

ESCALA Y TALLA DE MADUREZ GONADAL DE *Paralonchurus peruanus* "SUCO" (Steindachner, 1875) COMO BASE PARA REGULAR SU SOSTENIBILIDAD

SCALE AND SIZE OF GONADAL MATURITY OF *Paralonchurus peruanus* (Steindachner, 1875) AS A BASIS FOR REGULATING ITS SUSTAINABILITY

Jacinto Paredes Paredes¹
Betsy Buitrón Díaz¹

Kevin D. Chalan-Santillan²
Dennis Atoche-Suclupe¹

Ángel Perea³
Zoila Culquichicón²

RESUMEN

PAREDES J, CHALAN-SANTILLAN K, PEREA A, BUITRÓN B, ATOCHE-SUCLUPE D, CULQUICHICÓN Z. 2021. Escala y talla de madurez gonadal de *Paralonchurus peruanus* "suco" (Steindachner, 1875) como base para regular su sostenibilidad. *Inf Inst Mar Perú*. 48(3): 461-477.- El objetivo del artículo es que la escala y talla de madurez gonadal sirvan de base para plantear medidas de regulación que contribuyan a la sostenibilidad de *Paralonchurus peruanus* "suco". Se elaboró la escala y la talla de madurez gonadal de este recurso en la región La Libertad, Perú, en 2017. Se analizó 2.676 individuos de suco. Las muestras de tejido gonadal fueron procesadas histológicamente mediante el método de infiltración en parafina y coloreadas con hematoxilina-eosina contrastante para ser analizadas en cuanto a la conformación del parénquima gonadal y las células sexuales masculinas y femeninas. Se describieron las características macroscópicas y microscópicas de cada fase de madurez de las gónadas. La escala de madurez gonadal validada constó de seis fases para hembras y machos: virginal (0), en reposo (I), en maduración (II), maduro (III), desovante/expulsante (IV) y recuperación/postexpulsante (V). Se calculó la talla de madurez gonadal para hembras en 22,6 cm y para machos en 20,7 cm. Se recomienda aplicar esta escala de madurez gonadal de *P. peruanus* en el seguimiento de pesquerías para afinar las estimaciones de los indicadores reproductivos.

PALABRAS CLAVE: *Paralonchurus peruanus*, madurez gonadal, talla de madurez gonadal, La Libertad (Perú)

ABSTRACT

PAREDES J, CHALAN-SANTILLAN K, PEREA A, BUITRÓN B, ATOCHE-SUCLUPE D, CULQUICHICÓN Z. 2021. Scale and size of gonadal maturity of *Paralonchurus peruanus* (Steindachner, 1875) as a basis for regulating its sustainability. *Inf Inst Mar Peru*. 48(3): 461-477.- In 2017, we elaborated the scale and size of gonadal maturity of *Paralonchurus peruanus* "Peruvian banded croaker" in La Libertad Region. To do so, a total of 2,676 individuals were analyzed. This work aims to use such scale and sizes for proposing regulatory measures. Gonadal tissue samples were histologically processed through the paraffin infiltration method and stained with hematoxylin-eosin. The development of the gonadal parenchyma and the male and female sex cells were studied. Macroscopic and microscopic characteristics of each maturity stage were described. The validated gonadal maturity scale was formed by six stages: virginal (0), resting (I), maturing (II), mature (III), spawning/expelling (IV), and recovering/post-expelling (V). The gonadal maturity size for females was 22.6 cm, while males recorded 20.7 cm. We strongly suggest applying this gonadal maturity scale for *P. peruanus* in fisheries monitoring to improve estimates of reproductive indicators.

KEYWORDS: *Paralonchurus peruanus*, gonadal maturity, gonadal maturity size, La Libertad (Peru)

1. INTRODUCCIÓN

Paralonchurus peruanus "suco" pertenece a familia Sciaenidae y vive en aguas cálidas y templadas sobre fondos costeros arenosos, arena fangosos y estuarios (CHIRICHIGNO y CORNEJO, 2001). Además, es relativamente costero y habita desde Puerto Pizarro (Perú) hasta Arica (Chile) en amplias playas y es más abundante en el norte y centro del litoral peruano (TORRES, 2000). *P. peruanus* es carnívoro y el ítem alimentario de

mayor preferencia son poliquetos (PÉREZ *et al.*, 2020). Los mayores registros de desembarques se dan en marzo y junio (BRINGAS *et al.*, 2014).

La pesca artesanal de *P. peruanus* "suco" tiene un importante impacto en la economía de los pescadores en los diferentes puertos de La Libertad, ya que es uno de los principales recursos extraídos (IMARPE, 2016), por ende, es importante promover su pesca sostenible. A pesar de ello, existen pocas investigaciones

1 IMARPE, Laboratorio Costero de Huanchaco, jparedes@imarpe.gob.pe

2 Universidad Nacional de Trujillo - UNT

3 IMARPE, Laboratorio Costero de Chimbote

sobre la biología y reproducción de esta especie. Considerando que para el estudio de los aspectos reproductivos de cualquier especie se debe contar con una escala de la talla de madurez gonadal y que la actual política pesquera permite fijar periodos y volúmenes de extracción en función de la biomasa para garantizar su explotación (INEI, 2019) el objetivo del presente artículo es servir de base para plantear medidas que regulen la sostenibilidad de este recurso.

Desde inicios del siglo XXI, el Perú encara una disminución de recursos hidrobiológicos, que impulsó la promulgación del reglamento de ordenamiento pesquero con el propósito de restablecer los recursos en el mediano plazo y su explotación sostenible. Para ello, se creó una comisión técnica, cuya competencia es fomentar la adopción de medidas que permitan alinear la actividad pesquera con soporte en estudios técnicos biológicos que tomen en cuenta los factores socioeconómicos. También se considera relevante la pesquería de menor escala o artesanal, que usualmente se ubica en la zona litoral costera para abastecer el mercado de consumo humano directo fresco, lo que incide directamente en la economía social del país (FAO, 2010).

El estudio del ciclo reproductivo, talla de madurez gonadal, zona, época y edad de desove de los recursos pesqueros es importante para el

conocimiento de su biología reproductiva, que puede ser aplicada en modelos de evaluación pesquera para un óptimo manejo de los recursos (MOREIRA & CLISTENES, 2011).

El método más utilizado para la determinación de la condición reproductiva es a través de la catalogación de las fases de madurez con el uso de una escala basada en la morfología gonadal externa y el examen visual de las gónadas, en el que se aplican criterios macroscópicos. Si bien esta metodología permite analizar un gran número de individuos con relativamente poco esfuerzo (ÁNGELES y MENDO, 2005), no permite identificar con certeza algunas fases de madurez, como el desove (hembras) y la expulsión (machos) (HUNTER & MACIEWICZ, 2003). Por ello, desarrollar una escala de madurez gonadal validada histológicamente para este recurso es importante a fin de incrementar la certidumbre al momento de la catalogación y es lo que se propone en este trabajo.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Se recolectaron 2.676 individuos de *P. peruanus* proveniente de la pesca artesanal en los principales desembarcaderos de la Región La Libertad. El material biológico fue recolectado mensualmente entre enero y diciembre del 2017 en los puertos de Pacasmayo, Malabrigo, Huanchaco, Salaverry, caleta Puerto Morín (Fig. 1).

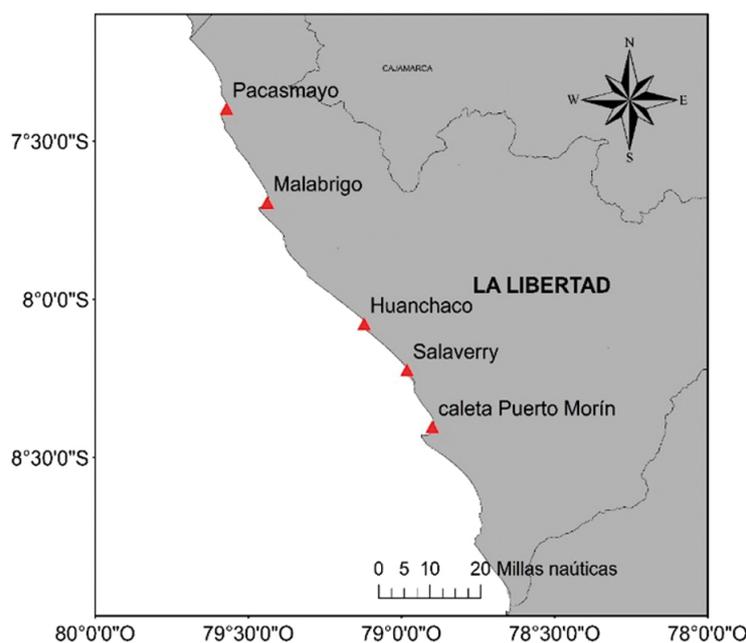


Figura 1.- Mapa de los puertos de desembarque de *Paralonchurus peruanus* "suco" en la Región La Libertad

Escala de madurez gonadal

Las gónadas fueron procesadas histológicamente con el método de infiltración con parafina (HUMASON, 1979) descrito en BUITRÓN *et al.* (2011) y coloreadas con hematoxilina-eosina (H-E) (LYNCH *et al.*, 1972). La observación de las láminas se realizó con la ayuda de un microscopio, se registraron fotografías y se describieron las estructuras y células del tejido gonadal de hembras y machos. El análisis de los cortes histológicos se llevó a cabo en el Laboratorio de Biología Reproductiva de la sede del IMARPE en Huanchaco. Los datos obtenidos de los muestreos mensuales se procesaron en la hoja de cálculo de Microsoft Excel.

Para determinar la escala de madurez gonadal, se tomaron fotografías y se describió cada fase de madurez, cuyas características macroscópicas fueron comparadas con las de cada fase de madurez gonadal a nivel microscópico, tanto en hembras como en machos. Los criterios macroscópicos (Tabla 1) y microscópicos (Tabla 2) utilizados para la clasificación de las fases

de maduración gonadal se basaron en las características visuales (BUIRÓN *et al.*, 1998; MONTOYA *et al.*, 2006; BUIRÓN *et al.*, 2015a; SÁNCHEZ *et al.*, 2013).

Se identificaron las etapas de la espermatogénesis y ovogénesis del desarrollo gonadal de *P. peruanus* "suco". Se describió cada fase de madurez gonadal para establecer la escala de madurez gonadal (ROBERT *et al.*, 2000; BUIRÓN *et al.*, 2011; BUIRÓN *et al.*, 2015b).

Talla de madurez gonadal

Para determinar la talla de madurez gonadal se utilizó el protocolo propuesto por BUIRÓN *et al.*, (2011) y la base de datos de los muestreos biológicos del recurso correspondientes a los años 2015 al 2017. Las gónadas fueron catalogadas de acuerdo con la escala de JOHANSEN (1924) y agrupadas como reproductivamente inactivas las fases 1 y 2 y, como reproductivamente activas las fases 3, 4, 5, 6 y 7. Para el cálculo del L_{50} se utilizó el paquete sizeMat (TORREJÓN-MAGALLANES, 2020) del programa R (R CORE TEAM, 2020).

Tabla 1.- Características macroscópicas consideradas para la clasificación de las fases de madurez gonadal de *Paralonchurus peruanus* "suco" en la Región La Libertad entre enero y diciembre del 2017

Criterio	Descripción macroscópica
Tamaño	Mientras la gónada se desarrolla y tiene un mayor grado de madurez, el tamaño aumenta.
Color	El color y la tonalidad de las gónadas cambian según el grado de madurez desde traslúcidas hasta naranja oscuras o rojizas.
Vascularización	Mientras mayor sea el desarrollo gonadal, la vascularización se incrementa. En individuos virginales es escasa o nula; mientras que en individuos maduros es pronunciada y visible en las hembras.
Consistencia	En individuos en desove y en recuperación, las gónadas son flácidas; mientras que en los individuos maduros son firmes.
Zonas sanguinolentas	Se incrementan con la maduración y su presencia es máxima en la fase IV, luego del desove o expulsión.

Tabla 2.- Características microscópicas para la clasificación de las fases de madurez gonadal de *Paralonchurus peruanus* "suco" en la región La Libertad entre enero y diciembre del 2017

Criterio	Descripción microscópica
Tipos de gametos sexuales y estructuras celulares	Se identificaron los tipos de células, desde ovogonias hasta ovocitos atrésicos, así como folículos postovulatorios; en machos, desde espermatogonias hasta espermatozoides.
Tamaño y orden de trabéculas	Cuando un individuo empieza a desarrollarse, éstas son ordenadas y al finalizar, muestran desorden.
Luz del lumen	En inmaduros es visible y conforme van madurando se evidencia fácilmente.
Franjas eosinófilas en machos	Estructuras en forma de filamentos ordenados. Se aprecian claramente en las fases III y IV.
Restos celulares	Son residuos celulares o tejido conectivo que ocupan espacios luego de la expulsión y desove de los ejemplares.
Pared de la gónada	Es la cubierta de la estructura del ovario y del testículo. En individuos que aún no desovan o virginales, se caracteriza por ser muy delgada y sin ningún tipo de alteración, mientras que en individuos que ya desovaron, esta es más gruesa.

3. RESULTADOS

DESCRIPCIÓN DE LAS ESTRUCTURAS Y LAS CARACTERÍSTICAS DE LAS CÉLULAS EN LAS GÓNADAS

Hembras

A continuación, se describen las estructuras y las características de los tipos de ovocitos dentro de la gónada de suco.

Pared del ovario (PO): puede variar de espesor; si el individuo es virginal, la pared es muy delgada y si el individuo presentó al menos un desove, la pared presenta un engrosamiento (Fig. 2-A).

Ovognias (OG): presentan un tamaño promedio de 56 µm. Tienen forma irregular con un núcleo que abarca casi el 50% del citoplasma. Una tinción con basófilos permitió observar todas las fases de madurez gonadal (Fig. 2-B).

Ovocitos inmaduros (OI): tienen un diámetro promedio de 133 µm, carecen de vitelo, son

esféricos e irregulares y tienen un núcleo voluminoso con poco citoplasma. Se tiñen densamente con hematoxilina (basófilos). Aunque se presentan en las gónadas de diversas fases de madurez, son característicos de individuos virginales y en reposo (Fig. 2-C).

Ovocitos previtelogenados (OPV): son de mayor tamaño que el ovocito inmaduro, tienen un diámetro promedio de 166 µm y su núcleo es ovalado, se encuentran en las primeras etapas de presencia de vitelo producto de la síntesis de vitelogenina, la cual es una proteína producida en el hígado, que es incorporada en los ovocitos (SARASQUETE *et al.*, 2002) y se extiende internamente hasta casi alcanzar la zona perinuclear (Fig. 2-D).

Ovocitos vitelogenados (OV): son de mayor tamaño que los ovocitos previtelogenados, tienen un diámetro promedio de 235 µm y menos afinidad a la hematoxilina. Contienen gránulos de vitelo en toda la zona entre la periferia y la zona perinuclear del ovocito y tienen una tinción eosinofílica, dependiendo del grado de madurez (Fig. 2-E).

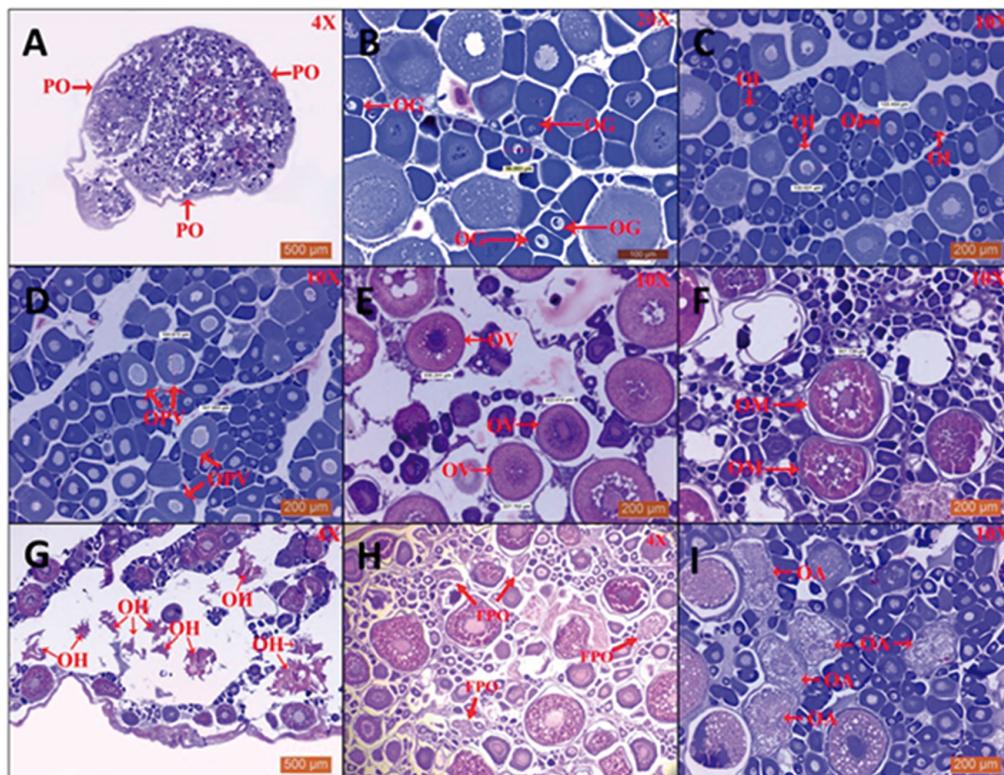


Figura 2.- Microfotografías de la gónada de hembras de *P. peruanus*. A: señala la pared del ovario (PO), B: ovognias (OG), C: ovocitos inmaduros (OI), D: ovocitos previtelogenados (OPV), E: ovocitos vitelogenados (OV), F: ovocitos maduros (OM), G: ovocitos hidratados (OH), H: folículos postovulatorios (FPO), I: ovocitos atrésicos (OA)

Ovocitos maduros (OM): son de mayor tamaño que los ovocitos vitelogenados. Tienen un diámetro de 307 μm , contienen mucho vitelo y un núcleo definido y grande. Son más eosinófilos que las células anteriormente descritas (Fig. 2-F).

Ovocitos hidratados (OI): tienen mayor volumen que los otros tipos de ovocitos, debido a que representan el máximo grado de maduración. Tienen una forma irregular y asimétrica. Los gránulos de vitelo están fusionados entre sí y tienen alta afinidad a la eosina (Fig. 2-G).

Folículos postovulatorios (FPO): están formados por una capa folicular de forma irregular o convoluta, cuyo lumen y tamaño disminuyen mientras más tiempo transcurra del desove. Presentan una afinidad a la hematoxilina (basófilos) (Fig. 2-H).

Ovocitos atrésicos (OA): se encuentran en proceso de reabsorción, la membrana celular está total o parcialmente degradada por efecto de la actividad enzimática (Fig. 2-I).

Machos

A continuación, se describen las estructuras y las características de los tipos de gametos dentro del testículo de suco.

Pared testicular (PT): esta encierra la estructura del testículo. Los individuos virginales se caracterizan por tener la pared muy delgada y sin ningún tipo de alteración; mientras que en los individuos que ya expulsaron espermatozoides, esta pared es más gruesa (Fig. 3).

Túbulo seminífero (TS): son pequeños túbulos que se encuentran en los testículos, rodean a todos los tipos de gametos masculinos y solo se pueden observar a través de un corte histológico.

Túbulo de colección común (TCC): se encuentra en el centro de los lóbulos testiculares, se encarga de almacenar los espermatozoides para expulsarlos y dependiendo del grado de llenura indican la fase de madurez gonadal.

Espermatogonias (EG): son las células germinales de mayor tamaño en el testículo, presentan coloración eosinófila y tienen forma entre ovalada y redonda con un citoplasma translúcido. Estas células se encuentran en mayor cantidad en individuos virginales e inmaduros. Se localizan en el borde del túbulo seminífero (Fig. 3).

Espermatocitos (EC): estas células proceden de las espermatogonias, tienen menor tamaño, forma redonda y presentan coloración basófila, el citoplasma es escaso por presentar un núcleo que ocupa la mayor parte de la célula (Fig. 3).

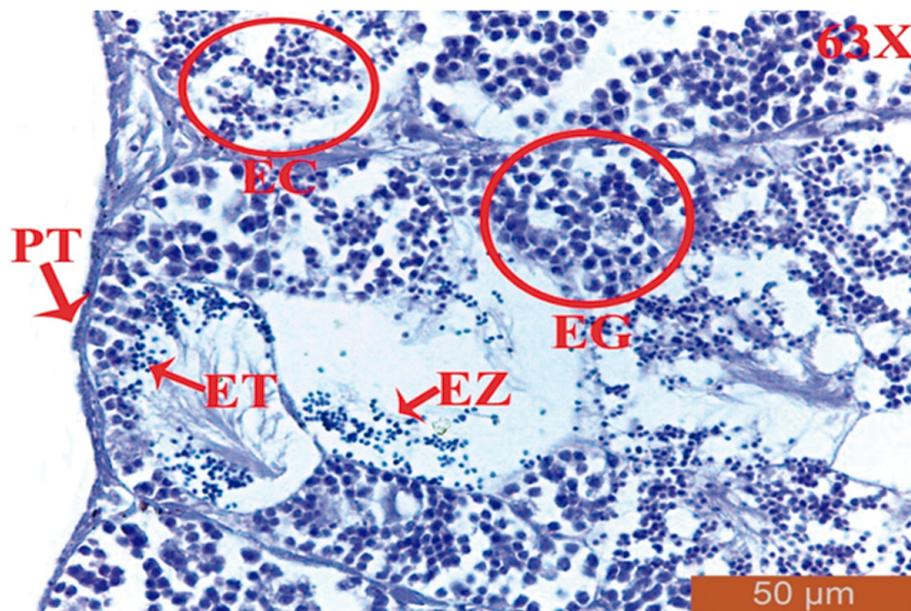


Figura 3.- Microfotografía del testículo de *P. peruanus*. La pared testicular (PT), espermatogonias (EG), espermatocitos (EC), espermátides (ET) y espermatozoides (EZ)

Espermátides (ET): estas células resultan de la división de los espermatocitos, tienen menor tamaño, forma ovalada, aparece el flagelo y presentan coloración basófila (Fig. 3).

Espermatozoides (EZ): son el producto final de la espermatogénesis, son las células más pequeñas, presentan un flagelo eosinófilo y se encuentran en la luz del lumen, que es el centro del túbulo seminífero, y también en el centro del túbulo de recolección común. Son más basófilos que los espermatocitos (Fig. 3).

ESCALA DE MADUREZ GONADAL VALIDADA

Según las características macroscópicas y microscópicas analizadas, la escala de madurez gonadal validada está conformada por seis fases para ambos sexos.

Hembras

Virginal (fase 0)

Características macroscópicas: los ovarios son reproductivamente inactivos. Se caracterizan por ser pequeños, flácidos, translúcidos y delgados con una coloración anaranjada clara. Tienen escasa vascularización y la pared del ovario es lisa al tacto. No se observan ovocitos a simple vista. Son propios de individuos juveniles (Fig. 4-A).

Características microscópicas: presentan ovogonias, ovocitos inmaduros y previtelogenados dis-

tribuidos ordenadamente dentro de las lamelas. La pared del ovario es delgada y sin alteraciones. Las células presentan un núcleo grande y escaso citoplasma (Fig. 4-B).

Reposo (fase I)

Características macroscópicas: en esta fase, los ejemplares desovaron al menos una vez y, corresponden a individuos adultos. Los ovarios son translúcidos, la coloración va desde anaranjado claro hasta anaranjado rojizo. Presentan textura gruesa, lisa y poco turgente, el desarrollo vascular externo es marcado por la maduración de los ovarios (Fig. 5-A).

Características microscópicas: la pared del ovario es gruesa debido a que ha tenido por lo menos un proceso de maduración previo. Los ovarios presentan vasos sanguíneos desarrollados y abundante tejido conectivo, que permiten la identificación de esta fase. Tienen abundantes ovocitos inmaduros y previtelogenados distribuidos de manera desordenada (Fig. 5-B).

En maduración (fase II)

Características macroscópicas: en esta fase, las gónadas presentan coloración anaranjado oscuro, son de mayor tamaño que los virginales y tienen vascularización superficial notoria. Los ovarios son delgados, flácidos y con poca transparencia. Se pueden observar ovocitos a simple vista (Fig. 6-A).

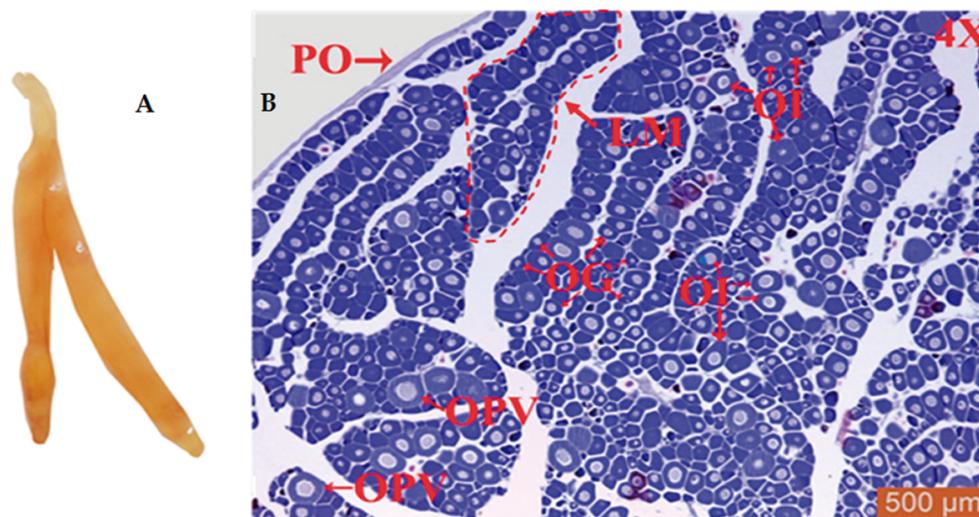


Figura 4.- Fotografía macroscópica (A) y micrografía (B) de ovario virginal (fase 0) de *P. peruanus*. Ovogonia (OG), ovocito inmaduro (OI), ovocito previtelogenado (OPV), pared del ovario (PO), lamela (LM)

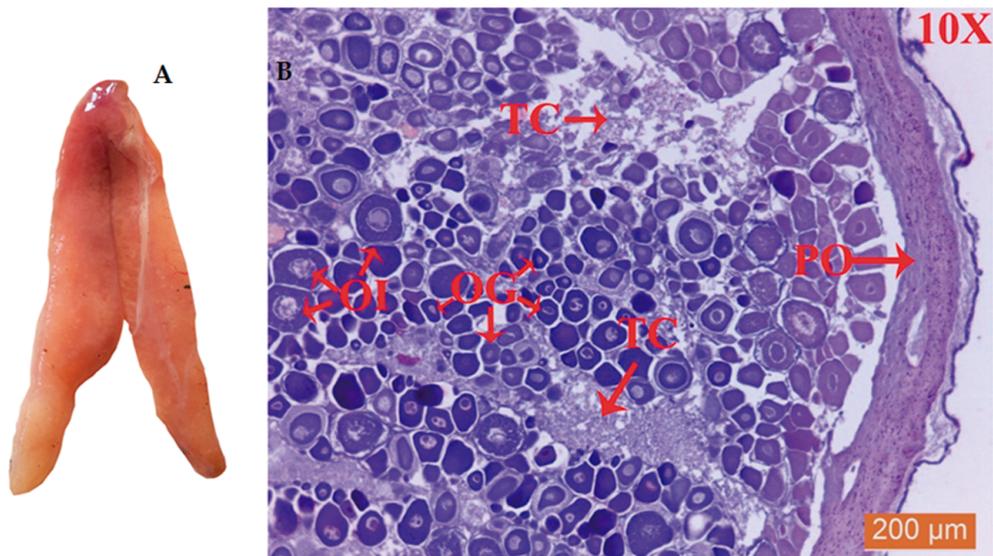


Figura 5.- Fotografía macroscópica (A) y micrografía (B) de ovario en reposo (fase I) de *P. peruanus*. Ovogonia (OG), ovocito inmaduro (OI), pared del ovario (PO), tejido conectivo (TC)

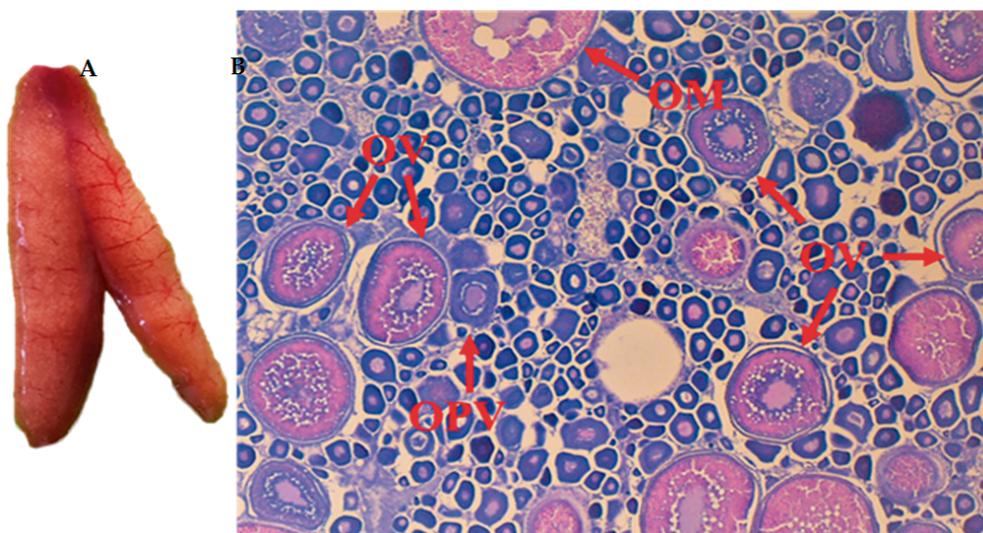


Figura 6.- Fotografía macroscópica (A) y micrografía (B) de ovario en maduración (fase II) de *P. peruanus*. Ovocito previtelogenado (OPV), ovocito vitelogenado (OV) y ovocito maduro (OM)

Características microscópicas: la pared del ovario es más gruesa. Los ovarios presentan tres tipos de ovocitos: inmaduros, previtelogenados y vitelogenados en mayor cantidad. La coloración de todo el ovario es más eosinófila debido a la acidofilia de los gránulos de vitelo (Fig. 6-B).

Maduro (fase III)

Características macroscópicas: presentan coloración que va desde anaranjado claro hasta anaranjado rojizo, con vascularización pronunciada por aumento de la irrigación

sanguínea. Los ovarios son firmes, de mayor volumen y tamaño que en la fase anterior. Al tacto, la pared del ovario es gruesa y se pueden observar claramente los ovocitos maduros (Fig. 7-A).

Características microscópicas: presentan cuatro tipos de ovocitos, inmaduros, previtelogenados, vitelogenados y maduros, estos últimos en mayor cantidad y volumen, y son los que caracterizan esta fase. La pared del ovario aumenta su espesor debido al desarrollo del ovario (Fig. 7-B).

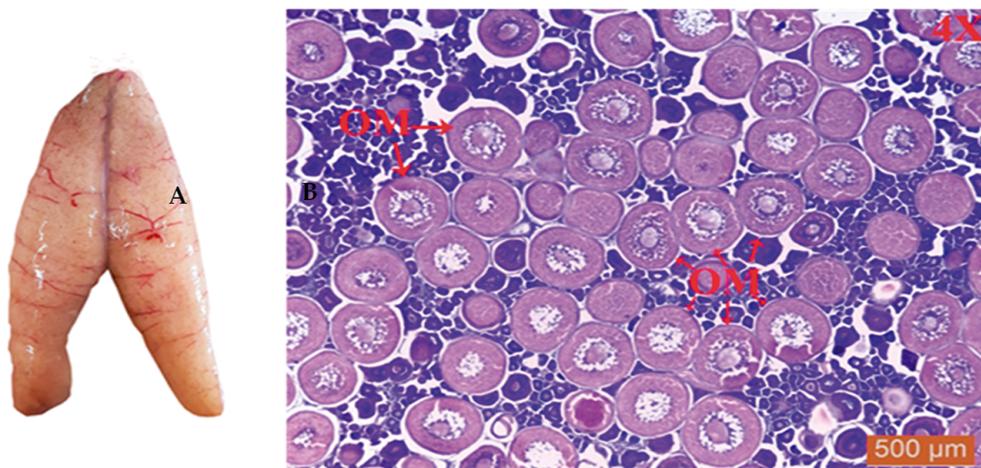


Figura 7.- Fotografía macroscópica (A) y micrografía (B) de ovario maduro (fase III) de *P. peruanus*. Ovocito maduro (OM)

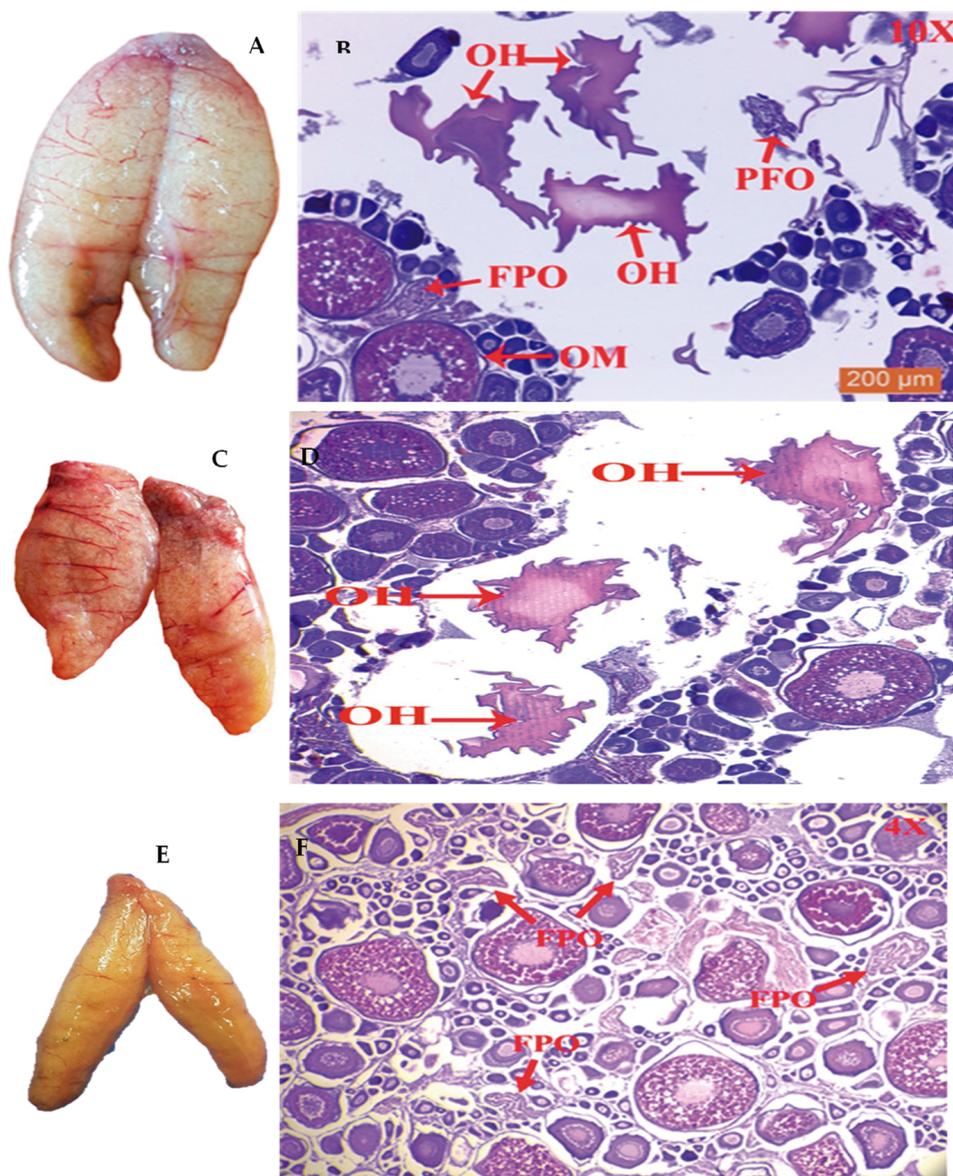


Figura 8.- Fotografía macroscópica (A, C, E) y micrografía (B, D, F) de ovario desovante (fase IV) de *P. peruanus*. Ovocito hidratado (OH) y folículo postovulatorio (FPO)

Desovante (fase IV)

Características macroscópicas: los ovarios pueden ser compactos si están en el inicio del desove o flácidos si se encuentran en pleno proceso de desove. Presentan una coloración desde anaranjado pálido hasta anaranjado intenso. Si se encuentran en la etapa de hidratación, previa al desove, son los más grandes en tamaño y volumen, y ocupan gran parte de la cavidad abdominal; la vascularización es muy pronunciada. La pared del ovario es muy frágil (Fig. 8-A, C, E).

Características microscópicas: la pared de un ovario hidratado es delgada; sin embargo, luego de producido el desove se nota engrosada. Presentan ovocitos inmaduros, previtelogenados, vitelogenados, maduros, hidratados o folículos postovulatorios; estas dos últimas son las principales estructuras que caracterizan esta fase (Fig. 8-B, D, F).

Recuperación (fase V)

Características macroscópicas: los ovarios tienen un gran parecido a los que se encuentran en reposo; sin embargo, esta fase se diferencia por la coloración, que varía de rojo vino hasta rojizo oscuro, con zonas sanguinolentas por el desove. Son flácidos, sin turgencia y se pueden visualizar ovocitos atrésicos como puntos amarillos pequeños en el ovario (Fig. 9-A).

Características microscópicas: presentan ovocitos atrésicos característicos de esta fase

y están presente en más del 50% del ovario. Además, se observan los otros tipos de ovocitos en este tipo de ovario (Fig. 9-B).

Machos

Virginal (fase 0)

Características macroscópicas: los testículos tienen una coloración anaranjada rojiza, de pequeño tamaño, delgados, aplanados, traslúcidos y flácidos al tacto. No hay presencia de vascularización a simple vista (Fig. 10-A).

Características microscópicas: las células características de esta fase son las espermatogonias o espermatoцитos, los primeros son los más grandes con una coloración eosinófila; mientras que los otros son más pequeños con una coloración basófila. Estos dos se encuentran adheridos en la pared de los túbulos seminíferos, los cuales son ordenados; mientras que el túbulo de recolección común se encuentra vacío con bastante tejido conectivo a su alrededor. La pared testicular es delgada y no engrosada (Fig. 10-B).

Reposo (fase I)

Características macroscópicas: esta fase corresponde a los ejemplares que tuvieron al menos una maduración previa. Los testículos son delgados, alargados y de color rojizo, con secciones sanguinolentas. La pared de la gónada es gruesa y poco turgente (Fig. 11-A).

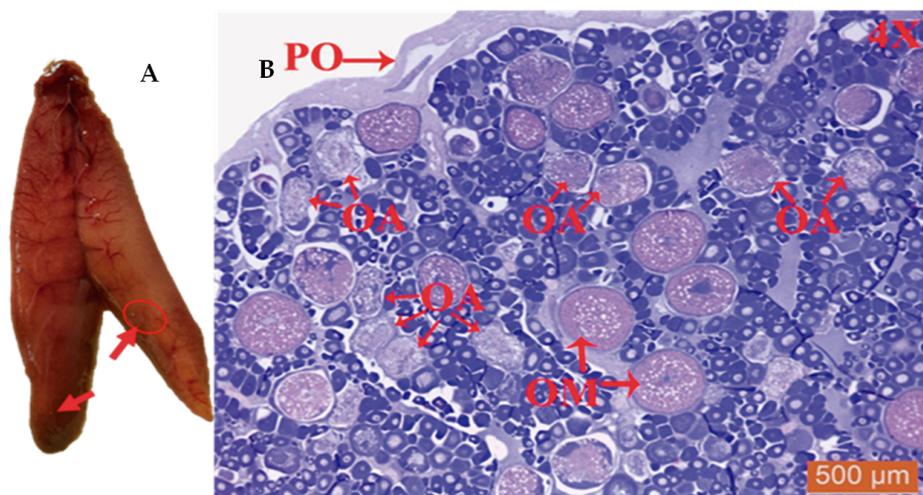


Figura 9.- Fotografía macroscópica (A) y micrografía (B) de ovario en recuperación (fase V) de *P. peruanus*. Ovocito maduro (OM), ovocito atrésico (OA), pared del ovario (PO)

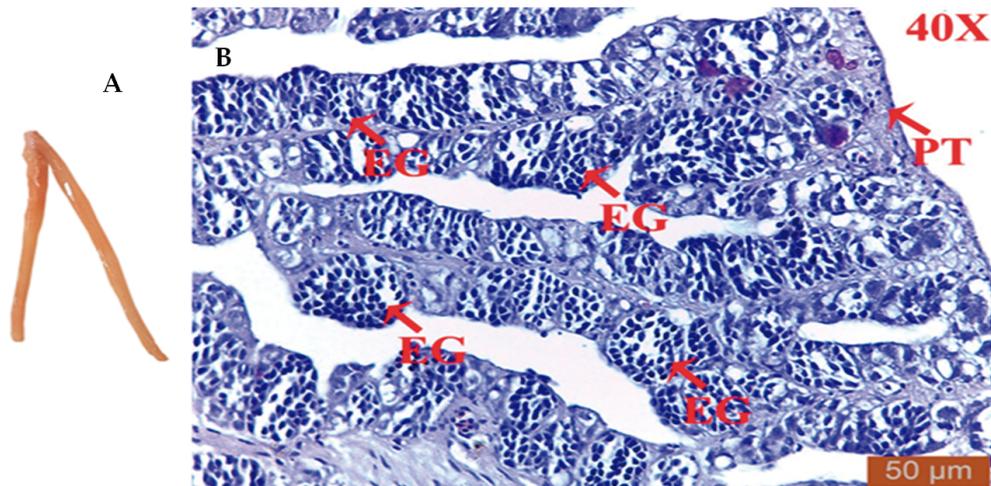


Figura 10.- Fotografía macroscópica (A) y micrografía (BF) de testículo virginal (fase 0) de *P. peruanus*. Espermatogonias (EG), pared testicular (PT)

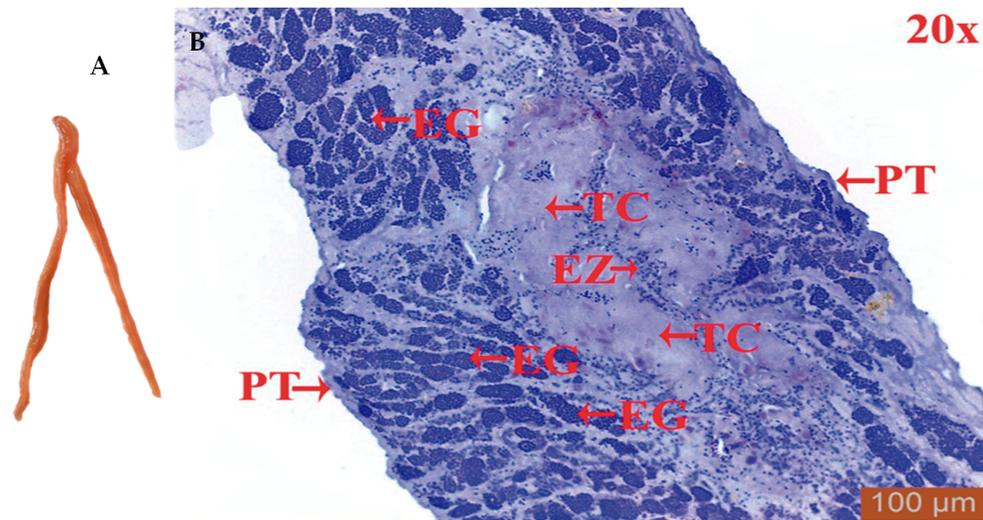


Figura 11.- Fotografía macroscópica (A) y micrografía (B) de testículo en reposo (fase I) de *P. peruanus*. Espermatogonias (EG), espermatozoide (EZ), pared testicular (PT), tejido conectivo (TC)

Características microscópicas: se observa la presencia de espermatogonias que rellenan el interior de cada túbulo seminífero, restos de espermatocitos y tejido conectivo desarrollado en los túbulos. El túbulo de recolección común se encuentra con abundante tejido conectivo y escasa o nula presencia de restos de espermatozoides y, la pared del testículo es gruesa (Fig. 11-B).

En maduración (fase II)

Características macroscópicas: el testículo tiene una coloración rojiza cremosa, flácido al tacto, poco turgente y de forma alargada. Se puede observar ligeramente un pliegue a lo largo de cada testículo que le da una forma tubular (Fig. 12-A).

Características microscópicas: su principal característica es la histoarquitectura ordenada. Presenta espermatogonias, espermatocitos, espermátidas y escasos espermatozoides liberados en los túbulos seminíferos. El túbulo de recolección común se encuentra vacío y con presencia de poco tejido conectivo a su alrededor (Fig. 12-B).

Maduro (fase III)

Características macroscópicas: el testículo tiene una coloración blanca cremosa a blanquecina. Es de mayor tamaño que en la fase anterior. Al tacto son firmes, turgentes, a una presión moderada se puede observar la expulsión de semen. El pliegue longitudinal es más pronunciado debido a su desarrollo (Fig. 13-A).

Características microscópicas: su principal característica es la llenura total del túbulo de recolección común con espermatozoides; el túbulo seminífero se encuentra lleno de espermatozoides (Fig. 13-B).

Expulsante (fase IV)

Características macroscópicas: los testículos alcanzan su mayor tamaño en esta fase, toman un color desde blanco cremoso hasta blanco lechoso. Son flácidos y turgentes. Los pliegues longitudinales son muy pronunciados, a una leve presión del lóbulo se observa la expulsión de semen. Se observan zonas sanguinolentas por el proceso de expulsión (Fig. 14-A).

Características microscópicas: el testículo presenta disminución de espermatozoides en el túbulo de recolección común y los túbulos seminíferos se encuentran semivacíos debido a la expulsión. Hay escasa presencia de espermatozonias. La pared del testículo se encuentra engrosada producto de la expulsión (Fig. 14-B).

Post expulsante (fase V)

Características macroscópicas: los testículos tienen color rojizo oscuro con zonas sanguinolentas. Son bastante flácidos. Su volumen se reduce respecto a la fase anterior, pero siguen siendo largos y delgados. Son similares a la fase I. Los pliegues longitudinales han desaparecido casi en su totalidad (Fig. 15-A).

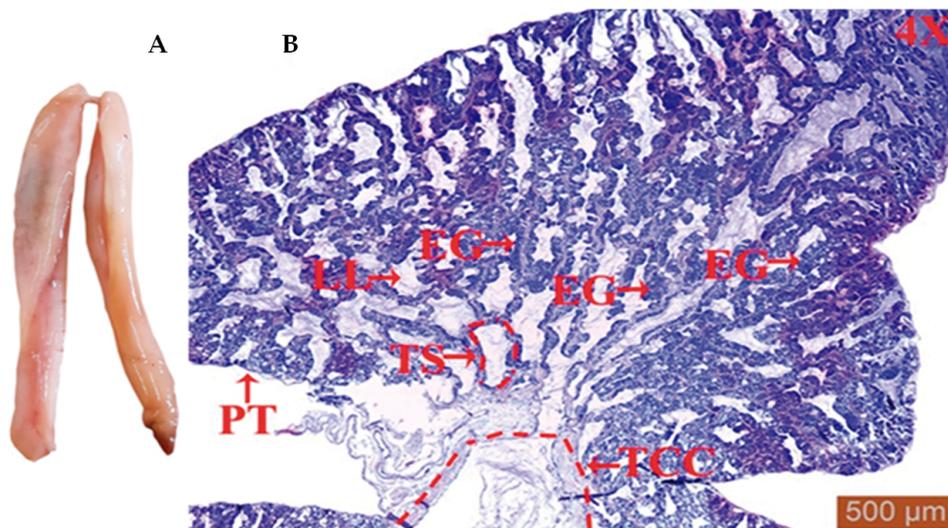


Figura 12.- Fotografía macroscópica (A) y micrografía (B) de testículo en reposo (fase I) de *P. peruanus*. Espermatogonias (EG), espermatozoide (EZ), pared testicular (PT), tejido conectivo (TC)

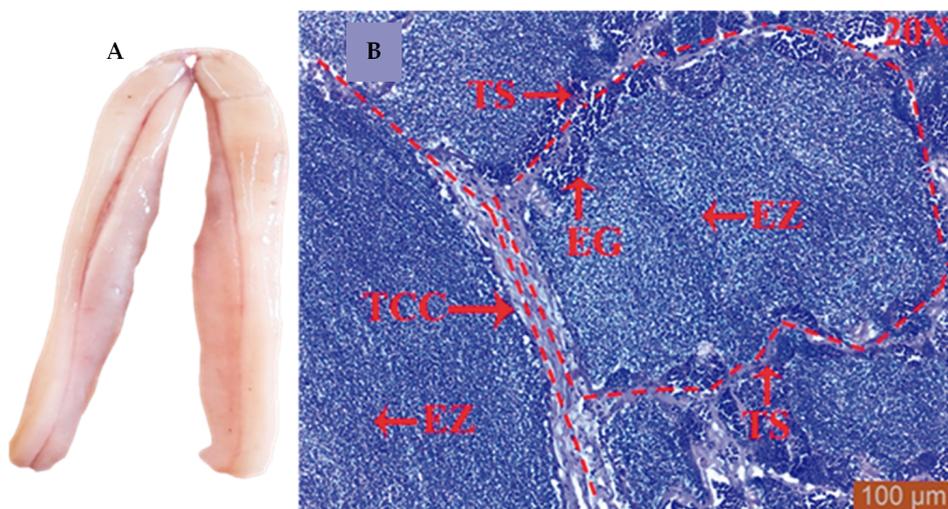


Figura 13.- Fotografía macroscópica (A) y micrografía (B) de testículo maduro (fase III) de *P. peruanus*. Espermatogonias (EG), espermatozoide (EZ), túbulo seminífero (TS), túbulo de recolección común (TCC)

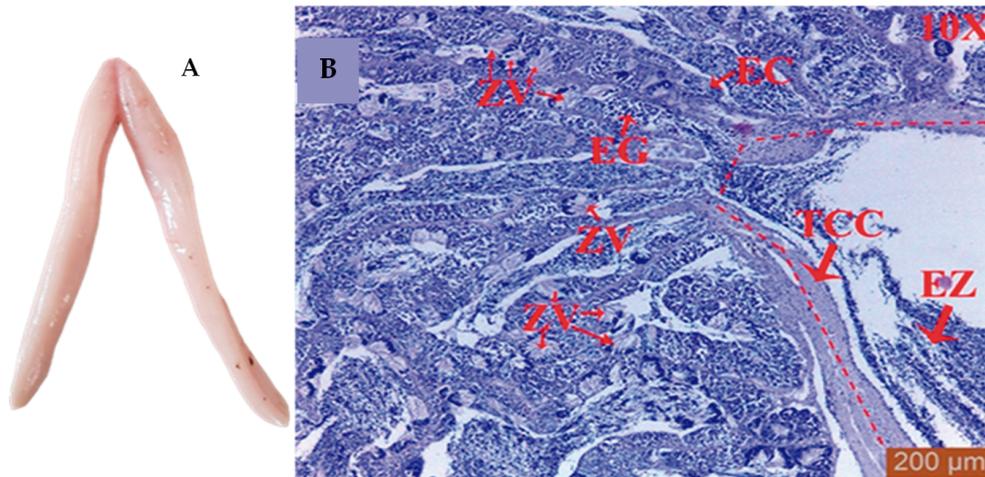


Figura 14.- Fotografía macroscópica (A) y micrografía (B) de testículo expulsante (fase IV) de *P. peruanus*. Espermatogonia (EG), espermatocitos (EC), espermatozoide (EZ), túbulo de recolección común (TCC), zonas vacías (ZV)

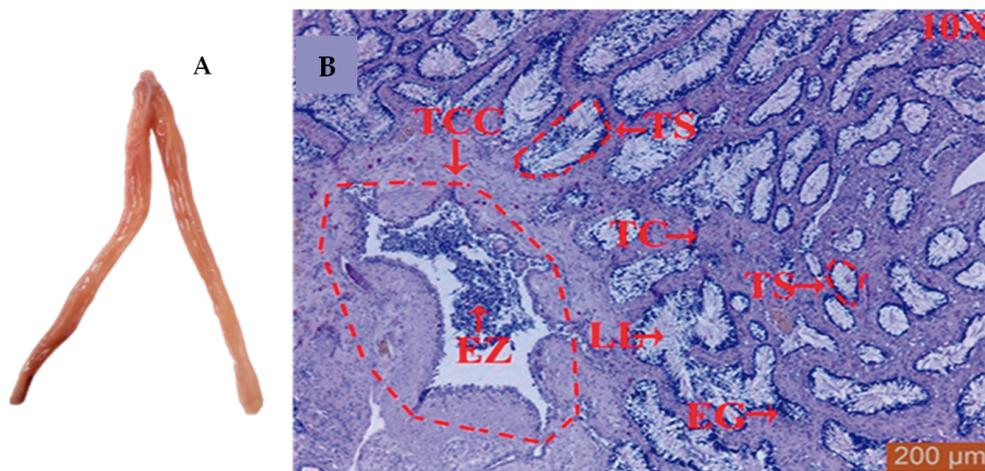


Figura 15.- Fotografía macroscópica (A) y micrografía (B) de testículo expulsante (fase V) de *P. peruanus*. Espermatogonia (EG), espermatozoide (EZ), túbulo de recolección común (TCC), túbulo seminífero (TS), luz del lumen (LL) y tejido conectivo (TC)

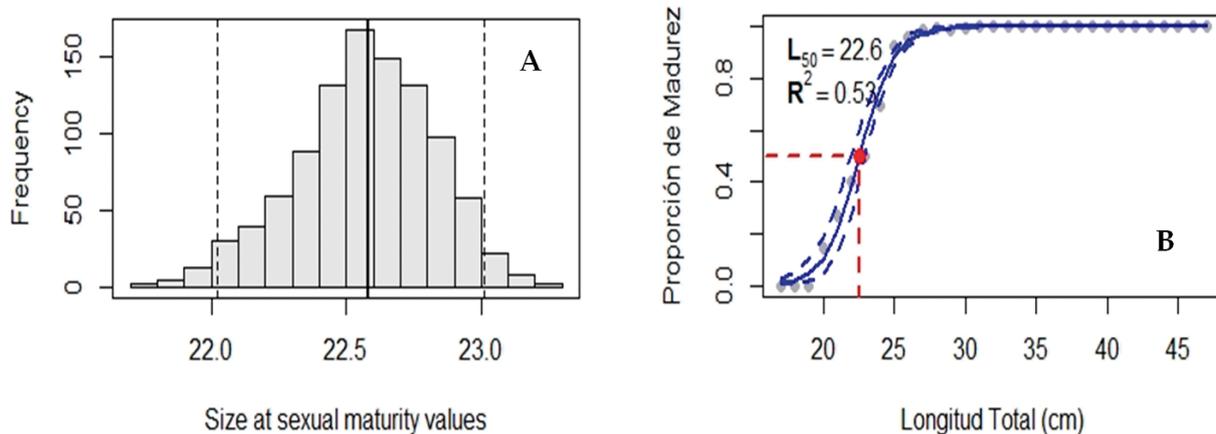


Figura 16.- A) Límites de confianza de la talla de madurez gonadal, B) Curva logística que indica la talla de madurez de hembras de *P. peruanus* "sucó", con muestras recolectadas en la Región La Libertad, 2015 – 2017

Frequency: Frecuencia Absoluta. Size at sexual maturity values: Valores de tallas de madurez sexual

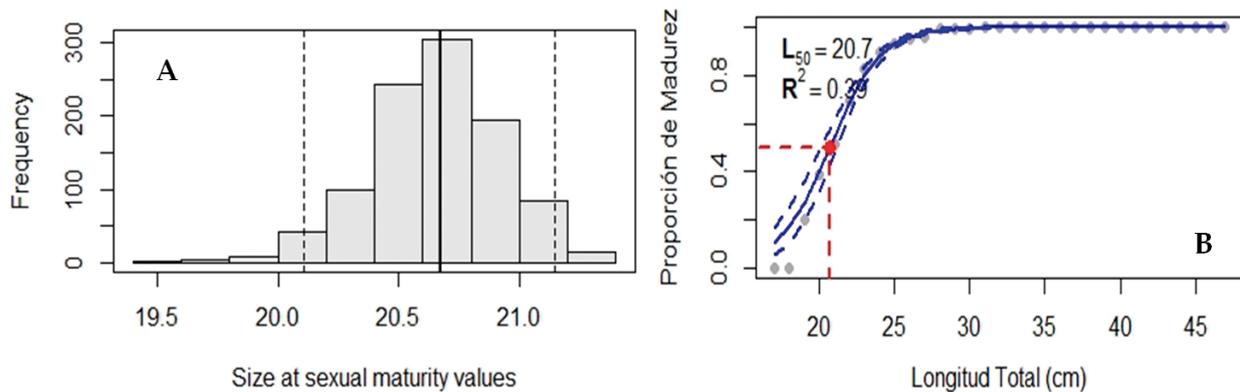


Figura 17.- A) Límites de confianza de la talla de madurez gonadal, B) Curva logística que indica la talla de madurez de machos de *Paralonchurus peruanus* "sucó" en muestras recolectadas en la Región La Libertad, 2015 – 2017

Frequency: Frecuencia absoluta. Size at sexual maturity values: Valores de tallas de madurez sexual

Características microscópicas: su principal característica es el abundante tejido conectivo, las zonas vacías en los túbulos seminíferos y el túbulo de recolección común pueden presentar restos de espermatozoides. Los túbulos seminíferos son bien marcados por su reducido tamaño y presentan pocas espermatogonias y restos de espermatozoides (Fig. 15-B).

TALLA DE MADUREZ GONADAL

Hembras

La talla de madurez gonadal (L_{50}) para hembras fue de 22,6 cm (r^2 de 0,53) con límites de confianza de la media desde 22,1 hasta 23,0 cm (Fig. 16).

Machos

La talla de madurez gonadal (L_{50}) para machos de *P. peruanus* "sucó" es de 20,7 cm (r^2 de 0,39) con límites de confianza de la media desde 20,2 hasta 21,1 (Fig. 17).

4. DISCUSIÓN

En el Perú, son pocos los estudios orientados a los aspectos reproductivos de *P. peruanus*. En este sentido, la escala de madurez gonadal de esta especie es un aporte para plantear medidas de regulación que contribuyan a la sostenibilidad de este recurso.

En cuanto a la catalogación de las fases de madurez gonadal, es importante señalar que la escala utilizada (JOHANSEN, 1924) consta de 8 fases. Para *P. brasiliensis* se utiliza una escala macroscópica

de 4 fases: inmaduro, en maduración, maduro y desovado o espermeado (ROBERT *et al.*, 2000). Esa escala tiene un menor número de fases y es más fácil de ser utilizada; sin embargo, se basa solo en características macroscópicas sin validación microscópica. Hay que considerar que para la elaboración de una escala de madurez gonadal de cualquier especie es necesario clasificar las gónadas de acuerdo con el tipo de gameto sexual que predomine (HUNTER & MACEWICZ, 1979). La clasificación adecuada y precisa de las fases de madurez gonadal permiten estimar los índices reproductivos y la talla de madurez, parámetros importantes para establecer medidas de regulación pesquera (BUITRÓN *et al.*, 2011), siendo *P. peruanus* una de las especies que requiere esa reglamentación.

La presente investigación propone una escala de madurez gonadal de seis fases basada en observaciones microscópicas que validan las observaciones macroscópicas de las gónadas. Estas características coinciden con lo propuesto para *Engraulis ringens* (BUITRÓN *et al.*, 2015a), *Anchoa nasus* (BUITRÓN *et al.*, 2015b), *Sarda chiliensis chilensis* (GÁLVEZ y CASTILLO, 2015), *Cynoscion analis* (PEREA *et al.*, 2015-a), *Scomber japonicus peruanus* (CASTILLO *et al.*, 2015), *Paralabrax humeralis* (SÁNCHEZ y GÁLVEZ, 2015), *Merluccius gayi peruanus* (PEREA *et al.*, 2015b). Sin embargo, existen diferencias con las escalas de *Cilus gilberti* "corvina" que solo consideran cuatro fases después de un estudio histológico; mientras que para *Vinciguerria lucetia* (PEREA *et al.*, 2015c) en machos no consideran las fases de reposo (I) y postexpulsante, y en hembras

no consideran la fase de reposo (I). La cantidad de fases se propuso siguiendo los trabajos de investigación en otras especies y se optó por la escala de seis fases, ya que estas son precisas, fáciles y rápidas de ser identificadas por sus características macroscópicas notorias.

Las gónadas de *P. peruanus* variaron en tamaño, firmeza, coloración, translucidez, vascularización, conforme se fue produciendo la maduración. Estos cambios ocurren porque los teleósteos son reproductores cíclicos y las gónadas varían su apariencia macroscópica en las diferentes etapas de su ciclo reproductivo (NAGAHAMA, 1983). La variación de la coloración en el proceso de maduración se convierte en una herramienta visual que permite la fácil identificación macroscópica.

Las variaciones en la coloración de los ovarios de suco fueron bien marcadas en cada fase de madurez, cuyo espectro cromático se inicia con una tonalidad anaranjada clara hasta tonos oscuros. Otras características macroscópicas resaltantes en los ovarios son la presencia de ovocitos maduros que se aprecian fácilmente y los ovocitos atrésicos que resaltan en forma de puntos amarillentos. La vascularización de los ovarios es más pronunciada conforme va madurando, en cambio, en individuos virginales la vascularización es escasa, lo que coincide con lo descrito para *Cynoscion analis* "cachema" (PEREA *et al.*, 2015a).

En algunas especies es complicado diferenciar el ovario en fase de recuperación (V) del ovario en reposo (I) (DOMÍNGUEZ, 2007), por lo que es probable errar en la asignación de estas fases. Este problema se presentó en *P. peruanus*, debido a que ambas fases se caracterizan por tener zonas sanguinolentas y gran vascularización. Sin embargo, la coloración permite diferenciar estas fases, ya que la fase de reposo es más clara y la de recuperación es más oscura y opaca.

Los ovarios en la fase V, a simple vista, resaltan por presentar puntos de color amarillo, que corresponden a ovocitos atrésicos. La atresia se presenta como un proceso estratégico establecido dentro del ciclo de desarrollo gonadal de diversas especies, que permite un reciclaje energético en condiciones adversas (VALDEBENITO *et al.*, 2011). También es probable que la atresia influya en la capacidad reproductiva de los peces y la

regule (WITTHAMES & GREER, 1995). Aunque algunos autores, como MIRANDA & ROJAS (1993) mencionan que la atresia no tiene influencia relevante en la reducción de la fecundidad de los peces, esta juega un papel importante en la determinación del número de ovocitos que se reclutarán en las siguientes etapas de desarrollo, lo que afectará el número de ovocitos que eventualmente serán ovulados y fertilizados (TYLER & SUMPTER, 1996), por lo tanto, sí afectará la fecundidad. Lo que queda claro es que depende del momento reproductivo en el que se evalúe. Otro atributo de la atresia es que se presenta con mayor frecuencia finalizado el periodo principal de desove (HUNTER & MACEWICZ 1984), debido a la reabsorción de los ovocitos vitelados que no continuarán con el proceso de maduración final. El incremento de la atresia en este periodo del ciclo reproductivo permite que, al detener el proceso de maduración de los ovocitos, se disponga de recursos energéticos que podrán ser utilizados para los requerimientos del individuo (KURITA *et al.*, 2003). Los ovocitos atrésicos de *P. peruanus* presentaron gran similitud a los analizados en otras especies de peces peruanos, como cachema, bonito, caballa, cabrilla y anchoveta (PEREA *et al.*, 2015a; GÁLVEZ y CASTILLO, 2015; CASTILLO *et al.*, 2015; SÁNCHEZ *et al.*, 2015; BUITRÓN *et al.*, 2015a).

A diferencia de los ovarios, los testículos tienen poca variación de color y la vascularización no es notoria a simple vista. Lo resaltante de estos órganos es el tamaño que va adquiriendo conforme se desarrolla la maduración, es decir, el volumen que va ocupando la gónada en la cavidad del cuerpo y un pliegue longitudinal que va pronunciándose conforme el testículo se va desarrollando. Esta última característica se observa en otra especie de la misma familia Scianenidae, como es el caso de *Cynoscion analis* "cachema" (PEREA *et al.*, 2015a).

Para lograr un ordenamiento pesquero de *P. peruanus*, que es de interés comercial para el consumo humano directo, es fundamental conocer los parámetros biológicos básicos que sustenten las futuras medidas de regulación a fin de contribuir a la sostenibilidad de este recurso. Dentro de los parámetros de interés, la talla mínima de captura, decretada por PRODUCE es de 37 cm, con lo cual se intenta asegurar que la explotación no afecte la parte juvenil del stock. Uno de los insumos para la estimación

de la talla mínima de captura es la talla de madurez. En este sentido, la talla de madurez gonadal estimada en esta investigación, que fue 22,6 cm para hembras y 20,7 cm para machos, muestra una disminución en comparación con lo reportado por CULQUICHICÓN *et al.* (2011), quienes estimaron en 26,8 cm para hembras y 25,5 cm para machos. A pesar que se utilizó una metodología diferente para la estimación (programa FISAT), el decremento de la talla de madurez constituye una respuesta biológica ante la ausencia de individuos grandes en la población por efecto de la fuerte explotación pesquera que se ejerce sobre el recurso (BRINGAS, 2014).

Las artes utilizadas para la captura de *P. peruanus* son la red de cerco, chinchorro, trasmallo y cortina; este último es el que tiene un mayor aporte en los desembarques (BRINGAS, 2014), con un tamaño de malla de 4", lo que ha sido propuesto por el IMARPE, pero este tamaño no es muy utilizado por los pescadores artesanales de los diferentes puertos, quienes utilizan un tamaño de malla entre 2 1/8" a 3 1/4" (SALAZAR *et al.*, 2014). Por ende, esta podría ser una de las causas del alto porcentaje de pesca juvenil en la región, ya que se ha reportado el 100% de ejemplares por debajo de la talla mínima de captura (37 cm) en el periodo setiembre 2005 hasta agosto del 2006 (VENEROS, 2008) y desde el año 2010 hasta el 2019 con valores superiores al 85% (ATOCHÉ *et al.*, 2020; IMARPE, 2019). La extracción de ejemplares que no alcanzan la talla mínima de captura puede provocar una cadena de consecuencias en la estructura de la población, como la reducción del rendimiento pesquero, la maduración temprana de la especie, estados de sobre explotación, que modifican la relación stock-reclutamiento, lo que causa el colapso de la pesquería (VENEROS, 2008; STONE *et al.*, 2004; CÁRDENAS-QUINTANA *et al.*, 2015; OLSEN *et al.*, 2004; CULQUICHICÓN *et al.*, 2011).

Las estimaciones frecuentes de maduración temprana, como se ha reportado en este trabajo, son relevantes, pues se ha demostrado que la maduración temprana puede desarrollarse bajo presiones selectivas que afectan la edad y el tamaño en la maduración, el esfuerzo reproductivo, el crecimiento y la fecundidad (RIJNSDORP, 1993).

P. peruanus es uno de los recursos que tiene mayor extracción e importancia para la pesca artesanal de la región norte del Perú (GUEVARA-CARRASCO y BERTRAND, 2017). Por esta razón, su manejo pesquero es de suma importancia para el desarrollo económico de la región. En este sentido, la regulación de la pesca de juveniles de suco está limitada por la talla mínima y tamaño de malla de la red cortina y cerco (ATOCHÉ *et al.*, 2020); sin embargo, esto no es suficiente para su eficiente manejo. Para mejorar la gestión pesquera actual, es necesario considerar parámetros biológicos, como la dinámica de poblaciones, talla de madurez, desove, edad, crecimiento, mortalidad e índices de abundancia, también se recomienda el establecimiento de vedas reproductivas e incluso cuotas de captura.

Este trabajo proporciona una base para desarrollar medidas de manejo que aseguren la sostenibilidad del recurso. Para proteger el recurso, PRODUCE estableció como medida precautoria la talla mínima de captura de 37 cm (WINTER, 2009), pero tal protección no se logra, debido a que la actual estructura de tallas de la población se encuentra por debajo de la talla mínima de captura establecida (IMARPE, 2019). En esta contribución, se determina una escala de madurez gonadal validada para *P. peruanus*, que puede ser utilizada en los planes de seguimiento de la pesquería y afina las estimaciones de los indicadores reproductivos en el futuro.

Se debe tener en consideración que este trabajo se ha realizado con muestras tomadas en la región La Libertad en 2017 para el cálculo de la talla de madurez gonadal, lo cual hace posible que existan diferencias con las tallas de madurez de esta especie en otras latitudes, pues las respuestas biológicas están influenciadas por los factores ambientales de las distintas latitudes (WOOTON, 1990). Sin embargo, la presente contribución constituye una referencia válida por el método como se han explorado las muestras y la condición biológica. Por tal motivo, se sugiere que en las medidas regulatorias de este recurso se considere no solamente la talla de madurez gonadal, sino también los parámetros de crecimiento y la elección de artes de pesca con el tamaño de malla apropiados para su captura y selectividad.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la profesora, Mag. Marta Miyashiro Arashiro, por la gentil revisión del presente documento.

5. REFERENCIAS

- ÁNGELES B, MENDO J. 2005. Crecimiento, fecundidad y diferenciación sexual del lenguado *Paralichthys adspersus* (Steindachner) de la costa central del Perú. *Ecología Aplicada*. 4: 105-112.
- ATOCHÉ D, BUITRÓN B, PAREDES J. 2020. Incidencia de juveniles de *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758, *Paralonchurus peruanus* (Steindachner, 1875) y *Sciaena deliciosa* (Tschudi, 1846) en la Región La Libertad, 2010-2017. *Bol Inst Mar Perú*. 35(1): 106-115.
- BRINGAS A, CULQUICHICÓN Z, ATOCHÉ D. 2014. Biología y pesquería de *Paralonchurus peruanus* "suco" en la región La Libertad, mayo 2011 – abril 2012. *Sciencio*. 17(1): 120-134.
- BUITRÓN B, MECKLENBURG E, PEREA A. 1998. Condición reproductiva y fecundidad de *Vinciguerria lucetia pacifici* durante el crucero BIC Humboldt 9808-09. *Inf Inst Mar Perú*. 141: 34-42.
- BUITRÓN B, PEREA A, MORI M, SÁNCHEZ J, ROQUE C. 2011. Protocolo para estudios sobre el proceso reproductivo de peces pelágicos y demersales. *Inf Inst Mar Perú* 38(4): 373-383.
- BUITRÓN B, PEREA A, MORI J, SÁNCHEZ J, ROQUE C, GÁLVEZ M A, CASTILLO J. 2015a. Escala de madurez gonadal de anchoveta peruana *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842). *Bol Inst Mar Perú*. 30 (1-2) 10-19. (a)
- BUITRÓN B, MORI J, GÁLVEZ M A, CASTILLO J, ROQUE C. 2015b. Escala de madurez gonadal de anchoveta blanca *Anchoa nasus* (Kner y Steindachner, 1867). *Bol Inst Mar Perú*. 30(1-2): 50-57.
- CÁRDENAS-QUINTANA G, FRANCO-MELÉNDEZ M, SALCEDO RODRÍGUEZ J, ULLOA-ESPEJO D, PELLÓN-FARFÁN J. 2015. The Peruvian sardine, *Sardinops sagax*: Historical analysis of the fishery (1978–2005). *Ciencias Marinas*. 41(3): 203–216.
- CASTILLO J, GÁLVEZ MA, SÁNCHEZ J. 2015. Escala de madurez gonadal de caballa *Scomber japonicus peruanus* (Jordan y Hubbs, 1925). *Bol Inst Mar Perú*. 30(1-2): 40-49.
- CHIRICHIGNO N, CORNEJO M. 2001. Catálogo comentado de los peces marinos del Perú. *Inst. Mar Perú. Publicación Especial*. Callao-Perú: 314 p.
- CULQUICHICÓN Z, TRESIERRA A, SOLANO A, ATOCHÉ D. 2011. Juveniles de *Paralonchurus peruanus*, *Mugil cephalus*, *Sciaena deliciosa*, *Ethimidium maculatum* en la región La Libertad, durante el 2011.
- DOMÍNGUEZ P. 2007. Study of reproductive potential of *Merluccius potencial* in the Galician Shelf. Doctoral Thesis. University of Vigo, Vigo. Spain.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura). 2010. La República del Perú. En Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO, Perfiles sobre la pesca y la acuicultura por países. pp. 1-23.
- GÁLVEZ M A, CASTILLO J. 2015. Escala de madurez gonadal de bonito *Sarda chiliensis chiliensis* (Cuvier, 1832). *Bol Inst Mar Perú*. 30(1-2): 29-39.
- GUEVARA-CARRASCO R, BERTRAND A. (Eds.). 2017. Atlas de la pesca artesanal del Mar del Perú. Edición IMARPE-IRD, Lima, Perú, 183 pp.
- HUMASON G. 1979. Animal tissue techniques. 4a. ed. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
- HUNTER J R, MACEWICZ B J. 1979. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: R. Lasker (ed.). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the north anchovy, *Engraulis mordax*.
- HUNTER J R, MACEWICZ B J. 1984. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*. 83(2): 119-136.
- HUNTER J R, MACEWICZ B J. 2003. Improving the accuracy and precision of reproductive information used in fisheries. En: Report of the working group on Modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold-water fish and squids. Bergen: 57-68.
- IMARPE. 2016. Anuario científico tecnológico IMARPE. Vol. 16. Perú.
- IMARPE. 2019. Seguimiento de la pesquería demersal y costera en la Región La Libertad 2019. Informe interno anual, Laboratorio Costero de Huanchaco – IMARPE. 34 p.
- INEI. 2019. Anuario de estadísticas ambientales 2012. Perú. 409-428.
- JOHANSEN A C. 1924. On the summer and autumn spawning herring of the North Sea. Meddelelser fra Kommissionen for Havundersøgelser. Serie Fiskeri, Bind VII, Nr. 5.
- KURITA Y, MEIER S, KJESBU O S. 2003. Oocyte growth and fecundity regulation by atresia of Atlantic herring (*Clupea harengus*) in relation to body condition throughout the maturation cycle. *Journal of Sea Research*. 49: 203-219.
- LYNCH M, RAPHAEL S, MELLOR L, SPARE P, INWOOD M. 1972. Métodos de laboratorio. 2da. Ed. México: Interamericana. 1522 pp.
- MIRANDA C, ROJAS R. 1993. Prevalencia de patologías oportunistas en el cultivo experimental del lenguado *Paralichthys adspersus*. *Analytical Microbiology*.
- MONTOYA A, TABARES C, ECHEVERRI A, ARBOLEDA L, OLIVERA M. 2006. Descripción Anatómica e Histológica de las Gónadas en Sabaleta (*Brycon henni*, Eigenmann 1913). *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*. Colombia.
- MOREIRA J, CLISTENES A. 2011. Estudos reprodutivos em espécies de peixes de importância comercial da Baía de Todos os Santos. Universidade Estadual de Feira de Santana. 89-98 pp.
- NAGAHAMA Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads. En W. S. Hoar, D. J. Randall, y E. M. Donaldson (edit.) *Fish physiology*. Academic Press.
- OLSEN M, HEINO M, LILLY R, MORGAN J, BRATTEY J, ERNANDE B, DIECKMANN U. 2004. Maturation trends

- indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*. 428: 932-935
- PEREA A, SÁNCHEZ J, CASTILLO J. 2015a. Escala de madurez gonadal de cachema *Cynoscion analis* (Jenyns, 1842). *Bo. Inst Mar Perú*. 30(1-2): 79-86.
- PEREA A, SÁNCHEZ J, BUITRÓN B. 2015b. Escala de madurez gonadal de merluza peruana *Merluccius gayi peruanus* (Ginsburg, 1954). *Bol Inst Mar Perú*. 30(1-2): 20-28.
- PEREA A, CURE AC, BUITRÓN B. 2015c. Escala de madurez gonadal de *Vinciguerria lucetia* (Garman, 1899). *Bol Inst Mar Perú*. 30(1-2): 93-99.
- PÉREZ L, ATOCHE-SUCLUPE D, CULQUICHICÓN Z. 2020. Alimento y hábitos alimentarios de *Paralonchurus peruanus* (sucó) procedente de la pesca artesanal, región La Libertad, 2016. *Bol Inst Mar Perú*. 35(1): 96-105.
- R CORE TEAM. 2020. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna-Austria. <https://www.R-project.org/>.
- RIJNSDORP D. 1993. Relationship between juvenile growth and the onset of sexual maturity of female North Sea plaice, *Pleuronectes platessa*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- ROBERT M DE C, MICHELS-SOUZA M. A., CHAVES P. 2000. Biología de *Paralonchurus brasiliensis* (Steindachner) (Teleostei, Sciaenidae) no litoral sul do Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoología*. 24(1): 191-198. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752007000100024>
- SALAZAR C, CHACÓN N, GANOZA CH, ALARCÓN V, MARIN S. 2014. Evaluación del tamaño de malla en las redes de enmalle (cortina) de las principales pesquerías costeras del litoral peruano. *Inf. Inst. Mar Perú*.
- SÁNCHEZ J, PEREA A, BUITRÓN B, ROMERO L. 2013. Escala de madurez gonadal del jurel *Trachurus murphyi* (Nichols 1920). Ecología, pesquería y conservación del jurel (*Trachurus murphyi*) en el Perú. *Rev. Perú. Biol.* 20(1): 35-44.
- SÁNCHEZ J, GÁLVEZ M A. 2015. Escala de madurez gonadal de cabrilla *Paralabrax humeralis* (Valenciennes, 1828). *Bol Inst Mar Perú*. 30(1-2): 58-65.
- SARASQUETE C, GONZÁLEZ C, RENDÓN C, MAÑANÓS E, RODRÍGUEZ F, PASCUAL E. 2002. Histochemical characteristics of the vitellogenic oocytes of the bluefin tuna, *Thunnus thynnus*. *Ciencias Marinas*. Universidad Autónoma de Baja California Ensenada. México.
- STONE H, GAVARIS S, LEGAULT CH, NEILSON J, CADRIN S. 2004. Collapse and recovery of the yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*) fishery on Georges Bank. *Journal of Sea Research*. (51): 261-270.
- TORREJÓN-MAGALLANES J. 2020. "sizeMat": Estimate Size at Sexual Maturity. R package version 1.1.2. <https://CRAN.R-project.org/package=sizeMat>.
- TORRES G. 2000. Biología reproductiva, hábitos alimentarios, relación peso-longitud de *Sciaena deliciosa*, *Paralonchurus peruanus* y *Stellifer minor* de la caleta Morín. De diciembre 1999-Julio 2000. Informe de prácticas pre-profesionales para optar el Título de Biólogo Pesquero. Universidad Nacional de Trujillo.
- TYLER C R, SUMPTER J P. 1996. Oocyte growth and development in teleosts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 6: 287-318.
- VALDEBENITO I, PAIVA L, BERLAND M. 2011. Atresia folicular en peces teleósteos: una revisión. Universidad Católica de Temuco. Chile.
- VENEROS B. 2008. Caracterización de las bases biológicas-pesqueras para el manejo sustentable de los principales recursos que soportan la pesca artesanal en la zona costera de la Región La Libertad, Perú. Tesis para optar el grado de doctor en Ciencias Biológicas. Escuela de Postgrado. Universidad Nacional de Trujillo.
- WINTER G. 2009. Sugerencias de medidas legales para mejorar el manejo pesquero. *Bol. Inst. Mar Perú*. 24(1-2): 9-12.
- WITTHAMES P R, GREER W M. 1995. Determinacy of fecundity and oocyte atresia in sole (*Solea solea*) from the Channel, the North Sea and the Irish Sea. *Aquatic Living Resources*.
- WOOTON R J. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman and Hall Eds. 212 pp.