

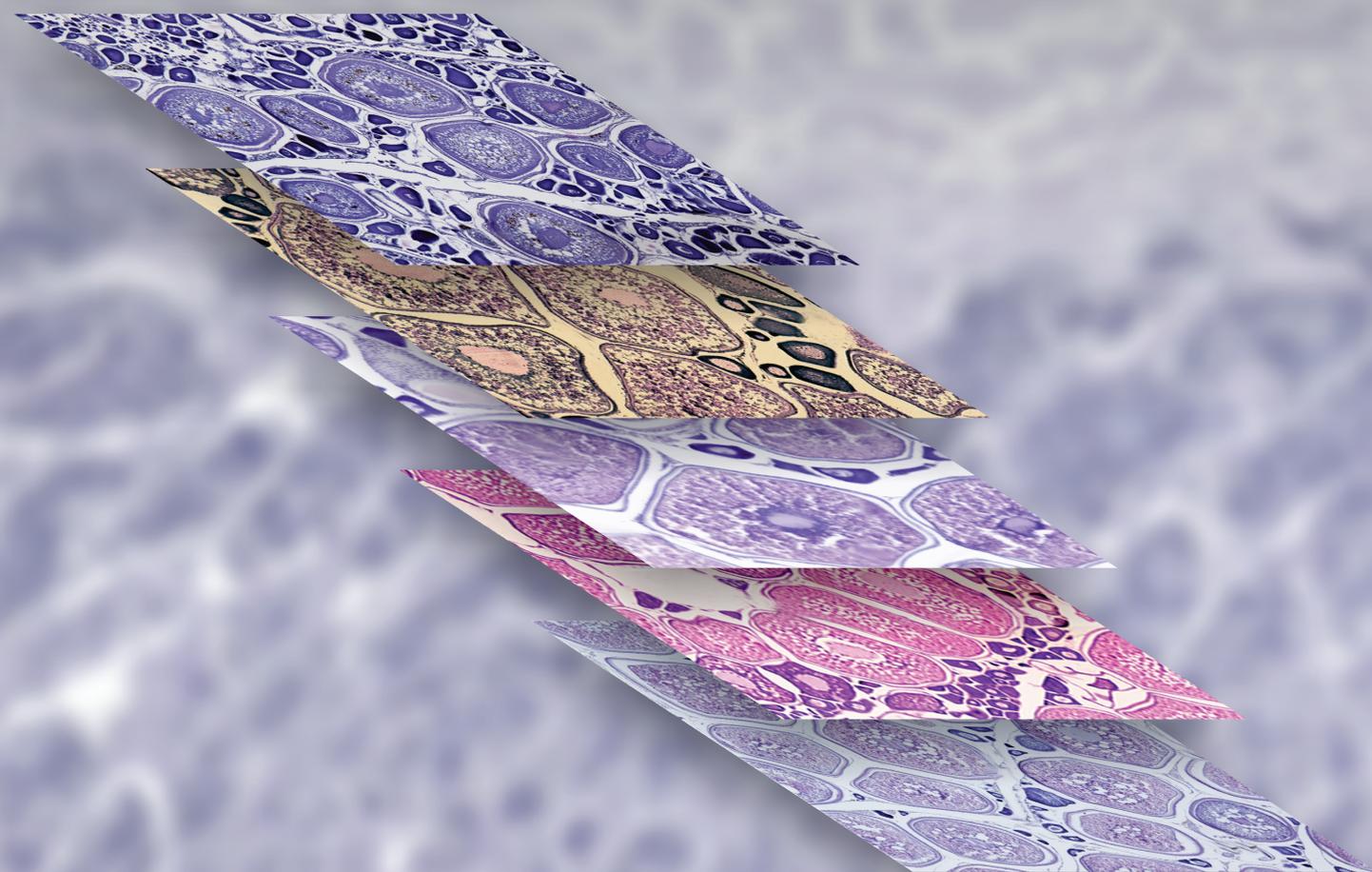


# BOLETÍN

## INSTITUTO DEL MAR DEL PERÚ

ISSN 0458 – 7766

VOLUMEN 30, Números 1-2



Enero - Diciembre 2015  
Callao, Perú

# ESCALA DE MADUREZ GONADAL DE ANCHOVETA PERUANA

## *Engraulis ringens* (JENYNS, 1842)

### GONADAL MATURITY SCALE OF PERUVIAN ANCHOVY

#### *Engraulis ringens* (JENYNS, 1842)

Betsy Buitrón

Angel Perea

Julio Mori

Javier Sánchez

Cecilia Roque

Marie Anne Gálvez

Javier Castillo

#### RESUMEN

BUITRÓN B, PEREA A, MORI J, SÁNCHEZ J, ROQUE C, GÁLVEZ M A, CASTILLO J. 2015. Escala de madurez gonadal de anchoveta peruana *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842). *Bol Inst Mar Perú*. 30(1-2) 10-19.- En este trabajo, se describe la escala de madurez gonadal macroscópica, validada microscópicamente, de anchoveta peruana *Engraulis ringens*. Se analizó 1970 gónadas (1251 ovarios, 719 testículos), procedentes del seguimiento de la pesquería pelágica del 2006, 2008, 2009 y 2012 y de cruceros de Evaluación Hidroacústica de Recursos Pelágicos del 2006, 2009 y 2012. La escala establece seis estadios de madurez para hembras y machos: 0 (virginal), I (reposo), II (en maduración), III (maduro), IV (desovante/expulsante), V (recuperación/post expulsante).

PALABRAS CLAVE: Estadios de madurez, histología, ovocitos, espermatozoides

#### ABSTRACT

BUITRÓN B, PEREA A, MORI J, SÁNCHEZ J, ROQUE C, GÁLVEZ M A, CASTILLO J. 2015. Gonadal maturity of Peruvian anchovy *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842). *Bol Inst Mar Perú*. 30(1-2) 10-19.- In this paper, we describe the macroscopic and microscopic gonad maturity scale of Peruvian anchovy *Engraulis ringens* based on the analysis of 1970 gonads (1251 ovaries and 719 testicles), from the Pelagic Fishery Monitoring System during 2006, 2008, 2009 and 2012 and the Pelagic Research Survey of 2006, 2009 and 2012. This maturity scale identifies six stages of maturity for females and males which are: 0 (virgin), I (resting), II (maturing) III (mature), IV (spawning/expulsion), V (recovery/post expulsion).

KEYWORDS: Stages of maturity, histology, oocytes, spermatozoa

## 1. INTRODUCCIÓN

La anchoveta peruana *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842) es la especie pelágica de mayor importancia en la economía del Perú, cuyos niveles de biomasa son fluctuantes debido al comportamiento oscilatorio del reclutamiento, por lo que resulta fundamental restablecer la población a niveles más altos de reproductores que supriman o minimicen los riesgos de generar un colapso en esta pesquería (JORDÁN et al. 1978). Diferentes aspectos de su reproducción tales como su ciclo reproductivo y la variación del desove han sido ampliamente estudiados en su ambiente natural (JORDÁN 1959, JORDÁN y CHIRINOS DE VILDOSO 1965, EINARSSON et al. 1966, OCHOA 1966, SCHAEFER 1967, MIÑANO 1968, LAM 1968, CHIRINOS DE VILDOSO y ALEGRE 1969, JORDÁN 1974, SANTANDER y FLORES 1983, PEREA y BUITRÓN 1996, BUITRÓN y PEREA 2003, MORI et al. 2011, PEREA et al. 2011) y en cautiverio (ESPINOZA et al. 2009, ESPINOZA et al. 2010, CATCOPARCO et al. 2010). Los estudios se efectuaron en base a diferentes

metodologías, tanto directas (análisis microscópico de ovarios, catalogación de gónadas basada en características macroscópicas) como indirectas (índice gonadosomático). Por muchos años se ha utilizado una escala de madurez para *E. ringens* basada en características macroscópicas (EINARSSON et al. 1966).

En el 2001 se acordó, durante una plenaria de especialistas en reproducción de peces en Bergen - Noruega, que toda escala de madurez debe ser fácil de usar y presentar un mínimo sesgo en sus resultados, para lo que se recomienda validarla histológicamente (KJESBU et al. 2003).

Se presenta una escala de madurez gonadal, basada en características macroscópicas validadas mediante cortes histológicos, determinándose seis estadios de madurez gonadal para ambos sexos, los cuales reducirán el sesgo y la incertidumbre en la determinación del estadio de madurez del individuo.

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

Las muestras fueron obtenidas en los muestreos biológicos realizados como parte del seguimiento de la pesquería pelágica del 2006, 2008, 2009 y 2012, en los cruceros de Evaluación Hidroacústica de Recursos Pelágicos del 2006, 2009 y 2012 y en el crucero de Evaluación de Biomasa Desovante de anchoveta 2008. Se analizaron en total 1970 gónadas de anchoveta

peruana, de las cuales 1251 fueron ovarios y 719 testículos (Tabla 1).

Para la descripción de cada estadio de madurez gonadal, se utilizó como base la escala para anchoveta peruana de EINARSSON et al. (1966) y la descripción microscópica en base a la descripción del desarrollo ovocitario para la anchoveta de California *Engraulis mordax*, realizada por HUNTER y MACEWICZ (1980) y la realizada para la propia anchoveta peruana (BUITRÓN et al. 1997).

Tabla 1.- Procedencia de las muestras de gónadas de hembras y machos de *Engraulis ringens*, para la determinación de la escala de madurez gonadal. Donde: H: Hembras; M: Machos

Procedencia	Sexo	Rango de talla (cm) LT	N° muestras	Procedencia	Sexo	Rango de talla (cm) LT	N° muestras
Seguimiento 2006	H	10,5 – 17,5	119	Crucero 0608-09	H	11,5 – 15,0	25
Seguimiento 2006	M	10,5 – 17,0	40	Crucero 0608-09	M	10,05 – 15,5	23
Seguimiento 2008	H	11,0 – 17,5	256	Crucero 0611-12	H	12,0 – 17,5	242
Seguimiento 2008	M	10,5 – 17,0	93	Crucero 0611-12	M	11,5 – 17,0	49
Seguimiento 2009	H	11,0 – 17,5	171	Crucero 0902-04	H	10,5 – 17,5	39
Seguimiento 2009	M	10,5 – 17,0	63	Crucero 0902-04	M	10,0 – 17,0	112
Seguimiento 2012	H	10,0 – 17,5	135	Crucero 1202-04	H	10,5 – 17,0	57
Seguimiento 2012	M	10,5 – 17,5	78	Crucero 1202-04	M	10,0 – 17,0	221
Crucero 0602-04	H	11,5 – 17,0	207				
Crucero 0602-04	M	10,0 – 17,0	40				
TOTAL							1970

## 3. RESULTADOS

### HEMBRAS

#### VIRGINAL (ESTADIO 0)

**Características macroscópicas:** La gónada es muy delgada y transparente, de color blanco a amarillo pálido. No se observa vascularización externa desarrollada ni ovocitos (Fig. 1-A).

**Características microscópicas:** La pared del ovario es delgada. El ovario está conformado por células germinativas jóvenes menores a 0,04 mm, que aparecen agrupadas formando nidos distribuidos en las lamelas. Su citoplasma constituye una pequeña banda en torno al núcleo, que es redondeado y basófilo. Normalmente, existe un nucléolo de posición central que presenta gran afinidad con la hematoxilina. Se observan tanto las ovogonias como ovocitos inmaduros (OI) y pre-vitelogenados (OPV) (Fig. 1-B).

#### REPOSO (ESTADIO I)

**Características macroscópicas:** Ovarios translúcidos con tonalidad rojiza. Pared del ovario gruesa al tacto.

Puede observarse un leve desarrollo vascular externo. Aspecto no turgente o medianamente turgente (Fig. 1-C).

**Características microscópicas:** La pared del ovario es gruesa. El estroma ovárico está conformado por células germinativas jóvenes en menor cantidad que en los ovarios virginales, que aparecen agrupadas formando nidos distribuidos en las lamelas. Además, los ovocitos inmaduros miden entre 0,04 y 0,15 mm y se caracterizan por tener citoplasma bien definido y ligeramente menos basófilo que la etapa anterior. El núcleo presenta varios nucléolos situados en la periferia. Las células son redondeadas, pero al estar presionadas unas contra otras, aparecen de forma poliédrica. Los ovocitos en esta fase de desarrollo son llamados de “stock de reserva”. También pueden observarse ovocitos pre-vitelogenados, los cuales se caracterizan por presentar pequeñas vacuolas en la periferia de las células que contienen lípidos, los nucléolos están localizados en la periferia del núcleo. En esta etapa las células no se observan ordenadas en el parénquima ovárico. Frecuentemente se observan algunos vasos sanguíneos definidos y en algunas ocasiones ovocitos inmaduros atrécicos (Fig. 1-D).

**EN MADURACIÓN (ESTADIO II)**

**Características macroscópicas:** Gónadas de mediana turgencia. Se pueden observar ovocitos a simple vista. Coloración anaranjada rojiza pudiendo presentar algunas zonas cristalinas debido al grado de madurez. Puede observarse desarrollo vascular (Fig. 1-E).

**Características microscópicas:** Presencia de ovocitos inmaduros, pre-vitelogenados y vitelogenados, que tienen por característica iniciar la vitelogénesis exógena y acumular sustancias de reserva que constituyen el vitelo. La afinidad cromática de su citoplasma disminuye debido a la incorporación de gránulos de vitelo que tienen afinidad acidófila, los cuales van aumentando en número y tamaño en el interior del ovocito (Fig. 1-F).

**MADURO (ESTADIO III)**

**Características macroscópicas:** Ovarios de mayor tamaño, con marcada turgencia. Se observa claramente la vascularización debido al aumento de la irrigación sanguínea. Su color varía desde anaranjado pálido hasta anaranjado rojizo. Cuando están en la etapa de migración nuclear son fácilmente reconocibles por su gran tamaño (Fig. 2-G).

**Características microscópicas:** En este estadio los ovarios presentan ovocitos inmaduros, previtelogenados, vitelogenados y maduros, los cuales se caracterizan por ser ovocitos de mayor tamaño que los anteriores (desde 0,45 hasta 0,8 mm), debido a que la vitelogénesis se ha completado, caracterizándose por el gran número de gránulos de vitelo que llena el citoplasma y que es altamente acidófilo (Fig. 2-H).

**DESOVANTE (ESTADIO IV)**

**Características macroscópicas:** Se observan dos momentos característicos en este estadio. Los ovarios con presencia de ovocitos hidratados, que son muy fáciles de reconocer debido a su mayor tamaño y condición hialina; y los ovarios en condición desovante propiamente dicha, que son aquellos que han desovado recientemente y se distinguen por su aspecto sanguinolento y flácido (Fig. 2-I).

**Características microscópicas:** En este estadio se pueden observar ovocitos inmaduros, pre-vitelogenados, vitelogenados, maduros y dependiendo del momento en que se encuentren con respecto al desove, se pueden observar ovocitos hidratados (si están a punto de desovar), ovocitos hidratados y folículos post-ovulatorios (si están desovando) y folículos post-ovulatorios del día 0 ó 1 (si han desovado recientemente) (Fig. 2-J).

**RECUPERACIÓN (ESTADIO V)**

**Características macroscópicas:** La característica ovocitaria de este tipo de ovarios es la presencia mayoritaria ( $\geq 50\%$ ) de ovocitos atrésicos en el ovario; que indica que estos individuos ya no realizarán otra tanda de desove, sino por el contrario, empezaron el proceso degenerativo de los ovocitos vitelogenados que terminará con la reabsorción de éstos. Son gónadas de aspecto sanguinolento y de coloración rojo vino. En algunos casos, puede observarse la presencia de algunos ovocitos atrésicos a manera de puntos amarillos muy pequeños. Estos ovarios pueden estar acompañados de un aspecto flácido o muy poco turgente (Fig. 2-K).

**Características microscópicas:** Este estadio se caracteriza por presentar ovocitos inmaduros, puede tener restos de folículos post-ovulatorios y gran presencia de ovocitos atrésicos ( $\geq 50\%$  en el estroma ovárico). La atresia puede presentarse en ovocitos con vitelo o sin vitelo y en diferentes etapas ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  y  $\delta$ ) de acuerdo al grado de reabsorción (Fig. 2-L).

**MACHOS****VIRGINAL (ESTADIO 0)**

**Características macroscópicas:** Testículos translúcidos de tamaño reducido. Coloración rosada y poca vascularización (Fig. 3-A).

**Características microscópicas:** En una etapa inicial se observan espermatogonias agrupadas, reconocidas por su gran tamaño y coloración eosinófila. Cuando existe la transición entre este estadio y el estadio I, se observan espermatoцитos adyacentes a las espermatogonias, reconocidos por su coloración basófila y menor tamaño (Fig. 3-B).

**REPOSO (ESTADIO I)**

**Características macroscópicas:** Los testículos se caracterizan por ser poco turgentes y presentar tonalidades opacas de rojo. Pueden presentar secciones sanguinolentas producto de una expulsión anterior (Fig. 3-C).

**Características microscópicas:** Reconocidos por la presencia de tejido conectivo y espermatogonias seguidas de restos de espermatoцитos. Dependiendo de la etapa en la que se encuentren, pueden presentar restos de espermatozoides. Tubo colector se encuentra vacío (Fig. 3-D).

**EN MADURACIÓN (ESTADIO II)**

**Características macroscópicas:** Testículos medianamente turgentes de color rosado blanquecino, apariencia homogénea y leve vascularización (Fig. 3-E).

**Características microscópicas:** La histoarquitectura es más ordenada, presentando espermatogonias seguidas de espermatocitos, sin llenar por completo los túbulos seminíferos. Pueden presentar espermatozoides en reducidas cantidades, tanto en los tubos seminíferos como en el tubo colector (Fig. 3-F).

#### MADURO (ESTADIO III)

**Características macroscópicas:** Testículos con marcada turgencia. Los bordes de los lóbulos testiculares se tornan más gruesos. Coloración blanco humo a blanco lechoso, con vascularización desarrollada (Fig. 4-G).

**Características microscópicas:** Se observan túbulos seminíferos completamente llenos de espermatocitos, por lo que el corte histológico es totalmente basófilo. Además, se visualiza abundante cantidad de espermatozoides adyacentes a los espermatocitos, reconocidos como líneas eosinófilas de apariencia transparente (Fig. 4-H).

#### EXPULSANTE (ESTADIO IV)

**Características macroscópicas:** Según la etapa de madurez en la que se encuentren los testículos pueden caracterizarse de diferente forma. Al encontrarse en el nivel máximo de expulsión, pueden ser muy turgentes de color blanco lechoso, cuyo líquido espermático fluye fácilmente al ejercer una leve presión. En una etapa avanzada, la turgencia disminuye y la coloración es blanquecina con algunas zonas rosadas o rojizas, presentando leve flacidez (Fig. 4-I).

**Características microscópicas:** Se diferencia del estadio III por las zonas vacías dentro de los túbulos seminíferos, producto de la expulsión. Se puede observar espermatogonias en menor cantidad, seguidas de espermatocitos, espermátides y espermatozoides. En el tubo colector se puede observar espermatozoides (Fig. 4-J).

#### POST EXPULSANTE (ESTADIO V)

**Características macroscópicas:** Testículos caracterizados por su reducida turgencia y marcada flacidez. Coloración rojiza con zonas sanguinolentas (Fig. 4-K).

**Características microscópicas:** Se aprecian zonas vacías dentro de los túbulos seminíferos, los cuales muestran un diámetro reducido, a diferencia del estadio IV. Existe una mayor cantidad de espermatogonias, seguidas de una reducida cantidad de espermatocitos y restos de espermatozoides (Fig. 4-L).

## 4. DISCUSIÓN

La pesquería de anchoveta peruana se inició en los años cincuenta y las investigaciones sobre la biología de este recurso pocos años después. Para realizar la asignación de estadios de madurez gonadal, que es el primer paso cuando se inicia estudios sobre reproducción de un recurso, EINARSSON et al. (1966) elaboraron una escala de madurez gonadal empírica que consta de seis estadios, al igual que en esta publicación, pero cuyo contenido y criterios de catalogación son diferentes. La escala de madurez gonadal de anchoveta, que es presentada aquí, tiene un número mayor de etapas que la escala "universal" que tiene cuatro estadios (BROMLEY 2003) y es diferente a otra escala "universal" propuesta que tiene 6 estadios para hembras y 4 para machos, que no considera el estadio recuperación (NUÑEZ y DUPONCHELLE 2009). La escala de EINARSSON et al. (1966) se basa en una caracterización macroscópica de las gónadas de anchoveta, considerando coloración, turgencia, vasos sanguíneos y tamaño de la gónada, recalando que existía dificultad para distinguir los estadios II (madurante inicial) y VI (recuperación), por sus características externas, sesgo que ha sido reportado en otras publicaciones (BROMLEY 2003) y que se pretende minimizar con la nueva escala validada presentada en este trabajo.

El estadio 0 (virginal) tanto para machos y hembras es llamado así, debido a que los individuos presentan este estadio solo una vez en todo su ciclo de vida, siendo el estadio I (reposo) el inicio de un nuevo ciclo reproductivo para los individuos que ya se reprodujeron en algún momento de su vida. Algunos autores han reportado dificultad para discernir entre ambos estadios (MORGAN y TRIPPEL 1996, SABORIDO-REY y JUNQUERA 1998, DOMÍNGUEZ-PETIT 2007), mencionando que en ambos estadios los ovocitos no son visibles y que estos se pueden diferenciar solamente con el uso de técnicas histológicas (FERRERI et al. 2009) y en otros casos han agrupado ambos estadios en uno solo (ALFONSO-DIAS et al. 2007). En este trabajo se propone la diferencia basada en la coloración más rosada o rojiza, el mayor grado de vascularización en las gónadas en reposo, así como una pérdida en la turgencia. Un error en la catalogación de estos estadios, es crucial para una correcta estimación de la talla de primera madurez y, por ende, a la separación de la población juvenil de la adulta. El estadio IV (desovante) incluye tanto a los ovarios que presentan gran cantidad de ovocitos hidratados, como a los que presentan folículos post-ovulatorios (HUNTER y MACEWICZ 1980). Es importante considerar aquí que el estadio IV (hidratado) al ser una etapa efímera (seis horas en promedio), no debe ser considerada en el cálculo del índice gonadosomático (IGS), ya que eleva el valor promedio, sobreestimando el valor de la actividad reproductiva (MORI 2006).

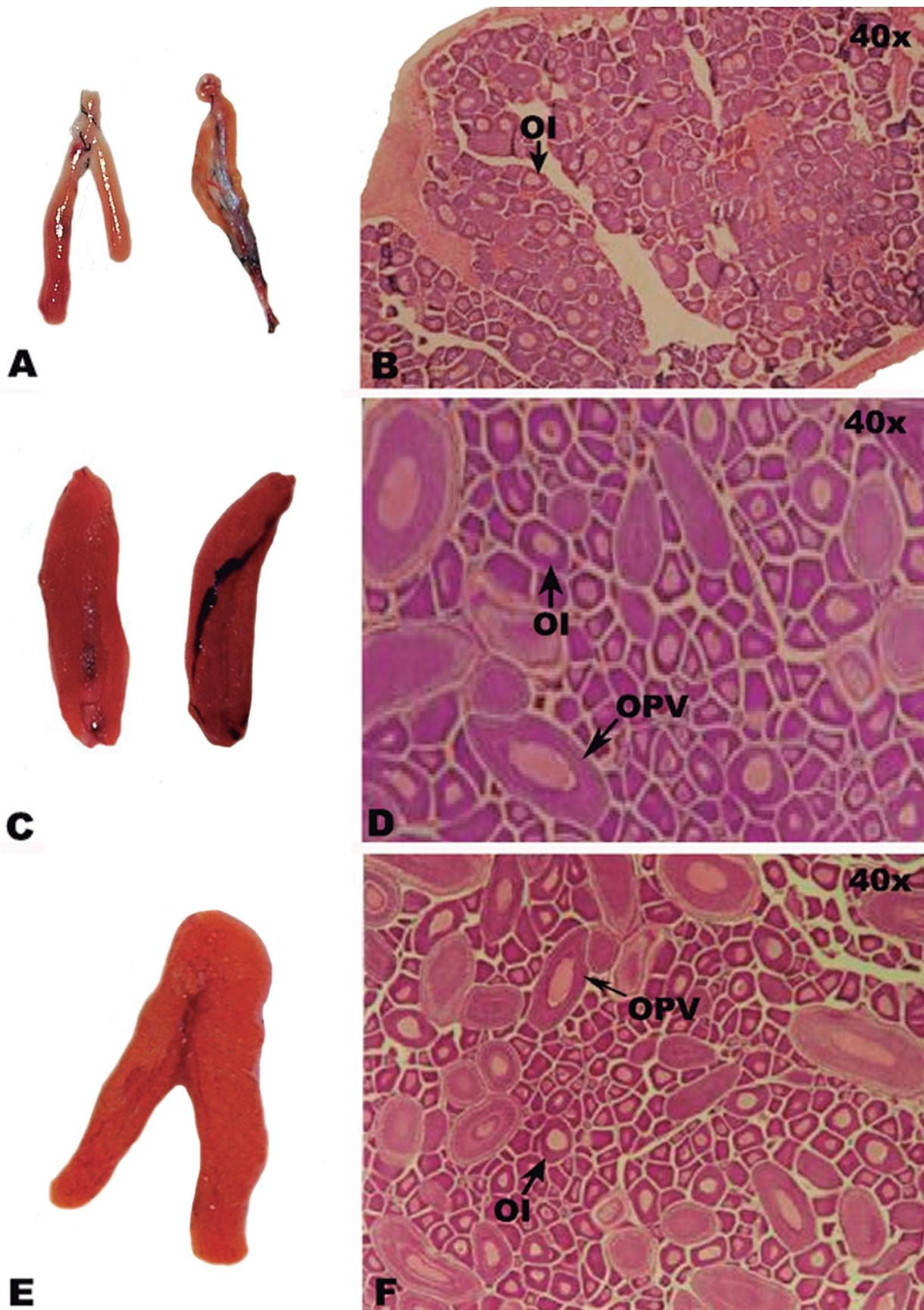


Figura 1.- Fotografía macroscópica y microscópica de estadios de madurez gonadal de *Engraulis ringens*.  
A - B: Virginal; C - D: Reposo; E - F: En maduración.  
OI: Ovocitos inmaduros, OPV: Ovocitos pre vitelogenados

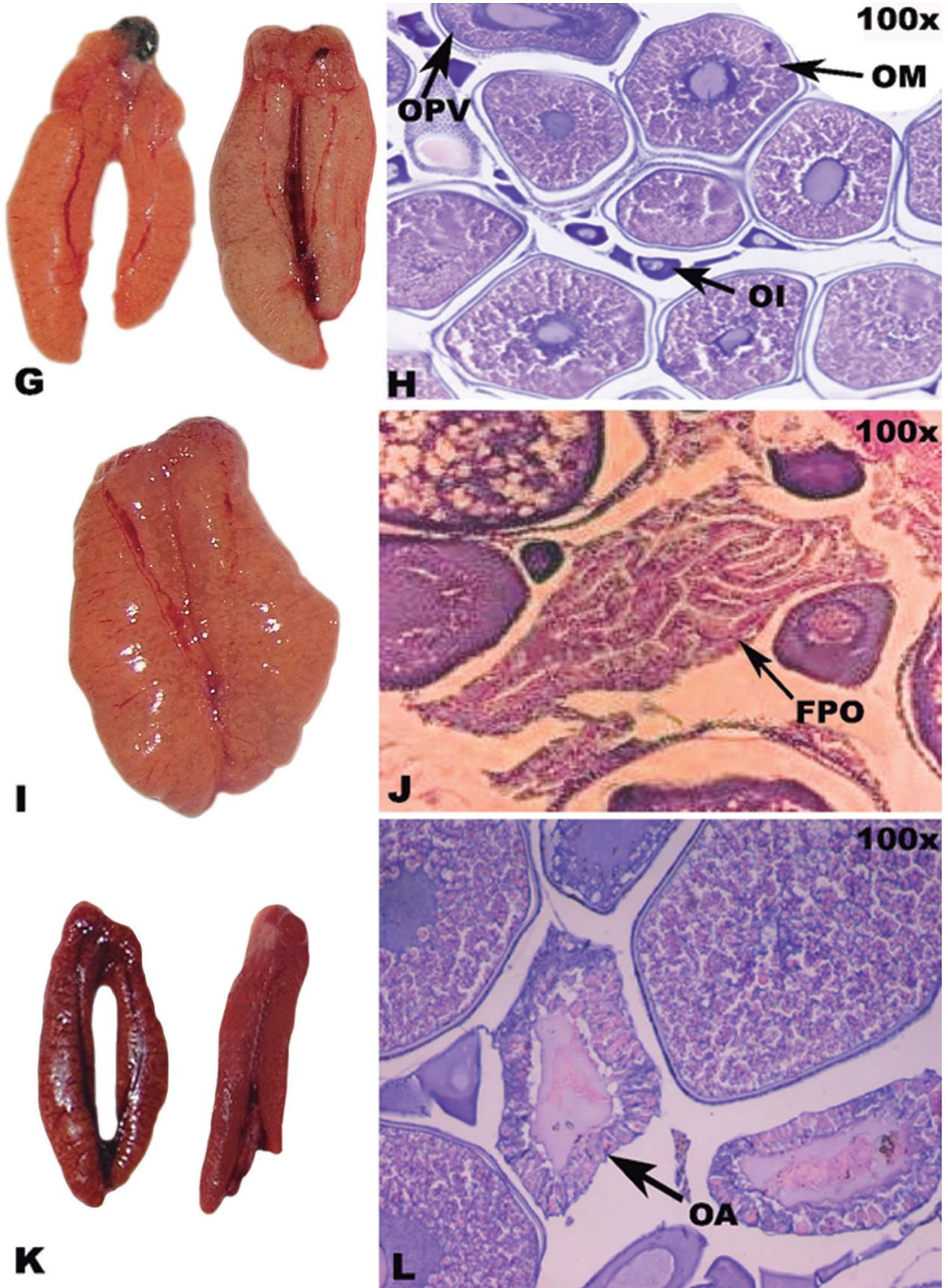


Figura 2.- Fotografía macroscópica y microscópica de estadios de madurez gonadal de *Engraulis ringens*.

G – H: Maduro; I – J: Desovante; K - L: Recuperación.

OI: Ovocito inmaduro, OPV: ovocito pre vitelogenado, OM: ovocito maduro, FPO: Foliculo post ovulatorio, OA: Ovocito atrésico

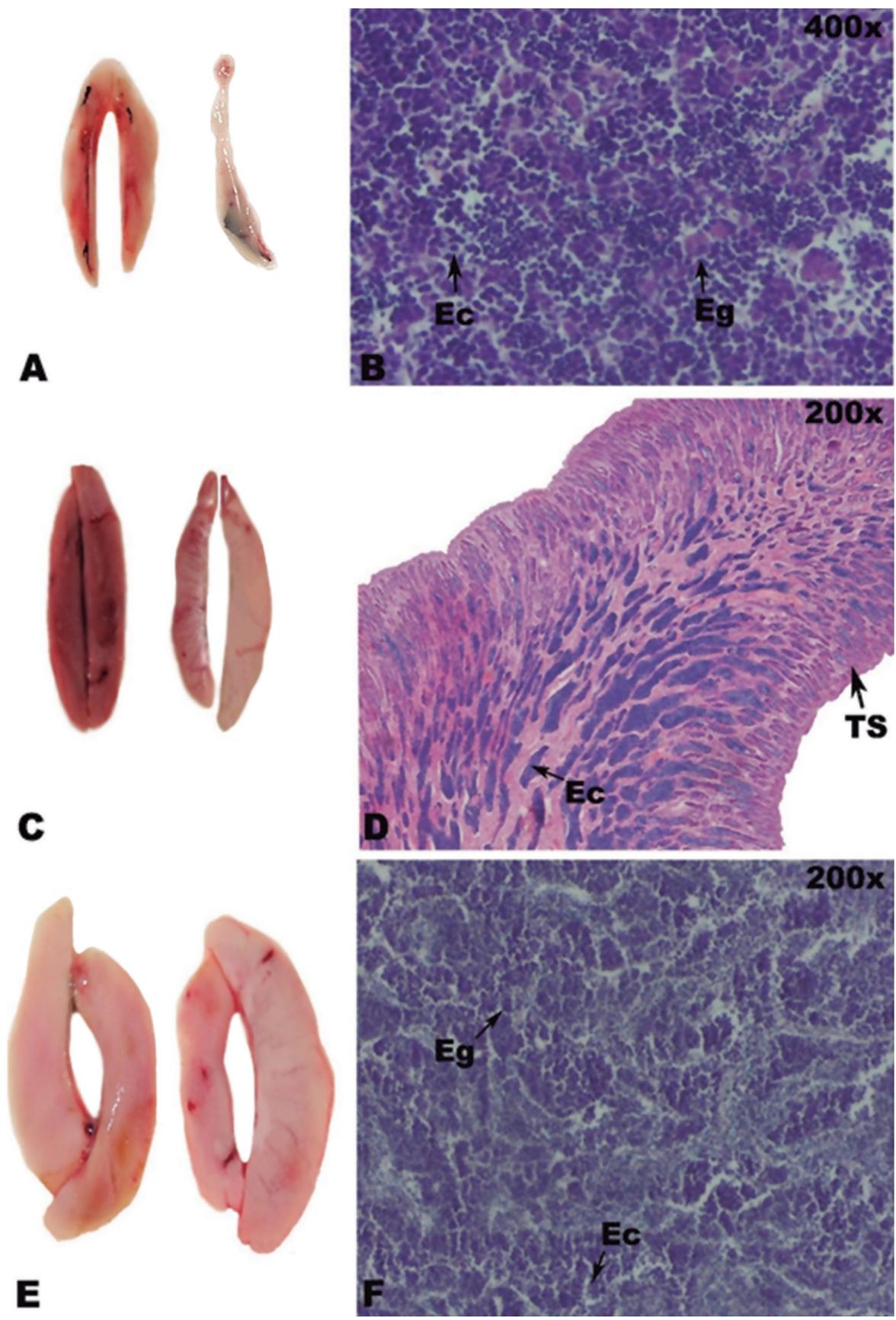


Figura 3.- Fotografía macroscópica y microscópica de estadios de madurez gonadal de *Engraulis ringens*.

A – B: Virginal; C – D: Reposo; E - F: En maduración.

Eg: Espermatogonios, Ec: Espermatocitos, TS: Tubos seminíferos

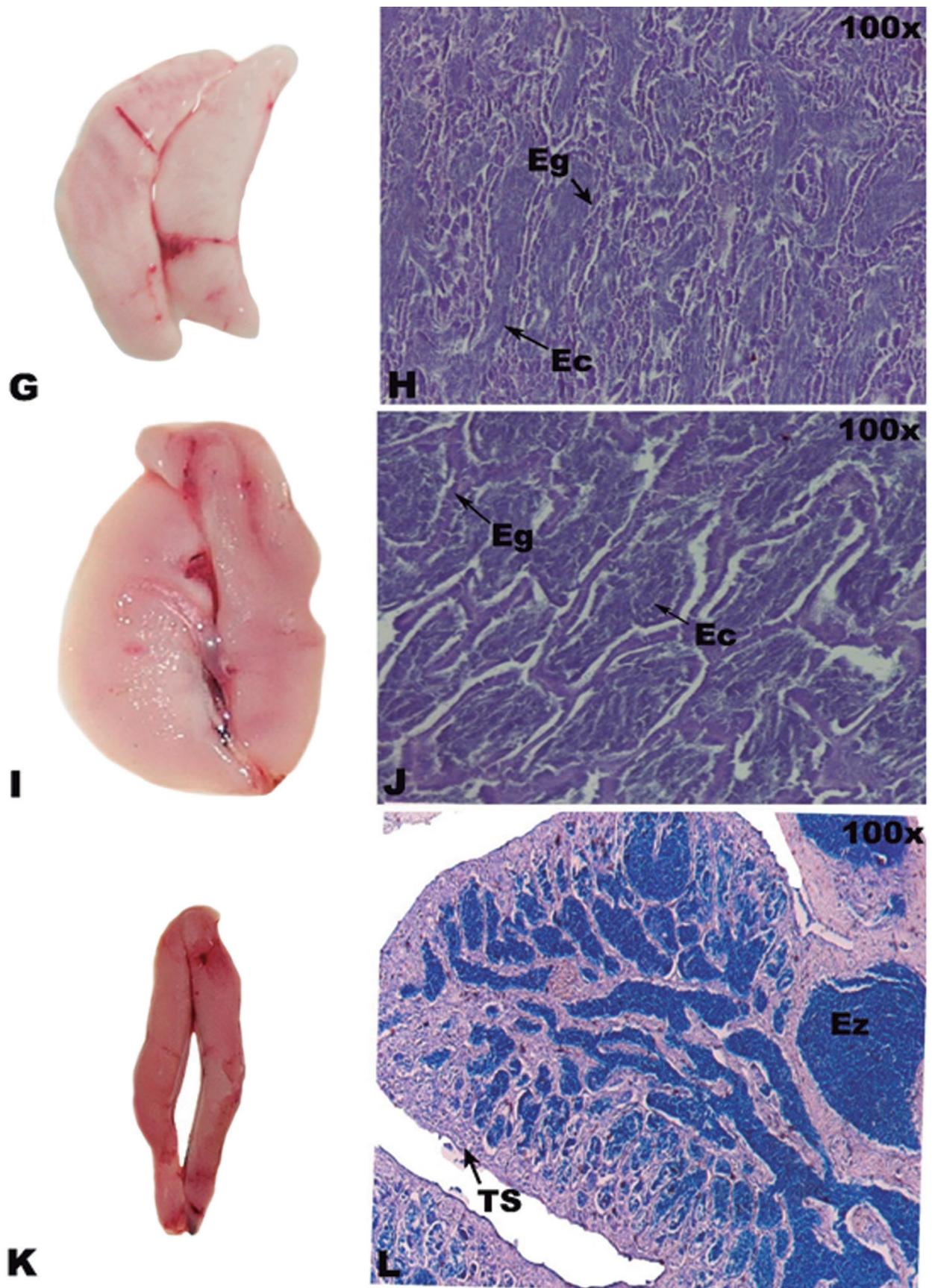


Figura 4.- Fotografía macroscópica y microscópica de estadios de madurez gonadal de *Engraulis ringens*.

G – H: Maduro; I – J: Expulsante; K - L: Post-expulsante.

Eg: Espermatogonios, Ec: Espermatocitos, Ez: espermatozoides, TC: Túbulo colector

Uno de los aportes de la nueva escala validada es la corrección de la sobreestimación del estadio desovante (estadio V en la escala de EINARSSON et al. 1966, estadio IV en esta escala validada) originada por la idea de que un ovario muy turgente, de color anaranjado, de gran tamaño se encontraba desovando. Este error ha sido ponderado, de alguna manera, por los análisis histológicos de gónadas. La tarea a partir de ahora será desarrollar algoritmos que permitan la transformación de los estadios de la escala anterior a la actual con el uso de información complementaria tal como las tallas de los peces, los pesos de las gónadas e índice gonadosomático con el objetivo de corregir la información histórica y recuperar esta valiosa información.

La importancia de la catalogación de las gónadas de anchoveta radica en la implicancia de la estimación de su estado reproductivo en el manejo pesquero: determinación de vedas reproductivas, estimación de biomasa desovante, fecundidad, tallas mínimas de captura. Cabe mencionar que en otros países se han validado escalas de madurez de peces las que han sido utilizadas para el cálculo de la fracción desovante (BROMLEY y CASEY 2003). Además, el conocimiento preciso del estado reproductivo permitirá responder preguntas acerca de las variaciones de sus características reproductivas en relación a las variables oceanográficas y confirmar la capacidad de recuperación de este recurso, el cual aprovecha las mínimas oportunidades que el ambiente le brinda para su reproducción (BOUCHON et al. 2010).

## 5. REFERENCIAS

- ALFONSO-DIAS I, AMORIM P, SILVA A. 2007. Problems with assigning the ovaries of sardine *Sardina pilchardus* to the appropriate macroscopic maturity stage. *JMBA2 Biodiversity Records*.1: 1-7.
- BOUCHON M, AYÓN P, MORI J, PEÑA C, ESPINOZA P, HUTCHINGS L, BUITRÓN B, PEREA A, GOICOCHEA C, MESSIE M. 2010. Biología de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens* Jenyns). *Bol Inst Mar Perú* 25(1-2): 23-30.
- BROMLEY PJ. 2003. Progress towards a common gonad grading key for estimating the maturity of North Sea plaice. En: Report of the working group on Modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold- water fish and squids. 12:19-24.
- BROMLEY PJ, CASEY J. 2003. An attempt to ascertain the spawning fraction of female North Sea whiting based on visual staging of maturity. En: Report of the working group on Modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold- water fish and squids. 12:25-28.
- BUITRÓN B, PEREA A, PELLEGRINO A. 1997. Estado reproductivo de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* durante los veranos 1996 y 1997. *Inf. Inst. Mar Perú*. 127: 72-81.
- BUITRÓN B y PEREA A. 2003. Reproduction studies of Peruvian anchovy and hake – The 1997-1998 El Niño event. En: Report of the working group on Modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold-water fish and squids. Institute of Marine Research. *Fisken og Havet* 12: 29-30.
- CATCOPARCO C, DUPRÉ E, ESPINOZA C. 2010. Criopreservación de espermatozoides de anchoveta peruana (*Engraulis ringens*). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 45(1): 121-126.
- CHIRINOS DE VILDOSO y ALEGRE DE HARO B. 1969. La madurez sexual de la anchoveta (*Engraulis ringens* J.) en los periodos reproductivos 1961-1968. *Bol. Inst. Mar Perú* 2(3): 112-125.
- DOMÍNGUEZ-PETIT R. 2007. Study of reproductive potential of *Merluccius merluccius* in the Galician Shelf. Doctoral thesis. University of Vigo. Vigo, Spain. 253 pp.
- EINARSSON H, FLORES F, MIÑANO J. 1966. El ciclo de madurez de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens* J.) 128-135. En: I Seminario Latinoamericano sobre el Océano Pacífico Oriental. Univ. Nacional Mayor, San Marcos, Lima, Perú.
- ESPINOZA C, PEREA A, BUITRÓN B, CISNEROS P, CATCOPARCO C, ALBERRO A, VIZZIANO D. 2009. Inducción del desove y espermiación de anchoveta peruana *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842) en cautiverio mediante la inyección de un análogo de GnRH. *Lat Am J Aquat Res*. 38(2): 234-241.
- ESPINOZA C, VERA V, PEREA A, BUITRÓN B, ROJAS P, KJESBU O. 2010. Efecto de la ración alimenticia sobre la maduración gonadal y acumulación de grasa de anchoveta peruana (*Engraulis ringens* Jenyns, 1842) en cautiverio. *Lat Am J Aquat Res*. 37(2): 181-190.
- FERRERI R, BASILONE G, D'ELIA M, TRAINA A, SABORIDO F, MAZZOLA S. 2009. Validation of macroscopic maturity stages according to microscopic histological examination for European anchovy. *Marine Ecology*. 30: 181-187.
- HUNTER JR, MACEWICZ BJ. 1980. Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency and temporal pattern of spawning for the northern anchovy, *Engraulis mordax*, during the 1979 spawning season. *CalCOFI Rep*. 21: 139-149.
- JORDÁN R. 1959. Observaciones sobre la biología de la anchoveta (*Engraulis ringens*) de la zona pesquera de Huacho. *Bol. de la Cia. Administradora del Guano*. 35: 3-27.
- JORDAN R, CHIRINOS DE VILDOSO A. 1965. La anchoveta (*Engraulis ringens* J.). Conocimiento actual sobre su biología ecología y pesquería. *Inf. Inst. Mar Perú*. 6: 3-52.
- JORDÁN R. 1974. Biología de la anchoveta. En: Actas de la Reunión de Trabajo sobre el Fenómeno conocido como El Niño. Guayaquil, Ecuador. FAO *Inf. Pesca*. 185: 359-379.
- JORDÁN R, CSIRKE J, TSUKAYAMA I. 1978. Situación de los recursos anchoveta, sardina, jurel y caballa a junio 1978. *Inf. Inst. Mar Perú*. 56: 1-35.
- KJESBU OS, HUNTER JR, WITTHAMES PR. 2003. Report of the working group on modern approaches to assess maturity and fecundity of warm - and cold-water fish and squids. Institute of Marine Research. *Fisken og Havet* 12: 7-9.
- LAM R. 1968. Estudio sobre la variación del contenido de grasa en la anchoveta peruana (*Engraulis ringens* J.). *Inf. Inst. Mar Perú*. 24: 2-29.

- MIÑANO J. 1968. Estudio de la fecundidad y ciclo sexual de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en la zona de Chimbote. Bol. Inst. Mar Perú 1(9): 508-533.
- MORGAN MJ, TRIPPEL EA. 1996. Skewed sex ratios in spawning shoals off Atlantic cod (*Gadus morhua*). ICES Journal of Marine Science. 53: 820-826.
- MORI J. 2006. Parámetros aplicados a los muestreos biométricos y biológicos en el seguimiento reproductivo de las especies pelágicas (anchoveta, samasa y sardina). Informe Interno IMARPE. 10 pp.
- MORI J, BUITRÓN B, PEREA A, PEÑA C, ESPINOZA C. 2011. Variabilidad anual en la estrategia reproductiva en la anchoveta peruana en la región norte-centro del litoral del Perú. Ciencias Marinas 37(4B): 513-525.
- NUÑEZ J, DUPONCHELLE F. 2009. Towards a universal scale to assess sexual maturation and related life history traits in oviparous teleost fishes. Fish Physiol Biochem. 35: 167-180.
- OCHOA N. 1966. Desove de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el área marítima del Callao. En: Memoria del primer Seminario Latinoamericano sobre el Océano Pacífico Oriental. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. 135-139.
- PEREA A, BUITRÓN B. 1996. Valores críticos en ovarios desovantes y en recuperación de anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina (*Sardinops sagax*) en las épocas de desove. Inf. Prog. Inst. Mar Perú. 44: 3-14.
- PEREA A, PEÑA C, OLIVEROS-RAMOS R, BUITRÓN B, MORI J. 2011. Producción potencial de huevos, reclutamiento y veda reproductiva de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*): Implicaciones en el manejo pesquero. Ciencias Marinas. 37(4B): 585-601.
- SABORIDO-REY F, JUNQUERA S. 1998. Histological assessment of variations in sexual maturity of cod (*Gadus morhua* L.) at the Flemish Cap (Northwest Atlantic). ICES Journal of Marine Science. 55: 515-521.
- SANTANDER H, FORES B. 1983. Los desoves y distribución larval de cuatro especies pelágicas y sus relaciones con las variaciones del ambiente marino frente al Perú. En: Sharp GD y J Csirke (eds.). Actas de las Consultas de Expertos para examinar los cambios de la abundancia y composición de especies de recursos de peces neríticos. San José, Costa Rica, 18-29 abril 1983. A preparatory meeting for the FAO World Conference on fisheries management and development. Reunión preparatoria para la Conferencia Mundial de la FAO sobre ordenación y desarrollo pesqueros. FAO Fish rep/FAO Inf. Pesca. 2913: 272-302.
- SCHAEFER M. 1967. Dinámica de la pesquería de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el Perú. Bol. Inst. Mar Perú. 5: 189-304.