



BOLETIN

IMARPE
Instituto del Mar del Perú

Vol. 19 / Nos. 1 y 2 / Diciembre 2000

TRABAJOS EXPUESTOS EN EL TALLER INTERNACIONAL SOBRE LA ANCHOVETA PERUANA (TIAP). 9-12 MAYO 2000. IMARPE.

BREVE REVISIÓN DE LOS CAMBIOS EN EL DESOVE DE LA ANCHOVETA PERUANA ENTRE 1966 Y 1999	
<i>Soledad Guzmán Cárdenas</i>	1
EL MÉTODO DE PRODUCCIÓN DIARIA DE HUEVOS EN LA ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA DESOVANTE DEL STOCK NORTE-CENTRO DE LA ANCHOVETA PERUANA	
<i>Patricia Ayón Dejo</i>	7
INTERACCIÓN TRÓFICA MERLUZA-ANCHOVETA: ¿EXISTE REALMENTE IMPACTO POR PREDACIÓN?	
<i>Pepe Espinoza</i>	15
CAMBIOS EN LA DIETA DE LA ANCHOVETA <i>ENGRAULIS RINGENS</i> Y SU INFLUENCIA EN LA DINÁMICA DE ALIMENTACIÓN	
<i>Pepe Espinoza y Verónica Blaskovic'</i>	21
VARIACIÓN ESTACIONAL E INTERANUAL DE LA BIOMASA FITOPLANCTÓNICA Y CONCENTRACIONES DE CLOROFILA A, FRENTE A LA COSTA PERUANA DURANTE 1976 - 2000	
<i>Sonia Sánchez Ramírez</i>	29
ASPECTOS REPRODUCTIVOS DE LA ANCHOVETA PERUANA DURANTE EL PERÍODO 1992 - 2000	
<i>Betsy Buitrón D. y Angel Perea M.</i>	45

CALLAO, PERÚ

DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE LA ANCHOVETA PERUANA CON RELACIÓN A VARIABLES AMBIENTALES EN EL PERÍODO 1986 - 2000	
<i>Marceliano Segura Zamudio</i>	55
LAS OPERACIONES EUREKA: UNA APROXIMACIÓN A LA ABUNDANCIA DE ANCHOVETA EN EL PERÍODO 1966 - 1982	
<i>Mariano Gutiérrez T., Miguel Ñiquen, Salvador Peraltilla N. y Naldí Herrera A</i>	83
ANÁLISIS DE LA POBLACIÓN DE ANCHOVETA PERUANA DURANTE EL PERÍODO 1961 - 1999	
<i>Miguel Ñiquen C., Marco Espino S. y Marilú Bouchon C.</i>	103
CAPTURA Y ESFUERZO PESQUERO DE LA PESQUERÍA DE ANCHOVETA PERUANA (ENGRANULIS RINGENS)	
<i>Marilú Bouchon C., Sandra Cahuín V., Erich Díaz A. y Miguel Ñiquen C.</i>	109
PESQUERÍA DE ANCHOVETA EN EL MAR PERUANO. 1950 - 1999	
<i>Miguel Ñiquen C., Marilú Bouchon C., Sandra Cahuín V. y Erich Díaz A.</i>	117
ABUNDANCIA DE AVES GUANERAS Y SU RELACIÓN CON LA PESQUERÍA DE ANCHOVETA PERUANA DE 1953 A 1999	
<i>Elisa Goya Sueyoshi</i>	125
LOS LOBOS MARINOS Y SU RELACIÓN CON LA ABUNDANCIA DE LA ANCHOVETA PERUANA DURANTE 1979 - 2000	
<i>Milena Arias-Schreiber</i>	133
ESTIMADOS DE BIOMASA HIDROACÚSTICA DE LOS CUATRO PRINCIPALES RECURSOS PELÁGICOS EN EL MAR PERUANO DURANTE 1983 - 2000	
<i>Mariano Gutiérrez Torero</i>	139
VARIACIONES ESTACIONALES EN LA DISTRIBUCIÓN Y BIOMASA DE ANCHOVETA ENTRE 1983 Y 2000	
<i>Francisco Ganoza Ch., Pedro R. Castillo V. y Dora Marín S.</i>	157
CARACTERÍSTICAS DEL AMBIENTE MARINO FRENTE A LA COSTA PERUANA	
<i>Octavio Morón Antonio</i>	179

ASPECTOS REPRODUCTIVOS DE LA ANCHOVETA PERUANA DURANTE EL PERIODO 1992 - 2000

BETSY BUITRÓN Y ANGEL PEREA¹

RESUMEN

BUITRÓN, B. y A. PEREA. 2000. Aspectos reproductivos de la anchoveta peruana durante el periodo 1992 - 2000. Bol. Inst. Mar Perú 19(1-2): 45-53.

Se colectaron y se analizaron con métodos histológicos, ovarios de anchoveta adulta (>12 cm LT), para comparar algunos parámetros reproductivos: fracción desovante parcial por mes (FDPM), fecundidad parcial (FP), factor de condición (FC) e índice gonadosomático (IGS), durante años normales y años El Niño. El material se obtuvo del monitoreo de las pesquerías en los puertos de desembarque desde mayo 1992 hasta abril 2000, además de once cruceros de evaluación de biomasa de anchoveta entre 1997 y 2000.

La FDPM mostró una buena correlación directa con el IGS ($R = 0,89$), pero una correlación inversa con el FC ($R = -0,7$). Este factor comparado con la temperatura superficial del mar (TSM) mensual presentó una baja correlación ($R = -0,4$), pero ésta fue mayor cuando se comparó con la desviación estándar de la TSM mensual ($R = -0,7$). Este resultado confirmó que la estación de desove coincidió con el periodo de menor variabilidad de la TSM.

En relación a El Niño 1997-98, la anchoveta respondió con una estación de desove más corta, un retraso en máximo de desove y una reducción de la FP.

PALABRAS CLAVE: reproducción, anchoveta peruana, fracción desovante parcial por mes, fecundidad parcial, factor de condición, índice gonadosomático, periodo 1992-2000.

ABSTRACT

BUITRÓN, B. and A. PEREA. 2000. Reproductive aspects of Peruvian anchoveta during the period 1992 - 2000. Bol. Inst. Mar Perú 19(1-2): 45-53.

Ovaries of adult Peruvian anchoveta (>12 cm TL) were collected and analysed by histological methods, in order to compare reproductive parameters: monthly partial spawning fraction (MPSF), partial fecundity (PF), condition factor (CF) and gonadosomatic index (GSI), during ENSO and Non-ENSO years. The material was obtained from fisheries monitoring in the main landing ports from May 1992 to April 2000, and from seven research surveys of anchovy biomass evaluation between the years 1997 and 2000.

MPSF showed a good direct correlation with GSI ($R = 0,89$), but an inverse correlation with CF ($R = -0,7$). Compared to monthly mean sea surface temperature (SST), the correlation was low ($R = -0,4$) but it was higher when compared to the standard deviation of monthly SST ($R = -0,7$). This result confirmed that the spawning season coincided with the period of low variability in the SST.

In relation to El Niño 1997-98, Peruvian anchovy responded with a shorter than normal spawning season, a delay in the spawning peak and a reduction of PF.

KEY WORDS: reproduction, Peruvian anchoveta, monthly partial spawning fraction, partial fecundity, condition factor, gonadosomatic index, period 1992-2000.

¹ Laboratorio de Biología Reproductiva - DGIRH - bbuitron@imarpe.gob.pe Telf.: 429-7630 anexo 249-250
¹ Laboratorio de Biología Reproductiva - DGIRH - aperea@imarpe.gob.pe Telf.: 429-7630 anexo 249-250

INTRODUCCIÓN

Los primeros trabajos sobre aspectos reproductivos de la anchoveta peruana, fueron de EINARSSON *et al.* (1966), quienes, mediante catalogaciones macroscópicas, describieron los períodos importantes de desove. CHIRINOS y ALEGRE (1969) compararon los estados de madurez de la anchoveta en el mar peruano con los obtenidos en el norte de Chile y diferenciaron la maduración por grupos de edades. Hasta la fecha se han venido aplicando diversos métodos para evaluar el proceso reproductivo del recurso más importante de la pesquería peruana. Los métodos indirectos (IGS, catalogaciones macroscópicas) son los que, por su fácil aplicación y bajo costo, han predominado.

Desde 1992 se ha incorporado el análisis histológico de ovarios, constituyendo un método directo muy confiable por los resultados precisos que se obtienen. El ambiente influye sobre el proceso de maduración y desove, ocasionando cambios en la estrategia reproductiva de la anchoveta, basada en las fluctuaciones en la intensidad de desove.

La observación microscópica del estroma ovárico muestra el proceso de maduración de los ovocitos, y también permite identificar los folículos post-ovulatorios que pueden ser visibles hasta tres días después de producido el desove. Así mismo, permite describir las fluctuaciones en el ciclo reproductivo, y es indispensable para estimar las variables reproductivas como la fecundidad parcial y frecuencia de desove, cuyas variaciones a lo largo del año tipifican la intensidad de éste. El conocimiento de los cambios producidos en estas variables ayudarán a comprender el comportamiento reproductivo de esta especie y las respuestas frente a perturbaciones ambientales.

En el presente trabajo se muestran las relaciones entre las diferentes variables reproductivas y cuál ha sido la respuesta de la anchoveta frente a las condiciones desfavorables del ambiente, originadas durante el evento El Niño 1997-1998, y la posterior recuperación de este recurso, desde el punto de vista reproductivo.

MÉTODOS

Para los análisis microscópicos se utilizaron ovarios de individuos adultos de anchoveta (>12 cm), obtenidos de un muestreo aleatorio estratificado por tallas en los principales puertos de la zona norte-centro (3°S a 16°S), de mayo 1992 a abril 2000; así como muestras procedentes de once Cruceros de Evaluación de Recursos Pelágicos realizados por el IMARPE en distintas estaciones desde 1997 hasta el año 2000 (Cruceros 9702-03, 9704, 9709-10, 9803-05, 9808-09, 9811-12, 9902-03, 9906, 9908-08, 9911-12 y 0001-02).

Se efectuaron secciones microscópicas de los ovarios utilizando la técnica de infiltración en parafina (HUMASON 1979) y se observaron al microscopio compuesto. Se calculó la fracción mensual de hembras desovantes, es decir, con folículos post-ovulatorios (Fig. 1) y con ovocitos hidratados (Fig. 2). Así mismo, se estimó la frecuencia de desove y la fecundidad parcial, a partir de los ovarios hidratados colectados en los cruceros de investigación durante los períodos de mayor intensidad de desove de esta especie. Para ello se siguió el método descrito por HUNTER y GOLDBERG (1980) ya aplicado en el Perú para *Engraulis ringens* por SANTANDER *et al.* (1984), GUZMÁN *et al.* (1995), BUITRÓN y PEREA (1996), AYÓN y BUITRÓN (1997), PEREA *et al.* (1998), BUITRÓN y MECKLENBURG (1998); PEREA y BUITRÓN (2000).

Se utilizaron datos de IGS y factor de condición para la anchoveta,

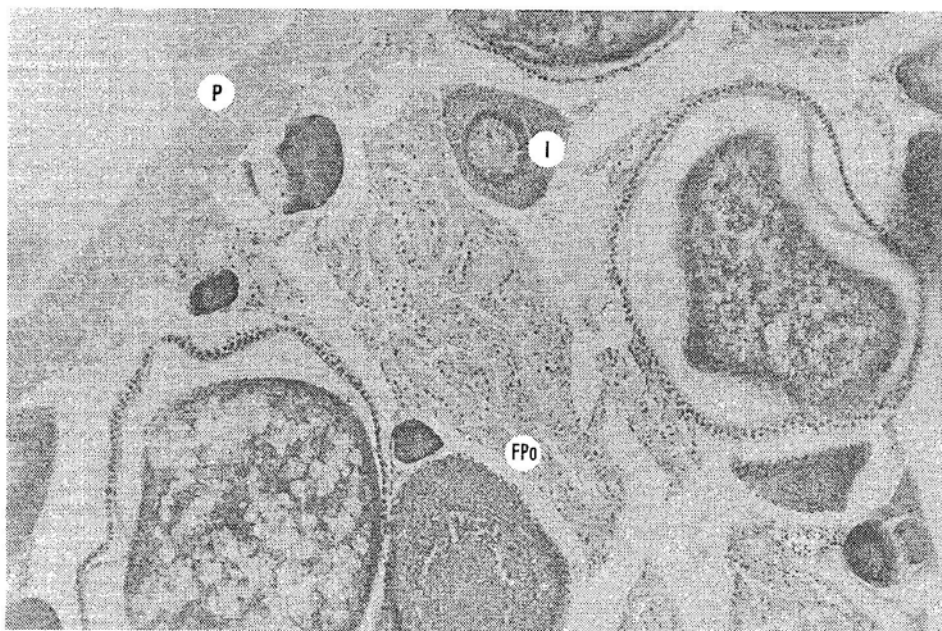


FIGURA 1. Ovario en desove de "anchoveta" (*Engraulis ringens*) (P = Pared del ovario; I = Ovocito inmaduro; FPO = Folículo post-ovulatorio). Aumento: 400X (Foto: Angel Perea).

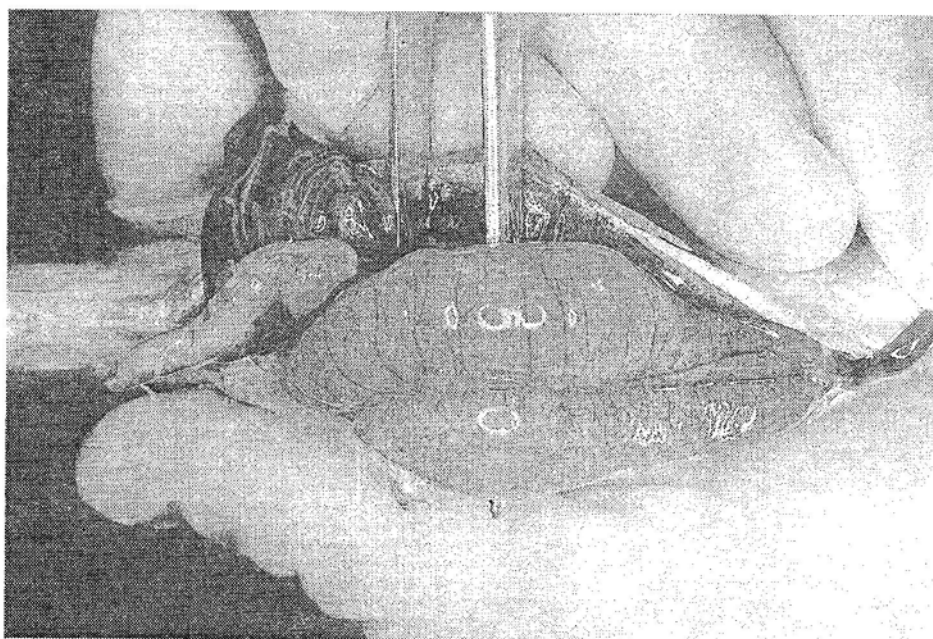


FIGURA 2. Extracción de ovario hidratado de "anchoveta" (*Engraulis ringens*) (Foto: Betsy Buitrón).

proporcionados por el Área de Evaluación de Recursos Pelágicos del IMARPE. Para los promedios mensuales de esos datos se calcularon la fecundidad parcial y la frecuencia de desove. Para los promedios de la fracción de hembras desovantes obtenidos por análisis microscópico, se calcularon los límites de confianza al 95%.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Fluctuaciones en el ciclo reproductivo de la anchoveta

Al relacionar los resultados obtenidos mediante el IGS (método indirecto) del patrón de 5 años (1990-1995) de anchoveta de la zona norte-centro, con los obtenidos por el análisis microscópico de ovarios (método directo), se observó que ambos métodos tuvieron una buena correlación ($r = 0,89$) (Fig. 3). Estas correlaciones corresponden a años considerados como normales.

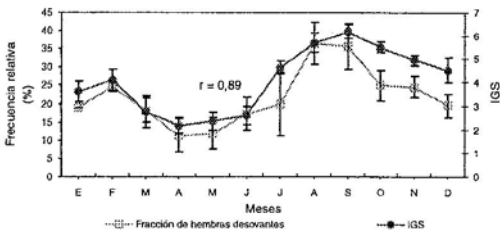


FIGURA 3. Correlación entre la fracción desovante (microscópico) y el IGS de anchoveta.

En períodos con mayores perturbaciones en el ambiente, esta relación disminuyó ($r = 0,67$), como ocurrió durante El Niño 1997-1998, cuando las características del ambiente marino desfavorables para la anchoveta, provocaron cambios en los pesos corporales pudiendo producir interpretaciones erróneas en los valores de IGS y en el grado de bienestar (WOOTON 1990).

Para el manejo sustentable de anchoveta, es fundamental la protección de los períodos de desove mediante vedas reproductivas, las cuales incrementan la posibilidad de asegurar buenos reclutamientos. En este sentido, es indispensable la aplicación y comparación de ambos métodos (directo e indirecto), los cuales otorgarán los argumentos de juicio necesarios para sugerir que se tomen las medidas de manejo adecuadas.

Al analizar los valores promedio del factor de condición obtenidos durante 1990-1995, utilizados para determinar el grado de bienestar de los peces, éste mostró una relación inversa con el patrón 1992-1995 de la fracción de hembras desovantes mediante el análisis microscópico de ovarios, con un coeficiente de correlación de $-0,7$ (Fig. 4). Esta relación inversa entre ambas variables encuentra su explicación en el fuerte gasto energético que representó el evento reproductivo durante los períodos principales de desove (verano e invierno-primavera). La maduración gonadal, que es más frecuente durante los mencionados periodos, es un proceso que involucra la síntesis de vitelogenina y la incorporación paulatina de ésta en el ooplasma de los ovocitos (GURAYA 1986), de manera que la síntesis de esta proteína implica un fuerte gasto energético.

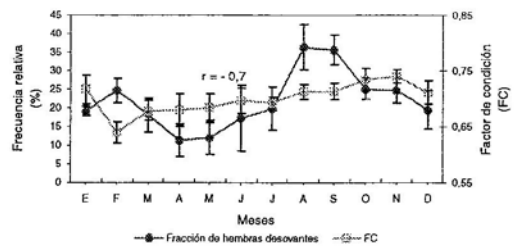


FIGURA 4. Correlación entre la fracción desovante (microscópico) y el factor de condición de anchoveta.

En relación con el ambiente, al analizar la desviación estándar de la temperatura superficial del mar versus la fracción desovante de hembras, se observó claramente una relación inversa ($r = -0,7$) (Fig. 5). La sola relación de la temperatura con la fracción desovante ($r = -0,4$) no es tan clara, como lo es ésta con la desviación estándar de la temperatura. Esta relación muestra que el nivel de desove es bajo cuando el ambiente se encuentra más perturbado, es decir, cuando las desviaciones estándar de la temperatura son altas. Contrariamente, la estación de desove coincide con los valores más bajos de las desviaciones de la temperatura. En este sentido, MUCK (1989) explicó cómo los disturbios provocados en la capa superficial del mar no generan un ambiente propicio para la anchoveta. Igualmente, POTTS y WOOTON (1984) manifestaron que la estrategia de un pez es la de desovar en el momento que su progenie pueda tener las condiciones adecuadas de supervivencia larval.

desfavorables del evento El Niño, básicamente en tres formas:

1. *Con una fracción de hembras desovantes menos intensa.*

En la Fig. 6 se observa que en el invierno-primavera de 1997 la estación de desove se caracterizó por un valor de la fracción de hembras desovantes más bajo que el patrón, pero de mayor duración en comparación a los valores obtenidos por el patrón establecido. De igual manera, durante el verano de 1998 no se produjo la estación de desove en los meses habituales, empezando a madurar extemporáneamente a partir de marzo de 1998.

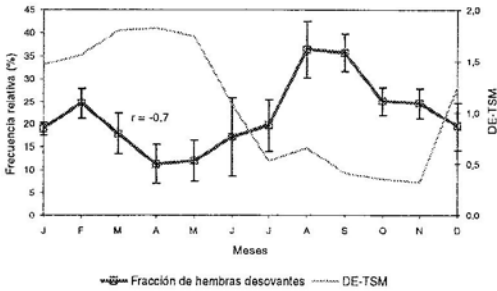


FIGURA 5. Variación de la fracción de hembras en desove de anchoveta y la desviación estándar de la temperatura superficial del mar (DE-TM).

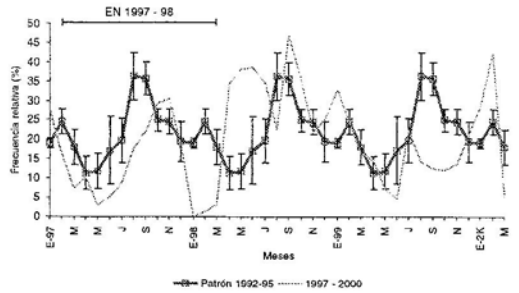


FIGURA 6. Variación de la fracción de hembras desovantes (microscópico) durante y después de El Niño 1997-98.

2. *Con un periodo de desove desfasado en el tiempo.*

La anchoveta peruana en condiciones normales tiene dos estaciones de desove, una principal en invierno y otra secundaria en verano (CHIRINOS y ALEGRE 1969) con un período característico de reposo entre abril y mayo. Al comparar la fracción desovante durante 1997 y 1998 con el patrón de 1992 a 1995, se observa un desfase del período de mayor intensidad de desove, el cual se produce normalmente en agosto y septiembre, y que en 1997 se produjo entre

Ciclo reproductivo de la anchoveta durante El Niño 1997-98

Los resultados muestran que la anchoveta ha respondido a los cambios ambientales

octubre y noviembre (Fig. 6). El desfase observado en el proceso de maduración probablemente se debió a las altas temperaturas del mar observadas durante enero y febrero de 1998 donde se registraron las mayores anomalías térmicas (VÁSQUEZ y TELLO 1999) incrementadas no sólo por la estación del verano, sino por el evento cálido. Durante esta época se observó además, en las evaluaciones de rutina, que una gran parte de la población de anchoveta se encontró con bajos pesos, lo que indicaba que ella invirtió sus energías para sobrevivir antes que en reproducirse.

3. La fecundidad parcial disminuyó drásticamente.

La fecundidad parcial de la anchoveta disminuyó en 53%, de 12.585 ovocitos por tanda de desove en agosto de 1997 a 6.668 ovocitos entre marzo y mayo de 1998 (Fig. 7). Así mismo, la frecuencia de desove disminuyó de 0,071 en agosto de 1997 a 0,06 en marzo-mayo de 1998. La fecundidad estimada durante marzo de 1998 fue la más baja registrada hasta la fecha y que evidencia el impacto de las desfavorables condiciones del ambiente sobre el potencial reproductivo de la anchoveta (Fig. 8).

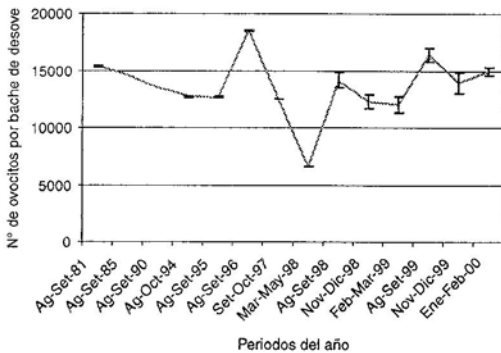


FIGURA 7. Fluctuación de la fecundidad parcial de la anchoveta.

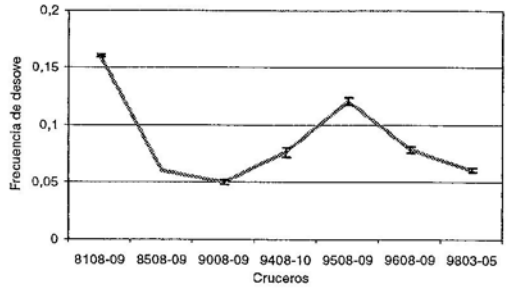


FIGURA 8. Variación temporal de la frecuencia de desove de anchoveta.

La estrategia reproductiva adoptada por la anchoveta ante las circunstancias anómalas de El Niño, probablemente ha sido la de tener un período de desove menos intenso, pero de mayor duración, lo cual le permitiría aumentar la probabilidad de éxito de la supervivencia larval, situación que sería menos factible si, bajo estas condiciones, el desove se diera con mayor intensidad y en un período de tiempo más corto (BUISTRÓN y MECKLENBURG 1998). Esto concuerda con lo mencionado por WOOTTON (1990) quien manifiesta que un pez se reproducirá en el momento del año en que tenderá a maximizar la supervivencia de su progenie, que es explicable dada la alta plasticidad que caracteriza a la anchoveta y que está fuertemente influenciada por los cambios del ambiente (ALHEIT 1989). Por otro lado, la disminución de la frecuencia de desove y la fecundidad en pleno evento El Niño 1982-83 ya ha sido mencionada por ARNTZ y FAHRBACH (1996), quienes afirman que El Niño afecta negativamente al proceso de maduración de la anchoveta al disminuir el número de huevos y larvas por área. De manera análoga, el decremento en ambos parámetros reproductivos también ha sido referido para *Engraulis mordax* durante el Niño 1982-83 (PICQUELLE y STAUFFER 1985).

Creemos que la estrategia reproductiva adoptada por la anchoveta, al no tener la

capacidad y energía suficientes para producir la vitelogénesis de los ovocitos y ante condiciones desfavorables del ambiente para el desarrollo embrionario y supervivencia larval, fue la de disminuir su fecundidad parcial y frecuencia de desove (Fig. 8), pero compensar esta reducción prolongando su periodo reproductivo. La variación de estos parámetros está estrechamente relacionada a factores exógenos (bióticos y abióticos) y endógenos (fisiológicos, genéticos, etc.) (WOOTTON, 1990).

Comportamiento reproductivo de la anchoveta después de El Niño 1997-98

Finalizado el evento El Niño 1997-98, junto a una progresiva normalización de las condiciones ambientales, se observó una normalización del ciclo reproductivo de la anchoveta (Fig. 6) y de la fecundidad (Fig. 7), en comparación a los valores promedio del patrón.

En el invierno de 1998, aunque su nivel y distribución aún no eran considerados normales, el ciclo reproductivo se presentó dentro de lo normal. La anchoveta desovó durante su periodo principal de desove y la fecundidad parcial se incrementó a 14.137 ovocitos por tanda de desove (BUITRÓN y MECKLENBURG 1998) volviendo a estar dentro de su rango usual bajo condiciones ambientales consideradas normales (12.000 - 15.000 ovocitos por tanda de desove).

En el verano de 1999 la fecundidad parcial disminuyó a 12.016 ovocitos por bache de desove. Este valor, a pesar de ser bajo, se encuentra dentro del rango normal de fluctuación de este parámetro reproductivo conocido y fue más alto que los estimados en pleno evento El Niño 1997-98. Su bajo valor con respecto al calculado en el invierno de 1998 se podría deber al momento reproductivo en el que se

encontraba la anchoveta, que correspondía al periodo secundario de desove y no a la estación principal (PEREA y BUITRÓN 2000).

Espacialmente también se observó recuperación de la anchoveta al volver a ubicarse dentro de la zona norte-centro. La productividad biológica con un volumen de plancton latitudinal máximo de 9,84 mL/m³, registrado durante el crucero 9911-12, considerablemente mayor a los obtenidos durante febrero y marzo de 1999 (SÁNCHEZ *et al.* 1999), muestra una evidente normalización en toda esta área, así como por la disminución de las anomalías positivas de la temperatura superficial del mar observada a partir de marzo de 1998 (Subdirección de Oceanografía Física, IMARPE). Este panorama general del ambiente nos permite afirmar que la anchoveta tuvo condiciones favorables para la maduración, lo cual podría haber conllevado a una fecundidad parcial con valores prácticamente normales.

Recientemente, durante el crucero de verano 0001-02, se observó que la fecundidad se ha recuperado totalmente. Este parámetro fue estimado en 14.900 ovocitos por tanda de desove. Es necesario recalcar que la sola estimación de la fecundidad no nos permite cuantificar la magnitud del desove, para lo cual sería necesario estimar los valores de frecuencia de desove y de biomasa desovante. Valores altos de fecundidad, no necesariamente implican un desove intenso si los valores de frecuencia de desove son bajos o si la biomasa desovante es pequeña.

En el cuadro 1 se observan las variaciones de la fecundidad parcial promedio de dos grupos de hembras (< 14,5 cm ≥ 14,5 cm) que muestran las fluctuaciones de la fecundidad ya mencionada tanto en adultos pequeños como grandes.

Cuadro 1. Valores de fecundidad promedio (FP) de anchoveta por grupo de tábala (< 14,5 cm y ≥ 14,5 cm) durante el verano e invierno.

< 14,5 cm			
Verano	FP	Invierno	FP
		1997	9.619
1998	5.620	1998	12.797
1999	10.186	1999	10.819
2000	9.478		
≥ 14,5 cm			
Verano	FP	Invierno	FP
		1997	13.537
1998	9.383	1998	16.350
1999	17.507	1999	17.689
2000	15.794		

Igualmente, la magnitud del desove está ligada al tiempo de duración de este período. Estaciones de desove prolongadas y menos intensas pueden llegar a tener una magnitud similar a la de períodos muy intensos y cortos. Todas estas alternativas forman parte de la estrategia reproductiva de la anchoveta (Fig. 9), la cual ha sido explicada al detalle por BUITRÓN y MECKLENBURG (1998) y PEREA y BUITRÓN (1999).

PERIODO NO NIÑO	PERIODO EL NIÑO 1997-98
Picos de desove: febrero y agosto-setiembre	Picos de desove: octubre noviembre 1997 y abril-junio 1998
Fración de hembras desovantes durante el pico principal de desove: con un máximo en 46,9%	Fración de hembras desovantes durante el pico principal de desove: con un máximo en 29,4%
Fecundidad relativa promedio durante el pico principal de desove: 540 a 720 ovocitos por gramo de peso corporal	Fecundidad relativa: promedio durante el pico principal de desove: 463 ovocitos por gramo de peso corporal
Frecuencia de desove: 0,07 a 0,16	Frecuencia de desove: 0,06

FIGURA 9. Estrategia reproductiva de la anchoveta, *Engraulis ringens*.

CONCLUSIONES

1. La fracción desovante de anchoveta, calculada mediante el análisis microscópico de ovarios, el IGS y el factor de condición, muestran ser herramientas válidas para el estudio del ciclo reproductivo.

2. La desviación estándar de la temperatura superficial del mar y la fracción desovante, calculada mediante el análisis microscópico de ovarios, muestra una buena correlación inversa, lo cual sugiere que sea usada como una variable ambiental en futuros trabajos de modelamiento en reproducción.

3. La estrategia reproductiva que asumió la anchoveta ante el evento El Niño 1997-98 fue disminuir la fracción de hembras desovantes, prolongar la duración de este periodo, y disminuir significativamente los valores de la fecundidad parcial y la frecuencia de desove, recobrándose progresivamente en el tiempo hasta ser tipificados como normales durante 1999 y el 2000.

REFERENCIAS

- ALHEIT, J. 1989. Comparative spawning biology of anchovies, sardines and sprats. Rapp. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 191:7-14.
- ARNTZ, W. y E. FAHRBACH. 1996. El Niño: experimento climático de la naturaleza. Fondo de Cultura Económica. México D.F. 312 pp.
- AYÓN, P. y B. BUITRÓN. 1997. Estimación de la biomasa desovante del stock norte centro de la anchoveta por el método de producción de huevos durante el invierno 1996. Inf. Inst. Mar Perú 123:13-19.
- BUITRÓN, B. y A. PEREA. 1996. Frecuencia de desove de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* en agosto y setiembre 1995. Inf. Inst. Mar Perú 119:27-33.
- BUITRÓN, B. y E. MECKLENBURG. 1998. Estado reproductivo de la anchoveta peruana, *Engraulis ringens*, la sardina *Sardinops sagax sagax* y la caballa *Scomber japonicus peruanus* durante el crucero BIC Humboldt 9808-09. Inf. Inst. Mar Perú 141:30-33.

- EINARSSON, H.; L. FLORES y J. MIÑANO. 1966. El ciclo de madurez de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens* J.) 1er Sem. Latinoam. O. Pacífico Oriental. UNMSM Lima: 128-139.
- CHIRINOS, A. y B. ALEGRE. 1969. La madurez sexual de la anchoveta (*Engraulis ringens* J.) en los periodos reproductivos 1961-1968. Bol. Inst. Mar Perú 2(3):112-125.
- FULTON, T. W. 1911. On the comparative fecundity of sea fish. Rep. Fish. Bd. Sest. 9. Part III: 243-268.
- GURAYA, S. S. 1986. The cell and molecular biology of fish oogenesis. Monographs in developmental Biology. H. W. Sauer Editor. Karger. 223 pp.
- GUZMÁN, S.; P. AYÓN y L. PIZARRO. 1995. Biomasa desovante de la anchoveta y condiciones oceanográficas. Crucero 9408-10, BIC SNP-1 y bolicheras. Inf. Inst. Mar Perú 115, 115 pp.
- HUMASON, G. L. 1979. Animal tissue techniques. Fourth edition. W. H. Freeman Co. San Francisco. 661 pp.
- HUNTER, J. and S. GOLDBERG. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull. U.S. 77:641-652.
- MUCK, P. 1989. Relationships between anchoveta spawning strategies and the spatial variability of sea surface temperature off Perú. p. 168-173. En: PAULY, MUCK, MENDO Y TSUKAYAMA (eds). The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18. 438 pp.
- PEREA, A.; B. BUITRÓN y E. MECKLENBURG. 1998. Estado reproductivo, fecundidad parcial y frecuencia de desove de la anchoveta peruana a inicios de otoño 1998. Crucero BIC Humboldt 9803-05 de Tumbes a Tacna. Inf. Inst. Mar Perú 135: 147-152.
- PEREA, M. y B. BUITRÓN. 1999. Condición reproductiva de *Engraulis ringens* y *Vinciguerria lucetta pacifici* en el mar peruano durante la primavera 1998. Inf. Inst. Mar Perú. 146: 60-65.
- PEREA, M. y B. BUITRÓN. 2000. Fecundidad parcial de la anchoveta *Engraulis ringens* durante el Invierno de 1999. Inf. Inst. Mar Perú 154: 42-46.
- PICQUELLE, S. y G. STAUFFER. 1985. Parameter estimation for an egg production method of northern anchovy biomass assessment. En: LASKER (ed.). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*, NOAA Technical Report NMFS 36: 7-15.
- POTTS, G. W. y WOOTON, R. 1984. Fish Reproduction: Strategies and tactics. Academic Press. First edition. London. 385 pp.
- SÁNCHEZ, S.; F. CHANG y C. FERNÁNDEZ. Características del fitoplancton de primavera durante el crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 9911-12. Informe Interno Area de Producción Primaria. DOB. DGIO. IMARPE.
- SANTANDER, H.; J. ALHEIT y P. SMITH. 1984. Estimación de la biomasa desovante de anchoveta peruana *Engraulis ringens* en 1981 por aplicación del Método de Producción de Huevos. Bol. Inst. Mar Perú 8 (6):213-250.
- SUBDIRECCIÓN DE OCEANOGRAFÍA FÍSICA. DGIO. IMARPE. 1998-1999. Informes internos.
- VÁSQUEZ, L. y E. TELLO. 1998. Condiciones oceanográficas durante el Crucero BIC Humboldt 9803-05 de evaluación hidroacústicas de recursos pelágicos desde Tumbes a Tacna. Inf. Inst. Mar Perú 135:20-33.
- WINGERT, R. C. 1975. Comparative reproductive cycles and growth histories of two species of *Xiphister* (Pisces: Stichaeidae) from San Simeon California. Thesis Master of Arts. Calif. State. Univ. Fullerton. 91 pp.
- WOOTON, R. 1990. Ecology of teleost fishes. Fish and fisheries series 1. Chapman and Hall Eds. First edition. London. 404 pp.