

Research Article

Análisis histórico del crecimiento somático de merluza común (*Merluccius gayi gayi*) frente a la costa central de Chile

Francisco Cerna¹, Luis A. Cubillos² & Guido Plaza³

¹Sección Edad y Crecimiento, Departamento Especialidades Técnicas, División de Investigación Pesquera
Instituto de Fomento Pesquero, P.O. Box 8V, Valparaíso, Chile

²Programa COPAS Sur-Austral, Departamento de Oceanografía
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción
P.O. Box 160-C, Concepción, Chile

³Escuela de Ciencias del Mar, Facultad de Recursos Naturales, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
P.O. Box 1020, Valparaíso, Chile

RESUMEN. Se estudió el crecimiento somático del stock de merluza común frente a la costa central de Chile, mediante la aplicación de la ecuación de Von Bertalanffy (vB) con un modelo No-lineal de Efecto Mixto, sobre los datos edad-talla actual proveniente de la lectura de otolitos realizada por el Instituto de Fomento Pesquero desde 1972. Se estimó la tasa de crecimiento promedio para cada año, desde 1972 a 2009 y se analizaron los parámetros y curvas de crecimiento de vB, agrupados en tres periodos, seleccionados en referencia a importantes variaciones en la biomasa del stock, a saber: 1972-1990, 1991-2003 y 2004-2009. Los resultados indicaron que la tasa de crecimiento promedio mostró variaciones interanuales que no superan $\pm 1,5$ cm LT en torno al promedio histórico de machos y hembras, no mostrando una tendencia persistente hacia el aumento o disminución sostenida. Las curvas de crecimiento obtenidas con los parámetros (vB) estimados para los tres periodos indicados, mostraron tanto en hembras como en machos, trayectorias similares hasta los 7 y 8 años de edad, respectivamente. Variaciones posteriores a estas edades se podrían deber a la disminución de los peces de mayor tamaño en la distribución, removidos por el efecto selectivo de la pesca que efectivamente ocasiona variaciones en las curvas ajustadas, pero estas variaciones no son el reflejo de cambios en el crecimiento somático de esas edades en la población. Los resultados permiten concluir que el crecimiento somático de merluza común no ha variado en forma importante desde 1972, los cambios que se observan en peces de mayor edad es probable que obedezcan a causas distintas a la densidad-dependencia.

Palabras clave: crecimiento somático, merluza común, *Merluccius gayi gayi*, modelo no-lineal de efectos mixtos, Chile central.

Historical analysis of somatic growth of Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*) off central coast of Chile

ABSTRACT. Somatic growth was studied in the Chilean hake stock off central coast of Chile, through the application of Von Bertalanffy equation (vB) as a non-linear mixed effect model (NLME) on length-at-age-data derived from otolith readings made at Instituto de Fomento Pesquero since 1972. Average growth rates for each year from 1972 to 2009 were estimated. Growth parameters of vB curves were analyzed for three major periods regarding changes in stock biomass (1972-1990, 1991-2003 and 2004-2009). Results indicated that the average growth rate showed inter-annual variations that did not exceed ± 15 cm of total length around the historical average of males and females, showing no persistent tendency towards sustained increase or decrease in average growth rate. Growth curves obtained with the vB parameters, estimated for the three periods, showed a similar trajectories until age 7 and 8 years, in both male and females. Changes after this age may be a result of a decrease of larger fish removed by the selective effect of fishing, which triggered variations in the fitted curves, but not necessarily changes in somatic growth of these ages in the population. The results demonstrated that the individual growth of hake has not changed significantly since 1972, without observing a density-dependent effect with decreasing abundance.

Keywords: somatic growth, Chilean hake, *Merluccius gayi gayi*, nonlinear mixed effects model, central Chile.

Corresponding author: Francisco Cerna (francisco.cerna@ifop.cl)

INTRODUCCIÓN

La merluza común (*Merluccius gayi gayi*) se distribuye latitudinalmente en Chile desde 23°39'S hasta 47°00'S (Aguayo, 1995), y constituye una unidad de stock que sostiene una de las principales pesquerías en Chile (Paya *et al.*, 1997; Oyarzún, 1997). La explotación comercial de merluza común se inició en 1938, con desembarques que exhibieron un sostenido crecimiento hasta alcanzar 90.000 ton a mediados de los años cincuenta. En los años sesenta, los desembarques fluctuaron en torno a las 80.000 ton, registrándose un desembarque máximo de 128.000 ton en 1968. En la década del setenta, el desembarque mostró una disminución sostenida y se estabilizó en torno a 30.000 ton desde 1975 hasta mediados de los años ochenta. Desde mediados de los ochenta los desembarques mostraron una nueva fase de crecimiento, hasta alcanzar un máximo de 121.000 ton en el año 2001. No obstante, en el año 2004, se registró una abrupta caída en el desembarque y desde el 2005 se ha estabilizado en torno a las 40.000 toneladas. (Tascheri *et al.*, 2009).

El estado actual del stock se caracteriza por una biomasa de 284.575 ton el año 2010 (Lillo *et al.*, 2011). Después de 2002, en que la biomasa alcanzó el máximo de 1.555.000 ton, entre el 2004 y 2009 ha fluctuado entre 217.000 y 322.000 ton, con una baja presencia de peces mayores a cinco años (Lillo *et al.*, 2010). De esta manera las capturas actuales están siendo sostenidas por la fracción más joven de la población. La longitud total (LT) promedio de los peces en las capturas ha disminuido de 43 cm en el 2004 a 33 cm en el periodo 2005-2007 (Gálvez *et al.*, 2008). En tanto que la longitud media de madurez ha descendido, desde un promedio de 37 a 32 cm LT desde 1983 a 2002 (Paya *et al.*, 1997; Alarcón & Arancibia, 1993; Cerna & Oyarzún, 1998; Tascheri *et al.*, 2005), hasta valores que fluctúan entre 35,1 y 30,6 cm entre 2003 y 2008 (Tascheri *et al.*, 2005; Alarcón *et al.*, 2009; Gálvez *et al.*, 2011).

La merluza común es un pez de crecimiento moderado y de longevidad media. Aguayo & Ojeda (1987), encontraron una edad máxima de 17 años en hembras y 11 años en machos en muestras de otolitos colectados entre 1972 y 1978. Ojeda *et al.* (1997) encontraron edades máximas de 21 años en hembras y 15 años en machos a partir de muestras de otolitos colectados entre 1995 y 1996. Estos autores mediante

la técnica de incremento diario en otolitos de juveniles verificaron la estimación correcta del primer *annulus* en los otolitos de esta especie. Posteriormente, Ojeda *et al.* (2008) validaron la edad de merluza común mediante el método de radiocarbono (Campana, 2001). En este estudio se concluye que la estimación de edad en años basada en el recuento de anillos en otolitos enteros es exacta para la merluza común, al menos en promedio (Ojeda *et al.*, 2008).

La tasa de crecimiento somático de los individuos es de gran importancia en la dinámica de poblaciones de peces, siendo determinante para su sobrevivencia, principalmente en los estadios tempranos, como se propone en las hipótesis: “Bigger is Better” (Cushing, 1967) y “Duración del estadio” (Houde, 1987). Hay evidencia sobre la importancia del crecimiento en la evolución de la historia de vida en peces y el impacto que un cambio en este tipo podría producir en la dinámica y producción de las poblaciones de peces explotados. De hecho la teoría de historia de vida tiende a ser usada para predecir como la combinación de sobrevivencia y fecundidad-edad específica pueden responder a cambios en la tasa de crecimiento (Hutchings, 1993). En la etapa juvenil y adulta se pueden determinar las variaciones en la historia de vida como el esfuerzo reproductivo (Hutchings, 1993), fecundidad, tamaño y edad de madurez (Stearns & Koella, 1986; Stearns, 1989; Lorenzen & Engberg, 2002; Engelhard & Heino, 2004; Kuparinen *et al.*, 2008).

Debido a que desde el 2004 se observan cambios simultáneos en las estructuras de talla y edad en la merluza común, se considera oportuno estudiar las variaciones en su tasa de crecimiento somático. Si se demostrara que los cambios en la estructura de talla y edad se deben a variaciones significativas en la tasa de crecimiento somático, cabría esperar que estos cambios estuvieran influyendo, al menos en parte, en fenómenos como la disminución en edad y talla media de madurez, experimentado también a partir del 2004 (Gálvez *et al.*, 2011). Este eventual escenario de cambio en el crecimiento, podría también estar afectando otros rasgos de la historia de vida, no evaluados aún, como la mortalidad y fecundidad. En varias pesquerías del mundo se ha determinado que cambios en la longitud y edad de madurez, han tenido su origen en variaciones de las tasas de crecimiento individual, como en el caso del halibut del Pacífico (Clark *et al.*, 1999), y el arenque de Noruega

(Engelhard & Heino, 2004). Mientras que Lorenzen & Engberg (2002) encontraron un efecto densodependiente en el crecimiento individual en 9 de 16 especies analizadas. Sobre la base de estos antecedentes, el objetivo de este trabajo es determinar si existen variaciones interanuales en el crecimiento somático de merluza común frente a Chile central.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron datos e información generada a partir del programa de seguimiento de la pesquería de merluza común que realiza el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), y que consiste en muestras de ejemplares obtenidos a bordo de embarcaciones de la flota industrial de arrastre, dedicadas a la extracción de merluza común, durante el periodo 1972-2009. También a partir de las muestras obtenidas en los cruceros de evaluación hidroacústica de IFOP, a bordo del B/I "Abate Molina", durante el periodo 2003-2009, en el área total de la pesquería que abarca de 29°10'S a 41°28'S. (Fig. 1). El diseño de muestreo consistió en recolectar un número dado de ejemplares por lance de pesca, a los que se midió su longitud total (LT) para determinar su distribución de frecuencia de tallas. Una submuestra de ejemplares se utilizó para realizar un muestreo biológico, que consistió en pesar los ejemplares con balanza de contrapeso, para obtener su peso total, peso eviscerado, peso de gónada; además se determinó sexo, estado de madurez y extracción de otolitos sagitales. Los otolitos se guardaron en sobres con los datos del pez. El total de otolitos leídos para el periodo de estudio fue de 118.482, solo 1988 no presentó información (Tabla 1). Los datos de edad fueron obtenidos de las lecturas de otolitos enteros, utilizando microscopio estereoscópico con aumento de 10x provisto de luz reflejada.

El crecimiento somático se estudió considerando el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy (vB), cuyos parámetros de crecimiento fueron estimados para cada año en el periodo 1972-2009, mediante un modelo no-lineal de efectos mixtos, *i.e.*,

$$L_{t,j} = L_{\infty,j} [1 - \exp(-K_j(t_j - t_0))] \quad (1)$$

donde: $L_{t,j}$ = longitud a la edad para el año j ; $L_{\infty,j}$ = longitud asintótica para el año j ; K_j = coeficiente de crecimiento para el año j ; t = edad para el año j y t_0 = edad hipotética cuando la longitud del pez es cero. En este caso particular, el modelo no-lineal de efectos mixtos se comporta como un modelo de parámetros variables que evalúa la variación temporal de los parámetros. Para ajustar el modelo se usó la librería 'nlme' de Pinheiro & Bates (2000), para lenguaje y programa computacional R (R Development Core

Team, 2011). El ajuste de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy consideró tres variantes del modelo: 1) L_{∞} y t_0 son valores fijos para todos los años en la población, mientras que el coeficiente de crecimiento (K) difiere entre años, como un efecto al azar; 2) K y t_0 son valores fijos para todos los años, mientras que la longitud asintótica (L_{∞}) difiere entre años (efecto al azar), y 3) ambos L_{∞} y K como un efecto al azar, mientras que el t_0 es el mismo para todos los años en la población. La mejor variante del modelo fue elegida mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike, 1974).

Los parámetros de crecimiento estimados con el mejor modelo no lineal de efectos mixtos, se utilizaron en el cálculo de la tasa de crecimiento promedio a través de un rango de tamaños, como un test estadístico, cuya función corresponde a la primera derivada de la ecuación de crecimiento de vB, de acuerdo a la siguiente expresión (Roa & Tapia, 1998; Castillo *et al.*, 2010):

$$G = K \left(L_{\infty,i} - \frac{L_2^2 - L_1^2}{2(L_2 - L_1)} \right) \quad (2)$$

donde G es la tasa de crecimiento promedio (cm año^{-1}) para el año j ; L_1 y L_2 son la longitud más baja y alta, respectivamente. La longitud más baja (L_1) correspondió a la edad 1, y L_2 correspondió a la edad 14 en hembras y 8 años en machos. Finalmente, K y L_{∞} son parámetros de la ecuación de Von Bertalanffy previamente definidos.

Además de la estimación de los parámetros de vB y la tasa de crecimiento para cada año, con el mismo modelo de crecimiento se ajustó la información agrupada en tres periodos, cuya clasificación se basó en la trayectoria de los cambios en la biomasa, captura y rendimiento de pesca. Los periodos fueron los siguientes:

- 1) 1972-1990: periodo de baja disponibilidad del recurso y bajo rendimiento de pesca.
- 2) 1991-2003: periodo de un aumento sostenido de la biomasa, altas capturas y rendimientos de pesca, que alcanzaron su máximo el 2001.
- 3) 2004-2009: periodo de caída en la biomasa y en los rendimientos de pesca. En este periodo se presentó además una disminución de la longitud promedio, talla y edad de madurez, con una distribución de edades centrada en peces juveniles.

RESULTADOS

De acuerdo con el AIC, los parámetros de crecimiento de vB obtenidos mediante el modelo no lineal de

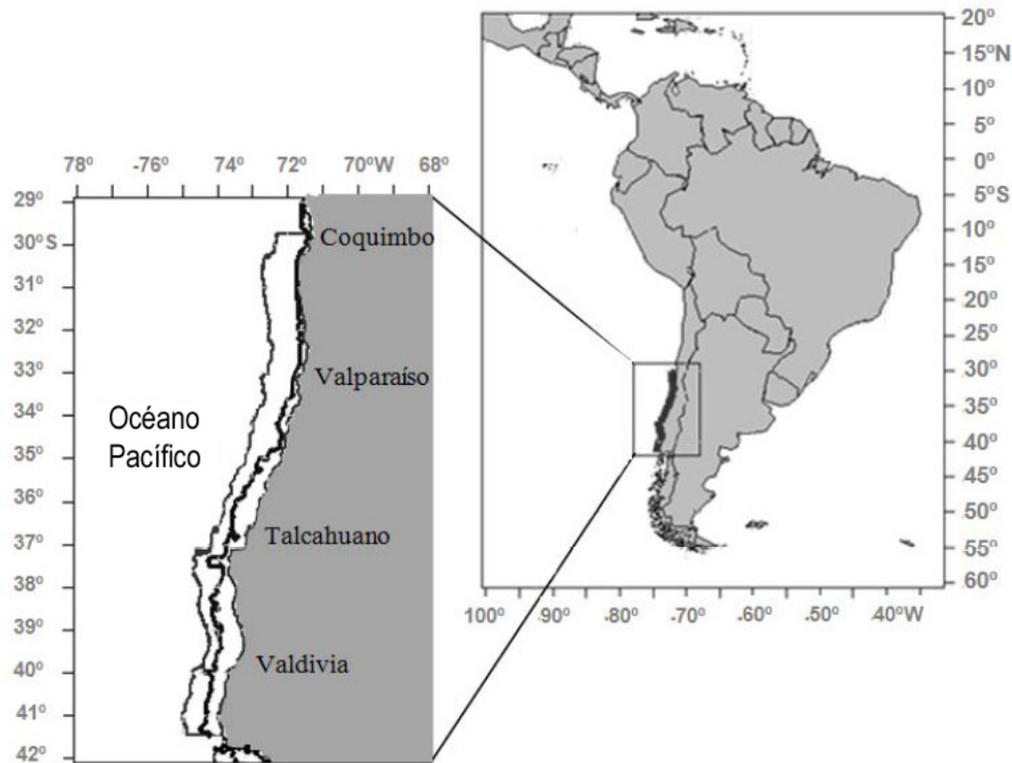


Figura 1. Área de estudio localizada en la costa central de Chile (29°S a 40°S). En el panel de la izquierda se muestra el polígono que define el área administrativa de la pesquería de merluza común, donde la línea interior corresponde al veril de 500 m de profundidad.

Tabla 1. Número de otolitos y longitudes mínimas y máximas de los peces analizados en cada periodo de años por sexo frente a la costa de Chile.

	Periodo (años)	Número otolitos	Longitud pez (cm)	
			Min	Max
Hembras	1972-1990	36447	12	89
	1991-2003	16632	7	91
	2004-2009	8416	10	79
Machos	1972-1990	31456	10	66
	1991-2003	16073	7	71
	2004-2009	9458	10	76

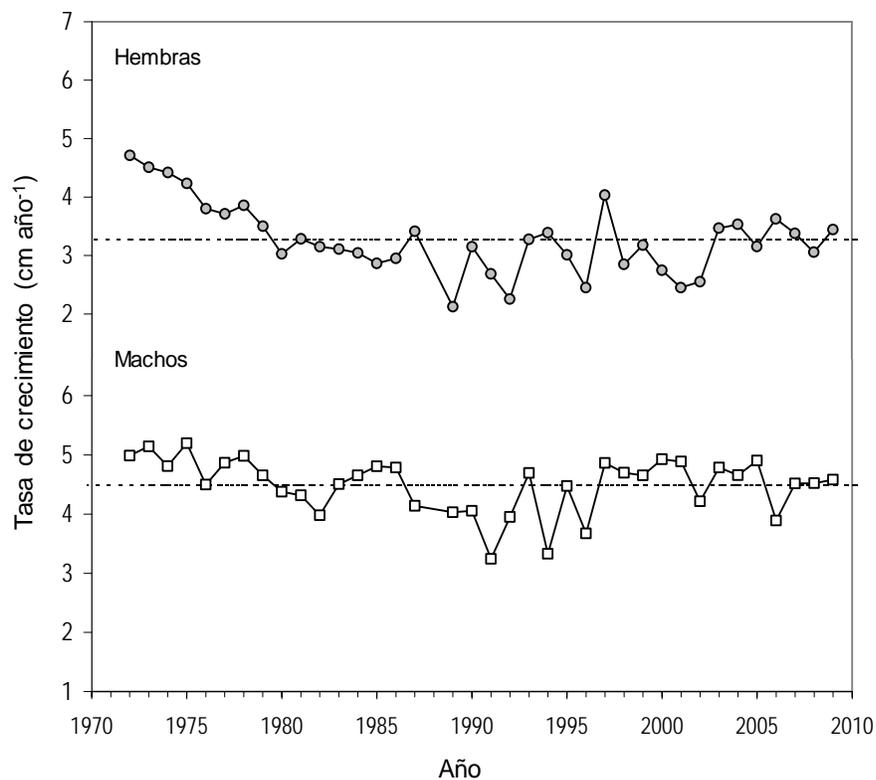
efectos mixtos, que consideró L_{∞} y K como efecto al azar, permiten una mejor representación del crecimiento de merluza común, tanto en hembras como en machos, para cada año por separado como también agrupados en tres periodos (Tabla 2).

La tasa de crecimiento (G) estimada a partir de los parámetros de vB y las longitudes mínimas y máximas, se muestra en la Figura 2. La tasa de crecimiento en hembras fluctuó entre 2,1 y 4,5 cm año^{-1} con un promedio de 3,3 cm año^{-1} , mientras que en machos varió entre 3,2 y 5,2 cm año^{-1} con un promedio de 4,5 cm año^{-1} . En ambos sexos, entre 1972 y 1979, se observaron las mayores tasas de crecimiento, por sobre el promedio histórico, que descienden hacia final de este periodo. Entre 1980 y 2002 en hembras y de 1987 a 1997 en machos, se aprecian tasas que varían entre el promedio histórico y más bajas que éste. A partir del 2003, la tasa de crecimiento en hembras osciló alrededor del promedio histórico, en tanto que en machos, entre 1997 y 2005, varió levemente por sobre el promedio, para descender bruscamente el 2006 y, posteriormente, estabilizarse en el valor promedio. La existencia de diferencias entre años no superó $\pm 1,5$ cm LT en torno al promedio histórico en ambos sexos, no observando una tendencia hacia el aumento o disminución sostenida en la tasa de crecimiento somático.

El ajuste de los parámetros de crecimiento para toda la serie de datos 1972-2009, como también para

Tabla 2. Selección del modelo NLEM usado para analizar la variabilidad inter-anual en los parámetros de crecimiento de Von Bertalanffy de *Merluccius gayi gayi* frente a la costa central de Chile. En **negrita** se indica el modelo seleccionado.

	Modelo	Efectos al azar	gl	Años consecutivos		Años agrupados	
				logLike	AIC	logLike	AIC
Hembras	1	L_{∞} y K	7	-162708,1	325430,2	-166056,7	332127,4
	2	K	5	-164378,4	328766,7	-166588,7	333187,4
	3	L_{∞}	5	-164825,8	329661,6	-166739,8	333489,6
Machos	1	L_{∞} y K	7	-136701	273416	-138762,6	277539,3
	2	K	5	-137553,8	275117,6	-138978,5	277966,9
	3	L_{∞}	5	-137574,1	275158,2	-139278,8	278567,6

**Figura 2.** Tasa de crecimiento promedio (G) de *Merluccius gayi gayi* en cada año frente a la costa central de Chile.

los tres periodos de años por separado, utilizando el modelo no lineal de efectos mixtos que considera el L_{∞} y K como efecto aleatorio, se muestra en la Tabla 3. Las hembras alcanzaron mayores tamaños que los machos, sin embargo, en el transcurso de los tres periodos analizados, se observó que el L_{∞} en las hembras tiende a disminuir en los periodos 1991-2003 y 2004-2009, mientras que en los machos este parámetro aumentó en el periodo 2004-2009. El parámetro K experimentó un aumento en el periodo

intermedio, 1991-2003, y luego disminuyó en ambos sexos (Tabla 3).

Las curvas de crecimiento obtenidas con estos parámetros, mostraron en hembras trayectorias similares hasta la edad de 7 años, durante los tres periodos. A partir de los 8 años de edad, la talla promedio estimada disminuyó en el periodo 1991-2003 y 2004-2009, presentando estos periodos un crecimiento muy similar entre sí. En machos, se estiman trayectorias similares en el crecimiento hasta

Tabla 3. Parámetros de crecimiento de la ecuación de Von Bertalanffy obtenidos con el modelo NLEM para toda la serie y tres periodos de años de *Merluccius gayi gayi* frente a la costa central de Chile.

	Hembras			Machos		
	L_{∞}	K	t_0	L_{∞}	K	t_0
Valor	69,27	0,142	-2,17	57,00	0,227	-1,37
Error estándar	1,879	0,007	0,020	1,355	0,014	0,014
GI	61490	61490	61490	56982	56982	56982
t-value	36,9	20,2	-107,1	42,1	16,1	-100,1
P-value	0	0	0	0	0	0
Periodo de años	L_{∞}	K		L_{∞}	K	
1972-1990	73,5	0,13		54,2	0,25	
1991-2003	65,7	0,16		53,3	0,27	
2004-2009	68,6	0,14		58,6	0,21	

los 8 años de edad, a partir de los 9 años durante el periodo 2004-2009 se produce aumento de las tallas promedios estimadas respecto de lo registrado en los periodos anteriores (Fig. 3).

La línea de tendencia de las longitudes promedios observadas en hembras, no mostró variaciones interanuales hasta la edad de 8 años, para edades mayores se observó una disminución de las tallas promedios de 1972 a 2009. En los machos la tendencia de las tallas promedios no cambió hasta la edad de 11 años, peces de 12 y 13 años mostraron una tendencia al aumento a partir de los 70's (Fig. 4). Estas variaciones son coherentes con los cambios observados en las curvas de crecimiento.

Al comparar los parámetros de crecimiento estimados en este estudio con los reportados por Aguayo & Ojeda (1987) y Ojeda *et al.* (1997), se observaron algunas diferencias respecto al parámetro K de vB, ya que tanto en hembras como machos estos autores estimaron valores más altos. Aunque existen diferencias entre estos autores y el presente estudio, el que dichos trabajos muestran entre sí, un crecimiento similar en peces menores a 9 años, confirman nuestros resultados, en orden a la no existencia de diferencias en el crecimiento de merluza común en los periodos 1972-1978 y 1990-1996, en que fue evaluado su crecimiento por Aguayo & Ojeda (1987) y Ojeda *et al.* (1997), respectivamente (Fig. 5).

DISCUSIÓN

En la actualidad, se sugiere que la disminución de abundancia en las poblaciones de peces explotados,

por efecto de la presión pesquera, incrementa la inestabilidad de la dinámica de las poblaciones, debido a cambios en los parámetros demográficos como la tasa de crecimiento individual (Anderson, 2008). Las altas capturas a la que ha sido sometida la población de merluza común hizo necesario el análisis histórico del crecimiento somático, ya que éste podría estar incidiendo en los cambios observados en algunos rasgos de la historia de vida de esta especie.

Considerando la importancia que revisten los resultados de este estudio, especial atención se tuvo con la distribución de los datos utilizados, de tal forma que las estimaciones de los parámetros de crecimiento fueran el reflejo de cambios reales en las tasas, y no un efecto de variaciones en la distribución de tallas de la captura, que en la última década se concentra en ejemplares juveniles.

Es evidente que variaciones en la distribución de tallas máximas de la población entre años, puede originar estimaciones erradas del L_{∞} y afectar el valor del parámetro K, debido a que los parámetros de crecimiento de la ecuación de Von Bertalanffy (vB) están correlacionados entre sí. Estimaciones de los parámetros y las tasas de crecimiento sobre la base de series de datos no balanceados correctamente en términos de su estructura edad-talla, entre los distintos grupos o clusters que se desea comparar, puede llevar a conclusiones erradas en el análisis de las variaciones interanuales de una población.

En términos específicos, para evitar el error en la estimación de los parámetros de crecimiento, se tomaron dos resguardos, a saber: a) contar con información suficientemente balanceada en datos

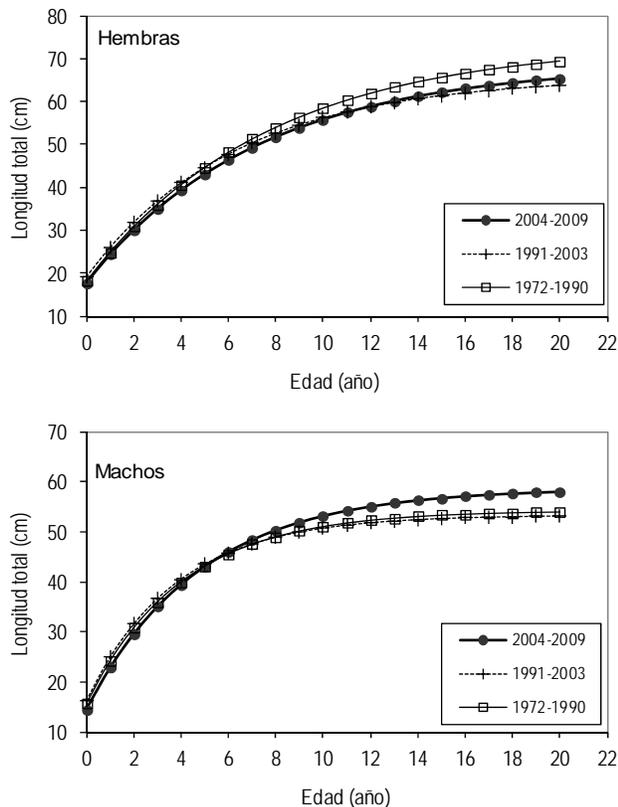


Figura 3. Curvas de crecimiento de Von Bertalanffy, que ajusta la relación edad-longitud *Merluccius gayi gayi* frente a la costa central de Chile, para tres periodos caracterizados por distintos niveles de biomasa del stock.

edad-talla, por lo cual el análisis se efectuó para la serie completa utilizando un rango de edades entre 1 y 14 años; b) utilizar un modelo que permitiera ajustar de mejor forma cada año de la serie histórica, haciendo comparable los parámetros resultantes. Esto último se logró aplicando el ajuste de la ecuación de vB a través de un modelo no-lineal de efectos mixtos (Pinheiro & Bates, 2000), resultando como mejor modelo aquel en que utilizó el t_0 como efecto fijo, cuyo valor en este caso correspondió al obtenido de la estimación global de la serie, y el L_∞ y K como parámetros variables, lo cual permitió una mejor comparación de su variación interanual.

Las curvas de crecimiento estimadas a partir de los parámetros de vB, muestran que las diferencias observadas en el crecimiento son el reflejo de variaciones de las longitudes promedio de peces con edades mayores a 7 años en hembras y 8 años en machos. Estas diferencias corresponden a una disminución del crecimiento en hembras a partir de 1991 y a un aumento del crecimiento en machos a partir de 2004.

Las hembras presentan un K similar entre los periodos 1972-1990 y 2004-2009, y mayor en el periodo 1991-2003. Sin embargo, la velocidad del crecimiento se reduce debido a la disminución de la longitud asintótica (L_∞). En el caso de los machos ocurre una variación similar de K entre periodos, similar a lo consignado en hembras, aunque la velocidad de crecimiento aumenta para peces de edad superior a 7 años, debido a un aumento del L_∞ . Por lo tanto, la compensación entre el aumento y disminución de K y L_∞ origina las variaciones del crecimiento observadas entre periodos.

La disminución de la L_∞ en hembras, puede ser debida a que, durante las dos últimas décadas de la pesquería, se ha registrado una alta mortalidad por pesca centrada en la captura de los ejemplares de mayor tamaño de la población, por su mayor valor comercial, escenario no distinto a lo ocurrido en otras pesquerías del mundo (Conover & Munch, 2002; Grift *et al.*, 2003; Barot *et al.*, 2004; Olsen *et al.*, 2004; Kuparinen & Merilä, 2007). Esta remoción selectiva de los peces más grandes (viejos) se conoce como el fenómeno de “truncamiento de la edad” (Anderson, 2008). El “truncamiento de la edad” estrecha la distribución de edades y tallas de la captura, se refleja además en la disminución del tamaño y edad promedio de la población. Esto es coherente con lo reportado por Gálvez *et al.* (2011) quienes indican que la distribución de edades en la captura se concentró entre las edades 1 a 8 años con 97%. Se suma a esto, la disminución de la talla promedio de hembras para edades mayores a 7 años (Fig. 4).

En los machos se observa un aumento del L_∞ , durante el periodo 2004-2009, originado por un incremento de la longitud promedio de las edades mayores a 11 años (Fig. 3), aunque la distribución de edades en la captura reportada por Gálvez *et al.* (2011) muestre al igual que en hembras un desplazamiento de la distribución hacia edades juveniles. Si bien no se puede dar una respuesta definitiva al aumento de las tallas promedios en las edades mayores de machos, se puede sugerir como una causa, que la pesca ha removido longitudes extremas sobre 60 cm LT, afectando principalmente a las tallas máximas de hembras, teniendo los machos aun la posibilidad de incrementar su crecimiento hacia tallas mayores.

La presencia de tallas máximas históricas, durante 2004-2009, no significa que en machos no exista evidencia del efecto de “truncamiento de la edad”, ya que este fenómeno se refiere al cambio en la distribución de las capturas hacia ejemplares juveniles, no en la inexistencia de peces grandes en la población. Los estudios de crecimiento, en especial, procuran disponer de la más amplia variedad de tamaños

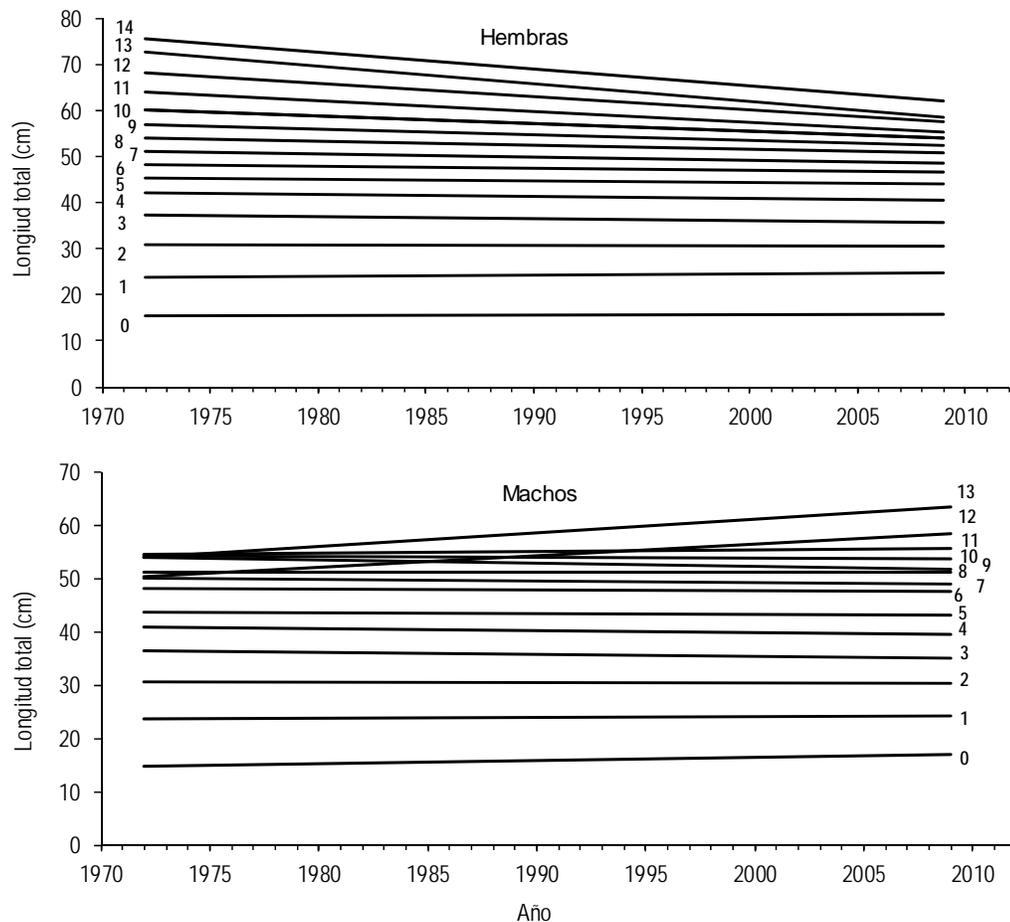


Figura 4. Líneas de tendencia de las longitudes promedio observadas entre 1972 y 2009, para cada edad y sexo de *Merluccius gay gayi* frente a la costa central de Chile. Los números frente a las líneas de tendencia indican la edad de los peces.

presentes en la población, mediante un muestreo que incluye la búsqueda de las tallas correspondiente a los extremos de la distribución, con el propósito de estimar en forma apropiada el crecimiento somático.

¿Ha variado el crecimiento individual de merluza común en el transcurso de los años? El análisis del crecimiento de merluza común, para tres periodos relevantes en la explotación de este recurso, no ha variado al menos para peces con edades menores a ocho años en hembras y nueve años en machos. Para edades mayores e iguales a estas, se evidencia un cambio, hacia la disminución en hembras y aumento en machos, lo cual parece estar asociado a la remoción de los peces de mayor tamaño al menos en hembras, mientras que en machos, el aumento durante 2004-2009, está determinado por el incremento de la longitud promedio de las edades 12 y 13 años (Fig. 4). Sin embargo, en el análisis histórico de las tasas de crecimiento (G), no se observa una tendencia persistente hacia el aumento o disminución del

crecimiento, sino más bien variaciones que oscilan en torno al promedio histórico.

Los resultados indican que las variaciones en la tasa de crecimiento en ambos sexos, se aprecia en edades avanzadas, mayor a 7 años en hembras y 8 años en machos, que es el reflejo de cambios en las tallas promedio de esas edades. Estos cambios no parecen tener una explicación totalmente biológica, ya que no se observan en toda la historia de vida de la población, sino que solo a la fracción más adulta, lo cual sugiere que el crecimiento no ha variado en forma suficiente como para producir alteraciones en otros parámetros de la historia de vida, como la edad y longitud media de madurez sexual. En el caso particular de las hembras, habría que destacar que de 1991 a 2009 no se aprecian cambios en las curvas de crecimiento, y las variaciones mencionadas se aprecian sólo en el periodo 1972-1990. Por otra parte, las variaciones en las tallas promedio estimadas en machos se observan en edades que están fuera del

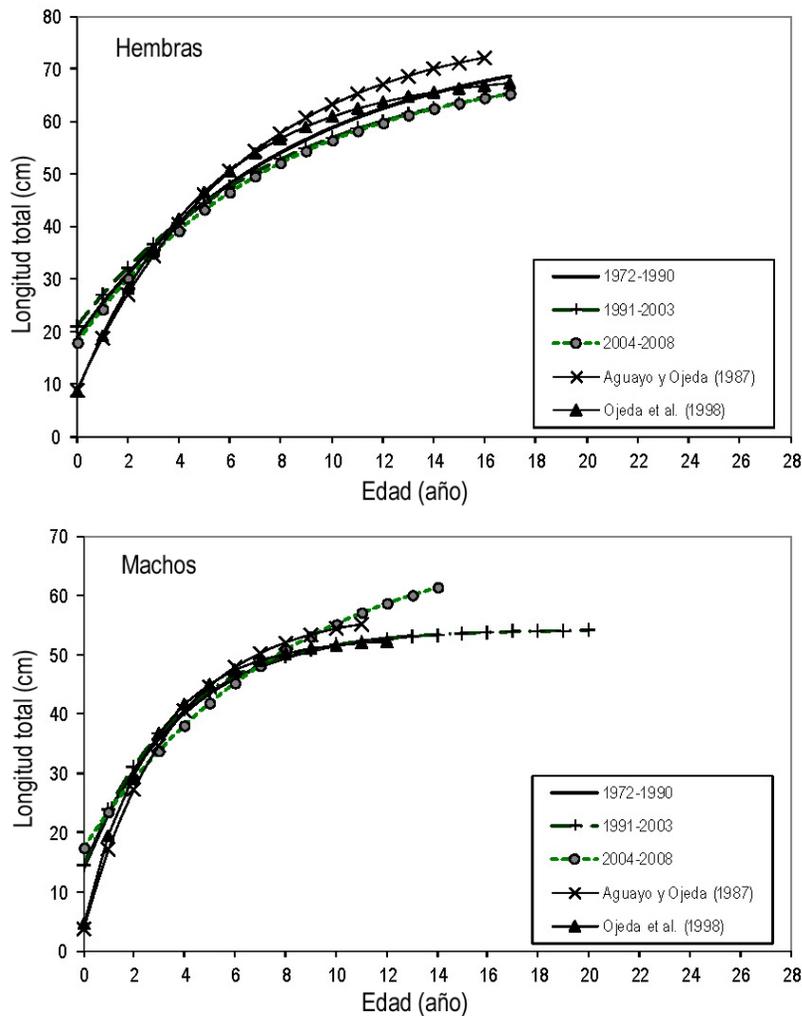


Figura 5. Curvas de crecimiento de Von Bertalanffy, que ajusta la relación edad-longitud de *Merluccius gayi gayi* para tres periodos entre 1972 y el 2009, comparado con otros autores.

rango que concentra la mayor abundancia de las capturas ya que, de acuerdo a Gálvez *et al.* (2011), durante el 2010, el 99% de la abundancia de las capturas se distribuyó entre los grupos de edad GE 1 y 8, siendo el GE 3 y 4 los de mayor abundancia con 78,6%.

Es conocido el hecho que el crecimiento somático puede ser denso-dependiente, debido a que la relajación de la competencia por recursos, cuando disminuye la abundancia de una población, causa crecimiento compensatorio, lo que se refleja en el aumento de la tasa de crecimiento somático (Policansky, 1993; Heino & Dieckmann, 2008). Lorenzen & Engberg (2002), detectaron en nueve de dieciséis poblaciones de peces analizadas, un significativo crecimiento somático denso-dependiente, existiendo una relación inversa entre el declive de la longitud asintótica por unidad de densidad de biomasa y la biomasa promedio de la población en el largo plazo. En merluza común, si bien se detecta en

hembras un declive en la longitud asintótica, se produce sólo un leve aumento en la tasa de crecimiento en la última década, cuando la biomasa ha descendido en forma significativa (Tascheri *et al.*, 2010). Este cambio no ha producido un aumento de las longitudes promedio observadas, sino más bien una estabilidad entre 1972 y 2009, al menos en las primeras 10 edades (Fig. 4). En el caso de los machos, se aprecia un aumento en la longitud asintótica, que muestra una leve caída de la tasa de crecimiento que aun se sitúa en el promedio histórico. Al igual que en hembras, en toda la serie analizada no se aprecia un cambio en las longitudes promedio observadas para las mayorías de las edades, lo cual muestra que no existe un cambio denso-dependiente en el crecimiento de merluza común.

Aunque en machos se observa un aumento en la velocidad de crecimiento para edades mayores a ocho años durante el 2004-2009, se cree que este cambio no

puede ser producto de denso-dependencia, debido a que este debiera afectar a toda la historia de vida del recurso y no solo a los ejemplares más viejos.

Cambios micro-evolutivos (genéticos) se producen en las tasas de crecimiento en respuesta a las capturas tamaño-selectivas, lo que ha sido demostrado en experimentos de laboratorio (Conover & Munch, 2002; Walsh *et al.*, 2006) y en poblaciones explotadas del cod (*Gadus morhua*) (Swain *et al.*, 2007; Swain, 2008). En merluza común se ha especulado que la remoción de los peces más grandes y viejos, puede haber alterado el crecimiento somático de la población, como efecto micro-evolutivo de la pesca que está seleccionando positivamente genotipos de menor tamaño, lo que se ha caricaturizado como un cambio hacia una “población de merluzas enanas”.

Los análisis del presente estudio muestran que el efecto selectivo de pesca sobre los peces de mayor tamaño, podría no estar originando un impacto micro-evolutivo, o al menos no ser perceptible en la escala de tiempo analizado, ya que esta selección no ha producido cambios importantes en las tasa de crecimiento somático, al menos en las edades donde se concentra la mayor abundancia del stock capturado. Es decir, no se está en presencia de cambios que estén transformando a esta población en “merluzas enanas”, aunque la distribución de edades de la captura esté “truncada” por la pesca. Entonces, existe en las capturas una disminución porcentual de los peces más viejos, y no un envejecimiento temprano de los peces jóvenes.

Hilborn & Minte-Vera (2008) haciendo un metanálisis en 73 stocks de peces comerciales, sugieren que en pesquerías marinas es poco probable que se produzca un impacto significativo en la evolución de las tasas de crecimiento somático. Impactos evolutivos en otros rasgos de historia de vida, sobre todo el tamaño y edad de madurez, puede ser mucho más probable. Sin embargo, el que actualmente no se evidencie un cambio en el crecimiento producto de la mortalidad por pesca selectiva, no significa que no pueda ocurrir si persisten los niveles de explotación actual. El crecimiento y el tamaño están acoplados, entonces la selección de uno puede conducir indirectamente a la selección del otro, además de estar correlacionados con otras características bajo selección (Enberg *et al.*, 2012)

Las estimaciones hechas para 1972-1978 por Aguayo & Ojeda (1987) y 1990-1996 por Ojeda *et al.* (1997), al igual que el presente estudio, no encuentran diferencias en el crecimiento en peces menores de 9 años. Las diferencias de estos autores con el presente estudio corresponden principalmente al parámetro K. Hay que hacer notar que los trabajos de Aguayo &

Ojeda (1987) y Ojeda *et al.* (1997) fueron realizados con datos edad-longitud derivados del retrocálculo de longitudes a edades pretéritas, a diferencia del presente estudio en que los datos corresponden a edad actual. Por esta razón nuestras estimaciones de longitudes promedios por edad son más próximas a las longitudes promedios observadas para dichos años.

Los resultados permiten concluir, que el crecimiento somático de merluza común no ha variado en forma importante desde 1972, algunos cambios que se observan en peces más viejos, no pueden ser considerados como evidencia de un cambio en el crecimiento somático de esta población, ya que podrían ser el efecto de la pesca, que captura selectivamente los peces de mayor tamaño modificando la distribución de tallas de la fracción más vieja de la población.

A pesar de la disminución importante de la biomasa de este stock a partir del 2001, no se aprecia un efecto denso-dependiente en el crecimiento individual de este recurso, al no existir una tendencia persistente hacia el aumento de las tasas de crecimiento. Es probable que esto obedezca a la persistencia de recursos limitados para la población, que se refleja en una baja condición de las hembras desde el 2003 (Tascheri *et al.*, 2005; Cerna, 2011).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los observadores científicos y tecnólogos de la Sección Edad y Crecimiento del Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), que entre 1972 y 2009 han aportado con su valioso trabajo para disponer de la información con la cual se realizó este estudio. A los revisores anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias.

REFERENCIAS

- Aguayo, M. 1995. Biology and fisheries of Chilean hakes (*M. gayi* and *M. australis*). In: J. Alheit & T.J. Pitcher (eds.). Biology, fisheries and markets. Chapman & Hall, London, pp. 305-338.
- Aguayo, M. & V. Ojeda. 1987. Estudios de la edad y crecimiento de merluza común (*Merluccius gayi gayi* Guichenot, 1848) (Gadiformes-Merlucciidae). Invest. Pesq., Chile, 34: 99-112.
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. IEEE Trans. Automat. Contr., 19: 716-723.
- Alarcón, R. & H. Arancibia. 1993. Talla de primera madurez sexual y fecundidad parcial en la merluza

- común, *Merluccius gayi gayi* (Guichenot, 1848). *Cienc. Tecnol. Mar.*, 16: 33-45.
- Alarcón, R., F. Balbontín, M. Aguayo, P. Ruiz, S. Núñez, G. Herrera, G. Claramunt & A. Sepúlveda. 2009. Biología reproductiva de merluza común. Informe Final Proyecto FIP 2006-16, IFOP, Valparaíso, 200 pp.
- Anderson, C.N.K., Ch-H. Hsieh, S.A. Sandin, R. Hewitt, A. Hollowed, J. Beddington, R.M. May & G. Sugihara. 2008. Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance? *Nature*, 452: 835-839.
- Barot, S., M. Heino, L. O'Brien & U. Dieckmann. 2004. Long-term trend in the maturation reaction norm of two cod stocks. *Ecol. Appl.*, 14(4): 1257-1271.
- Campana, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J. Fish Biol.*, 59: 197-242.
- Castillo-Jordán, C., L.A. Cubillos & E. Navarro. 2010. Inter-cohort growth rate changes of common sardine (*Strangomera bentincki*) and their relationship with environmental conditions off central southern Chile. *Fish. Res.*, 105: 228-236.
- Cerna, F. 2011. Variación del crecimiento somático y la madurez de merluza común (*Merluccius gayi gayi*) en el Pacífico sur-oriental frente a Chile: ¿Una respuesta compensatoria o evolutiva? Tesis de Magíster en Ciencias con mención en Pesquerías, Universidad de Concepción, Concepción, 65 pp.
- Cerna, F. & C. Oyarzún. 1998. Talla de primera madurez sexual y fecundidad parcial en la merluza común (*Merluccius gayi*, Guichenot 1848) del área de la pesquería industrial de Talcahuano, Chile. *Invest. Mar.*, Valparaíso. 26: 31-40.
- Clark, W.G., S.R. Hare, A.M. Parma, P.J. Sullivan & R.J. Trumble. 1999. Decadal changes in growth and recruitment of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56: 242-252.
- Conover, D.O. & S.B. Munch. 2002. Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. *Science*, 297: 94-96.
- Cushing, D.H. 1967. The grouping of herring population. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 47: 193-208.
- Enberg, K., C. Jørgensen, E. Dunlop, Ø. Varpe, D.S. Boukal, L. Baulier, S. Eliassen & M. Heino. 2012. Fishing-induced evolution of growth: concepts, mechanisms and the empirical evidence. *Mar. Ecol.*, 33: 1-25.
- Engelhard, G. & M. Heino. 2004. Marury changes in Norwegian spring-spawning herring *Clupea harengus*: compensatory or evolutionary responses? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 272: 245-256.
- Gálvez, P., J. Sateler, A. Flores, Z. Young, J. Olivares, K. Riquelme & J. González. 2011. Asesoría integral para la toma de decisiones en pesca y acuicultura 2010. Actividad 2. Peces demersales: seguimiento demersal y aguas profundas 2010. Sección II. Demersal Centro Sur. Informe Final, IFOP, Valparaíso, 148 pp.
- Gálvez, P., J. Sateler, J. Olivares, V. Escobar, V. Ojeda, C. Labrín, Z. Young & J. González. 2008. Programa de seguimiento del estado de situación de las principales pesquerías nacionales. Proyecto: pesquería demersal zona centro sur y aguas profundas, 2007. Sección II: Pesquería Demersal, 2007. Informe Final, IFOP, Valparaíso, 164 pp.
- Grift, R.E., A. Rijnsdorp, S. Barot, M. Heino & U. Dieckman. 2003. Fisheries-induced trends in reaction norms for maturation in north sea plaice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 257: 247-257.
- Heino, M. & U. Dieckmann. 2008. Detecting fisheries-induced life-history evolution: an overview of the reaction-norm approach. *Bull. Mar. Sci.*, 83: 69-93.
- Hilborn, R. & C.V. Minte-Vera. 2008. Fisheries-induced changes in growth rates in marine fisheries: are they significant?. *Bull. Mar. Sci.*, 83(1): 95-105.
- Houde, E.D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.*, 2: 17-29.
- Hutchings, J.A. 1993. Adaptive life histories affected by age-specific survival and growth rate. *Ecology*, 74: 673-684.
- Kuparinen, A. & J. Merilä. 2007. Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 22: 652-659.
- Kuparinen, A., R.B. O'Hara & J. Merilä. 2008. The role of growth history in determining age and size at maturation in exploited fish populations. *Fish Fish.*, 9: 201-207.
- Lillo, S., R. Bahamonde, J. Olivares, J.C. Saavedra, E. Molina, E. Díaz, S. Núñez, M. Braun & A. Saavedra. 2010. Evaluación hidroacústica de merluza común, año 2009. Informe Final Proyecto FIP N° 2009-13, IFOP, Valparaíso, 300 pp.
- Lillo, S., R. Bahamonde, J. Olivares, J.C. Saavedra, E. Molina, E. Díaz, S. Núñez, M. Braun & A. Saavedra. 2011. Evaluación hidroacústica de merluza común, año 2010. Informe Final Proyecto FIP N° 2009-13, IFOP, Valparaíso, 270 pp.
- Lorenzen, K. & K. Engberg. 2002. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proc. Roy. Soc. Ser. B*, 269: 49-54.

- Ojeda, V., O. Guzmán, V. Bocic, L. Muñoz, J. Olivares & F. Cerna. 2008. Actualización y Perfeccionamiento de las metodología científicas de determinación de edad en peces para la sustentabilidad de los recursos pesqueros nacionales. 05CN11IPT-16. Informe Final INNOVA, IFOP, Valparaíso, 58 pp.
- Ojeda, V., J. Olivares, F. Balbontín, D. Garland, L. Cubillos, R. Alarcón, M. George-Nascimento & A. Sepúlveda. 1997. Validación de los métodos aplicados en la estimación de edad y crecimiento, y determinación de la mortalidad en merluza común en la zona centro-sur. Informe Final FIP 95-15, IFOP, Valparaíso, 129 pp.
- Olsen, E.M., M. Heino, G.M. Lilly, M.J. Morgan, J. Bratey, B. Hernade & U. Dieckmann. 2004. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*, 428: 932-935.
- Oyarzún, C. 1997. Análisis de la diferenciación poblacional: El caso de *Merluccius gayi gayi* (Guichenot, 1848) de la costa de Chile. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Concepción, Concepción, 93 pp.
- Paya, I., C. Oyarzún, R. Galleguillos & M. Oliva. 1997. Unidades de stock en recurso merluza común en la zona centro-sur. Informe Final Proyecto FIP-IT/94-18, IFOP, Valparaíso, 122 pp.
- Pinheiro, J.C. & D.M. Bates. 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer-Verlag, New York, 528 pp.
- Policansky, D. 1993. Fishing as a cause of evolution in fishes. In: T.K. Stokes, J.M. McGlade & R. Law (eds.). The exploitation of evolving resources. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 2-18.
- Roa, R. & F. Tapia. 1998. Spatial differences in growth and sexual maturity inside a large population of the squat lobster *Pleuroncodes monodon*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 167: 185-196.
- Stearns, S.C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience*, 39: 436-445.
- Stearns, S.C. & J.C. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, 40: 893-913.
- Swain, D.P. 2008. Evolution of growth in gulf of St. Lawrence cod: reply to Heino *et al.* *Proc. Roy. Soc. B-Biol. Sci.*, 275: 1113-1115.
- Swain, D.P., A.F. Sinclair & J.M. Hanson. 2007. Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proc. Roy. Soc. B-Biol. Sci.*, 274: 1015-1022.
- Tascheri, R., P. Gálvez & J. Sateler. 2010. Investigación estatus y evaluación estrategias de explotación sustentables merluza común, 2011. Informe final. SUBPESCA-IFOP, Valparaíso, 73 pp.
- Tascheri, R., C. Canales, P. Gálvez, J. Sateler & J.C. Saavedra. 2009. Investigación evaluación de stock y CTP merluza común. IFOP-SUBPESCA, 81 pp.
- Tascheri, R., J. Sateler, J. González, J. Merino, V. Catasti, J. Olivares, Z. Young, J.C. Saavedra, C. Toledo & F. Contreras. 2005. Programa de seguimiento del estado de situación de las principales pesquerías nacionales. Pesquería demersal zona centro sur y aguas profundas, 2004. SUBPESCA-IFOP, 345 pp.
- Walsh, M.R., S.B. Munch, S. Chiba & D.O. Conover. 2006. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. *Ecol. Lett.*, 9: 142-148.

Received: 27 March 2012; 16 June 2013