

Research Article

Estimación de la talla media de madurez sexual en *Trachurus murphyi* mediante parámetros del consumo relativo de oxígeno

Luis Cubillos¹ & Carolina Alarcón¹

¹Laboratorio de Evaluación de Poblaciones Marinas, Departamento de Oceanografía
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción
Casilla 160-C, Concepción, Chile

RESUMEN. Se usa un método alternativo para estimar la talla de madurez del jurel, que considera el consumo relativo de oxígeno en función del peso corporal y la constancia que ocurre en peces teleósteos entre el consumo relativo de oxígeno en la madurez y el tamaño asintótico. La varianza de la estimación se evaluó por el método de Monte Carlo, considerando la incertidumbre en los parámetros de la relación longitud-peso y del consumo relativo de oxígeno. La talla de madurez fue estimada en 25,5 cm de longitud horquilla (17,7-31,3 cm), y fue similar a las estimaciones disponibles obtenidas mediante análisis histológico de hembras maduras. El método se aplicó a otras especies para demostrar su utilidad en la estimación de la talla de madurez sexual en peces.

Palabras clave: talla de madurez sexual, consumo de oxígeno, relación longitud-peso, jurel, hipótesis de Pauly (1984), Chile.

Estimation of size at first maturity for *Trachurus murphyi* using relative oxygen consumption

ABSTRACT. An alternative method was used to estimate size at maturity for jack mackerel. This method considers relative oxygen consumption as a function of body weight and the consistency of relative oxygen consumption at the size at first maturity and at the asymptotic size in teleosts. Variance in the estimation was evaluated with the Monte Carlo method and considering the uncertainty in the parameters of the length-weight relationship and relative oxygen consumption. Size at first maturity was estimated to be 25.5 cm fork length (17.7-31.3 cm), which was similar to other estimates made using histological analyses of mature females. The method was applied to other species with the objective of demonstrating its usefulness for estimating size at first maturity in fishes.

Keywords: size at maturity, oxygen consumption, length-weight relationship, jack mackerel, Pauly's hypothesis (1984), Chile.

Corresponding author: Luis Cubillos (lucubillos@udec.cl)

INTRODUCCIÓN

La talla de madurez sexual constituye uno de los parámetros reproductivos básicos en el análisis de pesquerías y evaluación de stock, ya que determina la ojiva de madurez que permite separar la fracción madura de un stock de peces. En términos convencionales, la talla de madurez se determina a través del índice gonadosomático o examen macro y/o

microscópico de las gónadas, clasificando los peces maduros en función de las características morfo-histológicas funcionales o estructurales (Oliva *et al.*, 1982).

En el caso del jurel, *Trachurus murphyi*, varias son las razones que impiden contar con una buena y confiable estimación de la talla de madurez. En primer lugar, el jurel realiza una migración reproductiva fuera de la costa en primavera (octubre a diciembre,

hemisferio sur), determinando una escasa disponibilidad del recurso a la flota pesquera cerca de la costa (Serra, 1991). En efecto, el área de desove se localiza al oeste de los 82°W frente a la zona centro-sur de Chile (Evseenko, 1987; Elizarov *et al.*, 1993; Cubillos *et al.*, 2008). En segundo lugar, el jurel cambia su comportamiento gregario, dispersándose y formando cardúmenes y agregaciones de baja densidad en condición reproductiva (Barbieri *et al.*, 1999). Este comportamiento impide que las concentraciones sean detectadas con acústica por las flotas comerciales, y determina que muchas veces no se pueda contar con tamaños mínimos de muestras en condición reproductiva (Gatica *et al.*, 2003). Si se llega a contar con una muestra desde la pesquería en zonas costeras, lo más probable es que los peces ya hayan desovado. En tercer lugar, el jurel presenta una distribución diferencial por tamaños en su área de distribución con una mayor incidencia de peces de pequeño tamaño hacia el norte de los 30°S y con peces de gran tamaño corporal hacia el sur de dicha localidad (Elizarov *et al.*, 1993; Sepúlveda *et al.*, 2003).

Aunque los aspectos mencionados pueden ser superados, las estimaciones de la talla de madurez sexual (TMS) disponibles para el jurel fluctúan entre 21,6 cm (Alegría *et al.*, 1995) y 39,0 cm de longitud horquilla (LH) (Andrianov, 1985). Este rango es amplio, y genera incertidumbre en un parámetro que se supone es básico y relativamente fácil de determinar mediante procedimientos convencionales. La alternativa es utilizar relaciones empíricas, por ejemplo a través de la invariante existente entre la TMS (L_m) y la longitud asintótica (L_∞) en peces. Froese & Binohlan (2000) encontraron la siguiente relación: $\log_{10} L_m = 0,9469 \log_{10} L_\infty - 0,1162$ ($r^2 = 0,905$). Sin embargo, en el caso del jurel la longitud asintótica es un parámetro que fluctúa entre 44,3 y 106,3 cm LH (Cubillos & Arancibia, 1995; Cubillos & Grechina, 1998). Por otra parte, si no se cuenta con la longitud asintótica, se podría utilizar el tamaño máximo registrado para la especie, y utilizar una regla empírica para estimar la longitud asintótica, i.e. $L_\infty = L_{max}/0,95$ (Pauly, 1984a; Froese & Binohlan, 2000). Aún así, en el jurel la máxima talla reportada es de 70 cm LH (Abramov & Kotlyar, 1980) y la longitud asintótica que podría estimarse alcanzaría 73,7 cm, y con la relación empírica de Froese & Binohlan (2000) se determinaría una $L_m = 44,9$ cm LH, bastante elevada según el rango de las estimaciones que se han realizado de acuerdo con el análisis reproductivo convencional.

En este trabajo, se utiliza una aproximación que se sustenta en la hipótesis de Pauly (1984b), quien pone en cuestionamiento la hipótesis de “drenaje repro-

ductivo”. Pauly (1984b) sostiene que los peces requieren tanto de una adecuada provisión de alimento como de oxígeno para crecer, pero el crecimiento es más bien limitado por el oxígeno. En efecto, el crecimiento de las branquias es una función alométrica del peso corporal con un exponente menor al de la relación longitud-peso. De esta manera, cuando un individuo logra crecer a un tamaño mayor, la provisión relativa de oxígeno disminuye a punto tal que, al nivel del peso asintótico (W_∞) cuando el crecimiento cesa, toda la provisión de oxígeno (Q_∞) se utiliza sólo para mantener el metabolismo (Fig. 1a). En consecuencia, los peces deben comenzar a invertir energía en la producción gonadal y desove solamente si el peso corporal es menor que el peso asintótico, particularmente cuando la provisión relativa de oxígeno es mayor que la provisión de oxígeno que se utiliza para mantener el metabolismo cuando el crecimiento cesa. De esta manera, Pauly (1984b) sostiene que la constancia entre la TMS y la longitud asintótica es una expresión imperfecta de la constancia subyacente de la razón de consumo relativo de oxígeno entre el peso en la primera madurez (Q_m) y el peso asintótico (Q_∞ , Fig. 1b). En este trabajo, se utilizará esta aproximación para determinar indirectamente la TMS de jurel a través de la constancia que existe en el consumo relativo de oxígeno entre la primera madurez y el peso asintótico (Q_m/Q_∞). Con el objeto de evaluar la precisión de la TMS estimada, se aplica el método Monte Carlo de remuestreo, permitiendo así contar con una ojiva de madurez que representa la probabilidad acumulada de observar un ejemplar maduro.

MATERIALES Y MÉTODOS

De acuerdo con Pauly (1984b), el consumo de oxígeno (respiración) en función del peso corporal sigue una función potencial, i.e.

$$R = pW^a \quad (1)$$

donde R es la respiración (mg h^{-1}) y W el peso total (g), p es una constante y a el exponente de la función. A su vez, la relación longitud-peso también sigue una función potencial parametrizada aquí por:

$$W = qL^b \quad (2)$$

donde q es una constante equivalente al factor de condición de Fulton cuando $b = 3$, y b es el coeficiente de alometría de la relación (Pauly, 1984a).

El consumo relativo de oxígeno se expresa por unidad de peso corporal, de tal manera que a la talla de madurez sexual (L_m), se tiene

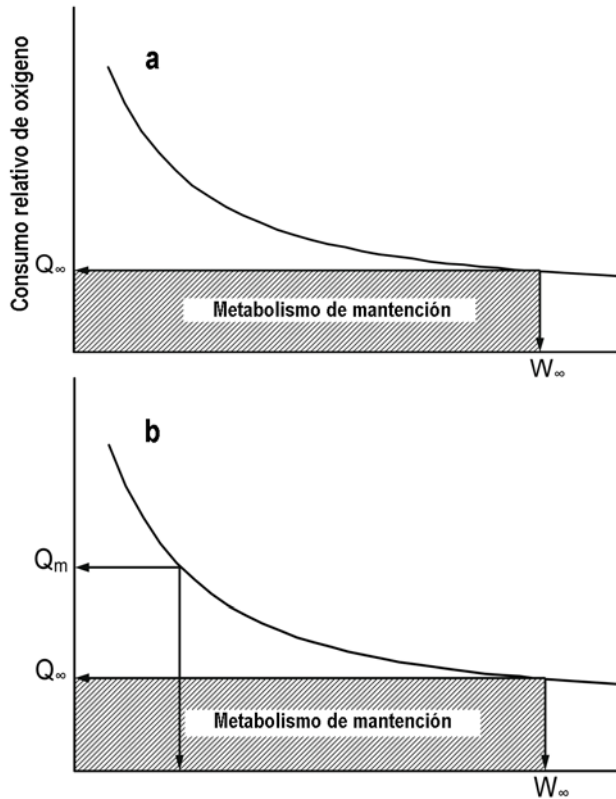


Figura 1. Relación entre la superficie del área de las agallas por unidad de peso (o consumo de oxígeno por unidad de peso) y el peso promedio en peces. a) El crecimiento debe cesar cuando la provisión de O_2 es igual a los requerimientos de mantención al nivel del peso asintótico (Q_∞). b) En la longitud de primera madurez sexual, el metabolismo para mantención tenderá a aumentar el nivel en el cual la provisión de O_2 llega a ser insuficiente para el crecimiento (modificado de Pauly, 1984b).

Figure 1. Relationship between gill surface area per unit weight (or oxygen supply per unit weight) and weight in growing fish. a) The growth must cease when O_2 supply is equal to maintenance requirements at the W_∞ level (Q_∞). b) At size at first maturity, the maintenance metabolism will tend to raise the level at which O_2 supply becomes insufficient for further growth (modified from Pauly, 1984b).

$$Q_m = \frac{p W_m^a}{W_m} = \frac{p (L_m^b)^a}{q L_m^b} = p q^{(a-1)} L_m^{(b(a-1))} \quad (3)$$

Del mismo modo, el consumo relativo de oxígeno a la longitud asintótica (L_∞) es:

$$Q_\infty = \frac{p W_\infty^a}{W_\infty} = \frac{p (L_\infty^b)^a}{q L_\infty^b} = p q^{(a-1)} L_\infty^{(b(a-1))} \quad (4)$$

La razón entre Q_m y Q_∞ , siguiendo a Pauly (1984b), es una constante equivalente a:

$$\frac{Q_m}{Q_\infty} = \left(\frac{L_\infty}{L_m} \right)^{b(1-a/b)} = 1,36 \quad (5)$$

Por lo tanto, la ecuación que permite estimar la talla de madurez sexual es:

$$L_m = \left(\frac{1,36 Q_\infty}{p q^{(a-1)}} \right)^{\frac{1}{b(a-1)}} \quad (6)$$

Además, al considerar que Q_∞ depende el peso asintótico, y éste a su vez del tamaño asintótico, la Ecuación (6) puede quedar en función de la longitud asintótica y de la relación entre los exponentes de la relación longitud-peso y consumo de oxígeno, i.e.

$$L_m = 1,36^{(1/(b(a-1)))} L_\infty \quad (7)$$

Se utilizó el modelo potencial de consumo de oxígeno (respiración, R) en función del peso corporal determinada para el jurel por Chekunova & Naumov (1978), i.e.

$$R = 0,248 W^{0,897} \quad (8)$$

donde $p = 0,248$ ($\sigma_p = 0,117$, error estándar en escala de logaritmos base 10), y $a = 0,897$ ($\sigma_a = 0,054$, error estándar). La relación longitud-peso de jurel se determinó a partir de 48 valores de q y b mensuales disponibles en Cerda *et al.* (1998), seleccionándose aquellos en que el coeficiente de determinación fue mayor a 0,95 y que dan cuenta de un mejor contraste en el dominio de las longitudes y recorrido de la función. Se determinó la correlación entre los parámetros q y b , y su error estándar. La constante q fue transformada a logaritmo natural para contar con un parámetro distribuido normal. Por otra parte, se utilizó la longitud asintótica ($L_\infty = 70,8$ cm LH, $\sigma_{L_\infty} = 1,57$) encontrada por Gili *et al.* (1995) debido a que se encuentra próxima a la longitud máxima observada de jurel.

Una vez que se contó con los parámetros y su error estándar, se utilizó el método Monte Carlo (Hilborn & Mangel, 1997) para determinar la varianza del estimado de talla de madurez sexual. Para incorporar la autocorrelación entre los parámetros de las ecuación (7) y de la relación longitud-peso se utilizó la siguiente aproximación lineal:

$$Y_i^* = \bar{Y} + r_{y,x} \frac{S_y}{S_x} [X_i^* - \bar{X}] \quad (9)$$

donde Y_i^* representan valores alternativos e igualmente probables del parámetro Y en función de los valores alternativos e igualmente probables del parámetro X_i^* , $r_{y,x}$ es el coeficiente de correlación lineal entre los parámetros Y y X , s_y y s_x es el error estándar de Y y X , respectivamente. Los valores alternativos e igualmente

probables del parámetro con menor CV se realizó según:

$$X_i^* = \bar{X} + s_x Z_{0,1} \quad (10)$$

donde X_i^* son valores alternativos e igualmente probables de X , \bar{X} es el valor del parámetro, s_x es el error estándar del parámetro y $Z_{0,1}$ es una variable aleatoria distribuida normal con media cero y varianza igual a la unidad.

Con el objeto de comparar las estimaciones de la talla de madurez sexual aquí obtenida, se recopiló estimaciones disponibles en la literatura para *T. murphyi*, sobre la base del método convencional. Asimismo, con el objeto de evaluar el desempeño del método en otras especies, se recopiló de la literatura parámetros de crecimiento en longitud, de la relación longitud-peso, del consumo de oxígeno y de la talla de madurez sexual. Con los datos recopilados se aplicó la Ecuación (6) ó (7) y se comparó la talla de madurez empírica obtenida con aquellas estimaciones convencionales disponibles para cada especie.

RESULTADOS

Los parámetros de la relación longitud-peso estuvieron linealmente correlacionados ($r = -0,99$, $n = 48$, Fig. 2), con valores promedio para el logaritmo de $q = -4,252$ ($\sigma_q = 0,07$), el cual determina un valor para $b = 2,923$. En consecuencia, la relación longitud-peso de jurel utilizada aquí quedó expresada por:

$$W = 0,014 L^{2,923}$$

El peso asíntotico de jurel se determinó con esta ecuación y se estimó en $W_\infty = 3646,7$ g, a partir de la longitud asíntotica de 70,8 cm LH, estimada por Gili

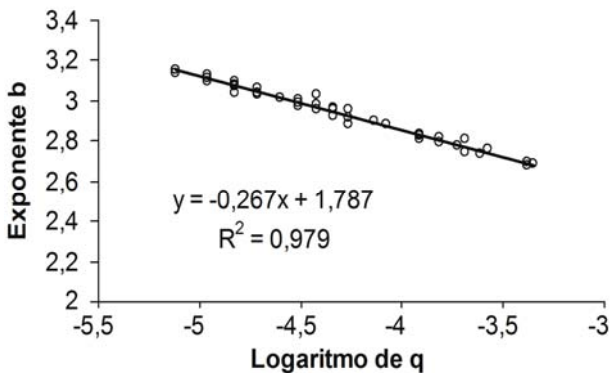


Figura 2. Relación entre los parámetros de la relación longitud-peso disponibles para el jurel.

Figure 2. Relationship between the length-weight parameters available for jack mackerel.

et al. (1995). Las relaciones encontradas para un rango de longitudes comprendidas entre 10 y 75 cm de longitud horquilla se muestran en la Figura 3 para la relación longitud-peso, respiración, y consumo relativo de oxígeno. En esta última se muestra el consumo relativo de oxígeno requerido sólo para mantener el metabolismo, y equivalente a $Q_\infty = 0,107$, y de aquí que $Q_m = 0,145$.

Al aplicar los valores encontrados en la Ecuación (6), se tiene un estimado para la talla de madurez

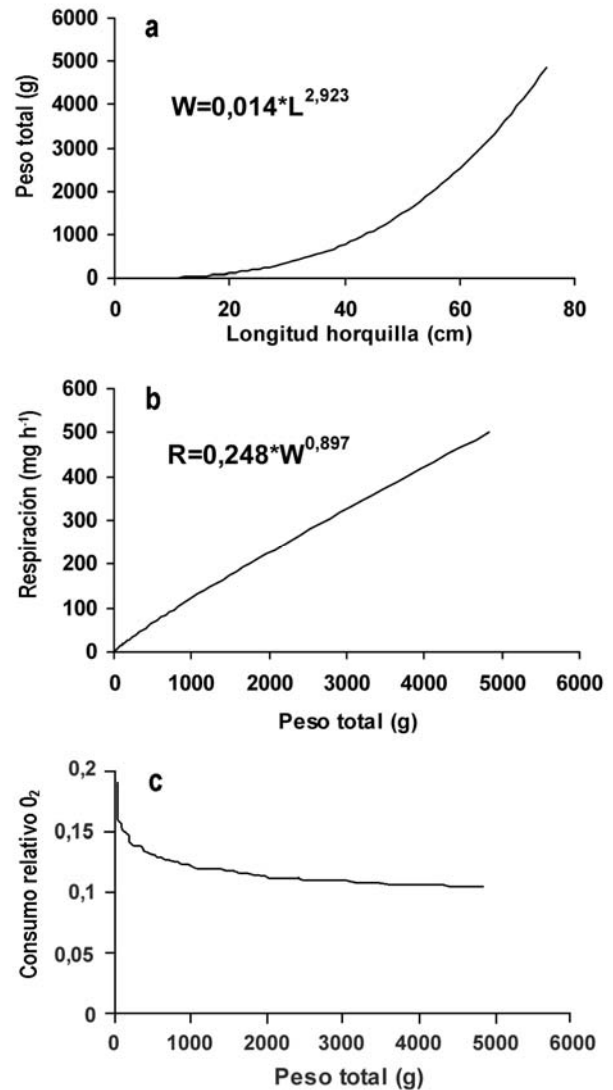


Figura 3. La relación longitud-peso, respiración y consumo relativo de oxígeno para el jurel utilizadas en el estudio. La relación para el consumo de oxígeno fue obtenida de Chekunova & Naumov (1978).

Figure 3. The length-weight relationship, respiration, and relative oxygen consumption of jack mackerel used in this study. The relationship for respiration was obtained from Chekunova & Naumov (1978).

sexual igual a 25,5 cm LH. La distribución de frecuencia de los 1000 valores alternativos e igualmente probables de la talla de primera madurez, obtenidos mediante re-muestreo con el método Monte Carlo, se presenta en la Figura 4. La mediana fue de 25,5 cm, muy similar al valor promedio (25,3 cm LH) y al estimado puntual, la desviación estándar fue de 3,58 (CV = 14,1%). De estos valores se deducen límites de confianza de 95% por el método percentil de la distribución de frecuencia acumulada comprendidos entre 17,7 y 31,3 cm LH. Asimismo, la estimación de la talla media de madurez sexual aquí obtenida es comparable con las estimaciones realizadas con histología por Oliva (2004) (Tabla 1).

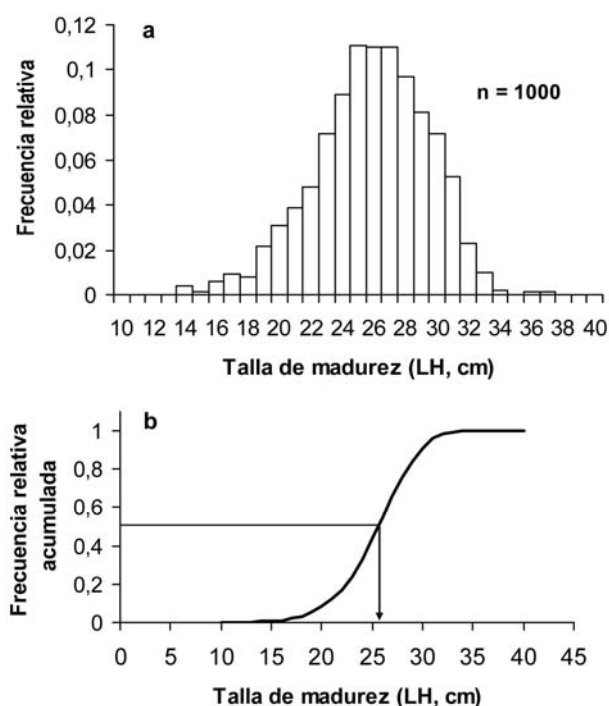


Figura 4. Valores alternativos e igualmente probables para la talla de primera madurez sexual de jurel obtenidos mediante el método Monte Carlo: a) Frecuencia relativa, b) frecuencia relativa acumulada.

Figure 4. Alternative and equally probable values for the length at first maturity of jack mackerel, which were obtained through the Monte Carlo re-sampling method: a) relative frequency, b) cumulated relative frequency.

DISCUSIÓN

Con el objeto de analizar el desempeño del método en la estimación de la talla de primera madurez sexual, en la Tabla 2 se resume los parámetros de crecimiento, de la relación longitud-peso, del consumo de oxígeno, la

talla de madurez sexual y las estimaciones realizadas con el método aquí usado para varias especies de peces; a saber: *Sardinops sagax*, *Trachurus trachurus*, *Oreochromis niloticus*, *Lateolabrax japonicus*, *Psetta maxima*, *Nothotenia neglecta* y *Brevortia tyrannus*. En general, las estimaciones de TMS con el método aquí descrito han sido muy cercanas con aquellas estimaciones basadas en datos de madurez sexual. En particular para *O. niloticus*, *L. japonicus*, *P. maxima*, y *N. neglecta*. En el caso de *T. trachurus* del NE Atlántico, la estimación de la TMS mediante el consumo de oxígeno fue de 28 cm, un poco más alta que la estimada por Kerstan (1985). En *S. sagax*, Padilla *et al.* (1990) utilizaron dos criterios para discriminar individuos maduros mediante el análisis microscópico, uno funcional ($L_m = 23,3$ cm) cuando el ovocito ha llegado a ser maduro y fertilizable; y otro estructural ($L_m = 26,9$ cm) que diferencia maduros de inmaduros según la presencia o ausencia de vitelo depositado en el citoplasma de los ovocitos. Al utilizar los datos de respiración de rutina media; esto es: 0,178 – 0,055 mg O₂/g/h a una talla de 25,6 cm y un peso de 146 g (en el rango de temperatura de 9,7-22,7°C), se obtuvo $p = 0,482$ considerando que $a = 0,8$ según Winberg (1960). La estimación de la TMS mediante el consumo de oxígeno fue de 24 cm para *S. sagax*, muy similar a los 23,3 cm obtenido por Padilla *et al.* (1990). Finalmente, en el caso de *B. tyrannus*, la estimación de la TMS cae dentro del rango de valores informados por Rogers & Van Den Avyle (1989) (Tabla 2).

La talla de madurez estimada para el jurel con la relación empírica de Pauly (1984b) es consistente con las estimaciones convencionales, y en particular con la estimación encontrada para el jurel a través del examen histológico de los ovarios; y que ha sido estimada en 23,1 cm para el jurel de la zona norte de Chile y en 25,4 cm para el jurel en la zona centro-sur de Chile (Oliva, 2004) (Tabla 1). El jurel parece ser una especie longeva con madurez temprana, de tal manera que aquellas relaciones empíricas que indican una relación entre la TMS y la longitud asintótica no se aplican a esta especie (i.e. Froese & Binohlan, 2000). Probablemente, la TMS estimada aquí en 25,4 cm LH a través del consumo relativo de oxígeno toma en cuenta aspectos fisiológicos relacionados más bien con el incremento en peso más que con la longitud. El jurel es una especie migratoria, de tal manera que el gasto metabólico involucrado en la migración debería ser alto y reflejarse más bien en la dinámica del peso corporal. Cubillos *et al.* (1998) sugieren que el jurel es una especie que accede parcialmente a la productividad de la zona costera, con propósitos de engorda durante el otoño e invierno para acumular reservas

Tabla 1. Estimaciones disponibles para la talla media de madurez sexual del jurel en diferentes áreas y periodos.**Table 1.** Available estimates for the length at the maturity of jack mackerel in different regions and periods.

Area	L_m (cm, LH)	Período	Método	Autor
Aguas costeras frente a Chile	36,0	1963-1964	Macroscópico	Kaiser (1973)
Aguas costeras frente a Perú	25,0 ^a	1972-1973	Macroscópico, primera madurez	Abramov & Kotlyar (1980)
Zona Norte de Chile, aguas costeras	31,0-32,0	1978-1981	Macroscópico, 50% observado	Aranis (1981)
Aguas oceánicas y costeras frente a Perú	39,0	1972-1973	Macroscópico, 50% observado	Andrianov (1985)
Aguas oceánicas frente a Perú y Chile	23-27	1980-1983	Microscópico	Andrianov (1990) <i>vide</i> Grechina <i>et al.</i> (1998)
Aguas costeras frente a Talcahuano, Chile	22,3-22,8 ^a	1982-1984	Histología, primera madurez	Oyarzún <i>et al.</i> (1998)
Aguas costeras frente a Perú	21,3 ^b	1986	Histología, ajuste modelo logístico	Dioses <i>et al.</i> (1989)
Aguas costeras Arica-Mejillones, Chile	21,6	1993-1994	Histología, ajuste modelo logístico	Alegría <i>et al.</i> (1995)
Aguas costeras Arica-Mejillones, Chile	23,0	1993-1994	Incremento del IGS entre tallas	Alegría <i>et al.</i> (1995)
Aguas costeras, norte de Chile	24,0	1989-1990	Histología, hembra madura más pequeña	George (1995)
Aguas costeras, norte de Chile	24,5-25,0	1989-1990	Incremento del IGS entre tallas	George (1995)
Zona Norte de Chile, aguas costeras	23,1	1999-2000	Histología, ajuste modelo logístico	Oliva (2004)
Zona Centro-Sur de Chile, aguas oceánicas	25,4	1999-2000	Histología, ajuste modelo logístico	Oliva (2004)
Zona Norte y Centro-Sur de Chile	24,3	1999-2000	Histología, ajuste modelo logístico	Oliva (2004)

^a Se refiere a la talla de la primera madurez, no necesariamente a nivel del 50% de hembras maduras

^b Se refiere a la longitud total

energéticas previo a la migración reproductiva que comienza en primavera. Sin duda, esta estrategia implica una acumulación de energía para ser invertida en reproducción más que en crecimiento somático.

Uno de los aspectos más característicos del crecimiento de los peces es la variabilidad observada entre los individuos de una población, y entre poblaciones de una especie. Esta variabilidad se debe a factores exógenos, relacionados con el medio ambiente; y factores endógenos, relacionados con el genotipo y la condición fisiológica de los peces (Wootton, 1998). Dado que el oxígeno es el primer factor físico limitante en un ambiente acuático (Ross, 2000 *vide* Kolding *et al.*, 2008), Pauly (1984b) indica que la disponibilidad del oxígeno controla la edad de primera madurez, aunque se ha indicado en algunas especies de peces que el suministro de oxígeno afecta la maduración sexual (Iles, 1973; Haug, 1998). Pauly (1984b) define tres escalas para la época de desove y maduración: i) una escala de largo plazo (meses a años), durante el cual queda determinada la talla/edad de un pez que madura por primera vez, ii) mediano plazo (semanas a meses), durante el cual ocurre la maduración gonadal provocada por estímulos ambientales; y iii), escala temporal corta (de segundos a días), donde ocurren los procesos justo antes del desove.

Sobre esta base conceptual, los estímulos ambientales como temperatura (Imsland *et al.*, 1997a), y fotoperíodo (Fores *et al.*, 1990; Imsland *et al.*, 1997b), se controlarían en la escala de mediano plazo y de corto plazo. En cambio el oxígeno, tendría un control en una escala de largo plazo (Pauly, 1984b; Imsland, 1999; Herrmann & Enders, 2000, Kolding *et al.*, 2008). Estos factores afectarían la alimentación, el crecimiento (Pauly 1981, 1984b; Van Dam & Pauly, 1995), metabolismo (Herrmann & Enders, 2000), comportamiento y aspectos de la actividad reproductiva (Imsland, 1999). Kolding *et al.* (2008) indican que para cualquier población, cualquier motivo de mantenimientos elevados de metabolismo, como altas temperaturas, estrés osmótico, hacinamiento o baja densidad de alimentación, resulta en un estado llamado “stunting”; es decir, una reducción de tamaño y una reducción de la talla de madurez.

Imsland (1999) realizó uno de los primeros trabajos experimentales basados en la hipótesis de Pauly (1984b). Analizó la relación entre las diferencias de genotipos de hemoglobina con afinidad al oxígeno y la edad de primera madurez en el turbot (*Scophthalmus maximus*). Las propiedades de afinidad al oxígeno están relacionadas con la edad de primera madurez del turbot. Genotipos con alta afinidad al oxígeno madurarán temprano y en tamaños más grandes (machos) que aquellos genotipos con baja

Table 2. Estimaciones de la talla de madurez sexual mediante la relación empírica que usa el consumo relativo de oxígeno para especies de peces cuyos parámetros se encuentran en la literatura. El asterisco representa estimados convencionales de la talla media de madurez.

Table 2. Estimates for the size at first maturity through the empirical relationships that uses the relative oxygen consumption for fish species whose parameters have been found in the literature. The asterisk represents conventional estimates for the size at first maturity.

Especies	L_{∞} (cm)	q	b	W_{∞} (g)	p	a	R (mgO ₂ /h ⁻¹)	Q_{∞} (mgO ₂ /g/h ⁻¹)	$Q_{\infty} \times 1,36$	L_m (cm)	L_m^* (cm)	Temperature (°C)
(a) <i>Trachurus murphyi</i>	70,8	0,0140	2,92	3630,6	0,248	0,897	387,0	0,107	0,145	25,5	25,4	15
(b) <i>Sardinops sagax</i>	38,6	0,0041	3,23	546,3	0,482	0,800	74,7	0,136	0,186	24,0	23,3	9,7 a 22,7
(c) <i>Trachurus trachurus</i>	41,6	0,004 ⁰	3,13	458,9	0,278	0,752	27,9	0,061	0,083	28,0	25,4	13
(d) <i>Oreochromis niloticus</i>	17,8	0,1207	2,47	149,2	0,139	0,800	7,6	0,051	0,070	9,6	9,5	25
(e) <i>Laetobrama japonicus</i>	78,0	0,0605	2,64	5853,6	14,966	0,740	9183,3	1,569	2,134	49,8	50,1	25
(f) <i>Psetta maxima</i>	81,5	0,0151	3,09	12146,6	0,169	0,800	313,8	0,026	0,035	49,6	49,0	-
(g) <i>Psetta maxima</i>	53,5	0,0086	3,25	3542,6	0,169	0,800	117,1	0,033	0,045	33,3	35,0	-
(h) <i>Notothenia neglecta</i>	51,8	0,0158	2,98	1988,9	0,515	0,820	260,8	0,131	0,178	29,2	30,0	-1 a -0,5
(i) <i>Brevoortia tyrannus</i>	33,8	0,0161	3,00	621,7	0,253	0,782	38,7	0,062	0,085	21,1	18-23	10
(j) <i>Brevoortia tyrannus</i>	33,8	0,0161	3,00	621,7	0,406	0,797	68,3	0,110	0,149	20,4	18-23	15
(k) <i>Brevoortia tyrannus</i>	33,8	0,0161	3,00	621,7	0,721	0,724	76,0	0,122	0,166	23,3	18-23	20
(l) <i>Brevoortia tyrannus</i>	33,8	0,0161	3,00	621,7	0,659	0,816	125,5	0,202	0,274	19,4	18-23	25

- (a) Crecimiento: Gili *et al.* (1995); RLP: Cerda *et al.* (1998); Respiración: Chekunova & Naumov (1978); Madurez: Oliva (2004)
- (b) Crecimiento y RLP: Serra *et al.* (1979); Respiración: Winberg (1960); Madurez: Padilla *et al.* (1990)
- (c) Crecimiento, RLP y Madurez: Kerstan (1985); Respiración: Hermann & Enders (2000)
- (d) Crecimiento y RLP: Gómez *et al.* (2008); Respiración: Verheyen *et al.* (1994); Madurez: Duponchelle & Panfili (1998)
- (e) Crecimiento: Yasuda & Koike (1950); RLP: Sun *et al.* (1994); Respiración: Xian & Zhu (2000); Madurez: Kim *et al.* (2001)
- (f) Crecimiento: Avsar (1999); RLP: Bedford *et al.* (1986); Respiración: Brown *et al.* (1984); Madurez: Deniel (1990)
- (g) Crecimiento y RLP: Stankus (2001); Respiración: Brown *et al.* (1984); Madurez: Andriyashov (1954)
- (h) Crecimiento y RLP: Fishbase; Respiración: Johnston & Battaram (1993); Madurez: Everson (1970)
- (i)-(k) Crecimiento: Henry (1971); RLP: Cooper (1965); Respiración: Hettler (1976); Madurez: Rogers & Van Den Avyle (1989)

afinidad. Los autores sostienen que la mejor utilización de la oferta de oxígeno (alta afinidad de oxígeno) permite el aumento del metabolismo sin un aumento en el costo de la respiración catabólica, lo que resulta en un mayor crecimiento (Imsland, 1999). Kolding *et al.* (2008), encontraron que la talla de madurez y la longitud asintótica de la tilapia *O. niloticus* decrecieron con la disminución de la concentración de oxígeno, como predice la hipótesis de Pauly. Además, el grupo de peces pequeños en ambiente de bajas concentraciones de oxígeno produjeron pocos huevos y más pequeños que los peces más grandes en altas concentraciones de oxígeno.

Se podría interpretar una probable disminución de la TMS de jurel asociada a la remoción del stock desovante por la pesca (Serra *et al.*, 2001). No obstante, tal como se desprende de la Tabla 1 la TMS ha fluctuado en torno de los 25 cm LH durante toda la década de los años noventa. En este contexto, la estimación aquí encontrada podría reflejar adecuadamente la TMS de jurel sin mediar mecanismos compensatorios o densidad-dependientes. La aproximación metodológica aquí desarrollada, basada en la relación encontrada por Pauly (1984b), podría ser de utilidad y constituirse en un método alternativo para estimar la talla de madurez. Así se desprende del análisis comparativo realizado para otras especies.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen los comentarios y sugerencias de tres evaluadores del manuscrito.

REFERENCIAS

- Abramov, A.A. & A.N. Kotlyar. 1980. Some biological features of the Peruvian jack mackerel, *Trachurus symmetricus murphyi*. *J. Ichthyol.*, 80: 25-31.
- Alegría, V., J. Oliva, H. Robotham, H. Miranda, G. Böhm, L. Caballero, D. Boré, U. Parker, V. Baros, S. Peña, G. Claramunt, G. Herrera, C. Padilla, P. Pizarro, M. Medina, H. Arancibia, M. Araya, L. Cubillos, R. Gili, D. Garland, H. Hidalgo & M. Oliva. 1995. Estudio biológico pesquero sobre el recurso jurel en la zona norte (Regiones I y II). Informes Técnicos FIP-IT/93-17: 221 pp.
- Andrianov, D.P. 1985. Study on the reproduction of Peruvian scad, *Trachurus murphyi* (Carangidae), of the Peruvian shelf. *J. Ichthyol.*, 25: 32-40.
- Andriyashev, A.I. 1954. Fish of the northern seas of the USSR. Academy of Sciences of the USSR, Moscow, 153-184 pp.
- Aranis, A. 1981. Aspectos biológico-pesqueros de las capturas cerqueras industriales de jurel (*Trachurus murphyi*) en la zona norte de Chile (1978 a primer semestre de 1981). Tesis de Biología Marina, Universidad de Concepción, 107 pp.
- Avsar, D. 1999. Identification of turbot (*Scophthalmus maximus*) stock along the Turkish Black Sea coast. *Turk. J. Zool.*, 23: 207-213.
- Barbieri, M.A., J. Córdova, S. Lillo, H. Peña, A. Grechina, S. Núñez, A. Sepúlveda, L. Miranda & H. Rebolledo. 1999. Análisis de la estructura del stock de jurel fuera de las aguas jurisdiccionales. Informes Técnicos FIP-IT/97-05B: 121 pp.
- Bedford, B.C., L.E. Woolner & B.W. Jones. 1986. Length-weight relationships for commercial fish species and conversion factors for various presentations. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. Directorate of Fisheries Research. Fish. Res. Data Rep., 10 pp.
- Brown, J.A.G., A. Jones & A.J. Matty. 1984. Oxygen metabolism of farmed turbot (*Scophthalmus maximus*). The influence of fish size and water temperature on metabolic rate. *Aquaculture*, 36: 273-281.
- Cerda, A., B. Aliaga, E. Bobenrieth, J. Dresdner, R. Quiñones, A. Sepúlveda, M. Gálvez & A. Hernández. 1998. Evaluación bioeconómica de la pesquería de jurel en la zona centro-sur, Fase I. Informes Técnicos FIP-IT/95-12: 228 pp.
- Cooper, R.A. 1965. An unusually large menhaden *Brevoortia tyrannus* from Rhode Island. *Copeia*, 1965: 412 pp.
- Cubillos, L. & H. Arancibia. 1995. Comparative growth performance of horse mackerel of the genus *Trachurus*, with emphasis on *T. symmetricus murphyi*. In: C. Bas, J.J. Castro & J.M. Lorenzo (eds.). International symposium on middle-sized pelagic fish. *Sci. Mar.*, 59: 647-652.
- Cubillos, L. & A.S. Grechina. 1998. Crecimiento del jurel, *Trachurus symmetricus murphyi* (Nichols) del Pacífico suroriental mediante análisis de progresión modal. In: D. Arcos (ed.). Biología y ecología del jurel en aguas chilenas. Instituto de Investigación Pesquera, Talcahuano, 151-161.
- Cubillos, L., S. Núñez & D. Arcos. 1998. Producción primaria requerida para sustentar el desembarque de peces pelágicos en Chile. *Invest. Mar.*, Valparaíso, 26: 83-96.
- Cubillos, L.A., J. Paramo, P. Ruiz, S. Núñez & A. Sepúlveda. 2008. The spatial structure of the oceanic spawning of jack mackerel (*Trachurus murphyi*) off central Chile (1998-2001). *Fish. Res.*, 90: 261-270.

- Chekunova, V.I. & A.G. Naumov. 1978. Energy metabolism of the horse mackerel, *Trachurus murphyi*, and the butterfish, *Stromateus maculatus*, from the south-eastern part of the Pacific Ocean. *J. Ichthyol.*, 18: 468-474.
- Deniel, C. 1990. Comparative study of growth of flatfishes on the west coast of Brittany. *J. Fish Biol.*, 37: 149-166.
- Dioses, T., V. Alarcón, M.H. Nakama & A. Echeverría. 1989. Desarrollo ovocitario, fecundidad parcial y distribución vertical de los cardúmenes en desove del jurel *Trachurus murphyi* (N). In: R. Jordán, R. Kelly, O. Mora, A. de Vildoso & N. Henríquez (eds.). Memorias del Simposio internacional sobre recursos vivos y pesquerías en el Pacífico sudeste. *Rev. Com. Perm. Pacífico Sur*, Número especial, pp. 287-294.
- Duponchelle, F. & J. Panfili. 1998. Variation in age and size at maturity of female Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus* populations from man-made lakes of Côte D'Ivoire. *Environ. Biol. Fish.*, 52: 453-465.
- Elliot, J.M. 1976. The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. *J. Anim. Ecol.*, 45: 923-948.
- Elizarov, A.A., A.S. Grechina, B.N. Kotenev & A.N. Kuzetsov. 1993. Peruvian jack mackerel, *Trachurus symmetricus murphyi*, in the open waters of the South Pacific. *J. Ichthyol.*, 33: 86-104.
- Everson, I. 1970. Reproduction in *Notothenia neglecta* Nybelin. *Brit. Antar. Surv. Bull.*, 23: 81-92.
- Evseenko, S.A. 1987. Reproduction of Peruvian jack mackerel, *Trachurus symmetricus murphyi*, in the southern Pacific. *J. Ichthyol.*, 27: 151-160.
- Fores, J., J. Iglesias, M. Olmedo, F.J. Sanchez & J.B. Peleteiro, 1990. Induction of spawning in turbot (*Scophthalmus maximus* L.) by a sudden change in the photoperiod. *Aquacult. Eng.*, 9: 357-366.
- Froese, R. & C. Binohlan. 2000. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. *J. Fish Biol.*, 56: 758-773.
- Gatica, C., C. Alarcón & L. Cubillos. 2003. Precisión en los estimados de distribución de frecuencias de tallas de jurel, *Trachurus symmetricus*. *Invest. Mar., Valparaíso*, 31: 101-106.
- George, M.R. 1995. Aspects of the reproductive cycle of southern Pacific jack mackerel, *Trachurus murphyi* Nichols, 1920, off northern coast of Chile. *ICES C.M.* 1995/H30: 12 pp.
- Gili, R., L. Cid, V. Bocic, V. Alegría, H. Miranda & H. Torres. 1995. Determinación de la estructura de edad del recurso jurel. En: Estudio biológico pesquero sobre el recurso jurel en la zona centro-sur, V a IX Regiones. *Informes Técnicos FIP/IT-93-18*: 121 pp.
- Gómez, J.L., B. Peña, I.H. Salgado & J.L. Arredondo 2008. Age and growth of the tilapia, *Oreochromis niloticus* (Perciformes: Cichlidae) from a tropical shallow lake in Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 56: 875-884.
- Grechina, A.S., S. Núñez, & D. Arcos. 1998. Biología reproductiva del jurel (*Trachurus symmetricus murphyi*) en el Pacífico sur. In: D. Arcos (ed.). *Biología y ecología del jurel en aguas chilenas*. Instituto de Investigación Pesquera, Talcahuano, 77-79.
- Haug, L. 1998. Effect of oxygen on growth, sexual maturity, and reproductive traits in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Cand. Scient. Thesis*. University of Bergen, 91 pp.
- Henry, K.A. 1971. Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*). Resource and fishery - analysis of decline. *NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-642*: 32 pp.
- Herrmann, J.P. & E.C. Enders. 2000. Effect of body size on the standard metabolism of horse mackerel. *J. Fish Biol.*, 57: 746-760.
- Hettler, W.F. 1976. Influence of temperature and salinity on routine metabolic rate and growth of young Atlantic menhaden. *J. Fish. Biol.*, 8: 55-65.
- Hilborn, R. & M. Mangel. 1997. *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton University Press, 315 pp.
- Iles, T.D. 1973. Dwarfing or stunting in the genus *Tilapia* (Cichlidae); a possible unique recruitment mechanism. *Rapp. P.-V. Réun.*, 164: 247-254.
- Imsland, A.K. 1999. Sexual maturation in turbot (*Scophthalmus maximus*) is related to genotypic oxygen affinity: experimental support for Pauly's juvenile-to-adult transition hypothesis. *ICES J. Mar. Sci.*, 56: 320-325.
- Imsland, A.K., A. Folkvord, G. L. Grung, S.O. Stefansson & G.L. Taranger. 1997a. Sexual dimorphism in growth and maturation of turbot, *Scophthalmus maximus* (Rafinesque 1810). *Aquacult. Res.*, 28: 101-114.
- Imsland, A.K., A. Folkvord, O.D.B. Jónsdóttir & S.O. Stefansson. 1997b. Effect of exposure to extended photoperiods during the first winter on long-term growth and age at first maturity in turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *Aquaculture*, 159: 125-141.
- Johnston, I.A. & J. Battaram. 1993. Feeding energetic and metabolism in demersal fish species from Antarc-

- tic, temperate and tropical environments. *Mar. Biol.*, 115: 7-14.
- Kaiser, C.E. 1973. Gonadal maturation and fecundity of horse mackerel *Trachurus murphyi* (Nichols) off coast of Chile. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 102: 101-108.
- Kerstan, M. 1985. Age, growth, maturity, and mortality estimates of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) from the waters west of Great Britain and Ireland in 1984. *Arch. Fischwiss.*, 36: 115-154.
- Kim, S.Y., I.C. Bang, Y.G. Rho & J.H. Kim. 2001. Studies on sexual maturation of spotted sea bass, *Lateolabrax maculatus*. *J. Korean Fish. Soc.*, 34: 526-535.
- Kolding, J., L. Haug & S. Stefansson. 2008. Effect of ambient oxygen on growth and reproduction in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 65: 1413-1424.
- Oliva, J.W., W. Carvajal & A. Tresierra. 1982. Reproducción e histología de gónadas de peces. Universidad Nacional de Trujillo, Departamento de Ciencias Biológicas, Sección de Recursos Acuáticos, Trujillo, Perú, 93 pp.
- Oyarzún, C., J. Chong & M. Malagueño. 1998. Fenología reproductiva en el jurel, *Trachurus symmetricus* (Ayres, 1855) (Perciformes, Carangidae) en el área de Talcahuano-Chile: 1982-1984. In: D. Arcos (ed.). *Biología y ecología del jurel en aguas chilenas*. Instituto de Investigación Pesquera, Talcahuano, pp. 67-75
- Padilla, C.V., G. Herrera & J. Zambrano. 1990. Revisión de la primera madurez sexual de la sardina española en relación a la talla y edad. *Invest. Cient. Tecnol., Cienc. Mar*, Iquique, 1: 69-79.
- Pauly, C. 1981. The relationships between gill area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. *Meeresforsch. Rep. Mar. Res.*, 28(4): 251-282.
- Pauly, D. 1984a. Fish population dynamics in tropical waters, a manual for use with programmable calculators. *ICLARM Stud. and Rev.*, 8: 325 pp.
- Pauly, D. 1984b. A mechanism for the juvenile-to-adult transition in fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 41: 280-284.
- Rogers, S.G. & M.J. Van Den Avyle. 1989. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Mid- Atlantic) - Atlantic menhaden. U.S. Fish. Wildl. Serv., Biol. Rep. 82(11.108) U.S. Army Corps of Engineers TR EL-82-4: 23 pp.
- Sepúlveda, A., L. Cubillos & D. Arcos. 2003. Pesquerías pelágicas chilenas: una síntesis sobre la incertidumbre biológica. In: E. Yáñez (ed.), *Actividad pesquera y de acuicultura en Chile*, Escuela de Ciencias del Mar, PUCV, Valparaíso, pp. 91-107.
- Serra, J., M. Aguayo, O. Rojas, F. Inostroza & J. Cañón. 1979. Estado actual de las principales pesquerías nacionales. *Bol. Inst. Fom. Pesq. (Chile)*, 1(3): 1-53.
- Serra, J.R. 1991. Important life history aspects of the Chilean jack mackerel, *Trachurus symmetricus murphyi*. *Invest. Pesq., Chile*, 36: 67-83.
- Serra, R., C. Canales, P. Barría, J. Córdova, A. Aranís & G. Böhm. 2001. Diagnóstico actualizado del jurel al 2001 y análisis de escenario de captura. Proyecto Investigación y captura total permisible de jurel 2002, Instituto de Fomento Pesquero, 45 pp.
- Stankus, S. 2001. Growth of turbot (*Psetta maxima* L.) in the northern part of the Lithuanian Economic Zone in the Baltic Sea. *Acta Zool. Lituanica*, 11: 357-365.
- Sun, G., Y. Zhu, J. Chen & Z. Zhou. 1994. Growth and feeding habits of Japanese sea-bass, *Lateolabrax japonicus*, in the estuary of Yangtze River. *J. Fish. China*, 18: 183-189.
- Van Dam, A. & D. Pauly. 1995. Simulation of the effects of oxygen on food consumption and growth of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.). *Aquacult. Res.*, 26: 427-440.
- Verheyen, E., R. Blust & W. Decler. 1994. Metabolic rate, hypoxia tolerance and aquatic surface respiration of some lacustrine and riverine African cichlid fishes (Pisces: Cichlidae). *Com. Biochem. Physiol.*, 107A(2): 403-411.
- Winberg, G.G. 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Ser. Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser.*, 194: 1-202.
- Xian, W. & X. Zhu. 2000. Relation of body weight and food consumption to metabolic rate of juvenile Japanese sea bass, *Lateolabrax japonicus*. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 18: 328-333.
- Yasuda, H. & A. Koike. 1950. Growth of principal Japanese fish II. *Lateolabrax japonicus* (C. & V.). *Bull. Jap. Soc. Fish.*, 16: 256-258.
- Wootton, R.J. 1998. *Ecology of teleost fishes*. Kluwer Academic Publishers, London, 386 pp.