



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Magister en Ciencias con mención en Pesquerías

**Efectos demográficos y ambientales en la estimación de
la fracción desovante de peces pelágicos pequeños.**



CAROLINA ANDREA ALARCÓN MUÑOZ
CONCEPCIÓN, CHILE
2013

Profesor Guía: Luis Cubillos Santander
Depto. de Oceanografía
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

La presente tesis se realizó en el Departamento de Oceanografía de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción y ha sido aprobada por la siguiente Comisión Evaluadora:

Profesor Guía

Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Comisión Evaluadora



Dr. Luis Cubillos Santander
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

M.Sc. Gabriel Claramunt Quiñones
Departamento de Ciencias del Mar
Universidad Arturo Prat

Dr. Ciro Oyarzun González
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Director de Programa

Dr. Leonardo Castro Cifuentes
Departamento de Oceanografía
Universidad de Concepción

Dedicada a:

A mis grandes amores:

Gonzalo, mi gran compañero de vida, por su apoyo, comprensión y amor incondicional
Matías, el gran revoloteador de mi vida, con su alegría y felicidad
Cony, la gran “ternura” de mi vida, mi pequeña y hermosa hija,

Y a mi gran amiga y confidente, mi madre *Flor*



Agradecimientos

Quiero agradecer a:

A la Comisión evaluadora que analizo mis antecedentes en la postulación e ingreso a este postgrado, y especialmente al Director del Programa, Dr. Leonardo Castro, por su apoyo y gestión.

A la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, CONICYT, por brindar el financiamiento para cursar este postgrado.

A mi profesor guía y mi gran amigo Luis Cubillos. Mis sinceros agradecimientos, ya que él creyó en mi y tiene la convicción que las posibilidades de perfeccionamiento generan grandes aportes a las personas y al sector pesquero.

A mis compañeros de trabajo de EPOMAR, que de manera directa e indirecta han trabajado en generar la información utilizada en esta tesis.

A mi esposo, hijos, padres, hermanos (Carlos y Shol), tíos (Tito y Olga), primos, suegros, cuñadas, amigos y amigas en especial a Kathy...

MIL GRACIAS A TODOS; i



RESUMEN

La presente tesis está compuesta de dos capítulos orientados a evaluar el efecto de factores demográficos y ambientales sobre la fracción diaria de hembras desovantes de pequeños pelágicos. Los datos e información utilizadas en los dos capítulos han sido obtenidas de la aplicación del Método de Producción Diaria de Huevos (MPDH) a peces pelágicos pequeños con fecundidad indeterminada. El MPDH fue realizado durante la época principal de desove, y se obtuvieron datos para clupeiformes de Chile como del resto del mundo.

El primer manuscrito se titulado **Demographic and environmental effects on daily spawning fraction of anchovy and common sardine off central southern Chile (2002-2010)**. El objetivo principal fue evaluar los efectos demográficos y ambientales en la fracción diaria de hembras desovantes (S) de anchoveta y sardina de la zona Centro-Sur de Chile. Se utilizó Modelos Lineales Generalizados (GLM) para evaluar la importancia de variables biológicas (peso corporal, longitud total, factor de condición, IGS), variables ambientales (SST y Chl-a) como factores espaciales y temporales. Los resultados indican que el peso corporal explica de mejor manera la variabilidad de la fracción desovante, sin embargo, los porcentajes de desviación explicada fueron bajas tanto para la anchoveta y sardina común. La variabilidad de la fracción desovante se explica mejor por la combinación de factores espacio-temporales y las covariables peso corporal y ambientales. La fracción desovante mostró gran variabilidad probablemente debido a que las estimaciones provenientes de un lance de pesca dado están representando la condición del cardumen de desove más que una estimación promedio poblacional.

El segundo manuscrito se titula **“Estimados de la fracción diaria de hembras desovantes de especies del genero *Engraulis* en diferentes hábitats: surgencias, plataforma continental, oligotróficos y otros”**. El objetivo fue determinar la importancia de diferentes hábitats sobre la fracción desovante (S) de especies del género *Engraulis*, y su covariación con el peso corporal y la temperatura. Se utilizó Modelos Lineales Generalizados, con distribución binomial y enlace *logit* para comparar fuentes de variación fija como especie,

stock, y tipo de hábitat. Se encontró que la fracción desovante covaría en función del tipo de hábitat y mayormente con el factor stock. Por lo tanto, las estimaciones del parámetro S podrían estar condicionadas a las características propias del hábitat de un determinado stock, en términos de productividad, condiciones oceanográficas y por las propiedades biológicas de cada especie.



ABSTRACT

This thesis is composed of two chapters oriented to evaluate the effect of demographic and environmental factors on the daily spawning fraction of small pelagic. The data and information used in these chapters have been obtained from the application of the Daily Egg Production Method (DEPM) to small pelagic fish with indeterminate fecundity. The DEPM was carried out during the main spawning season, and the data were obtained for Clupeiforms from Chile as well as for the rest of the world.

The first manuscript is entitled **Demographic and environmental effects on daily spawning fraction of anchovy and common sardine off central southern Chile (2002-2010)**. The main objective was to evaluate demographic and environmental effects on daily spawning fraction (S) of anchovy and sardine in the South-Central area off Chile. Generalized Linear Models (GLM) was used to evaluate the importance of biological covariates (body weight, total length, condition factor, and GSI), environmental covariates (SST and Chlorophyll-a concentration) as well as spatio-temporal factors. The results showed that body weight was better in explaining the variability observed in the spawning fraction, but the percentages of deviance explained were low for both the anchovy and common sardine. The variability of the spawning fraction was better explained by the combination of spatio-temporal factors, body weight and environmental covariates. The spawning fraction showed great variability probably due to the estimates of a given fishing set determined is representing the condition of a "spawning school" rather than an estimate of the populational average.

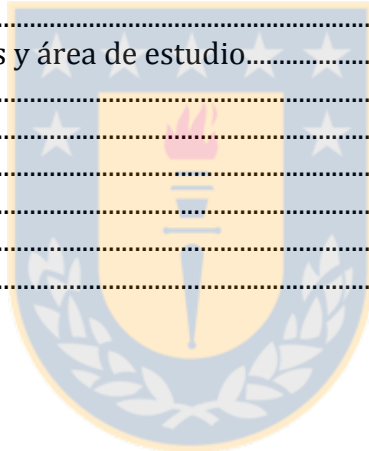
The second manuscript is entitled **Estimated the daily spawning fraction the *Engraulis* the different habitat: upwelling, continental shelf, oligotrophic and others**. The objective was to determine the importance of different habitats on the spawning fraction (S) of species belonging to the *Engraulis* genus, and the covariation with body weight and temperature. Generalized Linear Models, with binomial family and logit link were used to compare fixed sources of variation such as species, stock, and habitat. It was found that S covaried with the kind of habitat, but mainly with the stock factor. Therefore, estimates of S could be conditioned to the own characteristics of a given habitat for a given stock, in terms

of productivity, oceanographic conditions, and to the own biological properties of each species.



TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN	1
ABSTRACT.....	3
INDICES DE FIGURAS	6
CAPITULO 1	6
CAPITULO 2	7
INDICE DE TABLAS	8
CAPITULO 1	8
CAPITULO 2	8
INTRODUCCION GENERAL	9
OBJETIVO GENERAL.....	11
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
HIPÓTESIS DE TRABAJO	12
CAPITULO 1	13
CAPITULO 2	50
1. Resumen.....	51
2. Introducción	52
2.1 Descripción de especies y área de estudio.....	54
3. Metodología	60
4. Resultados	61
5. Discusión.....	62
6. Referencias.....	67
DISCUSIÓN GENERAL.....	91
Referencias	93



INDICES DE FIGURAS

CAPITULO 1

Figure 1. Area the study showing the area of fishing set obtained during the application of the Daily Egg Production Method for to anchovy and common sardine, period 2002-2010.	39
Figure 2. Sea surface temperature (SST) obtained for the location of the fishing sets, according to average satellite images obtained from the Program MODIS Aqua Level-3 Globales and IFREMER (Ascat-Qscat).	40
Figure 3. Chlorophyll-a concentration (Chl-a, mg m^3) obtained for the location of the fishing sets, according to average satellite images obtained from the Program MODIS Aqua Level-3 Globales and IFREMER (Ascat-Qscat).	41
Figure 4. Interannual changes in total length (TL, cm), body weight (BW, g), gonad weight (GW, g), gonadosomatic index (GSI), condition factor (CF), and spawning fraction of anchovy in the central (white) and south (grey) zones, period 2002-2010.	42
Figure 5. Interannual changes in total length (TL, cm), body weight (BW, g), gonad weight (GW, g), gonadosomatic index (GSI), condition factor (CF), and spawning fraction of sardine in the central (white) and south (grey) zones, period 2002-2010.	43
Figure 6. Relationships between the daily spawning fraction and body weight of anchovy for each year and zone (\bullet = central, \circ = south).	44
Figure 7. Relationships between the daily spawning fraction and body weight of common sardine for each year and zone (\bullet = central, \circ = south).	45
Figure 8. Relationship between daily spawning fraction and body weight of anchovy, showing the fitted models to each zone, and both zone (2002-2010).	46
Figure 9. Relationship between daily spawning fraction and body weight of common sardine, showing the fitted models to each zone, and both zone (2002-2010).	47
Figure 10. Three-dimensional representation of the relationship between the daily spawning fraction (S), body weight (BW, g), and a) SST ($^{\circ}\text{C}$), b) Chl-a (mg m^{-3}) for anchovy in the central and south zones (2002-2010).	48
Figure 11. Three-dimensional representation of the relationship between the daily spawning fraction (S), body weight (BW,g), and a) SST ($^{\circ}\text{C}$), b) Chl-a (mg m^{-3}) for common sardine in the central and south zones (2002-2010).	49

CAPITULO 2

Figura 1. Especies del genero <i>Engraulis</i>	83
Figura 2. Especies del género <i>Engraulis</i> alrededor del mundo, con aplicación del MPDH. Compilación de datos de información reproductiva de hembras adultas.	84
Figura 3. Capturas de anchovetas del mundo (Fuente: FAO). a) Capturas en <i>E. ringens</i> conocida como anchoveta peruana (stock de Perú y stock de Chile), b) Capturas de <i>E. anchoíta</i> (anchoveta argentina), <i>E. encrasicolus</i> considerando a anchoveta sudafricana y anchoveta europea, <i>E. japonica</i> conocida como anchoveta japonesa y <i>E. mordax</i> conocida como anchoveta californiana.	85
Figura 4. Rangos de temperaturas del mar en periodo de desove de <i>Engraulis</i> , reportado en varios estudios y/o stock. (1) Peck et al. 2013; (2) Hoffmann et al. 1997; (3) Alarcón et al. (Unpublished); (4) Claramunt et al. 2004; (5) Imarpe, 2009-2010; (6) Ramiro-Castillo et al. 2005; (7) Takasuka et al. 2005.	86
Figura 5. Rangos de la fracción diaria de hembras desovante (S) de especies del genero <i>Engraulis</i> asociados a los hábitat/sistemas de surgencia, plataforma continental, oligotróficos y otros.	87
Figura 6. Rangos de la fracción diaria de hembras desovante (S) de especies del genero <i>Engraulis</i> asociados a los distintos stock. (ea: <i>E. anchoíta</i> ; ee: <i>E. encrasicolus</i> ; ej: <i>E. japonicus</i> ; em: <i>E. mordax</i> ; er: <i>E. ringens</i>).	88
Figura 7. Relación entre el Peso corporal de la hembra madura en gramos con la fracción diaria desovante, en cada una de las especies. <i>E. japonicus</i> : sin información de peso.	89
Figura 8. Relación entre la fracción diaria desovante y la temperatura del mar (°C), en cada una de las especies. <i>E. mordax</i> : sin información de temperatura.....	90

INDICE DE TABLAS

CAPITULO 1

Table 1 Number of fishing hauls (n), number of mature females (m), number of females the POF 1 day (m_{day1}), average total length (TL, cm), and body weight (BW, g). Standard deviations are shown in parentheses.....	34
Table 2 Daily spawning fraction (S) and Frequency spawning (FS) the common sardine and anchovy the zone Central-southern Chile, period 2002- 2010. Standard deviations are shown in parentheses.	35
Table 3 Coefficients of correlation obtained for pairs of predictor, demographic and environmental variable. LAT= Latitude, TL= total length (cm), BW=Body weight (g), GW=Gonad weight (g), CF=Condition factor, GSI= Gonadosomatic index, S= daily spawning fraction, SST=Sea Surface temperature ($^{\circ}\text{C}$), Chl-a= chlorophyll a concentration (mg m^{-3}).	36
Table 4 Models evaluated to explain demographic and environmental variable effect on daily spawning fraction of anchovy and common sardine. S= daily spawning fraction, BW=Body weight (g), GW=Gonad weight (g), TL= total length (cm), CF=Condition factor, GSI= Gonadosomatic index, SST=Sea Surface temperature ($^{\circ}\text{C}$), Chl= chlorophyll a concentration (mg m^{-3}).	37
Table 5 Coefficients the relationship logistics between daily fraction spawning (S) and demographic parameters of anchovy and common sardine. BW=Body weight (g), TL= total length (cm).	38

CAPITULO 2

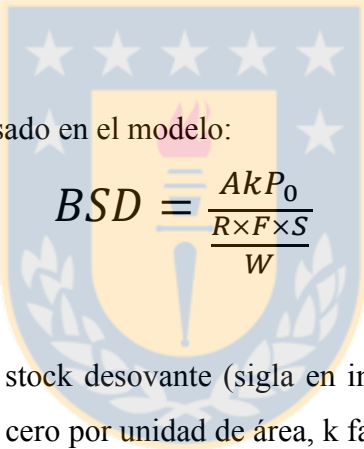
Tabla 1 Parámetros correspondiente a: PC: peso corporal promedio de hembras maduras (libre de ovario) en gramos; S: Fracción diaria de hembras desovante; FD: frecuencia de desove; T $^{\circ}\text{C}$: temperatura del mar en $^{\circ}\text{C}$ elsius, de algunas especies de anchoveta de distintos hábitat. Los valores de PC, S, FD y T $^{\circ}\text{C}$, son promedio del periodo de cada stock.....	81
Tabla 2 Modelos evaluados correspondiente a la fracción desovante de especies del genero <i>Engraulis</i> , S=fracción diaria de hembras desovante, sp= especie, PC= peso corporal (g), sk=Stock, sis=sistema, a=año, t=temperatura del mar $^{\circ}\text{C}$, AIC: Criterio de información de Akaike.	82

INTRODUCCION GENERAL

La anchoveta (*Engraulis ringens*, Jennys, 1842) y sardina común (*Strangomera bentincki*, Norman, 1936), son especies pelágicas que sustentan una pesquería de gran importancia comercial en la zona centro y sur de Chile (34°-40°S). Poseen características biológicas similares en términos de su distribución espacial, tasa de crecimiento, tiempo de reproducción, área de desove y tiempo de reclutamiento (Cubillos et al., 2001, 2002).

Para el estudio de algunos de estos aspectos reproductivos, desde el año 2002, se ha desarrollado el Método de Producción Diaria de Huevos (MPDH), aplicado a sardina común y anchoveta de la zona centro sur de Chile, el que permite estimar la biomasa desovante, a partir de dos cruceros de investigación, basados en el ictioplancton y en variables biológicas de adultos.

El MPDH (Lasker, 1985) es basado en el modelo:


$$BSD = \frac{AkP_0}{\frac{R \times F \times S}{W}}$$

donde, BSD es la biomasa del stock desovante (sigla en ingles, SSB), A es el área, P_0 la producción de huevos a la edad cero por unidad de área, k factor de conversión de gramos a toneladas, R proporción de hembras en biomasa, W peso promedio de hembras maduras, F es la fecundidad parcial y S es la fracción diaria de hembras desovantes.

Uno de estos parámetros de gran importancia en el MPDH, y que constituye una de las mayores fuentes de imprecisión en la estimación de biomasa, y que no ha sido mayormente estudiado, en términos de cuales son las variables que lo pueden afectar, es la fracción diaria de hembras desovantes (S).

La fracción de hembras desovantes, corresponde a la proporción de hembras maduras que desovan por día (Hunter & Macewicz 1985, Murua et al., 2003, 2010, Stratoudakis et al.,

2006, Ganas, 2009). Se estima mediante la interpretación histológica de los folículos postovulatorios (FPO), que quedan en el tejido ovárico después del desove.

Antecedentes, indican que la fracción de hembras desovantes, esta directamente relacionada con el peso corporal de la hembra madura (Claramunt, et al., 2007), longitud (Leonarduzzi et al., 2012), estratos geográficos, condición del individuo (Nunes et al., 2009) y con la temperatura (Takasuka et al., 2005). No obstante, esta evidencia ha sido establecida empíricamente sobre la base de los valores promedio de los parámetros.

Bajo este argumento, se pretende evaluar el efecto demográfico y ambiental sobre la fracción diaria de hembras desovantes, de anchoveta y sardina común en la zona centro-sur de Chile, considerando que esta variable sigue una distribución binomial.

Al considerar que en peces pelágicos se cuenta con suficiente información sobre la fracción desovante diaria y otros parámetros reproductivos a través de la aplicación del MPDH, la dependencia de este parámetro respecto de factores exógenos como endógenos no ha sido determinada adecuadamente. En efecto, las relaciones que se han establecido han sido sobre la base de valores promedio y a través de regresión lineal que no parece ser adecuado ya que la fracción desovante es una variable que sigue una distribución binomial (Cubillos *com.pers*). Por lo que se realiza una revisión del genero *Engraulis*, determinar la relación entre la fracción desovante (S), el peso corporal promedio y la temperatura, y si estas covarian en función del tipo de hábitat.

OBJETIVO GENERAL

Determinar los efectos demográficos y ambientales sobre la fracción diaria de hembras desovantes (S) de peces pequeños pelágicos.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar la relación entre fracción diaria de hembras desovante (S) de sardina común y anchoveta y el tamaño corporal (peso y longitud), estado de condición y actividad reproductiva.
2. Determinar la influencia de variables exógenas como la temperatura superficial del mar y clorofila sobre la fracción diaria de hembras desovante (S) de sardina común y anchoveta.
3. Determinar los cambios espacio-temporales sobre la fracción desovante (S) de sardina común y anchoveta.
4. Revisar, evaluar y analizar información proveniente de literatura y estudios realizados en anchovetas del mundo, que permitan determinar si la relación entre la fracción diaria de hembras desovante y el peso corporal y temperatura, co-varían en función del tipo de hábitat (sistemas de surgencia, oligotróficas, plataforma y otros).

HIPÓTESIS DE TRABAJO

Al considerar que en peces pelágicos se cuenta con suficiente información sobre la fracción diaria de hembras desovantes y otros parámetros reproductivos a través de la aplicación del Método de Producción diaria de huevos para la evaluación de la biomasa desovante, la dependencia de este parámetro respecto de factores exógenos (temperatura, zona geográfica) como endógenos (tamaño de la hembra, factor de condición) no ha sido determinada adecuadamente. Por tanto se plantean las siguientes hipótesis de trabajo:

1. La fracción diaria de hembras desovantes de sardina común y anchoveta de la zona Centro-Sur de Chile covaría significativamente con el tamaño de la hembra y condición biológica.
2. La fracción diaria de hembras desovantes de sardina común y anchoveta de la zona Centro-Sur de Chile covaría significativamente con factores ambientales.
3. La fracción diaria de hembras desovantes de sardina común y anchoveta de la zona Centro-Sur de Chile covaría significativamente entre estratos geográficos e interanualmente.
4. La fracción diaria de hembras desovantes de especies del género de *Engraulis* cambia en función del peso corporal y temperatura y co-varían en función del tipo de hábitat/sistema.

CAPITULO 1

Demographic and environmental effects on daily spawning fraction of anchovy and common sardine off central southern Chile (2002-2010).

Artículo Enviado a
Fisheries Research

Efectos demográficos y ambientales en la fracción de hembras desovantes de anchoveta y sardina común de la zona Centro-Sur de Chile (2002-2010).

Carolina Alarcón^{1,2}, Luis A. Cubillos^{2,3,*}, Gabriel Claramunt⁴, Eduardo Navarro²

¹Programa de Magíster en Ciencias mención Pesquerías, ²Laboratorio de Evaluación de Poblaciones Marinas (EPOMAR), ³Programa COPAS Sur-Austral, Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

⁴Departamento de Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Casilla 121, Iquique, Chile.

Running title: daily spawning fraction of anchovy and common sardine, Chile.

Corresponding author: Email: calarcon@udec.cl, Tel.: +56 41 2207233, fax: +56 41 2256571.

Abstract

The daily spawning fraction is an important reproductive parameter for fish with undetermined fecundity, and usually estimated with very low precision due to multiple factors involved. In this paper, the variability in the spawning fraction of anchovy (*Engraulis ringens*) and common sardine (*Strangomera bentincki*) off central southern Chile was analyzed by considering both demographic traits and environmental conditions. Data was obtained from adult surveys for biomass estimation by applying the Daily Egg Production Method, covering the period 2002-2010. Presence of Day-1 spawning females per fishing set was related to biological and environmental covariates, as well as spatio-temporal factors, through generalized linear models (GLM). Body weight was the best single biological covariate explaining spawning fraction variability, but percentages of deviance explained were low for both anchovy and sardine. Variability of spawning fraction was better explained by a combination of spatio-temporal factors and demographic and environmental covariates. The spawning fraction showed great variability, probably due to estimates from a given fishing set representing the spawning school condition, rather than a population estimate.

Keywords: daily spawning fraction, small pelagic fish, central-southern Chile.

1. Introduction

The Daily Egg Production Method (DEPM) allows an estimation of the spawning stock biomass for fish with undetermined fecundity, through estimates of the daily egg production (P_0) and daily specific fecundity (DSF) (Parker, 1980; Lasker, 1985). The DSF involves the estimation of daily spawning fraction, batch fecundity, female weight, and female proportion by weight. Uncertainty in DSF estimation of clupeoids mainly is due to

lower precision of daily spawning fraction estimates (Stratoudakis et al., 2006). The daily spawning fraction (S) is the proportion of females spawning per day (Parker, 1980), and is calculated as a fraction of total number of active females (Picquelle and Stauffer). The female spawning stage is determined through histological examination of ovaries, in which the postovulatory follicles (POF) characteristics can be used to distinguish if a female is going to spawn or if a female spawned last night or two nights ago, i.e., Day-i (i=0, 1, 2). The Day-0 female spawners are fish having hydrated and/or new POFs (less than 9 h) and would spawn the night of sampling; Day-1 female spawners are fish having POFs with less than 24 h degeneration characteristics, and have spawned the night before and Day-2 spawners are fish with POFs characteristics lasting 48 h and have spawned two nights before the sampling date (Ganias et al., 2012).

According to some studies, the average daily spawning fraction have been estimated between 0.1 and 0.4 d⁻¹ for small pelagic fish such as sardines and anchovies, implying spawning frequency between 2.5 and 10 days (Hunter and Goldberg 1980; Alheit et al., 1984; Hunter and Macewicz 1985; Pérez et al., 1992; Uriarte et al., 2012). Variability in daily spawning fraction could be explained by endogenous and exogenous factors, specifically as responses to changes in demographic traits and environmental conditions. For instance, some studies have suggested that water temperature could influence reproductive parameters of clupeoid fish (Blaxter and Hunter, 1982; Tsuruta and Hirose, 1989; Imai et al., 1998; Funamoto et al., 2004), and in terms of the daily spawning fraction through the effect on the degeneration rate of POF (Fitzhugh and Hettler, 1995). Takasuka et al. (2005) showed that the spawning fraction was positively correlated with sea surface temperature for both the inshore and offshore groups of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*). However, Claramunt et al. (2012) indicated that the daily spawning fraction

was not related to mean temperature in anchovy (*Engraulis ringens*) off northern and southern Chile.

Demographic traits are usually associated with age or size, and Picquelle and Hewitt (1984) showed a clear correlation between female weight and the incidence of spawning for the Californian anchovy (*Engraulis mordax*). Picquelle and Hewitt (op. cit.) point out two implications: i) larger females have higher spawning frequency, or ii) small females have a more restricted spawning season. Claramunt et al. (2007) showed evidence that spawning fraction was a function of female body weight, implying that larger females have a higher spawning fraction and they would contribute with higher numbers of spawning during the reproductive season. Cubillos and Claramunt (2009) showed demographic effects of female size on the annual reproductive cycle of common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central southern Chile, with larger females having a wider amplitude and intensity of spawning than smaller females at first reproduction.

The anchovy and common sardine are two small pelagic fish species with similar reproductive strategies, and coexisting in the same reproductive and feeding coastal habitat (Cubillos et al., 2011). The species are taking advantage of the time of higher productivity associated with the enrichment of coastal waters to grow and store energy that will be used in reproduction during winter. The reproductive season of common sardine is very much restricted to the end of winter, peaking between August and September and anchovy extends from August to December (Cubillos et al., 1999, 2001, Claramunt et al., in press). The main objective of this paper is to evaluate demographic and environmental effects on the daily spawning fraction of anchovy and sardine off central southern Chile.

2. Materials and methods

2.1. Study area and data source

The study area was located off central southern Chile between Constitución (35°S) and Punta Galera (40°S), within 10 nautical miles from the coast. The surveys were carried out during the peak of the spawning of sardine and anchovy, between August and October (Cubillos et al., 2001; Claramunt et al., in press). In each survey, specimens were collected on board from the captures obtained by eight purse-seine boats (18 m length), four of them operating between Constitución and Gulf of Arauco (Central zone, 35°S-37°10'S), and the rest between 38°20'S and 40°S (South zone, Fig. 1). The surveys covered the period from 2002 to 2010, except 2006 in which no survey was carried out. The survey design, data and information here used, are associated with the Daily Egg Production Method application for spawning stock biomass estimation of anchovy and common sardine (e.g., Cubillos et al., 2007, Cubillos et al., 2011).

The number of fishing set fluctuated between 4 and 39, and the number of specimens per cruise fluctuated between 23 and 1320 (Table 1). The number of effective fishing set fluctuated between 6 and 32 for common sardine, and between 9 and 39 for anchovy. The number of specimens per fishing set fluctuated between 23 and 1320 for common sardine, and between 217 and 1271 for anchovy. On average 35 female were obtained per fishing set, and each specimen was preserved in 10% buffered formaldehyde solution. In the laboratory, each female was measured by total length (± 0.1 cm), as the distance from the tip of the mouth to the upper extreme of the caudal fin. In addition, total weight and gonad-free body weight were obtained with a balance (± 0.01 g). The histological maturity stages of the ovaries followed the microscopic stages described by Wallace and Selman (1981), Selman and Wallace (1989). Ovaries with presence of postovulatory follicles (POF) were classified

as spawned females, and POFs were classified according to stages and characteristics described by Hunter and Goldberg (1980) and Hunter and Macewicz (1985) for northern anchovy (*E. mordax*). Age of POFs was estimated according to their degeneration characteristics and taking into account the sampling time and the spawning time (i.e., midnight for anchovy, and 23:00 h for common sardine). Day-0 POFs were females that would spawn in the night of capture (0–9 h), and Day-1 and Day-2 were POFs between 9 and 32 h (the night before the capture) and 33–56 h after the spawning time, respectively (Alheit et al., 1984). Spawning fraction was estimated from the proportion of Day-1 because Day-2 POFs may appear the same in histology for a longer period than 24 h. This could be an effect of colder sea temperature registered in the reproductive habitat, ranging between 9 and 13 °C (Cubillos et al., 2007). It is just an inaccuracy in ageing old POFs, and not a bias that needs to be adjusted. The classification of POFs according to three stages for ageing was applied for the period 2002–2005. From 2007 to 2010, the histological analysis of POFs considered a classification of 7 points according to characteristics described by Claramunt et al., (2007a) on the basis of criteria supported by Alday et al., (2008), which was adapted for anchovy and common sardine. The ageing procedure took into account the sampling time, hydrated stage, and POFs stages. Samples obtained during day hours, either with migratory nucleous, or hydrated or spawning (new POFs), were considered as females going to spawn during the current night (Day-0). Classification of POFs in either stages 1, 2, 3 or 4 (see scale in Alday et al., 2008) were considered as Day-1 (< 24 h), except stage 4 which samples were obtained between 18:00 and 02:00 h. As a consequence, the daily spawning fraction was computed as Day-1 females.

With the aim of linking environmental conditions to the female samples, sea surface temperature (°C, SST) and chlorophyll-*a* concentration (mg·m⁻³, Chl-*a*) were sampled from

average satellite images according to the location of each fishing set. SST and Chl-a satellite images were obtained and averaged according to the study period of each adult survey, and were obtained from MODIS Aqua Level-3 Global and IFREMER (Ascat-Qscat) (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/ftp.html>), respectively. Unfortunately, only a fraction of the total fishing set for each adult survey was possible to sample for SST and Chl-a due to the presence of cloud in some images. As a result, all the relationships between daily spawning fraction and environmental variables (SST and Chl-a) were based on a reduced number of observations rather than the relationship between S and biological variables (see below).

2.2. Statistical analysis

Spatio-temporal changes in SST and Chl-a were compared through box-and-whisker plot for each zone, namely the Central zone and the Southern zone (Fig. 1). In addition, with the aim of detecting the importance of single variables or factors on S of common sardine and anchovy, generalized linear models (GLM) were used with family binomial and logit link. The dependent variable was an arrangement variable consisting of the number of Day₁ female and total number of active female per fishing set. The biological variables were represented by total length (TL), body weight (BW), gonad weight (GW), gonadosomatic index (GSI), and condition factor (CF). The environmental variables were SST and Chl-a, and the factors were year and zone effects. Although the daily spawning fraction computed for each fishing set represented the biological condition of a spawning school rather than an average spawning fraction for the population, the purpose was to increase the number of observations and range of both the independent and dependent variables. Once detected the better single variable or factor on S, multiple variables affecting S were evaluated.

Previously, the correlation between independent variables was computed to avoid multicollinearity effects. Better models were selected according to percentage of explained deviance and the Akaike's Information Criterion (AIC, Chambers and Hastie, 1992). The software R v. 2.15.2 (R Core Team, 2012) was used for all statistical analysis and graphics.

3. Results

Female anchovy were found in sea surface temperatures (SST) ranging between 10.5 and 13.3 °C and between 0.6 and 13.4 mg·m³ of chlorophyll-a (Chl-a). Specimens of sardine were found in SST ranging from 10 to 13.3 °C, and between 0.3 and 10.3 mg·m³ of Chl-a. Although SST showed a narrow range, the central zone was generally warmer than the southern zone (Fig. 2). Colder conditions occurred in 2007, and particularly in the southern zone. Instead, warmer conditions were registered in 2008 in the central zone (Fig. 2). The concentration of chlorophyll-a (Chl-a) was similar between southern and central zones, except in 2008 and 2010 (Fig. 3). In 2008, Chl-a was higher in the southern zone while concentrations of Chl-a were more variable and higher in the central zone (Fig. 3).

Biological characteristics of anchovy and common sardine females are showed in Figure 4 and 5, respectively. In the period 2002-2007, anchovy female sampled in the southern sector showed homogeneous and larger sizes than in the central zone, except in 2004 (Fig. 4). In the period 2008-2010, sizes of female were more variable in the southern zone and more homogeneous in the central zone. In 2008, we did not obtain samples of anchovy from the central zone, nor from the southern zone in 2010 (Fig. 4). Body weight and gonad weight showed similar fluctuations than total length of females, obtaining heavier females in the southern zone in the period 2002 to 2007. The gonadosomatic index was less variable

between 2002 and 2005, and was lower and variable in the southern zone between 2008 and 2009 (Fig. 4). The condition factor showed a trend increasing from 2002 to 2007, and subsequently diminishing in 2008-2010 (Fig. 4). The daily spawning fraction (S) of anchovy showed important spatial and temporal changes during the period of study, with higher values obtained in 2007 and lower values in 2008 (southern zone).

In the case of common sardine, the biological characteristics of females showed more homogeneous sizes in the southern zone each year (Fig. 5). In 2008, few and larger specimens were obtained in the central sector and smaller females were obtained in that year in the southern zone. Body weight and gonad weight fluctuated as did total length, and gonadosomatic index showed a trend declining from 2008 to 2010 (Fig. 5). The condition factor of female common sardine was better in the southern zone and higher in 2007 (Fig. 5). The S was lower in 2003, 2005 and 2008 in the southern zone. Higher values were found in 2007 in the central zone (Fig. 5).

The average estimates of S and spawning frequency (SF) of anchovy and common sardine are summarized in Table 2 for each zone. The spawning frequency of anchovy fluctuated between 3.2 and 20 d, and between 3.6 and 33.5 d for common sardine. In 2007, the lowest spawning frequency occurred for anchovy and common sardine, meaning a higher daily spawning fraction.

According to correlation coefficients, high associations were found between biological characteristics, but not between biological characteristic and SST, nor with Chl-a. Low percentages of deviance were found when single covariates were used to explain variability in S, the effect of body weight (BW) being better for both anchovy and common sardine. The factor zone was not important, but the factor year was better in explaining variability in S (Table 4).

Body weight (BW) of both anchovy and common sardine varied between zones and between years. However, the relationship between S and BW was not very clear for each year and zone (Figure 6 and 7). When the factor year was discarded and S was related to BW and zone, the relationship S-BW showed significant effects on S (Figure 8 and 9). In the case of anchovy the effects were significantly different between zones (ANOVA, $P=0.703$), but the factor zone had no effects on S for common sardine (ANOVA, $P<0.01$; Table 5).

Regarding multiple covariates and factors, two models were better. One of them incorporated body weight, Chl-a or SST as covariates, and zone and year as factors (Table 4). Three-dimensional representations for the relationships between daily spawning fraction, body weight and SST are showed in Figure 10 and 11. In the case of anchovy, the best model explained 34.7% of the deviance; and for sardine the best model explained 22% of the deviance. Both SST and Chlorophyll-a have positive effects on spawning fraction, but those effects were rather slight and in presence of the body weight covariate.

4. Discussion

The daily spawning fraction (S) is one of the most important parameters of the Daily Egg Production Method, and also the least precise of the parameters because low proportion of a random variable usually requires higher number of samples (Hunter and Goldberg, 1980; Hunter and Macewicz, 1985). In addition, estimates of the spawning frequency (SF) are of primary importance in exploring temporal patterns in fish reproductive dynamics (Lowerre-Barbieri et al., 2011). When more than one daily class of spawning female can be identified in the samples, a composite estimate of spawning fraction can be obtained and the precision of the estimates can be improved (Uriarte et al., 1999; Quintanilla et al., 2000; Quintanilla

and Garcia, 2001a, b; Ganas et al., 2003). For the case of anchovy and common sardine off central southern Chile, Day-1 females represent better the daily spawning fraction of the population (Cubillos et al., 2007). During the spawning season, sea temperature fluctuates approximately between 10 and 13 °C, with an average of 11 °C, and the water column is thermally stratified. According to Fitzhugh and Hettler (1995), the degeneration rate of postovulatory follicles (POF) is affected by preferred spawning temperature and the average water temperature (11 °C) for common sardine and anchovy is located in the lower range of temperature studied by the authors, implying longer degeneration time of POFs. Unfortunately the degeneration rate of POFs has not been quantified for common sardine and/or anchovy, but when Day-2 female fraction is computed it seems to have very high values Day-1 female fraction. May be the resorption of POFs is being affected by temperature, and therefore Day-1 seems to be less biased. Also, Day-0 females are not completely sampled because most of the fishing sets are carried out during day by purse-seine fishing gears (Alheit 1985).

The main objective of this paper was to explore relationships between spawning fraction estimates as a function of a single or multiple covariates, specifically environmental and demographic variables, as well as fixed source of variation such as spatial and temporal factors. The basic data was presence of Day-1 females in each fishing set, and assuming that presence follows a binomial distribution of probability. Lowerre-Barbieri et al. (2009) suggested that logistic regression could be applied to assess the probability of spawning and how it may vary over spatial, temporal, and demographic scales. In this paper, GLM was used with binomial family and logit link. Although this approach seems to be correct, it must be mentioned that estimates of daily spawning fraction for a single fishing set represent the condition of a single school or aggregation rather than a population estimate.

This situation could explain the high variation observed in the estimates, and also the lower percentages of deviance explained by the models.

Total length, body weight, ovary weight, as well as condition factor showed important interannual variation, as well as differences between zones. However, variability of the spawning fraction explained by demographic covariates (size or body weight of females) was generally low, but the coefficients associated to BW were significant, and particularly when the zone factor was included. This is in agreement with the general notion made for several authors that the size of fish has effect on the reproductive activity (Wootton, 1998; Claramunt et al., 2007, Cubillos and Claramunt, 2009; Claramunt et al., 2012). Claramunt et al. (2007) communicated a significant linear relationship between average spawning fraction and average female weight of *Engraulis ringens* of northern Chile. However, Alarcón et al. (unpublished) compiled information of daily spawning fraction for different *Engraulis* stocks and found that average weight of females only generated 0.01% of the variance. Alarcón et al. (unpublished) used logit transformation for daily spawning fraction, but the relationship founded by Claramunt et al. (2007) was not based on appropriate transformation for the daily spawning fraction. In addition, Nunes et al. (2011) utilized GLM with quasi-binomial distribution and logit link, and the model explained a very low percentage of the deviance (18.4%). As a result, effects of body weight on daily spawning fraction seem to not be reliable and conclusive for anchovies.

Nevertheless, in this study the intercept and slope associated to BW were significantly different for each zone of anchovy. Instead, the coefficients were similar for each zone in the case of common sardine. In this way, the expected values of spawning fraction at a given body weight must consider the zone effects for anchovy. Similarly, SST and Chl-a covariates were significant only for anchovy, but not for sardine. Takasuka et al. (2005)

found a positive relationship between spawning fraction and SST for both the inshore and offshore waters, but the relationships were different between inshore (15 to 27°C) and offshore (8 to 20°C). Instead, Claramunt et al. (2012) did not find any evidence for the relationship between temperature and spawning fraction for anchovy stocks off Chile.

As was previously mentioned, water temperature may affect the rate of POF resorption (Ganias et al., 2003; Roumillant and Brower, 2004), but Alday et al. (2008) found minimal influence of temperature on the degeneration rate of POF for *Engraulis encrasicolus* within the range covered (13 to 19 °C). Ganias (2012) concluded that it is necessary to develop a framework for application of the POF method. The author suggested that this framework must be achieved by refining POF staging/ageing criteria both within and among fish species, and throughout the establishment of comparable and essential criteria as a requirement for accurate and comparable estimates of S. In 2007, the procedure staging POF for common sardine and anchovy was changed according to Claramunt et al. (2007) and Alday et al. (2008), but at present it is absolutely necessary to compare the procedures, and/or to standardize the time series of spawning fraction estimates.

Chlorophyll-a as a single covariate explained a very low percentage of the deviance (0.8% for sardine and 4.4% for anchovy). This could be due to the high variability registered in the spawning fraction data, which could be an artifact due to “school/aggregation effects” rather than population estimates of spawning fraction. Also, although chlorophyll-a concentration is generally accepted as an indicator of primary production (Longhurst et al., 1995) and food availability, sometimes food availability is not a limiting factor in upwelling ecosystems. Instead, chlorophyll-a must be important for oligotrophic systems in which pelagic fish are reproducing. In fact, Basilone et al. (2006) showed that the spawning intensity and condition factor of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) were

affected by chlorophyll concentration. In addition, Ganas (2009) concluded that the spawning dynamics of sardine, *Sardina pilchardus*, in the Eastern Mediterranean, tends to enhance egg production under conditions of increased primary productivity. From an energetic point of view, Bulgakova (1996) found that in anchovy adults the prey range size increases with increasing fish range size, and this may be explained by the energy requirement to accomplish the reproduction (Bacha et al., 2010). The maturation process is sensitive to the fish growth and energetic status at particular times of the year; maturation likely depends on several biological and/or environmental factors that determine the energy available to the fish and the resource allocation strategy between growth and reproduction (Wright, 2007). Hunter and Lo (1997) introduced the 'biorhythm hypothesis', which suggests that the frequency of spawning is relatively constant for females of a population that is actively spawning as long as the habitat conditions remain relatively constant. Hunter and Leong (1981) showed that in *E. mordax*, almost 2/3 of reproductive expenditure might be financed from fat reserves accumulated during the preceding feeding season while the remaining 1/3 comes from direct feeding. Cubillos et al. (2001) suggested that the reproductive strategy of common sardine and anchovy is combined with an 'energy storage strategy' during the upwelling period, and because the energy stored is used for reproduction several months later, the effects in fish condition and fat reserves during the summer feeding season could also affect the duration and intensity of the reproductive season probably caused by environment-driven changes in food availability.

Although a single covariate or factor explained low percentage of deviance, the daily spawning fraction of common sardine and anchovy was better explained by a combination of demographic covariates and spatio-temporal factors associated to zones and years. Indeed, the most important and single factor explaining variability in the spawning fraction

was due to the year factor. According to Hunter and Macewicz (1985) and Stratoudakis et al. (2006), spatial and temporal factors can affect the accuracy of spawning fraction estimates if they influence the proportion of active spawners at a given location or if the spawning population (i.e., all mature fish) is not fully represented in the sample.

Although a combination of demographic and environmental variables helped to explain the variability of the spawning fraction, and which are in agreement with and corroborate the notion that those factors are important factors that modulate the spawning fraction, it is concluded that the evidence is rather weak and other factors could also be important.

Acknowledgments

The research was financed by “Fondo de Investigación Pesquera” (FIP, <http://www.subpesca.cl>) through research grant FIP 2002-12, FIP 2003-06, FIP 2004-03, FIP 2005-02, FIP 2007-06, FIP 2009-08 and FIP 2010-02. The first author was supported by the “Laboratorio de Evaluación de Poblaciones Marinas (EPOMAR)” at the Department of Oceanography, Universidad de Concepción, and CONICYT master scholarship.

References

Alarcón, C., Cubillos, L., Claramunt, G., Cahuin, S., Pájaro, M., Estimados de la fracción diaria de hembras desovantes de especies del género *Engraulis* de diferentes hábitat: surgencias, plataforma continental, oligotróficos y otros. (Unpublished)

Alday, A., Uriarte, A., Santos, M., Martin, I., Martinez de Murguia, A.M., Motos, L., 2008. Degeneration of postovulatory follicles of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina* 72, 565-575.

Alheit, J., 1985. Egg production method for spawning biomass estimates of anchovies and sardine. ICES. C.M. 1985/ H: 41, 10 pp.

Alheit, J., Alarcón, V.H., Macewicz, B.J., 1984. Spawning frequency and sex ratio in the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI), Report 25, 43-52.

Bacha, M., Moali, A., Benmansour, N. E., Brylinski, J. M., Mahé, K., 2010. Relationships between age, growth, diet and environmental parameters for anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Bénisaf (SW Mediterranean, west Algerian coast). *Cybium*, 34, 47-57.

Basilone, G., Guisande, C., Pattil, B., Mazzola, S., Cuttitta, A., Bonanno, A., Vergara, A., Maneiro, I., 2006. Effect of habitat conditions on reproduction of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Strait of Sicily. *Fisheries Oceanography* 15, 271- 280.

Blaxter, J.H.S., Hunter, J.R., 1982. The biology of the clupeoid fishes. *Advances in Marine Biology* 20, 1-223.

Bulgakova, Y.V., 1996. Feeding in the Black Sea anchovy: diet composition, feeding behaviour, feeding periodicity and daily rations (Abstract). *Scientia Marina*, 60, 283-284.

Claramunt, G., Cubillos, L., Braun, M., Serra, R., Canales, M., Sánchez, J., Flores, A., Moreno, P., Riquelme, K., Castillo, C., Valero, C., 2007a. Mejoramiento del método de producción de huevos aplicado a pelágicos pequeños en Chile. *Informes Técnicos FIP-IT/2006-38*, 214 p.

Claramunt, G., Serra, R., Castro, L.R., Cubillos, L., 2007. Is the spawning frequency dependent on female size? Empirical evidence in *Sardinops sagax* and *Engraulis ringens* off northern Chile. *Fisheries Research* 85, 248-257.

Claramunt, G., Castro, L.R., Cubillos, L.A., Hirche, H. J., Pérez, G., Braun, M. 2012. Interannual reproductive trait variation and spawning habitat preferences off *Engraulis ringens* off north Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 47, 227-243.

Claramunt G., Cubillos L., Castro L., Hernandez C., Arteaga M., 2013. Variation in the spawning periods of *Engraulis ringens* and *Strangomera bentincki* off the coasts of Chile: A quantitative analysis. *Fisheries Research* (in press).

Cubillos, L., Canales, M., Bucarey, D., Rojas, A., Alarcón R., 1999. Época reproductiva y talla media de primera madurez sexual de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en la zona centro-sur de Chile en el periodo 1993-1997. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 27, 73-86.

Cubillos, L.A., Arcos, D.F., Bucarey, D.A., Canales, M., 2001. Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano (37°S-73°W), Chile: a consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling?. *Aquatic Living Resources* 14, 115-124.

Cubillos, L. A., Ruiz, P., Claramunt, G., Gacitua, S., Nunez, S., Castro, L. R., Riquelme K., Alarcon, C., Oyarzun, C., Sepulveda A., 2007. Spawning, daily egg production, and spawning stock biomass estimation for common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central southern Chile in 2002. *Fisheries Research* 86, 228-240.

Cubillos, L.A. Claramunt, G., 2009. Length-structured analysis of the reproductive season of anchovy and common sardine off central southern Chile. *Marine Biology* 156, 1673-1680.

Cubillos, L., Alarcón C., Castillo-Jordán C., Claramunt G., Oyarzún O., Gacitua S., 2011. Spatial and temporal changes in batch fecundity of common sardine and anchovy off central and southern Chile (2002-2007). *Ciencias Marinas* 37(4B), 547-564.

Chambers, J.M., Hastie, T.J., 1992. *Statistical Models in S*. Wadsworth and Brooks/Cole. Pacific Grove, California.

Fitzhugh, G., Hettler, W. 1995. Temperature influence on postovulatory follicle degeneration in Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. *Fishery Bulletin* 93(3): 568-572.

Funamoto, T., Aoki, I., Wada, Y., 2004. Reproductive parameters of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, in two bays of Japan. *Fisheries Research* 70, 71–81.

Ganias, K., Somarakis, S., Machias, A., Theodorou, A. 2003. Evaluation of spawning frequency in a Mediterranean sardine population. *Marine Biology* 142,1169-1179.

Ganias, K., 2009. Linking sardine spawning dynamics to environmental variability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84: 402-408.

Ganias, K., 2012. Thirty years of using the postovulatory follicles method: Overview, problems and alternatives. *Fisheries Research* 117– 118 (2012) 63– 74.

Hunter, J.R., Lo, N.C.H., 1997. The daily egg production method of biomass estimation: some problems and potential improvements. *Ozeanografika* 2, 41–69.

Hunter, J.R., Leong, R.J.H. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy *Engraulis mordax*. *Fisheries Bulletin of United States*. 79: 215- 230.

Hunter, J.R., Goldberg, S.R., 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin* 77, 641–652.

Hunter, J.R., Macewicz, B.J., 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: Lasker, R. (Ed.), *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, Engraulis mordax*. 79–93, NOAA Technical Report NMFS 36.

Imai, C., Kajitori, K., Tajima, Y., Nakamura, M., Uchiyama, M., Yamada, H., 1998. Biomass estimation of Japanese anchovy stock in the Honshu-Pacific waters by the egg production method using sea surface temperature information. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography* 62, 356–368 (in Japanese with English Abstract).

Lasker, R. 1985. An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Technical Report, NMFS 36. 99 pp.

Longhurst A., Sathyendranath S., Platt T., Caverhill C., 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research* 17: 1245-1271.

Lowerre-Barbieri, S. K., N. Henderson, J. Llopiz, S. Walters, J. Bickford, and R. Muller. 2009. Defining a spawning population (*Cynoscion nebulosus*) over temporal, spatial, and demographic scales. *Marine Ecology Progress Series* 394:231–245.

Lowerre-Barbieri, S. K., Ganas K., Saborido-Rey F., Murua H., Hunter J., 2011b. Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* 3:71–91.

Nunes C, Silva A., Marques V., Ganas K. Integrating fish size, condition, and population demography in the estimation of Atlantic sardine annual fecundity. *Ciencias Marinas* (2011), 37(4B): 565–584

Parker, K. 1980. A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass. *Fishery Bulletin, US*, 78, 541-544.

Pérez, N., I. Figueiredo, and B. J. Macewicz. 1992. The spawning frequency of sardine, *Sardina pilchardus* (Walb.), off the Atlantic Iberian coast. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 8 (1), 175–189.

Picquelle, S., Hewitt, R., 1984. The 1983 spawning biomass of the northern anchovy. *CalCOFI Rep.* 25:16-27.

Picquelle, S., Stauffer, G., 1985. Parameter estimation for an egg production method of anchovy biomass assessment. In: Lasker R. (ed) *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax**. NOAA Tech. Rep. NMFS 36, 7-16.

Quintanilla L.F., Garcia A., 2001. Daily egg production method for estimating Sicilian channel anchovy spawning biomass in 1998 and 1999. *Rapport de la Commission International pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*, 36,312.

Quintanilla L.F., Garcia A., 2001. Methodological, biological and environmental factors affecting the DEPM parameters in the Mediterranean anchovy. *Rapport de la Commission International pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée* 36,311.

Quintanilla L. F., Garcia A., Giraldez A., Cuttita A., 2000. Daily egg production estimate of the spawning biomass of the Sicilian channel anchovy during July 1998. Document Presented to the GFCM- SAC Subcommittee on Stock Assessment Working Group on Small Pelagic Species; March 2000; Fuengirola, Spain. 31 pp.

Roumillat, W.A., Brouwer, M.C., 2004. Reproductive dynamics of female spotted seatrout (*Cynoscion nebulosus*) in South Carolina. *Fish. Bull.* 102, 473–487.

Selman, K., Wallace, R.A. 1989. Cellular aspects of oocyte growth in teleosts. *Zoological Science* 6, 211-231.

Stratoudakis, Y., Bernal, M., Ganias, K., Uriarte, A., 2006. The daily egg production method (DEPM): recent advances, current applications and future challenges. *Fish and Fisheries* 7, 35-57.

Takasuka, A., Oozeki, Y., Kubota, H., Tsuruta, Y., Funamoto, T., 2005. Temperature impacts on reproductive parameters for Japanese anchovy: Comparison between inshore and offshore waters. *Fisheries Research* 76, 475–482.

Tsuruta, Y., Hirose, K., 1989. Internal regulation and reproduction in Japanese anchovy (*Engraulis japonica*) as related to population fluctuation. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 108, 111–119.

Uriarte A., Motos L., Alvarez P., Santos M., Prouzet P., Masse J. Population estimates of the Bay of Biscay anchovy by the Daily Egg Production Method. 1999. Final Report to EU, Project 96/034.

Uriarte, A., Alday, A., Santos, M., Motos, L., 2012. A re-evaluation of the spawning fraction estimation procedures for Bay of Biscay anchovy, a species with short interspawning intervals. *Fisheries Research*. 117–118, 96–111.

Wallace, R. A. and Selman, K. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *American Zoologist* 21, 325-343.

Wright P.J., 2007. Understanding the maturation process for field investigations of fisheries-induced evolution. *Marine Ecology Progress Series* 335, 279-283.

Wootton R.J. 1998. *Ecology of Teleost Fishes*. Kluwer Academic Publishers, Fish and Fisheries Ser. 24, London, 386 pp.

Table 1 Number of fishing hauls (n), number of mature females (m), number of females the POF 1 day (m_{day1}), average total length (TL, cm), and body weight (BW, g). Standard deviations are shown in parentheses

Year	Parameter	Common sardine		Anchovy	
		Central zone	South zone	Central zone	South zone
2002	n	32	20	13	19
	m	769	491	420	738
	m_{day1}	105	15	66	48
	TL	13,2 (1,4)	14,3 (0,5)	12,7 (1,3)	15,0 (1,3)
	BW	17,4 (5,2)	21,9 (2,9)	11,5 (4,0)	19,8 (3,4)
2003	n	18	24	29	39
	m	341	506	1003	1271
	m_{day1}	10	49	50	218
	TL	10,9 (0,5)	12,4 (0,7)	12,7 (0,9)	13,8 (1,2)
	BW	9,7 (2,0)	15,8 (3,3)	12,7 (2,8)	17,3 (3,2)
2004	n	21	12	28	15
	m	694	380	872	539
	m_{day1}	67	44	180	93
	TL	11,7 (1,9)	12,3 (0,7)	14,2 (1,7)	14,6 (1,1)
	BW	13,0 (7,1)	14,4 (2,4)	18,5 (6,2)	19,4 (2,7)
2005	n	31	4	30	9
	m	1320	74	900	217
	m_{day1}	90	0	81	20
	TL	11,6 (1,)	12,3 (0,6)	12,2 (1,2)	14,9 (1,0)
	BW	11,1 (3,7)	13,0 (2,3)	11,2 (4,1)	19,9 (3,4)
2007	n	24	26	28	22
	m	946	972	1118	790
	m_{day1}	266	140	267	267
	TL	13,6 (1,1)	13,2 (0,6)	14,6 (0,9)	14,4 (1,7)
	BW	22,4 (5,5)	20,3 (2,7)	21,2 (3,8)	21,3 (5,6)
2008	n	6	8	NA	11
	m	178	23	NA	246
	m_{day1}	47	0	NA	23
	TL	14,9 (0,3)	10,4 (0,8)	NA	12,7 (2,4)
	BW	26,0 (1,2)	9,3 (2,4)	NA	8,3 (8,8)
2009	n	24	31	14	25
	m	819	731	541	689
	m_{day1}	75	40	123	149
	TL	12,3 (2,0)	11,8 (0,9)	12,6 (1,2)	13,8 (2,6)
	BW	13,9 (7,3)	11,1 (2,6)	10,9 (1,8)	15,5 (8,3)
2010	n	31	17	36	NA
	m	645	211	830	NA
	m_{day1}	74	19	182	NA
	TL	12,7 (1,8)	11,8 (1,3)	13,4 (1,3)	NA
	BW	18,3 (8,1)	12,7 (3,7)	15,9 (2,5)	NA

Table 2 Daily spawning fraction (S) and Frequency spawning (FS) the common sardine and anchovy the zone Central-southern Chile, period 2002- 2010. Standard deviations are shown in parentheses.

Common sardine				
	Central zone		South zone	
	S	FS	S	FS
2002	0,13 (0,13)	7,7	0,03 (0,05)	33,5
2003	0,03 (0,07)	33,3	0,08 (0,12)	12,5
2004	0,10 (0,10)	10	0,11 (0,08)	9,1
2005	0,07 (0,07)	14,3	NA	NA
2007	0,28 (0,15)	3,6	0,14 (0,16)	7,1
2008	0,20 (0,24)	5	NA	NA
2009	0,09 (0,08)	11,1	0,04 (0,08)	25
2010	0,11 (0,14)	9,1	0,08 (0,14)	12,5
Total	0,13	7,9	0,08	12,5
Anchovy				
	Central zone		South zone	
	S	FS	S	FS
2002	0,13 (0,12)	7,7	0,06 (0,04)	16,7
2003	0,05 (0,05)	20,0	0,17(0,1)	5,9
2004	0,21 (0,12)	4,8	0,16 (0,17)	6,3
2005	0,09 (0,07)	11,1	0,07 (0,12)	14,3
2007	0,24 (0,11)	4,2	0,31 (0,25)	3,2
2008	NA	NA	0,09 (0,18)	11,1
2009	0,23 (0,18)	4,3	0,15 (0,16)	6,7
2010	0,19 (0,13)	5,3	NA	NA
Total	0,16	6,3	0,16	6,3

Table 3 Coefficients of correlation obtained for pairs of predictor, demographic and environmental variable. LAT= Latitude, TL= total length (cm), BW=Body weight (g), GW=Gonad weight (g), CF=Condition factor, GSI= Gonadosomatic index, S= daily spawning fraction, SST=Sea Surface temperature (°C), Chl-a= chlorophyll a concentration (mg m⁻³).

Common sardine								
	TL	BW	GW	GSI	CF	S	SST	Chl-a
LAT	-0.105	-0.074	0.172	0.441	-0.154	0.184	0.354	0.063
TL		0.9542	0.775	0.299	0.354	0.210	-0.099	0.015
BW			0.782	0.263	0.580	0.233	-0.138	0.050
GW				0.749	0.376	0.204	-0.087	0.030
GSI					0.026	0.098	-0.049	-0.114
CF						0.182	-0.239	0.055
S							0.050	0.034
SST								0.184

Anchovy								
	TL	BW	GW	GSI	CF	S	SST	Chl-a
LAT	-0.215	-0.221	-0.003	0.289	-0.062	0.023	0.372	-0.081
TL		0.966	0.809	0.436	0.333	0.297	-0.111	0.024
BW			0.859	0.449	0.520	0.326	-0.146	0.073
GW				0.801	0.500	0.269	-0.082	0.126
GSI					0.341	0.158	0.044	0.087
CF						0.202	-0.150	0.165
S							-0.158	0.170
SST								0.016

Table 4 Models evaluated to explain demographic and environmental variable effect on daily spawning fraction of anchovy and common sardine. S= daily spawning fraction, BW=Body weight (g), GW=Gonad weight (g), TL= total length (cm), CF=Condition factor, GSI= Gonadosomatic index, SST=Sea Surface temperature (°C), Chl= chlorophyll a concentration (mg m⁻³), AIC= Akaike information criterion.

Model	Model GLM	Common sardine		Anchovy	
		Dev. Exp%	AIC	Dev. Exp%	AIC
M1	S= μ +BW	8.53	2013	8.54	2387.3
M2	S= μ +GW	5.56	2058.9	6.98	2413.8
M3	S= μ +TL	7.29	2032.2	6.82	2416.4
M4	S= μ +CF	5.19	2064.7	2.35	2492.2
M5	S= μ +GSI	0.32	2140	3.49	2472.9
M6	S= μ +SST	0.01	889.94	3.94	1493.6 *
M7	S= μ +Chl	0.80	970.31	4.43	1508.3 +
M8	S= μ +Met	5.82	2054.9	12.81	2315.2
M9	S= μ +ZONE	2.00	2114	0.24	2527.8
M10	S= μ +YEAR	17.04	1893.4	20.56	2196.2
M11	S= μ +LAT	1.82	2018.1	0.07	2456.4
M13	S= μ +BW + Chl + ZONE + YEARS	22.00	849.39	33.74	1217.3 +
M14	S= μ +BW + SST + ZONE + YEARS	24.05	768.95	34.67	1187.7 *

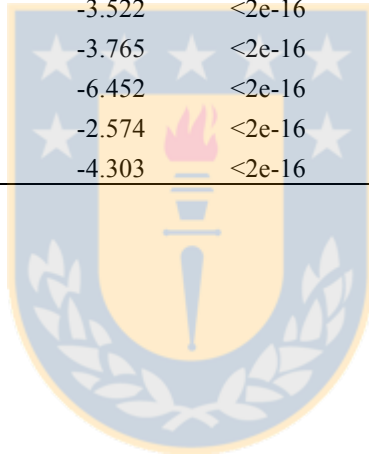
* Degrees of freedom: 164 and 183, sardine and anchovy respectively.

+ Degrees of freedom: 168 and 187, sardine and anchovy respectively.

Table 5 Coefficients the relationship logistics between daily fraction spawning (S) and demographic parameters of anchovy and common sardine. BW=Body weight (g), TL= total length (cm).

Common sardine					
Zona	Parameter	Intercept	Pr(> z)	Slope	Pr(> z)
Central	BW	-2.915	<2e-16	0.058	<2e-16
	TL	-5.132	<2e-16	0.251	<2e-16
South	BW	-3.318	<2e-16	0.057	1.80E-05
	TL	-4.723	6.88E-09	0.186	0.0028
Total	BW	-3.068	<2e-16	0.0596	<2e-16
	TL	-5.160	<2e-16	0.2416	<2e-16

Anchovy					
Zona	Parameter	Intercept	Pr(> z)	Slope	Pr(> z)
Central	BW	-2.181	<2e-16	0.112	8.96E-09
	TL	-3.522	<2e-16	0.338	2.04E-08
South	BW	-3.765	<2e-16	0.036	<2e-16
	TL	-6.452	<2e-16	0.143	<2e-16
Total	BW	-2.574	<2e-16	0.057	<2e-16
	TL	-4.303	<2e-16	0.196	0.19664



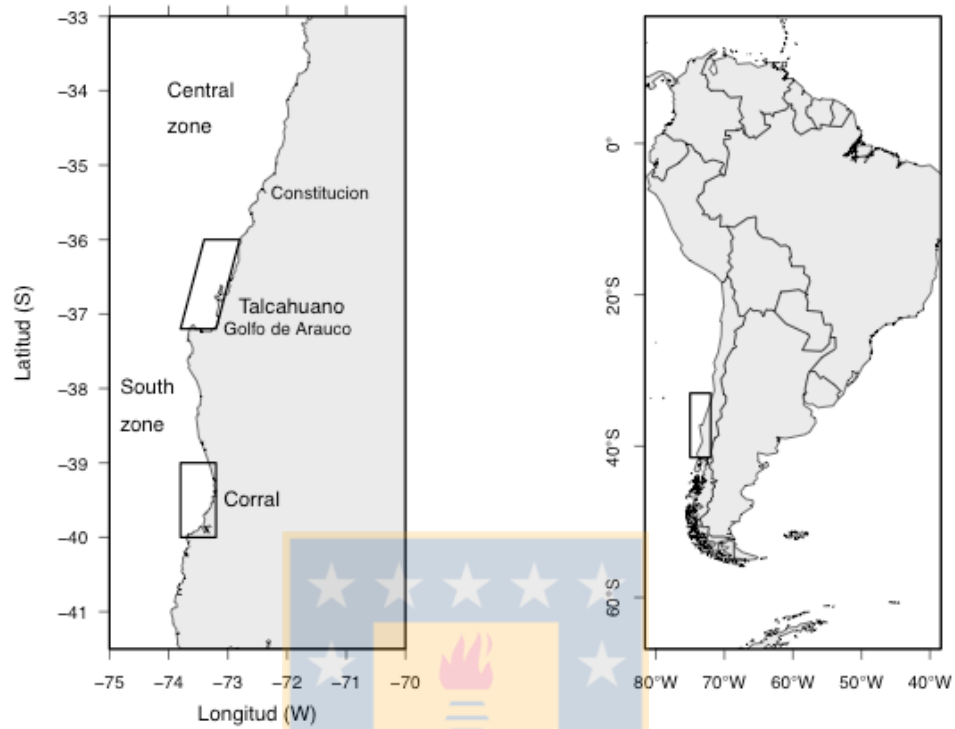


Figure 1. Area the study showing the area of fishing set obtained during the application of the Daily Egg Production Method for to anchovy and common sardine, period 2002-2010.

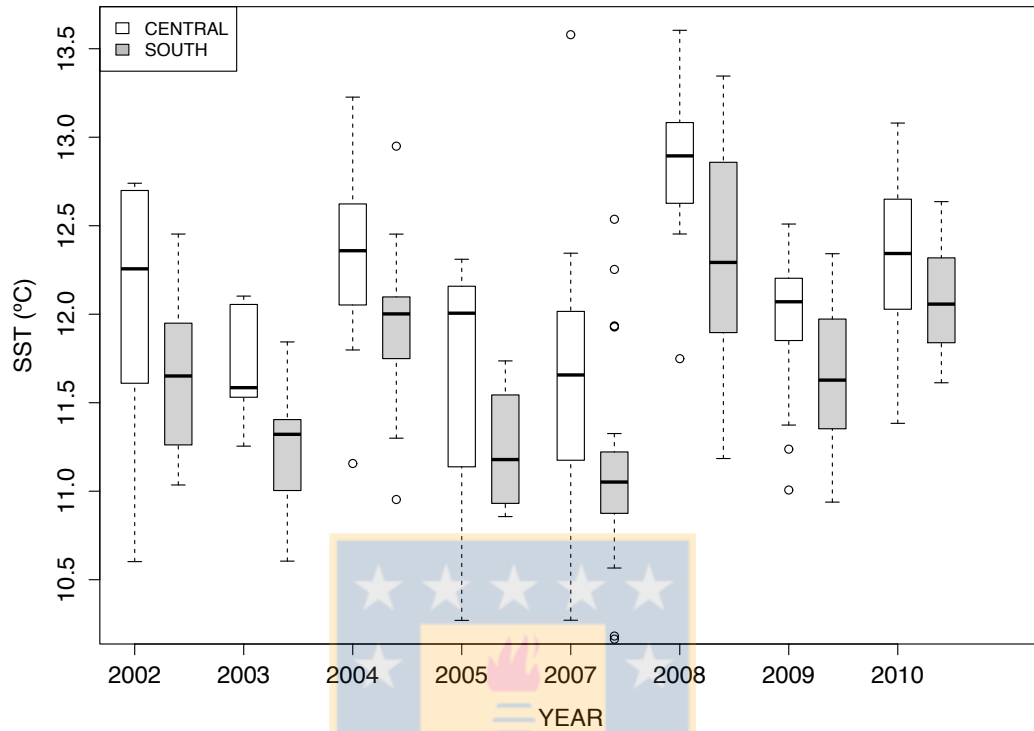


Figure 2. Sea surface temperature (SST) obtained for the location of the fishing sets, according to average satellite images obtained from the Program MODIS Aqua Level-3 Globales and IFREMER (Ascat-Qscat).

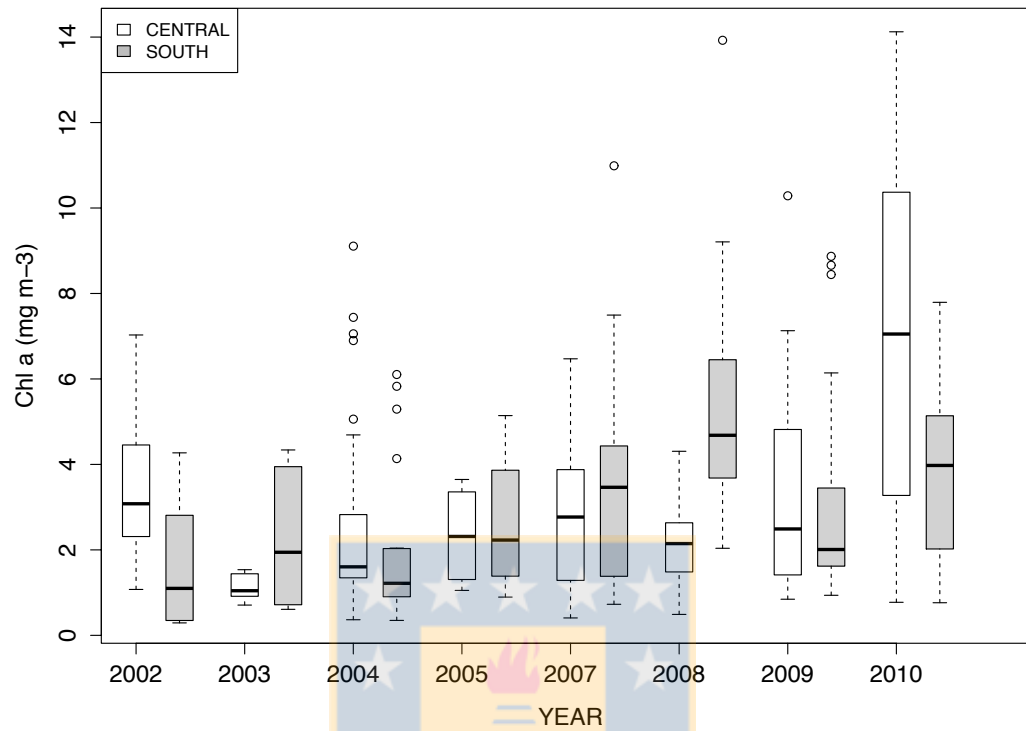


Figure 3. Chlorophyll-a concentration (Chl-a, mg m³) obtained for the location of the fishing sets, according to average satellite images obtained from the Program MODIS Aqua Level-3 Globales and IFREMER (Ascat-Qscat).

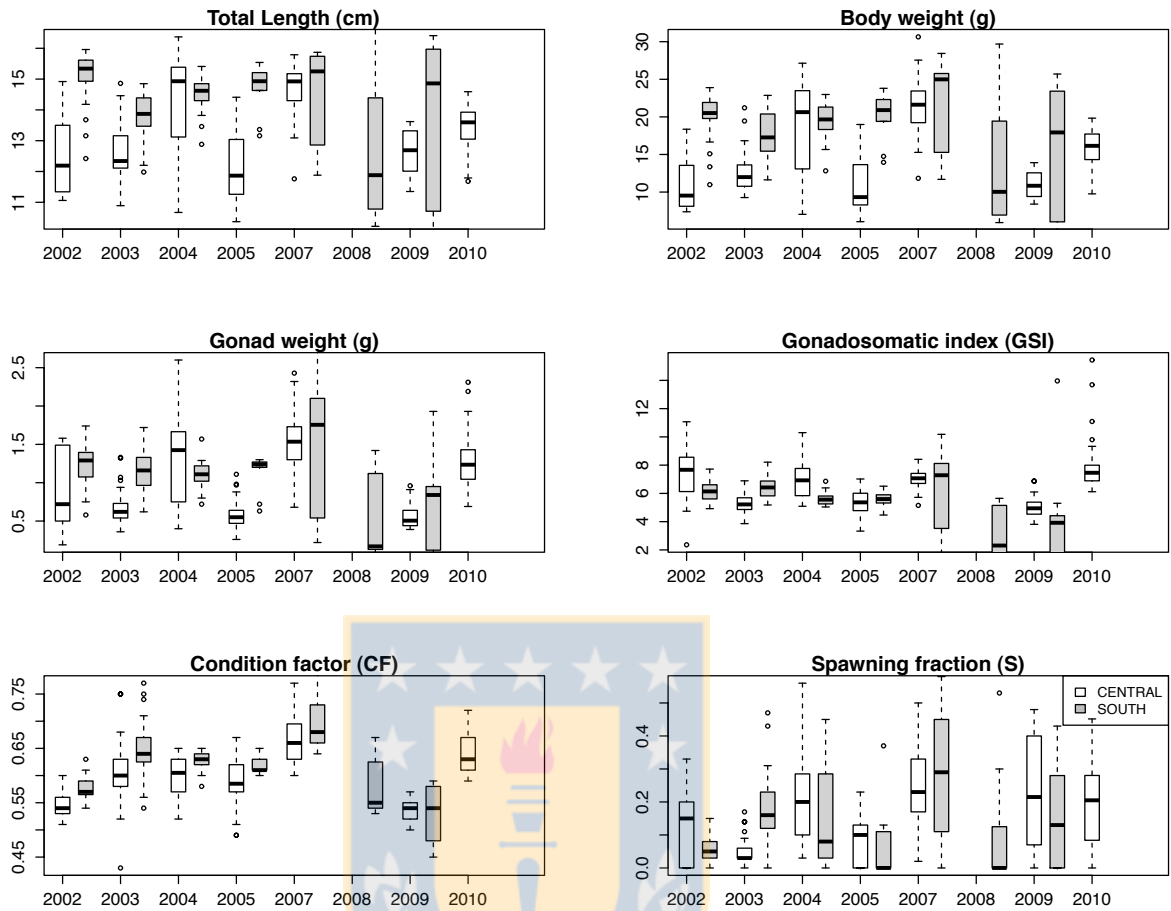


Figure 4. Interannual changes in total length (TL, cm), body weight (BW, g), gonad weight (GW, g), gonadosomatic index (GSI), condition factor (CF), and spawning fraction of anchovy in the central (white) and south (grey) zones, period 2002-2010.

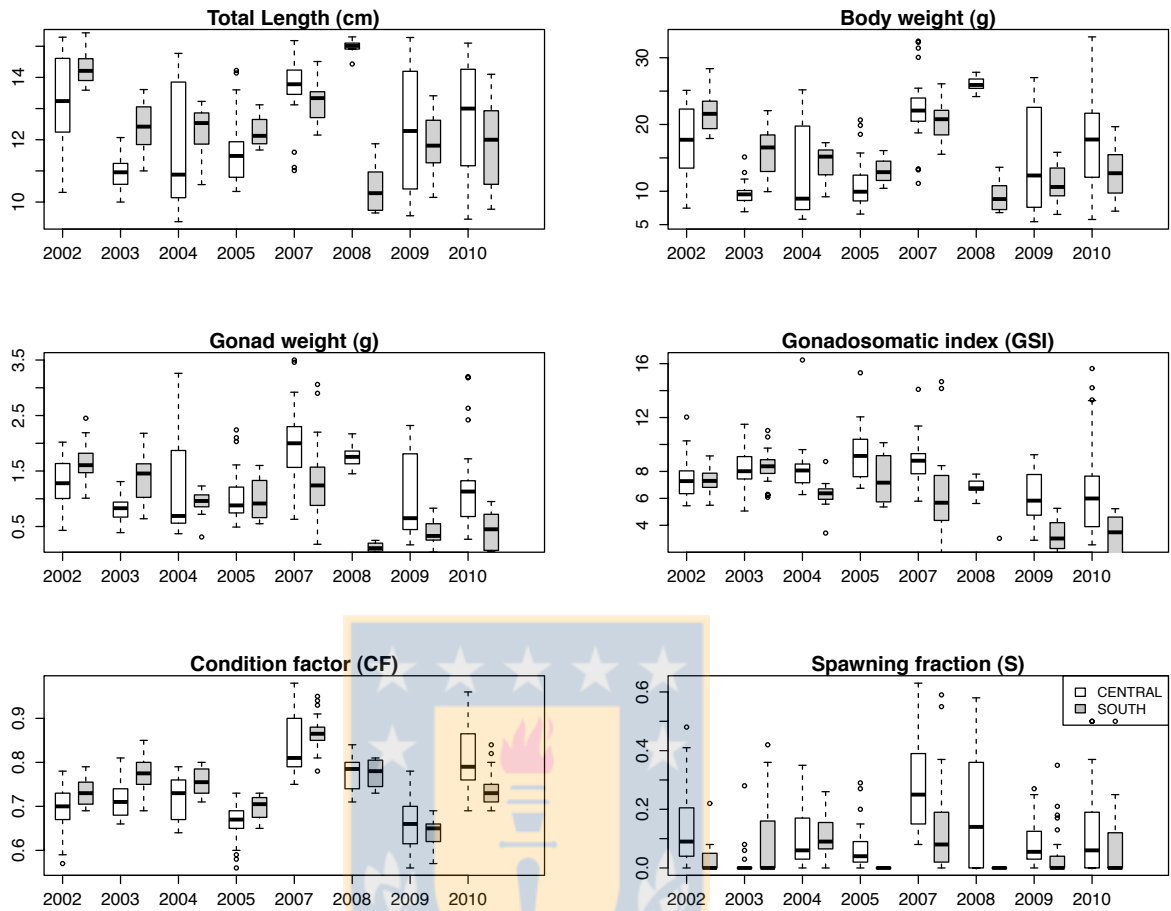


Figure 5. Interannual changes in total length (TL, cm), body weight (BW, g), gonad weight (GW, g), gonadosomatic index (GSI), condition factor (CF), and spawning fraction of sardine in the central (white) and south (grey) zones, period 2002-2010.

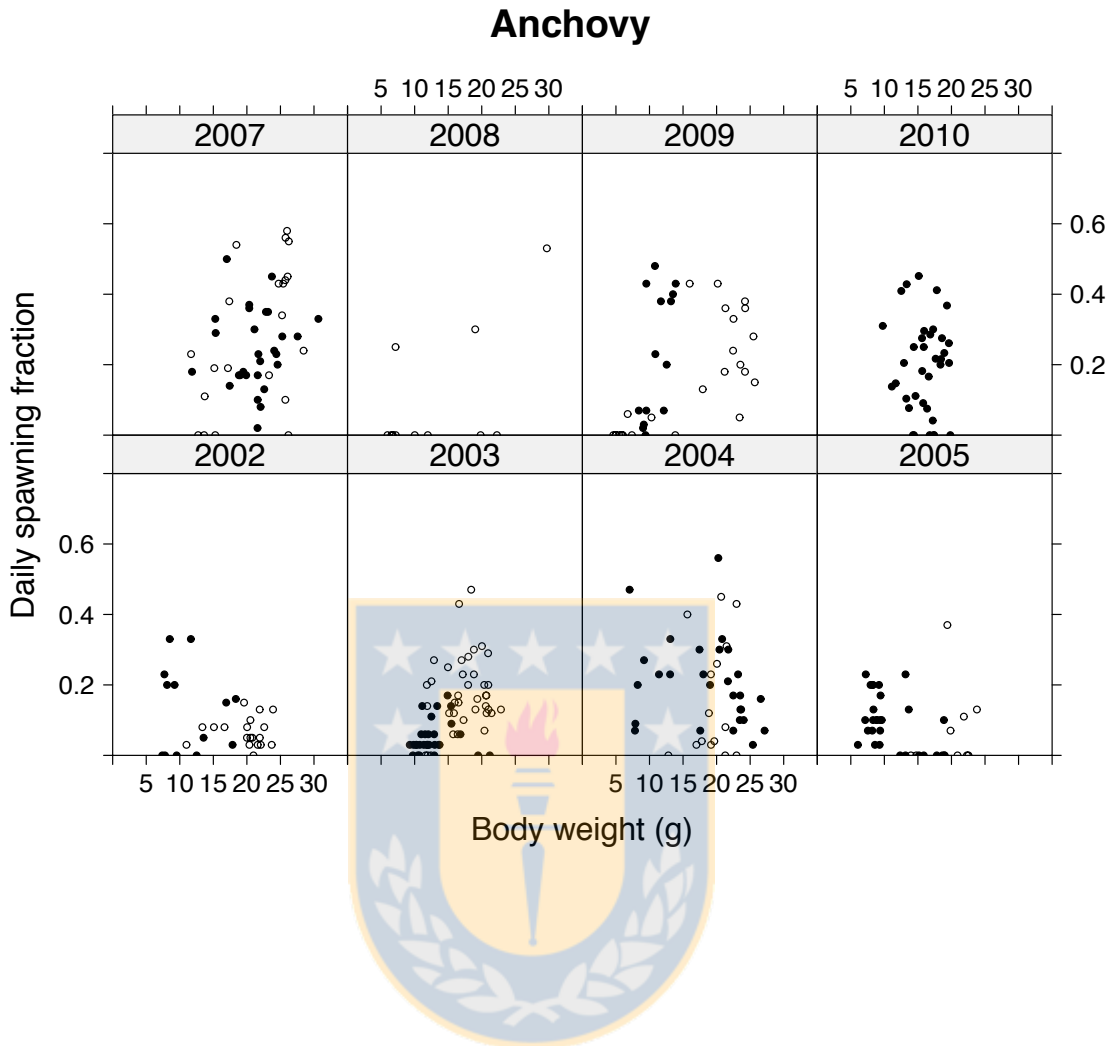


Figure 6. Relationships between the daily spawning fraction and body weight of anchovy for each year and zone (• = central, ° = south).

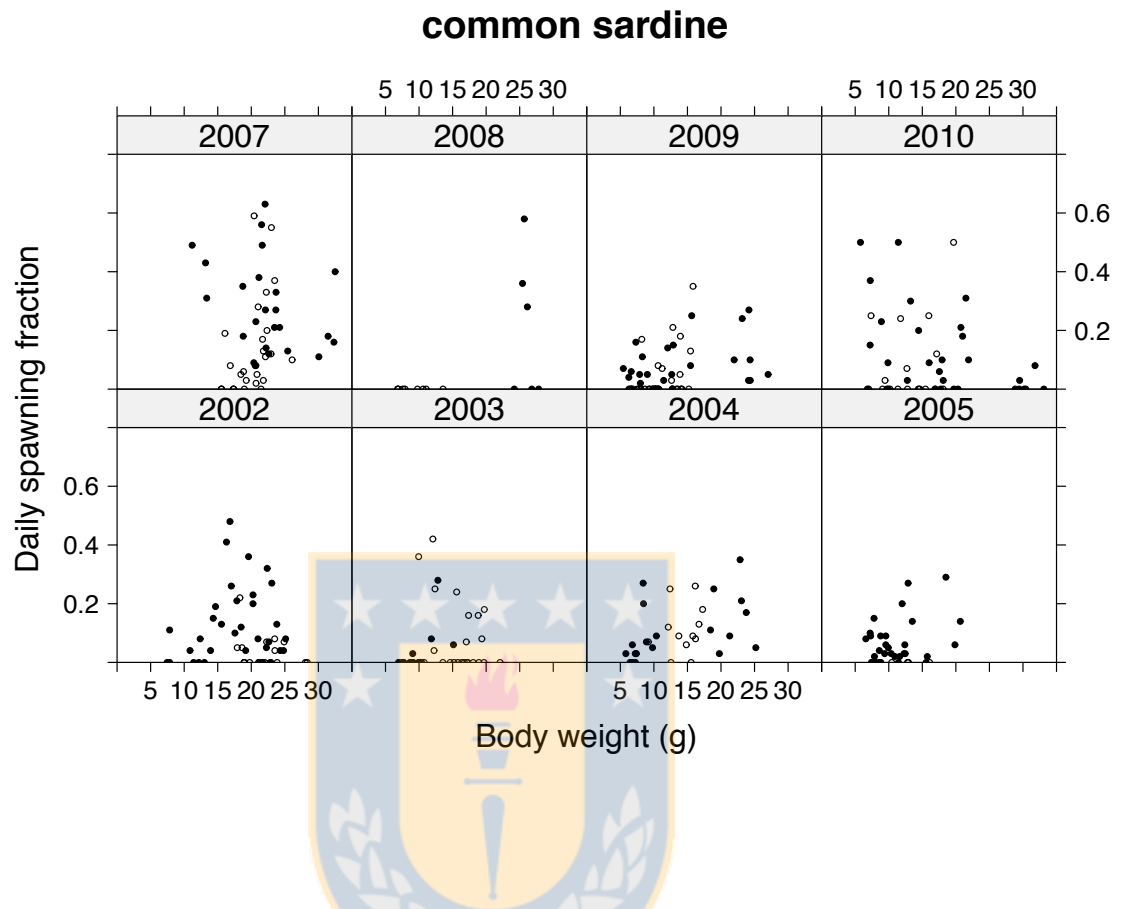


Figure 7. Relationships between the daily spawning fraction and body weight of common sardine for each year and zone (• = central, ° = south).

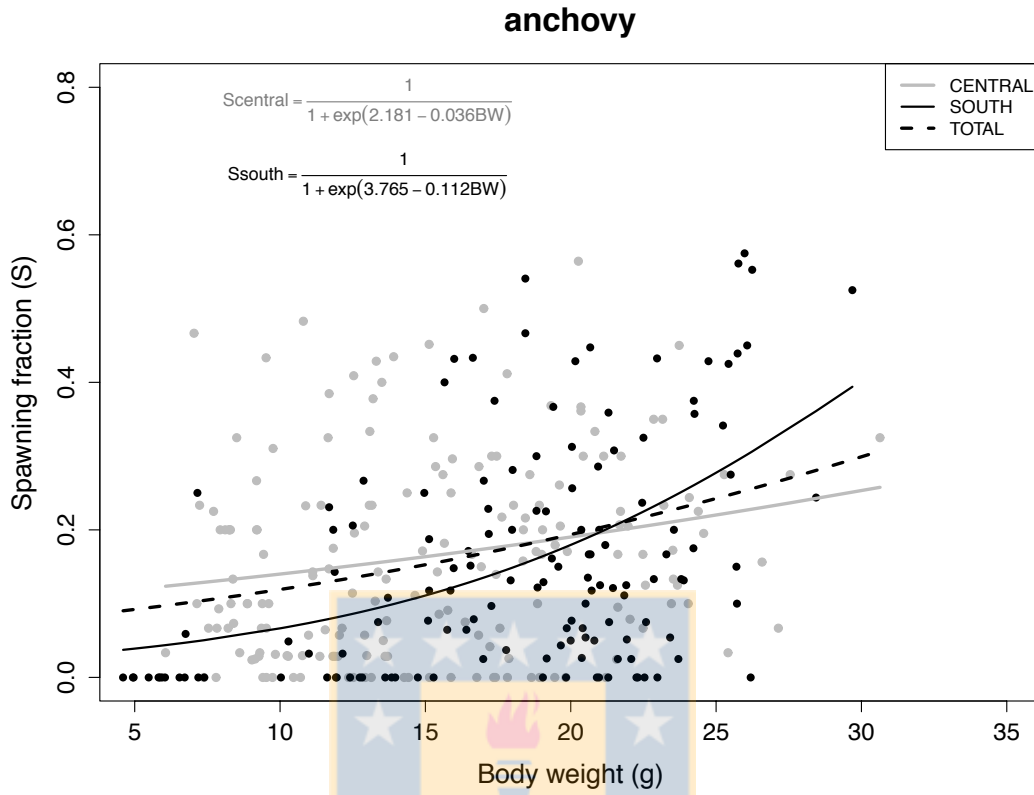


Figure 8. Relationship between daily spawning fraction and body weight of anchovy, showing the fitted models to each zone, and both zone (2002-2010).

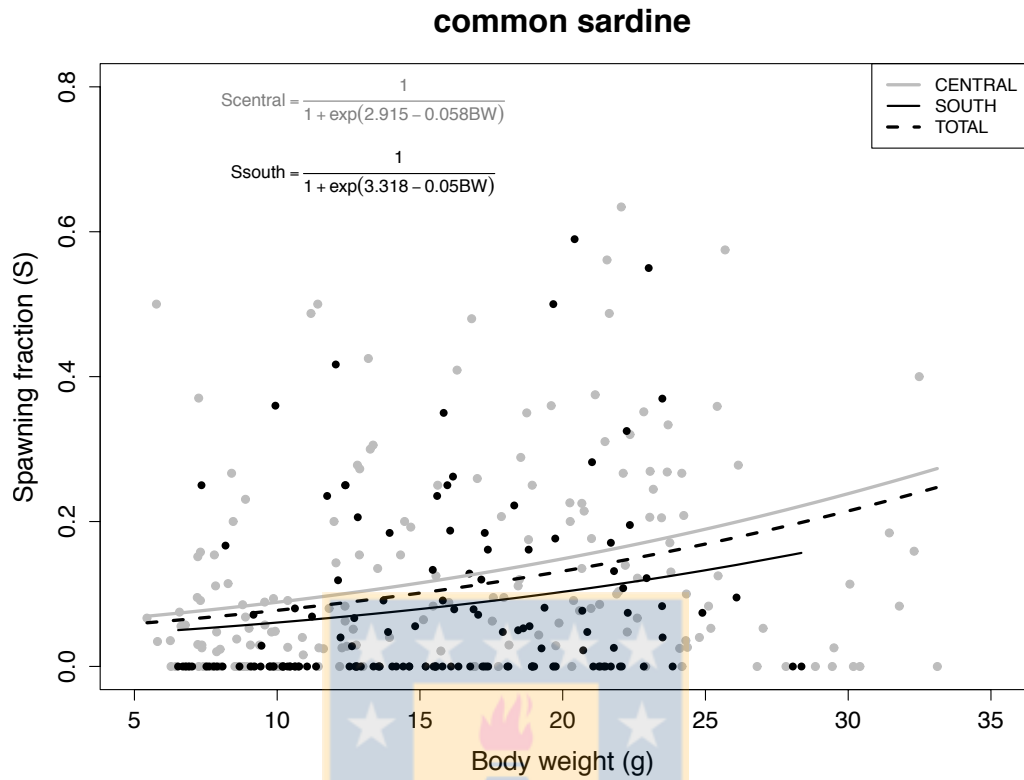


Figure 9. Relationship between daily spawning fraction and body weight of common sardine, showing the fitted models to each zone, and both zone (2002-2010).

anchovy

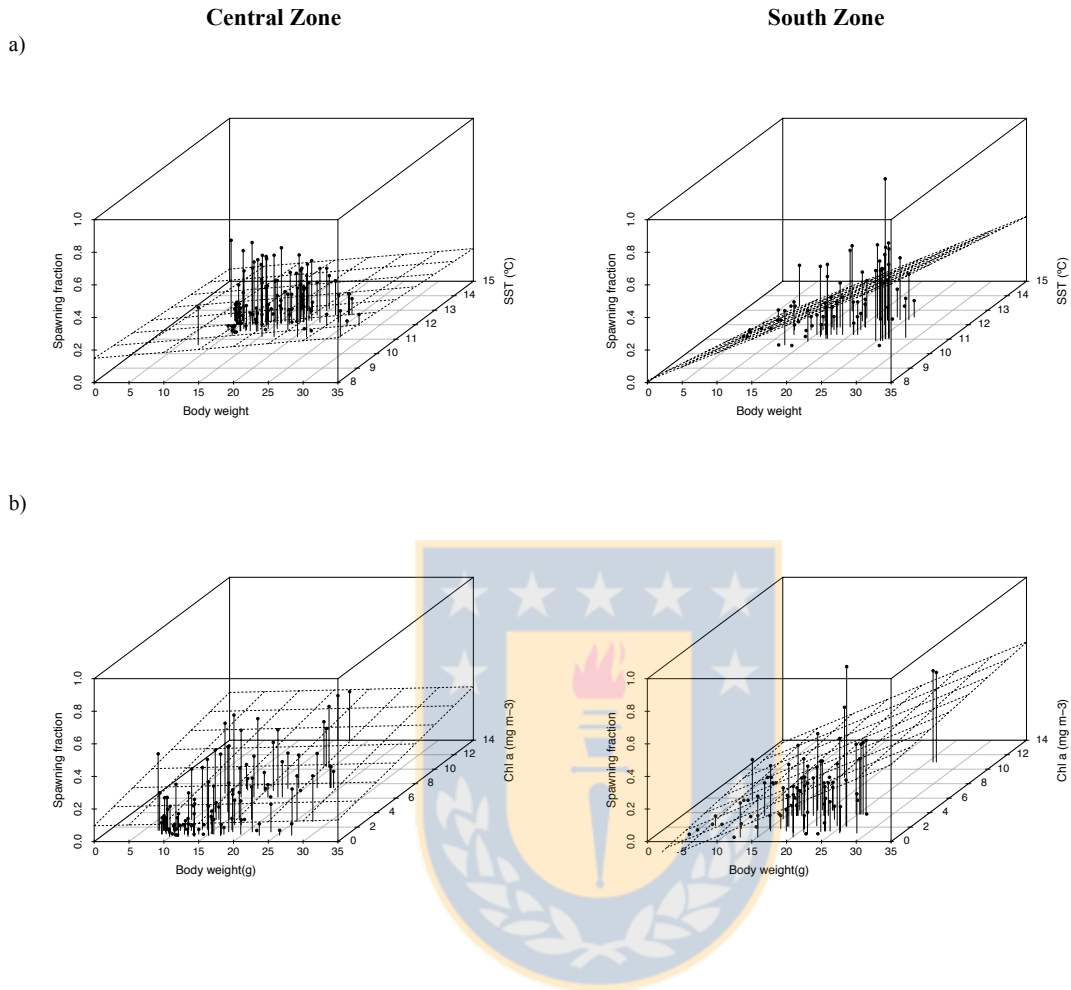


Figure 10. Three-dimensional representation of the relationship between the daily spawning fraction (S), body weight (BW, g), and a) SST (°C), b) Chl-a (mg m⁻³) for anchovy in the central and south zones (2002-2010).

common sardine

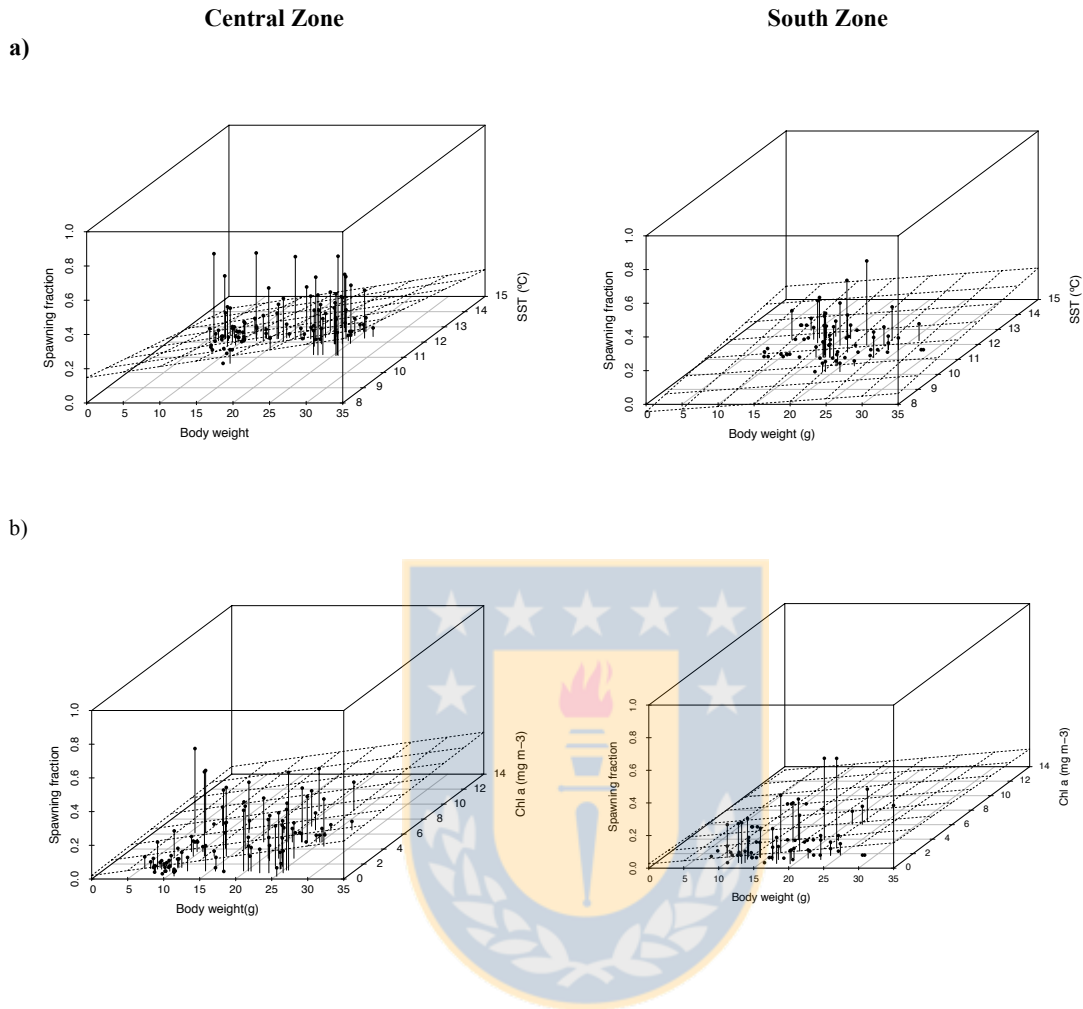


Figure 11. Three-dimensional representation of the relationship between the daily spawning fraction (S), body weight (BW,g), and a) SST (°C), b) Chl-a (mg m⁻³) for common sardine in the central and south zones (2002-2010).

CAPITULO 2

**Estimados de la fracción diaria de hembras desovantes de especies del genero
Engraulis de diferentes hábitat: surgencias, plataforma continental, oligotróficos y
otros.**

Artículo en Preparación Para ser Enviado a
Revista Biología Marina y Oceanografía

Carolina Alarcón^{1,2}, Luis A. Cubillos^{2,*}, Gabriel Claramunt³,
Sandra Cahuin², Marcelo Pájaro⁴

¹Magister en Ciencias Mención Pesquerías, ²Laboratorio de Evaluación de Poblaciones Marinas (EPOMAR),
Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

³Departamento de Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Casilla 121, Iquique, Chile.

⁴Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina.

1. Resumen

Los clupeiformes del género *Engraulis*, son pelágicos pequeños que sustentan grandes pesquerías de gran importancia económica en todo el mundo. Las capturas totales de anchoveta en el mundo fue de 6,2 millones de toneladas en el 2011. En este estudio se realizó una revisión de la literatura basada en la aplicación del Método de Producción Diaria de Huevos (MPDH) en las anchovetas del mundo, y se utilizó la información de los parámetros reproductivos, específicamente de la fracción diaria de hembras desovantes y peso promedio de la hembra madura. Además, se buscó información sobre la temperatura del mar asociada al desove de distintos stock de anchovetas. El objetivo fue determinar si la relación entre la fracción desovante (S), el peso corporal promedio y la temperatura, covarian en función del tipo de hábitat (sistemas de surgencias, oligotróficas, de plataforma continental y otros), mediante Modelos Lineales Generalizados, con distribución binomial y enlace logit. En los modelos simples, el mejor modelo consideró que el factor stock, es el que mayormente explica los cambios de la fracción desovante (S) (73% de devianza explicada), esto puede estar dado por las características propias de cada hábitat que ocupa un determinado stock o por características intrínsecas de la especie de dicho stock. Sin embargo, el peso corporal no explica ningún efecto sobre (S) (0.04% de devianza explicada). En el caso de los modelos aditivos, el mejor modelo que explica los cambios de la fracción desovante (S) considera que son los efectos anuales, sistema, stock, especie y la temperatura del mar en forma aditiva.

Palabras claves: Fracción desovante, *Engraulis*, diferentes hábitat.

2. Introducción

Los clupeiformes del género *Engraulis*, son pelágicos pequeños que sustentan grandes pesquerías de gran importancia económica en todo el mundo, siendo conocidos como anchovetas o anchoas (Fig. 1). Así mismo, *Engraulis* habita varios hábitats, que van desde ecosistemas de surgencia, de plataforma continental y sistemas oligotróficos, localizados en regiones tropicales, subtropicales y temperados (Fig. 2). En cuanto a los ecosistemas de surgencia, la anchoveta habita en los cinco sistemas de corrientes limítrofes de los océanos, correspondiendo al Sistema de Corrientes de California del Pacífico norte (CCS, costas de EE.UU. y México; *E. mordax*), Sistema de Corrientes de Humboldt (HCS) del frente Pacífico Sur Oriental (Costas de Perú y Chile; *E. ringens*), Sistema de Corrientes de Canarias (Ccan), Sistema Corriente de Benguela (BCS), límites norte y sur del Atlántico oriental (costas de Portugal y Sudáfrica; *E. encrasicolus*), y el Sistema de Corrientes de Kuroshio (Sistema de Japón, *E. japonicus*) (Lluch-Belda *et al.* 1989; Lluch-Belda *et al.* 1992; Kawasaki, 1993). La anchoveta también habita sistemas de plataforma continental (CSS), como el que se extiende en la costa de Argentina (*E. anchoíta*). Los Sistemas oligotróficos (OS) de anchovetas están conformados por Mar Mediterráneo (MS), el cual incluye Mar Adriático, Mar Jónico, Canal de Sicilia, Mar Liguria y Mar Tirreneo (*E. encrasicolus*), y otros sistemas (OT), como es el caso particular de la Bahía de Vizcaya o también conocido como Mar Cantábrico, que cubre la costa Norte de España y la costa suroeste de Francia (*E. encrasicolus*).

Las anchovetas poseen un ciclo de vida corto, rápida maduración, desove parcial y fecundidad indeterminada (Cubillos *et al.* 2011; Peck *et al.* 2013). En peces con fecundidad indeterminada, la actividad reproductiva está fuertemente regulada o inducida tanto por

factores exógenos (Blaxter & Hunter 1982; Tsuruta & Hirose 1989; Imai *et al.* 1998; Funamoto *et al.* 2004) como endógenos (Wright & Trippel 2009, Nunes *et al.* 2011). Dentro de los factores exógenos destaca la temperatura y en los endógenos aquellos asociados con características individuales como edad, talla, peso y estado de condición. En pelágicos pequeños, uno de los parámetros importantes que influyen en la producción de huevos es la fracción desovante (Hunter & Macewicz 1985), parámetro que sin embargo, constituye una de las mayores fuente de imprecisión en la estimación de la biomasa desovante con el Método de la Producción Diaria de Huevos (MPDH) (Stratoudakis *et al.* 2006). Las metodologías de estimación de la fracción desovante y sus variaciones ha sido bien documentada (Hunter & Macewicz 1985; Stratoudakis *et al.* 2006; Ganas, 2009).

La fracción diaria de hembras desovantes (S), es la proporción de hembras que desovan por día (Hunter & Macewicz, 1985; Murua *et al.* 2003, 2010; Stratoudakis *et al.* 2006, Ganas, 2009). Así mismo, el recíproco de la fracción desovante representa la frecuencia de desove (S^{-1}) o intervalo de desove, que se define como el periodo de tiempo entre desoves (Murua y Motos, 2006), parámetro que es parte de la estrategia reproductiva de estos peces pelágicos.

La estrategia reproductiva de los peces con fecundidad indeterminada de desovar en un periodo extenso tiene significancia adaptativa para la sobrevivencia de la progenie y no sólo un mecanismo para aumentar la fecundidad por sobre las limitaciones impuestas por el tamaño de los ejemplares. Wright & Gibb (2005) indica que algún modo está relacionado a las fechas de nacimiento, debido a que la variabilidad intra e interanual en la sobrevivencia de la progenie implica una fuerte presión de selección por un mayor número de desoves por individuo, i.e., una mayor duración reproductiva (Stearns, 1992).

La estacionalidad reproductiva puede variar (1) interanualmente por factores exógenos como la temperatura, (2) espacialmente en términos de latitud y otros factores de hábitat, (3) demográficamente, dado la talla o edad del stock desovante (Trippel *et al.* 1997; Wright & Trippel, 2009; Claramunt *et al.* 2013). A su vez, Somarakis *et al.* (2004), indica que la fecundidad específica diaria varía en peces pelágicos según habiten aguas oligotróficas o de surgencia, por lo que se espera que la fracción diaria desovante varíe significativamente en función del tamaño corporal, entre estratos geográficos y con la temperatura. Nuestra revisión tiene como objetivo, determinar la relación entre la fracción desovante (S), el peso corporal promedio y la temperatura, y si estas covarian en función del tipo de hábitat (sistemas de surgencias, oligotróficas, de plataforma continental y otros).

2.1 Descripción de especies y área de estudio

Las especies del género *Engraulis*, son especies de gran valor e importancia comercial. Las capturas totales de anchoveta en el mundo fue de 6,2 millones de toneladas en el 2010, según FAO, correspondiente a un 80% anchoveta peruana, 12,7% anchoveta japonesa, 5,9% anchoveta europea, 1,2% anchoveta sudafricana, 0,2% la anchoveta argentina y 0,1% anchoveta californiana. La anchoveta peruana, sustenta la pesquería monoespecífica más grande del mundo, considerada como la principal especie de mayor producción de pesca marina, con 8,3 millones de toneladas durante 2011 (www.fao.org) (Fig. 3a). El orden de magnitud de captura registradas en el 2011, según FAO, en otras especies de *Engraulis* es menor, correspondiendo a 1,3 millones de toneladas en anchoveta japonesa, 0,6 millones de toneladas en anchoveta europea (*E. encrasicolus*, Linnaeus, 1758), 0,1 millones de

toneladas en la anchoveta sudafricana, 120 mil toneladas en la anchoveta sudafricana, 21 mil toneladas anchoveta argentina y 7 mil toneladas en anchoveta californiana (Fig. 3b).

1. *Engraulis encrasicolus*: Es una especie cosmopolita y se distribuye a través del Atlántico oriental, desde Noruega a Sudáfrica, el Mediterráneo, Mar Negro y Mar de Azov.

1.1. Mar Mediterráneo (Oligotrófico (OS)): El mar Mediterráneo (MS) es uno de los mayores sistemas oceánico oligotróficos del Océano Mundial (Ryan, 1966; Dugdale, 1976) y se caracteriza por mostrar una anomalía peculiar en su patrón de nutrientes en comparación con los océanos del mundo, ya que hay disminución de la concentración de nutrientes de oeste a este (Huertas et al. 2013). El MS es muy heterogéneo en cuanto a la hidrografía, la batimetría y la productividad. Contiene diferentes tipos de ecosistemas, incluyendo áreas con fuertes corrientes ascendentes (por ejemplo, el mar de Alborán y el Estrecho de Sicilia), cerrado cuencas con aguas poco profundas y de alta productividad (por ejemplo, el mar Adriático), zonas costeras influenciadas por la salida de los grandes ríos (por ejemplo, el Mediterráneo noroccidental), y las zonas menos productivas (por ejemplo, el Mar Egeo), que recibe las aguas procedentes del Mar Negro (ICES, 2010). Los stock de anchoveta del mar mediterráneo, son muy variables en cuanto a reclutamiento, abundancia y distribución. Además presenta un alto grado de explotación en la mayoría de las poblaciones, percibiendo una tendencia decreciente en términos de abundancia (Grupo de Estudio de Pesca del Mediterráneo, SGMED 2009, 2010). En la anchoveta europea existen varias subdivisiones genéticas entre las poblaciones (Zarraonaindia *et al.* 2012), sin embargo, existen dos grupos ecológicos: i) un grupo importante de la población ibérica del Atlántico que está

asociada con áreas de surgencia en las plataformas continentales e incluye las poblaciones de desove y la hibernación en las zonas costeras, ii) un segundo grupo importante incluye poblaciones del norte del este (NE) del Atlántico Norte (incluyendo el Golfo de Vizcaya) y en el Mediterráneo. Este grupo tiende a reproducirse y pasar el invierno en las zonas oceánicas (Zarraonaindia *et al.* 2012). El periodo de desove de anchoveta en el Mediterráneo es a fines de primavera hasta otoño con un pico en Junio/Julio (Somarakis *et al.* 2004; Palomera *et al.* 2007). La talla de madurez de la anchoveta europea es reportada en 11 cm para el Noroeste del Mediterráneo (Palomera *et al.* 2003), 11-11,2 cm en estrecho de Sicilia, (Millán 1999, Basilone *et al.* 2006), 8-9 cm en el norte del mar Adriático (Varagnolo, 1967), 9 cm para el Suroeste del Mar Adriático (Marano *et al.* 1998), 11–13 cm Mediterráneo occidental en el Mar de Alborán, y la talla mínima legal en el área es de 9 cm (Giráldez & Abad, 1995; Pertierra & Lleonart, 1996). En el Mediterráneo occidental la anchoveta desova entre Abril y Octubre, con un pico en Junio-Agosto (verano) en aguas con temperatura superficial del mar de 15-22°C (Palomera, 1992; García & Palomera, 1996).

- 1.2. Bahía de Vizcaya (OT): está situado en la costa norte de la Península Ibérica; cubre una región limitada al oeste por una línea que conecta Galicia (límite noroeste de la península) con el límite occidental de la plataforma del mar Céltico (costa sur de Irlanda) y al este por la costa francesa (Castaño-Carrera *et al.* 2012). Esta región está situada en el límite de dos giros noratlánticos, el giro anticiclónico subtropical asociado a la Corriente de las Azores y el giro ciclónico subpolar asociado a la Corriente Noratlántica (Lavín *et al.* 2006). Además de la existencia de una circulación anticiclónica débil en el centro del golfo, las irregularidades

geomorfológicas de la zona hacen que la circulación se convierta en ciclónica cerca del margen continental (Koutsikopoulos & Le Cann 1996). El desove de la anchoa de la Bahía de Vizcaya ocurre cada año durante primavera (Furnestin, 1945; Cort *et al.* 1976; Arbault & Lacroix-Boutin, 1977; Lucio and Uriarte, 1990; Motos *et al.* 1996). El desove toma lugar principalmente en las zonas de mayor producción biológica potencialmente, como plumas río, plataforma y frentes talud, y giros (Motos *et al.* 1996). La talla de madurez es reportada en 13.7 cm (Uriarte *et al.* 1996) y 14.6 cm (Motos *et al.* 1996).

1.3. Sudáfrica, Sistema de Corriente de Benguela (BCS): Este sistema de corrientes es localizado en la costa suroeste de África y es dividido entre subsistema norte y sur que es separado por la surgencia permanente de Lüderitz (26°S). El área entre 15 – 30°S tiene surgencia durante todo el año mientras que más al sur las surgencias tiene un máximo en verano, típico de los sistemas de surgencia costera de latitudes más altas. En el sur de Benguela los adultos de anchoveta se concentran en primavera y principios de verano en el Banco de Agulhas, cuya estación reproductiva es entre Octubre a Marzo (Melo 1992) con un mayor pico en Noviembre y Diciembre (Hutchings *et al.* 1998). La anchoveta del Sur de Benguela madura sexualmente el primer año de vida y tiene una fecundidad relativa de 530 huevos g⁻¹. (van der Lingen & Durholtz). Melo (1992), indica que la anchoveta sudafricana desova varias veces durante la época reproductiva, que se extiende entre Octubre a Marzo.

2. *Engraulis anchoíta* (Hubbs & Marini 1935), del Sistema de Plataforma Continental (CSS): El sistema de Plataforma Continental Argentino, integra un gran ecosistema oceánico que comprende aquella parte del margen continental del Atlántico

sudoccidental. Este sistema está influenciado por las corrientes de Brasil y Malvinas, presentando una fuerte variabilidad estacional: La corriente de las Malvinas, que se caracterizan por aguas subárticas, frías, de baja salinidad y ricas en nutrientes, que fluyen hacia el norte y la de Brasil, de aguas subtropicales, cálidas y salinas, que fluyen hacia el sur. En este sistema se encuentra *Engraulis anchoíta*, principal recurso pelágico de Argentina en términos de abundancia. Esta especie, presenta dos poblaciones, correspondiendo a la población bonaerense desde los 34° a 41°S y la Patagónica entre los 41° a los 47° (Brandhorst *et al.* 1974). Presenta máxima actividad desove en primavera y verano (Sánchez & Ciechomski, 1995). En la región bonaerense, el desove comienza en septiembre y desde octubre la actividad reproductiva se extiende al sur, incluyendo la plataforma norpatagónica. Conforme avanza el verano, el desove cubre toda la plataforma hasta los 47°S, con un máximo en diciembre (Brandhorst *et al.* 1974, Pájaro *et al.* 1997). A partir de abril la actividad reproductiva decrece, concentrándose al norte de los 41°S. La talla media de madurez al 50%, varía de 10.0 cm de longitud total (rango: 9.1-10.7 cm) del stock bonaerense, y de 11.9 cm (rango: 11.5-12.3 cm) del stock patagónico (Pájaro *et al.* 2011).

3. *Engraulis mordax* (Girard 1854), Sistema de Corrientes de California (CCS): En la región sureña del CCS se considera como una zona de transición (Roden 1971), ya que cerca de la superficie confluyen la masa de Agua Subártica (ASA) transportada hacia el sur por el flujo de la Corriente de California (CC), así como el Agua Tropical Superficial (ATS) y el Agua Subtropical Superficial (AStS) que provienen del sur y suroeste de la península (Hickey 1998, Lynn & Simpson 1987). El Sistema de Corriente de California (CCS) se divide en varias regiones: (a) el noroeste del Pacífico con fuertes tormentas en invierno, escorrentía de agua dulce asociado a la surgencia estacional

principalmente en verano, (b) el centro de California con surgencias en primavera y verano, típicamente en condiciones secas; (c) el sur de California, con surgencias grandes y relativamente estables, y (d) Baja California con surgencias débiles todo el año (Mackas, 2006). Las surgencias más fuerte se producen en la banda latitudinal 34-44° N (Checkley & Barth 2009). La anchoveta del norte se distribuye entre Baja California, México y British Columbia central, Canadá. La longitud de madurez de la anchoveta del norte, es de 10.7 cm en Oregón, Washington (Laroche & Richardson 1980), 11.1 cm en Ensenada, Baja California (Cotero- Altamirano 1987), 10.4 cm en Golfo de California (Cotero-Altamirano & Green- Ruiz, 1997). La fracción de hembras desovante es de 0.174 (CV=0.20) (Cotero-Altamirano & Green- Ruiz, 1997). Hunter & Goldberg, (1980) y Hunter & Macewicz (1985) demuestran que la anchoveta del norte desova cada 7-10 días en intervalos de 2 a 3 meses.

4. *Engraulis ringens* (Jenyns 1842), Sistema de Corriente de Humboldt (HCS): El HCS es uno de los ecosistemas marino más productivo, se extiende desde el sur Chile (45°S) donde la deriva del viento del oeste se cruza con el continente sudamericano hasta el norte de Perú (4°S), espacio donde las aguas frías de surgencia se mezclan con las aguas tropicales cálidas formando un frente. El HCS incluye tres biomas definidos: (1) alta productividad estacional (verano) frente al sur de Chile (30°-40°S), (2) baja a moderada productividad permanente frente al norte de Chile y sur de Perú (18°-26° S), y (3) el productivo durante todo el año frente a Perú (4°-16° S). El área de desove de anchoveta en Perú se desarrolla entre el 6-14°S en la plataforma continental con dos periodos de mayor intensidad, el principal en invierno (agosto-septiembre) y otro en el verano (febrero-marzo). En Chile, el desove se lleva a cabo en el invierno austral (Parrish *et al.* 1983) en las áreas del norte consideradas como el borde Perú-Chile (18-

22°S) y en el área de Chile Centro- Sur (33°-40.5°S) (Cubillos *et al.* 2007). La longitud media de madurez (Lm50%) fue estimada en 12,5 cm (Canales *et al.* 2009).

Cada una de estas especies de *Engraulis*, posee rangos de preferenciales de temperaturas del mar en periodo de desove (Fig. 4). En el caso de *E. encrasicolus* de la Bahía de Vizcaya, presenta rangos entre 14 y 19 °C (Motos *et al.* 1996, Planque *et al.* 2007). En el caso de la anchoveta europea, posee un rango de diferentes temperaturas de desove, producto de las diferencias en los periodos de desove en el Mar Mediterráneo. En el Mar Adriático, presentan amplios rangos de temperatura considerados en el sector norte con rangos de 11,6 a 27,5 °C y en el sector sur desde 13,1 a 27,3°C (Regner, 1996), en el Mar de Alborán ese rango es más acotado, registrando un rango ente 19 y 23 °C (Rodríguez, 1990). En el caso de Sudáfrica, *E. encrasicolus*, registra rangos 14,5 y 24,5 °C. En *E. anchoíta* el rango de temperatura varía entre el stock bonaerense y el stock patagónico, siendo este último más frío. En el caso de *E. ringens*, específicamente el stock de Perú y Norte de Chile, este está muy influenciada por los eventos El Niño y La Niña. Buitrón y Perea (2000) mostraron que el ambiente influye sobre el proceso de maduración y desove de la anchoveta, especie que gracias a su plasticidad es capaz de modificar su estrategia reproductiva con base en fluctuaciones en la intensidad de desove como sucedió durante el evento El Niño 1997–1998.

3. Metodología

Se realizó una revisión de información biológica-pesquera de las anchovetas alrededor del mundo, con énfasis en la información reproductiva relacionada con la fracción diaria de hembras desovantes, la frecuencias de desove, peso promedio de hembras maduras y

temperaturas del mar, obtenidas de la aplicación del Método de Producción Diaria de Huevos MPDH para la estimación de biomasa en algunas especies de anchovetas (*E.mordax*, *E.encrasicolus*, *E.ringens* y *E.anchota*), en los diferentes hábitat considerando los sistemas de surgencias, oligotróficas, de plataforma continental y otros.

La revisión es organizada y resumida en la **Tabla 1**, el análisis de la información se realizó mediante la utilización de Modelos Lineales Generalizados, familia binomial con enlace logit, implementado en el package MASS de Venables and Ripley (2002) para el software y lenguaje R (Ihaka and Gentleman, 1996; <http://www.r-project.org>). El mejor modelo fue seleccionado de acuerdo al Criterio de Información de Akaike y por ANOVA.

4. Resultados

Con respecto a la información obtenida de los MPDH realizados en las especie analizadas del género *Engraulis*, en la Fig. 5, se presentan los rangos de la fracción diaria de hembras desovante (S) asociado de los hábitat y/o sistemas (Surgencia, plataforma, oligotrófico y otros), encontrando que el menor valor de S es de 0,05 días⁻¹ en *E. ringens* de Perú el año 1990, con un peso promedio de hembra de 26.7 gr. y en Chile Central, el año 2003 con un peso de hembra promedio de 14 g., que corresponde a una frecuencia de desove de 20 días aproximadamente para ambos stock. El valor mayor de S, es de 0,45 en la anchoveta de la Bahía de Viscaya (*E. encrasicolus*), registrado en el año 1992 con temperaturas de 17,7 °C, (reportada por Uriarte *et al*, 2011) y en las distintas poblaciones o stock del mundo (Fig. 6). La relación del peso de la hembra y la fracción diaria desovante en cada una de las especies, se muestra en al Fig. 7. Cabe señalar, que *E. mordax* no presenta información de temperatura (Fig. 8).

Los análisis de los modelos simples indican que los factores sistema (sis), especie (sp) y stock (sk) afectan significativamente y explican los cambios de la fracción desovante (S). El mejor modelo, esta dado por el predictor stock (sk) que explica un 72,69% de la devianza (Modelo 2, Tabla 2). El efecto de la temperatura (Modelo 5), solo explica el 8,7% de la devianza. El factor demográfico, considerado una variable continua, correspondiente al peso corporal medio de la hembra (PC) explica en un bajo porcentaje el efecto en la fracción desovante (S), específicamente con un 0,04% de la devianza explicada (Modelo 4, Tabla 2). En el caso de los modelos aditivos, el mejor modelo considera los efectos anuales, sistema, stock, especie y la temperatura del mar. Estos factores determinaron una devianza explicada de 70,5% y el menor valor del AIC (Modelo 8, Tabla 2).

5. Discusión

Nuestros resultados sobre el análisis de la fracción diaria de hembras desovante (S) de las especies del genero *Engraulis* alrededor del mundo, indican que existen diferencias significativas entre los sistemas de surgencias, oligotróficas, de plataforma continental y otros. Somarakis *et al.* (2004), indica que la fecundidad específica diaria varía en peces pelágicos según habiten aguas oligotróficas o de surgencia. Sin embargo, los factores especies y stock también explican los cambios de la fracción desovante (S). Esto se puede deber a las características propias de los hábitats de cada stock y/o a características intrínsecas de cada especie. Bakun *et al.* (2010), identifica tres clases de procesos físicos, que al combinarse, proporcionan hábitat favorable para la reproducción de peces pelágicos costeros, (1) procesos de enriquecimiento (surgencia, mezcla etc.), (2) procesos de concentración (convergencia, formación frontal, estabilidad de la columna de agua) y (3)

procesos que favorecen la retención dentro de un hábitat apropiado. Del mismo modo, Planque *et al.* (2007), indica que el hábitat reproductivo tiene características específicas dependiente de las condiciones ambientales bióticas y abióticas y estructura poblacional. Eventos climáticos-atmosféricos-oceanográficos, como el evento del Niño en la costa del Sistema de Corrientes Chile y Perú, específicamente en el sistema de surgencia costera de Perú, se conoce que presenta tres impactos importantes: i) incremento de las temperatura costera; ii) reducción de la producción de plancton por disminución de la termoclina e inhibición la surgencia y por tanto de nutrientes y iii) el cambio las relaciones trofodinámicas, creando un medio más tropical para la relación predador-presa (Lehodey *et al.* 2006). Por lo tanto, la temperatura del mar esta asociada con un serie de otros factores que podrían afectar la reproducción. En el modelo utilizado en este estudio, se indica que la temperatura es un factor relevante sobre la fracción diaria de hembras desovantes (S), (ANOVA, $P=2.241e-06$). En el caso de la temperatura durante el período de desove en *E. ringens* de Chile y Perú, se ha reportado en el Norte de Chile (18° - 22° S), que en periodos normales las temperaturas oscilan entre 13 y $18,5^{\circ}$ C, sin embargo, en periodo de eventos Niño, específicamente en el Niño 97-98, las temperaturas oscilaron entre 16 y $20,5^{\circ}$ C. En el caso del evento de la Niña (2007-2008), para la misma zona, se registró un disminución de la temperatura con un valor promedio de 14° C. Claramunt *et al.* (2012) indica que la fracción diaria de hembras desovantes (S) no se relaciona con la temperatura media para la zona norte y sur de Chile. Sin embargo, Alarcón *et al.* (enviado), analiza S en relación a distintos factores demográficos y ambientales, encontrando para anchoveta de la zona centro-sur de Chile (36° - 40° S), que existen diferencias significativas (ANOVA, $P=0.002$) de S con la temperatura superficial del mar (SST, satelital), considerando que el periodo de desove ocurre en el invierno austral. En Perú, en el periodo del Niño 97-98, se registran

temperaturas de desove entre 17 y 22 °C. Buitrón & Perea (2000), analizan la fracción desovante del periodo 1992-2000, encontrando que la anchoveta peruana varia su estrategia reproductiva principalmente en tres aspectos, i) un desfase en el ciclo reproductivo, ii) una disminución de la fecundidad de hasta en un 50% y iii) una disminución en la frecuencia de desove, verificándose la capacidad del recurso para cambiar el periodo de desove frente a condiciones extremadamente anómalas. Un periodo más ampliado analiza Mori *et al.* (2011), encontrando que la variabilidad de la fracción desovante, presenta dos periodos distintos (1995–2001 y 2002–2008), con marcada estacionalidad y prolongada actividad reproductiva, interpretados como un cambios de estrategia reproductiva.

Takasuka *et al.* (2005), realiza una revisión de la temperatura del mar sobre la fracción desovante de la anchoveta japonesa, encontrando que esta (S) es positivamente correlacionada con la temperatura superficial del mar (SST) en anchovetas de la zona costera y la zona oceánica, sin embargo, ambas zonas son diferentes. En la anchovetas de la zona costera, considera que un incremento de 15 a 27 °C provoca un aumento de la fracción desovante entre 0,18-0,71 ($S=-0,413+0,04*SST$; $N=21$, $R^2=0,499$, $P<0,001$) y en el caso de las anchovetas de la zona oceánica, la fracción desovante incrementa entre el rango de 0,17 a 0,9 con un incremento de SST de 8 a 20 °C ($S=-0,062+0,035*SST$; $N=18$, $R^2=0,32$, $P=0,014$).

En la anchoveta argentina, la fracción desovante (S) ha sido estimada por Christiansen & Cousseau (1985), para la población bonaerense en 0,067, lo que corresponde a una frecuencia de desove cada 15 días. Sin embargo, Pájaro *et al.* (1997), estiman un S de 0,12, lo que corresponde a una frecuencia de desove de 8 días. Pájaro *et al.* (2011) estima para ambas poblaciones un S media poblacional de 0,125 y 0,116 respectivamente, sin encontrar diferencias significativas entre stock ($P>0,788$). Leonarduzzi *et al.* (2012), relaciona las

estimaciones de S y la covariables año, talla media, proporción de sexos, temperatura y salinidad, solo para la población bonaerense, encontrando que la talla media se relaciona positivamente con S ($R^2=0,79;p<0,01$) y la proporción sexual se relaciona de manera inversa a S. La temperatura se relacionó positivamente con S, considerando que el rango de temperatura más influyente era entre 12,5 y 14°C.

Los stock de anchoveta del mar mediterráneo, son muy variables en cuanto a reclutamiento, abundancia y distribución. La amplia variabilidad en la fracción de desove y fecundidad parcial de la anchoveta del Mediterráneo y del Atlántico NE estar relacionada con la grandes variaciones espaciales e interanual de la productividad biológica característico del Mediterráneo. En la Bahía de Vizcaya del Atlántico NE, se recopiló una serie de datos histórica desde 1987-2007, donde el valor más bajo de la fracción desovante es obtenido en el año 1989 con un valor de S igual a 0,17, correspondiendo a una frecuencia de desove de 6 días, y el S más alto es en 1994 con 0,45 y una frecuencia de desove de 2 días. En el Mediterráneo, los valores de S van desde 0,06 en el Mar Jónico a 0,43 en el Mediterráneo oriental, correspondiendo a una frecuencia de desove de 17 y 2 días respectivamente.

Se observa una alta variabilidad en las estimaciones de S para el género *Engraulis*, considerando que el valor más bajo de S es 0,05, correspondiente a *E. ringens* del stock de Perú (sistema de surgencia) y el valor más alto de S es de 0,45 correspondiente a *E. encrasicolus* (sistema considerado como OT, en la Bahía de Vizcaya). Lo que conforme a nuestros resultados permite indicar que la fracción desovante covaría en función del tipo de hábitat (sistemas de surgencias, oligotróficas, de plataforma continental y otros) y mayormente entre stock. Por lo tanto, el parámetro S esta podría estar condicionados a las características propias del hábitat que habita el determinado stock, en términos de productividad, condiciones oceanográficas, condiciones biológicas de la especie, etc.

La limitación más importante de este estudio tiene relación con las diferencias en las técnicas y metodologías aplicadas, como por ejemplo, en las escalas de edad/estadios de los folículos postovulatorios, o así mismo, el grupo de edad utilizado para estimar la fracción desovante. En el caso de Chile, para la anchoveta de la zona Norte (18°-22°S), se aplica la razón entre la sumatoria del número de hembras con FPO de día 1 más la FPO de día 2, con respecto a las hembras maduras. Sin embargo, en la zona centro-sur, se utiliza la razón entre FOP día 1 y las hembras maduras, esto por que se ha comprobado que la fracción de hembras de día 2 tiende a ser el doble de las de día 1. Esto probablemente se debe a que los FPO tiene una tasa de degeneración más lenta dadas las temperaturas (10°-12°C), generando una inexactitud en la estimación de las fracción diaria de hembras desovantes de día 2. (Claramunt *et al.* 2007). Además, para ambas zonas se ha utilizado escalas distintas de datación de FOP. En el periodo 2002-2005, se utilizo la clasificación de estadios y características de FOP, descrito por Hunter & Goldberg (1980) y Hunter & Macewicz (1985) y un segundo periodo 2007 - 2010, que se utilizo la clasificación de 7 puntos de las características morfológica de FOP descrito por Claramunt *et al.* (2007), basado en los criterios descritos para *E. encrasicolus* por Alday *et al.* (2008). Para este caso, se sugiere la revisión histológica del periodo 2002-2005 con la escala sugerida por Claramunt *et al.* (2007), con la finalidad de estandarizar la información de la fracción desovante con una sola metodología, y así mismo analizar otros tipos de factores que pueden afectar la fracción desovante y descartar por completo el efecto neto de la metodología. Se sugiere además, realizar un estudio y análisis sobre la absorción y degradación de los FPO a distintas temperaturas, con el objeto de conocer y asignar rasgos morfológicos específicos, conocer la distribución en el tiempo y categorizar las edades correspondientes de los FPO a distintas condiciones de temperaturas dadas.

Un factor importante que en este ensayo no se considero, pero que en futuros análisis debe ser incorporado, es la explotación pesquera. Esto debido, a que la explotación pesquera provoca la alteración de la estructura demográfica de las poblaciones, a través de la remoción selectiva de los individuos más viejos y más grandes de la población, truncando la estructura de tallas/edad (Hutchings & Reynolds 2004, Berkeley *et al.* 2004, Hsie *et al.* 2006, Longhurst 2006, Jorgensen *et al.* 2007), lo que afecta directamente al reclutamiento y la reproducción.

6. Referencias

- Alarcón C., Cubillos L., Claramunt G., Navarro E.. Demographic and environmental effect on daily spawning fraction of anchovy and common sardine off central southern Chile (2002-2010). (Unpublished)
- Ahmed Z. & T. Ozawa. 2002. Annual egg production of seasonal population of japanese anchovy, (*Engraulis japonicus*) in Kagoshima Bay, Southern Japan. Pakistan Journal of Biological Sciences 5(6): 728-732.
- Arbault, S. and N. Lacroix-Boutin. 1977. Oeufs et larves de Clupeides et Engraulides dans le Golfe de Gascogne (1969-1973). Distribution des frayeres. Relations entre les facteurs du milieu et la reproduction. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 41(3): 227-254.
- Armstrong M., Shelton P., Hampton I., Jolly G., Melo Y.. 1988. Egg production estimates of Anchovy Biomass in the Southern Benguela System. CalCOFI Rep., Vol. XXIX, p137-157.

- Ayón P. & Buitrón B. 2007. Biomasa desovante de anchoveta en la zona norte-centro del mar peruano (3°30' a 15°S) durante el invierno 2002. Inf. Inst. Mar. Perú. 34(3):193-196.
- Ayón P. & Buitrón B. 2008. Biomasa desovante de anchoveta peruana . Método de producción de huevos (MPH). Invierno 2003. Inf. Inst. Mar. Perú. 35(2):77-80.
- Ayón P. & Perea A. 2008. Biomasa desovante de la anchoveta en la zona norte centro en el invierno 2004. Inf. Inst. Mar. Perú. 35(2):115-117
- Ayón P. & Perea A. 2008. Biomasa desovante de la anchoveta del stock norte centro del mar peruano (4°36.5'-14°40'S) a finales del invierno austral 2005. Inf. Inst. Mar. Perú. 35(2):142-144.
- Basilone G, Guisande C, Patti B, Mazzola S, Cuttitta A, Bonanno A, Vergara AR, Maneiro I. 2006. Effect of habitat condition on reproduction of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Strait of Sicily. Fish. Oceanogr. 15: 271–280.
- Berkeley, S.A., Hixon, M.A., Larson, R.J., Love, M.S., 2004a. Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations. Fisheries 29, 23- 32.
- Borja A., Uriarte A., Valencia V., Motos L., Uriarte A. 1996. Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) recruitment and the environment in the Bay of Biscay. Scientia Marina 60:179-192.
- Blaxter JHS, Hunter JR (1982) The biology of the clupeoid fishes. Adv Mar Biol 20:1–223.

Brandhorst, W., Castello, J.P., Cousseau, M.B., Capezzani, D.A. 1974. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoita*) frente a Argentina y Uruguay. VIII. Desove, crecimiento, mortalidad y estructura de la población. *Physis* (Bs. As.), Secc. A, 33(86): 37-58.

Braun M., Moreno P., Valenzuela V., Reyes H., Letelier J., Pizarro M., Claramunt G., Díaz E., Herrera G., Azocar C., Böhn G., Saavedra J., Catasti V. 2010. Evaluación del stock desovante de anchoveta en la XV, I y II regiones, año 2009. *Fip* 2009-01.

Buitrón, B. & A. Perea. 2000. Aspectos reproductivos de la anchoveta peruana durante el periodo 1992-2000. *Bol. Inst. Mar Perú*, 19: 45-53.

Canales M. & E. Leal 2009. Parámetros de historia de vida de la anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, en la zona centro norte de Chile. *Rev. biol. mar. oceanogr.* vol.44, n.1

Castro-González, J. & O. Tapia-Vázquez. 1995. Frecuencia de desove de la anchoveta norteña (*Engraulis mordax*) en la costa occidental de Baja California, México. *INP-SEMARNAP. Ciencia Pesquera.* 11: 28-31.

Castaño-Carrera M., P. Pardo, M. Alvarez, A. Lavín, C. Rodríguez, R. Carballo, A. Ríos, F. Pérez. 2012. Carbono antropogénico y masas de agua en el golfo de Vizcaya. *Ciencias marinas*, 38(1b), 191-207.

Claramunt G., Cubillos L., Castro L., Hernandez C., Arteaga M., 2013. Variation in the spawning periods of *Engraulis ringens* and *Strangomera bentincki* off the coasts of Chile: A quantitative analysis. *Fisheries Research* (in press).

- Christiansen, H. & M. Cousseau. 1985. Aportes a la determinación de la frecuencia reproductiva de la anchoíta (*Engraulis anchoíta*). *Physis* (Bs. As.), Secc. A, 43(104): 7-17.
- Cort, J. L., O. Cendrero and X. Iribar. 1976. La anchoa, *Engraulis encrasicolus* (L.) del Cantábrico. Resultados de las campañas de 1974, 1975 y 1976. *Bol. Inst. Esp. Ocean.* 220: 34.
- Cotero-Altamirano E., Green-Ruíz Y. 1997. Spawning biomass of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the Gulf of California during 1991. *CALCOFI Rep.* 38:171-179.
- Cotero- Altamirano, C. E. 1987. Ciclo reproductivo, madurez y fecundidad de la anchoveta *Engraulis mordax*: Análisis comparativo en el periodo 1981-1983. Tesis para obtener el grado de maestría. CICESE. 59.
- Crawley, M., 2007. *The R Book*. Jhon Wiley y Son, Ltd. West Sussex. England. 877pp.
- Cubillos, L., Canales, M., Bucarey, D., Rojas, A., Alarcón, R., 1999. Época reproductiva y talla media de primera madurez sexual de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en la zona centro-sur de Chile en el período 1993–1997. *Invest. Mar. Valparaíso* 27, 73–86.
- Cubillos, L.A., Arcos, D.F., Bucarey, D.A., Canales, M.T., 2001. Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37°S, 73°W): a consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquat. Living Resour.* 14, 115–124.
- Cubillos, L.A., Arcos, D.F., 2002. Recruitment of common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central–south Chile in the 1990s and the impact of the 1997–1998 El Niño. *Aquat. Living Resour.* 15, 87–94.

- Cubillos, L.A., Bucarey, D.A., Canales, M., 2002. Monthly abundance estimation for common sardine *Strangomera bentincki* and anchovy *Engraulis ringens* in the central–southern area off Chile (34–40°S). *Fish. Res.* 57, 117–130.
- Cubillos, L.A., Ruiz, P., Claramunt, G., Gacitúa, S., Núñez, S., Castro, L.R., Riquelme, K., Alarcón, C., Oyarzún, C., Sepúlveda, A., 2007. Spawning, daily egg production, and spawning stock biomass estimation for common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central southern Chile in 2002. *Fish. Res.* 86, 228–240.
- Cubillos, L.A., Alarcón C., Castillo-Jordán C., Claramunt G., Oyarzún C., Gacitúa S. 2011. Spatial and temporal changes in batch fecundity of common sardine and anchovy off central and southern Chile (2002-2007). *Ciencias Marinas* 37,47-564.
- Checkley, D. M., Jr., and J. A. Barth (2009), Patterns and processes in the California Current System, *Prog. Oceanogr.*, 83, 49–64.
- Christiansen, E.H. & Cousseau, M.B. 1985. Aportes a la determinación de la frecuencia reproductiva de la anchoíta (*Engraulis anchoíta*). *Physis, Section A*, 43: 7–17.
- Dugdale, R. 1976. Nutrient cycles. In: *The Ecology of the Sea*, Cushing, D.H. (Ed), Blackwell, 141-172.
- Furnestin. J. 1945. Note préliminaire sur l'anchois, *Engraulis encrasicolus* (L.), du golfe de Gascogne. *Rev. Trav. Off. Sci. Tech. Pêches Marit.*, 13(1-4):197-209.
- Ganias, K., 2009. Linking sardine spawning dynamics to environmental variability. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 84, 402-408.

- García A, Palomera I (1996) Anchovy early life history and its relation to its surrounding environment in the western Mediterranean basin. *Sci Mar* 60:155–166.
- Giannoulaki M., M. Iglesias, M. Tugores, A. Bonanno, B. Patti, A. De Felice, I. Leonori, J. L. Bigot, V. Ticina, M. Pyrounaki, K. Tsagarakis, A. Machias, S. Somarakis, E. Schismenou, E. Quinci, G. Basilone, A. Cuttitta, F. Campanella, J. Miquel, D. Oñate, D. Roos & V. Valavanis. 2013. Characterizing the potential habitat of European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Mediterranean Sea, at different life stages. *Fish. Oceanogr.* 22:2, 69–89.
- Giráldez A. & R. Abad. 1995. Aspects on reproductive biology of the western Mediterranean anchovy from the coasts of Málaga (Alborán Sea). *Scientia Marina* 59:15-23.
- Hayashi S., 1961. Fishery biology of the Japanese Anchovy, *Engraulis japonica* (HOUITUYN). *Bull. Tokai. Res. Fish. Res. Lab.*, 31: 145-268.
- Hickey BM. 1998. Coastal oceanography of western North America from the tip of Baja California to Vancouver Island. En: Robinson AR, Brink KH (Eds.), *Coastal Segment, The Sea*, Vol 11. Wiley, New York. Pp. 345–391.
- Hsieh, C.-h., Reiss, C.S., Hunter, J.R., Beddington, J.R., May, R.M., Sugihara, G., 2006. Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature* 443, 859-862.
- Huertas A., F. Ríos, J. García-Lafuente, G. Navarro, A. Makaoui, A. Sánchez-Román, S. Rodríguez-Galvez, A. Orbi, J. Ruíz, F. F. Pérez. 2013. Atlantic forcing of the Mediterranean oligotrophy. *Global Biogeochemical Cycles*. Volume 26, Issue 2, June 2012.

- Hunter J. & S. Goldberg 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fishery Bull., Wash. 77(3): 641-652.
- Hunter J. & B. Macewicz 1985. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*, Fishery Bull., Wash. 83 (2): 119-136.
- Hutchings, J.A., Reynolds, J.D., 2004. Marine fish population collapses: consequences for recovery and extinction risk. Bioscience 13, 297-309.
- Hutchings, L., Barange, M., Bloomer, S.F., Boyd, A.J., Crawford, R.J.M., Huggett, J.A., Kerstan, M., Korrubel, J.I., De Oliveira, J.A.A., Painting, S.J., Richardson, A.J., Shannon, L.J., Schuëlein, F.H., Van Der Lingen, C.D. and Verheye, H.M. (1998) Multiple factors affecting South African anchovy recruitment in the spawning, transport and nursery areas. In: Benguela Dynamics. Impacts of Variability on Shelf-Sea Environments and Their Living Resources, S.C. Pillar, C.L. Moloney, A.L.I. Payne and F.A. Shillington (eds). S. Afr. J. Mar. Sci. 19:211±225.
- ICES. 2004. The DEPM Estimation of Spawning-Stock Biomass for Sardine and I. E. Anchovy. ICES Cooperative Research Report, No. 268. 91 pp.
- ICES 2010. Report of the working group on anchovy and sardine (WGANSAs). ICES Document CM 2010/ACOM, 16, 295 pp.
- IMARPE, 2010. Estimación de la biomasa desovante de la anchoveta por el MPDH entre Talara y Punta Paracas (Pisco). Campaña 16 agosto-21 de septiembre 2010.
- Imai, C., Kajitori, K., Tajima, Y., Nakamura, M., Uchiyama, M., Yamada, H., 1998. Biomass estimation of Japanese anchovy stock in the Honshu-Pacific waters by the egg production method using sea surface temperature information. Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr. 62, 356–368 (in Japanese with English Abstract).

- Jorgensen, C., Enberg, K., Dunlop, E.S., Arlinghaus, R., Boukal, D.S., Brander, K., Ernande, B., Gardmark, A., Johnston, F., Matsumara, S., Pardoe, H., Raab, K., Silva, A., Vainikka, A., Dieckmann, U., Heino, M., Rijnsdorp, A.D., 2007. Managing evolving fish stocks. *Science* 318, 1247-1248.
- Kawasaki, T. (1993). Recovery and collapse of the Far Eastern sardine. *Fish. Oceanogr.*, 2(3-4): 244-253.
- Koutsikopoulos, C. & B. Le Cann. 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Sci. Mar.* 60 (Suppl 2):9-19.
- Laroche, J. L., Richardson, S. L. 1980. Reproduction of northern anchovy, *Engraulis mordax*, off Oregon and Washington. *Fish. Bull. U.S.* 78: 603-618.
- Lavín A, Valdés L, Sánchez F, Abaunza P, Forest A, Boucher J, Lazure P, Jegou AM. 2006. The Bay of Biscay: The encountering of the ocean and the shelf. *The Sea* 14: 933-1001.
- Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M, Baumgartner T., Beaugrand, G., Fromentin, J.M., Hare, S.R., Ottersen, G., Perry, R.I., Roy, C., van der Lingen, D. & Werner, F. (2006) Climate variability, fish and fisheries. *Journal of Climate* 19, 5009-5030.
- Leonarduzzi, E., Dimarco, E., Pájaro, M., 2012. Identificación de la variables que afectan a la frecuencia de puesta de la población bonaerense de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) mediante el uso de modelos lineales generalizados. INIDEP Informe de investigación N° 113.
- Longhurst, A., 2006. The sustainability myth. *Fisheries Research* 81, 107-112.

- Lucio, P. and A. Uriarte. 1990. Aspects of the reproductive biology of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.1758) during 1987 and 1988 in the Bay of Biscay. ICES C.M. 1990/H:27.
- Lluch-Belda D, R. Crawford, T. Kawasaks, A. Maccall, R. Parrish, R. Schwartzlose, P. Smith, 1989. World-Wide Fluctuations Of Sardine And Anchovy Stocks: The Regime Problem. S.Afr. J. mar. Sci. 8: 195-205.
- Lluch-Belda, D., Schwartzlose, R.A., Serra, R., Parrish, R., Kawasaki, T., Hedgecock, D. and Crawford, J.M. (1992). Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. Fish. Oceanogr., 1(4): 339–347.
- Lynn RJ, Simpson JJ. 1987. The California Current system: the seasonal variability of its physical characteristics. J. Geophys. Res. 92: 12947–12966.
- Mackas, D.L., 2006. Interdisciplinary oceanography of the western North American continental margin: Vancouver Island to the tip of Baja California. In: Robinson, A.R., Brink, K. (Eds.), The Sea. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 441–501.
- Marano G, Casavola N, Rizzi E, De Ruggieri P, Lo Caputo S 1998. Valutazione delle risorse pelagiche, consistenza dello stock di sardine e alici nell'Adriatico meridionale. Anni 1984–1996. Biologia Marina Mediterranea 5: 313– 320.
- Mann, K & J. Lazier. 2006. Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-Physical Interactions in the Oceans. Third Edition. Blackwell Publishing. pp. 166–167, 194–204.
- Manzo C. , L. Cilenti, A. Fabbrocini, R. D'Adamo. 2013. Population size structure, growth and reproduction of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) in

the Lagoon of Lesina (south-western Adriatic Sea, Italy). *Transitional Waters Bulletin TWB, Transit. Waters Bull.* 7 (2013), n. 2, 41-52.

Mezedjri L, A. Kerfouf & A. Tahar. 2013. Reproductive cycle of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) (Clupeiformes Engraulidae) in the gulf of Skikda (Algerian East coasts). *Biodiversity Journal*, 2013, 4 (2): 269-274

Millán M. 1999. Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). *Fish. Res.* 41: 73–86.

Mori, J., Buitrón, B., Perea, A., Peña, C., Espinoza, C., 2011. Interannual variability of the reproductive strategy of the Peruvian anchovy off northern-central Peru. *Ciencias Mar.* 37 (4B), 513–525.

Motos, L., 1996. Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina* 60(Suppl. 2):195-207.

Murua, H., Saborido-Rey F., 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 33,23-31.

Murua, H., Ibaibarriaga, L., Alvarez, P., Santos, M., Korta, M., Santurtun, M., Motos, L., 2010. The daily egg production method: a valid tool for application to European hake in the Bay of Biscay? *Fish. Res.* 104, 100–110.

Murua, H. and L. Motos, 2006. Reproductive strategy and spawning activity of the European hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. *J. Fish Biol.* 69:1288-1303.

Nunes, C., Silva, A., Marques, V., Ganius, K.. 2011. Integrating fish size, condition, and population demography in the estimation of Atlantic sardine annual fecundity. *Ciencias Marinas* 37:47-564.

- Pájaro, M.; Macchi, G.J. & Sánchez, R.P. 1997. Fecundidad y frecuencia reproductiva de las poblaciones bonaerense y patagónica de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*). *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 11: 19-38.
- Pájaro M, G. Macchi G, E. Leonarduzzi & J. Hansen. 2009. Spawning biomass of Argentine anchovy (*Engraulis anchoita*) from 1996 to 2004 using the Daily Egg Production Method. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2009, 89(4), 829–837.
- Pájaro M, E. Leonarduzzi, J. Hansen & G. Macchi. 2011. Analysis of the reproductive potencial of two stocks of *Engraulis anchoíta* in the Argentine Sea. *Ciencias Marinas*, 37(4B): 603-618.
- Palomera I (1992) Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the northwestern Mediterranean relative to hydro- graphic features in the region. *Mar Ecol Prog Ser* 79: 215–223.
- Palomera I., L. Recasens, P. Libori, I. Alvarez Calleja, B. Molí, N. Bahamon. 2008. Spawning stock biomass of the North Western Mediterranean anchovy in 2007. General Fisheries Commission for the Mediterranean Scientific Advisory Committee, Sub-Committee for Stock Assessment Working Group on Small Pelagic Species. Izmir, 22-26 September 2008.
- Palomera, I., B. Tejeiro and F. Alemany, 2003. Size at first maturity of the NW Mediterranean anchovy.
http://www.icm.csic.es/rec/projectes/scsa/Small_pelagics_2003/Documents
- Planque, B., Bellier E., Lazure P. 2007. Modelling potential spawning habitat of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay. *Fisheries Oceanography* 16(1): 16-30.

- Peck.M., Reglero P., Takahashi M., Catalán I., 2013. Life cycle ecophysiology of small pelagic fish and climate-driven changes in populations. *Progress in Oceanography* 116, 220–245.
- Pertierra, J. P. and J. Lleonart (1996): NW Mediterranean anchovy fisheries. *Sci. mar.* 60(2), 257-267.
- Regner, S., 1996. Effects of environmental changes on early stages and reproduction of anchovy in the Adriatic Sea. *Scientia Marina* 60 (Suppl. 2), 167–177.
- Roden, G.I. (1971). Aspects of the transition zone in the northeastern Pacific. *J. Geophys. Res.*, 76: 3462–3475.
- Ryan, W.(1966).Mediterranean Sea: physical oceanography. In: *The Encyclopedia of oceanography*, R.W. Fairbridge (Ed), Van Nostrand and Reinhold, pp. 492-495.
- Rodríguez, J.M., 1990. Contribución al conocimiento del ictioplancton del mar de Alborán. *Boletín del instituto Español de Oceanografía* 6, 1–20.
- Sánchez R, & J. Ciechomski. 1995. Spawning and nurse grounds of pelagic fish species in the sea-shelf off Argentina and adjacent áreas. *Sci. Mar.* 59:455-478.
- Somarakis, S., Palomera, I., García, A., Quintanilla, L., Koutsikopoulos, C., Uriarte, A., Motos, L., 2004. Daily egg production of anchovy in European waters. *ICES J. Mar. Sci.* 61, 944-958.
- Stratoudakis, Y., Bernal, M., Gantias, K., Uriarte, A., 2006. The daily egg production method (DEPM): recent advances, current applications and future challenges. *Fish Fish.* 7, 35-57.
- Stearns, S.C., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.

Takasuka A., Y. Oozeki, H. Kubota, Y. Tsuruta , T. Funamoto 2005. Temperature impacts on reproductive parameters for Japanese anchovy: Comparison between inshore and offshore waters. *Fisheries Research* 76: 475-482.

Trippel, E.A., Kjesbu, O.S., Solemdal, P., 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In: Chambers, R.C., Trippel, E.A. (Eds.), *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Chapman and Hall, New York, pp. 31–62.

Tsuruta, Y., Hirose, K., 1989. Internal regulation and reproduction in Japanese anchovy (*Engraulis japonica*) as related to population fluctuation. *Can. Spec. Pub. Fish. Aquat. Sci.* 108, 111–119.

Tsuruta, Y. 1992. Reproduction in the Japanese anchovy (*Engraulis japonica*) as related to population fluctuation. *Bull. Nat. Res. Inst. Fish. Eng.* 13, 129-168.

Tsuruta, Y. 1987. Reproductive potential of the Japanese sardine and anchovy: two types of fluctuation patterns of population size. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.*, 51: 51-54 (in Japanese).

Uriarte, A., P. Prouzet and B. Villamor, 1996. Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Sci. Mar.* 60 (Supl. 2):237-255.

van der Lingen C.D., Durholtz M.D. Review of variability in biomass, growth, and other characteristics of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in the Benguela Current upwelling ecosystem.

http://www.pices.int/members/task_teams/Disbanded_task_teams/MODEL_materials/Files/Mw7/sardine-anch

Varagnolo S 1967. Osservazioni sulla riproduzione dell'Engraulis encrasicolus, L. (acciuga) dell'alto Adriatico. Archivi di Oceanografia e Limnologia 17: 71–81.

Wright, P.J., Gibb, F.M., 2005. Selection of Birth date in North Sea haddock and its relation to maternal age. Journal of Animal Ecology 74, 303-312.

Wright, P. J., and Trippel, E. A. 2009. Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: consequences for reproductive success. Fish and Fisheries, 10: 283-304.

Zarraonaindia I., Iriondo M., Albaina A., Pardo M., Manzano C., 2012. Multiple SNP Markers Reveal Fine-Scale Population and Deep Phylogeographic Structure in European Anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). PLoS ONE 7(7): e42201.

doi: 10.1371/journal.pone.0042201



Tabla 1. Parámetros correspondiente a: PC: peso corporal promedio de hembras maduras (libre de ovario) en gramos; S: Fracción diaria de hembras desovante; FD: frecuencia de desove; T °C: temperatura del mar en °Celsius, de algunas especies de anchoveta de distintos hábitat. Los valores de PC, S, FD y T°C, son promedio del periodo de cada stock.

Ecosistema	Stock	sp	Años	PC	S	FD	T°C	Ref
BCS	Sudáfrica	<i>E.capensis</i>	1984-1990	12.89	0.12	9.3		^a
CCanS	Golfo de Cádiz	<i>E.encrasicolus</i>	2008	23.67	0.22	4.6		^b
	Golfo de Cádiz, Algarve	<i>E.encrasicolus</i>	2005	25.21	0.25	4.1		^b
	Golfo de Cádiz, Cádiz	<i>E.encrasicolus</i>	2005	16.63	0.21	4.8		^b
CCS	Baja California, México	<i>E.mordax</i>	1989	20.90	0.12	8.1		^c
	California	<i>E.mordax</i>	1980-1992	14.01	0.13	8.1		^d
CSS	Argentina, Bonaerense	<i>E. anchoita</i>	1993-2008	18.85	0.12	8.5	13.9	^e
	Argentina, Patagónica	<i>E. anchoita</i>	1993-2006	20.63	0.15	8.0	14.4	^e
HCS	Chile, Central	<i>E. ringens</i>	2002-2010	15.83	0.16	8.1	11.9	^f
	Chile, Norte	<i>E. ringens</i>	1992-2007	24.32	0.20	5.3	15.9	^g
	Chile, Sur	<i>E. ringens</i>	2002-2009	19.69	0.14	9.3	11.6	^f
	Perú	<i>E. ringens</i>	1981-2010	21.24	0.08	13.5		^h
OS	Mar Egeo (Centro)	<i>E. encrasicolus</i>	1999	15.80	0.13	7.7	20.5	^j
	Mar Jónico (Centro)	<i>E. encrasicolus</i>	1999	15.60	0.06	16.7	22.2	^j
	Mar Liguria y Tirreno Mediterráneo (oriental)	<i>E. encrasicolus</i>	1993	14.20	0.32	3.1	20.7	^j
	Mediterráneo (occidental)	<i>E. encrasicolus</i>	2003-2008	14.98	0.36	2.9	22.2	^k
		<i>E. encrasicolus</i>	2003-2008	13.52	0.29	4.1	23.6	^k
	Mar Egeo NE	<i>E. encrasicolus</i>	1993-1995	25.25	0.22	5.1	21.6	^j
	Mar Egeo NW	<i>E. encrasicolus</i>	1993-1995	21.80	0.20	5.8	22.9	^j
	Canal de Sicilia	<i>E. encrasicolus</i>	1998-2000	16.07	0.17	6.0	20.7	^j
	Mar Adriático SW	<i>E. encrasicolus</i>	1994	18.60	0.16	6.3		^j
OT	Bahía de Vizcaya	<i>E. encrasicolus</i>	1987-2007		0.34	3.1	15.9	^l

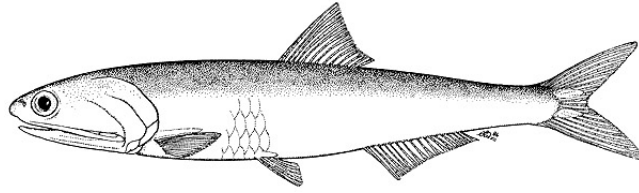
BCS: Sistema de Corriente de Benguela; CCanS: Sistema de Corriente de Canaria; CCS: Sistema de corriente de California; CSS: Sistema de plataforma Continental; HCS: Sistema de Corriente de Humboldt; OS: Sistema Oligotrófico; OT: Otros.

Ref: Referencias: ^a Armstrong et al. (1988), Shelton et al. (1993), Melo(1994); ^b Jimenez et al. 2009, ^c Stauffer y Picquelle (1980), Picquelle y Hewitt (1983a), Hewitt (1985), Bindman (1986), Green-Ruiz&Cotero-Altamirano (2009); ^d Castro-Gonzalez&Tapia Vasquez (1995); ^e Pájaro et al. (2009); ^f Cubillos et al. (2010); ^g Braun et al. (2010); ^h Imarpe (2010), Ayón&Buitrón (2007), Ayón&Perea (2008), Guzmán et al. (1995), Santander et al. (1984); ^j Somaraquis et al. (2004); ^k et al. 2011; ^l Uriarte et al. 2011.

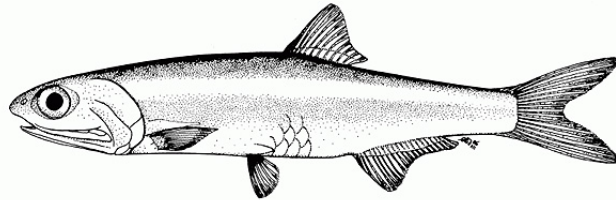
Tabla 2 Modelos evaluados correspondiente a la fracción desovante de especies del genero *Engraulis*, S=fracción diaria de hembras desovante, sp= especie, PC= peso corporal (g), sk=Stock, sis=sistema, a=año, t=temperatura del mar °C, AIC: Criterio de información de Akaike.

Modelos	Modelos	Devianza explicada %	AIC	Grados de libertad
M1	$S=\mu+sis$	45.87	204.41	125
M2	$S=\mu+sk$	72.69	154.19	125
M3	$S=\mu+sp$	29.36	237.95	125
M4	$S=\mu+PC$	0.037	200.66	102
M5	$S=\mu+t$	8.7	162.6	79
M6	$S=\mu+t+sis$	49.92	120.55	79
M7	$S=\mu+t+sk$	69.25	101.58	79
M8	$S=\mu+sis+sk+sp+t+a$	70.85	99.26	79

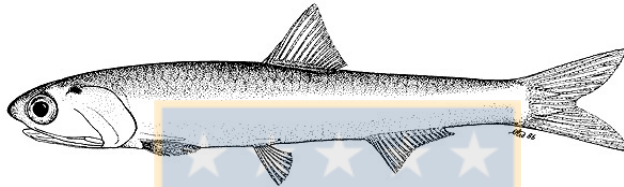




Engraulis ringens, anchoveta peruana



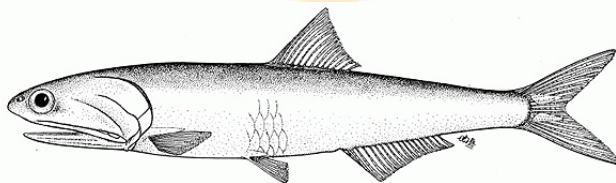
Engraulis anchoíta, anchoveta argentina



Engraulis encrasicolus, anchoveta europea



Engraulis encrasicolus, anchoveta sudafricana.



Engraulis mordax, anchoveta californiana.

Figura 1. Especies del genero *Engraulis*.

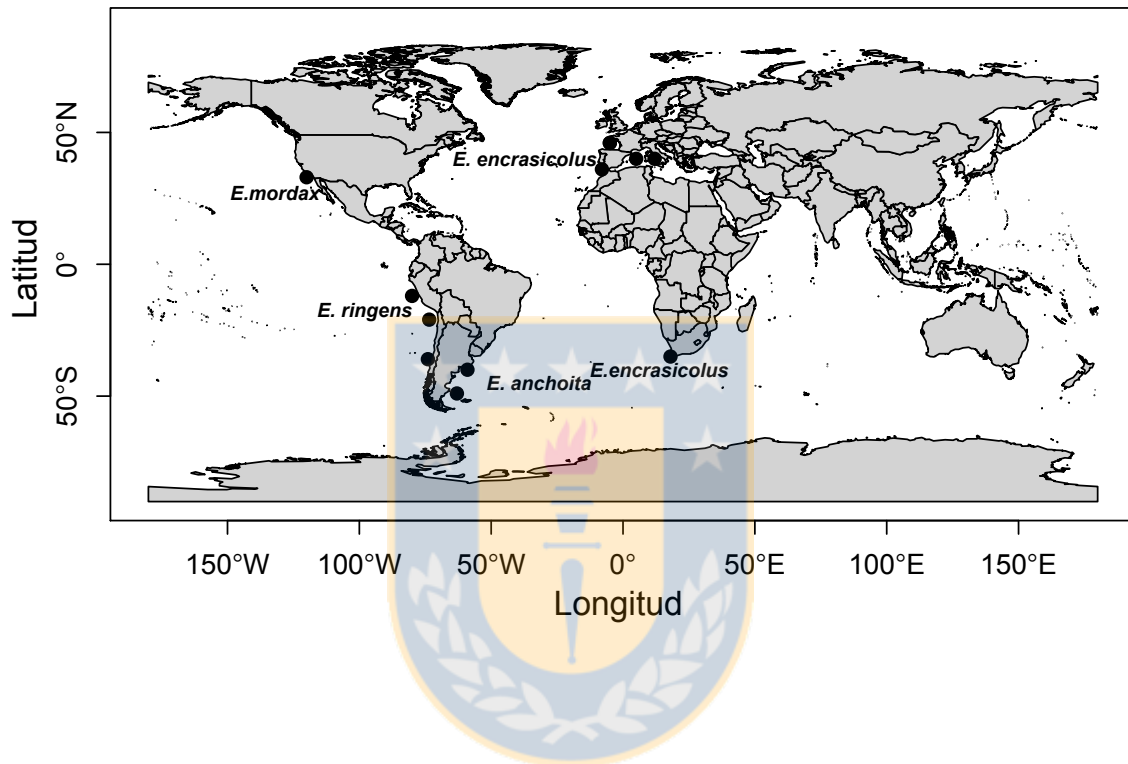


Figura 2. Especies del género *Engraulis* alrededor del mundo, con aplicación del MPDH. Compilación de datos de información reproductiva de hembras adultas.

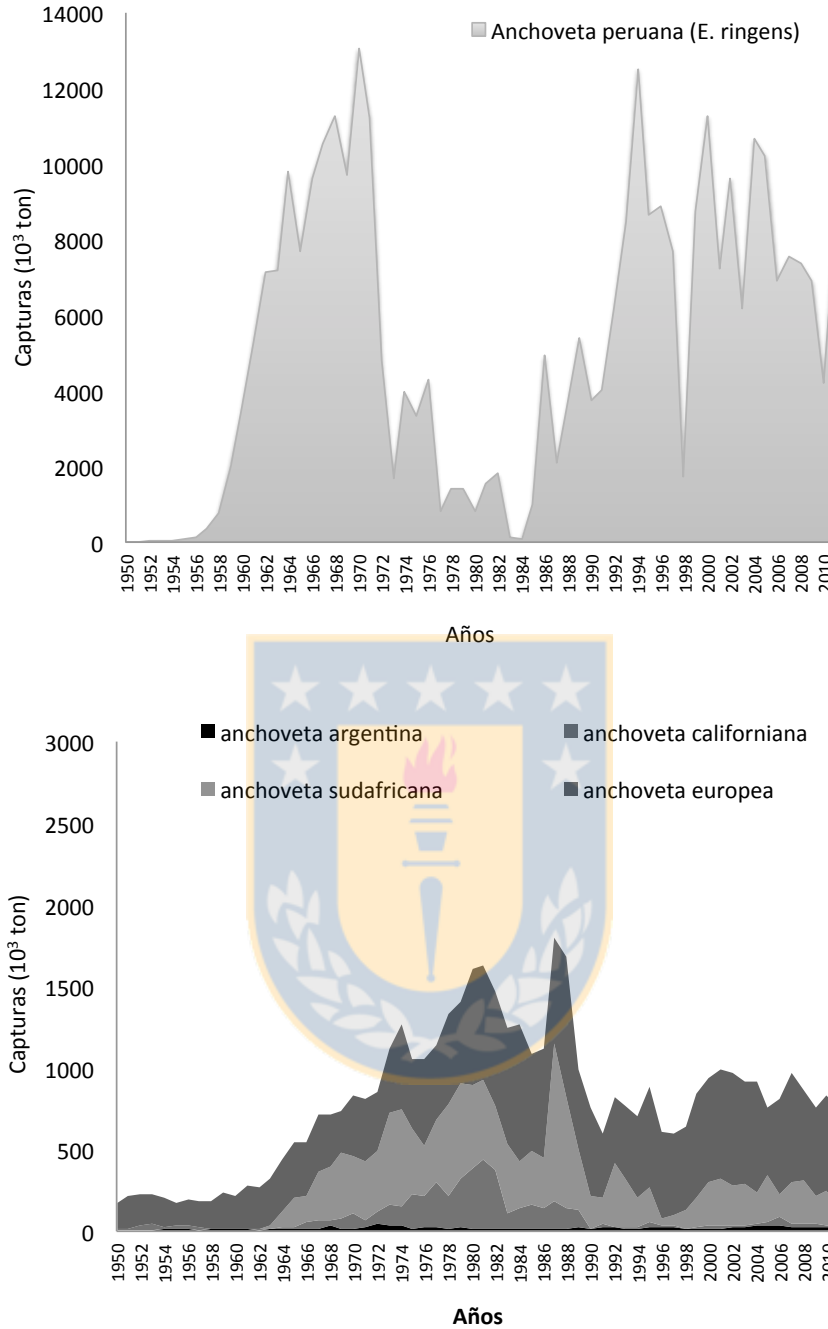


Figura 3. Capturas de anchovetas del mundo (Fuente: FAO). a) Capturas en *E. ringens* conocida como anchoveta peruana (stock de Perú y stock de Chile), b) Capturas de *E. anchoíta* (anchoveta argentina), *E. encrasicolus* considerando a anchoveta sudafricana y anchoveta europea y *E. mordax* conocida como anchoveta californiana.

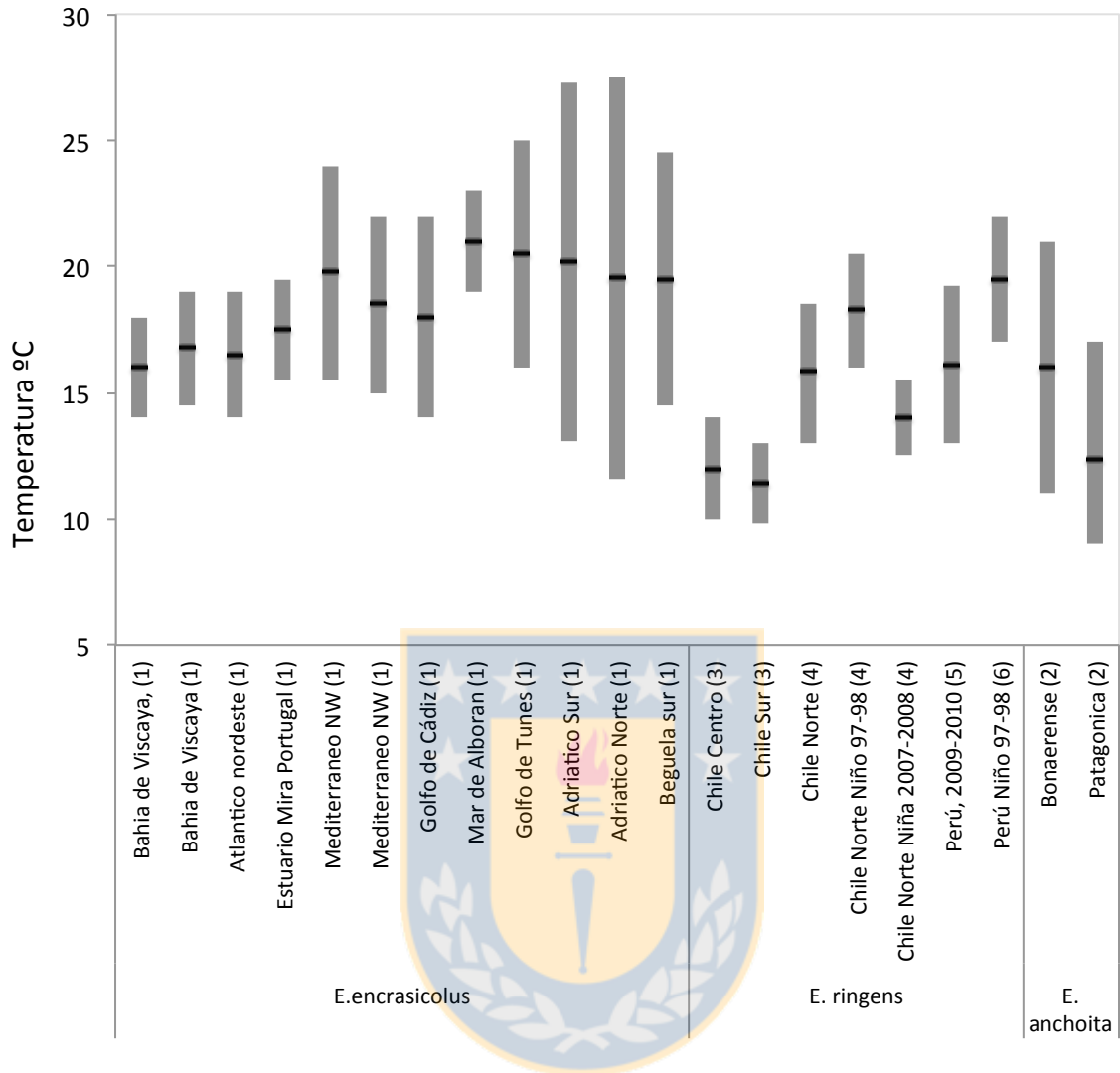


Figura 4. Rangos de temperaturas del mar en periodo de desove de *Engraulis*, reportado en varios estudios y/o stock. (1) Peck et al. 2013; (2) Hoffmann et al. 1997; (3) Alarcón et al. (Unpublished); (4) Claramunt et al. 2004; (5) Imarpe, 2009-2010; (6) Ramiro-Castillo et al. 2005.

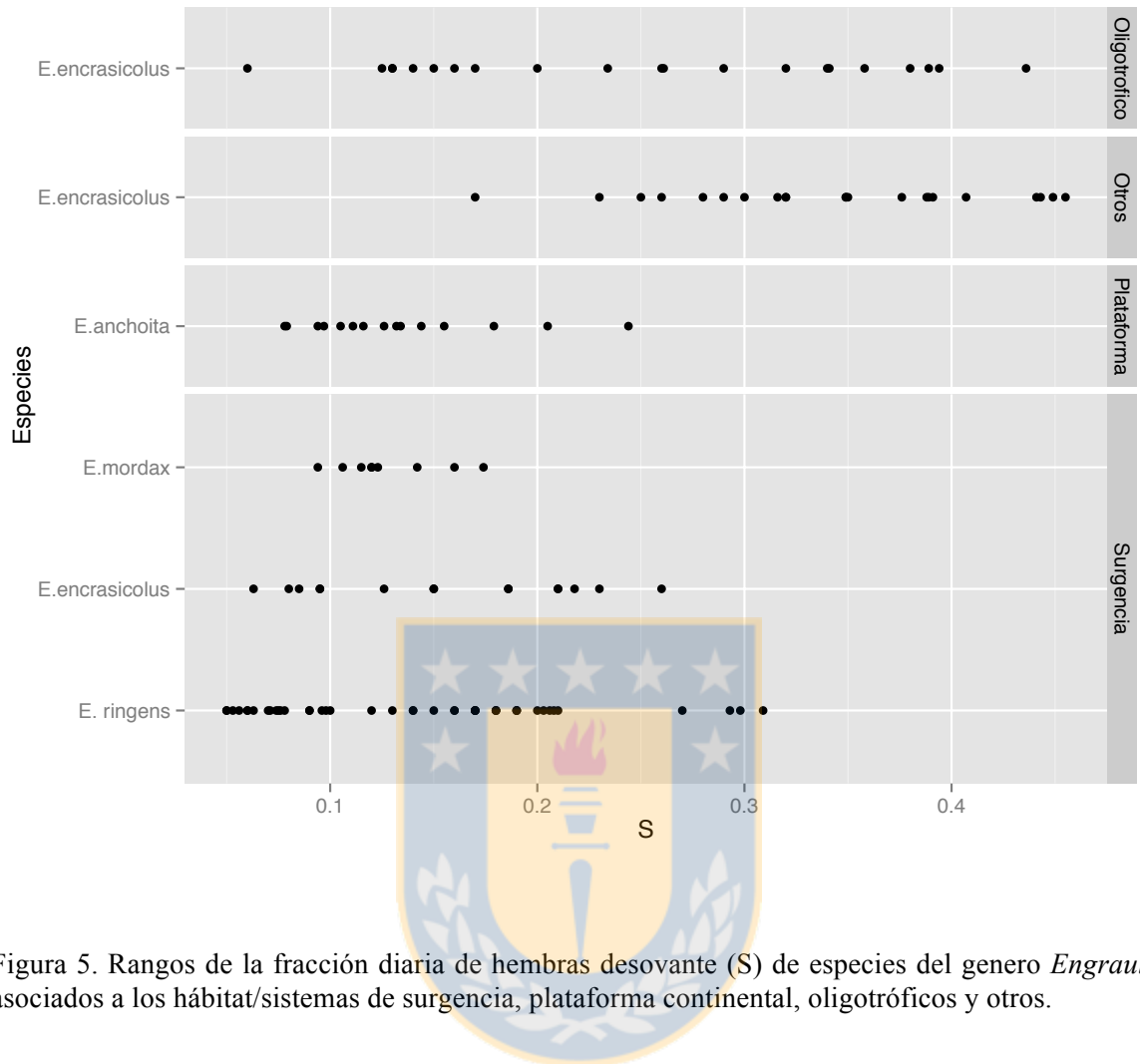


Figura 5. Rangos de la fracción diaria de hembras desovante (S) de especies del genero *Engraulis* asociados a los hábitat/sistemas de surgencia, plataforma continental, oligotróficos y otros.

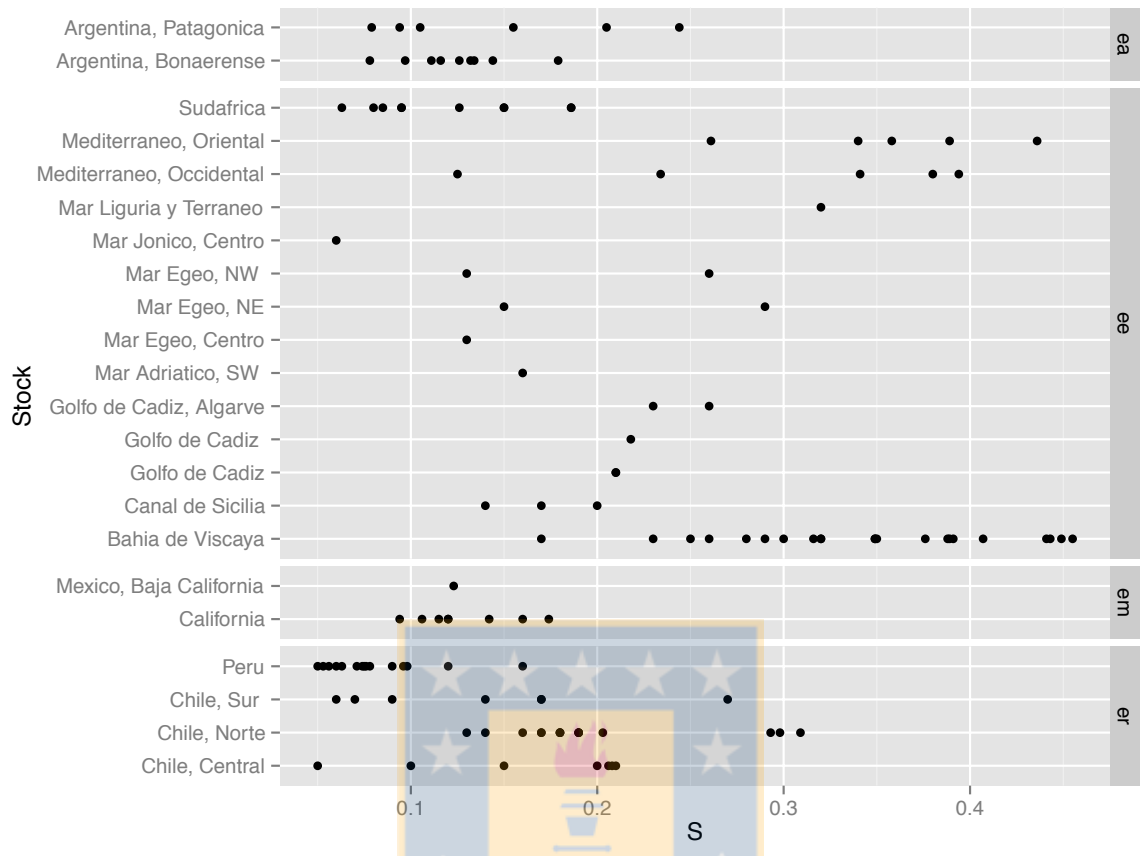


Figura 6. Rangos de la fracción diaria de hembras desovante (S) de especies del genero *Engraulis* asociados a los distintos stock. (ea: *E. anchoita*; ee: *E. encrasicolus*; em: *E. mordax*; er: *E. ringens*).

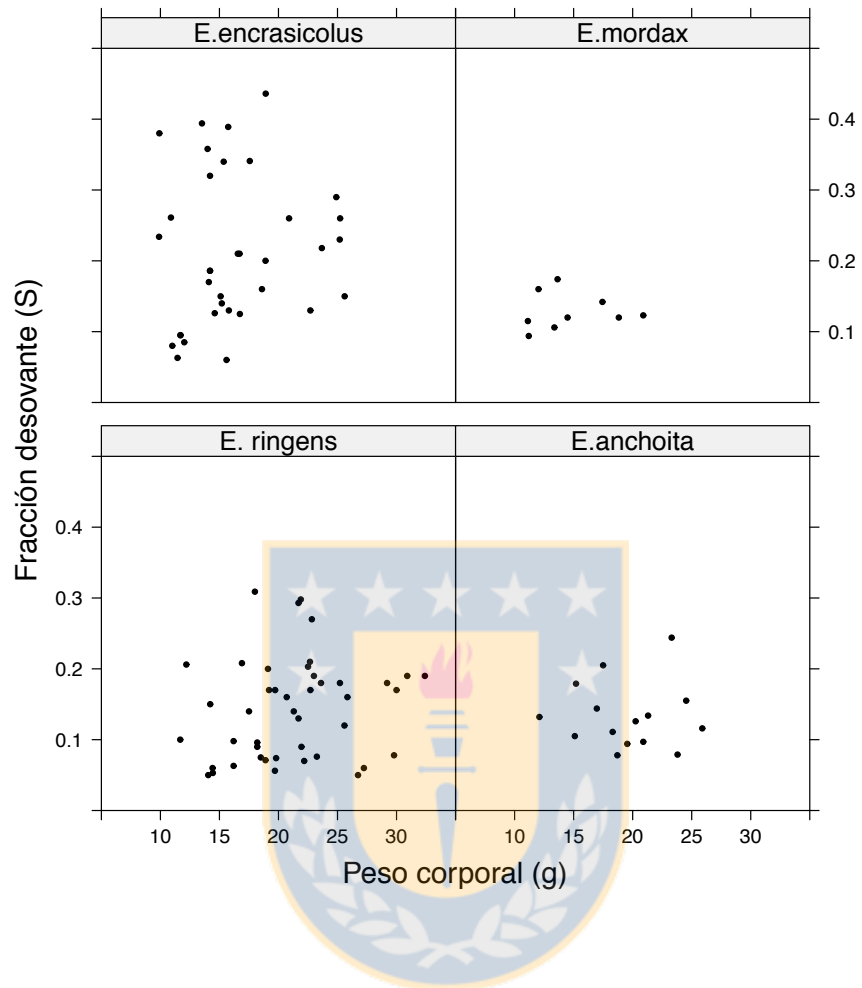


Figura 7. Relación entre el Peso corporal de la hembra madura en gramos con la fracción diaria desovante, en cada una de las especies.

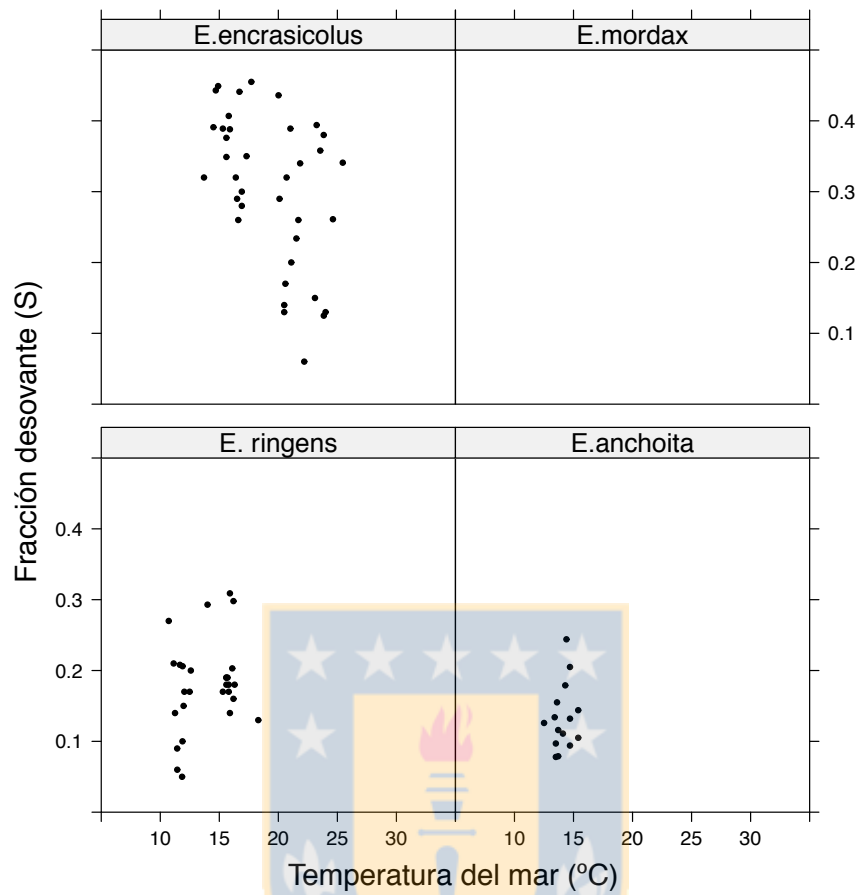


Figura 8. Relación entre la fracción diaria desovante y la temperatura del mar (°C), en cada una de las especies. *E. mordax*: sin información de temperatura.

DISCUSIÓN GENERAL

El objetivo general de este estudio fue evaluar y determinar los efectos demográficos y ambientales sobre la fracción diaria de hembras desovantes (S) de peces pequeños pelágicos. La información del parámetro de la fracción desovante, provino del Método de Producción Diaria de Huevos (MPDH), los cuales se desarrollan durante la época principal de desove de pequeños pelágicos. La fracción desovante es la proporción de hembras maduras que desovan por día (Hunter & Macewicz 1985, Stratoudakis et al., 2006, Ganas, 2009). Este parámetro, está directamente relacionada con el peso corporal de la hembra madura (Claramunt, et al., 2007), longitud (Leonarduzzi et al., 2012), estratos geográficos, condición del individuo (Nunes et al., 2011) y con la temperatura (Takasuka et al., 2005). El primer Capítulo, analizó el efecto demográfico y ambiental en S de sardina común y anchoveta de la zona centro sur de Chile. Se determinó que los cambios son explicados por el peso corporal, el cual explica de mejor manera la variabilidad de la fracción desovante, sin embargo, los porcentajes de desviación explicada fueron bajas tanto para la anchoveta y sardina común. La variabilidad de la fracción desovante se explica mejor por la combinación de factores espacio-temporales y las covariables demográficas y ambientales. La fracción desovante mostró gran variabilidad probablemente debido a las estimaciones de cada lance de pesca determinado la que representa la condición del cardumen de desove en lugar de una estimación poblacional. Sin embargo, existe diferencias entre periodos y por ende en la metodología aplicada en la lectura y datación de los FPO, que afecta directamente la estimación de la fracción desovante. Para este caso, se sugiere la revisión histológica del periodo 2002-2005 con la escala sugerida por Claramunt et al. (2007), con la finalidad de estandarizar la información de la fracción desovante con una sola metodología,

y así mismo analizar otros tipos de factores que pueden afectar la fracción desovante y descartar por completo el efecto neto de la metodología. Se sugiere además, realizar un estudio y análisis sobre la absorción y degradación de los FPO a distintas temperaturas, con el objeto de conocer y asignar rasgos morfológicos específicos, conocer la distribución en el tiempo y categorizar las edades correspondientes de los FPO a distintas condiciones de temperaturas dadas.

Cabe destacar la importancia del análisis de la fracción desovante con la incorporación de variables ambientales, que si bien son provenientes de imágenes satelitales, permiten explicar como estas variables pueden afectar a aspectos reproductivos de la sardina y anchoveta. Por lo tanto, se recomienda, implementar en los muestreos de hembras maduras, un sistema oceanográfico que permita obtener información *in situ* de las variables ambientales, y poder explicar rangos óptimos, rangos preferenciales, o simplemente explicar espacialmente (3D) un hábitat oceanográfico característico de la “agregación de desove” en un determinado tiempo.

El segundo capítulo, es una revisión que tiene como objetivo, determinar la relación entre la fracción desovante (S), el peso corporal promedio y la temperatura, y si estas covarian en función del tipo de hábitat (sistemas de surgencias, oligotróficas, de plataforma continental y otros) de especies del genero *Engraulis* de distintos stock del mundo. Los resultados indican que S presenta diferencias significativas entre los hábitat/sistemas. Las especies de *Engraulis* de los sistemas de surgencias presentan una fracción desovante menor que las que habitan sistema oligotrófico como el mar Mediterráneo. Somaraquis *et al.*, (2004), indica que la fecundidad específica diaria, DSF, (parámetro poblacional que incluye, peso corporal de la hembra madura, fracción desovante, fecundidad parcial y proporción sexual), en áreas de surgencia es relativamente baja y menos variable, lo que atribuye a que las

condiciones del hábitat son menos variables y la estación de desove más prolongada (Alheit et al., 1984; Whitehead et al., 1988). Sin embargo, el stock es el factor que explica mejor los cambios en S (cerca del 72 %). Esto se puede explicar por las características propias del área de desove de un determinado stock, en términos de productividad, condiciones oceanográficas y por las condiciones biológicas propias de la especie. Es importante señalar que la estimación de la fracción desovante, puede ser influenciada por la metodología de datación de los FPO que consideren para cada especie. Ganas (2012), sugiere realizar una revisión a nivel mundial de la datación de los folículos postovulatorio, ya que esto es un factor limitante en cuanto a metodología y técnica, para realizar análisis comparativos de S. Como S es un parámetro de gran importancia para estimar DSF y a su vez estimar la biomasa desovante de un determinado stock de peces pelágicos pequeños, y además es un parámetro de gran inexactitud, alta sensibilidad a las condiciones del hábitat y a la interpretación de los procesos de degradación de los FPO, se sugiere estandarizar las metodologías de datación de FPO, para disminuir el variabilidad por metodología y permitir identificar los reales factores endógenos y exógenos que afectan la estimación de la fracción desovante.

Referencias

- Alheit, J., Alarcón, V.H., Macewicz, B.J., 1984. Spawning frequency and sex ratio in the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI), Report 25, 43-52.
- Claramunt, G., Cubillos, L., Braun, M., Serra, R., Canales, M., Sánchez, J., Flores, A., Moreno, P., Riquelme, K., Castillo, C., Valero, C., 2007a. Mejoramiento del

método de producción de huevos aplicado a pelágicos pequeños en Chile. Informes Técnicos FIP-IT/2006-38, 214 p.

Ganias, K., 2009. Linking sardine spawning dynamics to environmental variability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84: 402-408.

Ganias, K., 2012. Thirty years of using the postovulatory follicles method: Overview, problems and alternatives. *Fisheries Research* 117– 118 (2012) 63– 74.

Hunter, J.R., Macewicz, B.J., 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: Lasker, R. (Ed.), *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax**. 79–93, NOAA Technical Report NMFS 36.

Leonarduzzi, E., Dimarco, E., Pájaro, M., 2012. Identificación de la variables que afectan a la frecuencia de puesta de la población bonaerense de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) mediante el uso de modelos lineales generalizados. INIDEP Informe de investigación N° 113.

Murua, H., Saborido-Rey F., 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 33,23-31.

Murua, H., Ibaibarriaga, L., Alvarez, P., Santos, M., Korta, M., Santurtun, M., Motos, L., 2010. The daily egg production method: a valid tool for application to European hake in the Bay of Biscay? *Fish. Res.* 104, 100–110.

Nunes, C., Silva, A., Marques, V., Ganias, K., 2011. Integrating fish size, condition, and population demography in the estimation of Atlantic sardine annual fecundity. *Ciencias Marinas* 37:47-564.

Somarakis, S., Palomera, I., García, A., Quintanilla, L., Koutsikopoulos, C., Uriarte, A., Motos, L., 2004. Daily egg production of anchovy in European waters. ICES J. Mar. Sci. 61, 944-958.

Stratoudakis, Y., Bernal, M., Ganias, K., Uriarte, A., 2006. The daily egg production method (DEPM): recent advances, current applications and future challenges. Fish Fish. 7, 35-57.

Takasuka A., Y. Oozeki, H. Kubota, Y. Tsuruta , T. Funamoto 2005. Temperature impacts on reproductive parameters for Japanese anchovy: Comparison between inshore and offshore waters. Fisheries Research 76: 475-482.

Whitehead, P. J. P., G. J. Nelson & T. Wongratana. 1988. FAO species catalogue. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeioidi). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. Part 2 - Engraulididae. FAO Fisheries Synopsis, 7: 305-579.

