

Modeling and analysis of the recruitment of Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) between 1961 and 2009

Modelado y análisis del reclutamiento de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) entre 1961 y 2009

R Oliveros-Ramos^{1*}, C Peña²

¹ Centro de Investigaciones en Modelado Oceanográfico y Biológico Pesquero, Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Esquina Gamarra y General Valle s/n, Chucuito, Callao, Perú.

² Unidad de Investigaciones en Dinámica Poblacional, Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Esquina Gamarra y General Valle s/n, Chucuito, Callao, Perú.

* Corresponding author. E-mail: roliveros@imarpe.pe

ABSTRACT. The principal objective of this work is to present a new model for the assessment of recruitment of the northern-central stock of Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*), and use it to estimate monthly time series of recruits and pre-recruits between 1961 and 2009. The model is length-based and has monthly temporal resolution, allowing the variability in abundance and seasonality of recruitment to be modeled based on fishery and scientific survey information. The anchovy population is modeled with two recruitments per year, parameterizing recruitment using abundance, mean length, and dispersion of the mean length at recruitment. This way of modeling recruitment enables a better representation of the temporal continuity of the recruitment process in comparison to an approach that only considers the abundance of recruits. The monthly time series of pre-recruits (4.0–7.5 cm) and recruits (8.0–11.5 cm) obtained were analyzed, and two regime shifts in recruitment dynamics (1971 and 1991) were identified. Seasonal patterns given by the model are consistent with those obtained by independent direct studies. We discuss the advantages and limitations of this approach within the framework of the study of the recruitment process and the integration of reproductive data in stock assessment models.

Key words: Peruvian anchovy, recruitment time series, evolutionary algorithms.

RESUMEN. El objetivo principal de este trabajo es presentar un nuevo modelo para estimar el reclutamiento del stock norte-centro de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) y usarlo para estimar series mensuales de reclutas y prereclutas entre 1961 y 2009. El modelo está basado en longitudes y tiene una resolución mensual, permitiendo modelar la variabilidad en la abundancia y la estacionalidad del reclutamiento a partir de información disponible de la pesquería y cruceros de evaluación científica. La población de anchoveta se modela con dos reclutamientos por año, parametrizando el reclutamiento por su abundancia en número, longitud media y dispersión de la longitud media al reclutamiento. Esta forma de modelar el reclutamiento permite representar mejor la continuidad temporal del proceso de reclutamiento que un enfoque basado sólo en el número de individuos reclutados. Al analizar las series mensuales de prereclutas (4.0–7.5 cm) y reclutas (8.0–11.5 cm) obtenidas se identificaron dos cambios de fase en la dinámica del reclutamiento (1971 y 1991), hallándose además que los patrones estacionales del reclutamiento obtenidos por el modelo son coherentes con los patrones descritos por otros estudios biológicos. Se discuten las ventajas y limitaciones del enfoque utilizado en el marco del estudio del proceso de reclutamiento de la anchoveta peruana y la integración de información reproductiva en los modelos de evaluación de stocks.

Palabras clave: reclutamiento, anchoveta peruana, series de tiempo, algoritmos evolutivos.

INTRODUCTION

The main fishery resource in the Humboldt Current ecosystem is the Peruvian anchovy *Engraulis ringens*. Landings exceed 5 million tonnes per year and in November 2005 reached 2.5 million tonnes (Ñiquen and Freón 2006). This fishery is highly variable at diverse time scales and these fluctuations have large social and economic impacts (Agüero 1987, Aranda 2009); hence, understanding the temporal variability of the anchovy stock is of particular importance. In Peru, anchovy management measures include breeding-related closed fishing seasons (Perea *et al.* this issue), and it is necessary to be able to identify changes in the seasonality

INTRODUCCIÓN

La principal pesquería del ecosistema de la Corriente de Humboldt es la de la anchoveta peruana *Engraulis ringens*, con desembarques que superan los 5 millones de toneladas por año y que alcanzaron hasta 2.5 millones de toneladas en noviembre de 2005 (Ñiquen y Freón 2006). Esta pesquería es altamente variable a diversas escalas temporales y sus fluctuaciones tienen grandes impactos sociales y económicos (Agüero 1987, Aranda 2009). Por lo tanto, en este sentido es particularmente importante poder entender el efecto de la variabilidad temporal de la población de esta especie. En particular en Perú, el manejo de la anchoveta incluye vedas

of peak spawning times and recruitment in order to protect the broodstock during maximum reproductive activity as well as the juveniles.

Intensive fishing and environmental variability induce changes in the structure and functioning of marine ecosystems, and it is difficult to predict ecosystem responses to such disturbances because they are the result of complex interactions between diverse ecosystem components. Climate and fishing affect the ecosystem in different ways; for example, light influences phytoplankton growth, temperature the spatial distribution of zooplankton (Beaugrand *et al.* 2002), fishing the size distribution of stocks (Shin *et al.* 2005), and oxygen concentration (Bertrand *et al.* 2010) and currents (Mullon *et al.* 2003) the distribution and recruitment success, respectively, of small pelagic fish. The Peruvian anchovy is especially sensitive to these changes (Pauly and Tsukayama 1987) because they affect the recruitment process, which involves several natural stages including spawning, fertilization, oocyte and larval development, and growth and survival of pre-recruits and recruits (Bakun and Broad 2001).

Recruits are those individuals that enter the exploitable phase of a stock for the first time and begin to have a decisive effect on the population dynamics (Csirke 1989). Estimating recruitment is therefore very important in fish stock assessments because it strongly influences management decisions. Gulland (1968) observed that recruitment modulates the changes in fishing pattern and, for this reason, recruitment studies have been conducted since the beginning of the anchovy fishery. Indirect estimates based on recruitment concentration indices indicated that the magnitude of recruitment depends on both the total spawning stock biomass and the degree of concentration of the population derived from the expansion or reduction of its normal distribution area (Csirke 1979), which in turn varies due to environmental influences. Other studies have examined the effect of environmental factors on the magnitude of recruitment in the northern Humboldt Current System (Cahuín *et al.* 2009); however, recruitment was estimated by virtual population analysis (VPA), which has the limitation of working with annual estimates that mask the effects of the two annual recruitment periods of Peruvian anchovy (Jordán 1976) and only explores the variability of recruitment in terms of abundance.

When the Peruvian anchovy fishery commenced in the early 1960s, recruitment to the fishery occurred during the austral autumn, especially between April and June (Sattersdal and Valdivia 1964). After the 1972–1973 El Niño event, this pattern changed and recruitment initiated in November/December and peaked in February/March (Jordán 1976). This shows how the response to environmental changes can also modify the seasonality of recruitment, either by displacement of the peak spawning time or its extension due to sudden changes such as those associated with the El Niño phenomenon or interdecadal variations of the ecosystem's production (Ñiquen *et al.* 1999, Alheit and Ñiquen 2004, Ñiquen and Bouchon 2004). In general, variability in

reproductivas (Perea *et al.* este número) por lo que es especialmente importante poder identificar cambios en la estacionalidad de los momentos de máximo desove y reclutamiento, a fin de poder proteger a los reproductores en sus momentos de mayor actividad reproductiva, así como a los organismos juveniles.

La pesca intensiva y la variabilidad ambiental inducen cambios en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas marinos, y es difícil predecir la respuesta de los ecosistemas a dichas perturbaciones debido a que tal respuesta resulta de complejas interacciones entre los diversos componentes del ecosistema. El clima y la pesca afectan el ecosistema en diferentes formas, como por ejemplo la luz sobre el crecimiento del fitoplancton, la temperatura en la distribución espacial del zooplancton (Beaugrand *et al.* 2002), la pesca en la distribución de tallas de las poblaciones (Shin *et al.* 2005), y la concentración de oxígeno (Bertrand *et al.* 2010) y las corrientes (Mullon *et al.* 2003) en la distribución y el éxito del reclutamiento de los pelágicos pequeños, respectivamente. La anchoveta peruana es especialmente sensible a estos cambios (Pauly y Tsukayama 1987) que influyen en el proceso de reclutamiento, que a su vez involucra una cadena de procesos y estadios naturales que incluyen desove, fertilización, desarrollo de las fases de huevo, larvas, crecimiento y supervivencia de prereclutas y reclutas (Bakun y Broad 2001).

Los reclutas son los individuos que ingresan por primera vez a la fase explotable del stock y comienzan a tener un efecto decisivo en la dinámica de su población (Csirke 1989); por lo tanto, la estimación del reclutamiento es muy importante en la evaluación de los stocks ya que influye significativamente en las decisiones de manejo. Así, Gulland (1968) manifestó que el reclutamiento modula cambios en la actividad pesquera, por lo que desde los inicios de la pesquería de la anchoveta se han realizado de forma permanente estudios sobre su reclutamiento. Estimaciones indirectas a través de índices de concentración del reclutamiento indicaron que la magnitud de éste dependía tanto de la biomasa total de la población desovante como del grado de concentración que alcanza la población ante la ampliación o reducción de su área normal de distribución (Csirke 1979), que a su vez varía por influencia del medio ambiente. Otros estudios han analizado el efecto de factores ambientales en la magnitud del reclutamiento en el norte del sistema de la Corriente de Humboldt (Cahuín *et al.* 2009), aunque estimando el reclutamiento a partir de un análisis de población virtual (APV) que presenta la limitación de trabajar con estimaciones anuales que enmascaran los efectos de los dos periodos de reclutamiento anuales de la anchoveta peruana (Jordán 1976), y sólo explora la variabilidad del reclutamiento en términos de su abundancia.

Durante los inicios de la pesquería de la anchoveta a inicios de la década de los 60, la temporada de reclutamiento a la pesquería ocurría en el otoño austral, especialmente de abril a junio (Sattersdal y Valdivia 1964). Luego de El Niño

recruitment occurs as a more or less immediate response to the prevailing conditions during or immediately after spawning (Csirke 1979). These changes can be observed in the monthly size distribution of the stock but are lost when adding data on an annual basis and after applying age-length keys, which is common in age-based models such as VPA. Since contemplating recruitment is essential for the sustainable management of the anchovy fishery, it is important to have alternative methods to estimate both the magnitude and seasonality of recruitment, particularly in the case of a short-lived, partial spawner like *E. ringens*.

This study aims to present a new model to estimate recruitment of the northern-central stock of Peruvian anchovy (*E. ringens*) and use it to estimate monthly series of recruits and pre-recruits from 1961 to 2009. The model is length-based and has a monthly temporal resolution, which allows modeling the variation in abundance and seasonality of recruitment based on available information from the fishery and scientific surveys. The results are compared with biological information obtained by direct methods, and we discuss the scope and limitations of the method proposed, which could in the future contribute to an integration of reproductive data in stock assessment models.

MATERIAL AND METHODS

Data

We used monthly data on the size composition (0.5-cm classes, sizes ranging from 4.0 to 20.0 cm) of the catches of Peruvian anchovy (northern-central stock, 4–16° S) obtained between January 1961 and December 2009 (IMARPE 2010). We also used information obtained during 47 acoustic surveys of pelagic resources conducted annually from 1963 to 2009, between January and April, months during which the distribution of the stock enables more reliable acoustic estimates (Gutiérrez 2000). Based on these data, the total biomass of the northern-central stock was calculated by acoustic methods (Pauly and Tsukuyama 1987, Gutiérrez 2000, IMARPE 2010) and the size structure of the stock was estimated by biometric studies.

Model

The dynamics of the Peruvian anchovy stock was modeled considering the structure of each cohort as state variable, defined based on the number of individuals (N) comprising the cohort, mean cohort length (L), and its dispersion (S) measured by the standard deviation of the lengths. The model uses a monthly time step, and a life span of three years with two recruitments was considered for the anchovy (Jordán 1976); hence, six cohorts coexisted simultaneously in the model. The processes considered were recruitment, growth in length, natural mortality, and fishing mortality (in the form of catch at length). These processes were described in two submodels: (1) recruitment and (2) cohort dynamics.

1972–1973 este patrón cambió de manera que el reclutamiento iniciaba a partir de noviembre/diciembre y alcanzaba sus valores más altos en febrero/marzo (Jordán 1976). Así es como la respuesta a los cambios ambientales puede modificar también la estacionalidad del reclutamiento, ya sea por el desplazamiento de los momentos de máximo desove o la ampliación de éstos ante cambios repentinos, como los que forman parte del fenómeno El Niño, o variaciones interdecadales en la productividad del ecosistema (Ñiquen *et al.* 1999, Alheit y Ñiquen 2004, Ñiquen y Bouchon 2004). En general, la variabilidad del reclutamiento sucede como una respuesta más o menos inmediata a las condiciones imperantes durante o inmediatamente después del desove (Csirke 1979), por lo que estos cambios pueden observarse en la distribución mensual de tallas de la población, pero se pierden al agregar los datos sobre una base anual y luego de aplicarles las claves talla-edad, lo cual es común en modelos basados en la edad como el APV. Considerando que la previsión del reclutamiento es esencial para el manejo sostenible de la pesquería de anchoveta, es importante contar con métodos alternativos que permitan estimar tanto la magnitud como la estacionalidad del reclutamiento, algo especialmente importante para un desovador parcial de vida corta como la anchoveta peruana.

Así, el objetivo principal de este trabajo es presentar un nuevo modelo para estimar el reclutamiento del stock norte-centro de la anchoveta peruana *E. ringens* y usarlo para estimar series mensuales de reclutas y prereclutas entre 1961 y 2009. El modelo está basado en longitudes, tiene una resolución mensual, y permite modelar la variabilidad en la abundancia y la estacionalidad del reclutamiento a partir de información disponible de la pesquería y cruceros de evaluación científica. Los resultados obtenidos se comparan con la información biológica obtenida por métodos directos y se discute el alcance y limitaciones del método propuesto, el cual se considera puede contribuir en un futuro a una integración de la información reproductiva en los modelos de evaluación de stocks.

MATERIALES Y MÉTODOS

Datos

Se utilizaron datos de capturas por tallas mensuales (clases de 0.5 cm, con un intervalo de tallas entre 4.0 y 20.0 cm) del stock norte-centro (4–16° S) de la anchoveta peruana entre enero de 1961 y diciembre de 2009 (IMARPE 2010). Se utilizó también información procedente de 47 cruceros de evaluación acústica de recursos pelágicos realizados anualmente entre 1963 y 2009, entre enero y abril por corresponder a los meses cuando la distribución del stock hace más confiables las estimaciones acústicas (Gutiérrez 2000). De éstos se obtuvieron estimaciones de biomasa total por métodos acústicos del stock norte-centro (Pauly y Tsukuyama 1987, Gutiérrez 2000, IMARPE 2010) y la estructura de tallas de la población estimada a partir de estudios biométricos.

Recruitment

The model considers that recruitment at age 0 (R_0) occurs twice a year, with theoretical peaks on 1 February and 1 August. The theoretical peak dates are used internally as a point of reference to calculate the real birth date. Each R_0 is modeled using a Gaussian function (Schnute and Fournier 1980) and is characterized by three numbers: N_0 , L_0 , and S_0 , where N_0 represents the magnitude of recruitment (in number of individuals), L_0 represents the mean length of the cohort at the moment of spawning, and S_0 represents the dispersion of the mean length, which considers the temporal displacement of the spawning peak relative to the assumed theoretical date. The number of recruits of lengths between l_1 and l_2 will be given by $R_0([l_1, l_2])$ and is calculated as follows:

$$R_0([l_1, l_2]) = \int_{l_1}^{l_2} \frac{1}{\sqrt{2\pi} S_0} N_0 e^{-\left(\frac{l-L_0}{S_0}\right)^2} dl \quad (1)$$

Fixed length intervals of 0.5 cm were considered, described according to their class mark. Hence, considering $l_1 = l - 0.25$ and $l_2 = l + 0.25$, $R_0([l_1, l_2])$ will be denoted by R'_0 . In principle, the mean sizes at the moment of the theoretical spawning peak may be negative, indicating that the real spawning peak date occurs after the assumed theoretical date. Likewise, positive sizes at the moment of the theoretical spawning peak indicate that the real peak date occurs before the assumed theoretical date. Individuals with negative signs grow according to the growth equation, but are not affected by natural mortality. In order to take into account those individuals that have not yet been born, we considered an effective size range of -10.0 – 22.0 cm.

Cohort dynamics

For the cohort dynamics, we considered the increase in length due to the effect of growth and the decrease in number of individuals due to the effect of natural and fishing mortality. Each cohort was separated into 0.5-cm length classes using equation 1, and natural mortality and growth were applied to the individuals in each class interval for half the time step of one month ($\Delta t = 15$ days). The effect of natural mortality was modeled using the exponential decay model (eq. 2) and that of growth using the von Bertalanffy parameterized model according to Brody's equation (Schnute and Richards 2002) (eq. 3), for each length class in which the individuals are assumed to grow and die homogeneously:

$$N_y^l(t + \Delta t) = N_y^l(t) \exp(-M\Delta t) \quad (2)$$

Modelo

La dinámica del stock de anchoveta peruana fue modelada considerando como variable de estado la estructura de cada cohorte, definida a partir del número de individuos (N) que la conforman, su longitud media (L) y su dispersión (S) medida por la desviación estándar de las longitudes. El paso de tiempo del modelo fue de un mes y se consideró una vida de tres años, con dos reclutamientos al año, para la anchoveta (Jordán 1976), por lo que en el modelo coexistían simultáneamente seis cohortes. Los procesos considerados fueron el reclutamiento, el crecimiento en longitud, la mortalidad natural y la mortalidad por pesca (bajo la forma de capturas por longitud). Estos procesos fueron descritos en dos submodelos: (1) reclutamiento y (2) dinámica de cohortes.

Reclutamiento

El modelo considera que el reclutamiento a la edad 0 (R_0) sucede dos veces al año, con puntos máximos que ocurren teóricamente el 1 de febrero y el 1 de agosto. La fecha teórica de los máximos de desove es usada internamente como punto de referencia para calcular la fecha real de nacimiento. Cada R_0 es modelado con una función tipo gaussiana (Schnute y Fournier, 1980) y se caracteriza por tres números: N_0 , L_0 y S_0 , donde N_0 representa la magnitud del reclutamiento (en número de individuos), L_0 representa la longitud media de la cohorte al momento del desove y S_0 está relacionada con la dispersión de la cohorte en términos de su longitud, la cual toma en cuenta el desplazamiento temporal del máximo de desove con respecto a la fecha teórica supuesta. El número de reclutas de longitudes entre l_1 y l_2 será denotado por $R_0([l_1, l_2])$ y es calculado por

$$R_0([l_1, l_2]) = \int_{l_1}^{l_2} \frac{1}{\sqrt{2\pi} S_0} N_0 e^{-\left(\frac{l-L_0}{S_0}\right)^2} dl \quad (1)$$

Para el modelo, se consideraron intervalos fijos de longitud de 0.5 cm, los cuales se describen a partir de sus marcas de clase. Así, considerando $l_1 = l - 0.25$ y $l_2 = l + 0.25$, denotaremos $R_0([l_1, l_2])$ por R'_0 . En principio, las tallas medias al momento del máximo teórico de desove pueden ser negativas, lo que indica que la fecha real del punto de máximo desove es posterior a la fecha teórica supuesta. De manera similar, tallas positivas al momento del máximo teórico indican que el máximo real ocurre antes de la fecha teórica supuesta. Los individuos con tallas negativas crecen según la ecuación de crecimiento, pero no son afectados por la mortalidad natural. A fin de considerar en la dinámica a los individuos que todavía no nacen, se consideró el intervalo de tallas efectivo entre -10.0 y 22.0 cm.

$$L_y^l(t + \Delta t) = L_\infty - (L_\infty - l) \exp(-k\Delta t) \quad (3)$$

where N_y^l and $L_y^l(t)$ are the abundance and mean length of the individuals in the length interval with class mark l at time t , M is natural mortality, L_∞ is the asymptotic length, and k is the rate at which asymptotic length is reached. For the Peruvian anchovy, we assumed a value of $M = 0.7 \text{ yr}^{-1}$, within the range of $0.6\text{--}0.8 \text{ yr}^{-1}$ used by IMARPE (1974, 2010). For the growth equation, we assumed $k = 0.07 \text{ month}^{-1}$ and $L_\infty = 21.5 \text{ cm}$ (IMARPE 2010).

After calculating growth and natural mortality during half of the time step (15 days), we calculated the number of surviving individuals of each cohort $N_y(t + \Delta t)$, mean length $L_y(t + \Delta t)$, and its dispersion $S_y(t + \Delta t)$, weighted according to the number of individuals N_y^l and the mean length of each interval L_y^l , using the following equations:

$$N_y(t + \Delta t) = \sum_l N_y^l(t + \Delta t) \quad (4)$$

$$L_y(t + \Delta t) = \frac{1}{N_y(t + \Delta t)} \sum_l N_y^l(t + \Delta t) L_y^l(t + \Delta t) \quad (5)$$

$$S_y(t + \Delta t) = \sqrt{\frac{1}{N_y(t + \Delta t)} \sum_l N_y^l(t + \Delta t) [L_y^l(t + \Delta t) - L_y(t + \Delta t)]^2} \quad (6)$$

Up to this point, the effect of growth and natural mortality on the stock has been simulated for a period of 15 days, after which the effect of fishing is instantaneously applied, assuming that all the catch is eliminated from the population on day 15, that is, the middle of the simulation time step. For this, equation 1 was once again applied to each cohort to group it into 0.5-cm length classes and the effect of fishing was deducted by subtracting the monthly catch at length observed, which is also quantified in length class intervals of 0.5 cm with the same class mark, weighting the effect on each cohort according to its relative abundance in each length class. When the catch observed for one length class was greater than the number of individuals, a catch equivalent to 99% of the available individuals was used; hence, the catches simulated by the model are equivalent to the catches observed except when the predicted population was lower than that necessary to sustain that catch.

Finally, the effect of fishing mortality and growth was applied to each cohort for another 15 days, once again calculating the number of individuals of the cohort, and cohort mean length and dispersal at the end of the month using equations 4, 5, and 6, concluding the simulation of the population dynamics for one time step (30 days). The process was repeated until a cohort attained an age of 36 months, after which we assumed that all individuals of the cohort died by senescence and were eliminated from the model.

Dinámica de cohortes

Para la dinámica de las cohortes, se consideró el incremento en la longitud por efecto del crecimiento y la disminución del número de individuos por efecto de la mortalidad natural y de la pesca. Cada cohorte fue separada en clases de longitud de 0.5 cm utilizando la ecuación 1, y la mortalidad natural y el crecimiento se aplicaron a los individuos de cada intervalo de clase por la mitad del paso de tiempo de un mes ($\Delta t = 15$ días). El efecto de la mortalidad natural fue modelado por decaimiento exponencial (ecuación 2) y el crecimiento mediante el modelo de von Bertalanffy parametrizado según la ecuación de Brody (Schnute y Richards 2002) (ecuación 3) sobre cada una de las clases de longitud en las cuales se supuso que los individuos crecen y mueren de manera homogénea, escribiendo así:

$$N_y^l(t + \Delta t) = N_y^l(t) \exp(-M\Delta t) \quad (2)$$

$$L_y^l(t + \Delta t) = L_\infty - (L_\infty - l) \exp(-k\Delta t) \quad (3)$$

en donde N_y^l y $L_y^l(t)$ representan la abundancia y la longitud medias de los individuos en el intervalo de longitud con marca de clase l en el tiempo t , M es la mortalidad natural, L_∞ es la longitud asintótica de crecimiento y k es la tasa a la que se alcanza la longitud asintótica. Para la anchoveta peruana se supuso un valor de $M = 0.7 \text{ año}^{-1}$, dentro del intervalo de 0.6 a 0.8 año^{-1} usado por IMARPE (1974, 2010). Para la ecuación de crecimiento, se supusieron $k = 0.07 \text{ mes}^{-1}$ y $L_\infty = 21.5 \text{ cm}$ (IMARPE 2010).

Luego del crecimiento y la mortalidad natural durante la mitad del paso de tiempo (15 días), se calculó el número de individuos sobrevivientes de cada cohorte $N_y(t + \Delta t)$, su longitud media $L_y(t + \Delta t)$ y su dispersión $S_y(t + \Delta t)$, ponderadas según el número de individuos N_y^l y la longitud media de cada intervalo L_y^l , utilizando las siguientes ecuaciones:

$$N_y(t + \Delta t) = \sum_l N_y^l(t + \Delta t) \quad (4)$$

$$L_y(t + \Delta t) = \frac{1}{N_y(t + \Delta t)} \sum_l N_y^l(t + \Delta t) L_y^l(t + \Delta t) \quad (5)$$

$$S_y(t + \Delta t) = \sqrt{\frac{1}{N_y(t + \Delta t)} \sum_l N_y^l(t + \Delta t) [L_y^l(t + \Delta t) - L_y(t + \Delta t)]^2} \quad (6)$$

Hasta aquí se ha simulado el efecto del crecimiento y la mortalidad natural sobre la población por un periodo de 15 días, tras el cual se aplica el efecto de la pesca instantáneamente suponiendo que toda la captura es eliminada de la población en el día 15, es decir, a la mitad del paso de tiempo

For each month, we calculated the abundance of recruits as the number of individuals in the interval with class mark between 8.0 and 11.5 cm, and the abundance of pre-recruits as the number of individuals in the intervals with class mark between 4.0 and 7.5 cm (Jordán 1976, IMARPE 1965).

Parameter estimation and calibration

The model is initialized with the population structure given by six semestral cohorts of between 0 and 3 years of age, each one characterized by cohort abundance, mean length, and dispersion of the mean length. Thus, for each one of the 98 semestral recruitments and the six initial cohorts, three parameters were estimated (N_0 , L_0 , and S_0), resulting in a total of 312 parameters. To prevent overfitting, restrictions were introduced to the parameter spaces by establishing upper and lower limits. The abundance of age-0 recruits (N_0) of each new cohort was restricted between 1.0×10^5 and 5.0×10^{12} , this maximum being equivalent to 1.5 times the recruitment at age 0 estimated by separating the cohorts from the survey size structures and correcting the effect of natural mortality until the theoretical birth date. Mean length at theoretical spawning age (L_0) was restricted between -4.5 and 4.0 cm, corresponding to a difference of -3 to 3 months relative to the theoretical birth date, so the real birth dates could effectively be any day of the year taking both cohorts into account. Dispersion of the mean length (S_0) was restricted between 0.25 and 3.0 cm, so that in a radius corresponding to one standard deviation the individuals would be in the same class interval and dispersed over a six-month growth interval, respectively. Two error functions were estimated for biomass and catch, calculating (1) the errors between the biomass observed during the acoustic surveys and the monthly biomass calculated by the model, and (2) the errors between the monthly catches and the catches estimated by the model. Total biomass estimated by acoustic methods would thus be the main model calibrator, considering that the catches observed are used directly as a forcing variable, so that the calibration only has the effect of reproducing stock size structures that allow reproducing the catches observed.

The nonlinear optimization problem associated with minimizing both error functions simultaneously was solved using the population-based incremental learning (PBIL) evolutionary algorithm with a modified version of the genetic operator of the optimum individual (Duboz 2010). An evolutionary algorithm was used because of the nonlinearity of the model and the non-derivability introduced by truncating the catches when the population is not capable of sustaining them; this prevents the use of conventional optimization methods based on derivatives and does not guarantee convergence to global optima, conditions which enable a better performance of the evolutionary algorithms (Andrzej and Stanislaw 2006). In the algorithm, "individuals" correspond to the different possible solutions (i.e., combinations of model parameters) for the problem of minimizing errors between the observed and

de la simulación. Para ello, se aplicó la ecuación 1 nuevamente a cada cohorte para agruparla en clases de longitud de 0.5 cm y se descontó el efecto de la pesca restando la captura por longitud mensual observada, que también se cuantifica en intervalos de clase de longitud de 0.5 cm con las mismas marcas de clase ponderando el efecto sobre cada cohorte según su abundancia relativa en cada clase de longitud. Cuando la captura observada en una clase de longitud era mayor al número de individuos presentes, se utilizó una captura equivalente al 99% de los individuos disponibles. Así, las capturas simuladas por el modelo son equivalentes a las capturas observadas excepto en los casos en que la población predicha era menor a la necesaria para soportar dicha captura.

Finalmente, se aplicó a cada cohorte el efecto de la mortalidad natural y el crecimiento por 15 días más, calculando nuevamente el número de individuos, longitud media y dispersión de la cohorte al final del mes mediante las ecuaciones 4, 5 y 6, concluyendo con la simulación de la dinámica poblacional para un paso de tiempo (30 días). El proceso se repitió hasta que una cohorte alcanzaba la edad de 36 meses, luego de lo cual se supuso que todos los peces de la cohorte morían de senectud y eran eliminados del modelo.

Para cada mes se calculó la abundancia de reclutas como el número de individuos comprendidos en los intervalos con marcas de clase de entre 8.0 y 11.5 cm, y la abundancia de prereclutas como el número de individuos comprendidos en los intervalos con marcas de clase entre 4.0 y 7.5 cm (Jordán 1976, IMARPE 1965).

Estimación de parámetros y calibración

El modelo se inicializa con la estructura poblacional dada por seis cohortes semestrales de entre 0 y 3 años de edad, cada una caracterizada por su abundancia, longitud media y dispersión. Así, para cada uno de los 98 reclutamientos semestrales y las seis cohortes iniciales se estimaron tres parámetros: N_0 , L_0 y S_0 , que resultaron en un total de 312 parámetros. Con la finalidad de prevenir el sobreajuste, se introdujeron restricciones al espacio de los parámetros estableciéndoles cotas superiores e inferiores. La abundancia de reclutas a la edad 0 (N_0) de cada nueva cohorte se acotó entre 1.0×10^5 y 5.0×10^{12} , siendo este máximo equivalente a 1.5 veces el reclutamiento a la edad 0 estimado mediante la separación de cohortes de las estructuras de tallas de los cruceros y corrigiendo el efecto de la mortalidad natural hasta la fecha teórica de nacimiento. La longitud media a la edad teórica de desove (L_0) se acotó entre -4.5 y 4.0 cm, que corresponde a una diferencia de entre -3 y 3 meses con respecto a la fecha teórica de nacimiento, de manera que las fechas reales de nacimiento pudieran ser efectivamente cualquier día del año tomando en cuenta las dos cohortes. La dispersión (S_0) se acotó entre 0.25 y 3.0 cm, que implican que en un radio de una desviación estándar los individuos estén en un mismo intervalo de clase y dispersos sobre un intervalo de seis meses de crecimiento, respectivamente. Se estimaron dos

simulated data. In each iteration, the algorithm calculates an “optimum individual” that satisfies the set of parameters resulting from the combination of the “individuals” of each generation which best resolve the minimization of the errors in biomass or catches. This “optimum individual” is calculated by assigning a weight to each parameter according to its variability over the course of the calibration. In order to consider the difference in scale between the different parameters (e.g., abundance and length), the weights were calculated using the coefficient of variation instead of the standard deviation of the parameters. The algorithm was run for 6000 generations and the last 4000 were taken into account for the analysis, which showed stabilization of the squared errors and a correlation between the observed and predicted values. As decision criterion to select the possible solutions we used those parameter sets that produced simulated monthly biomass and catch having a correlation greater than 0.85 and 0.9, respectively, with the observed data. Since catch was not explicitly modeled, it is possible to observe parameter sets that simulate very high fishing mortalities in some years, indicating that almost all the cohort disappeared after its exploitation. An independent study using a statistical, age-structured catch model for the period 1962–2008 (Díaz *et al.* 2010) estimated that fishing mortality was always lower than $F = 1.8 \text{ yr}^{-1}$. An additional criterion was thus included to select the possible solutions, eliminating those that produced fishing mortality higher than $F = 3 \text{ yr}^{-1}$, equivalent to 2.5% of survivors after one year of age.

Analysis of the recruitment series

A sequential *t*-test analysis for regime shifts (STARS; Rodionov 2004, Rodionov and Overland 2005) was performed to determine the presence of regime shifts in the recruitment parameter series (N_0 , L_0 , and S_0), using a 10-year-long search period and a 5% significance level ($\alpha = 0.05$). For each regime shift we calculated the mean weighted value for the recruitment parameters, reducing the effect of the atypical values by using the weights given by Huber’s formula for five standard deviations (weights decrease for values more than five standard deviations from the arithmetic mean; Rodionov 2004, Rodionov and Overland 2005). The occurrence of seasonal differences in the recruitment parameters was also analyzed, using season (summer and spring) and the identified regimes as explanatory values. The seasonal patterns of the monthly time series were calculated for the entire period and per regime. For the regimes detected, we analyzed the differences in the variances of the different regimes using the Fligner-Killeen nonparametric test implemented in R and the differences between the seasonal means (autumn and spring) in each regime using the Wilcoxon nonparametric test implemented in R (R Development Core Team 2010). Finally, we calculated the monthly abundance of pre-recruits and recruits for the entire period analyzed using equation 1, and the seasonal patterns (monthly means) of the

funciones de error para biomazas y capturas, calculando (1) los errores entre las biomazas observadas durante los cruceros de evaluación acústica y las biomazas mensuales calculadas por el modelo y (2) los errores entre las capturas mensuales y las capturas estimadas por el modelo. Así, la biomasa total estimada por métodos acústicos es el principal calibrador del modelo, considerando que las capturas observadas son introducidas directamente como un forzante, por lo que la calibración sólo tiene el efecto de reproducir estructuras de tallas poblacionales que permitan reproducir las capturas observadas.

El problema de optimización no lineal asociado a minimizar ambas funciones de error simultáneamente fue solucionado utilizando el algoritmo evolutivo PBIL (*population-based incremental learning*) con una versión modificada del operador genético del individuo óptimo (Duboz 2010). Se utilizó un algoritmo evolutivo debido a la no linealidad del modelo y a la no derivabilidad introducida al truncar las capturas cuando la población no es capaz de soportarlas, lo que impide utilizar métodos de optimización convencionales basados en derivadas y no garantiza la convergencia a óptimos globales, condiciones en las que los algoritmos evolutivos se desempeñan mucho mejor (Andrzej y Stanislaw 2006). En el algoritmo, los “individuos” corresponden a las diferentes posibles soluciones (i.e., combinaciones de parámetros del modelo) para el problema de minimizar los errores entre los datos observados y los datos simulados. En cada iteración, el algoritmo calcula un “individuo óptimo” que reúne el conjunto de parámetros que resulta de la combinación de los “individuos” de cada generación, y que resuelven mejor la minimización de los errores en la biomasa o en las capturas. Dicho “individuo óptimo” se calcula ponderando cada parámetro de acuerdo a su variabilidad durante el transcurso de la calibración. Con la finalidad de considerar la diferencia de escala entre los distintos parámetros (e.g., abundancia y longitud), los pesos se calcularon utilizando el coeficiente de variación en vez de la desviación estándar de los parámetros. El algoritmo se ejecutó durante 6000 generaciones, considerando para el análisis las últimas 4000, en las cuales se observó una estabilización de los errores cuadráticos y la correlación entre los valores observados y predichos. Se utilizaron como criterio de decisión para seleccionar las posibles soluciones aquellos conjuntos de parámetros que produjeran biomazas y capturas mensuales simuladas con una correlación mayor a 0.85 y 0.9, respectivamente, con los datos observados. Adicionalmente, debido a que la captura no fue modelada explícitamente, es posible observar conjuntos de parámetros que simulen mortalidades por pesca muy altas en algunos años, indicando que casi toda la cohorte desapareció luego de la explotación. Un estudio independiente utilizando un modelo estadístico de captura estructurado por edad para el periodo 1962–2008 (Díaz *et al.* 2010) estimó que las mortalidades por pesca fueron siempre inferiores a $F = 1.8 \text{ año}^{-1}$. Así, se incluyó un criterio adicional para seleccionar las posibles soluciones, eliminando las que produjeran

series of pre-recruits and recruits for all the study period and the regimes identified.

RESULTS

Twenty-six solutions were found that satisfy the criteria for a solution candidate, and they were used to estimate the distribution of the recruitment parameters (N_0 , L_0 , and S_0 of each recruitment) and to construct confidence intervals. The median parameter estimates and 95% confidence intervals are shown in figure 1.

Application of the STARS algorithm indicated the occurrence of two regime shifts, in 1971 and 1991. There was also another potential regime shift in 2009, but the test was inconclusive because it occurs at the most recent end of the series. The regime shifts were only observed in the recruit abundance series. No differences were observed in either mean length or its dispersion in the age-0 recruitment series. The age-0 recruit abundance series and weighted averages for each regime are shown in figure 2.

Based on these results, three regimes were considered for the analysis: 1961–1971, 1971–1991, and 1991–2009. There were significant differences in the variance of recruit abundance among regimes, with significant differences between the variances for regime 2 and the rest ($P < 10^{-6}$), though not between regimes 1 and 3 ($P = 0.2271$). Considering each regime separately, the Fligner-Killeen test did not reveal

mortalidades por pesca superiores a $F = 3 \text{ año}^{-1}$, lo que equivale a 2.5% de sobrevivientes a partir de la edad de un año.

Análisis de las series de reclutamiento

Se realizó el test STARS para cambios de régimen (Rodionov 2004, Rodionov y Overland 2005) para determinar la presencia de estos cambios en las series de parámetros del reclutamiento (N_0 , L_0 y S_0), utilizando una longitud del periodo de búsqueda de 10 años y un nivel de significancia del 5% ($\alpha = 0.05$). Dentro de cada régimen se calculó el valor medio ponderado para dichos parámetros, disminuyendo el efecto de los valores atípicos al utilizar los pesos dados por la fórmula de Huber para cinco desviaciones estándar (los pesos disminuyen para valores alejados más de cinco desviaciones estándar de la media aritmética) (Rodionov 2004, Rodionov y Overland 2005). Se analizó también la existencia de diferencias estacionales en los parámetros del reclutamiento, utilizando como variables explicativas la estación (verano y primavera) y los regímenes identificados. Se calcularon los patrones estacionales de las series de tiempo mensuales, para el periodo total y por regímenes. Para los regímenes detectados, se analizaron las diferencias en las varianzas en los distintos regímenes utilizando el test no paramétrico de Fligner-Killeen implementado en R y las diferencias entre las medias por estación (otoño y primavera) dentro de cada régimen utilizando el test no paramétrico de Wilcoxon

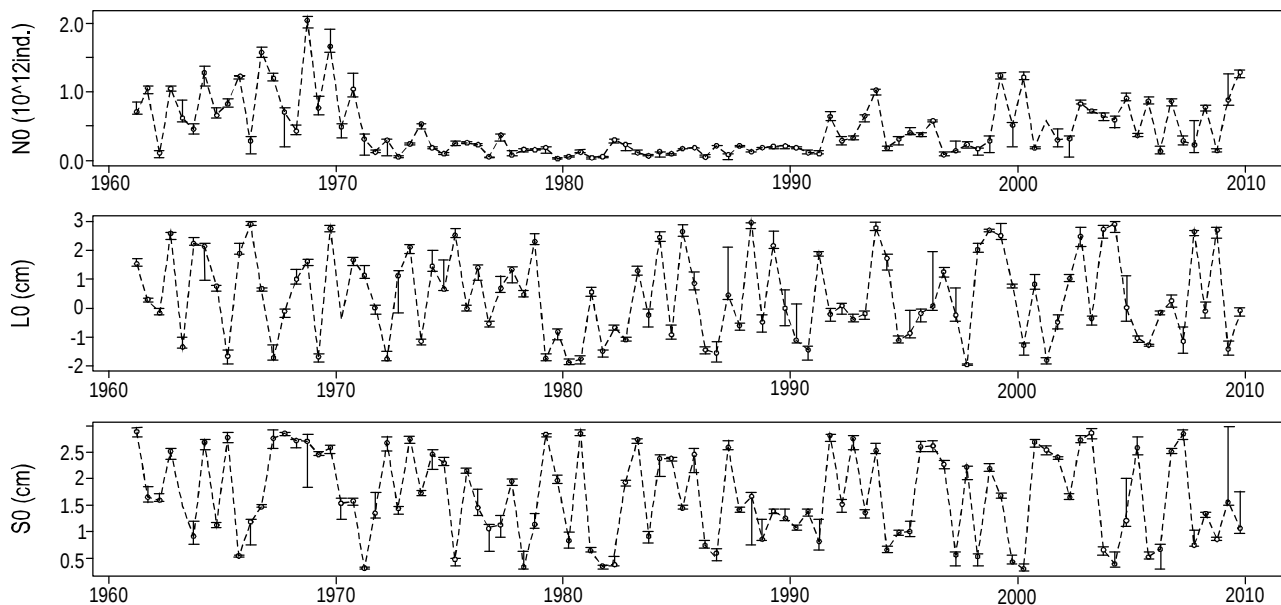


Figure 1. Estimated recruitment parameters of Peruvian anchovy: number of recruits (N_0), mean length at recruitment (L_0), and dispersion of the mean length at recruitment (S_0). The dotted lines with black circles show the median of the parameter estimators and the bars represent the 95% confidence interval.

Figura 1. Parámetros estimados del reclutamiento de la anchoveta peruana: número de reclutas (N_0), longitud media del reclutamiento (L_0), y dispersión del promedio de la longitud del reclutamiento (S_0). Los círculos negros con líneas punteadas muestran la mediana de los estimadores de los parámetros y las barras sus intervalos de confianza al 95%.

significant differences by season (autumn or spring). The results obtained for the differences between seasonal means (autumn and spring) in each regime are shown in table 1. The distributions of the age-0 recruit abundances are compared by regime and season in figure 3. From the comparison of means between seasons in regime 1 ($P = 0.0753$) and the opposite asymmetry of the recruitment distribution for both seasons (fig. 3), and taking into account the high variation in recruitment, significant differences between seasons (autumn and spring) are only considered to have occurred in the first regime.

The pre-recruit and recruit time series are presented in figure 4. Three qualitatively distinct periods of high, low, and intermediate abundance can be identified. Figures 5 and 6 show box plots of the monthly seasonal patterns of the pre-recruit and recruit series, respectively, for all the period analyzed and for each one of the regimes detected. As can be seen, seasonal differences in the 1960s were more pronounced than in the following decades. Moreover, in addition to the changes in abundance among the different regimes, changes were also observed in the seasonality of the pre-recruitment and recruitment patterns.

DISCUSSION

Parameters N_0 , L_0 , and S_0 can be used to model the temporal variability in recruitment maintaining a discrete model structure. Parameter S_0 (dispersion of cohort mean length) is directly related to the duration of peak spawning activity and allows a more appropriate representation of the behavior of a partial spawner like *E. ringens*. Parameter L_0 represents the

también implementado en R (R Development Core Team 2010). Finalmente, se calculó la abundancia mensual de pre-reclutas y reclutas para todo el periodo estudiado utilizando la ecuación 1, y los patrones estacionales (promedios por mes) de las series de pre-reclutas y reclutas para todo el periodo estudiado y según los regímenes identificados.

RESULTADOS

Se encontraron 26 soluciones que cumplen con los criterios exigidos para un candidato a solución, con los cuales se estimó la distribución de los parámetros estimados (N_0 , L_0 y S_0 de cada reclutamiento) y se construyeron intervalos de confianza. La mediana de los parámetros estimados y los intervalos de confianza al 95% se muestran en la figura 1.

La aplicación del algoritmo STARS para detección de cambios de régimen sugiere la existencia de dos cambios de régimen, uno en 1971 y otro en 1991. Otro cambio de régimen es potencialmente detectado en 2009 pero el test no es concluyente por estar al extremo más reciente de la serie. Los cambios de régimen sólo se presentaron en la serie de abundancia de reclutas, no observándose diferencias en la longitud ni la dispersión del reclutamiento a edad 0. En la figura 2 se muestran la serie de abundancias de reclutas a la edad 0 y los promedios ponderados para cada régimen.

En base a estos resultados se consideraron para el análisis tres regímenes: 1961–1971, 1971–1991 y 1991–2009. Se encontraron diferencias significativas en la varianza de la abundancia del reclutamiento entre los regímenes, con diferencias significativas entre las varianzas del régimen 2 y las de los demás ($P < 10^{-6}$), mas no entre los regímenes 1 y 3

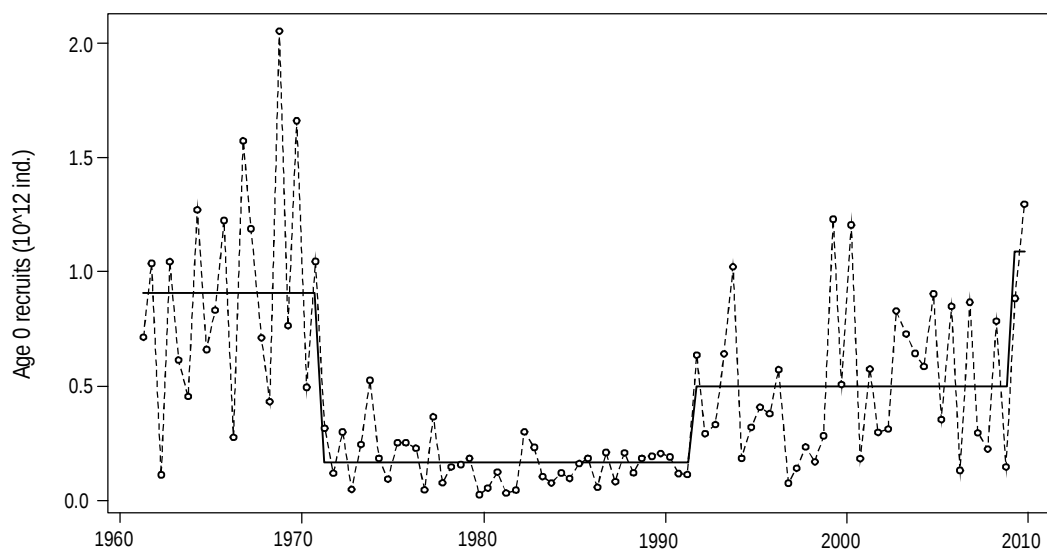


Figure 2. Regime shift in the age-0 recruitment series. The dotted lines with circles show the median of the abundance of age-0 recruits, and the solid line shows the weighted mean abundance for each regime.

Figura 2. Cambios de régimen en la serie de reclutamiento a la edad 0. Los círculos y las líneas punteadas muestran la mediana de las abundancias de reclutas a la edad 0, y la línea sólida muestra la abundancia media ponderada dentro de cada régimen.

Table 1. Summary of the abundance of Peruvian anchovy age-0 recruits (10^{12} individuals). Mean values for each regime and season are shown with their standard deviations in parentheses. The P -value of the Wilcoxon test for mean difference between autumn and spring is given.

Tabla 1. Resumen de la abundancia del reclutamiento a la edad 0 de la anchoveta peruana (10^{12} individuos). Se presentan los valores medios para cada régimen y estación con su desviación estándar (entre paréntesis). Se indica el valor de P del test de Wilcoxon para la diferencia de medias entre otoño y primavera.

Regime	All	Autumn	Spring	Wilcoxon test
1	0.890 (0.517)	0.675 (0.416)	1.105 (0.537)	$P = 0.0753$, $n = 11$
2	0.146 (0.087)	0.146 (0.079)	0.147 (0.096)	$P = 0.8064$, $n = 22$
3	0.525 (0.357)	0.542 (0.369)	0.509 (0.355)	$P = 0.7755$, $n = 18$

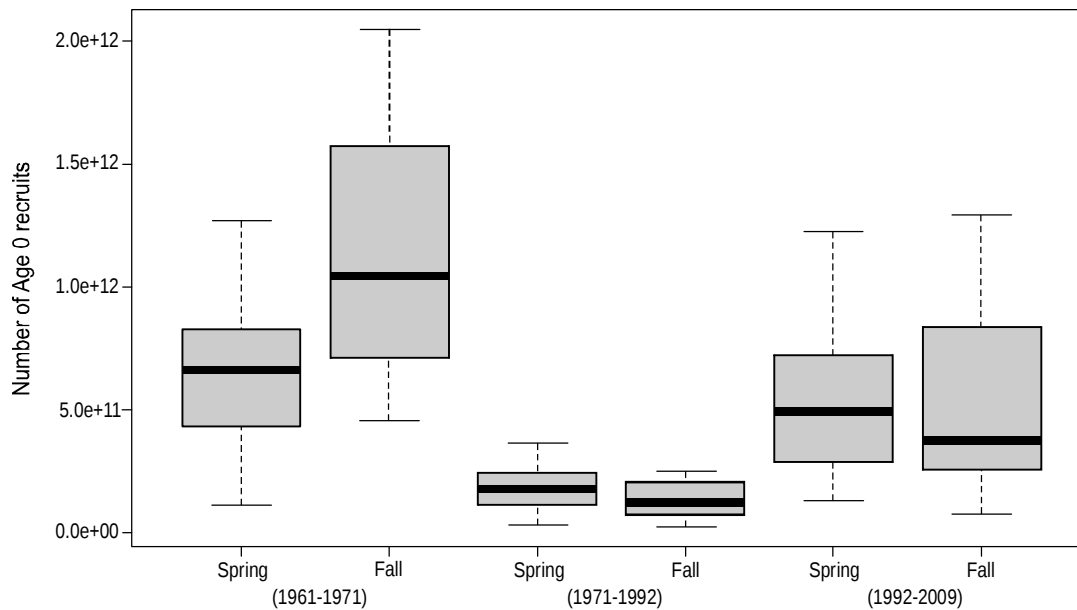


Figure 3. Comparison of the abundance distribution of age-0 Peruvian anchovy recruits. Box plots for age-0 abundance are presented for each regime and season.

Figura 3. Comparación de la distribución de las abundancias del reclutamiento a la edad 0 de la anchoveta peruana. Se presentan diagramas de cajas para la abundancia a la edad 0 según el régimen y la estación.

mean length of the cohort at a theoretical spawning time. In our interpretation, positive and negative L_0 values correspond to a cohort that had a maximum spawning peak before or after, respectively, the assumed theoretical date. Once L_0 and the arbitrarily-fixed theoretical spawning dates are known, it is possible to calculate the real spawning peak according to the growth equation used. In conjunction with S_0 , this allows estimating the distribution of the birth dates of each one of the cohorts. Thus, based on a population dynamics model that uses fishery information and acoustic biomass estimates, it is possible to predict attributes of the population that can be contrasted to reproductive data that are usually not directly included in stock assessment models. Moreover, the way in which recruitment is parameterized means that reproductive data (egg production, spawning fraction) can be used directly

($P = 0.2271$). Considerando cada régimen por separado, el test de Fligner-Killeen no encontró diferencias significativas entre estaciones (otoño o primavera). En la tabla 1 se presentan los resultados para las diferencias entre las medias por estación (otoño y primavera) dentro de cada régimen. En la figura 3 se comparan las distribuciones de las abundancias del reclutamiento a la edad 0 entre regímenes y estaciones. A partir de la comparación de medias entre estaciones en el primer régimen ($P = 0.0753$) y la asimetría opuesta de la distribución del reclutamiento para ambas estaciones (fig. 3), y considerando además la alta variabilidad del reclutamiento, se considera que existen diferencias significativas entre estaciones (otoño y primavera) sólo en el primer régimen.

Las series de tiempo de prereclutas y reclutas se muestran en la figura 4, donde se pueden identificar los tres periodos

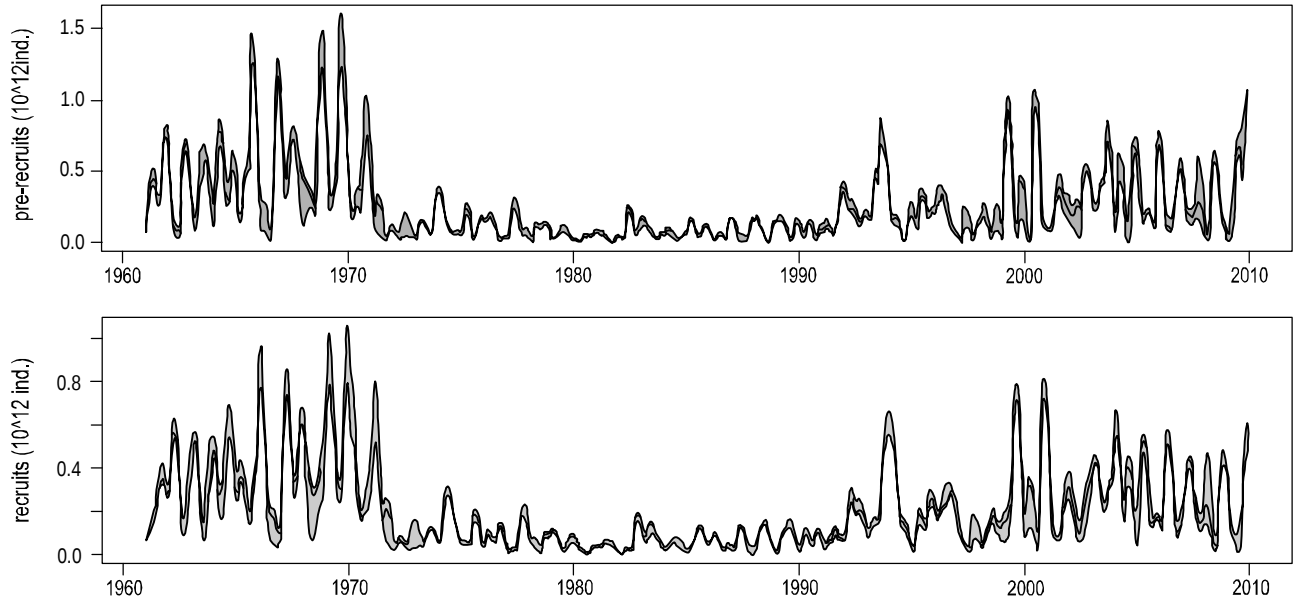


Figure 4. Abundance of Peruvian anchovy pre-recruits (4.0–7.5 cm) and recruits (8.0–11.5 cm) between 1961 and 2009. Abundance series (10^{12} individuals) with 95% confidence intervals (shaded area) are shown.

Figura 4. Abundancia de pre-reclutas (4.0–7.5 cm) y reclutas (8.0–11.5 cm) de anchoveta peruana entre 1961 y 2009. Se muestran las series de abundancias (10^{12} individuos) con los intervalos de confianza al 95% (región sombreada).

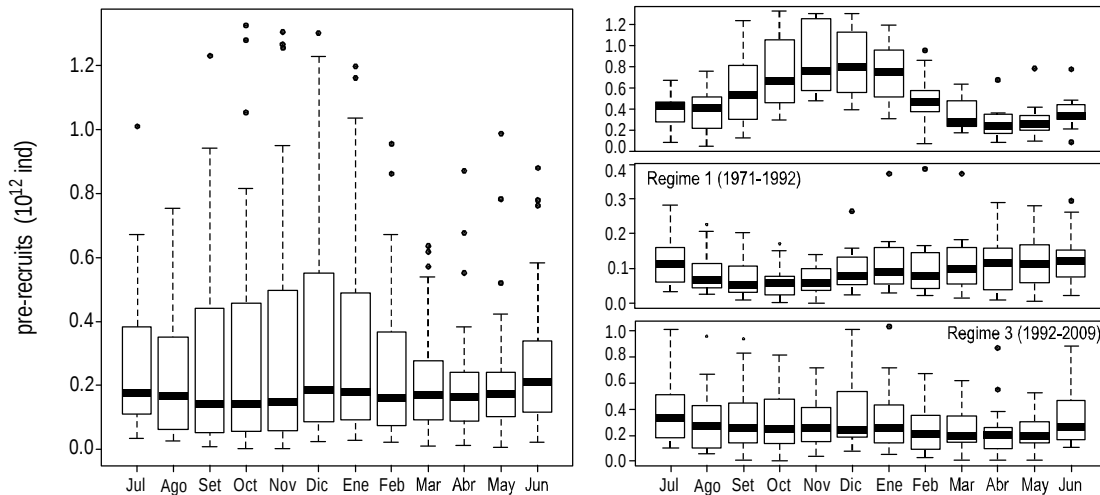


Figure 5. Seasonal patterns of Peruvian anchovy pre-recruit (4.0–7.5 cm) time series. Seasonal patterns for the whole period analyzed (left) and for each regime (right) are shown, plotted on different scales.

Figura 5. Patrones estacionales de las series de pre-reclutas (4.0–7.5 cm) de anchoveta peruana. Se muestran los patrones estacionales para todo el periodo estudiado (izquierda) y por regímenes (derecha). Los gráficos están en diferentes escalas.

in the calibration of population dynamics models, something that will be examined in future studies. This is particularly important for the assessment of a resource such as the Peruvian anchovy, since environmental factors not only affect recruit abundance, but also spawning patterns and duration. Also, parameterizing recruitment as a function of N_0 , L_0 , and S_0 allows us to generate estimates of pre-recruits and recruits at monthly resolution. A limitation of this study was to use

cualitativamente distintos, con abundancias altas, bajas e intermedias, respectivamente. Las figuras 5 y 6 muestran diagramas de cajas de los patrones estacionales por mes de las series de prereclutas y reclutas, respectivamente, para todo el periodo estudiado y para cada uno de los regímenes detectados, en los que se nota que en la década de los 60 las diferencias estacionales fueron más marcadas que en décadas posteriores. Además de los cambios en la abundancia entre

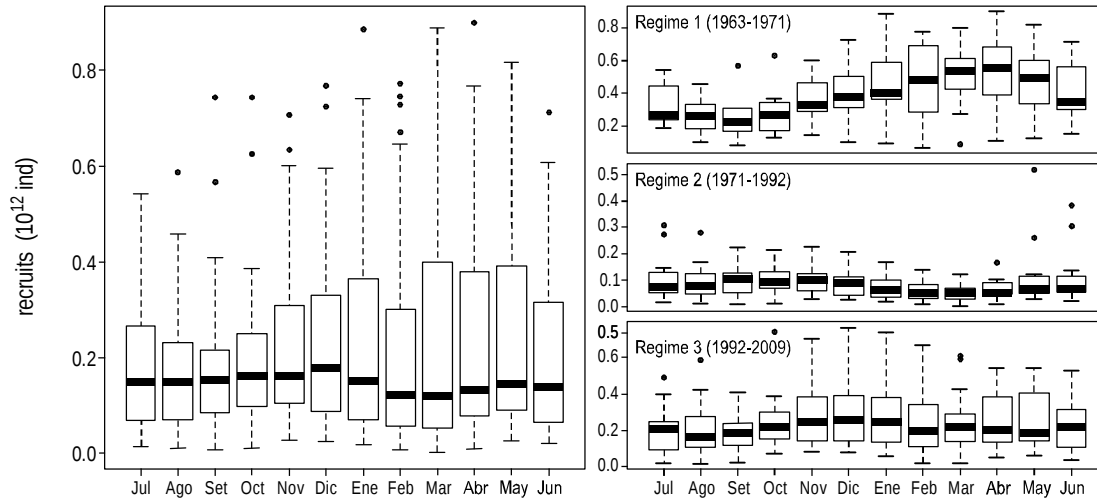


Figure 6. Seasonal patterns of Peruvian anchovy recruit (8.0–11.5 cm) time series. Seasonal patterns for the whole period analyzed (left) and for each regime (right) are shown, plotted on different scales.

Figura 6. Patrones estacionales de las series de reclutas (8.0–11.5 cm) de anchoveta peruana. Se muestran los patrones estacionales para todo el periodo estudiado (izquierda) y por regímenes (derecha). Los gráficos están en diferentes escalas.

constant biological parameters (M , k , L_{∞}) for the entire period analyzed; however, the temporal variability of these parameters can be easily included in the model and the variation in recruitment would thus be more appropriately reproduced. Another limitation has been to use the same growth equation for the larval stages, since the model considers smaller sizes than those used to derive growth equations. Experimentally-obtained growth equations for anchovy larvae may help to reduce this bias.

The number of parameters included in the model is among the average used in population dynamics models, which can sometimes include hundreds of parameters (Quinn 2003). An important difference lies in the choice of parameterizing recruitment in the way proposed rather than the effect of fishing (time-varying selectivity, fishing mortality). On the other hand, the restrictions imposed on the parameters reduce the risk of overparameterization by limiting the possibilities of each parameter to a reasonable range according to the biological information of the species. Figure 1 shows that the estimated parameter series do not, in general, approach the limits imposed, suggesting that the selection of those limits was effective. Nonetheless, defining time-varying restrictions that are estimated from directly observed information (duration of the spawning peaks for S_0 , spawning peaks for L_0) would be a way of improving the recruitment parameter estimates.

Our results revealed three distinct regimes, delimited by two regime shifts in 1971 and 1991. Alheit and Ñiquen (2004) also defined three productivity regimes for anchovy based on biological and ecological evidence, with transitions in 1968–1970 and 1984–1986. The first regime shift we detected is similar to that indicated by Alheit and Ñiquen

los diferentes regímenes, también se observan cambios en la estacionalidad de los patrones de reclutamiento y prereclutamiento.

DISCUSIÓN

Los parámetros N_0 , L_0 y S_0 permiten modelar la variabilidad temporal observada en el reclutamiento manteniendo una estructura discreta del modelo. El parámetro S_0 , la dispersión en las tallas de la cohorte, está directamente relacionado con la duración de los máximos de desove y permite representar de manera más apropiada el comportamiento de un desovador parcial como la anchoveta peruana. El parámetro L_0 representa la talla media de la cohorte en el momento teórico de desove. Bajo esta interpretación, los valores positivos y negativos de L_0 corresponden a una cohorte que tuvo un máximo de desove anterior o posterior a la fecha teórica supuesta, respectivamente. Conocidas esta longitud L_0 y las fechas teóricas de desove (fijadas arbitrariamente), es posible calcular el punto máximo real del desove a partir de la relación de crecimiento utilizada. En conjunto con S_0 , esto hace posible estimar la distribución de las fechas de nacimiento de cada una de las cohortes. Así, a partir de un modelo de dinámica poblacional que usa información de la pesquería y estimaciones acústicas de biomasa, es posible predecir atributos de la población que pueden ser contrastados con información reproductiva, la cual normalmente no se incluye de manera directa en los modelos de evaluación de stocks. Más aún, la forma de parametrizar el reclutamiento utilizada posibilita que la información reproductiva (producción de huevos, fracción desovante) pueda ser usada directamente en la calibración de modelos de dinámica poblacional, lo cual

(2004), mainly due to overfishing of the resource since the late 1960s and aggravated by the 1971–1972 El Niño event. Discrepancies, however, were detected between our findings and those of Alheit and Ñiquen (2004) in relation to the second regime shift. It is important to note that the latter authors did not analyze recruitment series, and the transition in 1984–1986 is explained by an increase in anchovy catches. The regime shift in 1991 can be explained by changes that occurred in the ecosystem after 1990, such as an increase in upwelling efficiency, extension of cold coastal waters, extension of the oxygen minimum zone, and increase in zooplankton biomass (Bertrand *et al.* 2010, Ayon *et al.* 2011).

The seasonal patterns of the first regime (1961–1971) showed a constant influx of recruits beginning in October, with a sustained average of 0.4×10^{12} individuals, and peaking between March and April. These results are in agreement with Jordán (1976), who indicated that the general pattern showed that recruitment started between November and December and reached maximum values between February and March as a result of the winter-spring spawning season, and that recruitment again occurred in winter as a result of the summer spawning season. The regularity of the seasonal pattern in the 1960s can be attributed to the marked relationship between the adult population density and subsequent recruitment reported by Csirke (1979). This regularity was altered in 1972 and 1973 as a result of the drastic decrease in anchovy population due to increased fishing pressure that led to the collapse of recruitment in early 1971, aggravated by the occurrence of the 1972–1973 El Niño event (Pauly and Palomares 1989). During the second regime (1971–1991), *E. ringens* was strongly affected by continuous, warm El Niño events in 1976, 1982–1983, and 1987–1988 (Lagos 1984, Zuta *et al.* 1984, Macharé and Ortlieb 1993, Morón 2000, Trasmonte and Silva 2008), and these conditions, combined with the low abundance of the adult stock, were not conducive to successful reproduction and, consequently, recruitment (Jordán 1976). The seasonal pattern did not show well-defined peaks and mean recruitment was similar throughout most of the year.

After this warm period, anchovy recovery was slow because of the presence of sardine, which became the dominant species in the system (Ñiquen *et al.* 1988). This recovery marks the beginning of the new regime for anchovy, the third (since 1991) reported here, in which recruitment abundance increased relative to the previous regime but did not reach the levels of the 1960s. The reproductive strategy during the third regime showed alternation of spawning periods, marked by one or two peaks of spawning activity (Mori *et al.* this issue, IMARPE 2010). This is consistent with the results reported herein, the seasonal recruitment patterns showing two slight peaks in November and May (fig. 6), without one predominating over the other. This modification of the reproductive process of Peruvian anchovy and the presence of a favorable environment for their development (ENFEN 2009)

será explorado en futuros estudios. Esto es especialmente importante para la evaluación de un stock como el de la anchoveta peruana, en el que el efecto del ambiente no es sólo sobre el reclutamiento a nivel de su abundancia, sino que también puede influir en los patrones de desove y la duración de éste. Asimismo, parametrizar al reclutamiento en función de N_0 , L_0 y S_0 nos permite darle una resolución de un mes a las estimaciones de prereclutas y reclutas. Una limitación del presente trabajo ha sido utilizar parámetros biológicos constantes (M , k , L_∞) para todo el periodo estudiado. Sin embargo, la variabilidad temporal de estos parámetros puede ser fácilmente incluida en el modelo y permitiría reproducir más adecuadamente la variabilidad del reclutamiento. Otra limitación ha sido usar la misma relación de crecimiento para los estadios larvarios, ya que el modelo considera tallas más pequeñas que las usadas para deducir las relaciones de crecimiento utilizadas. Ecuaciones de crecimiento obtenidas experimentalmente para las larvas de anchoveta podrían ayudar a reducir este sesgo.

El número de parámetros incluidos en el modelo se encuentra dentro del promedio utilizado en los modelos de dinámica poblacional, que pueden llegar a incluir cientos de parámetros (Quinn 2003). Una diferencia importante está en la elección de parametrizar el reclutamiento de la manera propuesta en vez del efecto de la pesca (selectividad variable en el tiempo, mortalidad por pesca). Por otro lado, las cotas impuestas a los parámetros disminuyen el riesgo de sobreparametrización, al limitar las posibilidades de cada parámetro a un rango razonable según la información biológica de la especie. En la figura 1 se observa que las series de parámetros estimados no se acercan, en general, a los límites impuestos, lo que sugiere que la elección de dichas cotas fue eficiente. Sin embargo, definir cotas variables en el tiempo que sean estimadas a partir de la información directamente observada (duración de los máximos de desove para S_0 , máximos de desove para L_0) sería una forma de mejorar las estimaciones de los parámetros de reclutamiento.

En los resultados obtenidos se detectaron tres regímenes distintos, delimitados por dos cambios de régimen en 1971 y 1991. Alheit y Ñiquen (2004) definieron también tres regímenes de productividad para la anchoveta basados en evidencia biológica y ecológica, con transiciones en 1968–1970 y 1984–1986. El primer cambio de régimen que detectamos es similar al indicado por Alheit y Ñiquen (2004), debido principalmente a la sobreexplotación del recurso desde finales de la década de 1960 y acentuado por El Niño 1971–1972. Sin embargo, se observan discrepancias entre nuestros resultados y los de Alheit y Ñiquen (2004) en relación al segundo cambio de régimen. Sobre este punto es importante considerar que ellos no analizaron series de reclutamiento, y la transición en 1984–1986 se explica por un incremento en las capturas de anchoveta. Por otro lado, el cambio de régimen en 1991 puede ser explicado por cambios en el ecosistema ocurridos después de 1990, tales como un

denotes the continuous influx of a large number of individuals to the fishery, with higher values from October to February and a slight peak between April and May, as shown in figure 6.

This discussion motivates us to think that the primary results obtained are reasonable despite the previously described limitations. It is important to note that the monthly variation patterns for pre-recruits and recruits cannot be described by classic, age-structured models. Moreover, the monthly reconstruction of population structure opens many possibilities for a more detailed study of the recruitment process and the factors that influence it. On the other hand, by parameterizing recruitment twice a year, the model's prediction horizon is extended to six months without having to pair it with stock-recruitment models. Consequently, the model is appropriate for predicting population structure without any parametric assumption regarding the recruitment process, and for reconstructing the evolution of juveniles that are not well represented in direct assessments. This model is therefore presented as an interesting alternative for anchovy management, complementing the direct assessments regularly made during the main reproductive periods (summer and spring).

CONCLUSIONS

The way in which recruitment is parameterized in the model presented here enables a more suitable representation of the temporal continuity of the recruitment process despite modeling population dynamics in discrete time. The parameterization used (modeling the variation in recruitment not only in terms of abundance, but also in terms of length and its dispersion) opens the possibility of directly relating the model parameters to reproductive data.

The seasonal recruitment patterns and regime shifts detected by the model are coherent with the results obtained in other biological studies based on direct observations.

The model allows reconstructing the monthly population structure, which opens many possibilities for a more detailed study of the recruitment process and the factors that influence it. It is also suitable for predicting the population structure, especially that of juveniles that are not well represented in direct evaluations.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the organizing committee of the I Iberoamerican Symposium on Reproductive Ecology, Recruitment, and Fisheries for financial support to present this paper at that event. We also thank the staff at the Instituto del Mar del Perú (IMARPE) for help during the course of this work, and two anonymous reviewers for their valuable comments. This work is a contribution of projects LMI DISCOH (Dynamics of the Humboldt Current System) and ANR-VULNS-007

aumento de la eficiencia del afloramiento, la expansión de las aguas costeras frías, la expansión del área de la zona mínima de oxígeno y el incremento de la biomasa de zooplancton (Bertrand *et al.* 2010, Ayon *et al.* 2011).

En los patrones estacionales del primer régimen (1961–1971) se observó un ingreso constante de reclutas desde octubre, con un promedio sostenido en 0.4×10^{12} individuos, que alcanzó su punto máximo entre los meses de marzo y abril. Estos resultados son similares a los descritos por Jordán (1976), quien manifestó que el “patrón general de reclutamiento” se observa a partir de noviembre a diciembre y alcanza sus valores más altos de febrero a marzo como consecuencia de los desoves de invierno-primavera y un reclutamiento secundario en invierno proveniente de los desoves de verano. La regularidad del patrón estacional en la década de los 60 se puede atribuir a la marcada relación entre la densidad de la población adulta y el reclutamiento subsiguiente documentada por Csirke (1979). Esta regularidad se vio alterada durante 1972–1973 debido a la drástica disminución de la población de anchoveta debido al incremento de la presión pesquera que condujo al colapso del reclutamiento a comienzos de 1971, y que fue intensificada por la presencia de El Niño 1972–1973 (Pauly y Palomares, 1989). Durante el segundo régimen (1971–1991) la anchoveta peruana se vio fuertemente afectada por continuos eventos cálidos de El Niño durante los años 1976, 1982–1983 y 1987–1988 (Lagos 1984, Zuta *et al.* 1984, Macharé y Ortlieb 1993, Morón 2000, Trasmonte y Silva 2008) que, junto a los bajos niveles de abundancia del stock adulto no posibilitaron el éxito reproductivo y, por ende, el éxito del reclutamiento (Jordán 1976), observándose un patrón estacional sin máximos bien definidos y con reclutamientos medios similares durante la mayor parte del año en los resultados.

La recuperación de la anchoveta después de este periodo cálido fue lenta debido a la presencia de sardina que se constituyó en la especie dominante del sistema (Ñiquen *et al.* 1988). Esta recuperación marca el inicio de un nuevo régimen para la anchoveta, el tercero observado (desde 1991) en los resultados obtenidos en este trabajo y en el que la abundancia del reclutamiento aumenta con respecto al régimen anterior, pero sin alcanzar los niveles de la década de los 60. La estrategia reproductiva durante este último régimen mostró alternancias en los desoves, con periodos marcados de uno o dos puntos máximos de desove (Mori *et al.* este número, IMARPE 2010), que también son consistentes con los resultados en este trabajo donde los patrones estacionales del reclutamiento muestran dos ligeros máximos en noviembre y mayo (fig. 6), pero sin que ninguno predomine sobre el otro. Esta modificación en el proceso reproductivo de la anchoveta y la presencia de un ambiente favorable para su desarrollo (ENFEN 2009) marcan el ingreso de un mayor contingente de individuos a la pesquería en forma continua, con mayores valores de octubre a febrero y con un ligero repunte entre abril y mayo como se puede observar también en la figura 6.

PEPS (Peru Ecosystem Projection Scenarios), within the cooperation framework between IMARPE and the Institut de Recherche pour le Développement (IRD).

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

- Agüero M. 1987. A bioeconomic model of the Peruvian pelagic fishery. In: Pauly D, Tsukayama I (eds.), *The Peruvian Anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Change*. ICLARM Studies and Reviews 15, pp. 307–324.
- Alheit J, Niquen M. 2004. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. *Prog. Oceanogr.* 60: 201–222.
- Andrzej O, Stanislaw K. 2006. Evolutionary algorithms for global optimization. In: Pintér J (ed.), *Global Optimization: Scientific and Engineering Case Studies*. Springer, pp. 267–300.
- Aranda M. 2009. Developments on fisheries management in Peru: The new individual vessel quota system for the anchoveta fishery. *Fish. Res.* 96: 308–312.
- Ayon P, Swartzman G, Espinoza P, Bertran A. 2011 Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: conditions favouring sardine or anchovy. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 422: 211–222.
- Bakun A, Broad K. 2001. Climate and Fisheries: Interacting paradigms, scales, and policy approaches. The IRI-IPRC Pacific Climate-Fisheries Workshop, Honolulu, Hawaii, 14–17 November 2001.
- Beaugrand G, Reid PC, Ibáñez F, Lindley JA, Edwards M. 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296: 1692–1694.
- Bertrand A, Ballón M, Chaigneau A. 2010. Acoustic observation of living organisms reveals the oxygen minimum zone. *PLoS ONE* 5: e10330; doi:10.1371/journal.pone.0010330.
- Cahuín S, Cubillos L, Niquen M, Escribano R. 2009. Climatic regimes and the recruitment rate of anchoveta, *Engraulis ringens*, off Peru. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 84: 591–597.
- Csirke J. 1979. El reclutamiento en la anchoveta peruana y su dependencia de la población adulta en los años 1961–1976. *Bol. Inst. Mar Perú* 4(1): 29 pp.
- Csirke J. 1989. Introducción a la dinámica de poblaciones de peces. *FAO Doc. Téc. Pesca* 192: 82 pp.
- Díaz E, García C, Espinoza D, Guevara-Carrasco R, Csirke J, Niquen M, Vargas N, Argüelles J. 2010. Evaluación del stock norte-centro de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) por un modelo estadístico estructurado por edades. *Bol. Inst. Mar Perú* 25: 57–62.
- Duboz R, Versmisse D, Travers M, Ramat E, Shin Y. 2010. Application of an evolutionary algorithm to the inverse parameter estimation of an individual based model. *Ecol. Model.*, doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.11.023.
- ENFEN. 2009. Comité multisectorial encargado del estudio nacional del fenómeno El Niño. Comunicado oficial No. 09/2009, <http://www.imarpe.pe>.
- Gulland J. 1968. Informe sobre la dinámica de la población de la anchoveta peruana. *Bol. Inst. Mar Perú* 1(6): 305–346.
- Gutiérrez M. 2000. Estimados de biomasa hidroacústica de los cuatro principales recursos pelágicos en el mar peruano durante 1983–2000. *Bol. Inst. Mar Perú* 19 (1–2): 136–156.
- IMARPE. 1965. Efectos de la pesca en el stock de anchoveta. Informe del Instituto del Mar de Perú 7, 16 pp.

Esta discusión nos motiva a pensar que los primeros resultados obtenidos son razonables a pesar de las limitaciones antes descritas. Es importante destacar que los patrones de variación mensual de prereclutas y reclutas no podrían ser descritos mediante modelos clásicos estructurados por edades. Adicionalmente, la reconstrucción de la estructura de la población con una resolución mensual abre muchas posibilidades para un estudio más detallado del proceso de reclutamiento y los factores que influyen en el mismo. Por otro lado, al parametrizar el reclutamiento dos veces al año, el modelo tiene un horizonte predictivo de hasta 6 meses sin necesidad de acoplarlo con modelos stock-reclutamiento. Esto hace que el modelo sea apropiado para la predicción de la estructura de la población sin ninguna suposición paramétrica sobre el proceso de reclutamiento, y para la reconstrucción de la evolución de los individuos juveniles que no son bien representados en las evaluaciones directas. Por lo tanto, este modelo se presenta como una alternativa interesante para el manejo de la anchoveta, complementaria a la evaluación directa que se realiza regularmente durante los periodos reproductivos más importantes (verano y primavera).

CONCLUSIONES

La forma en que el reclutamiento es parametrizado en el modelo presentado permite representar más adecuadamente la continuidad temporal del proceso de reclutamiento a pesar de modelar la dinámica poblacional en tiempo discreto. La parametrización usada, al modelar la variabilidad del reclutamiento no solamente en términos de su abundancia, sino de su longitud y dispersión, abre la posibilidad de relacionar directamente los parámetros del modelo con información reproductiva.

Los cambios de régimen y los patrones estacionales del reclutamiento obtenidos por el modelo son coherentes con los resultados descritos por estudios biológicos basados en observaciones directas.

El modelo permite la reconstrucción mensual de la estructura de la población, lo cual abre muchas posibilidades para un estudio más detallado del proceso de reclutamiento y los factores que influyen en el mismo; asimismo, es apropiado para la predicción de la estructura de la población, en especial de los individuos juveniles que no son bien representados en las evaluaciones directas.

AGRADECIMIENTOS

Al comité organizador del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías por el financiamiento para la presentación de este trabajo en el citado evento. Se agradece al personal del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) el apoyo brindado durante la realización de este trabajo. Agradecemos también a dos revisores

- IMARPE. 1974. Informe de la cuarta sesión del panel de expertos de la evaluación del stock de anchoveta peruana. Bol. Inst. Mar Perú 2(10): 605–719.
- IMARPE. 2010. Informe sobre la quinta reunión de expertos en dinámica de población de la anchoveta peruana. Bol. Inst. Mar Perú 25 (1–2): 1–84.
- Jordán R. 1976. Biología de la anchoveta. Parte I: Resumen del conocimiento actual. FAO Tech. Rep. 185: 359–399.
- Lagos P. 1984. El Niño 1982–1983 y las alteraciones climáticas en el Perú. Rev. Com. Perm. Pacífico Sur 15: 95–119.
- Macharé J, Ortlieb L. 1993. Registro del fenómeno El Niño en el Perú. Bull. Inst. Français d'Études Andines (Lima, Peru) 22(1): 35–52.
- Mori J, Buitrón B, Perea Á, Peña C, Espinoza C. 2009. Variabilidad interanual en la estrategia reproductiva de la anchoveta peruana en la región norte-centro del litoral del Perú. Cienc. Mar. 37: 513–525.
- Morón O. 2000. Características del ambiente marino frente a la costa peruana. Bol. Inst. Mar Perú 19(1–2): 179–204.
- Mullon C, Fréon P, Parada C, van der Lingen CD, Huggett JA. 2003. From particles to individuals: Modelling the early stages of anchovy in the southern Benguela. Fish. Oceanogr. 12: 396–406.
- Ñiquen M, Bouchon M. 2004. Impact of El Niño event on pelagic fisheries in Peruvian waters. Deep-Sea Res. II 51: 563–574.
- Ñiquen M, Fréon P. 2006. A new record set by the Peruvian fishery. Globec International Newsletter, October 2006.
- Ñiquen M, Echevarría A, Mariategui L. 1988. Variaciones de desembarques de anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina (*Sardinops sagax sagax*) en el Perú en enero–abril de 1987. In: Salzwedel H, Landa A (eds.), Recursos y Dinámica del Ecosistema de Afloramiento Peruano. Bol. Inst. Mar Perú (special issue), pp. 265–271.
- Ñiquen M, Bouchon M, Cahuin S, Valdez J. 1999. Efectos de El Niño 1997–1998 sobre los principales recursos pelágicos de la costa peruana. Rev. Peruana Biol. (special issue): 85–96.
- Pauly D, Tsukayama I (eds.). 1987. The Peruvian Anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Change. ICLARM Studies and Review 15, 351 pp.
- Pauly D, Palomares ML. 1989. New estimates of monthly biomass, recruitment and related statistics of anchoveta (*Engraulis ringens*) off Peru (4–14°S) 1953–1985. In: Pauly D, Muck P, Mendo J, Tsukayama I (eds.), The Peruvian Upwelling Ecosystem: Dynamics and Interactions. ICLARM Conference Proceedings 18, pp. 189–206.
- Perea A, Peña C, Oliveros-Ramos R, Buitrón B, Mori J. 2011. Potential egg production, recruitment, and closed fishing season anónimos sus valiosos comentarios. Este trabajo es una contribución al LMI DISCOH (Dinámicas del Sistema de la Corriente de Humboldt) y al proyecto ANR-VULNS-007 PEPS (Peru Ecosystem Projection Scenarios), en el marco de cooperación entre el IMARPE y el Institut de Recherche pour le Développement (IRD) de Francia.
- of the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*): Implication for fisheries management. Cienc. Mar. 37: 585–601.
- Quinn II TJ. 2003. Ruminations on the development and future of population dynamics models in fisheries. Nat. Resour. Model. 16: 341–392.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rodionov SN. 2004. A sequential algorithm for testing climate regime shifts. Geophys. Res. Lett. 31: L09204; doi:10.1029/2004GL019448.
- Rodionov SN, Overland JE. 2005. Application of a sequential regime shift detection method to the Bering Sea ecosystem. ICES J. Mar. Sci. 62: 328–332.
- Saetersdal G, Valdivia E. 1964. Un estudio del crecimiento, tamaño y reclutamiento de la anchoveta (*Engraulis ringens*) basado en datos de frecuencia de longitud. Bol. Inst. Invest. Recurs. Mar. (Callao, Peru) I(4): 85–136.
- Schnute J, Fournier D. 1980. A new approach to length-frequency analysis: Growth structure. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 1337–1351.
- Schnute J, Richards L. 2002. Surplus production models. In: Hart P, Reynolds J (eds.), Handbook of Fish Biology and Fisheries. Vol. 2: Fisheries. Blackwell Publishing, 426 pp.
- Shin YJ, Rochet MJ, Jennings S, Field J, Gislason H. 2005. Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. ICES J. Mar. Sci. 62: 394–396.
- Trasmonte G, Silva Y. 2008. Evento La Niña: Propuesta de definición y clasificación según las anomalías de la temperatura de la superficie del mar en el área Niño 1+2. Inf. Inst. Mar Perú 35(3): 199–208.
- Zuta S, Farfán M, Morón O. 1984. Características principales del mar frente al Perú durante la evolución del evento El Niño 1982–1983. Rev. Com. Perm. Pacífico Sur 15: 141–178.

Received September 2010;
accepted May 2011.