

VARIACIÓN INTERANUAL E INTERDECADAL DE LA BIOMASA MACROBENTÓNICA EN LA PLATAFORMA CONTINENTAL EN CONDICIONES DE BAJA Y ALTA BIOMASA DE ANCHOVETA EN EL ECOSISTEMA DE SURGENCIA (1976 - 2016)

INTERANNUAL AND INTERDECADAL MACROBENTHIC BIOMASS VARIATION ON THE CONTINENTAL SHELF UNDER VARYING *Engraulis ringens* BIOMASS IN THE UPWELLING ECOSYSTEM (1976–2016)

Luis Quipúzcoa^{1,*} André Ampuero² Robert Marquina¹
Mariano Gutiérrez³ Dimitri Gutiérrez¹

¹ Instituto del Mar del Perú. Dirección General de Investigaciones en Oceanografía y Cambio Climático Callao, Perú.

² Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt, Germany.

³ Universidad Nacional Federico Villarreal, Facultad de Oceanografía y Pesquería, Lima, Perú.

* Correspondencia: lquipuzcoa@imarpe.gob.pe

RESUMEN

Se analiza la variación interanual e interdecadal de la biomasa de la macrofauna bentónica en la plataforma continental entre 4° y 14°S, considerando la zonación latitudinal y batimétrica del macrobentos. Asumiendo que la anchoveta puede controlar potencialmente la producción exportada al bentos, examinamos si la biomasa del macrobentos pudo variar significativamente entre los períodos de baja (1976-1991) y alta biomasa de anchoveta (1994-2016). Para ello, se analizó la base de datos histórica de 36 cruceros y tres plataformas de monitoreo, aplicando modelos GAM y GLM. Nuestros resultados confirman que la disponibilidad del oxígeno es el principal factor que controla la dinámica de la macrofauna bentónica al sur de 10°S, mientras que la disponibilidad de alimento parece adquirir mayor importancia al norte. Por lo tanto, a escala interanual, la variación de la biomasa en las zonas central y sur responde positivamente a la oxigenación del fondo, mientras que, al norte las fluctuaciones interanuales tienen muchas veces signo distinto. La principal diferencia entre los períodos interdecadales asociados a la biomasa de anchoveta consiste en el desplazamiento del núcleo de biomasa del macrobentos desde ~5°-7°S a ~6°-8°S, entre el período 1976-1991 y de 1994-2016. Se propone que puede obedecer a: i) el aumento de la productividad del sistema al sur de 6°S, ii) el incremento del flujo local de comprimidos fecales de la anchoveta hacia el fondo, asociado al desplazamiento del centro de gravedad desde la costa central hasta la costa centro/norte, iii) las condiciones moderadamente más elevadas de oxígeno al norte de 9°S. Nuestras observaciones sugieren que la variación global y espacial de la población de anchoveta y de las condiciones oceanográficas asociadas de surgencia y oxigenación, generan impactos significativos en el balance de carbono, así como en la dinámica de las comunidades del subsistema bentónico asociado al ecosistema de afloramiento costero.

PALABRAS CLAVE: biomasa macrobentónica, plataforma continental, surgencia, Perú

ABSTRACT

This study examines the interannual and interdecadal variability of macrobenthic biomass on the continental shelf from 4°S to 14°S, considering latitudinal and bathymetric distribution patterns of macrobenthic communities. Recognizing the potential influence of *Engraulis ringens* on benthic production through exported organic matter, we evaluated whether macrobenthic biomass varied significantly between periods of low (1976-1991) and high (1994-2016) anchovy biomass. We analyzed historical data from 36 research cruises and three monitoring platforms using Generalized Additive Models (GAM) and Generalized Linear Models (GLM). Results indicate that oxygen availability primarily governs macrobenthic dynamics south of 10°S, whereas food supply plays a more significant role in the northern region. Consequently, interannual biomass variations in the central and southern zones correlate positively with bottom-water oxygenation, while northern zones frequently show contrasting patterns. A key interdecadal shift associated with *Engraulis ringens* biomass is the southward displacement of the macrobenthic biomass core from approximately 5°-7°S in 1976-1991 to 6°-8°S in 1994-2016. This shift is likely driven by: (i) enhanced productivity south of 6°S, (ii) increased deposition of *E. ringens* fecal pellets to the seafloor, associated with the northward shift of the species population's center of gravity from the central to the central-northern coast, and (iii) slightly elevated oxygen levels north of 9°S. These findings highlight that variations in *E. ringens* populations and associated oceanographic factors, including upwelling intensity and oxygenation, significantly shape carbon cycling

KEYWORDS: macrobenthic biomass, continental shelf, upwelling, Peru

COMO REFERENCIAR ESTE ARTÍCULO (APA 7ed): Quipúzcoa, L., Ampuero, A., Marquina, R., Gutiérrez, M. & Gutiérrez, D. (2026). Variación interanual e interdecadal de la biomasa macrobentónica en la plataforma continental en condiciones de baja y alta biomasa de anchoveta en el ecosistema de surgencia (1976 - 2016). En J. Csirke & R. Guevara-Carrasco (Eds.), *La Anchoveta peruana* (*Engraulis ringens*). Stock Norte-Centro (1950-2009): Construyendo las Bases Científicas para un Enfoque Ecosistémico (Tomo I, pp. 158-175). Instituto del Mar del Perú.

1. INTRODUCCIÓN

Frente a Perú, la extraordinaria producción secundaria del sistema pelágico asociada al afloramiento costero, contrasta con la limitada producción secundaria de la macrobiota bentónica en la mayor parte del margen continental (ROWE, 1971; ROSENBERG *et al.*, 1983; ARNTZ *et al.*, 1991, 2006). La causa principal de esta paradoja es la deficiencia de oxígeno en la capa subsuperficial (ROWE, 1971; ROSENBERG *et al.*, 1983; HELLY & LEVIN, 2004) a la que contribuye la respiración de los grandes volúmenes de materia orgánica en la columna de agua.

Hacia el norte del margen continental, la deficiencia de oxígeno se debilita debido en gran medida a la ventilación de origen ecuatorial (HELLY & LEVIN, 2004). En paralelo, las características de los ambientes sedimentarios y la topografía del fondo adquieren más importancia como factores sobre el bentos. La limitación de alimento es mayor, sea por el predominio de condiciones erosivas (que se reflejan en sedimentos arenosos entre 6°~8°S), o por la menor calidad alimentaria de la materia orgánica sedimentaria debido a la mayor contribución terrígena (ej. al norte de 5°S) (GUTIÉRREZ *et al.*, 2005). ROSENBERG *et al.* (1983) y SALZWEDEL *et al.* (1988) a partir de datos incluidos también en este trabajo, señalaron variaciones latitudinales de los parámetros comunitarios, con mayores valores de biomasa entre aproximadamente 5°~7°S. Posteriormente, GUTIÉRREZ *et al.* (2006) plantearon que tal patrón latitudinal de los parámetros comunitarios podría reflejar los gradientes contrapuestos de oxígeno y concentración de materia orgánica a lo largo de la plataforma.

WALSH (1981) postuló que el colapso de la población de anchoveta en la década de 1970 podría haber aumentado la transferencia de carbono a la vía del detritus y la acumulación de materia orgánica en los sedimentos. Alternativamente, puede plantearse que mayor producción de anchoveta en el sistema, favorece la producción exportada por medio del flujo vertical de comprimidos fecales al bentos. Se debe considerar que el aumento del flujo de materia orgánica puede reducir aún más la disponibilidad de oxígeno sobre el fondo, condición negativa para el macrobentos predominantemente aeróbico.

En el presente estudio, analizamos la variación interanual e interdecadal de la biomasa bentónica de la plataforma continental (4°-14°S). Como

1. INTRODUCTION

The Peruvian coastal upwelling system supports exceptional pelagic secondary production, yet macrobenthic secondary production remains limited across much of the continental margin (ROWE, 1971; ROSENBERG *et al.*, 1983; ARNTZ *et al.*, 1991, 2006). This contrast arises primarily from oxygen deficiency in subsurface waters, intensified by the respiration of abundant organic matter in the water column (ROWE, 1971; ROSENBERG *et al.*, 1983; HELLY & LEVIN, 2004).

In the northern continental margin, oxygen limitation is alleviated by equatorial ventilation (HELLY & LEVIN, 2004), and factors such as sediment characteristics and seafloor topography gain prominence in shaping benthic communities. Food availability is restricted by erosive conditions, resulting in sandy sediments between 6° and ~8°S, or by lower nutritional quality of organic matter due to increased terrigenous input north of 5°S (GUTIÉRREZ *et al.*, 2005). ROSENBERG *et al.* (1983) and SALZWEDEL *et al.* (1988) using data also analyzed here, identified latitudinal variations in community metrics, with peak macrobenthic biomass between approximately 5° and ~7°S. GUTIÉRREZ *et al.* (2006) proposed that these patterns reflect opposing gradients of oxygen availability and organic matter concentration along the shelf.

WALSH (1981) hypothesized that *Engraulis ringens* population collapse in the 1970s increased carbon transfer to the detrital pathway, enhancing sediment organic matter accumulation. Conversely, a higher abundance of the resource may amplify benthic production through the vertical flux of fecal pellets. However, elevated organic matter input can exacerbate oxygen depletion in bottom waters, adversely affecting aerobic macrobenthic communities.

This study examines the interannual and interdecadal variability of macrobenthic biomass on the continental shelf (4°S-14°S), comparing periods of low (1976-1991) and high (1994-2016) *E. ringens* biomass. The analysis

criterio de la variación interdecadal, exploramos las diferencias entre el período de baja biomasa de anchoveta (1976–1991) y el período reciente de alta biomasa de anchoveta (1994–2016). Para tal efecto, consideramos la zonación latitudinal y batimétrica de la macrobiota bentónica determinada por la Zona de Mínima de Oxígeno (ZMO) (QUIPÚZCOA *et al.*, 2006; GUTIÉRREZ *et al.*, 2006).

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Bases de datos utilizadas

Para el análisis de la macrobiota bentónica, la base de datos original comprendió 1.429 muestras de la plataforma continental (50–200 m; 4°–14°S) provenientes de 36 cruceros de investigación del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) entre 1976 y 2016 y también de monitoreos bio-oceanográficos en estaciones costeras a 65 m de profundidad frente a Paita y Pimentel, de 48 a 93 m frente a Callao (12°03'S) desde 1994 hasta 2016 (Tabla 1). Las muestras fueron obtenidas con draga van Veen, cuya área de abertura fue de 0,1 m² y 0,04 m² para cruceros de investigación y para el monitoreo costero, respectivamente. Los valores de biomasa en peso húmedo fueron convertidos a peso seco libre de cenizas (AFDW) y expresados en gramos de carbono por metro cuadrado (g Cm⁻²) de acuerdo a los factores de conversión propuestos por BREY *et al.* (1988). Para determinar la variación temporal del oxígeno disuelto, se empleó la información de 1.363 mediciones en muestras de agua de fondo mediante el método de Winkler modificado por CARRIT y CARPENTER (1966) realizadas en los mismos cruceros del IMARPE.

Para la caracterización de la distribución espacial de oxígeno disuelto sobre el fondo, se analizaron 1.717 datos de lances de CTDO de alta precisión de cruceros internacionales y nacionales (1960–2009) así como información del *World Ocean Data Center* WODC (1961–1994) (<http://www.nodc.noaa.gov/OC5/SELECT/dbsearch/dbsearch.html>). Se consideró solo condiciones ENSO (El Niño Oscilación Sur) neutras o frías, identificadas según el Índice Multivariado de El Niño (MEI; <http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI/rank.html>) y el Índice de El Niño Oceánico (ONI; <http://ggweather.com/enso/oni.htm>). Para la interpolación espacial se aplicó el método cuadrático de RIDGWAY *et al.* (2002). La resolución de la interpolación espacial fue 0,05° x 0,05° (aprox. 5 km x 5 km).

incorporates the latitudinal and bathymetric zonation of macrobenthic communities, influenced by the Oxygen Minimum Zone (OMZ) (QUIPÚZCOA *et al.*, 2006; GUTIÉRREZ *et al.*, 2006).

2. MATERIALS AND METHODS

Databases employed

The study of macrobenthic biomass dynamics utilized 1,429 samples collected from the continental shelf (50–200 m depth, 4°S–14°S) during 36 research cruises conducted by the *Instituto del Mar del Perú* (IMARPE) from 1976 to 2016. Supplementary data were gathered from bio-oceanographic monitoring at coastal stations off Paita and Pimentel (65 m depth) and off Callao (12°03'S, 48–93 m depth) between 1994 and 2016 (Table 1). Samples were obtained using a van Veen grab with opening areas of 0.1 m² for cruises and 0.04 m² for coastal monitoring. Biomass, initially measured as wet weight, was converted to ash-free dry weight (AFDW) and expressed as grams of carbon per square meter (g Cm⁻²) using conversion factors from BREY *et al.* (1988). Dissolved oxygen levels were evaluated using 1,363 bottom-water samples from IMARPE cruises, analyzed with the modified Winkler method (CARRIT & CARPENTER, 1966).

Spatial oxygen distribution was assessed with 1,717 high-precision CTD casts from national and international cruises (1960–2009) and data from the *World Ocean Data Center* (WODC, 1961–1994) (<http://www.nodc.noaa.gov/OC5/SELECT/dbsearch/dbsearch.html>). Only neutral or cold ENSO conditions were included, based on the Multivariate ENSO Index (MEI; <http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI/rank.html>) and Oceanic Niño Index (ONI; <http://ggweather.com/enso/oni.htm>). Spatial interpolation employed the quadratic method of RIDGWAY *et al.* (2002) at a 0.05° × 0.05° resolution (approximately 5 km × 5 km).

Tabla 1.- Número de muestras de bentos colectadas en estaciones durante los cruceros de investigación entre 1976 y 2016 y campañas de monitoreo en estaciones costeras frente a Paita, Pimentel y Callao entre 1994 y 2016. Las muestras fueron obtenidas con draga van Veen, entre 50 y 200 m de profundidad. La base de datos contempla solo los períodos estacionales de verano y otoño, agrupados en tres zonas: zona norte 'NZ', zona centro-norte 'NCZ' y zona centro-sur 'SCZ'

Table 1. Number of benthic samples collected at stations during research cruises between 1976 and 2016 and monitoring campaigns at coastal stations off Paita, Pimentel, and Callao between 1994 and 2016. Samples were obtained using a Van Veen grab at depths ranging from 50 to 200 m. The database includes only the seasonal periods of summer and autumn, grouped into three zones: northern zone ('NZ'), central-northern zone ('NCZ'), and central-southern zone ('SCZ')

year	date	seasonal period	number of stations per area latitudinal											number of stations per area			total number of station
			B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	NZ	NCZ	SCZ		
			4 - 5°	5 - 6°	6 - 7°	7 - 8°	8 - 9°	9 - 10°	10 - 11°	11 - 12°	12 - 13°	13 - 14°	4 - 7°S	7 - 10°S	10 - 14°S		
1976	Nov-76	summer	2	2	1	5	7	11	8	5	1			5	23	14	42
1981	Mar-81	summer	4	7	4	22	27	29	8	7				15	78	15	108
1983	Jan-83	summer		2	2	5	6	10	5	1	1			4	21	7	32
1984	Dec-84	summer	5	21	23	20	17							49	37	0	86
1985	Mar-85	summer		8	17	4	10		3	2			2	25	14	7	46
1987	Jan-87	summer	9	16	10	8	7	2						35	17	0	52
1988	Feb-88	summer	10	11	5	3								26	3	0	29
1989	Nov-89	summer	10	22	9	21	20	9						41	50	0	91
1990	May-90	autumn	3	3	5	12	8	5						11	25	0	36
1991	Mar-91	summer	5	9	7	13	13	4		1				21	30	1	52
1995	May-95	autumn	1	2					1					3	1	0	4
1998	Jun-98	autumn	1	11		1								12	1	0	13
1999	Jan-99	summer			2		1							2	1	0	3
2000	Apr-00	summer	2	7	1	5	9	8						10	22	0	32
2001	Jan-01	summer	6	5	2	4								13	4	0	17
2001	May-01	autumn	1	9	5	6	3	1						15	10	0	25
2002	May-02	autumn	5	4	4	6	4	4	2	2				13	14	4	31
2003	Jan-03	summer	6	4	7	6	4		3	2				17	10	5	32
2003	May-03	autumn	6	8	6	4								20	4	0	24
2004	Jan-04	summer	4	5	3	2								12	2	0	14
2004	Jun-04	autumn	7	5	6	6	3							18	9	0	27
2005	Jan-05	summer	5	6	5	8	3	2						16	13	0	29
2005	May-05	autumn	5	6	2	4								13	4	0	17
2006	Jan-06	summer	2	2	1	8								5	8	0	13
2006	May-06	autumn	3	5	5	5								13	5	0	18
2007	Jan-07	summer		6	5	5								11	5	0	16
2007	May-07	autumn	3	7	4	6								14	6	0	20
2008	Jan-08	summer	5	6	3	4		1						14	5	0	19
2008	May-08	autumn	4	5	3	5	6							12	11	0	23
2009	Jun-09	autumn	2	7	4	6	2							13	8	0	21
2010	Jan-10	summer		3	2	2	2	3	1			1	1	5	7	3	15
2010	May-10	autumn	3	7	4	6								14	6	0	20
2011	May-11	autumn	5	9	8	9	1							22	10	0	32
2012	May-12	autumn	8	5	5	1								18	1	0	19
2014	May-14	autumn	3	7	5	10	8	7						15	25	0	40
2016	May-16	autumn	5	7	3	5	2							15	7	0	22
1994 - 2009	Paita	summer	42											42	0	0	42
		autumn	37											37	0	0	37
1994 - 2009	Pimentel	summer				30								0	30	0	30
		autumn				23								0	23	0	23
1994 - 2016	Callao	summer									91			0	0	91	91
		autumn									86			0	0	86	86
			219	249	178	290	163	97	30	20	180	3	646	550	233	1429	

Estimación del área latitudinal por estrato de profundidad

Los datos originales fueron estratificados por grado latitudinal ('sub-áreas'). Considerando la batimetría general del margen continental (según la carta batimétrica de la Dirección de Hidrografía y Navegación complementada por sondajes acústicos en los cruceros del IMARPE), se estimó el área superficial de la plataforma continental

Latitudinal and Depth-Stratified Area Estimation

Data were stratified by latitudinal degree ("sub-areas"). The continental shelf's surface area (in square meters) was calculated for each latitudinal degree using bathymetric data from the Dirección de Hidrografía y Navegación, augmented by acoustic soundings from IMARPE cruises. These calculations, performed with Surfer 9.0,

en metros cuadrados (m²) por grado latitudinal. Para ello, se utilizó el programa computacional Surfer 9.0. Tales estimaciones sirvieron de insumo para el cálculo de la biomasa integrada por área latitudinal y por estrato de profundidad.

Análisis estadístico de los datos

Los datos biológicos y de oxígeno disuelto fueron ordenados cronológicamente, de acuerdo a la fecha de término del crucero u operación. Debido al poco número de observaciones no se consideraron los cruceros de primavera (octubre – noviembre) o de invierno (julio – setiembre). De acuerdo a este criterio, los datos se agrupan en dos períodos estacionales: diciembre-marzo (verano) y abril-junio (otoño).

Las herramientas estadísticas utilizadas fueron modelos lineales generalizados (GLM) y aditivos (GAM). Estas regresiones permiten ajustar datos con distribuciones de error diferentes a las normales (LI *et al.*, 2017), y para el segundo caso, usar funciones de suavizado para modelar relaciones no lineales (WOOD, 2017). Estos modelos poseen tres componentes principales: distribución de respuesta que puede incluir distribuciones normales, gamma y de Poisson, entre otros; una combinación lineal de variables llamada predictor lineal y, la función de enlace, que conecta este predictor lineal con la media de la distribución seleccionada (LEWIS *et al.*, 2001; VENABLES & DICHTMONT, 2004). Las estimaciones de los parámetros en estas regresiones usan puntajes como el GCV (puntaje de validación cruzada generalizada) o el REML (restricción de máxima verosimilitud). Se podrá tener la bondad de ajuste en cada modelo con la desviación explicada y un pseudo R-cuadrado (WOOD, 2017).

El objetivo fue predecir el oxígeno y la biomasa del fondo en función de las variables explicativas: años, categorías latitudinales, áreas, períodos y profundidad. No se eliminaron variables explicativas de los modelos. Investigamos las interacciones entre años y categorías latitudinales con los modelos GAM, y entre períodos y áreas con los modelos GLM. En todos los modelos, verificamos con gráficos residuales la asunción de varianza constante y si la distribución de respuesta seleccionada para los datos era correcta (WOOD, 2017). Los promedios se estimaron a una profundidad estandarizada de 100 m. Los análisis se realizaron utilizando el paquete “mgcv” (versión 1.8-23) (WOOD, 2007), implementado en el programa R (R CORE TEAM, 2016).

enabled the estimation of integrated biomass by latitudinal area and depth stratum.

Statistical Analysis

Biological and oxygen data were organized chronologically by cruise or operation completion date. Due to sparse observations, spring (October–November) and winter (July–September) cruises were excluded, and data were grouped into summer (December–March) and autumn (April–June) seasons.

Generalized Linear Models (GLM) and Generalized Additive Models (GAM) were used to analyze the data, accommodating non-normal error distributions (LI *et al.*, 2017) and non-linear relationships via smoothing functions (WOOD, 2017). These models incorporate a response distribution (e.g., normal, gamma, Poisson), a linear predictor of explanatory variables, and a link function connecting the predictor to the distribution's mean (LEWIS *et al.*, 2001; VENABLES & DICHTMONT *et al.*, 2004). Parameters were estimated using Generalized Cross-Validation (GCV) or Restricted Maximum Likelihood (REML), with model fit evaluated via explained deviance and pseudo-R² (WOOD, 2017).

The models predicted bottom oxygen and biomass based on explanatory variables: year, latitudinal categories, areas, periods, and depth. All variables were retained in the models. GAM explored interactions between years and latitudinal categories, while GLM analyzed interactions between periods and areas. Residual plots verified assumptions of constant variance and appropriate response distributions (WOOD, 2017). Biomass estimates were standardized to 100 m depth. Analyses were conducted using the “mgcv” package (version 1.8-23) (WOOD, 2007), in R (R CORE TEAM, 2016).

3. RESULTS

Spatial and Seasonal Variation of Bottom Oxygen and Macrobenthic Communities

The distribution of dissolved oxygen along the continental margin exhibits a pronounced latitudinal gradient (Fig. 1). During non-El Niño years, waters south of 9°S are characterized by persistently hypoxic conditions (<0.2 mL L⁻¹), whereas oxygen concentrations gradually increase toward lower latitudes to the north.

3. RESULTADOS

Oxígeno de fondo y comunidad macrobentónica: variación espacial y estacional

La distribución del oxígeno disuelto sobre el margen continental muestra un marcado patrón latitudinal (Fig. 1). En años no-El Niño, la zona al sur de 9°S se caracteriza por presentar condiciones homogéneas extremadamente disóxicas o bajas en oxígeno (<0,2 mL L⁻¹), mientras que hacia el norte la concentración de oxígeno disuelto aumenta paulatinamente a menor latitud.

Asimismo, la distribución latitudinal de la biomasa de la macrofauna bentónica para todo el período analizado presenta diferencias significativas entre sub-áreas, considerando la profundidad como covariable ($F_{8, 1285} = 16,17$, $p < 0,001$, $R^2 = 0,193$, desviación explicada = 19,6%) (Fig. 2). En promedio (media ± error estándar (ES), $z = 100$ m) la variación latitudinal tiende a exhibir un máximo entre 6° y 7°S (2,05 ± 0,32 g Cm⁻²), declinando hacia el norte y especialmente hacia el sur (0,25 ± 0,03 g Cm⁻², frente a Callao: 12°03'S).

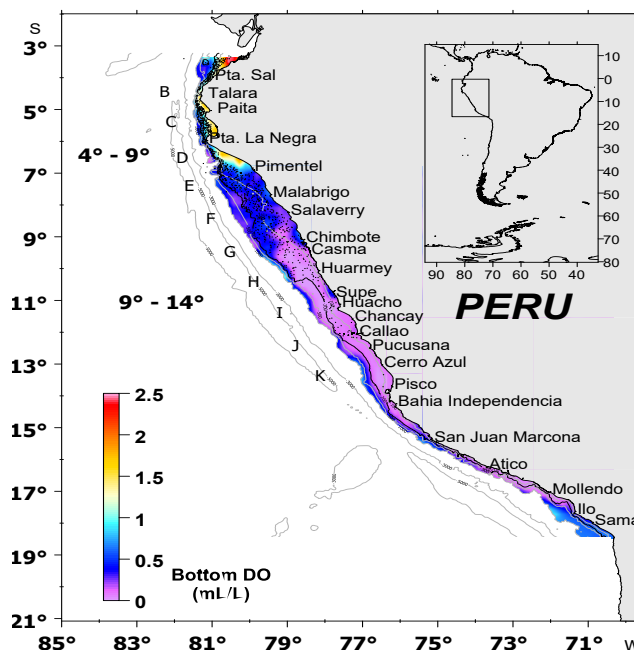


Figura 1.- Mapa de distribución promedio de oxígeno de fondo frente a Perú (condiciones no-El Niño), obtenido a partir de la interpolación de mediciones de CTDO de alta precisión (ver texto).

Los puntos indicados corresponden a las estaciones de bentos consideradas para el presente estudio entre los años 1976 - 2010. Las líneas paralelas a la costa constituyen las isóbatas de 50, 100, 200, 500, 1000, 3000 y 5000 m. Las letras B a la K corresponden a áreas latitudinales de 1°, de 4° a 14°S

Figure 1. Map of the average bottom oxygen distribution off Peru (non-El Niño conditions), obtained through interpolation of high-precision CTDO measurements (see text). The indicated points correspond to the benthic stations considered for this study between the years 1976-2010. The lines parallel to the coast represent the 50, 100, 200, 500, 1000, 3000, and 5000 m isobaths. The letters B to K correspond to 1° latitudinal areas, from 4°S to 14°S

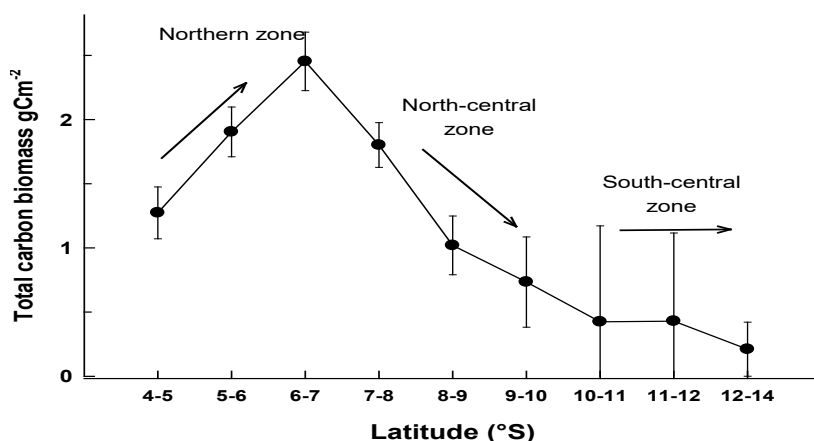


Figura 2.- Variación latitudinal de la biomasa macrofaunal entre 4° y 14°S, según el modelo aditivo generalizado (GAM) con la profundidad (z) como covariable. Las predicciones de medias fueron estimadas a 100 m. Según la tendencia latitudinal, las áreas se agrupan en zonas: norte 'NZ' (B - D); centro-norte 'NCZ' (E - G); y centro-sur 'SCZ' (H - K), donde los valores son bajos y homogéneos. Debido al limitado número de datos en el área K, sus datos fueron agrupados con el área J para el GAM

Figure 2. Latitudinal variation of macrofaunal biomass between 4° and 14°S, according to the generalized additive model (GAM) with depth as a covariate. Mean predictions were estimated at $z = 100$ m. Based on the latitudinal trend, the areas are grouped into: northern zone 'NZ' (B - D); central-northern zone 'NCZ' (E - G); and central-southern zone 'SCZ' (H - K), where values are low and homogeneous. Due to the limited number of data points in area K, its data were combined with area J for the GAM model

Por lo tanto, es posible categorizar la distribución de la biomasa de la plataforma continental como sigue: zona norte 'NZ' (4°-7°S), zona centro-norte 'NCZ' (7°-10°S) y zona centro-sur 'SCZ' (10°-14°S).

Por otra parte, se examinaron las diferencias estacionales (verano vs. otoño) en la biomasa de la macrofauna y en la concentración de oxígeno, tomando la profundidad como covariable. En el primer caso se encontró diferencias en la NCZ ($F_{2, 1285} = 6,823$, $P < 0,01$, verano: $1,19 \pm 0,10$ g Cm⁻²; otoño: $1,61 \pm 0,20$ g Cm⁻², $z = 100$ m). En la concentración de oxígeno sobre el fondo, se encontró diferencias estacionales al norte de 9°S ($F_{1, 863} = 73,75$, $p < 0,001$, verano: $0,64 \pm 0,02$ mL L⁻¹, otoño: $1,30 \pm 0,05$ mL L⁻¹, $z = 100$ m), zona más expuesta a la influencia de la Extensión Sur de la Corriente de Cromwell (ESCC), entre 90 y 180 m de profundidad (FLORES *et al.*, 2009). Debido a estas diferencias, tanto los datos de biomasa como los de oxígeno fueron ponderados por el cociente entre la media ajustada estacional y la media global, a fin de determinar los cambios interanuales.

Similarly, the latitudinal distribution of benthic macrofaunal biomass across the entire study period shows significant differences among sub-areas, with depth considered as a covariate ($F_{8, 1285} = 16.17$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.193$, explained deviance = 19.6%) (Fig. 2). On average (mean \pm standard error (SE), $z = 100$ m), biomass peaks between 6°-7°S (2.05 ± 0.32 g Cm⁻²) and declines both northward and more markedly southward (0.25 ± 0.03 g Cm⁻², off Callao: 12°03'S).

Based on this gradient, the continental shelf can be divided into three zones: northern (NZ, 4°-7°S), north-central (NCZ, 7°-10°S), and south-central (SCZ, 10°-14°S).

Seasonal differences (summer vs. autumn) in macrofaunal biomass and bottom oxygen were also examined, with depth as a covariate. Biomass in the NCZ showed significant variation ($F_{2, 1285} = 6.823$, $P < 0.01$), averaging 1.19 ± 0.10 g Cm⁻² in summer and 1.61 ± 0.20 g Cm⁻² in autumn ($z = 100$ m). Seasonal contrasts in bottom oxygen were found north of 9°S ($F_{1, 863} = 73.75$, $p < 0.001$),

Tabla 2.- Resumen de los modelos aditivos generalizados (GAM) para el oxígeno de fondo, biomasa total y biomasa del grupo Polychaeta, con los factores: años, áreas latitudinales y profundidad

Table 2. Summary of the generalized additive models (GAM) for bottom oxygen, total biomass, and Polychaeta group biomass, with the factors: years, latitudinal areas, and depth

dependent variable	latitudinal range	family (link)	deviance explained	R ² corrected	Parametric terms (p)			REML/GCV
					area	year	depth	
dissolved oxygen (mLL ⁻¹)	4° -14°S	Tweedie (inverse)	33,3%	0,392	0,0000	0,0000	0,0000	1227,5
	4° - 9°S	Tweedie (log)	46,8%	0,467	0,0000	0,0000	0,0000	1092,2
	9° - 14°S				0,0000	0,0000		
total biomass (gCm ⁻²)	4° - 7°S	Tweedie (log)	37,0%	0,243	0,0000	0,0000	0,0000	1774,7
	7° - 10°S				0,0000	0,0000		
biomass Polychaeta (gCm ⁻²)	10° - 14°S				0,0000	0,0000		
	4° - 7°S	Tweedie (log)	38,1%	0,218	0,0000	0,0000	0,0000	1, 1366
	7° - 10°S				0,0000	0,0000		
	10° - 14°S				0,0000	0,0000		

Tabla 3.- Modelos de regresión simple entre el oxígeno anual promedio y el MEI (fuente: <http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI/rank.html>), para los periodos 1976 - 2016, 1976 - 2000 y 2000 - 2016

Table 3. Simple regression models between the average annual oxygen and the MEI (source: <http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI/rank.html>), for the periods 1976-2016, 1976-2000, and 2000-2016

dependent variable	oxygen period	R ² adjusted	coefficient B \pm standar error	p (predictor) MEI annual
annual average oxygen	1976 - 2016	0,316	0,979 \pm 0,073	0,000
	1976 - 2000	0,631	1,044 \pm 0,105	0,000
	2000 - 2016	0,041	0,919 \pm 0,044	0,549

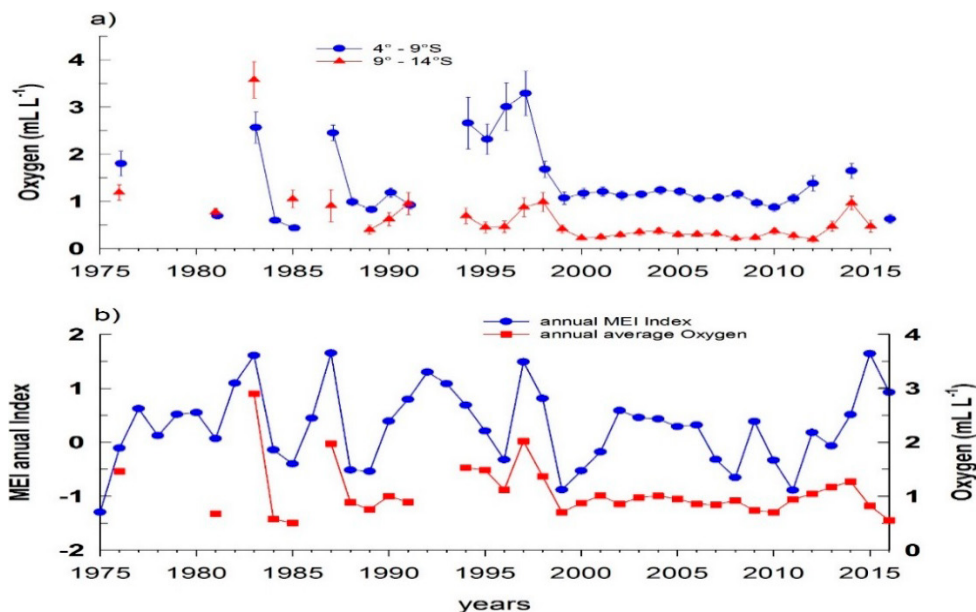


Figura 3.- a) Predicciones de medias por año (\pm errores estándar estimados) del oxígeno de fondo al norte y sur de los 09°S, según el modelo GAM (Tabla 2); b) Series anuales promedio del oxígeno de fondo y del MEI (*Multivariate ENSO index*, fuente: (<http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI/rank.html>))

Figure 3. Mean predictions by year (\pm estimated standard errors) of bottom oxygen north and south of 09°S, according to the GAM model (Table 2); b) Annual average series of bottom oxygen and the MEI (*Multivariate ENSO Index*, source: (<http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI/rank.html>))

Variabilidad interanual del oxígeno de fondo

La Tabla 2 resume los modelos GAM realizados para los datos de oxígeno de fondo al norte y al sur de 9°S, que muestran variaciones significativas interanuales en ambas zonas. Ambas series exhiben fluctuaciones similares, con picos de concentración en 1983, 1987 y 1997-1998 y 2015 al norte y sur de 9°S y, en general, con valores promedio más bajos al sur de 9°S, lo cual es coherente con la influencia de la ESCC (FLORES *et al.*, 2009). Asimismo, se advierte mayor amplitud de la variabilidad interanual antes del 2000 que después del 2000, especialmente en la zona centro-sur (Fig. 3a).

Al comparar la serie de oxígeno con la serie del *Multivariate ENSO index* (MEI) estimada en base anual (<http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI/rank.html>), se encuentra correlación significativa antes del año 2000 ($r = 0,63$, $p < 0,001$). En cambio, en la última década, la correlación desaparece ($r=0,04$, ns) (Tabla 3, Fig. 3b).

with mean values of $0.64 \pm 0.02 \text{ mL L}^{-1}$ in summer and $1.30 \pm 0.05 \text{ mL L}^{-1}$ in autumn ($z = 100 \text{ m}$), reflecting the influence of the southern extension of the Cromwell Current (SECC) at 90–180 m depth (FLORES *et al.*, 2009). To account for these differences, both biomass and oxygen datasets were normalized against seasonal means to assess interannual changes.

Interannual Variability in Bottom Oxygen

Table 2 summarizes GAM models for bottom oxygen north and south of 9°S, which reveal significant interannual variability in both regions. Both series exhibit synchronous fluctuations, with oxygen peaks in 1983, 1987, 1997–1998, and 2015. Average concentrations were consistently lower south of 9°S, consistent with SECC influence (FLORES *et al.*, 2009). Variability was greater before 2000 than afterward, particularly in the SCZ (Fig. 3a).

Comparison with the annual MEI index (<http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI/rank.html>) shows significant correlations before 2000 ($r = 0.63$, $p < 0.001$), but no significant relationship in the last decade ($r=0.04$, ns) (Table 3, Fig. 3b).

Variabilidad interanual de biomasa de la macrofauna

Los modelos GAM realizados para los datos de biomasa total en cada una de las zonas (NZ, NCZ y SCZ) tienen una desviación explicada del 38,1% ($p < 0,001$), considerando como factores adicionales a las áreas latitudinales (Tabla 2). Similares resultados se alcanzan al cuantificar la biomasa del grupo Polychaeta, el más abundante de la macrofauna sublitoral (ARNTZ *et al.*, 1991) (Tabla 1). Las medias corregidas y calculadas por año obtenidas a partir de los modelos fueron ponderadas por la superficie de la plataforma en cada zona y a profundidades establecidas previamente en la metodología (50 – 200 m), obteniéndose series temporales de biomasa integrada, que exhiben patrones de cambio muy diferentes de una zona a otra (Fig. 4a). La zona norte presenta la menor variabilidad, destacando pequeños picos de biomasa en los años 1985, 2000, 2001, 2010 y 2014 (6368 ± 1055 - 16251 ± 3004 t de carbono). En cambio, la zona centro-norte, que presenta la mayor biomasa integrada promedio en relación con las otras dos zonas, exhibe un drástico incremento en el período 1999 - 2006 (9256 ± 2129 - 78911 ± 11071 t de carbono). En ninguna de esas zonas se aprecia un efecto positivo significativo de la oxigenación del fondo sobre la biomasa, asociada a los EN (Fig. 3). Finalmente, la zona centro-sur muestra biomasa muy pobres (440 ± 118 t de carbono) a excepción del aumento durante e inmediatamente después de los EN (ej. 1987, 1997 - 1999, 2010-2012, y 2015-2016). La biomasa integrada total exhibe fluctuaciones interanuales y decadales, que reflejan principalmente la dinámica de la zona centro-norte y centro-sur (Fig. 4b). Así, la reducción de biomasa durante la década de 1980 y el aumento desde el 2000 son explicados por el comportamiento de la biomasa en la zona centro-norte, mientras que las altas biomasa relativas de 1997 y 1998, por la variación de la biomasa en la zona centro-sur.

La contribución a la biomasa de grupos distintos a Polychaeta como Crustacea, Echinodermata, Enteropneusta, Mollusca, Nemertinea, entre otros (KARPINSKI, 1985; SALZWEDEL *et al.*, 1988; TARAZONA *et al.*, 1986; GUTIÉRREZ *et al.*, 2005) fue determinada por diferencia entre las medias estimadas de la biomasa total y de la biomasa de Polychaeta, según los modelos GAM (Fig. 5a-c). No obstante, esta aproximación gruesa, cabe resaltar que mientras en las zonas norte y centro-norte la variación de Polychaeta determina, en gran medida, la varia-

Interannual Variability in Macrofaunal Biomass

GAM models for total biomass across NZ, NCZ, and SCZ explained 38.1% of the deviance ($p < 0.001$), with latitude included as an additional factor (Table 2). Comparable results were obtained for Polychaeta, the dominant group within the sublittoral macrofauna (ARNTZ *et al.*, 1991) (Table 1). Corrected annual means were integrated over shelf area (50–200 m depth), producing biomass time series that differed markedly among regions (Fig. 4a). The NZ exhibited the lowest variability, with modest biomass peaks in 1985, 2000, 2001, 2010, and 2014 (6368 ± 1055 - $16,251 \pm 3004$ t C). In contrast, the NCZ, which sustained the highest mean biomass, showed a pronounced increase between 1999 and 2006 (9256 ± 2129 - $78,911 \pm 11,071$ t C). In neither zone was there evidence of a positive relationship between oxygenation and biomass during El Niño years (Fig. 3). The SCZ displayed consistently low biomass (440 ± 118 t C), except for episodic increases during and after El Niño events (1987, 1997–1999, 2010–2012, 2015–2016). Integrated total biomass exhibited both interannual and decadal fluctuations, mainly reflecting changes in NCZ and SCZ. Declines during the 1980s and increases after 2000 were driven by NCZ, while high values in 1997–1998 were linked to SCZ dynamics (Fig. 4b).

The contribution of taxa other than Polychaeta—such as Crustacea, Echinodermata, Enteropneusta, Mollusca, and Nemertea (KARPINSKI, 1985; SALZWEDEL *et al.*, 1988; TARAZONA *et al.*, 1986; GUTIÉRREZ *et al.*, 2005)—was estimated from the difference between total biomass and Polychaeta biomass predicted by GAM models (Fig. 5a-c). While Polychaeta explained most biomass variability in NZ and NCZ, non-Polychaeta groups contributed equally in SCZ. Moreover, NZ was characterized by sharp Polychaeta peaks (e.g., 1983–1985, 2014, 2016), whereas NCZ showed moderate fluctuations, and the 2000–2006 biomass surge was almost entirely Polychaeta-driven.

ción de la biomasa total, en la zona centro-sur los no Polychaeta explican la variabilidad en el mismo grado que los Polychaeta. Asimismo, mientras que la zona norte exhibe picos pronunciados de biomasa de Polychaeta (ej. 1983-1985, 2014, 2016), la zona centro-norte muestra fluctuaciones moderadas en la biomasa de este grupo; además, el aumento notable de la biomasa en esta zona (2000 – 2006) fue determinado por el grupo Polychaeta.

Variabilidad interdecadal en relación con la biomasa de anchoveta

Basados en los modelos GAM, exploramos diferencias en la distribución latitudinal del oxígeno de fondo (solo años no-EN) y de la biomasa macrobentónica entre los períodos 1976–1991 y 1994–2016, durante condiciones de baja biomasa y alta biomasa de anchoveta, respectivamente (Tabla 4). Los resultados evidencian un patrón latitudinal de cambios interdecadales. En el oxígeno, el período más reciente muestra valores más elevados de oxígeno de fondo entre 5° y 8°S, pero valores reducidos al sur de 10°S (costa centro-sur) (Fig. 6a).

Decadal Variability in Relation to *Engraulis ringens* Biomass

GAM models were further used to explore interdecadal shifts in bottom oxygen (non-El Niño years only) and macrobenthic biomass between 1976–1991 and 1994–2016, periods associated with low and high *Engraulis ringens* biomass, respectively (Table 4). Results indicate a latitudinally structured pattern of decadal variability. In the recent period, bottom oxygen increased between 5°–8°S but declined south of 10°S (SCZ) (Fig. 6a).

For total biomass, the high *E. ringens* period was characterized by reduced macrobenthic biomass north of 6°S, stability between 6°–7°S, an increase between 7°–9°S, and no major changes south of 9°S. This pattern was also observed in Polychaeta, with the increase at 7°–8°S being particularly significant (Fig. 6b). Consequently, the biomass concentration shifted from 5°–7°S during the low *E. ringens*

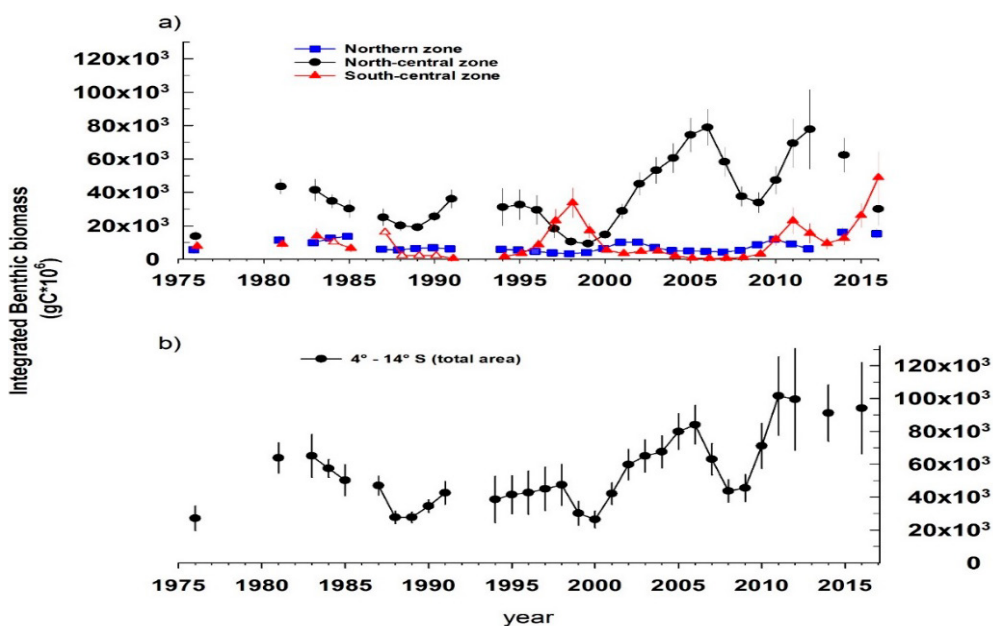


Figura 4.- Predicciones de medias por año (\pm errores estándar estimados) de la biomasa macrofaunal integrada, expresada en toneladas de carbón x 1000, por zonas de estudio 'NZ', 'NCZ' y 'SCZ', según el modelo GAM (Tabla 2). Los puntos blancos fueron interpolados: para las series de la zona centro-sur 'SCZ' (sur de 10°S), los datos faltantes fueron reemplazados por las medias de los años EN y los años no-EN, según fuese el caso. b) Biomasa macrofaunal (toneladas de carbón x 1000) para toda la zona de estudio (4° – 14°S) entre 1976 – 2016, calculada a partir de las biomazas integradas por zona

Figure 4. Mean predictions by year (\pm estimated standard errors) of integrated macrofaunal biomass, expressed in tons of carbon x 1000, for the study zones 'NZ', 'NCZ', and 'SCZ', according to the GAM model (Table 2). White points were interpolated: for the central-southern zone 'SCZ' (south of 10°S) series, missing data were replaced with the means of EN and non-EN years, as applicable. b) Macrofaunal biomass (tons of carbon x 1000) for the entire study area (4°–14°S) between 1976 and 2016, calculated from the integrated biomass by zone

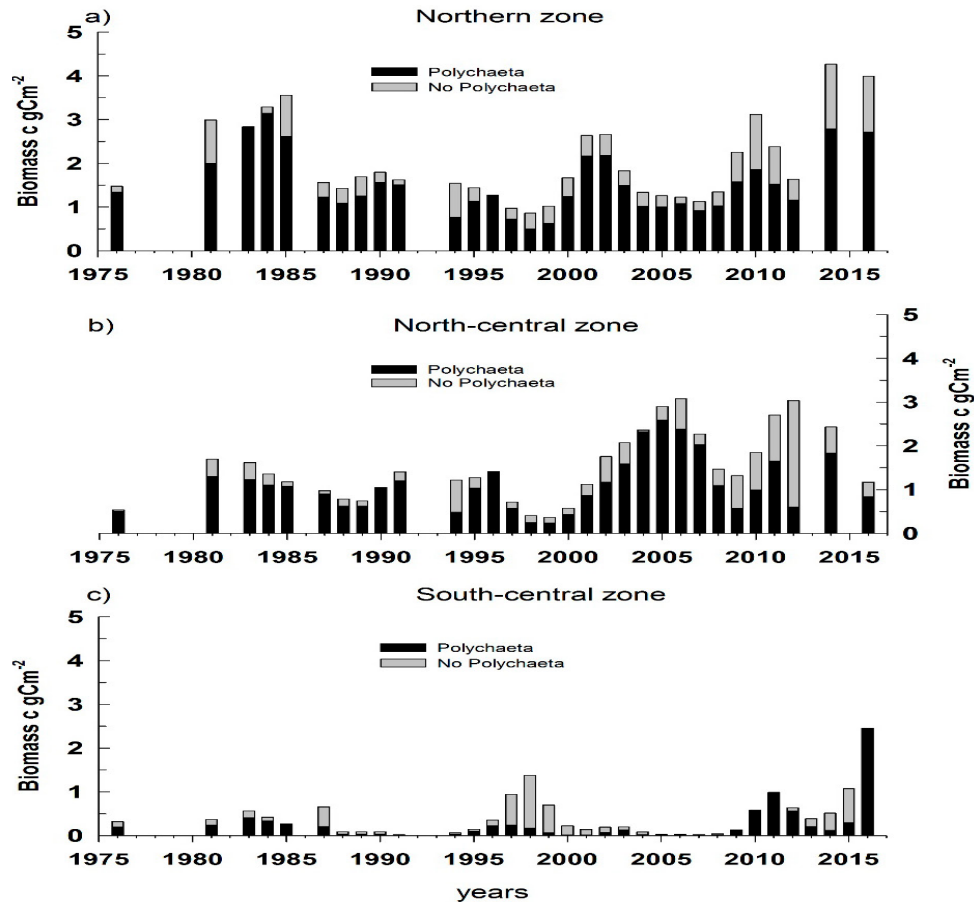


Figura 5.- Variación interanual de biomasa del grupo dominante Polychaeta y de la biomasa de otros grupos, obtenidas a partir de las predicciones de medias del modelo GAM para el grupo Polychaeta (Tabla 2) y por diferencia respecto a la biomasa total (Figura 4a), respectivamente, por zonas de estudio: a) 'NZ' (4°-7°S); b) 'NCZ' (7°-10°S) y c) 'SCZ' (10°-14°S). Destaca el aporte de otros grupos a la biomasa total en la zona SCZ asociada a varios eventos El Niño

Figure 5. Interannual variation of the biomass of the dominant Polychaeta group and the biomass of other groups, obtained from the mean predictions of the GAM model for the Polychaeta group (Table 2) and by difference with respect to the total biomass (Figure 4a), respectively, by study zones: a) 'NZ' (4°-7°S); b) 'NCZ' (7°-10°S); and c) 'SCZ' (10°-14°S). The contribution of other groups to the total biomass in the SCZ zone, associated with several El Niño events, stands out

Tabla 4.- Resumen de los modelos lineales generalizados (GLM) para el oxígeno de fondo, biomasa total y biomasa total integrada, con los factores: períodos (1976 – 1991 y 1994 – 2016) y áreas latitudinales; covariable: profundidad. Para el oxígeno los períodos excluyen los años EN y agrupa las áreas G-K de acuerdo a la distribución latitudinal del oxígeno (Fig. 3). Para la biomasa las áreas H-K fueron agrupadas para obtener predicciones de medias más robustas (ver texto)

Table 4. Summary of the generalized linear models (GLM) for bottom oxygen, total biomass, and integrated total biomass, with the factors: periods (1976–1991 and 1994–2016) and latitudinal areas; covariate: depth. For oxygen, the periods exclude EN years and group areas G–K according to the latitudinal oxygen distribution (Fig. 3). For biomass, areas H–K were grouped to obtain more robust mean predictions (see text)

dependent variable	family (link)	deviance	R ² adjusted	p (factor)		p (covariate depth)	p (period*area)
				period	area		
Dissolved Oxygen	Tweedie (inverse)	38,8%	0,343	0,5737	0,0000	0,0002	0,0000
Total carbon biomass	Tweedie (log)	19,4%	0,141	0,0991	0,0000	0,0000	0,0814
carbon biomass Polychaeta	Tweedie (log)	22,3%	0,162	0,0860	0,0000	0,0000	0,0552

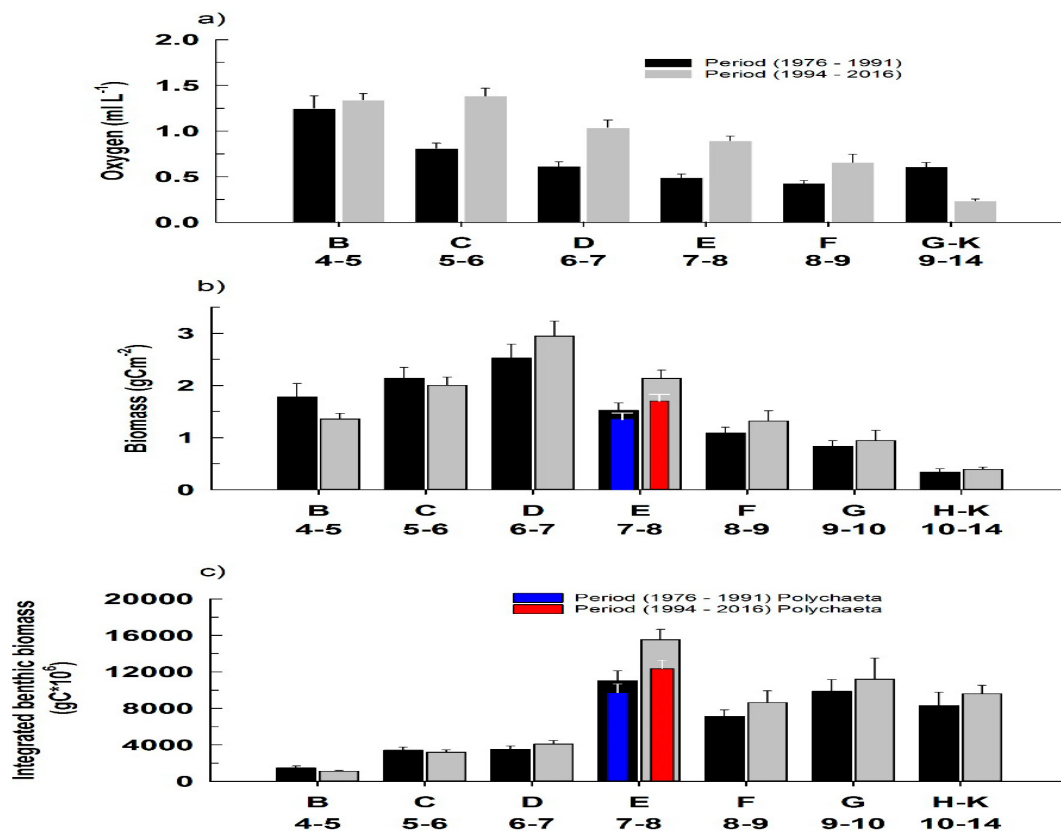


Figura 6.- Cambio interdecadal en la distribución de la biomasa macrofaunal en el período 1976-1991 (biomasa baja de anchoveta) y el período 1994-2016 (biomasa alta de anchoveta) de los modelos GAM (Cuadro 4, análisis z = 100 m). a) Predicción significativa la distribución latitudinal del oxígeno disuelto de acuerdo con la Fig. 3a; b) Medias pronosticadas de distribución de la biomasa total; c) Medias pronosticadas de distribución latitudinal de la biomasa integrada. Las medias del grupo de biomasa de Polychaeta se indica para cada período en el área E (7° - 8°S). Las barras de error son errores estándar estimados

Figure 6.- Interdecadal change in the distribution of macrofaunal biomass between the period 1976–1991 (low *E. ringens* biomass) and the period 1994–2016 (high *E. ringens* biomass) from the GAM models (Table 4, analysis z = 100 m). a) Prediction of the latitudinal distribution of dissolved oxygen according to Figure 3a; b) Forecasted means of the total biomass distribution; c) Forecasted means of the latitudinal distribution of integrated biomass. The means of the Polychaeta biomass group are indicated for each period in area E (7°–8°S). Error bars represent estimated standard errors

En la biomasa total, durante el período reciente de ‘alta anchoveta’, la biomasa macrobentónica se redujo al norte de 6°S, no evidenció cambios entre 6°-7°S, tendió a aumentar entre 6°-9°S y no mostró cambios al sur de 9°S. Este mismo patrón se repite para Polychaeta, aunque el aumento entre 7°-8°S se expresa con mayor significancia (Fig. 6b). De este modo, el núcleo de concentración de la biomasa se desplaza de 5°-7°S en el período de ‘baja anchoveta’ a 6°-8°S en el período de ‘alta anchoveta’. Cabe indicar que el desplazamiento relativo del núcleo de concentración de la biomasa es más evidente al comparar la última década con la primera década del período de estudio (datos no mostrados). En términos de biomasa integrada, se aprecia nuevamente mayores valores en el período de ‘alta anchoveta’ entre 7° y 8°S (donde la plataforma es más extensa y la biomasa integrada mayor), debido a la contribución de Polychaeta; en las demás áreas no se detectan cambios significativos entre períodos.

period to 6°–8°S during the high *E. ringens* period. The shift is more apparent when comparing the first and last decades of the study (data not shown). Integrated biomass was consistently higher in the 7°–8°S band during the high *E. ringens* period, reflecting the wider shelf and greater Polychaeta contribution in that area. No significant interdecadal differences were detected elsewhere.

4. DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Comparison with Biomass Estimates Prior to the Study Period

To our knowledge, the first quantitative estimates of macrobenthic biomass on the continental shelf were published in the late 1960s and mid-1985 by FRANKENBERG and MENZIES (1968) ROWE. (1971),

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Comparación con determinaciones de biomasa anteriores al período de estudio

En nuestro conocimiento, las primeras determinaciones de biomasa del macrobentos de la plataforma continental, realizadas en las décadas de 1960 a mediados de 1985, fueron publicadas por FRANKENBERG y MENZIES (1968), ROWE (1971), ROMANOVA (1972) y KARPINSKI (1985), las que son comparadas a continuación con nuestras estimaciones entre 50 y 200 m válidas para el período 1976 – 2009, expresadas en las mismas unidades.

La determinación más antigua de biomasa proviene de la expedición Anton Bruun II en 1965 (FRANKENBERG & MENZIES, 1968). En ese estudio se reportó una biomasa húmeda de macrobentos (>0,5 mm) de 49,5 g m⁻² para una estación localizada en 6°14'S (126 m), siendo nuestra estimación equivalente en biomasa húmeda para la misma área (27,3 ± 3,0 g m⁻²). Posteriormente, para la plataforma entre 14 y 15°S ROWE (1971) determinó biomazas (>0,6 mm) en el rango de 0,08 g Cm⁻² (170 m) y 0,98 g Cm⁻² (80 m) (media ± error estándar (ES): 0,53 ± 0,63 g Cm⁻² para 50 – 200 m), comparables con nuestra estimación para 12 – 14°S (0,24 ± 0,02 g Cm⁻²).

ROMANOVA (1972) y KARPINSKI (1985) determinaron biomazas húmedas (>0,5 mm) en la expedición BIC/Profesor Mesiatsev en 1972. Cuatro regiones latitudinales fueron identificadas, de las cuales las tres primeras son similares a nuestro estudio (KARPINSKI, 1985). Entre 3°30'S y 6°S (24 -170 m) la biomasa media alcanzó 19,3 g m⁻², cercana a nuestra estimación para 4–6°S (18,6 ± 2,0 g m⁻²). Entre 6°-10°S (20-212 m) la biomasa promedio fue 12,2 g m⁻², mientras que para la zona entre 10°-15°S (50 – 400 m), la biomasa tuvo un rango entre 0,5–1,5g m⁻² (4,6 ± 0,5 g m⁻², 10°–14°S, este estudio). Para la última zona mencionada, KARPINSKI (1985) señala la dominancia de nemátodos, condición posteriormente reconocida por GUTIÉRREZ *et al.* (2008) como característica de períodos no-El Niño. En general, estas comparaciones, si bien gruesas, confirman, en términos generales, los rangos y/u órdenes de magnitud de nuestras estimaciones, aunque son insuficientes para determinar variaciones en la distribución latitudinal.

ROMANOVA (1974), and KARPINSKI (1985). These are compared below with our estimates for 50–200 m depth, valid for 1976–2009, and expressed in the same units.

The earliest biomass determination was from the Anton Bruun II expedition in 1965 (FRANKENBERG & MENZIES, 1968), which reported a macrobenthic wet biomass (>0.5 mm) of 49.5 g m⁻² at a station located at 6°14'S (126 m). By comparison, our corresponding estimate for the same region was 27.3 ± 3.0 g m⁻². Later, for the shelf between 14–15°S, ROWE (1971) reported biomass values (>0.6 mm) ranging between 0.08 g Cm⁻² (170 m) and 0.98 g Cm⁻² (80 m) with a mean ± SE of 0.53 ± 0.63 g Cm⁻² for 50–200 m), comparable to our estimate for 12–14°S (0.24 ± 0.02 g Cm⁻²).

To our knowledge, the first determinations of macrobenthic biomass on the continental shelf, carried out between the 1960s and mid-1985, were published by

ROMANOVA (1972) and KARPINSKI (1985) reported macrobenthic wet biomass (>0.5 mm) from the R/V Profesor Mesiatsev expedition in 1972, identifying four latitudinal regions, three of which overlap with our study (KARPINSKI, 1985). Between 3°30'S and 6°S (24–170 m), mean biomass reached 19.3 g m⁻², similar to our estimate for 4–6°S (18.6 ± 2.0 g m⁻²). Between 6–10°S (20–212 m), biomass averaged 12.2 g m⁻², while for 10–15°S (50–400 m), values ranged from 0.5–1.5 g m⁻² (this study: 4.6 ± 0.5 g m⁻², 10°–14°S). For this latter region, KARPINSKI (1985) noted nematode dominance, later identified by GUTIÉRREZ *et al.* (2008) as characteristic of non-El Niño periods. Although these comparisons remain broad, they generally confirm the ranges and orders of magnitude of our estimates, though they are insufficient to fully assess latitudinal distributional changes.

Interannual and Interdecadal Variability of the Oxygen Regime over the Benthos

Our results reveal a close correspondence between the ENSO cycle and the oxygen regime along the continental shelf up to the last decade (Fig. 3a, b), when bottom-oxygen

Variabilidad interanual e interdecadal del régimen de oxígeno sobre el bentos

Nuestros resultados demuestran la estrecha correspondencia entre el ciclo ENSO y el régimen de oxígeno a lo largo de la plataforma continental hasta antes de la última década (Fig. 3a, b) en la cual, las fluctuaciones interanuales del oxígeno de fondo son menores. Parte de la ausencia de correlación reciente entre el ENSO y el oxígeno de fondo puede atribuirse a que los eventos El Niño de la década del 2000 – 2009 (2002-2003 o 2006-2007) se manifestaron débilmente sobre la costa peruana. Dichos eventos corresponden a los llamados ‘Niños Modoki’, cuyas máximas anomalías térmicas ocurren en el Pacífico centro-ecuatorial (ASHOK *et al.*, 2007). Sin embargo, la comparación del oxígeno de fondo en años no-Niño a escala interdecadal sugiere mayor ventilación del fondo en el período más reciente (1994-2016) en las costas centro-norte y norte (Fig. 6a). Esta interpretación es consistente con la advección más frecuente de aguas subsuperficiales de origen ecuatorial (más ricas en oxígeno) en la última década, independientemente de la ocurrencia de El Niño, inferida a partir de la profundidad de la isoterma de 15 °C (FLORES *et al.*, 2009). En la costa central, en cambio, se aprecia reducción de la concentración media del oxígeno en al menos la última década (Figs. 3a, 6a), lo que es congruente con indicios de la elevación de la oxiclina (LEDESMA *et al.*, 2010). La diferencia latitudinal en el patrón de distribución del oxígeno puede ser resultado de dos forzantes contrapuestos, el primero de gran escala, asociado a la propagación de ondas Kelvin intra estacionales (DEWITTE *et al.*, 2008) y la ventilación que originan sobre la capa subsuperficial, y el segundo de escala local, asociado al aumento de la surgencia y productividad en la costa central y sur (GUTIÉRREZ *et al.*, 2011), que provoca mayor consumo bioquímico de oxígeno por degradación y respiración del detritus en la columna de agua.

A nivel biológico, TARAZONA *et al.* (1988, 2001) demostraron por primera vez que durante El Niño suele ocurrir colonización masiva de la macrofauna bentónica sobre los sedimentos submareales en la costa central, debido a la oxigenación de la capa subsuperficial que caracteriza a este evento. En cambio, en las zonas costeras del norte del litoral tal colonización no se observa durante El Niño (GUTIÉRREZ *et al.*, 2005). Nuestros resultados corroboran y complementan estas observaciones para toda la plataforma. Así, los datos sugieren dismi-

fluctuations became less pronounced. The recent weakening of the correlation between ENSO and bottom oxygen may be explained by the relatively weak El Niño events of the 2000s (e.g., 2002–2003 and 2006–2007), which were expressed only faintly along the Peruvian coast. These episodes correspond to the so-called El Niño Modoki events, characterized by maximum thermal anomalies in the central equatorial Pacific (ASHOK *et al.*, 2007). Nonetheless, comparisons of bottom oxygen in non-El Niño years at the interdecadal scale suggest enhanced bottom ventilation during the most recent period (1994–2016) in the north and north-central shelf (Fig. 6a). This interpretation aligns with more frequent advection of oxygen-rich subsurface waters of equatorial origin in the last decade, regardless of El Niño occurrence, as inferred from the depth of the 15 °C isotherm (FLORES *et al.*, 2009). In contrast, in the central coast, a decline in mean bottom-oxygen concentrations is observed over at least the past decade (Figs. 3a, 6a), consistent with evidence of oxycline shoaling (LEDESMA *et al.*, 2010). The contrasting latitudinal patterns likely reflect two opposing drivers: large-scale intraseasonal Kelvin wave propagation that ventilates subsurface layers (DEWITTE *et al.*, 2008), and local intensification of upwelling and productivity off central and southern Peru (GUTIÉRREZ *et al.*, 2011), which enhances biochemical oxygen consumption through detrital degradation and respiration.

From a biological perspective, TARAZONA *et al.* (1988, 2001) demonstrated that during El Niño, massive colonization of benthic macrofauna typically occurs on subtidal sediments of the central coast, driven by the oxygenation of the subsurface layer. By contrast, such colonization is absent in northern coastal areas during El Niño (GUTIÉRREZ *et al.*, 2005). Our results confirm and extend these observations across the entire shelf. For instance, data indicate a marked decline in macrobenthic biomass during the 1997–1998 El Niño in the northern and north-central shelf (Figs. 4, 5). This contrasting response to El Niño may reflect a shift from oxygen limitation in the south to food limitation at lower latitudes, as suggested by the interannual variability of

nución notable de la biomasa del macrobentos asociada a El Niño 1997 – 1998 en la costa norte y centro-norte (Figs. 4, 5). La respuesta diferenciada a El Niño puede obedecer al cambio de la limitación por oxígeno, a la limitación por alimento a menores latitudes, como sugiere la variabilidad interanual de la biomasa de la macrofauna para las zonas norte y centro-norte (Fig. 4a). Puesto que El Niño suele estar asociado a la disminución de la productividad, es de esperar también menor producción exportada al bentos en la costa centro-norte y norte, limitando la capacidad de carga bentónica, a pesar de la oxigenación del fondo. Un aspecto a considerar es la mayor presencia de peces demersales durante EN, sin embargo, parece ser que el rol de las especies consideradas bentófagas no es significativa como un factor de depredación sobre el macrobentos KARPINSKI (1985).

Variación interdecadal, biomasa de anchoveta y acoplamiento bentopelágico

Basados en la información disponible en ese momento, QUIPÚZCOA y MARQUINA (2001) plantearon que la biomasa de macrofauna se redujo desde la década de 1980 a la de 1990. Nuestro trabajo evidencia diferencias en las fluctuaciones interanuales y decenales en la biomasa por zona latitudinal, especialmente de la zona centro-sur en relación con las demás. Por ello, es relevante analizar la distribución latitudinal de la biomasa a través del tiempo (Fig. 5). En los siguientes párrafos procuramos interpretar el desplazamiento del núcleo de biomasa en función a cambios en la oxigenación y disponibilidad de alimento.

Si bien se tienen datos de la oxigenación del fondo, no contamos con información directa de la disponibilidad de alimento. Una posibilidad, es usar información asociada a la productividad primaria como un proxy de alimento, asumiendo relación directa entre ambos. Así, al norte de 6°S existe tendencia declinante de la concentración de clorofila-*a*, estimada satelitalmente, en el período 1998 – 2007 (DEMARCQ, 2009) paralela a la débil tendencia al calentamiento en la superficie (GUTIÉRREZ *et al.*, 2011). Estas observaciones sugieren condiciones oceanográficas más estratificadas y de menor productividad, desfavorables a la producción exportada al bentos, las que son congruentes con la reducción de la biomasa de la macrofauna (Fig. 5). En cambio, al sur de 6°S la concentración de clorofila-*a* exhibe tendencia positiva (DEMARCQ, 2009) confirmada por datos instru-

macrofaunal biomass in the north and north-central regions (Fig. 4a). Since El Niño events typically reduce productivity, a corresponding decrease in organic matter flux to the benthos can be expected in these northern areas, lowering benthic carrying capacity despite improved oxygen conditions. An additional factor to consider is the greater presence of demersal fishes during El Niño. However, the role of benthophagous species as macrobenthos predators appears to be relatively minor (KARPINSKI, 1985).

Interdecadal Variation, *Engraulis ringens* Biomass, and Benthic–Pelagic Coupling

Based on the information available at the time, QUIPÚZCOA and MARQUINA (2001) proposed that macrofaunal biomass declined from the 1980s into the 1990s. Our analysis reveals pronounced differences in interannual and decadal biomass fluctuations by latitudinal zone, with the central-southern shelf displaying distinct trends compared to other regions. This underscores the importance of examining temporal shifts in the latitudinal distribution of biomass (Fig. 5). In the following section, we interpret the displacement of the biomass core in relation to changes in oxygenation and food availability.

While bottom-oxygen data are available, direct information on food supply is lacking. As a proxy, we used primary productivity indicators, assuming a direct relationship between productivity and benthic food flux. North of 6°S, satellite-derived chlorophyll-*a* concentrations show a declining trend between 1998 and 2007 (DEMARCQ, 2009), accompanied by weak surface warming (GUTIÉRREZ *et al.*, 2011). These patterns indicate increasingly stratified, low-productivity conditions, unfavorable for organic matter export to the benthos, consistent with the observed macrofaunal biomass decline (Fig. 5). In contrast, south of 6°S, chlorophyll-*a* concentrations show a positive trend (DEMARCQ, 2009), corroborated by *in situ* data from the central coast, where coastal temperatures have declined since the late 1970s (GUTIÉRREZ *et al.*, 2011). This points to intensified upwelling and productivity in the region, as previously noted.

mentales en la costa central, mientras que la temperatura costera disminuye desde finales de la década de 1970 por lo menos (GUTIÉRREZ *et al.*, 2011) haciendo evidente la intensificación de las surgencias y de la productividad antes mencionada.

La tendencia positiva de la productividad frente a la mayor parte de la costa se superpone con el período interdecadal de alta biomasa de anchoveta, instalado desde mediados de la década de 1990 (CSIRKE *et al.*, 1996). Cabe anotar que, además del aumento de la biomasa, el centro de gravedad de la población ha tendido a desplazarse desde la costa central (~11°–12°S) nicho histórico de la especie, hasta la costa centro-norte (~9°S) después de 1995 (GUTIÉRREZ *et al.*, 2012). Nosotros postulamos que el desplazamiento del núcleo de la biomasa macrobentónica (centro de gravedad latitudinal) hacia 6°–8°S es resultado del mayor flujo de materia orgánica hacia los ambientes sedimentarios limitados por alimento en esta zona de la plataforma (Fig. 7).

Después de 2009, la tendencia de la biomasa de anchoveta es hacia el sur y con esto, también se observa un desplazamiento de la biomasa macrobentónica hacia el norte; comportamiento que refuerza la hipótesis sobre la relación del centro de gravedad de la biomasa macrobentónica con el flujo orgánico.

The positive productivity trend along much of the coast overlaps with the interdecadal period of high *E. ringens* biomass, established since the mid-1990s (CSIRKE *et al.*, 1996). Notably, beyond the overall increase in biomass, the population’s center of gravity shifted from its historical core on the central coast (~11°–12°S) toward the north-central shelf (~9°S) after 1995 (GUTIÉRREZ *et al.*, 2012). We hypothesize that the concurrent displacement of the macrobenthic biomass core (latitudinal center of gravity) toward 6°–8°S reflects enhanced organic matter flux to food-limited sedimentary environments in this portion of the shelf (Fig. 7).

After 2009, *E. ringens* biomass shifted southward, accompanied by a northward displacement of macrobenthic biomass. This contrasting response further supports the hypothesis of a close relationship between the macrobenthos biomass center of gravity and organic matter flux.

The enhanced flux is likely driven both by increased overall productivity and by the local production and sedimentation of *E. ringens* fecal pellets, which accompany shifts

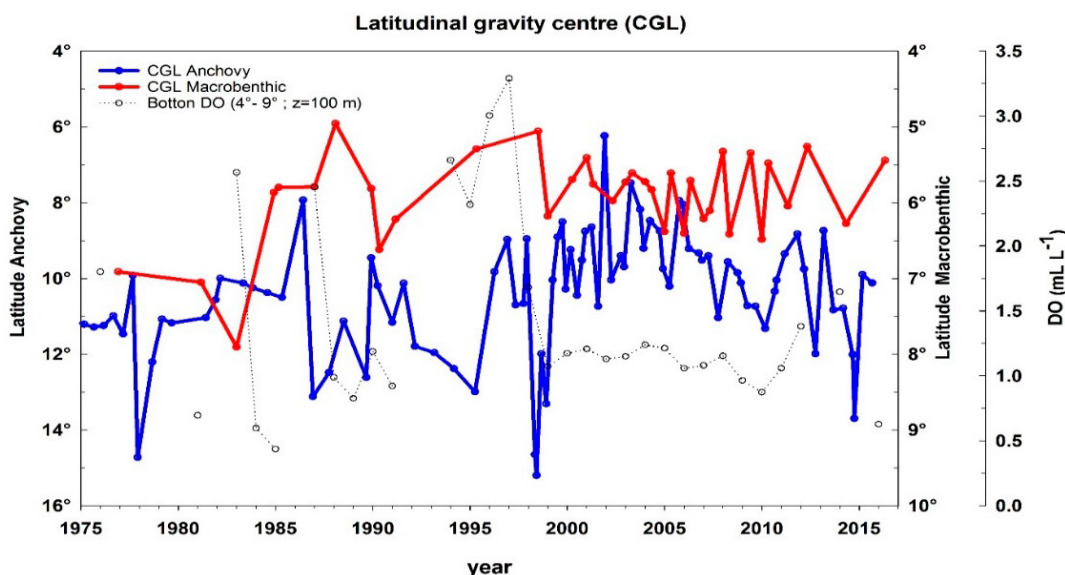


Figura 7.- Las líneas continuas indican el desplazamiento del centro de gravedad latitudinal de la biomasa de la anchoveta (tomado de GUTIÉRREZ *et al.*, 2012) y la biomasa del macrobentos entre 1976 y 2016. La línea punteada es el promedio anual del oxígeno disuelto de fondo entre 4°–9°S, a profundidad estandarizada de 100 m

Figure 7. The solid lines indicate the shift in the latitudinal center of gravity of *E. ringens* biomass (taken from GUTIÉRREZ *et al.*, 2012) and macrobenthic biomass between 1976 and 2016. The dotted line represents the annual average of bottom dissolved oxygen between 4°–9°S, at a standardized depth of 100 m

El aumento del flujo es favorecido tanto por la productividad en general, como por la producción y sedimentación local de comprimidos fecales de anchoveta, las que deben acompañar al desplazamiento del centro de gravedad de la población hacia el norte. A mayores latitudes, los cambios en el flujo de alimento no tienen impacto positivo sobre la macrofauna bentónica, debido a la mayor importancia del oxígeno como factor limitante, así como debido a la posible agudización de la disoxia sobre el fondo en la plataforma central (Fig. 5c).

Agradecimientos

Esta investigación no hubiese sido posible sin el esfuerzo de muchos colegas que iniciaron el estudio del bentos marino sublitoral en el Perú: L. A. Flores, E. Chuman de Flores, W. Arntz, H. Salzwedel, entre otros. Asimismo, agradecemos a E. Enríquez, W. Yupanqui y demás colegas asociados al Laboratorio de Bentos Marino del IMARPE, que han participado en la última década tanto en la colecta como en el análisis de las muestras biológicas. Asimismo, agradecemos a los colegas del Laboratorio de Hidroquímica del IMARPE por poner a disposición los datos de oxígeno disuelto. Finalmente agradecemos al Dr. Alexis Chaigneau (IRD) por su apoyo en la interpolación espacial de datos de CTDO de alta resolución.

in the anchoveta population center toward the north. At higher latitudes, however, changes in food flux have little positive effect on macrofauna, as oxygen becomes the primary limiting factor. In addition, more severe bottom-water hypoxia in the central shelf (Fig. 5c) likely further constrains benthic biomass.

Acknowledgments

This research would not have been possible without the pioneering efforts of colleagues who initiated the study of sublittoral benthos in Peru, including L. A. Flores, E. Chuman de Flores, W. Arntz, and H. Salzwedel, among others. We are also grateful to E. Enríquez, W. Yupanqui, and the many colleagues associated with the IMARPE Marine Benthos Laboratory who, over the last decade, contributed both to sample collection and to the analysis of biological material. We also acknowledge the IMARPE Hydrochemistry Laboratory for providing dissolved oxygen data, and we thank Dr. Alexis Chaigneau (IRD) for his assistance with the spatial interpolation of high-resolution CTDO data.

5. REFERENCIAS

- ARNTZ, W. E., TARAZONA, J., GALLARDO, V. A., FLORES, L. A. & SALZWEDEL, H. (1991). Benthos communities in oxygen deficient shelf and upper slope areas of the Peruvian and Chilean Pacific coast, and changes caused by El Niño. En R. V. Tyson y T. H. Pearson (Eds.), *Modern and ancient continental shelf anoxia* (Geological Society Special Publications N°58, pp. 131-154). The Geological Society. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1991.058.01.10>
- ARNTZ, W. E., GALLARDO, V. A., GUTIÉRREZ, D., ISLA, E., LEVIN, L. A., MENDO, J., NEIRA, C., ROWE, G. T., TARAZONA, J. & WOLFF, M. (2006). El Niño and similar perturbation effects on the benthos of the Humboldt, California, and Benguela Current upwelling ecosystems. *Advances in Geosciences*, 6, 243–265. <https://doi.org/10.5194/adgeo-6-243-2006>
- ASHOK, K., BEHERA, S. K., RAO, S. A., WENG, H. & YAMAGATA, T. (2007). El Niño Modoki and its possible teleconnection. *Journal of Geophysical Research*, 112, C11007. <https://doi.org/10.1029/2006JC003798>
- BREY, T., RUMOHR, H. & ANKAR, S. (1988). Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 117, 271-278. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(88\)90062-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90062-7)
- CARRIT, D. E. & CARPENTER, J. H. (1966). Comparison and evaluation of currently employed modification of the Winkler method for determining dissolved oxygen in sea water; A NASCO report. *Journal of Marine Research*, 24(3), 286-318. https://elischolar.library.yale.edu/journal_of_marine_research/1077
- CSIRKE, J., GUEVARA-CARRASCO, R., CÁRDENAS, G., ÑIQUEÑ, 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 preferencia a las regiones norte y centro de la costa peruana. *Bol Inst Mar Peru*, 15(1), 1–23. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/1122>
- DEMARCQ, H. (2009). Trends in primary production, sea surface temperature and wind in upwelling systems (1998–2007). *Progress in Oceanography*, 83, 376-385. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.022>
- DEWITTE, B., PURCA, S., ILLIG, S., RENAULT, L. & GIESE, B. S. (2008). Low-frequency modulation of the intraseasonal equatorial Kelvin wave activity in the Pacific SODA: 1958-2001. *Journal of Climate*, 21, 6060-6069. <https://doi.org/10.1175/2008JCLI2277.1>
- FLORES, R., TENORIO, T. & DOMÍNGUEZ, N. (2009). Variaciones de la extensión sur de la Corriente de Cromwell

- frente al Perú entre los 3 y 14°S. *Bol Inst Mar Perú*, 24(1-2), 45-58. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/1091>
- FRANKENBERG, D. & MENZIES, R. J. (1968). Some quantitative analysis of deep-sea benthos off Peru. *Deep-Sea Research*, 15, 623-626. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(68\)90069-7](https://doi.org/10.1016/0011-7471(68)90069-7)
- GUTIÉRREZ, D., QUIPÚZCOA, L. & ENRÍQUEZ, E. (2006). Oxygen deficiency and benthic communities in the Peruvian upper continental margin. *Gayana (Concepc.)*, 70(Supplement), 29-36. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-65382006000300008>
- GUTIÉRREZ, D., ARONÉS, K., CHANG, F., QUIPUZCOA, L. & VILLANUEVA, P. (2005). Impacto de la variación oceanográfica estacional e interanual sobre los ensamblajes de microfitoplancton, mesozooplancton, ictioplancton y macrozoobentos de dos áreas costeras del norte del Perú entre 1994 y 2002. *Bol Inst Mar Perú*, 22(1-2), 3-60. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/1063>
- GUTIÉRREZ, M., CASTILLO, R., SEGURA, M., PERALTILLA, S. & FLORES, M. (2012). Trends in spatio-temporal distribution of Peruvian anchovy and other small pelagic fish biomass from 1966-2009. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 40(3), 633-648. <https://doi.org/10.3856/vol40-issue3-fulltext-12>
- GUTIÉRREZ, D., ENRÍQUEZ, E., PURCA, S., QUIPÚZCOA, L., MARQUINA, R., FLORES, G. & GRACO, M. (2008). Oxygenation episodes on the continental shelf of central Peru: Remote forcing and benthic ecosystem response. *Progress in Oceanography*, 79, 177-189. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.025>
- GUTIÉRREZ, D., BERTRAND, A., WOSNITZA-MENDO, C., DEWITTE, B., PURCA, S., PEÑA, C., CHAIGNEAU, A., TAM, J., GRACO, M., ECHEVIN, V., GRADOS, C., FREÓN, P. & GUEVARA-CARRASCO, R. (2011). Sensibilidad del sistema de afloramiento costero del Perú al cambio climático e implicancias ecológicas. *Revista Peruana Geo-Atmosférica*, 3, 1-24. <https://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010082418>
- HELLY, J. J. & LEVIN, L. A. (2004). Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51, 1159-1168. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.03.009>
- KARPINSKI, M. G. (1985). *Particularidades de la distribución del bentos en los límites submarinos de las aguas peruanas* (Informe científico del Tema N° 2). Ministerio de Pesquería de la URSS, Instituto General de Investigación Científica de Pesquería y Oceanografía VNIRO.
- LEDESMA, J., GRACO, M., FLORES, G., LEÓN, V., ANGULO, K. & TENORIO, J. (2010). *Extensión de la Zona de Mínima de Oxígeno en el Sistema de Humboldt* [Sesión de congreso]. Congreso de Ciencias del MAR (CONCI-MAR), Piura, Perú.
- LEWIS, S. L., MONTGOMERY, D. C. & MYERS, R. H. (2001). Examples of Designed Experiments with Nonnormal Responses. *Journal of Quality Technology*, 33(3), 265-278. <https://doi.org/10.1080/00224065.2001.11980078>
- LI, M., ZHANG, C., XU, B., XUE, Y. & REN, Y. (2017). Evaluating the approaches of habitat suitability modelling for whitespotted conger (*Conger myriaster*). *Fisheries Research*, 195, 230-237. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.07.024>
- QUIPÚZCOA, L. & MARQUINA, R. (2001). La estructura comunitaria del macrozoobentos en la plataforma continental del Perú: un análisis decadal. En M. Espino, M. Samamé & R. Castillo (Eds.), *Fórum La merluza peruana* (*Merluccius gayi peruanus*) *biología y pesquería*. Instituto del Mar del Perú.
- QUIPÚZCOA, L., GUTIÉRREZ, D., ENRÍQUEZ, E. & MARQUINA, R. (2006). Seasonal to decadal variations of the macrobenthic biomass and diversity in the upper Peruvian continental margin influenced by the Oxygen Minimum Zone (1976 – 2005). En *Libro de Resúmenes de la Conferencia de Humboldt. Noviembre – diciembre 2006*.
- RIDGWAY, K. R., DUNN, J. R. & WILKIN, J. L. (2002). Ocean interpolation by four-dimensional weighted least squares-application to the waters around Australasia. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 19, 1357-1375. [https://doi.org/10.1175/1520-0426\(2002\)019%3C1357:OIBFDW%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0426(2002)019%3C1357:OIBFDW%3E2.0.CO;2)
- ROMANOVA, N. N. (1972). Distribución de bentos en la plataforma y en el talud continental de la costa peruana. En *Investigaciones científico-pesqueras en las aguas del Océano Pacífico adyacentes a la costa del Perú durante el invierno de 1972. Expedición del BEC "Professor Mesyatsev" en los meses de agosto-setiembre de 1972* (Serie de Informes Especiales N° IM-128, pp. 1127-132). Instituto del Mar del Perú. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/1748>
- R CORE TEAM. (2016). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- ROSENBERG, R., ARNTZ, W. E., CHUMÁN DE FLORES, E., FLORES, L. A., CARBAJAL, G., FINGER, I. & TARAZONA, J. (1983). Benthos biomass and oxygen deficiency in the upwelling system off Peru. *Journal of Marine Research*, 41, 263-279. https://elischolar.library.yale.edu/journal_of_marine_research/1681
- ROWE, G. T. (1971). Benthic biomass and surface productivity. En J. D. Costlow (Ed.), *Fertility of the sea* (pp. 441-454). Gordon and Breach Science.
- SALZWEDEL, H., FLORES, L. A., DE FLORES, E. C., ZAFRA, A. & CARBAJAL, G. (1988). Macrozoobentos del sublitoral peruano, antes, durante y después de El Niño 1982-1983. En H. Salzwedel & A. Landa (Eds.), *Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento peruano* (Boletín Volumen extraordinario, pp. 77-98). Instituto del Mar del Perú, Universidad Nacional Agraria la Molina, Asociación Latinoamericana de Investigadores en Ciencias del Mar, Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit GmbH. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/1086>
- TARAZONA, J., PAREDES, C. & IGRIDA, M. (1986). Estructura del macrobentos en las playas arenosas de la zona de Lima, Perú. *Revista de Ciencias UNMSM*, 74(1), 103-116.
- TARAZONA, J., SALZWEDEL, H. & ARNTZ, W. (1988). Positive effects of "El Niño" on macrozoobenthos inhabiting hypoxic areas of the Peruvian upwelling system. *Oecologia*, 76, 184-190. <https://doi.org/10.1007/BF00379951>
- TARAZONA, J., ARNTZ, W. E., VALLE, S. & PEÑA, T. (2001). Los índices de El Niño y del impacto sobre las

- comunidades bentónicas. En J. Tarazona, W. Arntz & E. Castillo (Eds.), *El Niño en América Latina, sus impactos biológicos y sociales: bases para un monitoreo regional* (pp. 113–126). Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- VENABLES, W. N. & DICHMONT, C. M. (2004). GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fisheries Research*, 70, 319-337. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.08.011>
- WALSH, J. J. (1981). A carbon budget for overfishing off Peru. *Nature*, 290, 300-304. <https://doi.org/10.1038/290300a0>
- WOOD, S. N. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (2^a ed.). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781315370279>
- WOOD, S. (2007). The mgcv Package v. 1.3-28. GAMs with GCV smoothness estimation and GAMM by REM L/PQL. <https://www.rdocumentation.org/packages/mgcv/versions/1.3-28>