to genetically different population subunits, it is very likely that they will have to be evaluated and possibly also be subject to fisheries management measures as if they were different population units or subunits.

This has not been a major problem in the case of the Peruvian fishery for jumbo flying squid between 2001 and 2016, since the fishery has been based mostly and, in some years, almost exclusively on the phenotypic group or population subunit composed of large-size maturing squids. But if there is a regime change, and the abundance and percentages of participation of these three phenotypic groups in the catches change, some of the assessment methods and fisheries management strategies used would need to be revised.

On a broader, regional scale, in addition to the issue of phenotypic groups or subunits of jumbo flying squid populations, there is growing interest in investigating the processes and mechanisms that have led to the expansion of the range and the increased presence of large concentrations of jumbo flying squid in both the Northeastern and Southeastern Pacific. There is also particular interest in the possible influence of climate change on the jumbo flying squid populations, and in the effects that reducing by fishing the populations of species that prey on different life-history stages of jumbo flying squid could have, by favoring their growth, survival and population expansion.

15. REFERENCIAS /REFERENCES

Alegre A, Espinoza P, Espino M. 2013. Ecología trófica del jurel *Trachurus murphyi* en el Perú entre 1977-2011. En: Csirke J., R. Guevara-Carrasco y M. Espino (Eds.). Ecología, pesquería y conservación del jurel (*Trachurus murphyi*) en el Perú. Rev. peru. biol. Número especial 20(1): 75-82.

Alegre A, Ménard F, Tafur R, Espinoza P, Argüelles J, Maehara V, Flores O, Simier M, Bertrand A. 2014. Comprehensive model of Jumbo squid *Dosidicus gigas* trophic ecology in the Northern Humboldt current system. PLoS One 9(1), e85919: 11p doi: 10.1371/journal.pone.008591

Anderson C I H, Rodhouse P G. 2001. Life cycles, oceanography and variability: ommastrephid squid in variable oceanographic environments. Fisheries Research. 54: 133–143.

Anónimo. 2016. National report of Chinese Taipei to SPRFMO Scientific Committee on the squid jigging fishery in the Southeast Pacific Ocean. Paper presented at the 4th meeting of the Scientific Committee of the SPRFMO, The Hague, Kingdom of the Netherlands, 10 - 15 October 2016. SPRFMO Doc. SC-04-16: 12 p.

Anónimo. 2017. National report of Chinese Taipei to SPRFMO Scientific Committee on the squid jigging fishery in the Southeast Pacific Ocean. Paper presented at the 5th meeting of the Scientific Committee of the SPRFMO, Shanghai, China. 23-28 September 2017. SPRFMO Doc. SC5-Doc23_rev1: 12 p.

Arancibia H, Barros M, Neira S, Markaida U, Yamashiro C, Salinas C, Icochea L, Cubillos L, Ibáñez C, León R, Pedraza M, Acuña E, Cortés A, Kesternich V. 2007. Informe Final proyecto FIP 2005-38. Análisis del impacto de la jibia en las pesquerías chilenas de peces demersales. Universidad de Concepción/Universidad Católica del Norte. 299 p + anexos.

Argüelles J. 1996. Crecimiento y reclutamiento del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Perú (1991-1994). Inf prog Inst Mar Perú Nº 23: 14 p.

Argüelles J, Rodhouse P, Villegas P, Castillo G. 2001. Age, growth and population structure of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in Peruvian waters. Fisheries Research. 54: 51-61.

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

Argüelles J, Tafur R. 2010. New insights on the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Northern Humboldt Current System: size at maturity, somatic and reproductive investment. Fisheries Research. 106: 185-192.

Argüelles J, Lorrain A, Cherel Y, Graco M, Tafur R, Alegre A, Espinoza P, Taipe A, Ayón P, Bertrand A. 2012. Tracking habitat and resource use for the jumbo squid *Dosidicus gigas*: a stable isotope analysis in the Northern Humboldt Current System. Mar. Biol. 159: 2105-2116.

Argüelles J, Csirke J, Yamashiro C, Mariategui L, Tafur R. 2016. Notes on research needs and the type and level of detail of the data on fishing activities and fishing impacts to be required from all fleets fishing for jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in the SPRFMO Convention area. Paper presented at the 4th meeting of the Scientific Committee of the SPRFMO. The Hague, Netherlands. 10-15 October. SPRFMO Doc. SC-04-20: 10 p. (https://www.sprfmo.int/assets/Meetings/Meetings-2013-plus/SC-Meetings/4th-SC-Meeting-2016/SC04-papers/SC-04-20-Research-needs-and-level-of-detail-required-from-fleets-fishing-for-D.-gigas.pdf)

Argüelles J, Csirke J, Mariategui L, Castillo R. 2017. Distribution, size composition, possible stock structure and the assessment of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) off Peru. Paper presented at the 5th meeting of the Scientific Committee of the SPRFMO, Shanghai, China. 23-28 September. SPRFMO Doc. SC5-SQ07_rev1: 11 p. (https://www.sprfmo.int/assets/SC5-2017/SC5-SQ07-rev1-Distribution-Size-Stock-structure-and-Assessment-for-Jumbo-flying-squid.pdf)

Argüelles J, Taipe A. 2018. Variabilidad espacio temporal de la estructura por tallas de *Dosidicus gigas* (d'Orbignyi, 1835) en aguas peruanas entre 1958 y 2012. Bol Inst Mar Perú. 33(2): 167-177.

Arkhipkin A, Murzov S. 1986. Age and growth patterns *of Dosidicus gigas* (Ommastrephidae). In: Ivanov, B. (Ed.) Present state of fishery for squids and prospects of its development. VNIRO Press, Moscow. (In Russian, Spanish Translation). 107-123.

Arkhipkin A, Argüelles J, Shcherbich Z, Yamashiro C. 2015. Ambient temperature influences adult size and life span in jumbo squid (*Dosidicus gigas*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 72(3): 400-409. (https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0386)

Ayón P. 2018. Variabilidad espacial y temporal de paralarvas de cefalópodos (1980-2014) en el mar peruano. Bol Inst Mar Perú. 33(2): 253-265.

Barbet-Massin M, Jiguet F, Albert H C, Thuiller W. 2012. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? Methods Ecol. Evol. 3: 85–107. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x

Bazzino G. 2001. Análisis de los efectos ambientales sobre la distribución y abundancia del calamar *Illex argentinus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con Mención en Pesquerías. Universidad de Concepción. Chile. 116 p.

Benites C. 1985. Resultado de las investigaciones biológico-pesqueras de la jibia *Dosidicus gigas* (d'Orbigny, 1835) en el litoral peruano de julio 1983 a marzo 1984. En: Álvaro E. Tresierra Aguilar (Ed) Anales I Congreso Nacional de Biología Pesquera 28 de junio al 01 de julio 1984, Trujillo-Perú. 10-16.

Benites C, Valdivieso V. 1986. Resultados de la pesca exploratoria de 1978/80 y desembarque de cefalópodos pelágicos en el litoral peruano. Bol Inst Mar Perú. 10(5): 139 p.

Bouchon M, Limache J, Ulloa D. 2018. Captura incidental de la pota (*Dosidicus gigas*) en la pesquería de cerco peruana. Bol Inst Mar Perú. 33(2): 212-221.

Boyle P R, Boletzky S V. 1996. Cephalopod populations: definitions and dynamics. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B. 351: 985–1002.

Brodie S, Hobday A J, Smith J A, Everett J D, Taylor M D, Gray C A, Suthers I M. 2015. Modelling the oceanic habitats of two pelagic species using recreational fisheries data. Fish. Oceanogr. 24: 463–477. doi:10.1111/fog.12122

Castillo R, Peraltilla S, Aliaga A, Flores M, Ballon M, Calderón J, Gutierrez M. 2009. Protocolo técnico para la evaluación acústica de las áreas de distribución y abundancia de recursos pelágicos en el mar peruano. Inf Inst Mar Perú. 32: 7-28.

Castillo G, Fernández J, Guevara-Carrasco R, Medina A. En preparación. Tercera encuesta estructural de la pesquería artesanal en el litoral peruano - Resultados generales. Inf Inst Mar Perú.

Chavez F, Bertrand A, Guevara-Carrasco R, Soler P, Csirke J. 2008. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. Prog Oceanogr. 79: 95-105 (Science Direct). versión en español en: http://www.imarpe.gob.pe/paita/documentos/Editorial_Conf_Humboldt.pdf)

Choi S-G, Lee J H, Kim E, Chung S, Lee J B, An D. 2017. Annual Report of Korea to the 5th Scientific Committee Meeting of the South Pacific Regional Fisheries Management Organization (SPRFMO). Paper presented at the 5th meeting of the Scientific Committee of the SPRFMO, Shanghai, China. 23-28 September 2017. SPRFMO Doc. SC5-Doc25_rev1: 15 p. http://www.sprfmo.int/assets/SC5-2017/SC5-Doc25-rev1-Korean-Annual-report-in-2017-revised.pdf

Chung W-S, Lu C-C. 2005. The influence of temperature and salinity on the statolith of the oval squid *Sepioteuthis lessoniana* Lesson, 1830 during early developmental stages. Phuket Marine Biological Centre Research Bulletin. 66: 175–185.

Cieza de León, P. 1553. La Crónica del Perú. Editora Calpe, Madrid (reproducido por McKew Parr Collection, Magellan and the Age of Discovery, Presented to Brandeis University, 1961): 368 p. https://ia801406.us.archive.org/3/items/lacrnicadelper00ciez/lacrnicadelper00ciez.pdf

Cisneros R, Tafur R. 2017. Dieta del calamar gigante *Dosidicus gigas* en la zona norte (Paita) y sur (Camaná) durante 2016. Informe Anual, Proyecto "Monitoreo biológico-pesquero del calamar gigante a bordo de la

flota artesanal en las principales áreas de extracción de la costa peruana". Inf Int Inst Mar Perú. 12 p.

Clarke R, Paliza O, Aguayo A. 1998. Sperm whales of the southeast pacific. Part IV: fatness, food and feeding. Investigations on Cetacea. Edited by G. Pilleri. Vol. XXI: 53-195.

Clarke R, Paliza O. 2000. The Humboldt Current squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835). Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 35: 1-38.

Cosgrove J A, Sendall K A. 2005. First records of *Dosidicus gigas*, the Humboldt squid in the temperate North-eastern Pacific. Archives of the British Columbia Royal Museum, Victoria, Canada. 10 p. (https://www.researchgate.net/publication/265815348)

Csirke J. 1989. Changes in the catchability coefficient in the Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*) fishery. In D. Pauly, P. Muck, J. Mendo, I. Tsukayama (eds). The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings. (18): 207-219.

Csirke J, Guevara-Carrasco R, Cárdenas G, Ñiquén M, Chipollini A. 1996. Situación de los recursos anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina (*Sardinops sagax*) a principios de 1994 y perspectivas para la pesca en el Perú, con particular referencia a las regiones norte y centro de la costa peruana. Bol Inst Mar Perú. Vol. 15 (1): 23 p.

Csirke J. 2013. El Jurel *Trachurus murphy* en el Perú. En: Csirke J., R. Guevara-Carrasco & M. Espino (Eds.). Ecología, pesquería y conservación del jurel (*Trachurus murphyi)* en el Perú. Rev. peru. biol. Número especial 20(1): 5-8.

Csirke J, Alegre A, Argüelles J, Guevara-Carrasco R, Mariátegui L, Segura M, Tafur R, Yamashiro C. 2015. Main biological and fishery aspects of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Peruvian Humboldt Current System. Paper presented at the 3rd meeting of the Scientific Committee of the SPRFMO. Port Vila, Vanuatu. 28 September - 3 October 2015. SPRFMO Doc. SC-03-27: 33p. (http://www.sprfmo.int/assets/Meetings/Meetings-2013-plus/SC-Meetings/3rd-SC-Meeting-2015/Papers/SC-03-27-Biological-and-fishery-aspects-of-the-jumbo-squid-in-the-Peruvian-Humboldt-current.pdf)

Ehrhardt N, Jacquemin P, Garcia F, Gonzalez G, Lopez J M, Ortiz J, Solis A. 1983. On the fishery and biology of the giant squid, *Dosidicus gigas*, in the Gulf of California, Mexico. In: Advances in assessment of world cephalopod resources. Edited by JF Caddy. FAO Fishery Technical Paper. (231): 306-40.

Elith J, Graham C H, Anderson R P, Dudi´k M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans R J, Huettmann F, Leathwick J R, Lehmann A, Li J, Lohmann L G, Loiselle B A, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton J Mc C, Peterson A T, Phillips S J, Richardson K S, Scachetti-Pereira R, Schapire R E, Soberón J, Williams S, Wisz M S, Zimmermann N E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography (Cop.). 29, 129–151. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x

Espino M. 2013. El jurel *Trachurus murphyi* y las variables ambientales de macroescala. En: Csirke J., R. Guevara-Carrasco & M. Espino (Eds.). Ecología, pesquería y conservación del jurel (*Trachurus murphyi*) en el Perú. Rev. peru. biol. Número especial 20(1): 9- 20.

Field J C, Baltz K, Phillips A J, Walker W. 2007. Range expansion and trophic interactions of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. CCOFI Rep. 48: 131-146.

Field J C, Elliger C, Baltz K, Gillespie G E, Gilly W F, Ruiz-Cooley R I, Pearse D, Stewart J S, Matsubu W, Walker W. 2013. Foraging ecology and movement patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the California Current System. Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr. 95: 37–51. doi:10.1016/j.dsr2.2012.09.006

Fisheries Agency of Japan. 2009. The R/V Kaiyo Maru 2007 Cruise Report - Japan and Peru joint study of the Jumbo Flying squid, *Dosidicus gigas*, in the Eastern Pacific Ocean. Fisheries Agency of Japan. 177 p.

Flores M, Vera S, Marcelo R, Chirinos E. 1994. Estadísticas de los desembarques de la pesquería marina peruana 1983-1992. Inf Inst Mar Perú. 104: 200 p.

Flores R, Espino M, Luque G, Quispe J. 2013. Patrones de variabilidad ambiental en el mar peruano. En: Csirke J., R. Guevara-Carrasco & M. Espino (Eds.). Ecología, pesquería y conservación del jurel (*Trachurus murphyi*) en el Perú. Rev. peru. biol. Número especial. 20(1): 21 – 28.

Flores M, Segura M, Aliaga A. 2016. Biomasa y distribución del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el mar peruano aplicando el método hidroacústico: 1999-verano 2015**.** Bol Inst Mar Perú. 43(1): 10 p. (http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080/bitstream/handle/123456789/3065/Informe%2043%281%29-1.pdf?sequence=1)

Foote K G, Knudsen H P, Vestnes G, MacLennan D N, Simmonds E J. 1987. Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide. Int. Coun. Explor. Sea Coop. Res. Rep. No. 144: 69 p.

Garcilaso de la Vega I. 1609. Primera parte de los Comentarios Reales, que tratan del origen de los Incas, Reyes que fueron del Perú. Pub. en oficina de Pedro Crasbeeck, Lisboa: 536 p. (http://shemer.mslib.huji.ac.il/lib/W/ebooks/001531300.pdf)

Gilly W F, Markaida U, Baxter C H, Block B A, Boustany A, Zeidberg L D, Reisenbichler K, Robison B, Bazzino B, Salinas C. 2006. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. Marine Ecology Progress Series. 324: 1–17.

Goicochea C, Morales-Bojórquez E, Argü◎elles J, Araya M. 2018. Edad y crecimiento de juveniles del calamar gigante *Dosidicus gigas* (d'Orbignyi, 1835), en el Océano Pacifico frente a Perú durante el verano del 2007. Bol Inst Mar Perú. 33(2): 160-166.

Guevara-Carrasco R, Yamashiro C, Mariátegui L, Argüelles J. 2018. Aspectos de la ordenación pesquera del calamar gigante o pota (*Dosidicus gigas*) y la variabilidad climática en el Perú. Bol Inst Mar Perú. 33(2): 285-301.

Ibáñez C, Arancibia H, Cubillos L. 2008. Biases in determining the diet of jumbo squid *Dosidicus gigas* (d'Orbigny 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern-central Chile (34°S–40°S). Helgol. Mar. Res. 62: 331-338 (https://doi.org/10.1007/s10152-008-0120-0)

Ibáñez C. 2010. Estructura poblacional y diversidad genética de calamares con historias de vida contrastantes en el sistema de corrientes de Humboldt. Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva. 130 p.

Ibáñez C, Cubillos L, Tafur R, Argüelles J, Yamashiro C, Poulin E. 2011. Genetic diversity and demographic history of *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the Humboldt Current System. Marine Ecology Progress Series. 431: 163-171.

Ibáñez C M, Poulin E. 2014. Genetic structure and diversity of squids with contrasting life histories in the Humboldt Current System. Hibrobiologica. 24(1): 1-10.

Imarpe. 2000. Estudio experimental para la evaluación hidroacústica del calamar gigante, realizado como parte del Crucero de evaluación acústica de recursos pelágicos BIC José Olaya Balandra 0007-08, 17 de julio - 17 de agosto de 2000. Inf interno Imarpe.

Imarpe. 2000a. Memoria 2000. Imarpe, Callao, Perú. 104 p (http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080/bitstream/handle/123456789/1215/anuario%202000.pdf?sequence=1)

Imarpe. 2015. Crucero de investigación del calamar gigante, CR. 1501-02, 20 enero al 09 febrero de 2015. BIC José Olaya Balandra - Zona Norte, BIC Humboldt- Zona Sur. Informe Ejecutivo, Imarpe, Callao: 54 p (http://www.imarpe.pe/imarpe/archivos/informes/CruceroInvestigacionCalamarGigante.pdf)

Imarpe. 2015a. Situación del calamar gigante durante el 2014 y perspectivas de pesca para el 2015. Informe interno Imarpe, Callao, marzo 2015: 10 p (http://www.imarpe.pe/imarpe/archivos/informes/imarpe/inf_calmar_2014_pers2015.pdf)

Imarpe. 2018. Informe Ejecutivo del Crucero de investigación del calamar gigante, Cr. 1711-12, 21 noviembre al 12 de diciembre de 2017, BIC "José Olaya Balandra"- Zona Norte, BIC "Humboldt" – Zona Sur. Imarpe, Callao, enero 2018: 40 p (http://www.imarpe.gob.pe/imarpe/archivos/informes/informe_calmar_gigante_nov_dic_2017.pdf)

Imarpe. 2018a. Situación del calamar gigante durante el 2017 y perspectivas de pesca para el 2018. Imarpe, Callao, febrero 2018: 14 p. (http://www.imarpe.gob.pe/imarpe/archivos/informes/informe_perspectivas_calamar2018.pdf)

Imarpe-Jamarc. 1991. Joint survey report on jumbo flying squid conducted with Instituto del Mar del Perú (Imarpe) and Japan Marine Resources Research Center (Jamarc) by the R/V Shinko Maru No. 2 (In the waters Peruvian 200-mile zone, including adjacent waters), from 4 November to 17 December 1989. Jamarc Report. No. 18: 58 p.

Imarpe-Jamarc. 1992. Report of the survey on jumbo flying squid in the Southeastern Pacific Ocean by the R/V Shinko Maru No. 2, jointly organized by Instituto del Mar del Peru (Imarpe) and Japan Marine Fishery Resources Research Center (Jamarc), carried out from 12 October 1990 to 10 January 1991. Jamarc Report. No. 19: 61 p.

Iturbide M, Bedia J, Herrera S, del Hierro O, Pinto M, Gutiérrez J M. 2015. A framework for species distribution modelling with improved pseudo-absence generation. Ecol. Modell. 312: 166–174. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.05.018

Jamarc. 1999. Report of the Kaiyo Maru cruise for study on the resources of two Ommastrephid squids, *Dosidicus gigas* and *Ommastrephes bartrami*, in the Pacific Ocean, during September 11 – December 24, 1997. Fisheries Agency of Japan. 207 p.

Johannesson K, Robles A. 1977. Echo surveys of Peruvian anchoveta. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer. 170: 237-244.

Keyl F, Argüelles J, Tafur R. 2011. Interannual variability in size structure, age, and growth of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) assessed by modal progression analysis. ICES J. Mar. Sci. 68(3): 507-518. (https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq167)

Kohlhepp G. 2005. Scientific findings of Alexander von Humboldt's expedition into the Spanish-American Tropics (1799-1804) from a geographical point of view. Annals of the Brazilian Academy of Sciences. 77(2): 325-342. (https://pdfs.semanticscholar.org/24db/e5e30513797632aa21a27ad0e5c1d9510cf9.pdf)

Kreuzer R. 1984. Cephalopods: handling, processing and products. FAO Fisheries Technical Paper. (254): 108 p.

Kuroiwa M. 1998. Exploration of the jumbo squid, *Dosidicus gigas*, resources in the Southeastern Pacific Ocean with notes on the history of jigging surveys by the Japan Marine Fishery Resources Research Center: 89-105. In: Okutani, T. (Ed.). Contributed papers to International Symposium on Large Pelagic Squids, Tokyo, July 18-19, 1996. Jamarc. 269 p.

Li G, Chen X, Zou X, Liu B. 2016. China's National Report Part II: Squid Jigging Fishery. Paper presented at the 4th meeting of the Scientific Committee of the SPRFMO. The Hague, Kingdom of the Netherlands, 10-15 October 2016. SPRFMO Doc. SC-04-11 rev1: 11 p. (http://www.sprfmo.int/assets/Meetings/Meetings-2013-plus/SC-Meetings/4th-SC-Meeting-2016/SC04-papers/SC-04-11-rev1-Chinas-Annual-Report-Part-II-Revised-Squid-jigging-fishery.pdf)

Li G, Chen X, Liu B, Xu L. 2017. China's Annual Report to the 2017 SPRFMO Scientific Committee, Part II: the squid jigging fishery. Paper presented at the 5th meeting of the Scientific Committee of the SPRFMO. Shanghai, China, 23-28 September 2017. SPRFMO Doc. SC5-Doc. 17: 9 p. (http://www.sprfmo.int/assets/00-SC5-2017/SC5-Doc17-Chinas-Annual-report-part-II-Squid.pdf)

Liu B, Chen X, Chen Y, Tian S, Li J, Fang Z, Yang M. 2013. Age, maturation, and population structure of the Humboldt squid *Dosidicus gigas* off the Peruvian Exclusive Economic Zones. (Presented at the 4th meeting of the Scientific Committee of the SPRFMO, The Hague, Netherlands, 10-15 October 2016 as document SPRFMO SC-04-19). Chinese Journal of Oceanology and Limnology. Vol. 31(1): 81-91.

Liu B, Chen X & Yi Q. 2013a. A comparison of fishery biology of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas* outside three Exclusive Economic Zones in the Eastern Pacific Ocean. Chinese Journal of Oceanology and Limnology. 31(3): 523-533. (http://dx.doi.org/10.1007/s00343-013-2182-3)

Lluch-Belda D, Schwartzlose R A, Serra R, Parrish R, Kawasaki T, Hedgecock D, Crawford R J M. 1992. Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. Fish. Oceanogr. I (4): 339-347.

Lorrain A, Argüelles J, Alegre A, Bertrand A, Munaron J M, Richard P, Cherel Y. 2011. Sequential isotopic signature along gladius highlights contrasted individual foraging strategies of jumbo squid (*Dosidicus gigas*). PLoS One 6 (7) e22194: 6p. (https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022194)

MacLennan D, Simmonds J. 1992. Fisheries Acoustics. London, Chapman and Hall Eds. 325 p.

Mariátegui L, Taipe A. 1996. Distribución y abundancia relativa del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el Perú. Inf Prog Inst Mar Perú. 34: 3-27.

Mariátegui L, Sanjinez M, Taipe A, Yamashiro C. 2018. Distribución y concentración de *Dosidicus gigas*

(d'Orbignyi, 1835) en el Perú y aguas adyacentes. Bol Inst Mar Perú. 33(2): 178-211.

Markaida U, Sosa-Nishizaki O. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 83: 1–16.

Markaida U, Rosenthal J J, Gilly W F. 2005. Tagging studies on the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. Fish. Bull. 103(1): 219 –226.

Markaida U. 2006. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997–98 El Niño event. Fisheries Research. 79: 16–27.

Markaida U. 2006a. Population structure and reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California after the 1997–1998 El Niño event. Fisheries Research. 79: 28–37.

Masuda S, Yokawa K, Yatsu A, Kawahara S. 1998. Growth and population structure of *Dosidicus gigas* in the Southeastern Pacific. In: Okutani, T. (Ed.). Large Pelagic Squid. 107-118.

Morris C C. 1991. Statocyst fluid composition and its effects on calcium carbonate precipitation in the squid *Alloteuthis subulata* (Lamarck, 1798): towards a model for biomineralization. Bulletin of Marine Science. 49(1-2): 379–388.

Nesis K N. 1970. The biology of the giant squid of Peru and Chile, *Dosidicus gigas*. Oceanology. 10: 108-118.

Nesis K N. 1983. *Dosidicus gigas*. In Boyle, P.R. (Ed.), Cephalopod Life Cycles. Volume 1. Academic Press, London. 215-231.

Nigmatullin C M, Nesis K N, Arkhipkin A I. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). Fisheries Research. 54: 9-19.

Paulino C, Aroni E, Xua H, Alburqueque E, Demarcq H. 2017. Use of nighttime visible images in the study of the spatial and temporal variability of fishing areas of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) outside Peruvian EEZ 2004–2015. Fisheries Research. 191: 144–153.

Pauly D. 1998. Why squid, though not fish, may be better understood by pretending they are. South African Journal of Marine Science. 20: 47-58. DOI: 10.2989/025776198784126269

Perea A, Sánchez J, Buitrón B. 2018. Escala de madurez gonadal del calamar gigante *Dosidicus gigas* (d'Orbignyi, 1835). Bol Inst Mar Perú. 33(2): 137-152.

Phillips S J, Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. Ecography (Cop.). 31: 161–175. doi:10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x

Plummer M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. DSC 2003 Working Papers: 8 p. (http://www.ci.tuwien.ac.at/Conferences/DSC-2003)

Popovici Z, Chacón de Popovici G. 2003. El sistema de la Corriente del Perú. Revista Pesca. Lima, Perú, Setiembre-Octubre. 18-20 pp.

Produce. 2011. Reglamento del ordenamiento pesquero del calamar gigante o pota (*Dosidicus gigas*). Decreto Supremo Nº 014-2011-PRODUCE. Diario Oficial El Peruano, 5 de octubre de 2011, Lima, Perú. 451118-451120.

Promperu. 2016. Informe Anual 2016, Desenvolvimiento del comercio exterior pesquero en el Perú. Promperu.94p. http://www.siicex.gob.pe/siicex/resources/sectoresproductivos/2016_Desenvolvimiento_Pesquero_Promperu.pdf

Promperu. 2017. Informe Anual 2017, Desenvolvimiento del comercio exterior pesquero en el Perú. Promperu.94p.http://www.siicex.gob.pe/siicex/resources/sectoresproductivos/Desenvolvimiento%20Pesquero%20Acuicola%202017%20PromPeru.pdf

Roper C F E, Sweeney M J, Nauen C E. 1984. FAO species catalogue. Vol. 3. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Fishery Synopsis. 125: 277 p.

Rosas R. 2007. Descripción de la alimentación del calamar gigante *Dosidicus gigas* d'Orbignyi, 1835 en la costa occidental de la Península de Baja California. Tesis Para optar el grado de Maestro en Ciencias. La Paz, Baja California. 84 p.

Rosas-Luis R, Tafur-Jimenez R, Alegre-Norza A R, Castillo-Valderrama P R, Cornejo-Urbina R M, Salinas-Zavala C A, Sánchez P. 2011. Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) in the Humboldt Current System off Peru. Sci. Mar. 75: 549–557.

Rubio R, Salazar C. 1992. Prospección pesquera del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) a bordo del buque japonés "Shinko Maru 2" (04 de noviembre-17 de diciembre de 1989). Inf Inst Mar Perú. 103: 31 pp.

Ruiz-Cooley R, Gendron D, Aguiñiga S, Mesnick S, Carriquiry J D. 2004. Trophic relationship between sperm whale and squid using stable isotopes of C and N. Marine Ecology Progress Series. 277: 275-283.

Sakai M, Yamashiro C. (Eds.). 2013. Informe final. Crucero de investigación conjunta del calamar gigante *Dosidicus gigas*, BIC Kaiyo Maru 2011-2012 (16 diciembre 2011 al 19 enero 2012). Final report, Joint research cruise of jumbo flying squid *Dosidicus gigas*, R/V Kaiyo Maru, 2011-2012 (16 December 2011 to 19 January 2012). FRA, Imarpe & Fisheries Agency, Japan. 77 p.

Sakai M, Vijai D, Yamashiro C, Wakabayashi T. 2018. Observations on embryos and embryonic development from an egg mass of the jumbo squid *Dosidicus gigas* spawned under captive conditions. Bol Inst. Mar Perú. 33(2): 153-159.

Salazar C M, Giampietri L A, Alarcón J R, Thorne D. 2018. Lineamientos para la adecuación y desarrollo de una flota peruana especializada en la captura del calamar gigante o pota *Dosidicus gigas*. Bol Inst Mar Perú. 33(2): 266-284.

Sánchez G, Tomano S, Yamashiro C, Fujita R, Wakabayashi T, Sakai M, Umino T. 2016. Population genetics of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the northern Humboldt Current system based on mitochondrial and microsatellite DNA markers. Fisheries Research. 175: 1-9. (http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2015.11.005)

Sandoval-Castellanos E, Uribe-Alcocer M, Díaz-Jaimes P. 2007**.** Population genetic structure of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) evaluated by RAPD analysis. Fisheries Research. 83: 113–118.

Sandoval-Castellanos E, Uribe-Alcocer M, Díaz-Jaimes P. 2009. Lack of genetic differentiation among size groups of jumbo squid (*Dosidicus gigas*). Ciencias Marinas. 35(4): 419–428.

Sandoval-Castellanos E, Uribe-Alcocer M, Díaz-Jaimes P. 2010. Population genetic structure of the Humboldt squid (*Dosidicus gigas,* d'Orbigny, 1835) inferred by mitochondrial DNA analysis. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 385: 73–78.

Schmieder O. 1964. Alexander von Humboldt. Persönlichkeit, wissenschaftliches Werk und Auswirkung auf die moderne Länderkunde. Geographische Zeitschrift. Wiesbaden 52: 81–95. (cited in Kohlhepp 2005)

Schmitt S, Pouteau R, Justeau D, de Boissieu F, Birnbaum P. 2017. SSDM: An R package to predict distribution of species richness and composition based on stacked species distribution models. Methods Ecol. Evol. 1–9. doi:10.1111/2041-210X.12841

Schweigger E. 1964. El Litoral Peruano. Segunda Edición. Auspiciada por la Universidad Nacional Federico Villarreal, Lima. Gráfica Morsom S.A., Lima, Perú. 435 p.

Segura M, Castillo R, Rubio J, Tello E, Gutierrez M, Aliaga A. 1996. Crucero de investigaciones sobre el recurso calamar gigante o pota a bordo del BIC SNP-1. Cr.9510-11. Inf Prog Inst Mar Perú. 34: 29-65. (http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080/bitstream/handle/123456789/1184/IP%2034.2.pdf?sequence=1)

Seibel B A. 2011. Critical oxygen partial pressures and metabolic suppression in oxygen minimum zones. J Exp Biol. 214: 326–336.

Seibel B A. 2013. The jumbo squid, *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae), living in oxygen minimum zones. II: Blood–oxygen binding. Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr. 95: 139–144. (doi:10.1016/j.dsr2.2012.10.003)

Shchetinnikov A S. 1989. Food spectrum of *Dosidicus gigas* (Oegopsida) in the ontogenesis. Zoologicheskii Zhurnal. 68: 28-39 (In Russian with English abstract).

SIMRAD. 1997. Operator manual Simrad EK500 Fishery research echo sounder. P2170-Rev. G. Simrad AS, Horten, Norway: 232 p. (https://www.simrad.com/www/01/NOKBG0397.nsf/AllWeb/9F0DB3E3763D8CD3C-125718B00332E5A/$file/043762ag_ek500_operator_manual_english_complete.pdf?OpenElement)

Spratt J D. 1979. Age and growth of the market squid, *Loligo opalescens* Berry, from statoliths. CalCOFI Reports. 20: 58–64.

SPRFMO. 2015. Convention on the Conservation and Management of High Seas Fishery Resources in the South Pacific Ocean. Published by the South Pacific Regional Fisheries Management Organization (SPRFMO), Wellington, New Zealand. 50 p (http://www.sprfmo.int)

Staaf D J, Ruiz-Cooley R J, Elliger C, Lebaric Z, Campos B, Markaida U, Gilly W F. 2010. Ommastrephid squids *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Dosidicus gigas* in the eastern Pacific show convergent biogeographic breaks but contrasting population structures. Mar. Ecol. Prog. Ser. 418: 165-178.

Tafur R, Rabí M. 1997. Reproduction of the jumbo squid, *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) off Peruvian coasts. Sci. Mar. 61 (Supl. 2): 33-37.

Tafur R, Villegas P, Rabí M, Yamashiro C. 2001. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* Cephalopod: Ommastrephidae) in Peruvian waters. Fisheries Research. 54: 33-50.

Tafur R, Keyl F, Argüelles J. 2010. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in relation to environmental variability of the northern Humboldt Current System. Mar Ecol Prog Ser. 400: 127–141.

Tafur R, Mariátegui L, Condori W, Buitrón B. 2016. Protocolo para muestreo biológico y biométrico de cefalópodos. Inf Inst Mar Perú. 43(4): 375-401.

Tafur R, Perea A, Buitrón B. 2018. Aspectos reproductivos del calamar gigante *Dosidicus gigas* (d'Orbignyi, 1835) en el mar peruano. Bol Inst Mar Perú. 33(2): 119-136.

Ulloa P, Fuentealba M, Ruiz V. 2006. Hábitos alimentarios de *Dosidicus gigas* (d' Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Teuthoidea) frente a la costa centro-sur de Chile. Revista Chilena de Historia Natural. 79: 475-479.

Vanderwal J, Shoo L, Graham C, Williams S E. 2009. Selecting pseudo absence data for presence-only distribution modeling: How far should you stray from what you know? Ecol. Modell. 220 (4): 589–594. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.11.010

Vinatea J E. 1965. Estudio cuantitativo del contenido estomacal del cachalote (*Physeter catodon*) en el área de Pisco (1961 1963). Tesis de Bachiller en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú. 101 p.

Wormuth J H. 1976. The biogeography and numerical taxonomy of the oegopsid squid family Ommastrephidae in the Pacific Ocean. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. 23: 90 p.

Wormuth J H. 1998. Workshop deliberations on the Ommastrephidae; a brief history of their systematics; and a review of the systematics, distribution, and biology of the genera *Martialia* Rochebrune and Mabille, 1889; *Todaropsis* Girard, 1890; *Dosidicus* Steenstrup, 1857; *Hyaloteuthis* Gray, 1849 and *Eucleoteuthis* Berry, 1916. In Voss, N. A., M. Vecchione, R. B. Toll & M. J. Sweeney (Eds.), Systematics and biogeography of cephalopods. Smith. Contrib. Zool. 586 (II): 373-384.

Yamashiro C, Mariátegui L, Taipe A. 1997. Cambios en la distribución y concentración del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) frente a la costa peruana durante 1991-1995. Inf Prog Inst Mar Perú. 52: 3-40.

Yamashiro C, Mariátegui L, Tafur R, Castillo G, Argüelles J, Goicochea C, Alegre A, Sánchez J, Taipe A, Sanjinez M. 2018. Sistema de monitoreo de la pesquería del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Perú. Bol Inst Mar Perú. 33(2): 222-252.

Yatsu A, Tafur R, Maravi C. 1999. Embryos and rhynchoteutian paralarvae of the Jumbo Flying Squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) obtained through artificial fertilization from Peruvian waters. Fish Sci (Tokyo). 65: 904-908.

Yatsu A, Yamanaka K, Yamashiro C. 1999a. Tracking experiments of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* with an ultrasonic telemetry system in the Eastern Pacific Ocean. Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish. 36: 55-59.

Yokawa K. 1995. Isozyme comparison of large, medium and small size specimens of *Dosidicus gigas*. Proceedings Research Conference Squid Resources Fishery Condition. Hachinohe, 1993: 48 – 52 (in Japanese).

Zeidberg L D, Robison B H. 2007. Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the Eastern North Pacific. Proc. Natl. Acad. Sci. 04:12948–12950.

Zumholz K, Hansteen T, Klügel A, Piatkowski U. 2006. Food effects on statolith composition of the common cuttlefish (*Sepia officinalis*). Marine Biology. 150: 237–244.