

Efecto de la reducción de tamaño en la reproducción de la anchoveta *Engraulis ringens*, en el norte de Chile

Effect of size reduction on anchoveta *Engraulis ringens* reproduction off northern Chile

Eduardo Díaz^{1,2*} y Gabriel Claramunt³

¹Magister en Ciencias Aplicadas mención Biología Pesquera, Facultad de Recursos Naturales Renovables, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile

²Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), Departamento de Evaluación de Pesquerías, Obispo Labbé 991, Iquique, Chile

³Universidad Arturo Prat, Facultad de Recursos Naturales Renovables, Iquique, Chile

*Autor corresponsal: eduardo.diaz@ifop.cl

Abstract. The anchovy *Engraulis ringens* from northern Chile presented changes in its size structure, decreasing the number of larger individuals and increasing the proportion of small specimens. Under this demographic change, the effect on reproductive behavior and the sexual maturity trait was analyzed between 2007 and 2020. Reproductive seasonality was analyzed with the generalized additive model (MAG) and asymmetric sigmoid model. Sexual maturity was estimated with a generalized linear model (GLM), assuming independence between years, and with a generalized linear mixed effects model (GLMM), assuming random effects associated with three periods. The results indicated size dependence on ovarian activity. Smaller specimens begin the reproductive period later, with the maximum in September. Annual series showed the shortening of the reproductive period (reduction of early spawning), with the spawning potential shifted to late winter. The increase in females smaller than 12.0 cm with ovarian activity reflected maturation at a smaller size. Using GLMM, maturity varied with a tendency to decrease between 11.4 and 8.0 cm. With data from 2020, the first report on size and age (daily) of maturity is obtained. It is concluded that the demographic change influenced the reproductive period, delaying its start by one month (July), and shifting the seasonal maximum to September; as well as in the reduction of sexual maturity by approximately 3 cm. The background evidence showed that the change in parental demographics influenced biological processes that would affect the reproductive potential of the stock, which is important for its evaluation.

Key words: Anchovy, reproduction, size, sexual maturity

Resumen. La anchoveta *Engraulis ringens* del norte de Chile presentó cambios en su estructura de tallas, disminuyendo los individuos de mayor tamaño e incrementando la proporción de ejemplares pequeños. Bajo este cambio demográfico, se analizó el efecto en el comportamiento reproductivo y en el rasgo de madurez sexual, entre 2007 y 2020. Con modelo aditivo generalizado (MAG) y modelo sigmoide asimétrico se analizó la estacionalidad reproductiva. La madurez sexual se estimó con modelo lineal generalizado (MLG), asumiendo independencia entre años, y con modelo lineal generalizado de efectos mixtos (MLGM), asumiendo efectos aleatorios asociados a tres periodos. Los resultados indicaron tamaño dependencia de la actividad ovárica. Especímenes de menor tamaño inician más tarde el periodo reproductivo, con el máximo en septiembre. Series anuales mostraron el acortamiento del periodo reproductivo (reducción del desove temprano), con el potencial de desove desplazado a fines de invierno. El incremento de hembras menores a 12,0 cm con actividad ovárica reflejó la maduración a menor tamaño. Mediante MLGM la madurez varió con tendencia al descenso entre 11,4 y 8,0 cm. Con datos de 2020, se obtiene el primer reporte de talla y edad (diaria) de madurez. Se concluye que el cambio demográfico influyó en el periodo reproductivo, retrasando su inicio en un mes (julio), y desfasando el máximo estacional a septiembre; así como en la reducción de la madurez sexual en aproximadamente 3 cm. Los antecedentes evidenciaron que el cambio en la demografía parental influyó en procesos biológicos que afectarían el potencial reproductivo del stock, de importancia para su evaluación.

Palabras clave: Anchoveta, reproducción, tamaño, madurez sexual

INTRODUCCIÓN

El rasgo de la talla a la cual se alcanza la madurez sexual es un parámetro clave de la historia de vida, que puede afectar el reclutamiento y la dinámica poblacional, y es una medida del éxito reproductivo en peces, el cual se mide por el número de descendientes maduros producidos durante su vida (Stearns 1992). Este éxito está profundamente ligado a un mayor tamaño corporal, por lo tanto, el tamaño o la

edad en que se alcanza la madurez tendrá un gran efecto en la maximización del éxito reproductivo (Roff 1993). Esta transición a la madurez es un proceso ontogénico crítico, que implica cambios fisiológicos complejos en el balance energético, que afecta el crecimiento posterior del individuo (Saborido-Rey & Macchi 2021). A nivel poblacional, el parámetro de la madurez a la talla (L_{50}) y a la edad (E_{50}) puede ser altamente plástico, variando entre poblaciones



en respuestas a diferencias en el hábitat (temperatura, luz, disponibilidad de alimento), y dentro de una población, a corto y largo plazo, por cambios en la abundancia y la estructura demográfica (mecanismo de denso-dependencia) (Trippel *et al.* 1997, Domínguez-Petit *et al.* 2008). Los cambios en el crecimiento inducidos por el medio ambiente producen una variación en las expresiones fenotípicas del tamaño y la edad en los rasgos de maduración (Saborido-Rey & Macchi 2021). Los aspectos reproductivos, y en particular la madurez sexual, son antecedentes indispensables para el manejo y sustentabilidad de los recursos. En stock de peces, la dependencia demográfica en la contribución de los sucesos reproductivos puede ser un factor influyente de la variabilidad en el comportamiento de desove y en el potencial reproductivo de las poblaciones (*e.g.*, Trippel *et al.* 1997, Cooper *et al.* 2013, Wright 2013). Cambios estructurales, como es la tendencia a la declinación en el tamaño y edad de los peces tienen consecuencias negativas en la viabilidad de la población (Lowerre-Barbieri *et al.* 2017, Charbonneau *et al.* 2019), debido a que son afectados aspectos como la estacionalidad reproductiva, número de desoves, fecundidad y sobrevivencia de huevos y larvas, ya que hembras más grandes y de mayor edad contribuyen de manera importante en la renovación de la población (*e.g.*, Wright & Trippel 2009, Barneche *et al.* 2018, Marshall *et al.* 2022). Estas diferencias en las capacidades reproductivas hacia la sobrevivencia de la descendencia y la resiliencia reproductiva, denominado como “efecto maternal”, tendrían relación con el estado energético de los parentales más grandes y de mayor edad (Morgan *et al.* 2013, Domínguez-Petit *et al.* 2021). La disminución de la talla media del stock deriva en que ejemplares más pequeños incrementen su aporte a la reproducción (Trippel *et al.* 1997). La madurez sexual constituye uno de los parámetros básicos en la evaluación y manejo de los recursos, y su variabilidad puede tener consecuencias en el potencial reproductivo del stock (Saborido-Rey & Macchi 2021), debido a que ejemplares que maduran a menor tamaño tendrían diferentes atributos reproductivos que aquellos especímenes más grandes (Trippel *et al.* 1997). En poblaciones explotadas comercialmente, la estimación de la madurez a la talla es usada como punto biológico de referencia para evitar la sobrepesca de juveniles virginales (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011b), y puede ser un indicador del nivel de stress del stock sometido sostenidamente a altas tasas de explotación (Trippel 1995).

La anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, es un pez pelágico pequeño de gran importancia para la pesquería cerquera de la zona norte de Chile (18°21'S -24°00'S). Esta especie forma densos cardúmenes sumamente compactos que cumplen un rol clave en el ecosistema de surgencia que habita (Thiel *et al.* 2007). Es un desovante en tandas, con un periodo reproductivo que se extiende entre invierno y verano (Hernández-Santoro *et al.* 2013). Tiene un ciclo de vida corto y de crecimiento muy acelerado en su fase juvenil (Cerna & Plaza 2016) y al igual que otros pelágicos

pequeños, es sensible a las fluctuaciones ambientales que se pueden manifestar en diferentes escalas de espacio y tiempo (Chavez *et al.* 2003, Fréon *et al.* 2005, Montecino & Lange 2009). En la última década, los datos morfométricos de muestreos de la pesquería señalan cambios notorios en la estructura demográfica de la anchoveta en la zona norte. Las tallas medias de los ejemplares disminuyeron sostenidamente de 14,4 cm a 11,5 cm entre 2007 y 2020 (Hernández-Santoro 2021), y el peso promedio de ejemplares adultos fluctuó con tendencia al descenso de 23,5 g en 2011 a 11,7 g en 2020 (Claramunt 2021). Los antecedentes señalan que las capturas del recurso son sostenidas por la fracción más joven de la población, con edades de menos de un año (Cerna & Plaza 2016), y especímenes que abarcaron mayormente longitudes menores a 14,0 cm; a partir del 2015, se observó un incremento en la proporción de ejemplares con tamaños bajo 11,5 cm (Hernández-Santoro 2021). Las poblaciones de peces explotadas pueden mostrar cambios en respuesta a la variabilidad ambiental y/o inducidos por la presión pesquera, con implicancias que se pueden dar en los rasgos de historia de vida y en la estructura del stock (Domínguez-Petit *et al.* 2008, Rijnsdorp *et al.* 2010). Los cambios en la demografía de la anchoveta, con menor proporción de desovadores más grandes, hace plausibles efectos en los atributos reproductivos, debido a la tamaño dependencia, como puede ser en el comportamiento de desove y la estacionalidad reproductiva. El rasgo de la madurez sexual podría mostrar plasticidad compensatoria de denso-dependencia por variación en el tamaño del stock. La dinámica reproductiva influenciada por los cambios demográficos afectaría directamente en el potencial reproductivo de la población. En este contexto, el objetivo de este trabajo fue analizar el comportamiento reproductivo principal y el rasgo de vida de madurez sexual a la talla de anchoveta de la zona norte, considerando el periodo de años entre 2007 y 2020, como antecedentes biológicos realistas para la evaluación y la sustentabilidad del stock.

MATERIALES Y MÉTODOS

DATOS BIOLÓGICOS Y ÁREA DE ESTUDIO

La base biológica analizada consistió de información recopilada de muestreos rutinarios de la pesquería comercial de anchoveta que opera en el norte de Chile (18°21'S y 24°00'S), complementada con datos de cruceros de investigación en periodos de veda del recurso, a partir de programas de investigación ejecutados por el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP). Los datos disponibles abarcaron el periodo 2007-2020, contabilizando 190.921 hembras, de las cuales, 79.707 ovarios se procesaron histológicamente. De un diseño de muestreo aleatorio simple de las capturas, en los sitios de desembarque y a bordo de las embarcaciones, se obtienen semanalmente datos morfométricos de los especímenes. A cada ejemplar se le registró el peso total

(± 0,1 g), el peso eviscerado (± 0,1 g) y la longitud total (± 0,5 cm), extrayendo también sus otolitos. La lectura de otolitos consideró a ejemplares recolectados en el año 2020, debido a que se procuró contar con información conjunta de madurez ovárica a la talla y edad del espécimen. Los ovarios removidos se pesaron (± 0,01 g) y se fijaron en formalina al 10% tamponada. En el laboratorio, las muestras ováricas se procesaron histológicamente mediante la infiltración en paraplast y mediante el método de congelación con criostato, para obtener cortes de 5 y 6 µm de espesor, los cuales, fueron teñidos con hematoxilina y contrastados con eosina (López *et al.* 1982, Perea & Buitrón 2004). La madurez se clasificó de acuerdo a la escala microscópica de 9 fases para un desovador parcial: I, virginal; II, inmaduro (reincidente); III, parcialmente vitelado; IV, vitelado; V, en maduración; VI, hidratado; VII, en desove; VIII, postdesovante de tanda y IX, desovado (Sepúlveda *et al.* 1999). Para analizar la actividad de desove se identificó la incidencia de folículos postovulatorios (FPO), los que se clasificaron por estadios según los criterios desarrollado por Alday *et al.* (2008) y aplicados para la anchoveta de la zona norte de Chile (Claramunt *et al.* 2019).

ANÁLISIS DE DATOS

EFFECTO TALLA EN PERIODOS REPRODUCTIVO

Se calculó el índice gonadosomático (IGS) para describir la actividad ovárica, como el porcentaje del peso del ovario respecto al peso eviscerado (Brosset *et al.* 2016). Para analizar el ciclo reproductivo estacional se utilizó la técnica de Modelos Aditivos Generalizados (MAG) que proveen un método flexible para modelar efectos de covariables no lineales. Se modeló el comportamiento del IGS en función del mes utilizando una distribución Gamma con enlace "log". Se utilizó el paquete "mgcv" (Wood 2017) del programa R, porque implementa una selección automática de los parámetros suavizados asociados a cada término suavizado sobre la base de validación cruzada generalizada (GCV), siguiendo el procedimiento de Cubillos & Claramunt (2009). Para estudiar efectos demográficos en el periodo de actividad reproductiva, como en el inicio, se consideró la estratificación del IGS según los grupos de tamaños: (A) ≤ 11,5 cm; (B) entre 12,0 y 13,5 cm; (C) entre 14,0 y 15,5 cm; (D) ≥ 16,0 cm. Los intervalos de talla quedaron definidos según ejemplares considerados juveniles (< 12,0 cm) y maduros sexualmente (> 11,5 cm) (Hernández-Santoro *et al.* 2019).

FLUCTUACIÓN DEL PERÍODO REPRODUCTIVO

Se estimaron indicadores objetivos del ciclo reproductivo anual para un análisis comparativo entre los años, mediante el ajuste de un modelo sigmoide asimétrico al IGS acumulado mensual por mes para cada año, de acuerdo a Claramunt *et al.* (2014). El procedimiento consiste en ajustar el IGS acumulado mensual basándose en un año biológico, comenzando en el mes de menor actividad reproductiva que se definió como abril. Los estimados objetivos del inicio, máximo y término del periodo reproductivo quedan definidos por fracciones de la asíntota (parámetro a), a 25%, 50% y 75%, respectivamente.

MADUREZ SEXUAL

En la estimación de la madurez sexual es clave discernir con precisión ejemplares virginales de aquellos maduros sexualmente que finalizaron el evento reproductivo y se encuentran en reposo (fase II en regeneración). Sin embargo, las similitudes en la estructura gonadal que pueden presentar ambos estados hacen dificultoso su diferenciación, incluso mediante el análisis histológico. Por tal motivo, para estimar la proporción de individuos maduros y ajustar la ojiva de madurez, se ha sugerido la selección de datos de ejemplares recolectados durante el periodo de mayor actividad de desove, evitando la ocurrencia de maduros inactivos (reposo) y reducir la imprecisión en el cálculo del parámetro de la madurez (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011a). Este periodo quedó definido con base a la tendencia mensual de los valores de IGS y del Indicador de la Actividad de Desove (IAD) (Hernández-Santoro *et al.* 2013), el cual es una medida de la componente de la fracción adulta en actividad de desove inminente y reciente, según:

$$IAD = \frac{n_{h0}}{n_m} + \frac{n_{h-1}}{n_m} = \frac{n_{h0} + n_{h-1}}{n_m} \times 100$$

Donde, n_{h0} es el número de hembras de día 0 que desovarán (fase VI, hidratadas) y/o desovaron la noche de la captura (fases VII y VIII), con folículos postovulatorios (FPO) de estadio I, n_{h-1} es el número de hembras de día -1 que desovaron la noche anterior de la captura (fase VIII), con FPO entre II y IV, n_m es el número total de hembras sexualmente maduras (fases II al IX).

Los especímenes con estadios ovocitarios en algunos de los estados de crecimiento secundario, categorizado en la incidencia de ovocitos, ya sea en estadio de alvéolos corticales, en vitelogénesis o en maduración (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011a), se clasificaron como maduros para la estimación de la ojiva de madurez, cuyo criterio inicial de la maduración es la presencia de ovocitos en estadio de alvéolos corticales (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011b), correspondiendo a las hembras clasificadas a partir de la fase III.

Los datos del número de hembras maduras en relación al total de las hembras para cada intervalo de longitud se ajustaron mediante un modelo lineal generalizado (MLG) utilizando la familia binomial y la función de enlace logit, de la forma:

$$\log\left(\frac{P}{1-P}\right) = \beta_0 + \beta_1 * X(L)$$

Donde, P es la proporción de maduro a cada X , que corresponde al intervalo de longitud (L), $\hat{\beta}_0$ y $\hat{\beta}_1$ son estimaciones del intercepto y la pendiente, respectivamente.

El valor de la longitud (L_{50}) de madurez queda definido de la razón de los parámetros estimados, como:

$$L_{50} = -\frac{\hat{\beta}_0}{\hat{\beta}_1}$$

En el ajuste del modelo, para estimar la madurez a la talla sin efectos entre periodos, combinando los datos de todos los años, se utilizó el paquete “sizeMat” (Torrejón-Magallanes *et al.* 2017) del programa R (R Core Team 2020).

Para evaluar los cambios en la madurez a la talla (L_{50}) en la serie de años, se consideraron tres periodos: (a) 2007-2013; (b) 2014-2018; (c) 2019-2020. En estas series de años se visualizan los cambios en la estructura de tamaños y la disminución del peso promedio de los ejemplares en las capturas.

Para los cambios de la L_{50} se asume que ocurren efectos aleatorios entre periodos, como la expresión poblacional en que la talla de madurez es un proceso poblacional con parámetros fijos, y que las variaciones entre periodos se deben a efectos aleatorios. Para este análisis se siguió la rutina descrita en Bustos & Cubillos (2016) y Torrejón-Magallanes *et al.* (2017) aplicando un modelo lineal generalizado de efectos mixtos (MLGM) mediante el paquete “lme4” de Bates *et al.* (2015) del programa R. Se evaluaron los siguientes modelos, considerando el periodo como un factor aleatorio, donde la proporción de ejemplares maduros se modelaron con:

Modelo 1- pendiente fija e intercepto aleatorio

$$\log\left(\frac{P_{i,j}}{1-P_{i,j}}\right) = \beta_0 + \beta_1 * X(L_{i,j}) + \beta_{0j} + \varepsilon_{i,j}$$

Modelo 2 - intercepto fijo y pendiente aleatoria

$$\log\left(\frac{P_{i,j}}{1-P_{i,j}}\right) = \beta_0 + (\beta_1 + \beta_{1j}) * X(L_{i,j}) + \varepsilon_{i,j}$$

Modelo 3 - intercepto y pendiente aleatoria

$$\log\left(\frac{P_{i,j}}{1-P_{i,j}}\right) = \beta_0 + (\beta_1 + \beta_{1j}) * X(L_{i,j}) + \beta_{0j} + \varepsilon_{i,j}$$

Donde, $P_{i,j}$ es la proporción de especímenes maduros de la longitud i respecto al periodo j , β_0 y β_1 son el intercepto y la pendiente fija, respectivamente, $\beta_{0j} \sim N(0, \sigma^2)$ es el intercepto aleatorio asociado al periodo j , $\beta_{1j} \sim N(0, \sigma^2)$ es la pendiente aleatoria asociada a cada periodo j , $L_{i,j}$ es la longitud del ejemplar i en el periodo j , y $\varepsilon_{i,j} \sim N(0, \sigma^2)$ representa el error aleatorio con distribución normal. La selección del mejor modelo consideró el Criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike 1987).

MADUREZ SEXUAL A LA EDAD Y A LA TALLA

La ojiva de madurez a la edad se estimó con datos de otolitos extraídos en los meses de mayor actividad de desove del 2020 (septiembre-octubre). En este análisis se consideró el año más reciente, debido a que se procuró metodológicamente contar de manera conjunta con la lectura de otolitos y la histología ovárica de los especímenes. La determinación de la edad fue en días, a partir de la lectura de micro-incrementos primarios en el otolito sagita, según el método SGEM descrito por Plaza *et al.* (2005). La edad diaria fue determinada contando el número de incrementos desde el primer anillo concéntrico que rodea el primordio central, que se forma tres días después de la eclosión (Castro & Hernández 2000), hasta la periferia del otolito (Cerna *et al.* 2022), para lo cual, se seleccionaron ejemplares con longitudes entre 7,0 y 11,0 cm, a los que previamente se les estimó su madurez de forma histológica, incorporando esta fracción de tamaños individuos tanto maduros como inmaduros sexualmente. En el ajuste de la ojiva de madurez a la talla/edad con datos del 2020 se aplicó la primera ecuación con el paquete “sizeMat”, correspondiendo al primer registro disponible con estimación de la edad a nivel diario en ejemplares de anchoveta en la zona norte.

RESULTADOS

EFFECTO TALLA EN EL PERIODO REPRODUCTIVO

El comportamiento del IGS de la anchoveta en la zona norte describe un patrón reproductivo estacional entre invierno y verano, con valores máximos en el bimestre agosto-septiembre (Cubillos & Claramunt 2009, Hernández-Santoro *et al.* 2013). En el análisis estratificado por grupos de tamaños, los ajustes del MAG al IGS en función del mes indicaron significancia de la variable ($P < 0,05$), con devianza explicada moderada entre 22% y 38% (Tabla 1). Los resultados muestran que hembras más grandes inician antes la actividad gonadal, presentando un periodo reproductivo de mayor amplitud y duración que hembras de menor tamaño (Fig. 1). La ocurrencia de valores más altos de IGS mostró la mayor actividad en los meses de agosto y septiembre en las hembras de los grupos

C y D (mayores e iguales a 14,0 cm), mientras que, en los estratos más pequeños A y B (menores e iguales a 13,5 cm), el máximo estacional se observó acotado a fines de invierno en septiembre.

FLUCTUACIÓN DEL PERIODO REPRODUCTIVO

Los indicadores del inicio del periodo reproductivo y del máximo estacional (pico) tienden a desfasarse temporalmente, sin embargo, esta tendencia no es significativa ($P > 0,05$) (Fig. 2). La tendencia del IGS promedio de dos series anuales en el periodo de estudio (2007-2014; 2015-2020), muestran un retraso en el inicio del periodo reproductivo (aproximadamente un mes), y un desfase del pico estacional a fines de invierno en la segunda serie, coincidente con la caída en las tallas medias (Fig. 3).

Tabla 1. Resultados del ajuste del modelo aditivo generalizado (GAM) al comportamiento de los valores del índice gonadosomático (IGS) en función del mes y grupo de tamaños de las hembras de anchoveta. Intercepto y error estándar en paréntesis / Results of the generalized additive model (GAM) adjustment to the behavior of gonadosomatic index (GSI) values as a function of month and size group of female anchovy. Intercept and standard error in parentheses

	Grupo A ($\leq 11,5$ cm)	Grupo B (12,0-13,5 cm)	Grupo C (14,0-15,5 cm)	Grupo D ($\geq 16,0$ cm)
Intercepto	1,432*(0,005)	1,489*(0,002)	1,589*(0,002)	1,659*(0,003)
S(mes)	8,881*	8,958*	8,848*	8,87*
Devianza explicada (%)	38,0	34,7	24,2	21,6
R ² (ajustado)	0,33	0,34	0,27	0,23
GCV	0,279	0,257	0,223	0,160
n	13.119	79.673	79.721	18.408

S(mes): suavizador; *valor de significancia $P < 0,05$

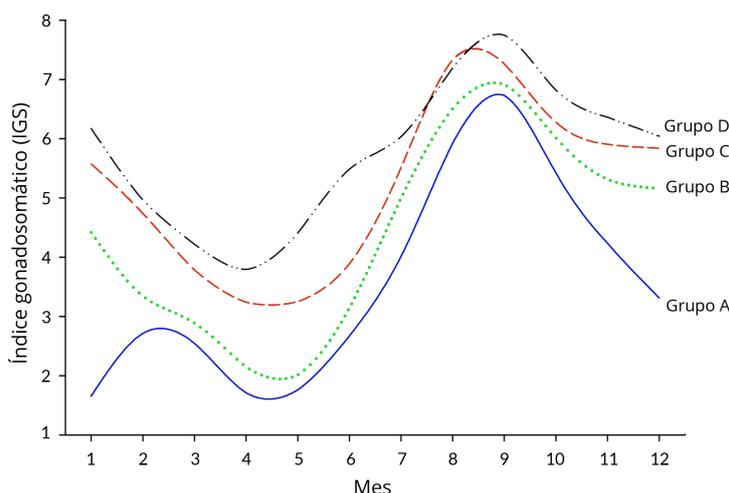


Figura 1. Índice gonadosomático (IGS) en función del mes y por grupos de tamaños de las hembras obtenido de la modelación con modelo aditivo generalizado (GAM). Grupo A: $\leq 11,5$ cm; Grupo B: 12,0-13,5 cm; Grupo C: 14,0-15,5 cm; Grupo D: $\geq 16,0$ cm / Gonadosomatic index (GSI) as a function of month and by female size groups obtained from modeling with generalized additive model (GAM). Group A: ≤ 11.5 cm; Group B: 12.0-13.5 cm; Group C: 14.0-15.5 cm; Group D: ≥ 16.0 cm

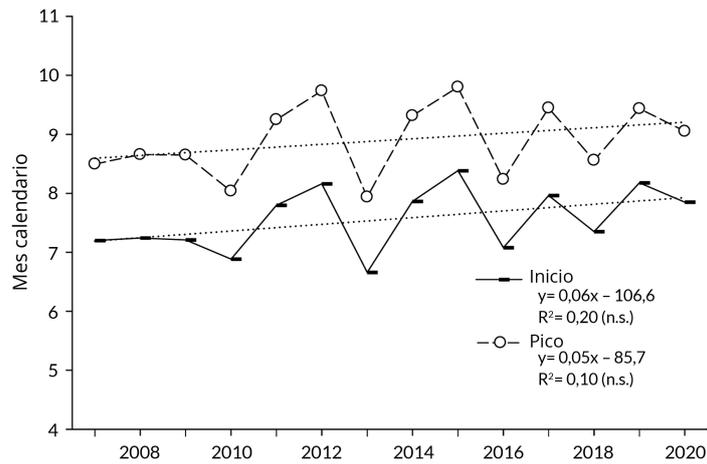


Figura 2. Estimados del inicio y pico del periodo de máximo reproductivo estacional mediante el ajuste del modelo sigmoide asimétrico al IGS acumulado mensual por mes para cada año entre 2007 y 2020. Se muestran resultados de la regresión lineal (líneas punteadas) para cada variable del periodo. (n. s.)= pendiente no significativa ($P > 0,05$) / Estimates of the onset and peak of the seasonal reproductive maximum period by fitting the asymmetric sigmoid model to the monthly cumulative GSI by month for each year between 2007 and 2020. Linear regression results (dashed lines) are shown for each period variable. (n.s.)= slope non-significant ($P > 0.05$)

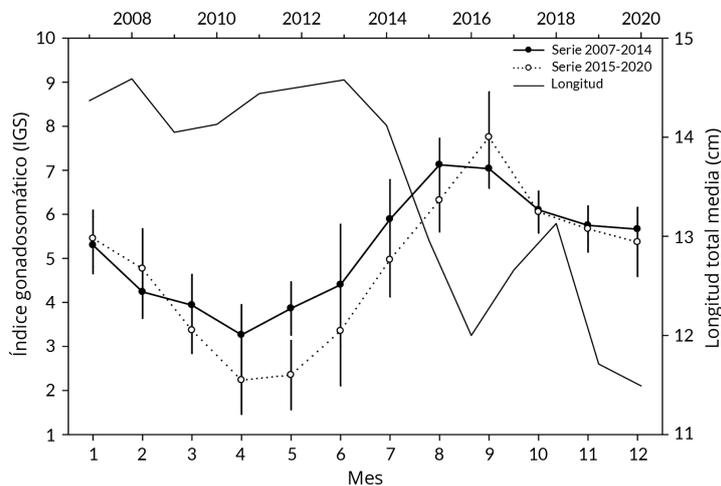


Figura 3. Variabilidad del promedio mensual del índice gonadosomático (IGS) para dos series anuales en el periodo 2007-2020 (barra vertical es la desviación estándar). La línea negra es la tendencia de la longitud total promedio en el periodo de estudio / Variability of the monthly average of the gonadosomatic index (GSI) for two annual series in the period 2007-2020 (vertical bar is standard deviation). The black line is the trend of the average total length in the study period

MADUREZ SEXUAL

En el periodo de estudio, a partir del 2015 se observaron cambios evidentes en la frecuencia de hembras menores a 12,0 cm participantes de la actividad reproductiva (Fig. 4), mostrando la maduración a un menor tamaño de los ejemplares. En el análisis de la madurez a la talla se consideraron los meses entre agosto y octubre, como periodo de alta actividad reproductiva, de acuerdo a la ocurrencia de valores más altos del indicador macroscópico IGS y del

indicador microscópico IAD en los tres periodos de años (2007-2013; 2014-2018; 2019-2020) (Fig. 5). Se contó con 31.968 hembras en total, que comprendieron longitudes entre 5,5 y 18,0 cm, con registro de hembra madura más pequeña que disminuyó de 11,0 cm a 7,5 cm entre periodos (Tabla 2).

El ajuste considerando todos los años mediante MLG señaló el parámetro de madurez (L_{50}) en 8,4 cm (8,3-8,5 cm) de longitud total (Tabla 3).

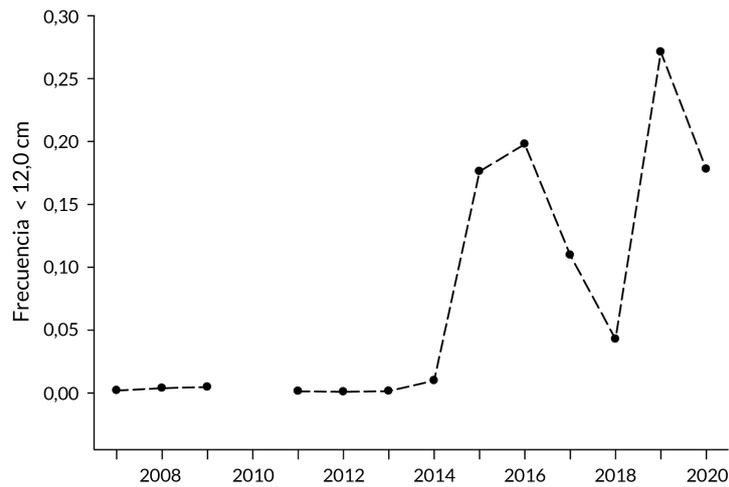


Figura 4. Frecuencia anual de hembras menores a 12,0 cm con actividad gonadal en el periodo reproductivo principal, entre 2007 y 2020 / Annual frequency of females smaller than 12.0 cm with gonadal activity in the main reproductive period, between 2007 and 2020

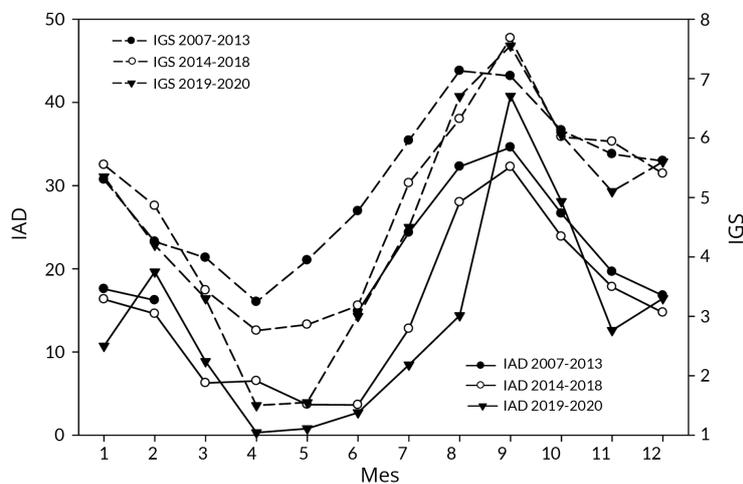


Figura 5. Variabilidad del promedio mensual del índice gonadosomático (IGS) y del Índice de Actividad de Desove (IAD) para tres series anuales del periodo de estudio / Variability of the monthly average gonadosomatic index (GSI) and spawning activity index (ADI) for three annual series of the study period

Tabla 2. Número y amplitud de tamaños de hembras para el ajuste de madurez a la talla en tres periodos anuales, recolectadas en el periodo de máximo desove / Number and size range of females for maturity-to-length adjustment in three annual periods, collected at the period of maximum spawning

	Periodo 2007-2013	Periodo 2014-2018	Periodo 2019-2020
Máximo desove	agosto-octubre	agosto-octubre	agosto-octubre
Rango longitud (cm)	7,5-18,0	6,5-17,0	5,5-17,0
Tamaño mínimo maduro (cm)	11,0	9,5	7,5
Nº ojiva madurez	10.228	14.968	6.772

Tabla 3. Resultados del ajuste y parámetro de madurez a la talla (L_{50}) del modelo lineal generalizado para el periodo 2007-2020 / Results of the adjustment and maturity-at-size parameter (L_{50}) of the generalized linear model for the period 2007-2020

Coefficientes	Estimación	Error estándar	Valor Z	Pr(> z)
β_0	-11,92081	0,45004	-26,49	< 0,05***
β_1	1,42197	0,04362	32,60	< 0,05***
N ojiva madurez	31.968			
L_{50} (cm)	8,4			

***valor de significancia $P < 0,001$

En el ajuste del MLGM para evaluar los cambios de la L_{50} entre periodos, el modelo 3 con intercepto y pendiente aleatorio mostró un mejor desempeño con AIC = 1224,5, en relación al modelo 1 (AIC= 1311,7) y modelo 2 (AIC= 1354,0). El ajuste del modelo 3 mediante sus efectos fijos estimó la madurez a la talla en 10,4 cm de longitud total (9,7-10,9 cm), mientras que, con cambios aleatorios entre periodos, los estimados variaron con tendencia al descenso entre 11,4 y 8,0 cm (Tabla 4). La varianza del efecto aleatorio asociada al intercepto ($\sigma_{\beta_{0j}}^2$) fue de 1042,3 y a la pendiente ($\sigma_{\beta_{1j}}^2$) de 6,7.

Los valores de la L_{50} mostraron tendencia positiva con la disminución de la longitud y el peso medio de los especímenes entre los periodos (Fig. 6), que dan cuenta de los cambios en la estructura demográfica.

MADUREZ SEXUAL A LA EDAD Y A LA TALLA

La madurez a la edad y a la talla se estimó con datos de anchoveta recolectada en los meses de mayor actividad reproductiva (septiembre-octubre) del año 2020. Los ejemplares analizados comprendieron edades entre 97 y 180 días, y longitudes entre 7,0 y 11,0 cm. La hembra madura más pequeña se observó con edad de 133 días y con longitud

Tabla 4. Resultados del ajuste y parámetros de madurez a la talla (L_{50}) del modelo 3 con intercepto y pendiente aleatorio mediante modelo lineal generalizado de efecto mixto, entre periodos / Results of the adjustment and maturity-at-length (L_{50}) parameters of model 3 with random intercept and slope using a generalized linear mixed-effect model, between periods

Coefficientes	Estimación	Error estándar	Valor Z	Pr(> z)	L_{50} (cm)
β_0 Efecto fijo	-41,0600	6,7844	-6,052	< 0,05	10,4
β_1 Efecto fijo	3,9340	0,5535	7,108	< 0,05	
Efecto aleatorio	β_0 aleatorio	β_1 aleatorio			L_{50} (cm)
	2007-2013	-83,688	7,337		11,4
	2014-2018	-19,714	2,089		9,4
	2019-2020	-17,304	2,155		8,0

de 9,0 cm, que mostraron gónadas en fase vitelada (IV) y en maduración (V), respectivamente. El ajuste del modelo MLG a la edad mostró que sobre 200 días (6,7 meses) la totalidad de las hembras están maduras, mientras que, el ajuste a la longitud mostró un rápido proceso de maduración entre 9,0 y 10,5 cm, con incremento de 18% a 99% (Tabla 5, Fig. 7). La madurez a la edad (E_{50}) se estimó en 143 días (136,6-149,6 días), equivalente a 4,8 meses. En cuanto a la madurez a la talla (L_{50}) el estimado fue en 9,4 cm (9,2-9,6 cm).

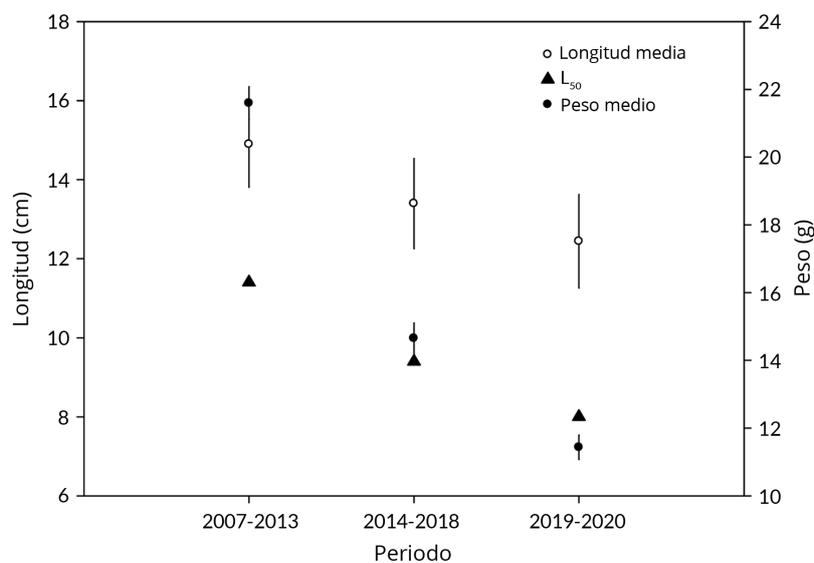


Figura 6. Estimados de la L_{50} con modelo 3 de intercepto y pendiente aleatorio, y tendencia de la longitud y peso medio de la anchoveta, entre periodos (barra vertical la desviación estándar) / L_{50} estimates with random intercept and slope model 3, and trend of anchovy length and average weight, between periods (vertical bar standard deviation)

Tabla 5. Resultados del ajuste y parámetro de madurez a la edad (E_{50}) y la talla (L_{50}) del modelo lineal generalizado para el 2020
/ Results of the adjustment and maturity parameter at age (E_{50}) and length (L_{50}) of the generalized linear model for 2020

Coefficientes	Estimación	Error estándar	Valor Z	Pr(> z)
β_0 Edad	-12,289	3,018	-4,073	< 0,05***
β_1 Edad	0,086	0,020	4,213	< 0,05***
N ojiva madurez	69			
E_{50} (días)	142,9			
Edad mínima maduro (días)	133			
β_0 Longitud	-38,114	10,613	-3,591	< 0,05***
β_1 Longitud	4,055	1,113	3,642	< 0,05***
L_{50} (cm)	9,4			
Tamaño mínimo maduro (cm)	9,0			

***valor de significancia $P < 0,001$

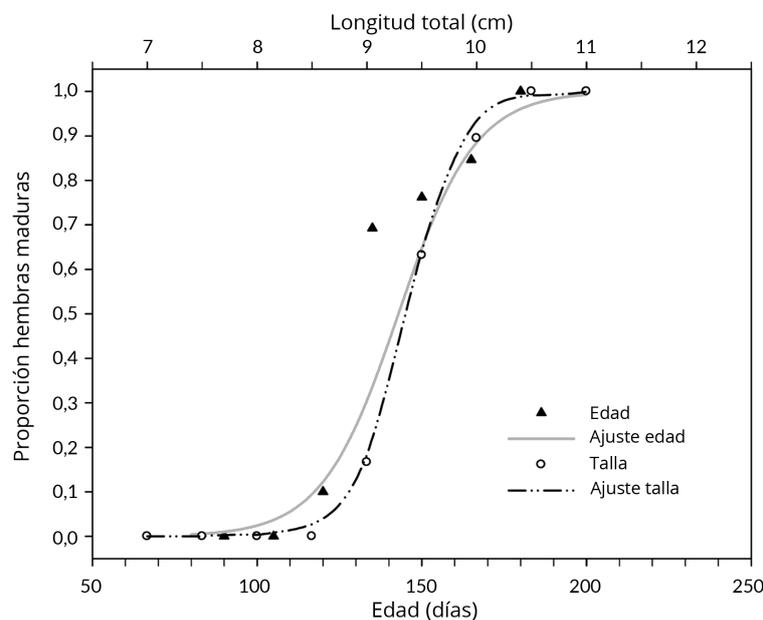


Figura 7. Proporción de hembras maduras a la longitud (círculo) y a la edad en días (triángulo). Ajuste y estimación de la L_{50} y E_{50} para anchoveta en el 2020 / Proportion of mature females at length (circle) and age in days (triangle). Adjustment and estimation of L_{50} and E_{50} for anchovy in 2020

DISCUSIÓN

Este estudio documentó variaciones en el periodo de la máxima actividad reproductiva y en el rasgo de la madurez al tamaño en la anchoveta del norte de Chile. Con base en la microestructura del otolito se reporta el primer registro conjunto de madurez a la talla y edad a nivel diario para anchoveta de la zona norte. El análisis estructurado por tamaños de las hembras mostró un efecto sobre el periodo reproductivo. El incremento de la actividad ovárica en los ejemplares de mayor tamaño, con periodos reproductivos de mayor duración y amplitud, sería un *proxi* del mayor estado energético e inversión a la reproducción de los parentales más grandes (Kjesbu *et al.* 1991, Cubillos & Claramunt 2009, Morgan *et al.* 2013). Se ha descrito que cambios en

la estructura demográfica tiene el potencial para determinar fluctuaciones en la estacionalidad reproductiva, pudiendo afectar el potencial reproductivo (Trippel *et al.* 1997, Wright & Trippel 2009, Cooper *et al.* 2013, Wright 2013, Marshall *et al.* 2022). En la serie de años analizados (2007-2020), la estacionalidad reproductiva de las hembras mostró la tendencia a retrasarse en su inicio (julio) y a desfasarse el máximo estacional a fines de invierno (septiembre). Frecuentemente, el efecto del tamaño en peces señala que hembras más pequeñas inician más tarde el periodo reproductivo que ejemplares más grandes (Trippel *et al.* 1997, Wieland *et al.* 2000), posiblemente como consecuencia de mecanismos compensatorios (balance energético) hacia el esfuerzo reproductivo (Saborido-Rey & Macchi 2021).

En la última década, la disminución sostenida de las tallas medias en las capturas, con escasos de ejemplares sobre 14,0 cm, es plausible que explique el acortamiento del periodo reproductivo, debido al inicio más tardío (Trippel *et al.* 1997). Este efecto de tamaño dependencia en la dinámica reproductiva estacional ha sido descrito para la anchoveta, y otros pelágicos pequeños (*Sardinops sagax*, *Strangomera bentincki*), en hábitat de surgencia del norte y centro sur de Chile (Claramunt *et al.* 2007, 2014; Cubillos & Claramunt 2009). Los recientes antecedentes sobre crecimiento de la anchoveta (Cerna & Plaza 2016) indicarían que los sucesos reproductivos de la población estarían mayormente ligados al comportamiento de desovadores reclutas (que no han desovado previamente) de menos de un año de edad, con el consecuente efecto en los atributos reproductivos, particularmente en la duración del proceso reproductivo (Lambert 1987, Cubillos & Claramunt 2009), provocando un menor número e intensidad de los desoves (Claramunt *et al.* 2007, 2014; Lowerre-Barbieri *et al.* 2011a, Marshall *et al.* 2022). La aplicación del método propuesto por Claramunt *et al.* (2014) proporcionó un análisis objetivo de la variabilidad interanual del pico de desove en la estacionalidad reproductiva, mostrando la tendencia a sincronizarse a fines de invierno, en septiembre. Esto difiere con el máximo estacional descrito para la anchoveta en la zona norte entre mediados y finales de invierno austral (agosto a septiembre) (Hernández-Santoro *et al.* 2013), lo que probablemente podría tener relación con la condición de desovadores reclutas que se incorporan a la componente reproductiva (Herrera *et al.* 1994), ya que está ampliamente documentado que la alteración en la estructura demográfica puede afectar el comportamiento reproductivo en peces (*e.g.*, Parrish *et al.* 1986, Lambert 1987, Claramunt *et al.* 2007, Wright & Trippel 2009). El efecto de acortamiento de la estación desove puede también conducir a un cambio en la fecha en que se alcanza el pico de desove (Scott *et al.* 2006, Cubillos *et al.* 2014). En la anchoveta del ecosistema de surgencia del área centro sur de Chile, Cubillos & Claramunt (2009) determinaron el desfase en los picos reproductivos con la talla de las hembras. En este estudio, es probable que los cambios observados en el patrón del máximo reproductivo estacional sean consecuencia de una estructura del stock desovante centrado principalmente en ejemplares reclutas (Cubillos & Claramunt 2009, Hernández-Santoro *et al.* 2019). Por otro lado, se ha descrito que los periodos de desove están sincronizados con los ciclos de producción biológica, como estrategia reproductiva de los peces para optimizar la disponibilidad de alimento, de modo de maximizar la probabilidad de sobrevivencia de las larvas y juveniles (Cury & Roy 1989, Cushing 1990, Trippel *et al.* 1997). En la costa de Chile, el hábitat de la anchoveta se caracteriza por procesos de surgencia que favorecen la productividad del

ecosistema, eventos que varían latitudinalmente en frecuencia e intensidad. En la zona centro sur, los eventos de surgencia son fuertes y estacionales, principalmente durante primavera-verano, mientras que, en la zona norte, la surgencia es débil, pero permanente durante todo el año, con mayor intensidad en primavera-verano y menor en otoño-invierno (Barbieri *et al.* 1995, Santander *et al.* 2003). Así, en el ecosistema pelágico del norte de Chile, la ocurrencia del máximo reproductivo de anchoveta en la segunda mitad del año estaría sincronizado con procesos de surgencia de mayor intensidad, que favorecerían el enriquecimiento y la disponibilidad de alimento en la banda costera (Blanco *et al.* 2001, Herrera & Escribano 2006, Hernández-Santoro *et al.* 2013), condición requerida para la sobrevivencia y crecimiento de la descendencia. La alteración del patrón estacional observado en este estudio, con el acortamiento del periodo reproductivo (reducción del desove temprano), la disminución de la intensidad del desove en agosto, y el potencial de desove desplazado a fines de invierno, como se observó en el periodo 2015-2020, podría tener consecuencias en el potencial reproductivo y en la descendencia de la población.

En el periodo de estudio, desde 2015, conjuntamente con la disminución sostenida de las tallas medias en el área de la pesquería (Canales *et al.* 2018), se observó un incremento notorio en la frecuencia de hembras con longitudes menores a 12 cm con actividad reproductiva, lo que se corrobora con los análisis de madurez a la talla en este trabajo.

Las posibles explicaciones a esta maduración más temprana en anchoveta son variadas, siendo la variabilidad climática que puede ocurrir en diferentes escalas temporales (Thiel *et al.* 2007, Montecino & Lange 2009) una potencial moduladora de respuestas biológicas en esta especie (Parada *et al.* 2013, Contreras-Reyes *et al.* 2016). La temperatura como factor exógeno puede influenciar directamente en los parámetros de vida de crecimiento temprano y maduración sexual en peces (*e.g.*, Castillo-Jordan *et al.* 2010, Tobin & Wright 2011, Cerna *et al.* 2022). El incremento del régimen de temperatura, podría afectar las tasas de crecimiento y de desarrollo gonadal, provocando la maduración a un menor tamaño y edad del ejemplar, como fue descrito por Yoneda *et al.* (2015) en la anchoveta japonesa, *Engraulis japonicus*. Las anomalías térmicas positivas causadas por el evento ENSO 2015-2016 (Hernández-Santoro *et al.* 2019) podría ser una explicación de la maduración sexual temprana de anchoveta en el norte de Chile, concordando con Torrejón-Magallanes *et al.* (2017), quienes señalan en otro pelágico (*Scomber japonicus peruanus*) la disminución de la talla de maduración con el aumento de la temperatura en periodos de eventos El Niño.

El estimado de madurez a la talla de *E. ringens* considerando todos los datos del periodo 2007-2020, mediante modelo lineal generalizado (MLG), mostró un valor inferior a los reportes previos en esta especie en la costa de Chile, de 11,1 cm en la zona norte por Díaz (2015); de 12,5 cm en la zona centro-norte por Canales & Leal (2009) y de 11,5 cm en la zona centro-sur por Cubillos *et al.* (1999). Los estimados del parámetro L_{50} para tres periodos de la serie de estudio (2007-2020), mediante modelo lineal generalizado de efectos mixtos (MLGM), mostraron variabilidad aleatoria significativa con tendencia al descenso, que se condice con los cambios en la longitud y peso medio de los ejemplares entre los periodos. La utilización del enfoque con MLGM para los cambios de la L_{50} indicaría que la variabilidad del parámetro a la talla se debe básicamente a efectos aleatorios entre los periodos (Bustos & Cubillos 2016, Torrejón-Magallanes *et al.* 2017). Estos efectos aleatorios pueden estar relacionados con variables metodológicas, ambientales, parámetros poblacionales y de presión pesquera (*e.g.*, Trippel 1995, Engelhard & Heino 2004, Domínguez-Petit *et al.* 2008). Cambios en el tamaño del stock y estructura de la población pueden documentar respuestas compensatorias en la madurez sexual (Trippel 1995). Mecanismos de densidad-dependencia pueden favorecer el rápido crecimiento y la temprana maduración por la disminución de la competencia intraespecífica (*e.g.*, Cardinale & Modin 1999, Rose *et al.* 2001, Torrejón-Magallanes *et al.* 2017). La mortalidad por pesca puede impactar truncando la demografía de la población e inducir rápidos cambios evolutivos en el parámetro de madurez por selección de genotipos (*e.g.*, Olsen *et al.* 2004, Bustos & Cubillos 2016). Condiciones del hábitat, disponibilidad de alimento adecuado y anomalías oceanográficas pueden determinar diferencias espacio-temporales en la maduración a la talla y edad entre las cohortes (*e.g.*, Policansky 1983, Domínguez-Petit *et al.* 2008). La condición de stress energético podría afectar en pequeños y jóvenes peces la capacidad para sostener la maduración gonadal (Cardinale & Modin 1999).

El estimado conjunto de la madurez a la edad y a la talla para los datos del año 2020 mostró que el parámetro E_{50} se alcanzó en 143 días (4,8 meses), equivalente al L_{50} de 9,4 cm. Estos resultados evidenciaron que los madurantes primerizos del principal evento reproductivo de invierno provendrían de las cohortes del periodo estival anterior. Este primer registro de la edad de madurez a nivel diario, discrepa de lo reportado para esta especie de alcanzar la madurez próximo al primer año de vida (Cubillos *et al.* 1999, Canales & Leal 2009). Los antecedentes actualizados con micro-incrementos diarios en otolitos, revelaron en la anchoveta de la zona norte un rápido crecimiento en las primeras etapas de vida, con una estrategia de maximizar su crecimiento en el primer año de vida (Cerna & Plaza 2016), lo cual se podría traspasar a la reducción de la talla de maduración. Cuando la tasa de reproducción es función del tamaño del cuerpo, es ventajoso alcanzar el tamaño máximo tan pronto como sea posible y antes de la maduración (Saborido-Rey & Macchi 2021). Los resultados

de este estudio revelan la interacción de la estructura poblacional y el potencial reproductivo de anchoveta de la zona norte de Chile. Factores ambientales, presión pesquera, alteraciones en el crecimiento y otros factores que afecten la demografía, traen aparejado el cambio en el comportamiento reproductivo y en la madurez sexual. Condiciones de estrés pueden afectar la condición corporal y la tasa de crecimiento de poblaciones de pequeños peces pelágicos, derivando en la disminución del tamaño de los especímenes. Un control *bottom-up* se sugiere como explicación de la disminución del tamaño y condición individual de la sardina del Mediterráneo debido a cambios en la producción del plancton, que se vincula a la cantidad y menor tamaño de la presa (Queiros *et al.* 2019, Thorat *et al.* 2021). Plasticidad de rasgos biológicos de la anchoveta frente a la variabilidad de forzantes climáticos se han reportado para el ecosistema pelágico de la zona norte de Chile (Claramunt *et al.* 2014, Contreras-Reyes *et al.* 2016, Canales *et al.* 2018). En condiciones nutricionales desfavorables se ha sugerido que los pequeños pelágicos pueden adoptar mecanismos compensatorios en el balance energético (Canales *et al.* 2018), asignando sesgadamente una alta inversión a la reproducción a costa del crecimiento y supervivencia de los grandes individuos, lo que podría explicar la disminución del tamaño de madurez en periodos de baja condición corporal (Brosset *et al.* 2016).

En la última década, la ocurrencia de cambios demográficos en la anchoveta, con sostenido decrecimiento del tamaño y peso medio, conjuntamente al incremento de la proporción de especímenes pequeños maduros (Claramunt 2021, Hernández-Santoro 2021), hace plausible hipotetizar que la condición ambiental juega un rol fundamental en las fluctuaciones del potencial reproductivo de la especie en el ecosistema de surgencia del norte de Chile. En gestión y evaluación del estado del recurso, variaciones en los rasgos de historia de vida, que derive en una mayor proporción de parentales de menor tamaño en la población, es un indicador biológico a considerar de la capacidad del stock en la producción anual de huevos. En este sentido, el uso de la biomasa desovante del stock puede resultar en un índice inadecuado de la proporcionalidad en el potencial reproductivo, debido al efecto de la demografía parental del stock sobre los parámetros reproductivos (Murawski *et al.* 2001, Rijnsdorp *et al.* 2010).

Acorde al propósito de este trabajo en analizar probables efectos en los aspectos reproductivos, tales como la estacionalidad reproductiva y plasticidad del parámetro de madurez sexual a la talla, de la sostenida reducción de tallas, se concluye que este cambio demográfico ha traído como consecuencia un cambio en el inicio y el pico del período reproductivo, así como una reducción en la talla de madurez sexual. Este estudio, para el año 2020, entrega un ajuste conjunto de madurez a la talla-edad, constituyendo el primer reporte de edad a nivel diario para esta especie.

En peces explotados comercialmente, que responden con plasticidad a la variabilidad ambiental, en este caso la anchoveta, en hábitat de surgencia altamente heterogéneo, la revisión periódica de factores que pudieran afectar en la producción total de huevos (potencial reproductivo), como cambios en los rasgos de historia de vida (crecimiento y maduración) y la estructura del stock, resultan ser relevante para incorporar detalles biológicos realistas en los procedimientos rutinarios de la evaluación del stock.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parte de la Tesis de Magíster en Ciencias Aplicadas mención Biología Pesquera en la Universidad Arturo Prat, Iquique. Se agradece sinceramente a Mackarena Gómez, Investigadora de la Sección de Edad y Crecimiento de IFOP, por el procesamiento, lectura y análisis en la estimación de la edad diaria.

LITERATURA CITADA

- Akaike H.** 1987. Factor analysis and AIC. *Psychometrika* 56(3): 317-332.
- Alday A, A Uriarte, M Santos, I Martín, A Martínez & L Motos.** 2008. Degeneration of postovulatory follicles of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina* 72(3): 565-575.
- Barbieri MA, M Bravo, M Farías, A González, O Pizarro & E Yáñez.** 1995. Fenómenos asociados a la estructura térmica superficial del mar observados a través de imágenes satelitales en la zona norte de Chile. *Revista Investigaciones Marinas* 23: 99-122.
- Barneche DR, DR Robertson, CR White & DJ Marshall.** 2018. Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. *Science* 360(6389): 642-645. <<https://doi.org/10.1126/science.aao6868>>
- Bates D, M Maechler, B Bolker & S Walker.** 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1): 1-48. <<https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>>
- Blanco JL, AC Thomas, ME Carr & PT Strub.** 2001. Seasonal climatology of hydrographic conditions in the upwelling region off northern Chile. *Journal of Geophysical Research, Oceans* 106(C6): 11451-11467. <<https://doi.org/10.1029/2000jc000540>>
- Brosset P, J Lloret, M Muñoz, C Fauvel, E Van Beveren, V Marques, JM Fromentin, F Ménard & C Saraux.** 2016. Body reserves mediate trade-offs between life-history traits: New insights from small pelagic fish reproduction. *Royal Society Open Science* 3(10). <<https://doi.org/10.1098/rsos.160202>>
- Bustos B & LA Cubillos.** 2016. Cambios interanuales en la talla de madurez de sardina común, *Strangomera bentincki*, en la zona centro-sur de Chile (2007-2012). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 51(2): 317-325. <<https://doi.org/10.4067/S0718-19572016000200009>>
- Canales M & E Leal.** 2009. Parámetros de historia de vida de la anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, en la zona centro norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(1): 173-179. <<https://doi.org/10.4067/s0718-19572009000100017>>
- Canales C, NA Adasme, LA Cubillos, MJ Cuevas, N Sánchez & A Kuparinen.** 2018. Long-time spatio-temporal variations in anchovy (*Engraulis ringens*) biological traits off northern Chile: An adaptive response to long-term environmental change? *ICES Journal of Marine Science* 75(6): 1908-1923. <<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy082>>
- Cardinale M & J Modin.** 1999. Changes in size-at-maturity of Baltic cod (*Gadus morhua*) during a period of large variations in stock size and environmental conditions. *Fisheries Research* 41: 285-295. <[https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00021-1](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00021-1)>
- Castillo-Jordán C, LA Cubillos & E Navarro.** 2010. Inter-cohort growth rate changes of common sardine (*Strangomera bentincki*) and their relationship with environmental conditions off central southern Chile. *Fisheries Research* 105(3): 228-236. <<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.05.012>>
- Castro LR & EH Hernández.** 2000. Early life survival of the anchoveta *Engraulis ringens* off Central Chile during the 1995 and 1996 winter spawning seasons. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 1107-1117.
- Cerna F & G Plaza.** 2016. Daily growth patterns of juveniles and adults of the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) in northern Chile. *Marine and Freshwater Research* 67(7): 899-912. <<https://doi.org/10.1071/MF15032>>
- Cerna F, M Gómez, G Moyano, G Plaza & B Morales-Nin.** 2022. Spatial and inter-annual changes in the growth patterns of young-of-year anchovy in a high productive ecosystem. *Fisheries Research* 249, 106236. <<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106236>>
- Charbonneau JA, DM Keith & JA Hutchings.** 2019. Trends in the size and age structure of marine fishes. *ICES Journal of Marine Science* 76(4): 938-945. <<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy180>>
- Chavez FP, J Ryan, SE Lluch-Cota & CM Ñiquen.** 2003. Climate: From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299(5604): 217-221. <<https://doi.org/10.1126/science.1075880>>
- Claramunt G.** 2021. Condiciones bio-oceanográficas y evaluación del stock desovante de anchoveta entre las regiones de Arica y Parinacota y Antofagasta, año 2020. En: Bonicelli J, C Grendi, U Cifuentes, F Osorio, T Berger, A Bustamante, E Díaz, P Moreno & C Azócar (eds). Informe avance. Convenio de desempeño 2020, pp. 1-101. Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), Valparaíso.
- Claramunt G, R Serra, LR Castro & L Cubillos.** 2007. Is the spawning frequency dependent on female size? Empirical evidence in *Sardinops sagax* and *Engraulis ringens* off northern Chile. *Fisheries Research* 85(3): 248-257. <<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.01.009>>
- Claramunt G, LA Cubillos, L Castro, C Hernández & M Arteaga.** 2014. Variation in the spawning periods of *Engraulis ringens* and *Strangomera bentincki* off the coasts of Chile: A quantitative analysis. *Fisheries Research* 160: 96-102. <<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.09.010>>

- Claramunt G, L Cubillos, G Herrera & E Díaz. 2019.** Spawning marker patterns of *Engraulis ringens* of northern Chile. Fisheries Research 219, 105306. <<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.06.004>>
- Contreras-Reyes JE, TM Canales & PM Rojas. 2016.** Influence of climate variability on anchovy reproductive timing off northern Chile. Journal of Marine Systems 164: 67-75. <<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.08.006>>
- Cooper WT, LR Barbieri, MD Murphy & SK Lowerre-Barbieri. 2013.** Assessing stock reproductive potential in species with indeterminate fecundity: Effects of age truncation and size-dependent reproductive timing. Fisheries Research 138: 31-41. <<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.05.016>>
- Cubillos LA & G Claramunt. 2009.** Length-structured analysis of the reproductive season of anchovy and common sardine off central southern Chile. Marine Biology 156(8): 1673-1680. <<https://doi.org/10.1007/s00227-009-1202-5>>
- Cubillos LA, M Canales, D Bucarey, A Rojas & R Alarcón. 1999.** Época reproductiva y talla media de primera madurez sexual de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en el periodo 1993-1997, en la zona centro-sur de Chile. Investigaciones Marinas 27(3/4): 73-85.
- Cubillos LA, G Claramunt & LR Castro. 2014.** Simulation of fishery-induced changes on the reproductive cycle of common sardine, *Strangomera bentincki*, off central southern Chile. Fisheries Research 160: 103-111. <<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.12.003>>
- Cury P & C Roy. 1989.** Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46(4): 670-680.
- Cushing DH. 1990.** Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. Advances in Marine Biology 26: 249-293. Academic Press, New York.
- Díaz E. 2015.** Programa de seguimiento de las pesquerías pelágicas zona norte, 2014. En: Böhmer MG, C Hernández, G Pérez, F Cerna, C Valero, C Machuca, L Muñoz, H Reyes, U Cifuentes, J Letelier, R Aravena, M Troncoso, C Gaspar & Z Young (eds). Informe Final, Convenio de Desempeño 2014, pp. 1-289. Instituto de Fomento Pesquero - IFOP, Valparaíso.
- Domínguez-Petit R, M Korta, F Saborido-Rey, H Murua, M Sainza & C Piñeiro. 2008.** Changes in size at maturity of European hake Atlantic populations in relation with stock structure and environmental regimes. Journal of Marine Systems 71(3/4): 260-278. <<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.04.004>>
- Domínguez-Petit R, C García-Fernández, E Leonarduzzi, G Machii & K Rodrigues. 2021.** Efectos parentales y potencial reproductivo en organismos acuáticos. En: Martín G, M Martínez & S Rivero (eds). Ecología reproductiva y pesquerías en el contexto Iberoamericano, pp. 175-215. Red Iberoamericana de Investigación para el Uso Sostenible de los Recursos Pesqueros, RED INVIPESCA, Vigo.
- Engelhard GH & M Heino. 2004.** Maturity changes in Norwegian spring-spawning herring *Clupea harengus*: Compensatory or evolutionary responses? Marine Ecology Progress Series 272: 245-256. <<https://doi.org/10.3354/meps272245>>
- Fréon P, P Cury, L Shannon & C Roy. 2005.** Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: A review. Bulletin of Marine Science 76(2): 385-426.
- Hernández-Santoro C. 2021.** Pesquería anchoveta y sardina española, zona norte. En: Böhmer MG, E Díaz, G Pérez, R Ojeda, F Cerna, C Mackarena, M Pizarro, T Berguer, A Bustamante & R Aravena (eds). Programa de Seguimiento de las Principales Pesquerías Pelágicas de la zona norte de Chile, entre la Región Arica y Parinacota a la Región de Coquimbo, año 2020. Informe final, Convenio de Desempeño 2020, pp. 1-149. Instituto de Fomento Pesquero- IFOP, Valparaíso.
- Hernández-Santoro C, G Pérez-Mora, E Díaz-Ramos & G Böhm-Stoffel. 2013.** Analysis of macro and microscopic indicators to establish the period of maximum intensity of spawning of anchovy *Engraulis ringens* of northern Chile. Revista de Biología Marina y Oceanografía 48(3): 451-457. <<https://doi.org/10.4067/s0718-19572013000300004>>
- Hernández-Santoro C, MF Landaeta & J Castillo-Pizarro. 2019.** Effect of ENSO on the distribution and concentration of catches and reproductive activity of anchovy *Engraulis ringens* in northern Chile. Fisheries Oceanography 28(3): 241-255. <<https://doi.org/10.1111/fog.12405>>
- Herrera L & R Escribano 2006.** Factors structuring the phytoplankton community in the upwelling site off El Loa River in northern Chile. Journal of Marine Systems 61(1/2): 13-38. <<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.11.010>>
- Herrera G, G Claramunt & P Pizarro. 1994.** Dinámica ovárica de la sardina española (*Sardinops sagax*) del norte de Chile, periodo abril 1992 marzo 1993. Análisis por estrato de talla. Revista de Biología Marina 29(2): 147-166.
- Kjesbu OS, J Klungstrayr, H Kryvi, PR Witthames & M Greer-Walker. 1991.** Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 2333-2343.
- Lambert TC. 1987.** Duration and intensity of spawning in herring *Clupea harengus* as related to the age structure of the mature population. Marine Ecology Progress Series 39(3): 209-220.
- López L, C Leyton & M Graf. 1982.** Técnicas de histología y citología, 141 pp. Departamento de Biología Celular y Genética, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Santiago.
- Lowerre-Barbieri S, N Brown-Peterson, H Murua, J Tomkiewicz, D Wyanski & F Saborido-Rey. 2011a.** Emerging issues and methodological advances in fisheries reproductive biology. Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management and Ecosystem Science 3: 32-51. <<https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555725>>
- Lowerre-Barbieri S, K Ganas, F Saborido-Rey, H Murua & JR Hunter. 2011b.** Reproductive timing in marine fishes: Variability, temporal scales, and methods. Marine and Coastal Fisheries. Dynamics, Management and Ecosystem Science 3: 71-91. <<https://doi.org/10.1080/19425120.2011.556932>>

- Lowerre-Barbieri S, G DeCelles, P Pepin, IA Catalán, B Muhling, B Erisman, SX Cadrin, J Alós, A Ospina-Alvarez, MM Stachura, MD Tringali, SW Burnsed & CB Paris. 2017.** Reproductive resilience: a paradigm shift in understanding spawner-recruit systems in exploited marine fish. *Fish and Fisheries* 18(2): 285-312. <<https://doi.org/10.1111/faf.12180>>
- Marshall DJ, DR Barneche & CR White. 2022.** How does spawning frequency scale with body size in marine fishes? *Fish and Fisheries* 23(2): 316-323. <<https://doi.org/10.1111/faf.12617>>
- Montecino V & CB Lange. 2009.** The Humboldt Current System: Ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies. *Progress in Oceanography* 83: 65-79. <<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.041>>
- Morgan MJ, PJ Wright & RM Rideout. 2013.** Effect of age and temperature on spawning time in two gadoid species. *Fisheries Research* 138: 42-51. <<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.02.019>>
- Murawski SA, PJ Rago & EA Trippel. 2001.** Impacts of demographic variation in spawning characteristics on reference points for fishery management. *ICES Journal of Marine Science* 58: 1002-1014. <<https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1097>>
- Olsen EM, M Heino, GR Lilly, MJ Morgan, J Brattey, B Ernande & U Dieckmann. 2004.** Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature* 428: 932-935. <<https://doi.org/10.1038/nature02430>>
- Parada C, B Yannicelli, S Hormazabal, S Vásquez, J Porobic, B Ernst, C Gatica, M Arteaga, A Montecinos, S Nuñez & A Gretchina. 2013.** Variabilidad ambiental y recursos pesqueros en el Pacífico suroriental: estado de la investigación y desafíos para el manejo pesquero. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41(1): 1-28.
- Parrish RH, D Mallicoate & RAKlingbeil. 1986.** Age dependent fecundity, number of spawning per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin* 84(3): 503-517.
- Perea A & B Buitrón. 2004.** Aplicación del método de congelación de ovarios para estimar la distribución espacial de cardúmenes desovantes de anchoveta. Informe, Instituto del Mar del Perú 32(2): 123-126. <<https://repositorio.imarpe.gob.pe/handle/20.500.12958/1805>>
- Plaza G, H Honda, H Sakaji & K Nashida. 2005.** Preparing sagittae for examination of daily growth increments of young-of-the-year fishes: A modification of the embed method. *Journal of Fish Biology* 66: 592-597.
- Policansky D. 1983.** Size, Age and demography of metamorphosis and sexual maturation in fishes. *American Zoologist* 23: 57-63. <<https://academic.oup.com/icb/article/23/1/57/201792>>
- Queiros Q, JM Fromentin, E Gasset, G Dutto, C Huiban, L Metral, L Leclerc, Q Schull, DJ McKenzie & C Saraux. 2019.** Food in the sea: Size also matters for pelagic fish. *Frontiers in Marine Science* 6, 385. <<https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00385>>
- R Core Team. 2020.** R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <<https://www.r-project.org/>>
- Rijnsdorp AD, CJG van Damme & P Witthames. 2010.** Implications of fisheries-induced changes in stock structure and reproductive potential for stock recovery of a sex-dimorphic species, North Sea plaice. *ICES Journal of Marine Science* 6: 1931-1938. <<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq049>>
- Roff DA. 1993.** The evolution of life histories: Theory and analysis, 535 pp. Chapman & Hall, New York.
- Rose KA, JH Cowan, KO Winemiller, R Myers & R Hilborn. 2001.** Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries* 2: 293-327.
- Saborido-Rey F & GJ Machii. 2021.** Introducción. En: Martin G, M Martínez & S Rivero (coor). *Ecología reproductiva y pesquerías en el contexto Iberoamericano*, pp. 6-31. Red Iberoamericana de Investigación para el Uso Sostenible de los Recursos Pesqueros, RED INVIPESCA, Vigo.
- Santander E, L Herrera & C Merino. 2003.** Fluctuación diaria del fitoplancton en la capa superficial del océano durante la primavera de 1997 en el norte de Chile (20°18'S): II. Composición específica y abundancia celular. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 38(1): 13-25.
- Scott BE, G Marteinsdottir, GA Begg, PJ Wright & OS Kjesbu. 2006.** Effects of population size/age structure, condition and temporal dynamics of spawning on reproductive output in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Ecological Modelling* 191(3/4): 383-415. <<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.05.015>>
- Sepúlveda A, L Cubillos, S Núñez, T Canales, D Bucarey, A Rojas, J Oliva, P Barría, E Díaz, V Baros & H Miranda. 1999.** Antecedentes biológicos del stock desovante de anchoveta y sardina común de la V a IX regiones. Informe Final FIP 97-04: 1-191 <<http://www.fip.cl/Archivos/Hitos/Informes/inffinal%2097-04.pdf>>
- Stearns SC. 1992.** The evolution of life history, 249 pp. Oxford University Press, London.
- Thiel M, EC Macaya, E Acuña, WE Arntz, H Bastias, K Brokordt, PA Camus, JC Castilla, LR Castro, M Cortés, CP Dumont, R Escribano, M Fernandez, JA Gajardo, CF Gaymer, I Gomez, AE González, HE González, PA Haye, J-E Illanes, JL Iriarte, DA Lancelloti, G Luna-Jorquera, C Luxoro, PH Manríquez, V Marín, P Muñoz, SA Navarrete, E Perez, E Poulin, J Sellanes, H Sepúlveda, W Stotz, F Tala, A Thomas, Ca Vásquez & A Vega. 2007.** The Humboldt Current System of Northern and Central Chile: oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 45: 195-344.
- Thoral E, Q Queiros, D Roussel, G Dutto, E Gasset, DJ McKenzie, C Romestaing, JM Fromentin, C Saraux & L Teulier. 2021.** Changes in foraging mode caused by a decline in prey size have major bioenergetic consequences for a small pelagic fish. *Journal of Animal Ecology* 90(10): 2289-2301. <<https://doi.org/10.1111/1365-2656.13535>>
- Tobin D & PJ Wright. 2011.** Temperature effects on female maturation in a temperate marine fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 403(1/2): 9-13. <<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.03.018>>

Torrejón-Magallanes J, J Sánchez, J Mori, M Bouchon & M Ñiquen. 2017. Estimación y variabilidad temporal de talla de madurez gonadal de la caballa (*Scomber japonicus peruanus*) en el litoral peruano. *Revista Peruana de Biología* 24(4): 391-400. <<https://doi.org/10.15381/rpb.v24i4.13741>>

Trippel EA. 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries: Biological processes related to reproduction in northwest Atlantic groundfish populations that have undergone declines. *BioScience* 45: 759-771. <<https://doi.org/10.2307/1312628>>

Trippel EA, OS Kjesbu & P Solemdal. 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In: Chambers RC & EA Trippel (eds). *Early life history and recruitment in fish populations* Fish and Fisheries Series 21: 31-62. Springer, Dordrecht.

Wieland K, A Jarre-Teichmann & K Horbowa. 2000. Changes in the timing of spawning of Baltic cod: Possible causes and implications for recruitment. *ICES Journal of Marine Science* 57(2): 452-464. <<https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0522>>

Wood SN. 2017. *Generalized additive models. An introduction with R*, 496 pp. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton. <<https://doi.org/10.1201/9781315370279>>

Wright PJ. 2013. Methodological challenges to examining the causes of variation in stock reproductive potential. *Fisheries Research* 138: 14-22. <<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.06.002>>

Wright PJ & EA Trippel. 2009. Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: Consequences for reproductive success. *Fish and Fisheries* 10(3): 283-304. <<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00322.x>>

Yoneda M, M Yamamoto, T Yamada, M Takahashi & Y Shima. 2015. Temperature-induced variation in sexual maturation of Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 95(6): 1271-1276. <<https://doi.org/10.1017/S0025315415000405>>

Recibido el 11 de enero de 2024

Aceptado el 27 de agosto de 2024

Editor: Pilar Muñoz Muga

RBMO CITATION STYLE

Díaz E & G Claramunt. 2024. Efecto de la reducción de tamaño en la reproducción de la anchoveta *Engraulis ringens*, en el norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 59(3): 168-182. <<https://doi.org/10.22370/rbmo.2024.59.3.4825>>