

Analysis of the reproductive potential of two stocks of *Engraulis anchoita* in the Argentine Sea

Análisis del potencial reproductivo de dos poblaciones de *Engraulis anchoita* en el Mar Argentino

M Pájaro^{1*}, E Leonarduzzi¹, JE Hansen¹, GJ Macchi^{1,2}

¹ Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Paseo V. Ocampo s/n, B7602HSA, Mar del Plata, Argentina.

² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

* Corresponding author. E-mail: mpajaro@inidep.edu.ar

ABSTRACT. Relative batch fecundity, spawning frequency, size at 50% maturity, sex ratio, and egg production were estimated for the Bonaerense and Patagonian *Engraulis anchoita* stocks. Samples were collected during 19 research surveys carried out over the main spawning seasons and areas of both groups from 1993 to 2008. Reproductive potential between stocks was compared by analyzing the length-class structure and considering environmental variations. Daily egg production varied between 0.2×10^7 and 7.3×10^7 oocytes and the mean annual value was higher for the Bonaerense than the Patagonian stock (2.9×10^7 and 0.54×10^7 oocytes, respectively; $P < 0.019$). In both stocks, larger size classes produced more oocytes than smaller and more abundant females. No correlation was observed between egg production and adult biomass and between egg production and age-1 recruits. Length at first maturity was lower for the Bonaerense than the Patagonian stock (100.3 and 119.8 mm total length, respectively; $P < 0.001$). Bonaerense and Patagonian spawning frequency estimates were 0.125 and 0.116 (statistically significant differences were not observed, $P > 0.788$), and mean relative batch fecundity values were 508 and 493 oocytes g^{-1} ($P > 0.680$), respectively. Mean annual relative batch fecundity values for the Bonaerense stock showed a negative trend ($P < 0.016$) in the period 1993–2008, coinciding with a 4 °C increase in mean sea surface temperature in the area during the same period.

Key words: *Engraulis anchoita*, reproductive potential, fecundity, spawning frequency, size at first maturity.

RESUMEN. Se estimaron las variables reproductivas de las poblaciones bonaerense y patagónica de *Engraulis anchoita*, fecundidad parcial relativa (Fr), frecuencia de puesta (S), talla de 50% de madurez sexual ($L_{50\%}$), proporción de sexos (R) y producción diaria de huevos (P_0), con material proveniente de 19 campañas de investigación realizadas en las épocas y áreas principales de desove de las dos poblaciones de anchoíta entre 1993 y 2008. El objetivo principal fue comparar la biología reproductiva de las dos poblaciones de *E. anchoita*, así como su potencial reproductivo, analizando la estructura de tallas y posibles variaciones ambientales. La P_0 varió entre 0.2×10^7 y 7.3×10^7 huevos, con un promedio anual más alto en el stock bonaerense (2.9×10^7 huevos) que en el patagónico (0.54×10^7 huevos) ($P < 0.019$). Se observó que las clases de tallas más grandes produjeron mayor número de ovocitos que clases menores con mayor número de hembras. Por otra parte, no se observó una correlación entre P_0 y la biomasa de adultos, o P_0 y la biomasa de reclutas de edad 1. La $L_{50\%}$ media del stock bonaerense fue de 100.3 mm de longitud total (LT), mientras que la del patagónico fue de 119.8 mm LT ($P < 0.001$). Las S medias de las poblaciones bonaerense y patagónica fueron 0.125 y 0.116 respectivamente, sin diferencias significativas entre stocks ($P > 0.788$), y los promedios de Fr fueron similares (508 y 493 ovocitos g^{-1}) ($P > 0.680$). Se observó una tendencia negativa significativa ($P < 0.016$) en Fr de la población bonaerense a lo largo de los años, coincidiendo con el incremento de 4 °C en la temperatura superficial del agua de mar durante la época de puesta de dicha población.

Palabras clave: *Engraulis anchoita*, potencial reproductivo, fecundidad, frecuencia reproductiva, talla de primera madurez sexual.

INTRODUCTION

The Argentine anchovy *Engraulis anchoita* is the most abundant fish species in the southwestern Atlantic Ocean, where it has a broad geographic distribution, from 23° S to 47°–49° S. Its spawning areas cover almost all the continental shelf along that latitudinal range and occur in many hydrographic scenarios including upwelling, mixohaline, tidal, and slope zones. This species constitutes an important link in the pelagic ecosystem and is the main food source of birds, marine mammals, and commercially important fish such as

INTRODUCCIÓN

La anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*) es la especie íctica de mayor abundancia en el Atlántico Sudoccidental, donde tiene una amplia distribución geográfica desde 23° S hasta 47°–49° S. Sus áreas de puesta ocupan, casi en su totalidad, la plataforma submarina a lo largo de dicho rango latitudinal, en una vasta gama de escenarios hidrográficos que incluyen regiones de afloramiento, frentes mixohalinos, de marea y el talud. Esta especie es un importante eslabón en el ecosistema pelágico y constituye la principal dieta de peces

hake. Two anchovy stocks reproduce in the Argentine Sea and in the Argentine-Uruguay maritime front area (32.55°–34.40° S and 57.57°–58.23° W), with maximum spawning activity in spring and summer (Sánchez and Ciechowski 1995). The Bonaerense stock is distributed mainly to 41° S, whereas the Patagonian stock occurs to the south of this latitude (Hansen *et al.* 1984). During the breeding season, anchovies inhabit coastal and inner shelf waters, to approximately 100 m depth. When reproductive activity ceases, the individuals undertake a trophic migration and move to outer shelf and slope waters (Sánchez and Ciechowski 1995, Hansen 2004).

Reproductive potential represents the ability of a stock to produce viable offspring (Trippel 1999), and it is an important variable that can explain some of the changes observed in the recruitment of a species (Marshall *et al.* 1998). Variations in reproductive parameters such as fecundity have been related to changes in the composition of the spawning stock (Rijnsdorp 1991, Yoneda and Wright 2004). On the other hand, high egg production values can be attributed to multiplier effects of large-sized fish with high relative fecundity and high proportions of females and mature females (Marshall *et al.* 1998).

This study aimed to estimate reproductive variables and daily egg production of the two *E. anchoita* stocks (Bonaerense and Patagonian) and compare their reproductive potential. Potential egg production was estimated as a function of size, and the interannual and interstock variations of the reproductive variables were analyzed in relation to sea surface temperature in the spawning area.

MATERIAL AND METHODS

Samples were collected during 19 research surveys conducted between 1993 and 2008 in the main spawning areas and season (spring-summer) of the two *E. anchoita* stocks (table 1, fig. 1). Adult anchovy specimens were caught in pelagic nets, and sea surface temperature (SST) data were obtained in the areas surveyed using a SeaBird CTD.

Batch fecundity, which represents the number of eggs released in a single spawn, was estimated by calculating the number of hydrated oocytes in the ovary just prior to spawning. For this, we selected only those hydrated ovaries that showed no evidence of recent spawning (i.e., without postovulatory follicles). The gravimetric method described by Hunter *et al.* (1985) was used to estimate the total number of hydrated oocytes in each pair of ovaries. Three subsamples (mean weight of 0.043 g, SD = 0.022) were taken from the anterior, middle, and posterior regions of each selected ovary and weighed on an analytical balance (accuracy of 0.1 mg). We counted the hydrated oocytes in each subsample and determined the number of oocytes in each; an average was obtained for the three subsamples and this value was multiplied by the weight of both ovaries. We then obtained estimators, corresponding to each year and stock, of the parameters *a* and *b* of the linear relationship between batch

de importancia comercial como la merluza, además de aves y mamíferos marinos. Dos stocks o poblaciones de anchoíta se reproducen en el Mar Argentino y en el sector del frente marítimo Argentino-Uruguayo (32.55°–34.40° S y 57.57°–58.23° W), con su punto máximo de puesta durante primavera y verano (Sánchez y Ciechowski 1995). La población bonaerense se distribuye principalmente hasta 41° S, mientras que la población patagónica habita al sur de esta latitud (Hansen *et al.* 1984). Durante la época reproductiva la especie ocupa aguas costeras y de la plataforma interna, aproximadamente hasta los 100 m de profundidad. Finalizada la reproducción, los individuos realizan una migración trófica desplazándose hacia aguas sobre la plataforma externa y las proximidades del talud (Sánchez y Ciechowski 1995, Hansen 2004).

Se conoce como potencial reproductivo a la capacidad que tiene una población para producir descendencia viable (Trippel 1999), y es una variable esencial que puede explicar parte de los cambios observados en el reclutamiento de una especie (Marshall *et al.* 1998). Se han relacionado variaciones en parámetros reproductivos como la fecundidad con cambios en la composición de la biomasa del stock desovante (Rijnsdorp 1991, Yoneda y Wright 2004). Por otra parte, se pueden atribuir altos valores de producción de huevos a los efectos multiplicadores de peces de gran tamaño con altas fecundidades relativas, y altas proporciones de hembras y hembras maduras (Marshall *et al.* 1998).

El objetivo principal de este trabajo fue estimar las variables reproductivas y la producción diaria de huevos de las poblaciones mencionadas de *E. anchoita*, y comparar su potencial reproductivo. Se estimó la producción potencial de huevos en función de la talla y se analizaron las variaciones interanuales e interpoblacionales de dichas variables reproductivas con respecto a los valores de temperatura superficial del agua de mar en el área de puesta.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material provino de 19 cruceros de investigación realizados en las áreas y épocas principales de desove (primavera-verano) de las dos poblaciones de *E. anchoita* entre 1993 y 2008 (tabla 1, fig. 1). Se capturaron ejemplares adultos de anchoíta en lances de pesca con red pelágica, y se obtuvieron datos de la temperatura superficial del mar (SST) en las áreas estudiadas de ambas poblaciones mediante un CTD SeaBird.

La fecundidad parcial, que representa el número de huevos liberados en una puesta, se estimó calculando el número de ovocitos hidratados presentes en los ovarios en el momento previo a la puesta. Para tal fin se seleccionaron únicamente aquellos ovarios hidratados que no mostraban evidencias de desove reciente, es decir sin folículos postovulatorios. Para estimar el número total de ovocitos hidratados en cada par de ovarios se empleó el método gravimétrico descrito en Hunter *et al.* (1985), para lo que se tomaron tres submuestras con un peso medio cada una de 0.043 g (DE = 0.022), de las regiones anterior, media y posterior de cada

Table 1. Basic data corresponding to research surveys during the spawning seasons of *Engraulis anchoita*. The average number of females analyzed per trawl is shown for fecundity (F), spawning frequency (S), and size at 50% maturity ($L_{50\%}$). Standard deviations in parentheses.

Tabla 1. Datos básicos correspondientes a las campañas de evaluación de anchoíta durante la época de puesta. En F , S y $L_{50\%}$ se muestra el promedio del número de hembras analizadas por lance. Desviación estándar entre paréntesis.

Year	Cruise dates (mm/dd)	Pelagic trawls	F	S	$L_{50\%}$	CTD stations
Bonaerense stock						
1993	10/06–10/27	26	78 (23.9)	25 (4.4)	102	86
1994	10/05–10/28	19	69 (33.5)	28 (4.5)	75	90
1995	10/09–10/21	24	53 (17.1)	20 (5.4)	68	84
1996	10/13–11/02	26	47 (22.3)	18 (2.8)	70	95
1999	10/16–11/02	16	63 (16.6)	19 (1.8)	66	88
2001	10/06–10/31	16	59 (14.0)	25 (1.1)	74	63
2002	10/30–11/15	11	61 (12.0)	25 (0.6)	48	88
2003	10/24–11/08	25	56 (22.4)	25 (1.4)	83	85
2004	10/16–11/02	32	61 (20.5)	24 (1.9)	79	101
2006	10/29–11/15	18	52 (19.1)	29 (1.3)	67	88
2008	10/21–11/09	23	56 (18.3)	29 (1.9)	104	106
Patagonian stock						
1993	11/23–12/10	16	91 (23.1)	24 (6.4)	75	88
1994	11/30–12/15	9	49 (26.2)	24 (7.1)	75	98
1995	12/05–12/08	17	45 (22.5)	21 (4.6)	79	60
1996	12/11–12/19	9	62 (16.1)	19 (2.1)	74	53
1998	12/09–12/17	9	47 (14.4)	18 (4.8)	73	50
1999	12/03–12/09	5	57 (7.5)	20 (0.0)	41	33
2004	12/11–12/20	16	52 (24.2)	25 (0.7)	63	48
2006	12/05–12/08	15	49 (20.6)	29 (1.6)	70	65

fecundity and total weight without ovaries. Finally, mean annual batch fecundity per trawl (F_T) was calculated as a function of mean total weight of females per trawl (W_T):

$$F_T = a + [b \cdot (W_T \cdot C)] \quad (1)$$

where C is the factor to convert total weight into total weight without ovaries. This value was obtained from a single linear relationship between total weight and total weight without ovaries of all the mature females used in this study. We estimated F_T in order to compare, among years and between stocks, a population fecundity value based on the weight structure of the spawning group and not of the hydrated females that were caught in a particular survey.

Relative batch fecundity (Fr) was calculated as the average of the relative fecundities calculated per trawl (n , table 1) based on more than 50 anchovy females:

$$Fr = \frac{\sum \frac{F_T}{W_T}}{n} \quad (2)$$

ovario seleccionado, y se pesaron en una balanza analítica con una precisión de 0.1 mg. Se contaron los ovocitos hidratados presentes en cada submuestra, se obtuvo para cada una el número de ovocitos por gramo, se estableció un promedio de las tres submuestras y este valor se multiplicó por el peso de ambos ovarios. Posteriormente se obtuvieron estimadores, correspondientes a cada año y población, de los parámetros (a y b) de la relación lineal entre fecundidad parcial y peso total sin ovarios. Finalmente, se utilizó la ecuación correspondiente para calcular una fecundidad parcial anual media (de cada lance, F_L), en función del peso total medio (W_L) de las hembras por lance:

$$F_L = a + [b \cdot (W_L \cdot C)] \quad (1)$$

donde C es el factor para convertir peso total en peso total sin ovarios. Este valor se obtuvo de una relación lineal única entre peso total y peso total sin ovarios de todas las hembras maduras utilizadas en este trabajo. La estimación de F_L se realizó con la finalidad de poder comparar entre años y entre poblaciones un valor de fecundidad poblacional acorde con la estructura de pesos del grupo desovante y no de las hembras

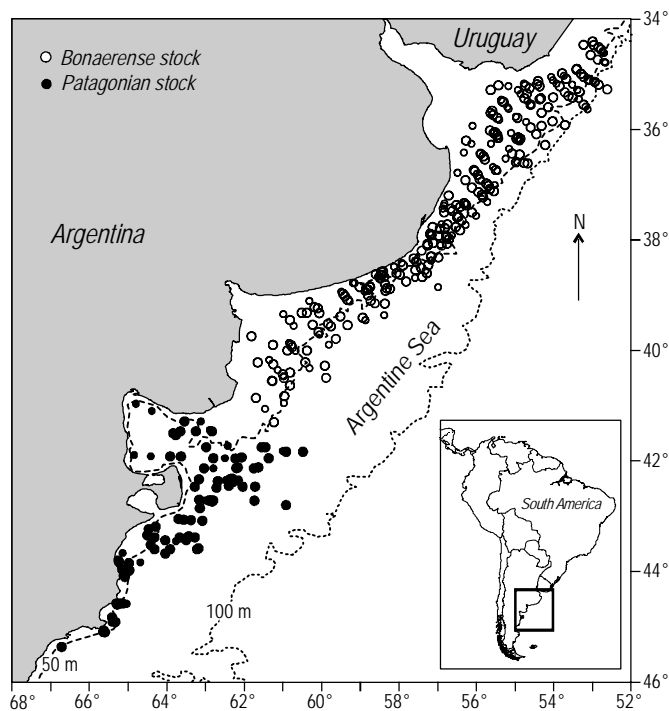


Figure 1. Distribution of the pelagic trawls in the spawning areas of the Bonaerense and Patagonian *Engraulis anchoita* stocks during the period 1993–2008.

Figura 1. Distribución de los lances de pesca en las áreas de estudio de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta en el periodo 1993–2008.

Spawning frequency (S) was determined based on the method using the incidence of females with 1- and 2-day-old postovulatory follicles (POF). The total number of spawning females divided by the total number of mature females (with vitelline oocytes) in the stock yields the mean spawning fraction (Hunter and Goldberg 1980, Hunter and Macewicz 1980):

$$S = \frac{\frac{POF1 + POF2}{2}}{n_h} \quad (3)$$

where n_h is the number of mature females in the trawl, $POF1$ the number of individuals with age-1 postovulatory follicles, and $POF2$ the number of individuals with age-2 postovulatory follicles. In the case of $POF1$ the time elapsed since ovulation is less than 24 h, whereas for $POF2$ it is 24–48 h (Pájaro *et al.* 1997). This method was used because the exact age of the follicles is not known for *E. anchoita*.

The size at 50% sexual maturity ($L_{50\%}$) was calculated using a logistic curve:

$$PM_L = \frac{1}{1 + e^{(-c \cdot (L - L_{50\%}))}} \quad (4)$$

where PM_L is the proportion of mature females of length L (mm), and c and $L_{50\%}$ are the parameters of the logistic

hidratadas que pudieron ser capturadas en una determinada campaña.

La fecundidad relativa (Fr) se calculó como el promedio de las fecundidades relativas calculadas por lance (n , tabla 1) con más de 50 hembras de anchoíta mediante la ecuación:

$$Fr = \frac{\sum \frac{F_L}{W_L}}{n} \quad (2)$$

La frecuencia de puesta (S) se estimó a partir de la proporción diaria de desovantes calculada sobre el total de las hembras maduras (con ovocitos vitelados) de la población (Hunter y Goldberg 1980, Hunter y Macewicz 1980). Para determinar el promedio porcentual de hembras en puesta se emplearon los promedios de folículos postovulatorios de edad 1 y 2 de la siguiente manera:

$$S = \frac{\frac{FPO1 + FPO2}{2}}{n_h} \quad (3)$$

donde n_h es el número de hembras maduras en el lance, $FPO1$ el número de individuos con folículos postovulatorios de edad 1 y $FPO2$ el número de individuos con folículos postovulatorios de edad 2. En los $FPO1$ el tiempo transcurrido tras la ovulación es menor a 24 h, mientras que en los $FPO2$ es entre 24 y 48 h (Pájaro *et al.* 1997). Se aplicó esta metodología debido a que en *E. anchoita* no se conoce con exactitud la edad de los folículos.

La talla de madurez sexual ($L_{50\%}$) se calculó mediante la curva logística:

$$PM_L = \frac{1}{1 + e^{(-c \cdot (L - L_{50\%}))}} \quad (4)$$

donde PM_L es la proporción de hembras maduras de talla L (mm); y c y $L_{50\%}$ son parámetros de la ecuación logística. Las diferencias interpoblacionales e intrapoblacionales en el promedio de $L_{50\%}$ se analizaron mediante un test t para varianzas desiguales.

Los valores de producción de huevos (P_0) para cada año se obtuvieron sumando los resultados de multiplicar, para cada clase de talla (considerando rangos de 1 cm), el número de hembras maduras con ovocitos vitelados por la fecundidad parcial y la frecuencia reproductiva mediante la ecuación:

$$P_0 = \sum O_i \cdot S \quad (5)$$

donde S es la frecuencia reproductiva y O_i es el número de ovocitos hidratados totales para cada talla i , calculado por:

$$O_i = (SSB_i \cdot b) + a \quad (6)$$

donde a y b son los parámetros de la curva fecundidad-peso total estimada anualmente para cada población (ecuación 1),

equation. The interstock and intrastock differences in mean $L_{50\%}$ were analyzed using the unequal variance *t*-test.

Annual egg production (P_0) values were obtained by adding the results of multiplying, for each 1-cm size class, the number of mature females with vitelline oocytes by the batch fecundity and reproductive frequency:

$$P_0 = \sum O_i \cdot S \quad (5)$$

where S is the spawning frequency and O_i the total number of hydrated oocytes in size class i , calculated as follows:

$$O_i = (SSB_i \cdot b) + a \quad (6)$$

where a and b are the parameters of the total weight-fecundity curve estimated annually for each stock (eq. 1), and SSB_i is the biomass of mature females of size i , estimated in turn as follows:

$$SSB_i = \bar{W}_i \cdot [(\sum h_i \cdot f) \cdot PM_i] \quad (7)$$

where \bar{W}_i is the mean weight per size class i ; h_i is the number of females in size class i , estimated for all trawls based on a sample of 100 specimens per trawl; f is the weighting factor; and PM_i is the proportion of mature females in size class i .

The weighting factor (f) for each trawl was estimated as follows:

$$f = \frac{DT \cdot A \cdot D_T}{WM_T \cdot (\sum D_T)} \quad (8)$$

where DT is mean fish density (t nmi⁻²) calculated for the entire campaign and represents fish density per unit surface area (acoustic surveys), A is the breeding area (nmi²), WM_T is the mean weight of the sample obtained in the trawl, and D_T is mean fish density (t nmi⁻²) calculated from acoustic records obtained along the transect in the vicinity of trawl T (Macchi *et al.* 2005). Note that to calculate D_T , all the positive acoustic values obtained in front of and behind the trawl were considered. The limits at both ends were established when a continuous series of records with null values was determined.

To estimate the mean annual values of Fr , S , the mature female proportion and total weight of females for each stock, each trawl was weighted by D_T . Daily specific fecundity (DSF) was calculated as follows:

$$DSF = Fr \cdot S \cdot R \quad (9)$$

where R is the proportion and W the total weight of mature females in the stock.

Egg production was compared to the estimates obtained for adult biomass and the biomass of age-1 recruits. The

and SSB_i es la biomasa de hembras maduras de talla i , estimada a su vez por:

$$SSB_i = \bar{W}_i \cdot [(\sum h_i \cdot f) \cdot HM_i] \quad (7)$$

donde \bar{W}_i es el peso medio de la clase de talla i ; h_i es el número de hembras de la clase de talla i estimado para todos los lances a partir de una muestra de 100 ejemplares por lance, obtenida de la captura; f representa el factor de ponderación y HM_i es la proporción de hembras maduras en cada clase de talla i .

El factor de ponderación de cada lance (f) se estimó de la siguiente manera:

$$f = \frac{DT \cdot A \cdot D_L}{WM_L \cdot (\sum D_L)} \quad (8)$$

donde DT es la densidad media de peces (t milla náutica⁻²) calculada para toda la campaña y representa la densidad de peces por unidad de superficie de prospectada acústicamente, A es el área reproductiva (milla náutica²), WM_L es el peso medio de la muestra obtenida en el lance; y D_L es la densidad media de peces (t mn⁻²) calculada a partir de los registros acústicos obtenidos a lo largo de la transecta en las inmediaciones del lance L (Macchi *et al.* 2005). Cabe señalar que para calcular D_L se consideraron todos los valores positivos del registro acústico, ubicados por delante y detrás del lance. Los límites en ambos extremos se establecieron cuando se determinó una serie continua de registros con valores nulos.

Para calcular los promedios anuales de los parámetros Fr , S , la proporción de hembras maduras y el peso total de las hembras maduras de cada población se ponderó cada lance por la densidad media de peces (D_L). Finalmente se calculó la fecundidad diaria específica (FDE) mediante:

$$FDE = Fr \cdot S \cdot R \quad (9)$$

donde R representa la proporción y W el peso total de las hembras maduras en la población.

La producción de huevos fue comparada con estimaciones de las biomásas de adultos y de reclutas de edad 1. Los valores anuales de estas dos últimas variables en la población bonaerense fueron obtenidos a partir del modelo de Mertz y Myers (1996) para el análisis de cohortes; mientras que para la población patagónica se estimaron mediante la aplicación de un modelo de producción estructurado por edades (Hansen *et al.* 2008a, b).

Con la finalidad de agrupar los datos anuales de distribución de tallas en cada población de anchoíta se utilizaron valores de abundancia relativa de la forma:

$$AR_i = \frac{A_i}{A_{max}} \quad (10)$$

donde AR es la abundancia relativa de la talla i , A_i es el número de individuos de la clase de tallas i y A_{max} es el

annual values of these latter two variables for the Bonaerense stock were obtained according to the model proposed by Mertz and Myers (1996) for cohort analysis, whereas for the Patagonian stock they were estimated using an age-structured production model (Hansen *et al.* 2008a, b).

Relative abundance (RA) values were used to pool the annual size distribution data for each stock:

$$RA_i = \frac{A_i}{A_{max}} \quad (10)$$

where RA_i is the relative abundance of class size i , A_i is the number of individuals in class size i , and A_{max} is the maximum number of individuals in size class i within the range of sizes considered that year.

Finally, we estimated the proportion of egg production relative to the abundance of mature females (SP_{0i}):

$$SP_{0i} = \frac{P_{0i}}{AR_i} \quad (11)$$

where P_{0i} is relative egg production for size class i and AR_i was calculated as in equation 10.

RESULTS

Size distribution

Smaller sizes were more abundant in the Bonaerense stock than in the Patagonian stock, while the latter showed higher relative abundances (fig. 2). The Bonaerense stock showed a main mode at 11 cm TL and a second mode at 14 cm TL. There was a small group of juveniles ranging from 6 to 7 cm TL. Note that the trawl net used had a codend mesh size of 2 cm, so we believe that this group of small individuals was not undersampled by the fishing gear. The Patagonian stock, on the other hand, showed a main mode at 14 cm TL and an important group of individuals measuring approximately 12 cm TL. A small group of juveniles with a mode at 7 cm TL was also observed for this stock. The size range was almost the same for both stocks: 5–20 and 6–20 cm TL for the Bonaerense and Patagonian stocks, respectively.

Size at 50% sexual maturity

Mean $L_{50\%}$ was 100.3 cm TL (range: 91.0–106.8 cm TL) for the Bonaerense stock and 119.8 cm TL (range: 115.2–123.0 cm TL) for the Patagonian stock; statistical differences were observed between both values (t -test; $P < 0.001$). Interannual differences were found for the Bonaerense stock (fig. 3): the highest $L_{50\%}$ value of all the period analyzed was recorded in 2002, and in 1993 and 1994 the values were significantly lower ($P < 0.001$). For the Patagonian stock, differences in $L_{50\%}$ were not observed among

número de individuos máximo de la clase de tallas i dentro del rango de tallas considerado ese año.

Finalmente, se estimó la proporción entre la producción de huevos y la abundancia de hembras maduras (SP_{0i}):

$$SP_{0i} = \frac{P_{0i}}{AR_i} \quad (11)$$

donde P_{0i} es la producción relativa de huevos para la clase de talla i y AR_i fue calculado en la ecuación 10.

RESULTADOS

Distribución de tallas

En la población bonaerense las tallas menores fueron más abundantes que en la población patagónica, mientras que esta última presentó mayores abundancias relativas (fig. 2). El stock bonaerense mostró una moda principal en 11 cm LT, con una segunda moda en 14 cm LT. Por otra parte, se observó un pequeño grupo de anchoítas juveniles con tallas entre 6 y 7 cm LT. Cabe señalar que el tamaño de malla del sobrecopo de la red pelágica utilizada es de 2 cm, por lo que se puede considerar que ese grupo de individuos pequeños no fue submuestreado por el arte de pesca. A diferencia del stock anterior, en el conjunto patagónico la moda principal estuvo en 14 cm LT, con un grupo importante de individuos de aproximadamente 12 cm LT. También en esta población se detectó un pequeño grupo de juveniles con una moda de 7 cm LT. El rango de tallas fue prácticamente similar en ambas poblaciones, entre 5 y 20 cm LT para la bonaerense y entre 6 y 20 cm LT para la población patagónica.

Tallas de 50% de maduración sexual

La $L_{50\%}$ media del stock bonaerense fue de 100.3 cm LT (rango: 91.0–106.8 cm LT), mientras que la del patagónico fue de 119.8 cm LT (rango: 115.2–123.0 cm LT), con diferencias estadísticas entre ambos valores (test t ; $P < 0.001$). A su vez, en la población bonaerense se detectaron diferencias interanuales (fig. 3); en 2002 se registró la mayor $L_{50\%}$ de todo el periodo analizado, mientras que en 1993 y 1994 los valores fueron significativamente menores ($P < 0.001$). En cuanto a la población patagónica, no se observaron diferencias en la $L_{50\%}$ entre años. La comparación entre las $L_{50\%}$ de 1996 y 1999 (fig. 3), con valores extremos, no mostró diferencias estadísticas (test t ; $P > 0.060$) entre ambos.

Producción potencial de huevos diaria

La P_0 estimada en el periodo 1993–2008 osciló entre 0.2×10^7 y 7.3×10^7 huevos, con promedio anual significativamente mayor (test t ; $P < 0.019$) en el stock bonaerense (2.9×10^7 huevos) que en el patagónico (0.54×10^7 huevos). En el periodo comprendido entre 1993 y 1996 los valores

years. Comparison of $L_{50\%}$ in 1996 and 1999 (extreme values, fig. 3) did not reveal statistical differences (t -test; $P > 0.060$) between them.

Daily potential egg production

The P_0 estimated for the period 1993–2008 ranged from 0.2×10^7 to 7.3×10^7 oocytes. Annual mean production was significantly higher (t -test; $P < 0.019$) for the Bonaerense stock (2.9×10^7 oocytes) than for the Patagonian stock (0.54×10^7 oocytes). The values for both stocks were similar from 1993 to 1996 (fig. 3), but subsequently increased notably in the case of the Bonaerense stock until reaching a maximum of 7.3×10^7 oocytes in 2006, whereas in the case of the Patagonian stock they remained low, except for a slight increase, also in 2006, to 1.75×10^7 oocytes (fig. 3).

We also analyzed the relationship between P_0 and (1) adult biomass (AB) and (2) the biomass of age-1 recruits ($BR1$) the following year. No correlation was observed for either the Bonaerense stock (AB vs P_0 : $P > 0.360$; P_0 vs $BR1$: $P > 0.064$; fig. 4) or the Patagonian stock (AB vs P_0 : $P > 0.310$; P_0 vs $BR1$: $P > 0.960$; fig. 5); however, the two highest abundance values for the Patagonian adult stock (in 1996 and 2006–2007) coincided with the two highest P_0 values (fig. 5), something that was not detected for the Bonaerense stock.

Analysis of P_0 by size class for all the years pooled revealed that in the Bonaerense stock the size class of 15 cm TL contributed the highest P_0 , whereas in the Patagonian stock it was 14 cm TL, followed by 17 cm TL (fig. 2). Hence, individuals >14 cm TL represented 21% and 28% of the adult fraction of the Bonaerense and Patagonian stocks, respectively, but only produced 48% and 59% of the eggs. In

fueron similares en ambas poblaciones (fig. 3), pero la producción de huevos en el stock bonaerense se incrementó notablemente desde entonces, alcanzando su máximo valor en 2006 (7.3×10^7); sin embargo, en el stock patagónico P_0 permaneció bajo (fig. 3), aunque con un ligero incremento hasta 1.75×10^7 huevos, también en 2006.

Por otra parte se analizó la relación entre la producción de huevos y (1) la biomasa de adultos (BA) y (2) la biomasa de los reclutas de edad 1 ($BR1$) al año siguiente. No se observó ninguna correlación entre P_0 y las citadas variables ni en la población bonaerense (fig. 4; BA vs P_0 : $P > 0.360$; P_0 vs $BR1$: $P > 0.064$), ni en la población patagónica (BA vs P_0 : $P > 0.310$; P_0 vs $BR1$: $P > 0.960$). Sin embargo, como puede observarse en la figura 5, los dos máximos de abundancia de adultos del stock patagónico (1996 y 2006–2007) coincidieron con los dos valores máximos de producción de huevos, algo que no se detectó en la población bonaerense.

Cuando se analizó P_0 por clase de talla para el conjunto de todos los años analizados se determinó que en la población bonaerense la clase de talla de 15 cm LT fue la que aportó la mayor producción de huevos, mientras que en el stock patagónico fue la de 14 cm LT, aunque este mostró una moda secundaria en 17 cm LT (fig. 2). Así, los individuos mayores de 14 cm representaron 21% y 28% de la población adulta para el stock bonaerense y el patagónico, respectivamente, pero produjeron 48% y 59% de los huevos. En general se puede observar que son los individuos más grandes los que contribuyen mayormente a la producción de huevos. Al calcular la relación entre la producción relativa de huevos y la abundancia relativa de cada clase de tallas (ecuación 11), se aprecia claramente como las tallas mayores, menos abundantes, produjeron proporcionalmente mayor cantidad de huevos (fig. 6).

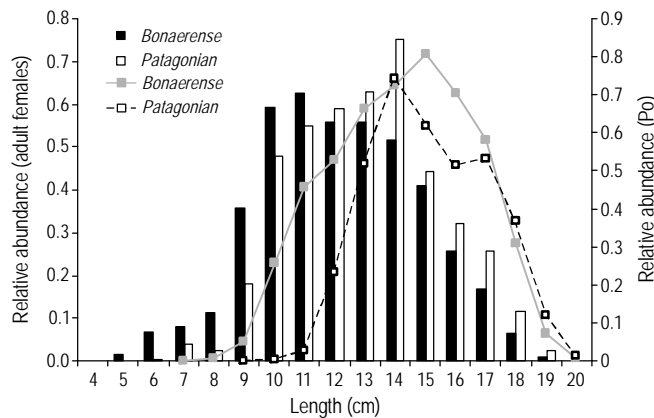


Figure 2. Distribution of female sizes (bars) and relative daily egg production (P_0 , lines) as a function of female size of the Bonaerense and Patagonian *Engraulis anchoita* stocks during the period 1993–2008.

Figura 2. Distribución de tallas de hembras (barras) y producción diaria de huevos (P_0) relativa (líneas) en función de la talla de hembras de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta capturadas en el periodo 1993–2008.

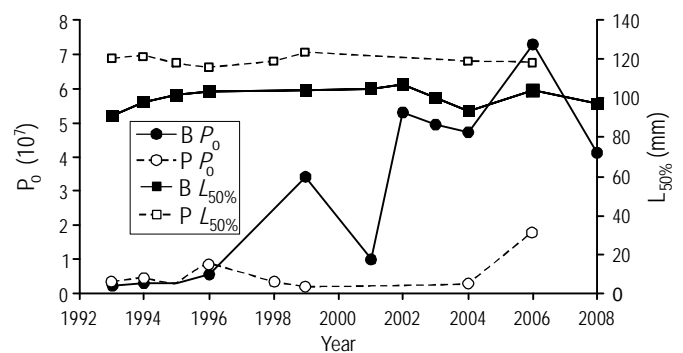


Figure 3. Mean annual daily egg production (P_0) and size at 50% sexual maturity ($L_{50\%}$) of the two *Engraulis anchoita* stocks. The P_0 values are expressed in tens of millions of eggs. B: Bonaerense stock; P: Patagonian stock.

Figura 3. Producción diaria de huevos (P_0) y talla de 50% de madurez sexual ($L_{50\%}$) media anual de las dos poblaciones de anchoíta. Los valores de P_0 están expresados en decenas de millones de huevos. B: población bonaerense; P: población patagónica.

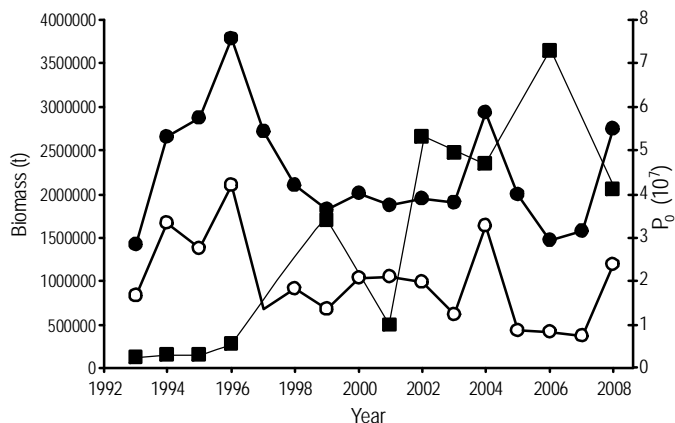


Figure 4. Adult biomass (●), biomass of age-1 pre-recruits (○) in the year $t + 1$, and daily egg production (P_0 , □) estimated for the Bonaerense *Engraulis anchoita* stock. The P_0 values are expressed as 10^7 oocytes.

Figura 4. Biomazas de adultos (●), de prereclutas de edad 1 (○) en el año $t + 1$, y producción diaria de huevos (P_0 , □), estimadas para la población bonaerense de anchoíta. Los valores de P_0 están expresados en 10^7 huevos.

general, larger individuals produce more eggs. The estimation of the relationship between relative egg production and relative abundance of each size class (eq. 11) clearly showed how the larger, less abundant sizes, produced a proportionally larger amount of eggs (fig. 6).

Spawning frequency

There were no statistical differences in S among years in either the Bonaerense stock (ANOVA; $P > 0.344$) or the Patagonian stock (ANOVA; $P > 0.187$), or between both stocks ($P > 0.788$). Note that this analysis included only four years for the Patagonian stock because, in the other years, the number of trawls containing adult females was insufficient to estimate S . Throughout the period considered, S did not show any trend, but most years show high confidence intervals (fig. 7). Consequently, pooled stock data were used to estimate S by year. Mean S for all the period analyzed was 0.123 (coefficient of variation [CV]: 24.2), indicating that spawning occurred every eight days.

There was a significant negative relationship ($P < 0.015$; fig. 8) between S and R , the latter being the ratio of female weight to the total weight of mature individuals, considering the total number of trawls that captured a high number of mature females. Pooled stock data were used, grouped in 0.1 R ranges.

Relative batch fecundity and daily specific fecundity

Mean Fr estimated for the Bonaerense stock was 508 (CV: 0.18) oocytes g^{-1} female without ovaries, whereas for the Patagonian stock it was lower, 493 (CV: 0.13) oocytes g^{-1}

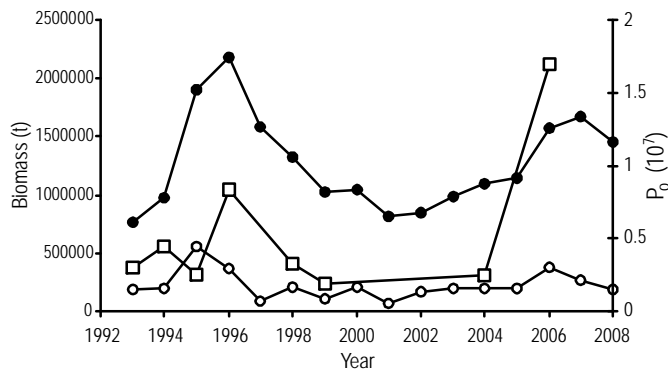


Figure 5. Adult biomass (●), biomass of age-1 pre-recruits (○) in the year $t + 1$, and daily egg production (P_0 , □) estimated for the Patagonian *Engraulis anchoita* stock. The P_0 values are expressed as 10^7 oocytes.

Figura 5. Biomazas de adultos (●), de prereclutas de edad 1 (○) en el año $t + 1$, y producción diaria de huevos (P_0 , □), estimadas para la población patagónica de anchoíta. Los valores de P_0 están expresados en 10^7 huevos.

Frecuencia de puesta

No se observaron diferencias estadísticas en S entre años ni en la población bonaerense (ANOVA; $P > 0.344$) ni en la patagónica (ANOVA; $P > 0.187$), ni tampoco entre ambas poblaciones ($P > 0.788$). Es importante considerar que en este análisis solamente se incluyeron cuatro años de la población patagónica, ya que en el resto de los años el número de lances con hembras adultas para estimar S fue insuficiente. A lo largo del periodo considerado, S no evidenció ninguna tendencia, no obstante en la mayoría de los años destaca la estimación de elevados intervalos de confianza (fig. 7). Por esta razón se estimó S para cada año usando las dos poblaciones conjuntamente. La S media para todo el periodo analizado fue de 0.123 (coeficiente de variación, CV: 24.2), lo cual representó un desove cada ocho días.

Por último, se observó una relación negativa significativa ($P < 0.015$; fig. 8) entre S y R , siendo esta última la proporción en peso de hembras con respecto al peso total de los individuos maduros considerando el total de los lances donde se pudo capturar un número elevado de hembras maduras. Se utilizaron los datos de ambas poblaciones en conjunto, agrupados en rangos de R de 0.1.

Fecundidad parcial relativa y fecundidad diaria específica

La Fr media estimada para la población bonaerense fue de 508 (CV: 0.18) ovocitos g^{-1} hembra sin ovarios mientras que en la población patagónica ésta fue algo menor: 493 (CV: 0.13) ovocitos g^{-1} hembra sin ovarios. Con la excepción de 1995 y 2004, en los restantes años donde se pudo calcular un valor para cada población, la Fr del stock bonaerense fue siempre mayor que la del conjunto patagónico (fig. 9). A

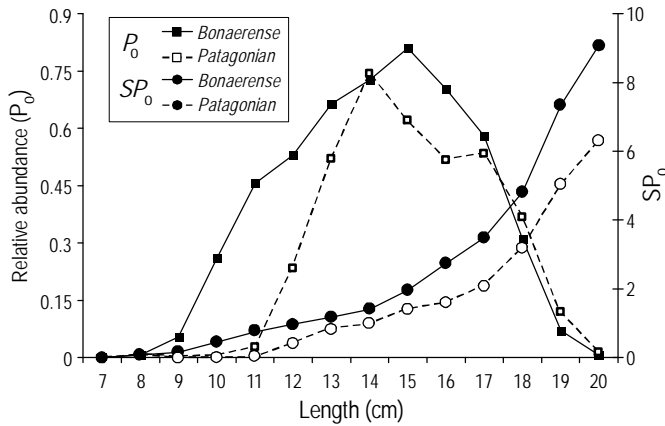


Figure 6. Relative daily egg production (P_0) as a function of female size and proportion between the relative abundance of P_0 and the relative abundance of adult females per size class (SP_0).

Figura 6. Producción diaria de huevos relativa (P_0) en función de la talla de hembras y proporción entre la abundancia relativa de P_0 y la abundancia relativa de hembras adultas para cada clase de talla (SP_0).

female without ovaries. Except for 1995 and 2004, in the other years when it was possible to calculate a value for each stock, the Fr for the Bonaerense stock was always higher than that for the Patagonian stock (fig. 9). Despite this, there were no statistical differences in mean Fr between stocks for the set of years analyzed ($P > 0.680$).

The Fr for the Bonaerense stock decreased significantly in the period analyzed ($r^2 = 0.49$; $P < 0.016$), though a markedly low value was recorded in 1995 (fig. 9). Analysis of temperature data obtained during the surveys conducted in the Bonaerense region revealed that the lowest mean SST of all the period analyzed was recorded in 1995 (fig. 9). From 1996 to 2008, the last year analyzed, an approximately 2°C increase in SST relative to the period 1993–1995 was recorded in the spawning area of the Bonaerense stock. Nonetheless, there was no significant relationship between Fr for the Bonaerense stock and SST for the period 1993–2008 ($P > 0.360$). An apparent increase in SST during the period 1993–2006 was also observed in the Patagonian region (fig. 9); however, the Fr values did not vary significantly ($r^2 = 0.03$; $P > 0.698$) and, as for the Bonaerense stock, there was no significant relationship between Fr and SST in the period analyzed ($P > 0.211$).

Both stocks showed a negative relationship between daily P_0 and Fr , though there were no significant statistical differences (Bonaerense: $P > 0.078$; Patagonian: $P > 0.837$).

The DSF values estimated for the Bonaerense and Patagonian stocks ranged from 21 to 55 oocytes g^{-1} (fig. 10). The mean DSF values for all the period analyzed were 33 and 39 oocytes g^{-1} , respectively, and there were no significant differences between stocks ($P > 0.260$).

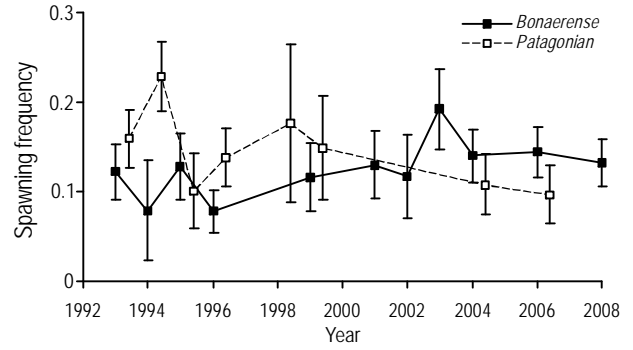


Figure 7. Spawning frequency of the Bonaerense and Patagonian *Engraulis anchoita* stocks. The vertical lines correspond to the 95% confidence interval.

Figura 7. Frecuencia de puesta de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta. Las líneas verticales corresponden a los intervalos de confianza de 95%.

pesar de esto no se observaron diferencias estadísticas en los promedios de fecundidad parcial relativa entre ambas poblaciones para el conjunto de los años analizados ($P > 0.680$).

La Fr de la población bonaerense decreció significativamente en el periodo estudiado ($r^2 = 0.49$; $P < 0.016$), aunque en 1995 la fecundidad ya había presentado un valor marcadamente bajo (fig. 9). El análisis de los datos de temperatura obtenidos durante los cruceros realizados en el sector bonaerense mostró que en 1995 se observó el menor promedio de SST de todo el período estudiado (fig. 9). A partir de 1996 y hasta 2008, último año analizado, en el área de desove de la población bonaerense de anchoíta se registró un aumento de SST de aproximadamente 2°C con respecto al periodo 1993–1995. Aún así no existió una relación significativa entre Fr de la población bonaerense y SST para el periodo 1993–2008 ($P > 0.360$). Por otra parte, también se observó un aparente incremento de SST en el periodo 1993–2006 en la región patagónica (fig. 9); sin embargo, los valores de Fr no variaron significativamente ($r^2 = 0.03$; $P > 0.698$). Al igual que en la población bonaerense, allí tampoco se observó una relación significativa entre Fr y SST para el periodo analizado ($P > 0.211$).

En ambas poblaciones se evidenció una relación negativa entre P_0 y Fr en ambas poblaciones, aunque sin diferencias estadísticas significativas (bonaerense: $P > 0.078$; patagónica: $P > 0.837$).

Los valores estimados para la FDE de las poblaciones bonaerense y patagónica oscilaron entre 21 y 55 ovocitos g^{-1} (fig. 10). Los promedios de FDE para todo el periodo analizado fueron 33 y 39 ovocitos g^{-1} , respectivamente, sin diferencias significativas entre poblaciones ($P > 0.260$).

Proporción de hembras adultas

A lo largo del periodo estudiado, R varió considerablemente durante la época reproductiva. En el stock bonaerense

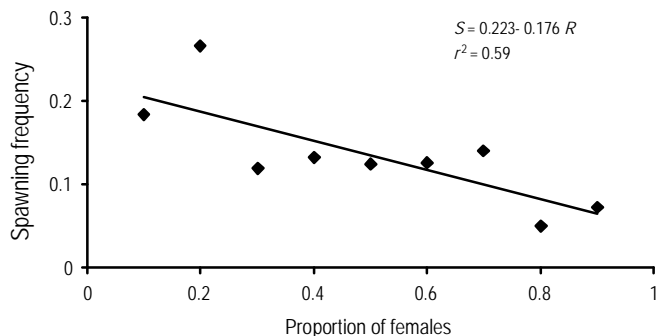


Figure 8. Relationship between spawning frequency (S) and proportion of mature females (R). Data are grouped in 0.1 R ranges.

Figura 8. Relación entre la frecuencia de puesta (S) y la proporción de hembras maduras (R). Los datos se agruparon en intervalos de 0.1 de R .

Proportion of adult females

Throughout the period analyzed, R varied considerably during the spawning season. The Bonaerense stock had a significantly higher proportion of females (53.6%; CV: 0.098; $P < 0.005$), but although R decreased with time, this trend was not significant ($P > 0.090$). No differences in sex ratio were observed for the Patagonian stock (51.4%; CV: 0.180), though adult females also predominated. There were no significant differences in R between stocks ($P > 0.550$; fig. 11).

DISCUSSION

The Bonaerense and Patagonian *E. anchoita* stocks occupy different habitats and have well-defined spawning and nursery areas extending from approximately 33° to 47° S, with a separation between both at 41° S (Hansen 1994). A fundamental difference between both stocks is related to parameter $L_{50\%}$, which is 100 and 120 mm TL for anchovy from the Bonaerense and Patagonian regions, respectively. While the former reach sexual maturity in the first year of life, the latter do so at the beginning of the second year (Hansen *et al.* 1984, Hansen 2004). Funamoto *et al.* (2004) reported differences in $L_{50\%}$ for two stocks of *Engraulis japonicus*, and indicated that these differences could be attributed to food availability and, consequently, the growth rate. Though the factors responsible for the differences in $L_{50\%}$ between the two *E. anchoita* stocks under study have not yet been identified, the mean temperature in the areas they inhabit may be a possible cause. Mean annual SST in the Bonaerense region is 16°C, ranging from 11 to 21°C, while in the Patagonian region it is 12.4°C, ranging from 9 to 17°C (Hoffmann *et al.* 1997). The different temperatures in the areas inhabited by both anchovy stocks likely affect the growth rates, which would explain the differences in $L_{50\%}$.

Two stocks of the anchovy *E. ringens* have been detected in Chilean waters. They have well-defined spawning areas

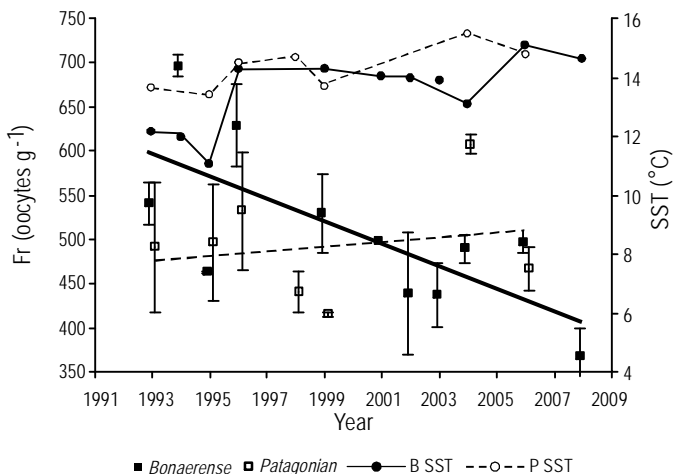


Figure 9. Relative fecundity (Fr) of the Bonaerense (B) and Patagonian (P) *Engraulis anchoita* stocks, and annual sea surface temperature (SST) in the spawning areas of both stocks (thin lines). The vertical lines represent the 95% confidence interval. The thick lines represent the Fr trends in both stocks.

Figura 9. Fecundidad relativa (Fr) de las poblaciones bonaerense (B) y patagónica (P) de anchoíta y temperatura anual del agua de mar en superficie (SST) en el área de puesta de ambas poblaciones (líneas delgadas). Las líneas verticales representan el intervalo de confianza de 95%. Las líneas gruesas representan las tendencias de Fr en ambas poblaciones.

hubo una proporción significativamente mayor de hembras (53.6%; CV: 0.098; $P < 0.005$) y aunque R disminuyó con el tiempo, esta tendencia no fue significativa ($P > 0.090$). En el stock patagónico no hubo diferencias en la proporción de sexos (51.4%; CV: 0.180) aunque aquí también predominaron las hembras adultas. No se observaron diferencias significativas en R entre poblaciones ($P > 0.550$; fig. 11).

DISCUSIÓN

Las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta ocupan hábitats diferentes, y tienen áreas de puesta y cría bien definidas que comprenden latitudinalmente desde aproximadamente 33° S hasta 47° S, con una separación entre ambas en 41° S (Hansen 1994). Una diferencia fundamental entre las dos poblaciones se relaciona con el parámetro $L_{50\%}$, ya que mientras que en la anchoíta del sector bonaerense ésta se sitúa alrededor de los 100 mm LT, en el sector patagónico ésta se alcanza a los 120 mm LT. Cabe destacar que mientras la anchoíta de la población bonaerense llega a la madurez sexual al primer año de vida, la patagónica lo hace recién al segundo año (Hansen *et al.* 1984, Hansen 2004). Funamoto *et al.* (2004) observaron diferencias en $L_{50\%}$ en dos poblaciones de *Engraulis japonicus*, e indicaron que dichas diferencias podrían ser atribuidas a la disponibilidad de alimento y, consecuentemente, a la tasa de crecimiento. Si bien aún no se han podido identificar los factores responsables de las diferencias entre $L_{50\%}$ de las poblaciones de anchoíta

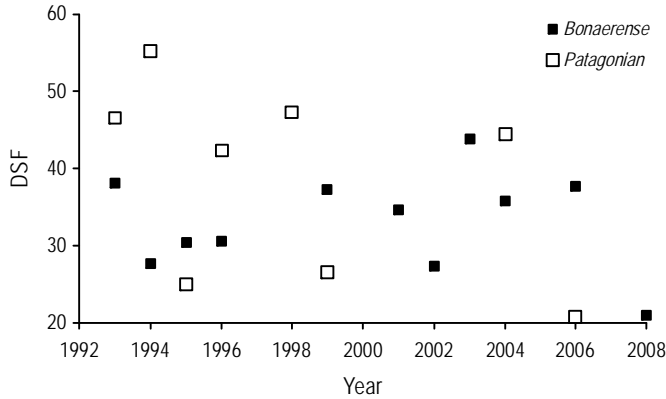


Figure 10. Daily specific fecundity (*DSF*) of the Bonaerense and Patagonian *Engraulis anchoita* stocks.

Figura 10. Fecundidad diaria específica (*DSF*) de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta.

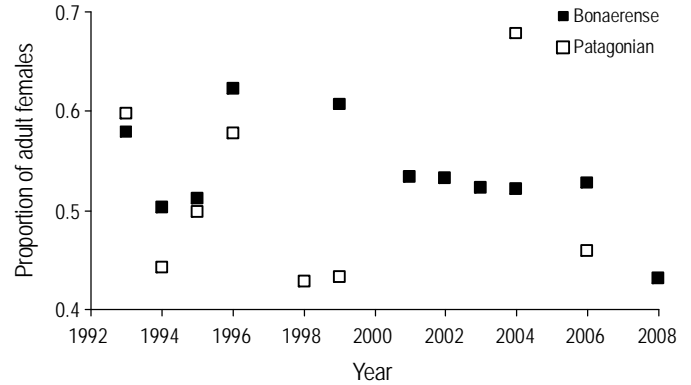


Figure 11. Proportion of mature females in the Bonaerense and Patagonian *Engraulis anchoita* stocks.

Figura 11. Proporción de hembras maduras de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta.

with different environmental conditions, the first located at approximately 18–23°S and the second at 35–38°S (Leal *et al.* 2009); however, despite being separated by 15° of latitude, both reproduce at 120 mm TL (Cubillos and Arancibia 1993). A $L_{50\%}$ of 110–112 mm TL was also obtained for the European anchovy *E. encrasicolus* (Millán 1999, Basilone *et al.* 2006), similar to that reported here for *E. anchoita*.

The only interannual difference in $L_{50\%}$ of the Bonaerense stock was observed between 2002 and 1993 and 2004. The highest $L_{50\%}$ value of the entire period analyzed was recorded in 2002. One of the biggest problems in estimating $L_{50\%}$ is having a wide range of both juvenile and adult size classes, and in 2002 only a few juvenile and adult specimens measuring 86–107 mm TL were obtained, which could have affected the calculation. That year, size distribution showed a single mode at 140 mm TL, similar to that generally found for the Patagonian stock. Certain variations in size at first maturity can be attributed to differential growth of cohorts exposed to varying environmental conditions (Sparre *et al.* 1989).

Egg production of the Bonaerense stock was, in general, higher than that of the Patagonian stock except during the period 1993–1996 when the values for both stocks were similar. While analyzing which variable most affected daily egg production, we found that DT , which influences f (eq. 8), played a determining role in the inter- and intra-annual differences of P_0 in the two anchovy stocks (fig. 11).

Analysis of egg production by female size clearly shows that the larger size classes contributed more to the reproductive potential of both stocks. These classes, despite having fewer individuals relative to the smaller classes, produced a proportionally larger amount of eggs. Their higher fecundity and greater proportion of mature females relative to the smaller classes were other attributes that contributed to increase egg production (Marshall *et al.* 1998). Moreover, larger individuals can produce oocytes over a longer period of time, increasing not only the number of eggs spawned but

argentina aquí estudiadas, una posible diferencia estaría dada por la temperatura media de las regiones donde habitan. En la región bonaerense la SST media anual es de 16 °C, con variaciones entre 11 y 21 °C; mientras que en la región patagónica ésta es de 12.4 °C, con variaciones entre 9 y 17 °C (Hoffmann *et al.* 1997). Las distintas temperaturas donde habitan las dos poblaciones de anchoíta argentina seguramente afectan las tasas de crecimiento y, por lo tanto, explicarían las diferencias en $L_{50\%}$.

Por el contrario, en la anchoveta (*E. ringens*) que habita aguas chilenas se han descrito dos poblaciones con áreas de puesta bien definidas que muestran grandes diferencias ambientales, la primera aproximadamente en 18–23°S y la segunda en 35–38°S (Leal *et al.* 2009); sin embargo, a pesar de estar separadas por 15° de latitud, ambas se reproducen a los 120 mm LT (Cubillos y Arancibia 1993). También para *E. encrasicolus* (Millán 1999, Basilone *et al.* 2006) se ha obtenido un $L_{50\%}$ de 110–112 mm LT, similar al encontrado aquí para *E. anchoita*.

La única diferencia interanual en $L_{50\%}$ del stock bonaerense se observó entre 2002, y 1993 y 2004. En 2002 se registró el máximo valor de $L_{50\%}$ de todo el periodo analizado. Uno de los mayores problemas al estimar $L_{50\%}$ es contar con un amplio rango de clases de talla, tanto de jóvenes como de adultos, y en 2002 sólo se obtuvieron unos pocos ejemplares jóvenes y adultos entre 86 y 107 mm LT, por lo que es posible que esto afectara la estimación. Ese año la distribución de tallas presentó una única moda en 140 mm LT, similar a la que se observa generalmente en la población patagónica. Ciertas variaciones en la talla de primera maduración pueden ser atribuidas a un crecimiento diferencial de distintas cohortes que enfrentan condiciones ambientales variables (Sparre *et al.* 1989).

La producción de huevos de la población bonaerense fue, en general, mayor que la del stock patagónico, con la excepción del periodo 1993–1996 donde los P_0 de ambas

also their probability of survival (Lambert 1990, Kjesbu *et al.* 1996). In the case of *E. anchoita*, the Bonaerense stock showed a mode in size distribution at 11 cm TL, though maximum egg production was recorded for the size class of 15 cm TL. Likewise, though individuals measuring 10–14 cm TL were more abundant in the Patagonian stock, those measuring 14–17 cm TL produced more eggs.

No relationship was observed between spawning stock biomass of both anchovy stocks and egg production, though in the case of the Bonaerense stock the highest biomass values coincided with the two highest P_0 values. Some authors question the impact of the variation in spawning stock on the variation observed in the recruitment of marine fish stocks (Shepherd *et al.* 1984, Rijnsdorp *et al.* 1991). An explanation is that the relationship between recruitment and parental stock may go unnoticed due to high natural mortality during the pre-recruit period (Goodyear and Christensen 1984, Cushing 1988, Walters and Collie 1988). One of the primary objectives of fisheries science has been to identify the environmental and/or ecological factors affecting the mortality of pre-recruits and which have been reported to be primarily responsible for the variation in recruitment.

Marshall *et al.* (1998) showed that the variation in egg production of *Gadus morhua* was greater than that observed for spawning biomass, and was more closely related to the level of variation of recruits. However, analysis of the relationship between recruits (age 1) and daily egg production of *E. anchoita* did not show any correlation, at least in the period analyzed. These results suggest that it is necessary to consider other biological, ecological, and/or environmental processes that may govern the growth, reproduction, and mortality of the first life stages of *E. anchoita*.

The fraction of spawning females ranged from 8% to 19%, indicating that spawning occurred every 5–13 days. Similar S values have been reported for *E. mordax* (Bindman 1986), *E. ringens* (Alheit *et al.* 1984), and *E. capensis* (Shelton *et al.* 1993); however, considerably higher values (30–70%) have been reported for *E. japonica* and *E. encrasicolus* (Tsuruta and Hirose 1989, Motos and Santiago 1990).

During peak spawning times of *E. anchoita*, the R values ranged from 43% to 68% (mean of 53%). Similar estimates have been reported for *E. encrasicolus* (Somarakis *et al.* 2004) and *E. ringens* (Cubillos *et al.* 2007). During the spawning season, the proportion of females in fishing sets tends to be higher than that of males. This is because the inverse relationship is generally observed only in schools of breeding individuals (close to spawning), which are smaller, less dense and, therefore, less attractive for commercial capture (Hunter and Golberg 1980). On the other hand, Uriarte *et al.* (1996) have indicated that the low proportion of female *E. encrasicolus* captured during peak spawning activity in spring can be attributed to the fact that females close to spawning are located in areas and/or at depths not sampled by commercial fleets. In our case, the specimens were obtained

poblaciones fueron similares. Al analizar que variable influía más en la producción diaria de huevos se observó que la DT , que afecta el factor de ponderación f (ecuación 8), fue determinante en las diferencias inter e intra anuales de P_0 en las dos poblaciones de anchoíta (fig. 11).

El análisis de la producción de huevos por tamaño de las hembras ilustra claramente que las clases de talla mayores fueron las que más contribuyeron al potencial reproductivo de ambos stocks de anchoíta. Estas clases, a pesar de tener un menor número de individuos con respecto a las de tallas menores, produjeron en proporción mayor cantidad de huevos, combinando además otros atributos que contribuyen a incrementar P_0 como su elevada fecundidad y mayor proporción de hembras maduras en relación con las clases más pequeñas (Marshall *et al.* 1998). A su vez, peces más grandes pueden producir ovocitos en un periodo de tiempo mayor, incrementando no sólo el número de huevos desovados, sino también la probabilidad de supervivencia de los mismos (Lambert 1990, Kjesbu *et al.* 1996). En el caso de la anchoíta argentina, la población bonaerense presentó una moda en la distribución de tallas de 11 cm LT, aunque la máxima producción de huevos se observó en la clase de talla de 15 cm LT. De igual manera, si bien la mayor abundancia de la población patagónica fue del rango de 10–14 cm LT, la mayor P_0 fue producida por las clases de talla entre 14 y 17 cm LT.

No se observó relación alguna entre la biomasa del stock desovante de ambas poblaciones de anchoíta y la producción de huevos, aunque en el stock bonaerense los valores máximos de biomasa coincidieron con dos máximos de producción de huevos. Algunos autores cuestionan el impacto de la variación en el stock desovante como responsable de la variación observada en el reclutamiento de las poblaciones de peces marinos (Shepherd *et al.* 1984, Rijnsdorp *et al.* 1991). Una explicación para ello es que la relación entre reclutamiento y el stock parental puede llegar a pasar desapercibida debido a una elevada mortalidad natural durante el periodo de prereclutas (Goodyear y Christensen 1984, Cushing 1988, Walters y Collie 1988). Uno de los objetivos primarios de las ciencias pesqueras ha sido identificar los factores ambientales y/o ecológicos que afectan la mortalidad de los prereclutas y que han sido señalados como principales responsables de la variación en el reclutamiento.

Marshall *et al.* (1998) demostraron que la variación en la producción de huevos de *Gadus morhua* fue mayor que la observada en la biomasa desovante, estando aquella más estrechamente relacionada con el nivel de variación de los reclutas. Sin embargo, el análisis de la relación entre los reclutas (de edad 1) y la producción diaria de huevos en la anchoíta argentina no presentó ninguna correlación, por lo menos en el período analizado. Estos resultados probablemente sugieran que será necesario considerar otros procesos, biológicos, ecológicos y/o ambientales que podrían gobernar el crecimiento, la reproducción y la mortalidad de los primeros estadios de desarrollo de *E. anchoita*.

exclusively during research surveys and sets were performed when schools or acoustic signals of interest were identified, regardless of the time of day, allowing the capture of a representative number of fish. It is therefore possible that the fraction of males that make up these small spawning schools, separated from the rest, may have been underestimated.

The relative fecundity of *E. anchoita* ranged from 370 to 700 oocytes g^{-1} female, and while it may have been higher for the Bonaerense stock, so was its dispersion. These *Fr* estimates are similar to those reported for other species, such as *E. japonica* (Tsuruta and Hirose 1989), *E. mordax* (Hunter *et al.* 1985), *E. encrasicolus* (Motos and Santiago 1990), and *E. capensis* (Shelton *et al.* 1993). In *E. anchoita*, as in other marine fish species (Lambert *et al.* 2005), *Fr* increases with size (Pájaro *et al.* 1997). This means that a decrease in $L_{50\%}$ would result in a decrease in the mean *Fr* of the stock, as smaller-sized mature individuals would be capable of spawning; however, the decrease in *Fr* in the period 1993–2008 does not seem to have been related to any change either in the structure of the spawning stock or in the size at first sexual maturity.

On the other hand, variations in the nutritional condition, estimated by the condition factor or the hepatic index of females, can significantly influence the fecundity of *G. morhua* or *Pleuronectes platessa* (Lambert *et al.* 2003). In addition to the influence of female size on the value of *Fr*, fecundity can also be modulated by environmental conditions (Lambert 2008). Several studies have shown the relationship between fecundity and environmental factors such as food availability and temperature (Lambert *et al.* 2003, Kamler 2005). The *Fr* value obtained for the Bonaerense stock in 1995 was significantly lower than in the other years considered in the period 1993–1996. A very low copepod density was estimated for that same year (Pájaro 2002). Copepods, especially calanoid copepods, are the main food source of anchovy during the spring spawning season. In turn, in 1995, SST was also below the annual mean estimated for the Bonaerense region.

Macroscopic analysis of the ovaries revealed a high proportion of atretic vitelline oocytes, but we did not examine whether this proportion was similar in all the size classes (Pájaro, unpublished data). These structures tend to be associated with the end of spawning or with the lack of dietary energy sources for females due to low food availability. In natural environments, prey density or abundance has been related to variations in fecundity (Milton *et al.* 1995, Kjesbu *et al.* 1998). When there is not enough food, the individual must use the energy previously stored in the gonad to compensate for energy expenditure associated with metabolism. For *E. mordax*, Hunter and Leong (1981) reported that a third of the food necessary for spawning must be obtained during the breeding season; hence, if food is scarce, the reproductive period will be shorter and both spawning frequency and fecundity may be affected (Millán 1999).

La fracción de hembras desovantes osciló entre 8% y 19%, lo cual representó un desove cada 5–13 días. Se han descrito valores similares de *S* en *E. mordax* (Bindman 1986), *E. ringens* (Alheit *et al.* 1984) y *E. capensis* (Shelton *et al.* 1993). Sin embargo, *E. japonica* y *E. encrasicolus* presentaron valores sensiblemente más altos, con fracciones de desovantes entre 30% y 70% (Tsuruta y Hirose 1989, Motos y Santiago 1990).

Dentro del máximo de puesta de *E. anchoita*, las proporciones de hembras maduras (*R*) variaron entre 43% y 68%, con una media de 53%. Se han estimado cifras similares para la anchoa europea *Engraulis encrasicolus* (Somarakis *et al.* 2004) y para la anchoveta de Chile *E. ringens* (Cubillos *et al.* 2007). Durante la época reproductiva la proporción de hembras en los lances de pesca suele ser mayor que la de machos. Esto se debe a que la relación inversa en general se observa solamente en los cardúmenes reproductivos (próximos al momento de la puesta), los cuales son menores, menos densos, y por lo tanto menos atractivos para su captura comercial (Hunter y Golberg 1980). Por el contrario, Uriarte *et al.* (1996) han señalado que la baja proporción de hembras de anchoa europea capturadas durante el máximo reproductivo de primavera puede ser atribuida a que las hembras próximas al desove se ubican en áreas y/o profundidades no muestreadas por la flota comercial. En nuestro caso, el material provino exclusivamente de campañas de investigación donde los lances se realizaron al identificar cardúmenes o señales acústicas de interés, independientemente de la hora del día, que permitían la captura de un número representativo de peces. Por lo tanto es posible que se haya subestimado la fracción de machos que conforman esos pequeños cardúmenes reproductivos, separados del resto.

La fecundidad parcial relativa de *E. anchoita* varió entre 370 y 700 ovocitos g^{-1} de hembra. Si bien *Fr* fue mayor en el stock bonaerense, también fue mayor su dispersión. Las estimaciones de *Fr* de *E. anchoita* fueron similares a las de otras especies como *E. japonica* (Tsuruta y Hirose 1989), *E. mordax* (Hunter *et al.* 1985), *E. encrasicolus* (Motos y Santiago 1990) y *E. capensis* (Shelton *et al.* 1993). En la anchoa argentina, al igual que lo observado en otras especies de peces marinos (Lambert *et al.* 2005), *Fr* incrementa con la talla (Pájaro *et al.* 1997). Esto significaría que una disminución de $L_{50\%}$ daría como resultado una disminución de la media poblacional de *Fr*, al haber individuos maduros más pequeños capaces de reproducirse. Sin embargo, la disminución de *Fr* en el periodo 1993–2008 no parece haber tenido relación con ningún cambio en la estructura de la población desovante ni en la talla de primera maduración sexual.

Por otra parte, se ha observado que variaciones en la condición nutricional, estimada mediante el factor de condición o el índice hepático de las hembras, pueden influenciar significativamente la fecundidad del bacalao Atlántico *G. morhua* o del lenguado, *Pleuronectes platessa* (Lambert *et al.* 2003). Más allá de la influencia del tamaño de la hembra en el valor de *Fr*, la fecundidad puede ser modulada también por

Alheit (1993) and Somarakis *et al.* (2002) have related spatial and environmental variations to the variability of reproductive parameters of small pelagic fish. In particular, ambient temperature can affect reproductive parameters of clupeoid fish (Blaxter and Hunter 1982, Tsuruta and Hirose 1989). In our study, though there seems to be a relationship between the decrease in *Fr* and the increase in SST, it is contrary to the relationship described by other authors. For example, an increase in temperature has been associated with greater fecundity of *Engraulis heterobola* and *E. japonicus* (Milton *et al.* 1995, Funamoto and Aoki 2002). Likewise, Leal *et al.* (2009) observed a decrease in oocyte size and an increase in batch fecundity in the Chilean stock of *E. ringens*, coinciding with a 4 °C increase in mean SST.

Variations in daily specific fecundity of a stock are fundamentally determined by spawning frequency and relative fecundity. In the case of the Bonaerense stock, there was an apparent decrease in *DSF* towards the end of the period analyzed. The *DSF* of anchovy stocks can vary significantly among years, areas, or seasons, in response to environmental and dietary changes (Somarakis *et al.* 2004); moreover, it tends to be independent of the biomass and is related to factors such as the moment when the surveys are conducted and seawater temperature at the time (Motos 1994). The *DSF* values reported here are similar to those estimated for *E. encrasicolus* (Somarakis *et al.* 2004), *E. mordax* (Lo 1997), and *E. ringens* (Hunter and Lo 1997).

Finally, the proportionality between adult biomass and egg production tends to be valid if the relative fecundity of individuals is constant for the different size classes as well as among years (Marshall *et al.* 1998). As previously mentioned, this did not occur in the case of *E. anchoita*, in particular the Bonaerense stock, since there was a positive relationship with size (Pájaro *et al.* 1997) and a decrease in mean *Fr* in the last years of the period analyzed. This correlation indicates that larger individuals are more fecund per gram of body weight relative to smaller ones. This finding is important from the perspective of population dynamics because a stock consisting of predominantly smaller individuals will produce less eggs than one of similar biomass composed of larger individuals (Marshall *et al.* 1998).

Future studies aiming to understand the relationship between pre-recruit or adult biomass and egg production of *E. anchoita* should consider incorporating variables such as maternal effects (female condition or physiological state and egg quality), improving the estimates of reproductive parameters, and deepening the knowledge about the distribution and abundance of the potential prey that constitute the main food sources of early life stages.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank P Martos (National University of Mar del Plata) and INIDEP for the temperature data recorded during the

condiciones ambientales (Lambert 2008). Numerosos estudios han demostrado la relación existente entre la fecundidad y factores ambientales como disponibilidad de alimento y temperatura (Lambert *et al.* 2003, Kamler 2005). El valor de *Fr* de la población bonaerense en 1995 fue significativamente menor que en los restantes años considerados en el periodo 1993–1996. Esto coincidió con la estimación de una densidad de copépodos muy baja en aquel año (Pájaro 2002). Los copépodos, especialmente los pertenecientes al grupo calanoide, son el principal alimento de la anchoíta en la época reproductiva de primavera. A su vez, la SST en 1995 también estuvo por debajo de la media anual estimada para la región bonaerense.

Al analizar microscópicamente los ovarios se observó una alta proporción de atresia de ovocitos vitelados, aunque no se estudió si esa proporción fue similar en las diferentes clases de tallas (Pájaro, datos no publicados). Estas estructuras suelen estar relacionadas con la finalización del desove o con la falta de recursos energéticos por parte de la hembra debido al poco alimento disponible. En ambientes naturales, la densidad o abundancia de presas ha sido relacionada con variaciones en la fecundidad (Milton *et al.* 1995, Kjesbu *et al.* 1998). Cuando el alimento no es suficiente, el individuo debe utilizar la energía acumulada previamente en la gónada para compensar el gasto energético producto del metabolismo. Al respecto, en *E. mordax* se ha observado que un tercio del alimento necesario para la reproducción debe obtenerse durante la época reproductiva (Hunter y Leong 1981), con lo cual, si el alimento es escaso, el período reproductivo será más corto y tanto la fecundidad como la frecuencia de puesta se podrían ver afectadas (Millán 1999).

Alheit (1993) y Somarakis *et al.* (2002) han relacionado variaciones ambientales y espaciales con la variabilidad de los parámetros reproductivos de peces pelágicos pequeños. En particular, la temperatura ambiental puede afectar los parámetros reproductivos de peces clupeoideos (Blaxter y Hunter 1982, Tsuruta y Hirose 1989). En nuestro trabajo, si bien parecería existir una relación entre la disminución de *Fr* y el incremento de SST, ésta sería opuesta a la relación descrita por otros autores. Por ejemplo, se ha observado que el incremento de la temperatura está asociado a una mayor fecundidad en las anchoas *Engraulis heterobola* y *E. japonicus* (Milton *et al.* 1995, Funamoto y Aoki 2002). De manera similar, Leal *et al.* (2009) observaron una disminución del tamaño de los ovocitos y un aumento de la fecundidad parcial de la población chilena de *E. ringens*, coincidentemente con un incremento de 4 °C en la temperatura media superficial del agua de mar.

Las variaciones en la *FDE* de una población están determinadas fundamentalmente por la frecuencia de puesta y por la fecundidad relativa. En el caso de la población bonaerense se observó una aparente disminución de *FDE* hacia el final del período analizado. La variación de la *FDE* de stocks de anchoas puede variar de manera importante entre años, áreas o estaciones, en respuesta a cambios

research surveys. The valuable comments and suggestions made by the anonymous reviewers are appreciated. This paper corresponds to INIDEP contribution N° 1702.

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

- Alheit J. 1993. Use of the daily egg production method for estimating biomass of clupeoid fishes: A review and evaluation. *Bull. Mar. Sci.* 53: 750–767.
- Alheit J, Alarcon VA, Macewicz BJ. 1984. Spawning frequency and sex ratio in the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. *CalCOFI Rep.* 25: 43–52.
- 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.
- Bindman AG. 1986. The 1985 spawning biomass of the northern anchovy. *CalCOFI Rep.* 27: 16–24.
- Blaxter JHS, Hunter JR. 1982. The biology of clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol.* 20: 1–223.
- Cubillos L, Arancibia H. 1993. On the seasonal growth of common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off Talcahuano, Chile. *Rev. Biol. Mar. (Valparaíso)* 28: 43–49.
- Cubillos LA, Ruiz P, Claramunt G, Gacitúa S, Núñez S, Castro LR, 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.
- Cushing DH. 1988. The study of stock and recruitment. In: Gulland JA (ed.), *Fish Population Dynamics*. John Wiley & Sons, Chichester, UK, pp. 105–128.
- Funamoto T, Aoki I. 2002. Reproductive ecology of Japanese anchovy off the Pacific coast of eastern Honshu, Japan. *J. Fish Biol.* 60: 154–169.
- Funamoto T, Aoki I, Wada Y. 2004. Reproductive characteristics of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, in two bays of Japan. *Fish. Res.* 70: 71–81.
- Goodyear CP, Christensen SW. 1984. On the ability to detect the influence of spawning stock on recruitment. *North Am. J. Fish. Manage.* 4: 186–193.
- Hansen JE. 1994. Diferencias entre parámetros vitales de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta argentina. *Rev. Invest. Desarr. Pesq.* 9: 11–24.
- Hansen JE. 2004. Anchoíta (*Engraulis anchoita*). In: Boschi EE (ed.), *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*. Tomo 4. Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación. INIDEP, Mar del Plata, pp. 101–115.
- Hansen JE, Cousseau MB, Gru DL. 1984. Características poblacionales de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) del Mar Argentino. Parte I. El largo medio al primer año de vida, crecimiento y mortalidad. *Rev. Invest. Desarr. Pesq.* 4: 21–48.
- Hansen JE, Buratti CC, Garciarena AD. 2008a. Modelo de producción estructurado por edades y capturas biológicamente aceptables de anchoíta (*Engraulis anchoita*) al sur de 4°S estimadas para el año 2008. *Inf. Téc. Of. INIDEP 22/08*, Mar del Plata, 16 pp.
- Hansen JE, Garciarena AD, Buratti CC. 2008b. Análisis de cohortes 1990–2007 de la población de anchoíta (*Engraulis anchoita*) al ambiente o al régimen trófico (Somarakis *et al.* 2004); además, ésta suele resultar independiente de la biomasa y estar relacionada también con factores tales como el momento en que se desarrolla la campaña o las condiciones térmicas del agua de mar durante la misma (Motos 1994). Los valores de *FDE* aquí presentados fueron similares a los estimados para *E. encrasicolus* (Somarakis *et al.* 2004), *E. mordax* (Lo 1997) y *E. ringens* (Hunter y Lo 1997).
- Finalmente, la proporcionalidad entre la biomasa de adultos y la producción de huevos tiende a ser válida si la fecundidad relativa de los individuos es constante tanto para las distintas clases de talla como entre años (Marshall *et al.* 1998). Como se ha descrito anteriormente, esto último no sucedió en el caso de la anchoíta argentina, particularmente en la población bonaerense, en la que se determinó una relación positiva con la talla (Pájaro *et al.* 1997) y una disminución del promedio de *Fr* en los últimos años. Dicha correlación implica que individuos más grandes son más fecundos por gramo de peso corporal, en comparación con los más pequeños. Este resultado es importante desde la perspectiva de la dinámica poblacional debido a que un stock donde predominen mayoritariamente individuos más pequeños producirá menos huevos que el equivalente en biomasa compuesto por individuos más grandes (Marshall *et al.* 1998).
- En futuros trabajos que pretendan comprender la relación entre la biomasa de adultos y/o prerreclutas y la producción de huevos de *E. anchoita* se deberá considerar la incorporación de variables como los efectos maternos (condición o estado fisiológico de las hembras y calidad de los huevos), mejorar las estimaciones de los parámetros reproductivos y profundizar en el conocimiento sobre la distribución y abundancia de las potenciales presas que constituyen la base de la alimentación de los primeros estadios de vida.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a P Martos, investigadora de la Universidad Nacional de Mar del Plata, y al INIDEP, los datos de temperatura registrados durante los cruceros de evaluación de anchoíta. Por otra parte, se agradecen las sugerencias y comentarios de los evaluadores anónimos. Este trabajo corresponde a la Contribución N° 1702 del INIDEP.

norte de 41°S, y estimación de una captura biológicamente aceptable durante el año 2008. *Inf. Téc. Of. INIDEP 24/08*, Mar del Plata, 14 pp.

Hoffman JAJ, Núñez MN, Piccolo MC. 1997. Características climáticas del Océano Atlántico sudoccidental. In: Boschi EE (ed.), *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*. Tomo 1. Antecedentes históricos de las explotaciones en el mar y las características ambientales. INIDEP, Mar del Plata, pp. 163–193.

Hunter JR, Goldberg SR. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. US* 77: 641–652.

- Hunter JR, Macewicz BJ. 1980. Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency, and temporal pattern of spawning for the northern anchovy, *Engraulis mordax*, during the 1979 spawning season. CalCOFI Rep. 21: 139–149.
- Hunter JR, Leong R. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull. US 79: 215–230.
- Hunter JR, Lo NCH. 1997. The daily egg production method of biomass estimation: some problems and potential improvements. Ozeanografika 2: 41–69.
- Hunter JR, Lo NCH, Leong RJH. 1985. Batch fecundity 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*). US Department of Commerce, NOAA Tech. Rep. NMFS, La Jolla, California, pp. 79–94.
- Kamler E. 2005. Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: An energetics perspective. Rev. Fish Biol. Fish. 15: 399–421.
- Kjesbu OS, Solemdal P, Bratland P, Fonn M. 1996. Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 610–620.
- Kjesbu OS, Witthames PR, Solemdal P, Greer Walker M. 1998. Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. J. Sea Res. 40: 302–321.
- Lambert TC. 1990. The effect of population structure on recruitment in herring. J. Cons. Int. Explor. Mer 47: 249–255.
- Lambert Y. 2008. Why should we closely monitor fecundity in marine fish populations? J. Northw. Atl. Fish. Sci. 41: 93–106.
- Lambert Y, Yaragina NA, Kraus G, Marteinsdottir G, Wright PJ. 2003. Using environmental and biological indices as proxies of egg and larval production of marine fish. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 33: 115–159.
- Lambert Y, Kjesbu OS, Kraus G, Marteinsdottir G, Thorsen A. 2005. How variable is the fecundity within and between cod stocks? ICES CM Doc. 2005/Q: 13, 20 pp.
- Leal ME, Castro LR, Claramunt G. 2009. Variability in oocyte size and batch fecundity in anchoveta (*Engraulis ringens*, Jenyns 1842) from two spawning areas off the Chilean coast. Sci. Mar. 73: 59–66.
- Lo NCH. 1997. Empirical analysis of the precision of regression estimates of daily egg production and egg mortality of pelagic fish for Daily Egg Production Method. Ozeanografika 2: 71–88.
- Macchi GJ, Pájaro M, Madirolas A. 2005. Can a change in the spawning pattern of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) affect its recruitment? Fish. Bull. 103: 445–452.
- Marshall CT, Kjesbu OS, Yaragina NA, Solemdal P, Ulltang O. 1998. Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55: 1766–1783.
- Mertz G, Myers RA. 1996. An extended cohort analysis: Incorporating the effect of seasonal catches. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 159–163.
- 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.
- Milton DA, Blaber SJM, Rawlinson JF. 1995. Fecundity and egg production of four species of short-lived clupeoid from Solomon Islands, Tropical South Pacific. ICES J. Mar. Sci. 52: 111–125.
- Motos L. 1994. Estimación de la biomasa desovante de la población de anchoa del Golfo de Vizcaya, *Engraulis encrasicolus*, a partir de su producción de huevos. Bases metodológicas y aplicación. Facultad de Ciencias, Departamento de Biología Animal y Genética, San Sebastián, 240 pp.
- Motos L, Santiago YJ. 1990. An egg production estimate of the biomass of Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) in 1989. ICES CM Doc. 1990/H: 26.
- Pájaro M. 2002. Alimentación de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita* Hubbs y Marini 1935) (Pisces: Clupeiformes) durante la época reproductiva. Rev. Invest. Desarr. Pesq. 15: 111–125.
- Pájaro M, Macchi GJ, Sánchez RP. 1997. Fecundidad y frecuencia reproductiva de las poblaciones bonaerense y patagónica de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*). Rev. Invest. Desarr. Pesq. 11: 19–38.
- Rijnsdorp AD. 1991. Changes in fecundity of female North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.) between three periods since 1900. J. Cons. Int. Explor. Mer 48: 253–280.
- Rijnsdorp AD, Daan N, van Beek FA, Heese HJL. 1991. Reproductive variability in North Sea plaice, sole and cod. J. Cons. Int. Explor. Mer 47: 352–375.
- Sánchez RP, Ciechowski JD de. 1995. Spawning and nursery grounds of pelagic fish species in the sea-shelf off Argentina and adjacent areas. Sci. Mar. 59: 455–478.
- Shelton PA, Armstrong MJ, Roel BA. 1993. An overview of the application of the daily egg production method in the assessment of anchovy in the Southeast Atlantic. Bull. Mar. Sci. 53: 778–794.
- Shepherd JG, Pope JG, Cousens RD. 1984. Variations in fish stocks and hypotheses concerning their links with climate. Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer 185: 255–267.
- Somarakis S, Koutsikopoulos C, Machias A, Tsimenides N. 2002. Applying the daily egg production method (DEPM) to small stocks in highly heterogeneous seas. Fish. Res. 55: 193–204.
- 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.
- Sparre P, Ursin E, Venema SC. 1989. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual. FAO Fish. Tech. Pap. 306 FAO, Rome, 377 pp.
- Trippel EA. 1999. Estimation of stock reproductive potential: History and challenges for Canadian Atlantic gadoid stock assessments. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 25: 61–81.
- Tsuruta Y, Hirose K. 1989. Internal regulation of reproduction in the Japanese anchovy (*Engraulis japonica*) as related to population fluctuation. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 108: 111–119.
- Uriarte A, Prouzet P, Villamor B. 1996. Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. Sci. Mar. 60(Suppl. 2): 237–255.
- Walters CJ, Collie JS. 1988. Is research on environmental factors useful to fisheries management? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 1848–1854.
- Yoneda M, Wright PJ. 2004. Temporal and spatial variation in reproductive investment of Atlantic cod *Gadus morhua* in the northern North Sea and Scottish west coast. Mar. Ecol. Prog. Ser. 276: 237–248.

Received May 2010;
accepted May 2011