



Ciencias Marinas

ISSN: 0185-3880

cmarinas@uabc.mx

Universidad Autónoma de Baja California
México

Mori, J; Buitrón, B; Perea, A; Peña, C; Espinoza, C
Interannual variability of the reproductive strategy of the Peruvian anchovy off northern-central Peru
Ciencias Marinas, vol. 37, núm. 4B, 2011, pp. 513-525
Universidad Autónoma de Baja California
Ensenada, México

Available in: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=48021256002>

- How to cite
- Complete issue
- More information about this article
- Journal's homepage in redalyc.org



Scientific Information System
Network of Scientific Journals from Latin America, the Caribbean, Spain and Portugal
Non-profit academic project, developed under the open access initiative

Interannual variability of the reproductive strategy of the Peruvian anchovy off northern-central Peru

Variabilidad interanual en la estrategia reproductiva de la anchoveta peruana en la región norte-centro del litoral del Perú

J Mori*, B Buitrón, A Perea, C Peña, C Espinoza

Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Esq. Gamarra y Valle s/n Chucuito, Callao, Perú.

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

ABSTRACT. In this paper we analyze the standardized monthly anomalies of time series of the gonadosomatic index (GSI, 1986–2008), spawning fraction (SF, estimated by histological analysis of gonads, 1992–2008), and condition factor (1986–2008) of the Peruvian anchovy *Engraulis ringens*. Statistical analysis using filters showed, according to their mode of variability, the existence of three distinct periods for GSI (1986–1989, 1990–2000, and 2001–2008) and two for SF (1995–2001 and 2002–2008). Based on this, we built monthly GSI and SF patterns for each period, which showed marked and prolonged seasonal reproductive activity. The patterns found have been interpreted as changes in reproductive strategy. The condition factor showed no significant differences throughout the study period. We discuss changes in these periods and their implications for fisheries management measures.

Key words: *Engraulis ringens*, anchovy reproductive strategy, fisheries management.

RESUMEN. En el presente trabajo se analizan las anomalías mensuales estandarizadas de las series temporales del índice gonadosomático (IGS, de 1986 a 2008), la fracción desovante (FD, estimada con análisis histológicos de gónadas de 1992 a 2008) y el factor de condición (de 1986 a 2008) de la anchoveta peruana, *Engraulis ringens*. El análisis mediante filtros estadísticos mostró, de acuerdo a sus modos de variabilidad, la existencia de tres periodos distintos para el IGS (1986–1989, 1990–2000 y 2001–2008) y dos para la FD (1995–2001 y 2002–2008). Sobre esta base se construyeron patrones a escala mensual de IGS y FD correspondientes a cada periodo, los cuales mostraron una marcada estacionalidad y prolongada actividad reproductiva. Los distintos patrones encontrados se interpretan como cambios de estrategia reproductiva. El factor de condición no registró diferencias significativas a lo largo del periodo estudiado. Se discuten los cambios producidos dentro de estos periodos como parte de la estrategia reproductiva de la anchoveta y sus implicaciones en las medidas de manejo pesquero.

Palabras clave: *Engraulis ringens*, anchoveta, estrategia reproductiva, manejo pesquero.

INTRODUCTION

The Peruvian sea is one of the most important upwelling areas of the world and the base of a large food chain that supports the development of an abundance of fishery resources (Nixon and Thomas 2001, Agüero and Claveri 2007, Bakun and Weeks 2008). Among these resources, the Peruvian anchovy *Engraulis ringens* (Jenyns 1842) plays a major role in Peru's economy as it sustains the world's largest fishmeal industry (Bakun and Broad 2001). In view of its economic importance and the dynamics of its environment, this species requires continuous biological monitoring of aspects such as feeding, growth, reproduction, and distribution, among others. There are two anchovy stocks or population units: one off northern-central Peru (04°30'–16°00' S) and a shared stock off southern Peru and northern Chile (16°01'–24°00' S) (Chirichigno and Vélez 1998). Higher abundances have been recorded for the northern-central stock (Ñiquen *et al.* 2000).

Knowledge of the reproductive cycle of *E. ringens* is essential to propose management measures aiming to protect

INTRODUCCIÓN

El mar peruano es una de las áreas de afloramiento más importantes del mundo, y la base de una inmensa cadena trófica que favorece el desarrollo de gran abundancia de recursos pesqueros (Nixon y Thomas 2001, Agüero y Claveri 2007, Bakun y Weeks 2008). Entre estos recursos, la anchoveta peruana *Engraulis ringens* (Jenyns 1842) tiene particular relevancia para la economía del país al sustentar la industria de producción de harina de pescado más importante del mundo (Bakun y Broad 2001). Debido a su magnitud e importancia económica y a la dinámica del ambiente donde vive, esta especie requiere de estudios permanentes en diferentes aspectos de su biología como alimentación, crecimiento, reproducción y distribución, entre otros. Existen dos diferentes stocks o unidades poblacionales de anchoveta: el del norte-centro que se encuentra frente a Perú desde Zorritos (04°30' S) hasta 16°00' S y el del sur que se comparte con el norte de Chile (16°01'–24°00' S) (Chirichigno y Vélez 1998), siendo el stock del norte-centro el que registra las mayores abundancias (Ñiquen *et al.* 2000).

the spawning periods. The first studies were carried out by Einarsson *et al.* (1966), who based on macroscopic examinations described the main spawning seasons of the northern-central stock and determined that *E. ringens* is a partial spawner (Miñano 1968, Jordán 1976, Santander and Flores 1983), presenting two intense spawning periods, a main one in winter and spring and a secondary one in summer (Schaefer 1967, Miñano 1968). Santander and Flores (1983), however, mention that there is only one main spawning season ($\cong 8$ months).

In 1986 the Peruvian Sea Institute (IMARPE) began recording gonad weights that are used to obtain the gonadosomatic index (GSI), and since 1992 the microscopic analysis of ovaries has been performed uninterruptedly to estimate the spawning fraction (SF). These are the main indices currently used in fisheries management. Buitrón and Perea (2000) showed that the environment influences the maturation process and spawning of *E. ringens*, a species that due to its plasticity is able to modify its reproductive strategy based on fluctuations in spawning intensity, as occurred during the 1997–1998 El Niño event. Nonetheless, a time series of microscopic examinations (SF) and gonad weights (GSI) as long as the one presented herein has not been assessed, allowing us for the first time to analyze the variations and seasonality of the reproductive indices of *E. ringens* on a decadal time scale using statistical filters of time series that include approximately three decades of data collected off the Peruvian coast.

MATERIAL AND METHODS

The biological information was obtained from daily samplings conducted between 1986 and 2008 in the distribution area of the northern-central stock (4°–14° S, fig. 1) as part of the IMARPE Pelagic Fishery Monitoring Program undertaken at coastal stations located at the main landing ports: Paita (5° S), Chimbote (9° S), Huacho (11° S), Callao (12° S), and Pisco (14° S). The sampling procedure followed that established by Bouchon *et al.* (2002). The following data were recorded: total length (TL), total weight, gutted weight, and gonad weight. To obtain the GSI, we examined a total of 252,944 adult anchovy specimens measuring 12.0 cm TL or more, which is the size at first gonadal maturity (Jordan 1976, Sharp and Csirke 1983, Perea and Roque 2005); of these, 125,585 were females (monthly average of 455 specimens). The GSI was estimated according to Vazzoler (1982):

$$GSI = \left(\frac{W_{go}}{W_{gu}} \right) \times 100 \quad (1)$$

where W_{go} is the fish gonad weight and W_{gu} the gutted weight.

To study the biological factors affecting the GSI, we studied both the ovarian weight and condition factor (K). The

El conocimiento del ciclo reproductivo de la anchoveta peruana es indispensable para proponer medidas de manejo que protejan sus periodos de desove. Los primeros estudios fueron realizados por Einarsson *et al.* (1966), quienes mediante catalogaciones macroscópicas describieron los periodos importantes de desove en individuos del stock norte-centro y determinaron que la anchoveta es un desovador parcial (Miñano 1968, Jordán 1976, Santander y Flores 1983) que presenta dos periodos de desove de alta intensidad, uno principal en las estaciones de invierno y primavera, y otro secundario en verano (Schaefer 1967, Miñano 1968), mientras que Santander y Flores (1983) mencionan la existencia de sólo un periodo de mayor desove ($\cong 8$ meses).

A partir de 1986 el Instituto del Mar del Perú (IMARPE) inició el registro de pesos gonádicos con los que se obtiene el índice gonadosomático (IGS), mientras que a partir de 1992 se incorporó de manera ininterrumpida el análisis microscópico de ovarios para estimar la fracción desovante (FD), siendo actualmente éstos los principales índices usados en las medidas de regulación pesquera. En este sentido, 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. Sin embargo, nunca se ha registrado ni evaluado una serie de tiempo con análisis microscópicos (FD) ni con pesos gonádicos (IGS) tan extensa como la presentada en este trabajo, lo que permite por primera vez analizar fluctuaciones y estacionalidad de los índices reproductivos de la anchoveta peruana a escala decadal mediante el uso de filtros estadísticos de series temporales que incluyen aproximadamente tres décadas de registros frente al litoral peruano.

MATERIALES Y MÉTODOS

La información biológica provino de muestreos realizados diariamente en los Laboratorios Costeros del IMARPE de la región norte-centro (4°–14° S, fig. 1), situados en los principales puertos de desembarque: Paita (5° S), Chimbote (9° S), Huacho (11° S), Callao (12° S) y Pisco (14° S), de 1986–2008 en el marco del Programa de Seguimiento de la Pesquería Pelágica, siguiendo la metodología de muestreo biológico establecida por Bouchon *et al.* (2002). Se registraron los siguientes datos: longitud total (LT), peso total, peso eviscerado y peso de la gónada. Para obtener el IGS se analizó un total de 252,944 ejemplares de anchoveta adulta mayores o iguales a 12.0 cm de LT, que es su talla de primera madurez gonadal descrita (Jordan 1976, Sharp y Csirke 1983, Perea y Roque 2005), de los cuales 125,585 fueron hembras, con un promedio mensual de 455 ejemplares. El

adult fraction of female specimens was divided into two size groups, one of 12.0–14.0 cm TL or small adults and another of >14.0 cm TL or large adults, as used by Lam (1968) to analyze anchovy fat content. This criterion is also used in reproductive studies of the Peruvian anchovy, in which the temporal trends of mean annual ovarian weight are analyzed in both size groups.

The monthly K was estimated from January 1986 to December 2008 for the same females measuring >12 cm TL used to calculate the GSI. To determine K , we used the following expression proposed by Heincke (1908), modified and expressed as follows:

$$K = \left(\frac{W_t - W_{go}}{L^3} \right) \times 100 \quad (2)$$

where W_t is the total weight (g), W_{go} the gonad weight (g), and L the total length of the female.

A microscopic analysis of the ovaries was performed concurrently. A total of 50,772 adult female ovaries (≥ 12.0 cm TL), monthly average of 205 ovaries, were histologically processed following the method described by Perea and Buitrón (2004). The SF was estimated for *E. ringens* using data from 1992 (year in which the routine microscopic analysis of gonads began) to 2008. This microscopic analysis allowed the identification of different gonadal maturity stages established in the histological description provided by Buitrón *et al.* (1997). The histological processing was based on two techniques: the conventional technique of paraffin embedding (Humason 1979) or the freezing technique using a portable cryostat (Perea and Buitrón 2004). The monthly fraction (proportion) of spawning females was calculated as follows:

$$SF = \left(\frac{POF_{(day0+1)} + HO}{F_{tot}} \right) \times 100 \quad (3)$$

where POF is the number of females showing day 0 and 1 postovulatory follicles per month (Buitrón and Perea 2000), HO is the number of females with hydrated ovaries per month, and F_{tot} is the total number of females >12 cm TL per month. Note that this definition of the SF is not the one habitually found in the literature (Parker 1985).

The anomalies in the GSI and SF series were analyzed using the Matlab program. We applied a 4–7-year low-pass filter, the outputs showing the large changes, in order to extract the multidecadal signal (Purca *et al.* 2010). To corroborate the periods detected, we calculated the regime shift index (RSI) described by Rodionov (2004), with 95% significance level between one regime and another. The RSI cut-off length was 10 years and the weight parameter for outliers was 1.

IGS se estimó según la metodología propuesta por Vazzoler (1982):

$$IGS = \left(\frac{P_g}{P_e} \right) \times 100 \quad (1)$$

donde P_g es el peso de la gónada y P_e el peso eviscerado del pescado.

Para estudiar los factores biológicos que afectan al IGS se estudió tanto el peso del ovario como el factor de condición (K). La fracción adulta de ejemplares hembras de anchoveta se dividió en dos grupos de talla, uno de 12.0 a 14.0 cm LT o adultos pequeños y otro de >14.0 cm LT o adultos grandes, tal como fue utilizada por Lam (1968) para contenido graso de este recurso. Este criterio se ha extendido a estudios reproductivos de anchoveta, analizándose las tendencias temporales del peso del ovario medio anual en ambos grupos.

K se estimó mensualmente desde enero de 1986 hasta diciembre de 2008 con las mismas hembras utilizadas para el cálculo del IGS que tuvieron una LT superior a 12 cm de LT. Para determinar K se utilizó la siguiente expresión propuesta por Heincke (1908), modificada y expresada de la siguiente manera:

$$K = \left(\frac{P_t - P_g}{L^3} \right) \times 100 \quad (2)$$

donde P_t es el peso total (g), P_g el peso de la gónada (g) y L la longitud total de la hembra.

Paralelamente se realizó el análisis microscópico de ovarios, para lo cual fueron procesados histológicamente 50,772 ovarios de hembras adultas (≥ 12.0 cm LT), un promedio mensual de 205 ovarios, siguiendo la metodología descrita por Perea y Buitrón (2004). Con esto se estimó la fracción desovante (FD) para la anchoveta peruana con datos entre 1992 (año en que comenzó el análisis microscópico de gónadas de forma rutinaria) y 2008. Este análisis microscópico permitió identificar los diferentes estadios de madurez gonadal establecidos en la descripción histológica propuesta por Buitrón *et al.* (1997). El procesamiento histológico se basó en una de dos técnicas, la convencional de infiltración en parafina (Humason 1979) o la técnica de congelación utilizando un criostato portátil (Perea y Buitrón 2004). Se calculó la fracción (proporción) mensual de hembras desovantes como:

$$FD = \left(\frac{FPO_{(dia0+1)} + OH}{H_{tot}} \right) \times 100 \quad (3)$$

donde FPO se refiere al número de hembras de cada mes con presencia de folículos post ovulatorios de día 0 y 1 (Buitrón y Perea 2000), OH es el número de hembras con ovarios

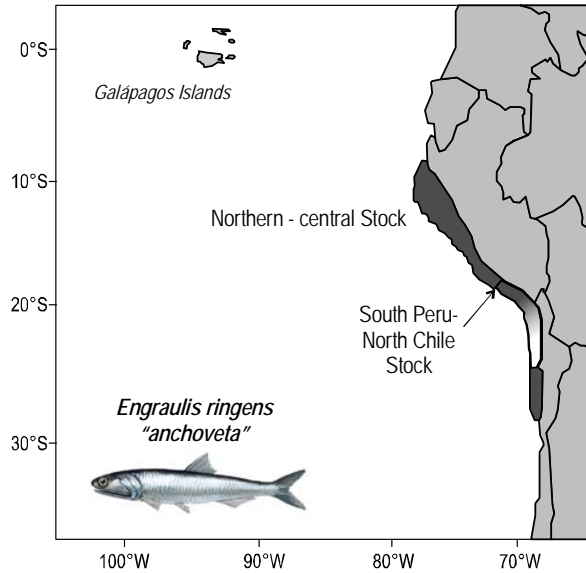


Figure 1. Distribution of the Peruvian anchovy *Engraulis ringens* fishery stocks: northern-central stock off Peru and southern stock off southern Peru and northern Chile.

Figura 1. Distribución de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* según unidades de pesca: stock del norte-centro frente a Perú y stock sur frente a Perú y el norte Chile.

RESULTS

Analysis of the monthly GSI and SF values verified the seasonal fluctuation and behavior of both indices (fig. 2) and revealed the occurrence of annual reproductive cycles with one or two spawning peaks (table 1). The GSI, which acts as an indicator of the degree of gonadal maturity, shows the periods of greater reproductive activity of *E. ringens* (fig. 2a), whereas SF, estimated based on the detection of postovulatory follicles in the ovarian stroma, is a direct indicator of spawning. The SF values showed marked fluctuations due to spawning pulses (fig. 2b), ranging from very low values, close to zero, during the periods of low spawning activity, to high values, even reaching 45%, during the main winter-spring spawning periods.

Though the differences in the peaks of winter and summer spawning activity are not clearly shown by the GSI due to the nature of this index, and though it does not have the resolution that the SF does have to show the variations in spawning, five years with one spawning peak and four years with two spawning peaks can be observed during the period 2000–2008; however, the SF shows that there are more years with two spawning peaks than with one spawning peak (table 1).

The filtered series of GSI and SF standardized anomalies (4–7 years) allowed us to pool the interannual variability of both series (fig. 3). The GSI series showed three distinct

Table 1. Number of spawning peaks per year estimated from the gonadosomic index (GSI) and spawning fraction (SF) of the Peruvian anchovy *Engraulis ringens* from 1986 to 2008.

Tabla 1. Número de picos de desove por año estimados a partir del índice gonadosomático (GSI) y la fracción desovante (SF) de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* de 1986 a 2008.

Year	GSI		SF	
	1 peak	2 peaks	1 peak	2 peaks
1986	×			
1987	×			
1988		×		
1989		×		
1990	×			
1991		×		
1992		×		
1993	×		×	
1994		×		×
1995		×		×
1996		×		×
1997	×		×	
1998		×		×
1999		×		×
2000		×		×
2001		×		×
2002	×			×
2003		×		×
2004	×		×	
2005	×			×
2006		×	×	
2007	×			×
2008	×		×	
Total	10	13	5	11

hidratados por mes, y H_{tot} es el número total de hembras adultas mayores de 12 cm por mes muestreado. Es importante notar que esta definición de fracción desovante no corresponde con la habitual en la literatura (Parker 1985).

Los datos de las series de IGS y FD fueron estandarizados y estudiados a partir de sus anomalías con el paquete matemático Matlab. Se aplicó un filtro de paso bajo, de una banda temporal de 4 a 7 años, cuyas salidas mostraron los grandes cambios, con el objetivo de extraer la señal multidecadal (Purca *et al.* 2010). Con la finalidad de corroborar los periodos detectados se calculó el índice de cambio de régimen (*regime shift index*, RSI) descrito por Rodionov (2004) con una significancia de 95% entre un régimen y otro. La longitud de corte del RSI fue de 10 años y el parámetro de peso para los valores atípicos fue de 1.

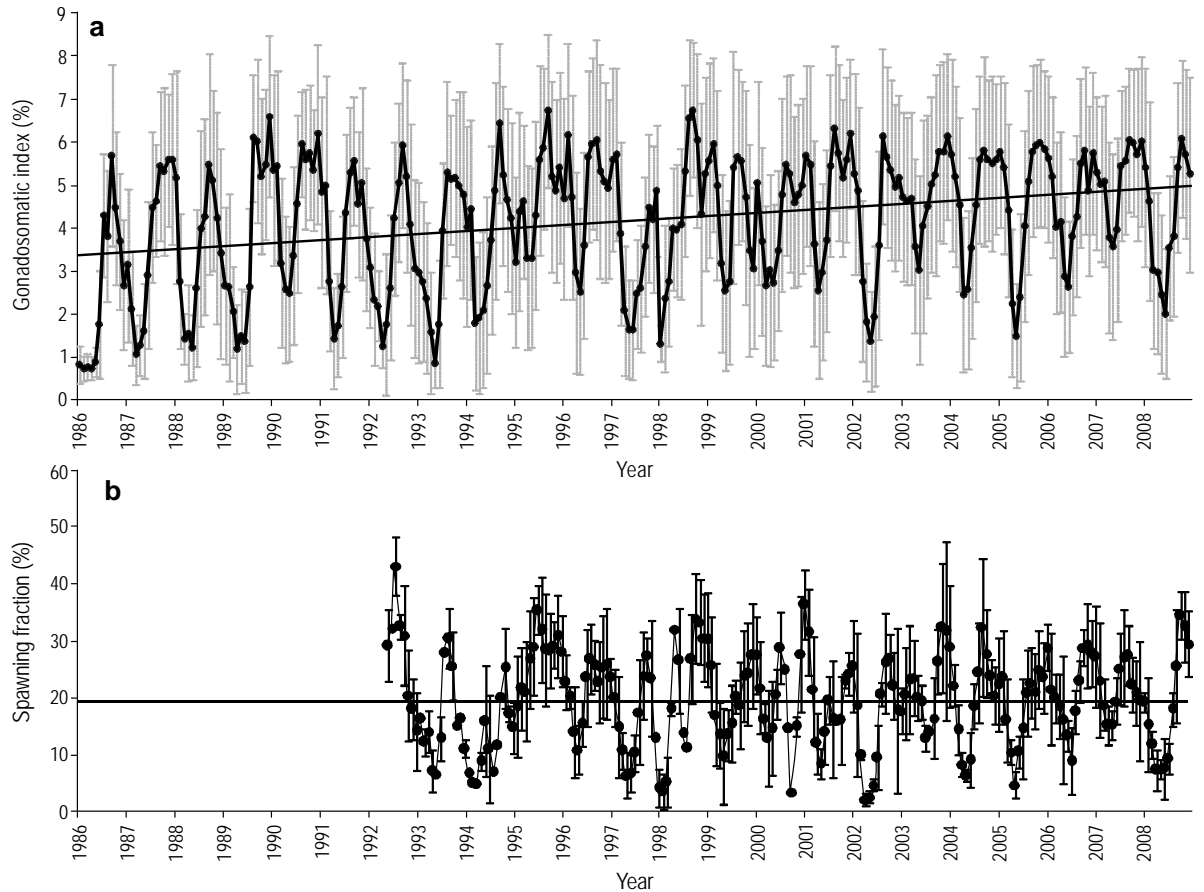


Figure 2. Annual variability of (a) the gonadosomatic index from 1986 to 2008 and (b) the spawning fraction from 1992 to 2008 of the Peruvian anchovy *Engraulis ringens* (northern-central stock). Vertical bars show standard deviation.

Figura 2. Variabilidad anual de (a) el índice gonadosomático de 1986 a 2008 y (b) la fracción desovante de 1992 a 2008 de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* (stock norte centro). Las barras verticales indican la desviación estándar.

reproductive periods, 1986–1988, 1989–2001, and 2002–2008 for GSI (fig. 3a), whereas the shorter SF series showed only two periods, 1995–2001 and 2002–2008 (fig. 3b), coinciding with the beginning of the last period detected with the GSI. Analysis of the RSI corroborated these results as the highest values (fig. 4) coincided with the changes or periods detected by the filtered, standardized anomalies (fig. 3). This coincidence observed around 2000 indicates that a regime shift occurred during that year, corroborated by the RSI which showed that the most significant value was recorded after 2000 (fig. 4a).

For each of the defined periods, the monthly variation of GSI (averaged for all the years of each period) differed (fig. 5a). In the period 1986–1988, the highest GSI value was recorded in September, corresponding to the austral spring. In the period 1989–2001, the highest value was also recorded in September, but there was slightly greater spawning activity in

RESULTADOS

El análisis de los valores mensuales de los indicadores IGS y FD verificó el comportamiento y fluctuación estacional de ambos índices (fig. 2) y reveló la presencia de ciclos reproductivos anuales con uno o dos picos (tabla 1). El IGS, que se comporta como un indicador del grado de madurez gonadal, permite observar el periodo de mayor actividad reproductiva de esta especie (fig. 2a). Mientras que la FD, estimada sobre la base de la detección de los folículos post-ovulatorios en el estroma ovárico, es indicador directo de desove. Los valores de la FD tuvieron marcadas fluctuaciones debido a las pulsaciones del desove (fig. 2b), con estimados muy bajos, cercanos a cero, correspondientes a periodos de menor actividad desovante, hasta estimados altos, llegando inclusive alrededor de 45% durante los periodos principales de desove de invierno-primavera.

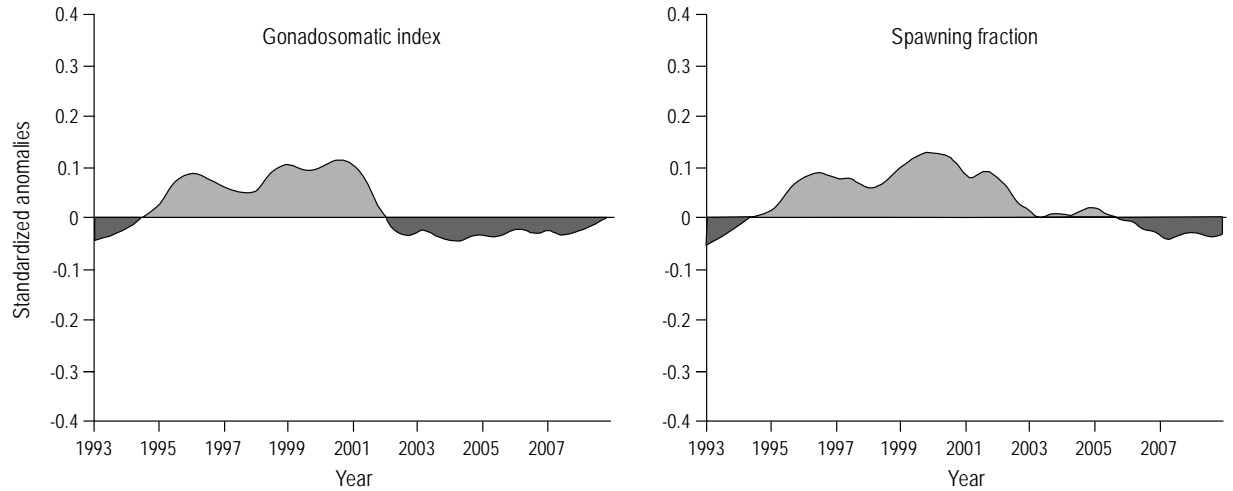


Figure 3. Standardized anomalies of (a) the gonadosomatic index and (b) the spawning fraction of the *Engraulis ringens* data series.
Figura 3. Anomalías estandarizadas de las series de (a) el índice gonadosomático y (b) la fracción desovante de *Engraulis ringens*.

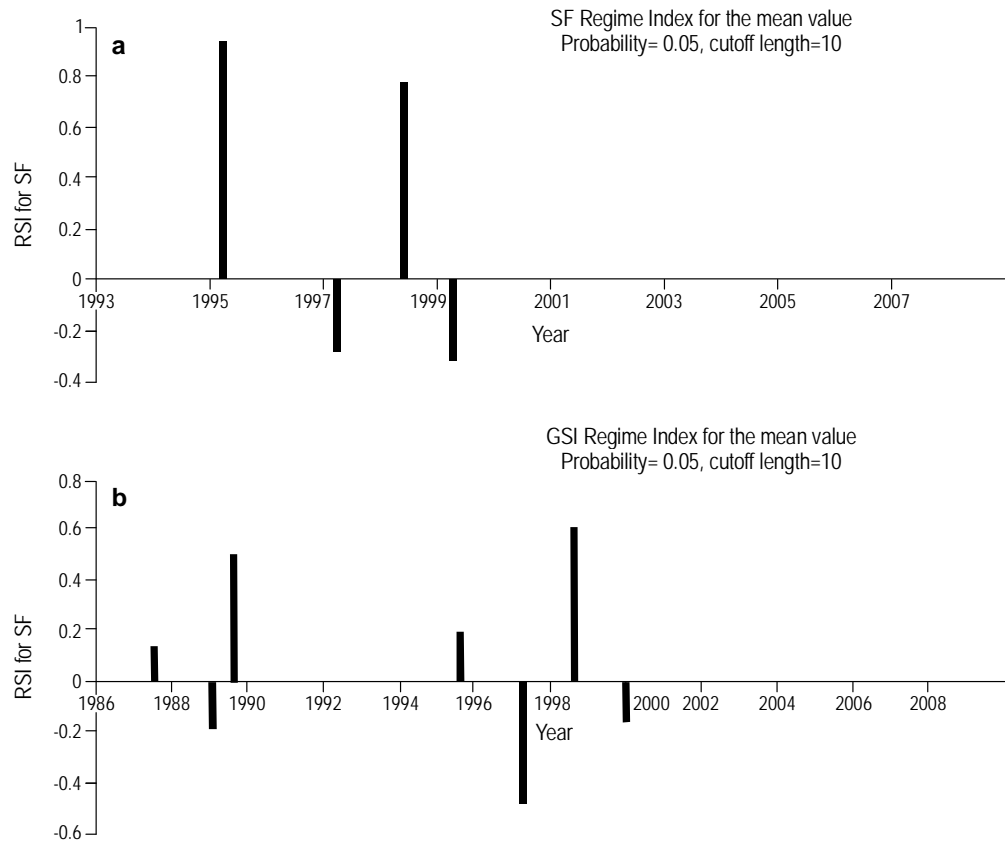


Figure 4. Regime shift index (RSI) of (a) the gonadosomatic index (GSI) and (b) the spawning fraction (SF) of *Engraulis ringens*.
Figura 4. Índice de cambio de régimen (RSI) de (a) el índice gonadosomático (GSI) y (b) la fracción desovante (SF) de *Engraulis ringens*.

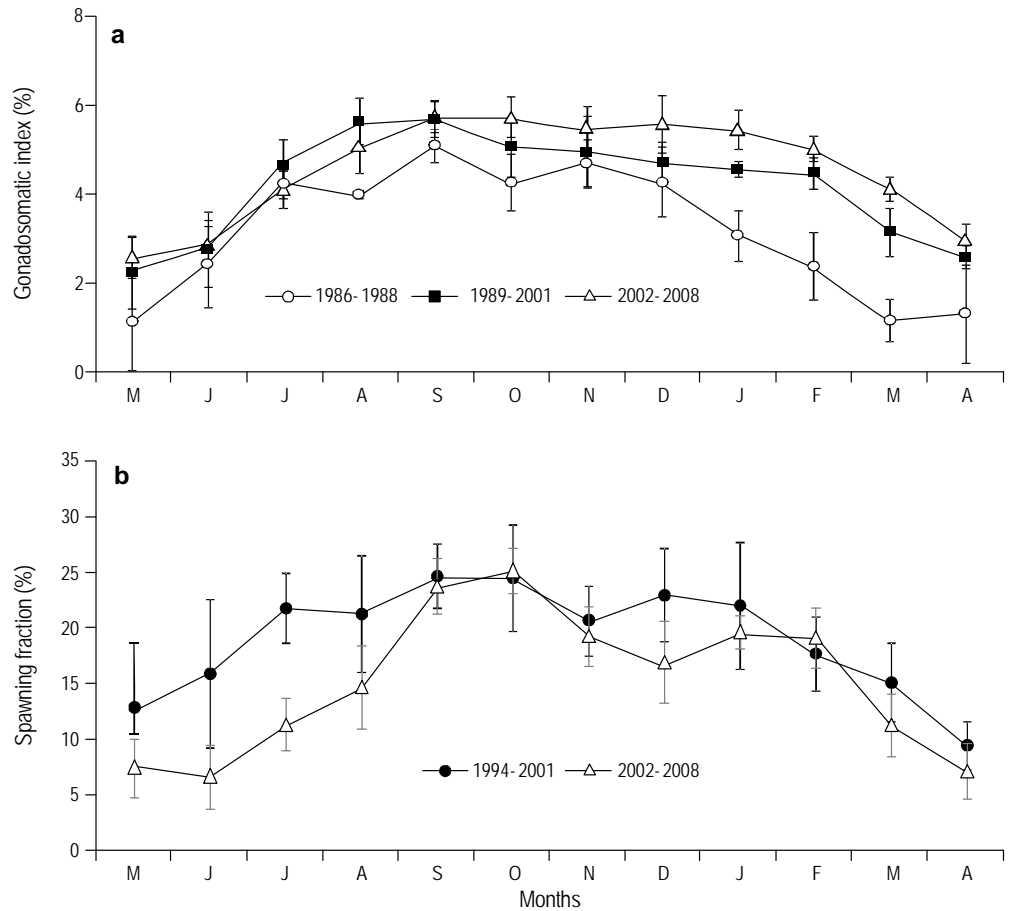


Figure 5. (a) Seasonal cycle of the mean gonadosomatic index of *Engraulis ringens* for three interannual periods. (b) Seasonal cycle of the mean spawning fraction of *E. ringens* for two interannual periods. Vertical bars show standard deviation.

Figura 5. (a) Ciclo estacional del índice gonadosomático medio de *Engraulis ringens* para tres periodos interanuales. (b) Ciclo estacional de la fracción desovante media de *E. ringens* para dos periodos interanuales. Las barras verticales muestran las desviaciones estándar.

the preceding months and lesser in the following months. The period 2002–2008 was notably different since constantly higher values were recorded in nearly all the months and there was no marked peak but rather a “meseta-like” variation even extending to the austral spring and summer months (fig. 5a). Conversely, the monthly SF for each of the periods defined in terms of their anomalies showed the occurrence of one broad spawning season in the period 1994–2001 and another characterized by two peaks in the period 2002–2008 (fig. 5b).

Throughout the series, the mean annual GSI values increased significantly ($r^2 = 0.508$, $P < 0.001$), and the mean values for the three defined periods (1986–1988, 1989–2001, and 2002–2008) were 3.4, 3.8, and 4.5, respectively (fig. 6a). Mean ovary weights per size group (12.0–14.0 cm TL and >14.0 cm TL) showed, in both cases, a significant ($P < 0.001$) and increasing temporal trend (fig. 6b). The K values, however, did not show a defined trend (decreasing

Aunque las diferencias en los picos de actividad reproductiva de invierno con verano usando el IGS no es muy clara por la propia naturaleza de este índice, y no tiene la resolución que si posee la FD para mostrar las variaciones del desove, se observa, durante el periodo de 2000 a 2008, 5 y 4 años con uno o dos picos de desove, respectivamente. Sin embargo, las variaciones de FD muestran que hay más años con dos picos que con un pico de desove (tabla 1).

Las series filtradas de las anomalías estandarizadas del IGS y FD, con pasos de 4 a 7 años, permitieron agrupar la variabilidad interanual de ambas series (fig. 3). La serie del IGS mostró tres periodos diferentes en la respuesta reproductiva: 1986–1988, 1989–2001 y 2002–2008 (fig. 3a); mientras que, en la serie más corta de FD se evidenciaron sólo dos periodos, el primero de 1995 a 2001 y otra a partir de 2002 hasta 2008 (fig. 3b), que coincidió con el inicio del último periodo detectado con el IGS. El análisis del RSI corroboró estos resultados, ya que sus valores más altos (fig. 4)

slightly and not significant, $P = 0.05$), discarding the influence of fish body weight on the GSI estimate (fig. 7).

DISCUSSION

Analysis of the standardized anomalies of the GSI and SF time series revealed different medium-term periods, which were corroborated by the RSI, another type of time series analysis (Rodionov 2004). The identification of these periods allowed us to construct, for the first time, GSI and SF patterns for coherent time periods. This type of analysis proves to be more realistic compared with traditional ones that only chronologically group five or ten years without taking into account the variability modes of each series. In this study, GSI and SF showed increasing trends in all the periods. This trend was also shown by Bouchon *et al.* (2010), who analyzed GSI using generalized additive models and observed a monthly increase from 1986 to 2008, though the value of K did not show an interannual variability trend.

It is interesting to note that even though GSI and SF are entirely different reproductive indices in terms of concept and calculation, both recorded changes around the year 2000. The standardized anomalies of GSI and SF show similar patterns to those obtained by indices of environmental variability based on temperature, oxygen, and thermocline data estimated and treated for the same area (Swartzman *et al.* 2008, Chávez *et al.* 2009; fig. 8). These results may indicate that the regime shift observed around 2000 for physical parameters of the marine environment influenced biological aspects of the resources, in this case, the reproductive indices of the Peruvian anchovy. Fish population dynamics is affected by environmental variability and retrospective studies help to distinguish between the environmental and biological effects (Chávez *et al.* 2009). Changes in the reproductive cycles of species are always related to or influenced by changes in the environment (Agostini and Bakun 2002, Basilone *et al.* 2006, Brochier *et al.* 2010) and the results of the long time series presented here indicate this. Nonetheless, it remains to be confirmed whether such convergence in the regime shifts of environmental and reproductive variables are causal and not merely coincidental.

After the 1997–1998 El Niño event and using a shorter SF time series (1992–2000), Buitrón and Perea (2000) showed that *E. ringens* varied its reproductive strategy in three ways: a lag in the reproductive cycle, an up to 50% decrease in fecundity, and a decrease in spawning frequency. This confirms the ability of the species to change its spawning period under very anomalous conditions. Our study covers a longer time scale and allows us to analyze, based on the long-term behavior of the indices, the different reproductive cycles, which may be strategies leading to reproductive success based on a single, longer spawning season or a shorter season with two peaks of activity.

It is clear that the environment is one of the factors influencing how *E. ringens* defines its reproductive cycle each

coinciden cercanamente con los cambios o periodos detectados con las anomalías estandarizadas y filtradas (fig. 3). Esta coincidencia observada alrededor de 2000 nos indica que en ese año se habría producido un cambio de régimen, corroborado con el RSI que mostró que el valor más significativo se registra a partir de 2000 (fig. 4a).

Para cada uno de los periodos así definidos, la variación mensual del IGS (promediado para el conjunto de años de cada periodo) difirió (fig. 5a). En el periodo 1986–1988 el mayor valor de IGS se registró en septiembre, correspondiendo a la primavera austral, mientras que en el periodo 1989–2001 el valor máximo fue también en septiembre, pero con una actividad reproductiva ligeramente mayor en los meses precedentes y menor en los siguientes. Notablemente diferente fue el periodo 2002–2008, en que se observaron valores constantemente más altos en casi todos los meses y sin un pico marcado sino con una variación en forma de “meseta” que abarcó inclusive los meses de primavera y verano australes (fig. 5a). Al contrario del IGS, la FD mensual para cada uno de los periodos definidos en función de sus anomalías mostró la presencia de un primer periodo amplio de desove en 1994–2001 y otro caracterizado por dos picos de desove en el periodo 2002–2008 (fig. 5b).

Por otro lado, a lo largo de toda la serie los valores medios anuales de IGS mostraron un incremento significativo ($r^2 = 0.508$, $P < 0.001$), y dentro de cada periodo definido (1986–1988, 1989–2001 y 2002–2008) los valores medios fueron 3.4, 3.8 y 4.5, respectivamente (fig. 6a). Los pesos medios anuales de los ovarios por grupos de talla (de 12.0 a 14.0 cm LT y mayores de 14.0 cm LT) mostraron, en ambos casos, una tendencia temporal significativa ($P < 0.001$) e igualmente creciente (fig. 6b). Sin embargo, los valores de K no registran una tendencia definida; tan sólo una ligeramente decreciente, pero no significativa ($P = 0.05$), lo que descarta la influencia del peso corporal del pez en el estimado de IGS (fig. 7).

DISCUSIÓN

El análisis de las anomalías estandarizadas de las series temporales de IGS y FD permitió determinar diferentes periodos de medio plazo, los cuales fueron corroborados con otro tipo de análisis de series temporales, como el RSI descrito por Rodionov (2004). La identificación de estos periodos permitió construir por primera vez patrones de IGS y FD por periodos temporales coherentes. Este tipo de análisis resulta ser más real en comparación con los tradicionales donde sólo se agrupan cronológicamente cada 5 ó 10 años, sin considerar los modos de variabilidad propios de cada serie. En el presente trabajo se observaron tendencias crecientes de IGS y FD a lo largo de todos los periodos. Esta tendencia ya ha sido mostrada por Bouchon *et al.* (2010), quienes mediante análisis de modelos aditivos generalizados (GAM, por sus siglas en inglés) del IGS comprobaron el incremento mensual desde 1986 a 2008, aunque

year. Bouchon *et al.* (2010) showed an inverse relationship between GSI and sea surface temperature anomalies for the period 1986–2008, where reproductive success occurs in the years considered normal and cold, which influenced spawning intensity and recruitment.

According to the literature, two spawning periods have been identified for *E. ringens*, a main one in winter-spring and another one in summer; however, in this study the evolution of the reproductive index since 1986 showed an alternation of cycles with one or two peaks in spawning activity. A histological analysis of adult size groups indicated that the larger-sized individuals continue spawning throughout the year, whereas the smaller individuals that achieve sexual maturity and spawn for the first time (Perea *et al.* this issue) are responsible for the occurrence of other spawning peaks (Kjesbu 1990, Trippel *et al.* 1997, Perea and Buitrón 2001, Mori *et al.* 2007, Cubillos and Claramunt 2009). The occurrence of one or two spawning peaks is likely linked to the incorporation in summer of first-time spawners, but this was not examined in this study. Mathisen (1989), based on post-spawn catch data, identified two spawning events for *E.*

contrariamente el valor de *K* no tuvo una tendencia en la variación interanual.

Resulta interesante comprobar que siendo IGS y FD índices reproductivos totalmente distintos en su concepto y cálculo, ambos registraron cambios alrededor del año 2000. Las anomalías estandarizadas de IGS y FD siguen patrones similares a los índices de variabilidad ambiental basados en datos de temperatura, oxígeno y termoclina estimados y tratados para la misma zona (Swartzman *et al.* 2008, Chávez *et al.* 2009; fig. 8). Estos resultados podrían indicar que el cambio de régimen ocurrido alrededor de 2000 en los parámetros físicos del ambiente marino, repercutió en los aspectos biológicos de los recursos, en este caso, en los índices reproductivos de la anchoveta. La dinámica de las poblaciones de peces se ve afectada por la variabilidad ambiental, y los estudios retrospectivos ayudan a distinguir entre estos dos efectos (Chávez *et al.* 2009). Los cambios en el ciclo reproductivo de las especies siempre están relacionados o influenciados por cambios en el ambiente (Agostini y Bakun 2002, Basilone *et al.* 2006, Brochier *et al.* 2010) y los resultados de series largas presentadas en este trabajo así lo indican. Sin embargo,

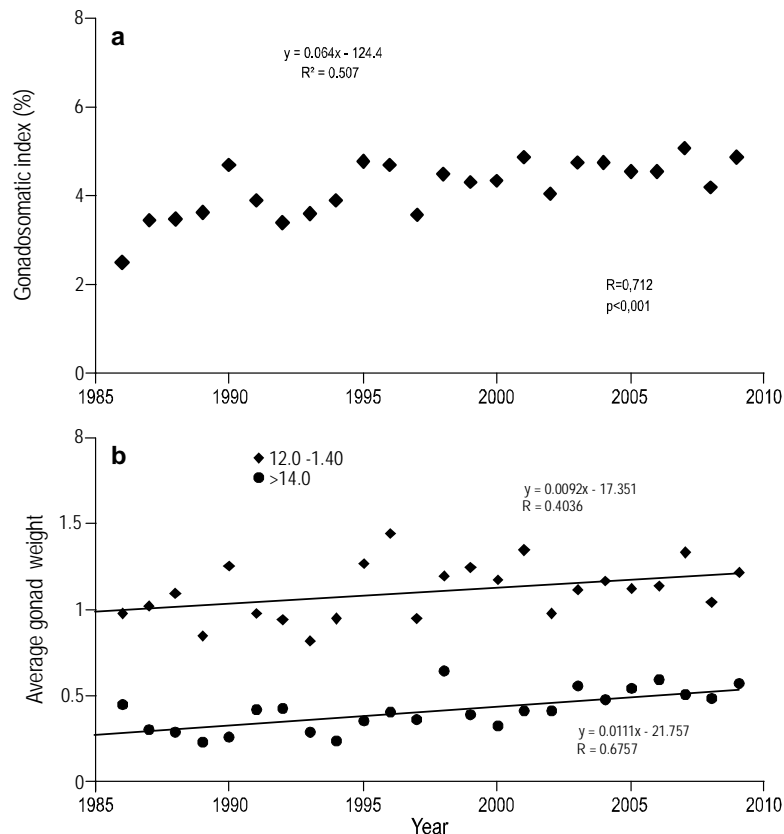


Figure 6. (a) Increase in the gonadosomatic index of *Engraulis ringens* during the period 1986–2008. (b) Annual variation (1986–2010) of mean ovary weight for two female anchovy size groups: 12–14 cm TL and >14 cm TL.

Figura 6. (a) Incremento del índice gonadosomático de *Engraulis ringens* durante el periodo 1986–2008. (b) Variación anual (1986–2010) de los pesos medios de los ovarios de hembras de anchoveta de dos grupos de talla: 12–14 cm LT y >14 cm LT.

ringens, one in the austral spring and another in summer, the spring broodstock consisting mainly of large, mature fish and the summer broodstock of small, immature fish; this supports our assumption. Concerning the effect of the environment on the occurrence of two spawning peaks, the environmental factors producing the summer spawning peak are probably different, or the same, as those producing the winter-spring spawning peak, but do not act in the same synergistic manner. Spawning is likely triggered by photoperiod (Bromage *et al.* 2001) or sea surface temperature in summer (warm season), given the influence of temperature on the timing of spawning

queda por confirmar que tales convergencias en los cambios de régimen de las variables ambientales con las reproductivas tengan una relación causa-efecto y no sean sólo meras coincidencias.

Tras el evento El Niño 1997–1998 y utilizando una serie de tiempo más corta de FD (1992 a 2000), Buitrón y Perea (2000) mostraron que la anchoveta peruana variaba su estrategia reproductiva principalmente en tres aspectos: un desfase en el ciclo reproductivo, una disminución de la fecundidad de hasta en un 50% y una disminución en la frecuencia de desove, verificándose la capacidad del recurso

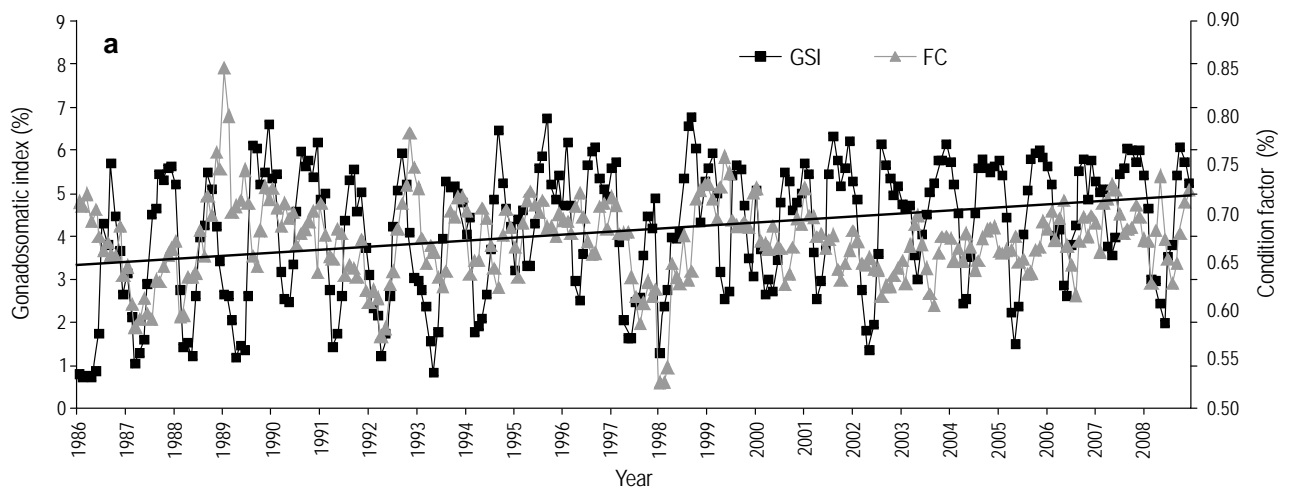


Figure 7. Interannual variability and linear regression of the gonadosomatic index (GSI) and condition factor (CF) of *Engraulis ringens*.
Figura 7. Variabilidad interanual y regresiones lineales del índice gonadosomático (GSI) y el factor de condición (CF) de *Engraulis ringens*.

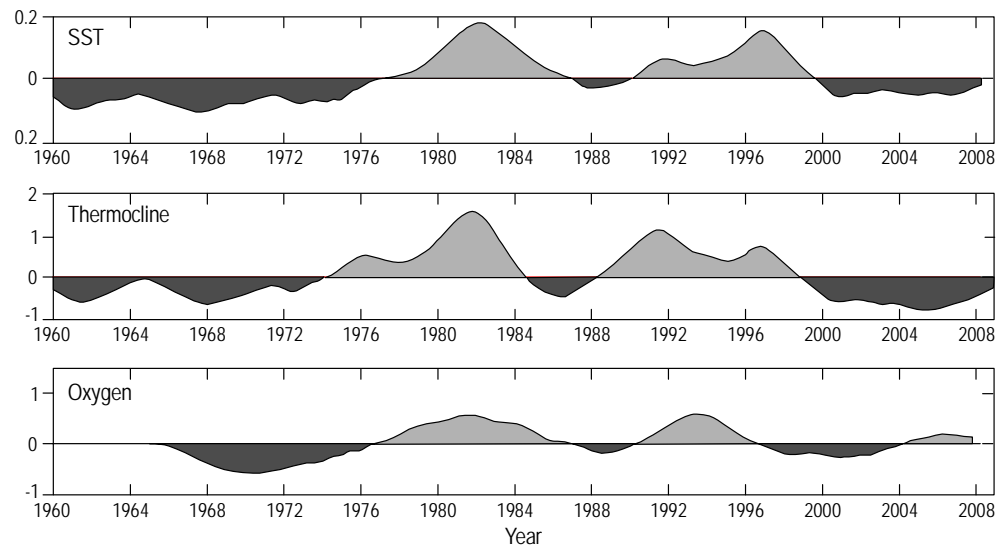


Figure 8. Interannual variations of the standardized anomalies of sea surface temperature (SST), thermocline, and dissolved oxygen from 1960 to 2008 (taken from Chávez *et al.* 2009).

Figura 8. Variaciones interanuales de las anomalías estandarizadas de la temperatura superficial del mar (SST), termoclina y oxígeno disuelto de 1960 a 2008 (de Chávez *et al.* 2009).

of small clupeids (Ettahiri *et al.* 2003), whereas it is probably triggered by the abundance of food in winter and spring, when upwelling blooms coincide with peak spawning activity and provide food for larvae, as has been documented for other clupeids (Chesney and Alonso-Noval 1989, Hernández-Vásquez 1994, Castro *et al.* 2000). Bakun (1996) proposed that recruitment is controlled by three main classes of physical oceanographic processes (the “ocean triad”): enrichment, retention, and concentration; when they combine they provide a favorable breeding habitat for coastal pelagic fish (Bakun 1996, Agostini and Bakun 2002).

The identification of a reproductive cycle with only one annual spawning event in the past few years has implications for the Peruvian anchovy fishery management plan. Current legislation (463-91-PE) contemplates ranking criteria that include two breeding-related closed seasons based on the occurrence of two spawning periods described in the past. The GSI time series obtained by grouping the years according to regime shifts revealed only one spawning period, which means that a revision of the regulation criteria may be necessary, contemplating a single, longer spawning period with only one closed fishing season that would begin and end depending on the behavior of the reproductive indices. The SF time series, however, showed that a second spawning period occurs in summer but is less intense than in winter and spring and, as already discussed, it only occurs at certain times. This aspect thus requires a more thorough examination for the proper management of the resource and its closed seasons (Perea *et al.* this issue).

The patterns obtained show that, on a decadal time scale, *E. ringens* changes its reproductive strategy, alternating spawning periods with one or two peaks in activity due to population and environmental factors. The last few years show only one prolonged spawning period, probably related to the increase in reproductive activity as shown by the increase in mean gonad weights and the stability of the condition factor. The increase in reproductive activity of Peruvian anchovy is interpreted as an effort to extend the spawning periods.

In summary, *E. ringens* is able to adapt to changing environmental conditions by extending, delaying, or prolonging its spawning season or by producing one or two peaks in spawning activity, a strategy that is related to population structure. The reproductive strategies employed always result in reproductive success, as proven by the sustained presence in the population of different modal groups of recruits that ensure the renewal of the population and the sustainability of the fishery.

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

- Agostini VN, Bakun A. 2002. ‘Ocean triads’ in the Mediterranean Sea: Physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). Fish. Oceanogr. 11: 129–142.

para cambiar el periodo de desove frente a condiciones extremadamente anómalas. En este trabajo la escala temporal de estudio es mucho más larga, lo que permite identificar en la anchoveta peruana, sobre la base del comportamiento de los índices a largo plazo, ciclos reproductivos diferentes. Éstos serían estrategias que podrían conllevar a un éxito reproductivo con periodos de desove únicos y más amplios, o con dos picos y más cortos.

Parece estar claro que es en definitiva el ambiente uno de los factores que influyen en la forma como la anchoveta describe su ciclo reproductivo cada año. En este sentido Bouchon *et al.* 2010 mostraron la relación inversa entre las anomalías de la temperatura superficial del mar y el IGS para el periodo 1986–2008, donde el éxito reproductivo ocurre en los años considerados normales y fríos, que influyeron en la intensidad del desove y en el reclutamiento.

La literatura describe la existencia de dos periodos de desove de la anchoveta, uno principal en invierno-primavera y otra en el verano. Sin embargo, en este trabajo la evolución del índice reproductivo desde 1986 mostró la alternancia de ciclos con uno o dos picos. Los análisis histológicos por grupos de talla de la fracción adulta indican que son los individuos de mayor tamaño los que mantienen una actividad desovante prolongada a lo largo del año, mientras que los individuos pequeños que maduran y desovan por primera vez (Perea *et al.* este número) son los que marcan la existencia de otros picos de desove (Kjesbu 1990, Trippel *et al.* 1997, Perea y Buitrón 2001, Mori *et al.* 2007, Cubillos y Claramunt 2009). Es posible que la presencia de uno o dos picos de desove esté relacionada con la incorporación en los veranos de individuos que maduran y desovan por primera vez, lo cual no ha sido explorado en el presente trabajo. Sin embargo, Mathisen (1989), mediante registros de captura realizados luego de los desoves, manifestó la existencia de dos eventos de desove en la anchoveta peruana, uno en primavera y otro en el verano austral, donde los reproductores de primavera están dominados por peces maduros y grandes, mientras que los que representan el mayor grupo en el verano son peces pequeños o inmaduros, lo cual concuerda con nuestra suposición. Con respecto al efecto del ambiente sobre la existencia de dos picos de desove, probablemente los factores ambientales que producen el pico de desove de verano sean otros, o los mismos, pero actúen de manera sinérgica diferente al del pico de desove de invierno-primavera. Es posible que el fotoperiodo (Bromage *et al.* 2001) o la temperatura superficial del mar sean los detonantes del desove en el verano, dada la influencia de la temperatura en el desove de pequeños clupéidos (Ettahiri *et al.* 2003) y ésta es importante en esta época cálida del año, mientras que durante el pico de desove de invierno-primavera el detonante sería la alimentación, dado que es en esta época cuando se producen los florecimientos derivados de los afloramientos que coinciden con los picos de desove de anchoveta proporcionando alimentación para las larvas, tal como sucede con otros clupéidos (Chesney y Alonso-Noval 1989, Hernández-Vásquez 1994, Castro *et*

- Agüero M, Claveri M. 2007. Capacidad de pesca y manejo pesquero en América: Una síntesis de casos. FAO Doc. Téc. Pesca. No. 461: 61–71.
- Bakun A. 1996. Patterns in the ocean: Ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA, and Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico, 323 pp.
- Bakun A, Broad K. 2001. Climate and fisheries: Interacting paradigms, scales, and policy approaches. The IRI-IPRC Pacific Climate-Fisheries Workshop, Honolulu, 14–17 November.
- Bakun A, Weeks S. 2008. The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold? Prog. Oceanogr. 79: 290–299.
- Basilone G, Guisande C, Patti B, Mazzola S, Cuttitta A, Bonanno A, Vergara AR, Maneiro I. 2006. Effect of habitat conditions on reproduction of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Strait of Sicily. Fish. Oceanogr. 15: 271–280.
- Bouchon M, Ñiquen M, Mori J, Echevarría A, Cahuín S. 2002. Manual de muestreo de la pesquería pelágica. Inf. Prog. Inst. Mar Perú (Callao) 157: 14 pp.
- Bouchon M, Ayón P, Mori J, Peña C, Espinoza P, Hutchings L, Buitrón B, Perea A, Goicochea C, Messié M. 2010. Biología de la anchoveta peruana, *Engraulis ringens* Jenyns. Relación entre anchoveta y ambiente a diferentes escalas temporales. Bol. Inst. Mar Perú 25: 23–30.
- Brochier T, Lett C, Fréon P. 2010. Investigating the ‘northern Humboldt paradox’ from model comparisons of small pelagic fish reproductive strategies in eastern boundary upwelling ecosystems. Fish. Fish. 12: 1–16.
- Bromage N, Porte M, Randall C. 2001. The environmental regulation of maturation in farmed finfish with special reference to the role of photoperiod and melatonin. Aquaculture 197: 63–98.
- Buitrón B, Perea A. 2000. Aspectos reproductivos de la anchoveta peruana durante el periodo 1992–2000. Bol. Inst. Mar Perú 19: 45–53.
- Buitrón B, Perea A, Pellegrino A. 1997. Estado reproductivo de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* durante los veranos 1996 y 1997. Inf. Inst. Mar Perú 127: 72–81.
- Castro LR, Salinas GR, Hernández EH. 2000. Environmental influences on winter spawning of the anchoveta *Engraulis ringens* off central Chile. Mar. Ecol. Prog. Ser. 197: 247–258.
- Cubillos L, Claramunt G. 2009. Length-structured analysis of the reproductive season of anchovy and common sardine off central southern Chile. Mar. Biol. 156: 1673–1680.
- Chavez F, Ñiquen M, Csirke J, Bertrand A, Wostnitz C, Guevara-Carrasco R. 2009. Fifth international panel on the anchoveta towards an ecosystem approach to fisheries. Globec Int. Newslett. 15: 14–15 (www.globec.org).
- Chesney EJ, Alonso-Noval M. 1989. Coastal upwelling and the early life history of sardines (*Sardina pilchardus*) along the Galician coast of Spain. Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer 191: 63–69.
- Chirichigno N, Vélez J. 1998. Clave para Identificar los Peces Marinos del Perú (2da ed.). Publicación especial del Instituto del Mar del Perú, 500 pp.
- Einarsson H, Flores L, Miñano J. 1966. El ciclo de madurez de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens* J). In: Seminario Latinoamericano sobre el Pacífico Oriental. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, pp. 128–135.
- Ettahiri O, Berraho A, Vidy G, Ramdani M, Do Chi T. 2003. Observation on the spawning of sardine and sardinella off the south Moroccan Atlantic coast (21–26° N). Fish. Res. 60: 207–222.
- al. 2000) y como lo señala Bakun, quien propone que el reclutamiento está controlado por tres clases principales de factores físico-oceanográficos, conocidos en conjunto como la “triada” enriquecimiento, retención y concentración que, al combinarse, proporcionan hábitat favorable para la reproducción de peces pelágicos costeros (Bakun 1996, Agostini y Bakun 2002).
- La descripción del ciclo reproductivo con un solo desove a escala anual durante los últimos años tendría implicaciones en el manejo pesquero de la anchoveta peruana. En este sentido la actual legislación contempla criterios de ordenamiento de la pesquería de anchoveta (R.M. 463-91-PE) que incluyen dos periodos de veda reproductiva que se basan en la existencia de dos periodos de desove de la anchoveta descritos en el pasado. Con la serie de tiempo de los IGS obtenidos agrupando los años de acuerdo a los cambios de régimen detectados sólo se detecta un periodo de actividad reproductiva, lo cual pondría en revisión la posibilidad de modificar los criterios de regulación que incluirían asumir un periodo de desove único y más amplio con un solo periodo de veda reproductiva cuyo inicio y fin dependería del comportamiento de los índices reproductivos. Sin embargo, usando la serie temporal de FD se demostraría que durante los veranos se produce un segundo periodo de desove aunque con menor intensidad en comparación a los de invierno-primavera y, como ya se ha discutido, sólo durante ciertos periodos, por lo que es necesario profundizar en este aspecto para una correcta gestión del recurso y sus vedas reproductivas (Perea *et al.* este número).
- Los patrones obtenidos mostrarían que la anchoveta cambia su estrategia reproductiva a escala decadal, alternando periodos reproductivos con uno o dos picos de desove relacionados tanto con causas poblacionales como ambientales. Así, durante los últimos años se ha incrementado la actividad reproductiva, que podría deberse al aumento de los pesos medios de las gónadas y la estabilidad del FC.
- Se concluye que la anchoveta es capaz de adaptarse a las cambiantes condiciones del medio pudiendo ampliar, retrasar o prolongar su periodo de desove o producir uno o dos picos de puesta, estrategia que está vinculada, no obstante, a la estructura poblacional. El resultado de aplicar estas estrategias reproductivas tienen siempre como resultado el éxito reproductivo comprobado por la aparición sostenida en la población de diferentes grupos modales de individuos reclutas que sustentan la renovación de la población y la sostenibilidad de la pesquería.
- Heincke F. 1908. Bericht über die Untersuchungen der Biologischen Anstalt auf Helgoland zur Naturgeschichte der Nutzfische. 1907). In: Die Beteiligung Deutschlands an der Internationalen Meeresforschung 4 & 5. Jahresbericht. Verlag von Otto Salle, Berlin, pp. 67–150.
- Hernández-Vázquez S. 1994. Distribution of eggs and larvae from sardine and anchovy off California and Baja California, 1951–1989. CalCOFI Rep. 35: 94–107.

- Humason G. 1979. Animal Tissue Techniques. 4th ed. W. Freeman, 661 pp.
- Jordán R. 1976. Biología de la anchoveta. Parte I: Resumen del conocimiento actual. FAO Tech. Rep. 185: 359–399.
- Kjesbu OS, Witthames PR, Solemdal P, Greer Walker M. 1990. Ovulatory rhythm and a method to determine the stage of spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 1185–1193.
- Lam R. 1968. Estudio sobre la variación del contenido de grasa en la anchoveta peruana (*Engraulis ringens* J.). Inf. Inst. Mar Perú 24: 29 pp.
- Mathisen OA. 1989. Adaptation of the anchoveta (*Engraulis ringens*) to the Peruvian upwelling system. In: Pauly D, Muck P, Mendo J, Tsukayama L (eds.), The Peruvian Upwelling Ecosystem: Dynamics and Interaction. ICLARM Conference Proceedings 18, pp. 220–234.
- Miñano J. 1968. Estudio de la fecundidad y ciclo sexual de la anchoveta (*Engraulis ringens* J.) en la zona de Chimbote. Bol. Inst. Mar Perú 1: 505–533.
- Mori J, Goicochea C, Peña C, Ventosilla A. 2007. Aspectos biológicos y pesqueros de los principales recursos pelágicos. Invierno 2002. Inf. Inst. Mar Perú 34: 197–201.
- Nixon S, Thomas A. 2001. On the size of the Peru upwelling ecosystem. Deep-Sea Res. I 48: 2521–2528.
- Ñiquen M, Bouchon M, Cahuín S, Díaz, E. 2000. Pesquería de anchoveta en el mar peruano: 1950–1999. Bol. Inst. Mar Perú 19: 117–123.
- Parker K. 1985. Biomass model for egg production method. 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, pp. 5–6.
- Perea A, Buitrón B. 2001. Aspectos reproductivos de la anchoveta *Engraulis ringens* durante los veranos 1999 y 2000. Inf. Inst. Mar Perú 159: 1107–1110.
- Perea A, Buitrón B. 2004. Aplicación del método de congelación de ovarios para estimar la distribución espacial de los cardúmenes desovantes de anchoveta. Inf. Inst. Mar Perú 32: 123–126.
- Perea A, Roque C. 2005. Parámetros reproductivos de adultos de anchoveta peruana a finales del invierno 2005. Inf. Inst. Mar Perú 35: 167–171.
- Perea A, Peña-Tercero C, Oliveros-Ramos R, Buitrón B, Mori J. 2011. Potential egg production, recruitment, and closed fishing season of the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*): Implications for fisheries management. Cienc. Mar. (this issue).
- Purca S, Graco M, Gutiérrez D, Dewitte B, Tam J, Bertrand A, Chávez F, Flores R, Ledesma J, Vásquez L, Messié M, Goubanova K, Morón O, Nakazaki C, Peraltila S, Sánchez S. 2010. Relación entre anchoveta y ambiente a diferentes escalas temporales. Bol. Inst. Mar Perú 25: 13–21.
- Rodionov SN. 2004. A sequential algorithm for testing climate regime shifts. Geophys. Res. Lett. 31, L09204, doi:10.1029/2004GL019448.
- Santander H, Flores R. 1983. Los desoves y distribución larval de cuatro especies pelágicas y sus relaciones con las variaciones del ambiente marino frente al Perú. FAO Fish. Rep. 291: 835–868.
- Schaefer M. 1967. Dynamics of the fishery for the anchoveta *Engraulis ringens* off Peru. Bol. Inst. Mar. Perú 1: 189–304.
- Sharp G, Csirke J (eds.). 1983. Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. San José, Costa Rica, 18–29 April 1983. FAO Fish. Rep. 291: 557–1224.
- Swartzman G, Bertrand A, Gutiérrez M, Bertrand S, Vasquez L. 2008. The relationship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983 to 2005. Prog. Oceanogr. 79: 228–237.
- Trippel EA, Kjesbu OS, Solemdal P. 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In: Chambers C, Trippel EA (eds.), Early Life History and Recruitment in Fish Populations. Chapman and Hall, London, pp. 31–62.
- Vazzoler AE. 1982. Manual y Métodos para Estudios Biológicos de Poblaciones de Peces. Reproducción y Crecimiento. CNP/PN2, 108 pp.

Received September 2010;
accepted September 2011.