

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/262654846>

# Potential egg production, recruitment, and closed fishing season of the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*): Implications for fisheries management

Article in *Ciencias Marinas* · December 2011

DOI: 10.7773/cm.v37i4B.1827

CITATIONS

11

READS

1,007

5 authors, including:



Angel Perea

Instituto del Mar del Perú

28 PUBLICATIONS 171 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Cecilia Peña

Instituto del Mar del Perú

6 PUBLICATIONS 79 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Ricardo Oliveros-Ramos

Institute of Research for Development

41 PUBLICATIONS 811 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Betsy Buitron

Universidad Ricardo Palma

25 PUBLICATIONS 122 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



SOMBEE [View project](#)



OSMOSE modelling platform [View project](#)

## Potential egg production, recruitment, and closed fishing season of the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*): Implications for fisheries management

### Producción potencial de huevos, reclutamiento y veda reproductiva de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*): Implicaciones en el manejo pesquero

Á Perea\*, C Peña, R Oliveros-Ramos, B Buitrón, J Mori

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

\* Corresponding author. E-mail: aperea@imarpe.pe

**ABSTRACT.** Recruitment success of commercially important marine resources, such as the Peruvian anchovy *Engraulis ringens*, is based on continuous assessment and fisheries management. Potential egg production (PEP) is a valuable tool that, unlike the reproductive indices, quantifies spawning activity and increases the likelihood of a better prediction of recruitment. From 2000 to 2008, spawning females >14.0 cm total length contributed largely to the annual PEP (more than 60%), while females ranging from 12.0 to 14.0 cm TL had a significant participation during peak spawning periods. During the main spawning periods, 68% of the total PEP was obtained, with each length group contributing 50% of this production, whereas during the period of low activity, females >14.0 cm were those that kept spawning, contributing 81% of PEP. The breeding-related closed fishing seasons protected 57% of PEP, 22% in summer and 35% in winter-spring; fishery closure is an effective management measure to protect the main reproductive activity. This protection and quantitative knowledge of the spawning of *E. ringens*, such as that provided by PEP, will help us to better understand the recruitment process and predict recruitment.

**Key words:** *Engraulis ringens*, closed season, recruitment, fishery assessment.

**RESUMEN.** El éxito del reclutamiento de los recursos marinos, en especial de los de importancia comercial como la anchoveta peruana *Engraulis ringens*, está basado en la continua evaluación y toma de criterios de manejo pesquero. La estimación de la producción potencial de huevos (PPH) es una herramienta valiosa que, a diferencia de los índices reproductivos, cuantifica el desove incrementando la probabilidad de una mejor predicción del reclutamiento. Para el periodo 2000–2008 las hembras desovantes >14.0 cm de longitud total fueron las que tuvieron una mayor PPH, con 60% del total anual, aunque las hembras de 12.0–14.0 cm tuvieron una participación más importante debido a su mayor cantidad numérica durante los periodos de máxima actividad desovante. Durante los periodos de máximo desove se obtuvo 68% de la PPH total anual, donde cada grupo de talla aportó aproximadamente 50% de la puesta, mientras que durante el periodo de menor actividad fueron las hembras >14.0 cm las que mantuvieron el desove, llegando a contribuir 81% de la PPH en ese periodo. Los periodos de “veda reproductiva” protegieron 57% de la PPH, 22% en el verano y 35% en invierno-primavera constituyendo una eficaz medida de manejo que protege los periodos de máxima actividad reproductiva. Esta protección y un conocimiento cuantitativo del desove de la anchoveta, como el que proporciona la PPH, nos acercan cada vez más a la posibilidad de pronosticar el reclutamiento.

**Palabras clave:** *Engraulis ringens*, veda reproductiva, reclutamiento, manejo pesquero.

## INTRODUCTION

The Peruvian anchovy, *Engraulis ringens* Jenyns 1842, sustains the world's largest monospecific fishery, and is considered the top marine species in terms of production, with landings of 7 million tonnes in 2006 (FAO 2009), and the second in terms of extractive activity generating foreign exchange in Peru, with a free on-board price (defined as the selling price that includes the value of the merchandise as well as transportation and handling costs at the level of international trade) of 1456 million US dollars in 2007 (INEI 2009). In view of the considerable economic and social importance of the anchovy fishery, maintaining appropriate levels of biomass is a priority.

Large-scale anchovy fishing initiated in the early 1950s. *Engraulis ringens* is a pelagic species that feeds on plankton (Alamo 1989, Rojas de Mendiola 1989, Espinoza and

## INTRODUCCIÓN

La anchoveta peruana, *Engraulis ringens* Jenyns 1842, es la especie que sustenta la pesquería monoespecífica más grande del mundo, considerada como la principal especie de mayor producción de pesca marina, con 7 millones de toneladas durante 2006 (FAO 2009), y la segunda en actividad extractiva generadora de divisas al Perú con un valor libre a bordo (FOB, por sus siglas en inglés), definido como el precio de venta que incluye el valor de la mercancía y los gastos de transporte y maniobra a nivel del comercio internacional, de 1456 millones de dólares americanos durante 2007 (INEI 2009). Debido a la gran importancia económica y social que implica la pesca de anchoveta, mantener niveles apropiados de biomasa es prioritario en su manejo pesquero.

Desde principios de la década de los cincuenta se dio inicio a la pesquería de anchoveta a gran escala. La anchoveta

Bertrand 2008) and forms high-density assemblages or schools (Saetersdal and Valdivia 1964, Csirke 1989a, Bertrand *et al.* 2008). It attains a maximum total length (TL) of 20–20.5 cm (Jordán 1976, Palomares *et al.* 1987, Ñiquen *et al.* 2000, Bertrand 2005), has a short life span of approximately four years (Palomares *et al.* 1987, Ñiquen *et al.* 2000, Bertrand *et al.* 2008), and is highly sensitive to environmental variability (Jordán 1976, Chávez *et al.* 2003, Gutiérrez *et al.* 2007, Swartzman *et al.* 2008).

The first studies on the reproductive condition of *E. ringens* addressed its spawning period and provided basic information on the state of the resource off Peru. This species is a partial spawner. The period of maximum spawning extends from August to March (Santander and Flores 1983), with greatest intensity occurring in September (Einarsson *et al.* 1966), during the austral winter, and a second spawning peak in February and March (Saetersdal and Valdivia 1964, Csirke *et al.* 1996), during the austral summer.

The reproductive potential of *E. ringens* shows large temporal variability most likely because of the size composition of the spawning stock (Chirinos de Vildoso and Alegre de Haro 1969). Reproductive success depends on complex relations between a number of interacting environmental and biological factors (Jordán 1976).

The reproductive indicators commonly used for the Peruvian anchovy are the gonadosomatic index and spawning fraction, the latter corresponding to a histological analysis of the ovaries to accurately describe the fluctuations in the reproductive activity of the population (Buitrón and Perea 2000); however, they are not capable of quantifying spawning activity. Variability in spawning onset impacts the fishery as it is one of the most important factors determining the entry of new cohorts or recruitment.

Ever since industrial fishing operations commenced, the classical models of Beverton and Holt (1957) and Ricker (1954) have attempted to explain the stock-recruitment relationship (Sparre and Venema 1992). Over time, however, it has been observed that the relationship between parental stock size and recruitment of marine species is not significant because biological and environmental changes occur in the interim that determine recruitment success or failure (Csirke 1989b). In this sense, recruitment is a chain of natural processes and stages that begins with spawning, followed by fertilization, egg and larval phases, growth, and pre-recruit and recruit survival (Bakun and Broad 2002).

To protect the *E. ringens* spawning biomass and assure future recruitment to the fishery, based on information provided by the Peruvian Sea Institute (IMARPE), fishery management measures were established (MIPE 1992), which included two breeding-related closed fishing seasons, one in summer (February to March) and another in winter-spring (August to October).

This study aims to quantify spawning activity and analyze the impact of the closed seasons on recruitment success and, therefore, the role of fishing closures as a management measure for the *E. ringens* fishery.

es una especie pelágica con longitud total (LT) máxima entre 20.0 y 20.5 cm (Jordán 1976, Palomares *et al.* 1987, Ñiquen *et al.* 2000, Bertrand 2005), de corta vida que alcanza aproximadamente los cuatro años (Palomares *et al.* 1987, Ñiquen *et al.* 2000, Bertrand *et al.* 2008), que se alimenta de plancton (Álamo 1989, Rojas de Mendiola 1989, Espinoza y Bertrand 2008), que vive formando agregaciones y/o cardúmenes de grandes densidades (Saetersdal y Valdivia 1964, Csirke 1989a, Bertrand *et al.* 2008) y presenta alta sensibilidad a la variabilidad ambiental (Jordán 1976, Chávez *et al.* 2003, Gutiérrez *et al.* 2007, Swartzman *et al.* 2008).

Los primeros estudios sobre la condición reproductiva de la anchoveta en el Perú se centraron en el conocimiento del periodo de desove de la especie, constituyendo ésta información básica sobre el estado del recurso. La anchoveta es una especie que desova parcialmente y presenta un máximo periodo de desove desde agosto hasta marzo (Santander y Flores 1983). La mayor intensidad del desove se produce en septiembre (Einarsson *et al.* 1966), durante el invierno austral, con un segundo máximo durante febrero y marzo (Saetersdal y Valdivia 1964, Csirke *et al.* 1996), correspondiente al verano austral.

El potencial reproductivo de la anchoveta presenta gran variabilidad temporal posiblemente debido a la composición de tamaños de la población presente durante el desove (Chirinos de Vildoso y Alegre de Haro 1969). El éxito de la reproducción depende de relaciones complejas entre una serie de factores ambientales y biológicos que interactúan entre sí (Jordán 1976).

Los indicadores del proceso reproductivo para la anchoveta comúnmente utilizados son el índice gonadosomático (IGS) y la fracción desovante (FD), correspondiendo esta última a un análisis histológico de ovarios que permite describir con precisión las fluctuaciones de la actividad reproductiva de la población de anchoveta (Buitrón y Perea 2000); sin embargo, éstos no son capaces de cuantificar el desove. La variabilidad en la puesta de la anchoveta repercute en la pesquería al ser uno de los factores más importantes en la determinación del ingreso de nuevas cohortes a la población o reclutamiento.

Desde los inicios de la pesquería industrial los modelos clásicos de Beverton y Holt (1957) y Ricker (1954) han intentado explicar la relación stock-reclutamiento (Sparre y Venema 1992). Sin embargo, a lo largo del tiempo se ha observado que la relación entre el tamaño del stock parental y el reclutamiento de las especies marinas no es significativa debido a que en el lapso entre ambos procesos existen cambios biológicos y ambientales que determinan el éxito o fracaso del reclutamiento (Csirke 1989b). En este sentido, el reclutamiento es una cadena de procesos y estadios naturales que comienza con el desove y continúa con el proceso de fertilización, desarrollo de las fases de huevo, larvas, crecimiento y supervivencia de prereclutas y reclutas (Bakun y Broad 2002).

Con la finalidad de proteger el desove de la anchoveta y asegurar el futuro ingreso de individuos al stock pescable,

## MATERIAL AND METHODS

### Data and study area

The study was conducted using monthly biological and fishery data on the northern-central stock (5°–16° S, Ñiquen *et al.* 2000) of *E. ringens* (fig. 1) for the period 2000–2008. The biological information was obtained from samples taken monthly from the main fishing areas by IMARPE staff at the Paita (5° S), Chimbote (9° S), Huacho (11° S), Callao (12° S), and Pisco (13° S) coastal stations.

### Stock structure reconstruction

The information for the reconstruction of the Peruvian anchovy stock size structure for the period 2000–2008 was obtained during acoustic surveys (two per year) and from the fishery (monthly samplings). It is assumed that natural mortality and growth are applied to each pseudo-cohort observed during the surveys (in half-centimeter classes, between 3.0 and 20.0 cm), and that fishing mortality corresponds to catch removal by the fishery. Forward reconstruction was performed using an exponential decay model with discrete catch data:

$$N_{t+1}^{l'} = N_t^l e^{-M(\Delta t)} - C_t^l \quad (1)$$

where, for each size,  $N_{t+1}^{l'}$  is the number of individuals of length  $l'$  in time  $t+1$ ,  $N_t^l$  is the number of individuals of length  $l$  in time  $t$ ,  $C_t^l$  is the catch of individuals of length  $l$  during the period  $[t, t+1]$ ,  $M$  is natural mortality with a value of  $0.8 \text{ yr}^{-1}$  (Ñiquen *et al.* 2000, IMARPE 2010), and  $l'$  is the length of the individuals of length  $l$  after a period of time (one month) determined by the von Bertalanffy growth model (Sparre and Venema 1992):

$$L_t = L_\infty \left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right) \quad (2)$$

where  $L_t$  is the length at age  $t$ ,  $L_\infty = 20.5 \text{ cm}$  is the asymptotic length (Jordán 1976, IMARPE 2010),  $k$  is the monthly growth rate,  $k = 0.0717 \text{ month}^{-1}$  (Palomares *et al.* 1987, IMARPE 2010), and  $t_0 = -0.14 \text{ month}$  is the theoretical age at length 0 (IMARPE 2010). Backward reconstruction was performed similarly, using the following equation:

$$N_{t-1}^l = N_t^{l'} e^{M(\Delta t)} + C_{t-1}^{l'} \quad (3)$$

In each case,  $l'$  was assigned to the nearest size class. Thus, initiating with the biomass and size structure from one cruise, the stock is reconstructed monthly based on two sub-projections, one forward using equations 1 and 2 and one backward using equations 2 and 3, until the next cruise (six

con información del Seguimiento de la Pesquería del Instituto del Mar del Perú (IMARPE), se establecieron criterios para el ordenamiento de la pesquería de anchoveta (MIPE 1992) que incluyen dos periodos de cierre a la pesca al año denominados “veda reproductiva”, en verano (febrero a marzo) e invierno-primavera (agosto a octubre).

El objetivo principal de este trabajo es el de cuantificar el desove y analizar la eficiencia de las vedas reproductivas sobre el éxito del reclutamiento y, por lo tanto, las implicaciones de este sistema de vedas en la ordenación pesquera de la anchoveta.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Datos y área de estudio

El estudio se realizó con información biológica-pesquera mensual de la población de anchoveta de la región norte-centro (5°–16° S) del Perú (Ñiquen *et al.* 2000) durante el periodo 2000–2008 (fig. 1). La información biológica fue obtenida de los muestreos mensuales de las capturas de anchoveta realizada en las principales áreas de pesca por los Laboratorios Costeros de IMARPE presentes en los puertos de Paita (5° S), Chimbote (9° S), Huacho (11° S), Callao (12° S) y Pisco (13° S).

### Reconstrucción de la estructura poblacional

La información para la reconstrucción de la estructura poblacional mensual por tallas de anchoveta para el periodo 2000–2008 fue obtenida de cruceros de evaluación acústica (dos por año) y de la pesquería (muestreos mensuales). Se asume que la mortalidad natural y el crecimiento se aplican sobre cada pseudocohorte observada durante los cruceros (en clases de medio centímetro, entre 3.0 y 20.0 cm), y que la mortalidad por pesca corresponde al retiro de las capturas por la pesquería. La reconstrucción hacia adelante se realizó utilizando un modelo de decaimiento exponencial con capturas discretas

$$N_{t+1}^{l'} = N_t^l e^{-M(\Delta t)} - C_t^l \quad (1)$$

donde, para cada talla,  $N_{t+1}^{l'}$  es el número de peces de longitud  $l'$  en el tiempo  $t+1$ ,  $N_t^l$  es el número de peces de longitud  $l$  en el tiempo  $t$ ,  $C_t^l$  es la captura de individuos de longitud  $l$  durante el intervalo  $[t, t+1]$ ,  $M$  es la mortalidad natural con un valor de  $0.8 \text{ año}^{-1}$  (Ñiquen *et al.* 2000, IMARPE 2010) y  $l'$  es la longitud de los peces de longitud  $l$  luego de un paso de tiempo (un mes) dado según el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (Sparre y Venema 1992):

$$L_t = L_\infty \left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right) \quad (2)$$

donde  $L_t$  es la longitud a la edad  $t$ ,  $L_\infty = 20.5 \text{ cm}$  es la longitud asintótica de crecimiento (Jordán 1976, IMARPE 2010),  $k$  es

months). The reconstructed size structure was obtained by taking the maximum length value from the forward and backward reconstructions (for more details see Peña 2010). The advantage of this method is that it uses information obtained by direct evaluation methods (acoustic and biological surveys) as well as fishery data, and the variability observed in the anchovy population can thus be reproduced without parametric assumptions.

In this study we used *E. ringens* biomass/catch and size data from 20 evaluation cruises of pelagic resources (conducted in summer and winter) and 66 vectors of size structure and monthly catches from a pelagic fishery monitoring program. The period covered initiated with information from cruise 9908-09 conducted in August and September 1999 and ended with information from cruise 0802-03 conducted in February and March 2008. Fishery data were used for the interval between cruises.

A total of 108 monthly vectors of abundance per anchovy length class were obtained. As most of the individuals attain gonadal maturity at 12.0 cm TL (Jordán 1976, Sharp and Csirke 1983, Pauly *et al.* 1989), each vector was separated into two groups, the first consisting of juvenile sizes ( $\leq 11.5$  cm) and the second of adult sizes ( $\geq 12.0$  cm).

The first group (juveniles  $\leq 11.5$  cm) was subdivided into recruits or individuals entering the fishery for the first time having an average size of 8.0 cm TL (IMARPE 1965), and pre-recruits or individuals measuring from 3.0 to 7.5 cm TL.

la tasa de crecimiento mensual,  $k = 0.0717 \text{ mes}^{-1}$  (Palomares *et al.* 1987, IMARPE 2010), y  $t_0 = -0.14 \text{ mes}$  es la edad teórica a la longitud 0 (IMARPE 2010). La reconstrucción hacia atrás se realizó de manera análoga, usando la ecuación:

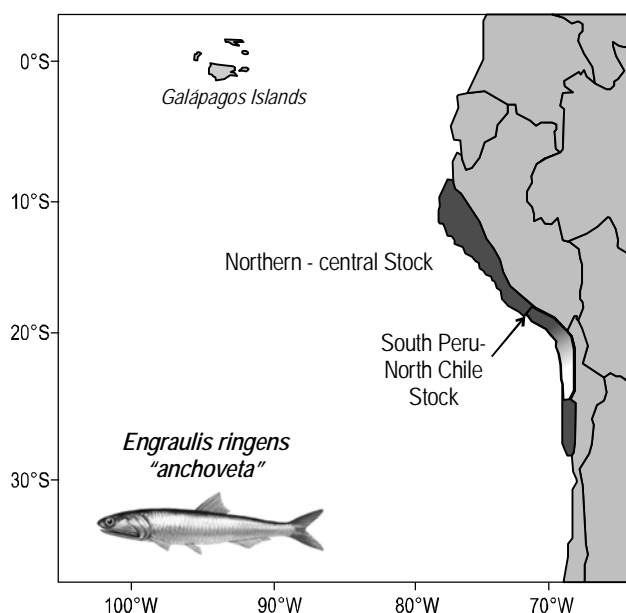
$$N_{t-1}^l = N_t^{l'} e^{M(\Delta t)} + C_{t-1}^l \quad (3)$$

En cada caso,  $l'$  fue aproximado a la marca de clase más cercana. De esta manera, iniciando con la biomasa y estructura por talla de un crucero, la población se reconstruye mensualmente a partir de dos subproyecciones, una hacia adelante mediante las ecuaciones 1 y 2, y una hacia atrás mediante las ecuaciones 2 y 3 hasta el siguiente crucero (seis meses). La estructura de tallas reconstruida se obtuvo tomando el valor máximo por longitud de las reconstrucciones hacia atrás y hacia adelante (para más detalles ver Peña 2010). La ventaja de este método es que utiliza directamente la información observada por los métodos directos de evaluación (crucero acústico y muestro biológico) e información de la pesquería, permitiendo reproducir la variabilidad observada en la población de anchoveta sin suposiciones paramétricas.

Durante el presente trabajo se utilizó información de biomasa/captura y tamaños de anchoveta proveniente de 20 cruceros de evaluación de recursos pelágicos (efectuados en verano e invierno) y 66 vectores de estructuras de tallas y capturas mensuales provenientes del Seguimiento de la Pesquería Pelágica. Considerando como punto de partida la estructura de tallas y biomasa acústica del crucero 9908-09 desarrollado durante agosto y setiembre de 1999, como punto final la información del crucero 0802-03 ejecutado de febrero a marzo de 2008 se contó también con datos de la pesquería entre cruceros.

De esta manera, se obtuvieron un total de 108 vectores mensuales de abundancia por tallas de anchoveta. Como la mayor parte de la población alcanza la madurez gonadal a partir de los 12.0 cm LT (Jordán 1976, Sharp y Csirke 1983, Pauly *et al.* 1989), cada vector fue separado en dos grupos, el primero formado por tallas de individuos jóvenes ( $\leq 11.5$  cm) y el segundo por tallas de adultos ( $\geq 12.0$  cm).

El primer grupo, de ejemplares jóvenes de anchoveta ( $\leq 11.5$  cm), fue subdividido en ejemplares reclutas o individuos que entran por primera vez a la pesquería, con un promedio de 8.0 cm de LT (IMARPE 1965), y prereclutas o individuos de 3.0 a 7.5 cm de LT. El segundo grupo, de adultos ( $\geq 12.0$  cm), también fue subdividido por intervalos de talla, en uno de 12.0 a 14.0 cm y el otro de  $>14.0$  cm, diferenciación de la fracción adulta que fue realizada por Lam (1968) para los estudios del contenido graso de la anchoveta, ya que existe una relación inversa entre éste y el desove; esta clasificación por grupos de talla ha sido extendida a los estudios reproductivos.



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

**Figura 1.** Distribución de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* según unidades de pesca. Stock norte-centro (Perú) y stock sur (sur del Perú-norte de Chile).

The second group (adults  $\geq 12.0$  cm) was subdivided into individuals ranging from 12.0 to 14.0 cm TL and those  $>14.0$  cm TL, according to the differentiation made by Lam (1968) in studies on anchovy fat content, which is inversely related to spawning. This classification by size classes is also used in reproductive studies.

### Sex ratio and spawning fraction

The female sex ratio (quotient between the number of females and total number of individuals) was calculated for each adult size ( $\geq 12.0$  cm) according to Bouchon *et al.* (2002), by conducting routine biological surveys at the main landing ports. Based on a monthly stratified random sampling by sizes performed from 2000 to 2008, a total of 30,139 ovaries (284 per month) of adult specimens were used to estimate the spawning fraction (table 1). This fraction was determined based on hydrated females and, after histological analysis of the ovaries, on females showing day 0 and 1 post-ovulatory follicles (Buitrón and Perea 2000). Histological sections of ovaries were treated by the paraffin-embedding technique (Humason 1979) and/or the freezing technique commonly used in human and animal pathology, adapted for *E. ringens* using a portable cryostat (Perea and Buitrón 2004, Perea *et al.* 2008), and observed under a compound light microscope. The monthly spawning fraction (SF) was calculated using the following equation:

$$SF = \left( \frac{POF_{(day0+1)} + HO}{F_{tot}} \right) \times 100 \quad (4)$$

where *POF* is the number of females showing day 0 and 1 postovulatory follicles, *HO* is the number of females with hydrated ovaries, and *F<sub>tot</sub>* is the total number of females.

The information generated by the indicators of the reproductive process, the gonadosomatic index (GSI) and SF, was used to determine the periods of low and high spawning activity of *E. ringens*. Peak spawning activity of females was considered to have occurred when SF exceeded 19.8%, a critical value, corresponding to a point of reference to identify a major spawning period (Perea and Buitrón 1996).

### Potential egg production

Monthly vectors of spawning females were estimated by length class as follows:

$$NF_l = N_l \times SR_l \times \left( \frac{SF_l}{100} \right) \quad (5)$$

where *NF<sub>l</sub>* is the number of spawning females, *N<sub>l</sub>* is the number of total individuals, *SR<sub>l</sub>* is the female sex ratio, and *SF<sub>l</sub>* is the fraction of spawning females, all in length class *l*.

Partial fecundity was also estimated using the method described by Hunter and Goldberg (1980) for *Engraulis*

### Proporción sexual y fracción desovante

La proporción sexual de hembras (cociente entre el número de hembras y el número total de individuos) fue calculada para cada talla de individuos adultos ( $\geq 12.0$  cm) siguiendo la metodología de Bouchon *et al.* (2002) a partir de muestreos biológicos de rutina realizados en los principales puertos de desembarque. Basados en un muestreo aleatorio estratificado mensual por tallas realizado de 2000 a 2008, para la estimación de la fracción desovante se analizaron un total de 30,139 ovarios (284 mensuales en promedio) provenientes de anchovetas adultas (tabla 1). La fracción desovante se obtuvo con hembras en condición de hidratación y, en base a análisis histológicos de ovarios, hembras que presentaron folículos postovulatorios de días 0 y 1 (Buitrón y Perea 2000). El proceso histológico consta de cortes de ovarios tratados mediante la técnica de infiltración en parafina (Humason 1979) y/o la técnica de congelación normalmente empleada en patología humana y animal, adaptada para la anchoveta utilizando un criostato portátil (Perea y Buitrón 2004, Perea *et al.* 2008), los cuales fueron observados bajo la luz de un microscopio compuesto. La fracción desovante (FD) se obtuvo mediante:

$$FD = \left( \frac{FPO_{(dia0+1)} + OH}{H_{tot}} \right) \times 100 \quad (4)$$

donde *FD* es la fracción desovante, *FPO* es el número de hembras con presencia de folículos post ovulatorios de días 0 y 1, *OH* es el número de hembras con ovarios hidratados y *H<sub>tot</sub>* el número total de hembras.

Con la información de los indicadores del proceso reproductivo índice gonadosomático (IGS) y FD se determinaron los periodos de menor y mayor actividad desovante de la anchoveta. Se consideró que las hembras se encontraban dentro de un máximo de desove cuando la FD superaba 19.8%, considerado como valor crítico, el cual corresponde a un punto de referencia para identificar un periodo principal de desove (Perea y Buitrón 1996).

### Producción potencial de huevos

Se estimaron vectores mensuales de hembras desovantes por longitud mediante:

$$HD_l = N_l \times PS_l \times \left( \frac{FD_l}{100} \right) \quad (5)$$

donde, *HD<sub>l</sub>* es número de hembras desovantes, *N<sub>l</sub>* es el número total de individuos, *PS<sub>l</sub>* la proporción sexual de hembras y *FD<sub>l</sub>* es la fracción de hembras desovantes, todos referidos al intervalo de longitud *l*.

Paralelamente se estimó la fecundidad parcial (*E*) utilizando el método descrito por Hunter y Goldberg (1980) en *E. mordax* y por Santander *et al.* (1984) en *E. ringens*. Para estimar este parámetro se utilizaron muestras de los cruceros de

*mordax* and by Santander *et al.* (1984) for *E. ringens*. To estimate this parameter, we used samples from the evaluation cruises (table 2) conducted in winter, when peak spawning activity occurs. The partial fecundity models for each year were fitted with the real values for each ovary. The fecundity estimate obtained was taken to be the single value for the year and was used to estimate fecundity values per size and month for each year. Finally, the monthly potential egg production (PEP) was estimated:

$$PEP = \sum_l E_l \times NF_l \quad (6)$$

where *PEP* is the total potential egg production of the population, and  $E_l$  is the partial fecundity and  $NF_l$  the number of spawning females in length class *l*. Moreover, PEP was calculated for the individuals measuring from 12.0 to 14.0 cm TL and those larger than 14.0 cm TL.

#### Relation between potential egg production and recruitment

A cross-correlation analysis was performed between the PEP series and the monthly estimates of recruits and pre-recruits in order to quantify the correlation between both variables and the lag at which the correlation is maximized.

evaluación (tabla 2) realizados durante el invierno, cuando se registran los desoves principales. Con los valores reales de cada ovario se ajustaron los modelos de *E* para cada año. El modelo de fecundidad obtenido fue supuesto como valor único por año y permitió estimar valores de fecundidad por talla y mes para cada año. Finalmente, la producción potencial de huevos (PPH) mensual por tamaño se obtuvo mediante:

$$PEP = \sum_l E_l \times HD_l \quad (6)$$

donde PPH es la producción potencial de huevos total de la población,  $E_l$  es la fecundidad parcial y  $HD_l$  el número de hembras desovantes en cada intervalo con marca de clase *l*, respectivamente. Adicionalmente, se calculó la PPH para los individuos con tallas entre 12.0 y 14.0 cm y para individuos mayores a 14.0 cm.

#### Relación entre producción potencial de huevos y reclutamiento

Se realizó un análisis de correlación cruzada entre las series de PPH y las estimaciones mensuales de reclutas y pre-reclutas a fin de cuantificar la correlación entre ambas

**Table 1.** Monthly series of *Engraulis ringens* ovary samples (2000–2008).

**Tabla 1.** Serie mensual de ovarios de *Engraulis ringens* muestreados (2000–2008).

Month	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
January	50	585	259	274	154	221	250	232	172
February	44	513	161	187	209	192	238	355	358
March	124	630	85	84	221	161	389	440	306
April	72	494	210	108	172	100	284	332	417
May	152	829	260	183	296	210	283	367	385
June	126	563	114	292	203	132	219	411	286
July	124	435	271	112	199	195	261	329	429
August	105	184	325		278	407	266	274	484
September	324		194	96	271	379	313	344	243
October	375	294	53	357	223	460	1117	422	390
November	117	413	160	153	413	257	776	350	379
December	118	220	155	42	203	370	224	398	464
Total	1731	5354	2149	2341	3079	2877	4659	4363	3586
Average	144	446	179	195	257	240	388	364	359

**Table 2.** Annual number of hydrated ovaries used to estimate the partial fecundity of *Engraulis ringens* (2000–2008).

**Tabla 2.** Número anual de ovarios hidratados utilizados para estimar la fecundidad parcial de *Engraulis ringens* (2000–2008).

	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
Number of hydrated ovaries	305	273	178	187	92	155	61	199	48

Only the positive lags were considered since PEP is the variable that explains future recruitment.

### Closed fishing seasons

Using information from the breeding-related closed fishing seasons established by the Peruvian Ministry of Production under the guidance of IMARPE (PRODUCE regulations, table 3), PEP was determined for (1) the protected periods, corresponding to egg production during the summer and winter-spring closed seasons, and (2) the unprotected periods, corresponding to egg production during the fishing seasons (unprotected PEP).

To determine the effect of protecting PEP by closed seasons on the subsequent recruitment (fig. 2), a scenario was created in which the months that are closed to fishing were assigned the same mean monthly catches as those obtained during the months open to fishing, assuming that total PEP is lost due to the capture of spawners during the unprotected months. The resulting PEP during these periods of greater spawning activity was subtracted and subsequently affected the entry of new recruits to the fishery.

## RESULTS

The adult ( $\geq 12.0$  cm) stock biomass estimated by the exponential decay model for the period 2000–2008 showed a monthly average of 356 million individuals, a maximum value in March 2001, and a minimum value in January 2002.

During this period, a higher number of males (60%) than females (40%) was recorded; this difference varied annually and seasonally. Of the total of females in the population, only about 15% were involved in spawning activity, with maximum values during the austral winter-spring months (fig. 3a).

The spawning fraction by length group indicated a larger proportion of female spawners in the  $>14.0$ -cm group (average of 0.20) than in the 12.0–14.0-cm group (average of 0.14) (fig. 3b); however, the numerical superiority of this latter group, which occurs during periods of major spawning activity, generated a greater abundance of spawning females (53%) relative to the former (fig. 3c).

Average monthly PEP during the period evaluated was  $2.5 \times 10^{11}$ , with a maximum of  $9.5 \times 10^{11}$  in February 2000 (fig. 4a). Females  $>14.0$  cm had greater PEP, contributing 60% to the annual total, whereas the females measuring 12.0–14.0 cm (despite their low partial fecundity and SF values relative to the larger females) showed an important contribution during the period of peak spawning activity, mainly in January and February (summer) and from August to October (winter), as a result of their larger numerical quantity during these periods (fig. 4b).

The cross-correlation analysis showed a significant correlation between PEP and pre-recruits, with a lag of 2–4 months and a maximum at 3 months (fig. 5a), but not between PEP and recruits (fig. 5b); however, the same

variables y el desfase con el cual se maximiza dicha correlación. Sólo se consideraron los desfases con correlaciones positivas al ser PPH la variable que explicaría los reclutamientos futuros.

### Vedas reproductivas

Utilizando la información de los periodos de cierre de la pesquería de anchoveta por “veda reproductiva”, establecidos mediante regulaciones del Ministerio de la Producción (PRODUCE) bajo la asesoría del IMARPE (tabla 3), se diferenció la serie de PPH en los periodos (1) de protección, correspondiente al desove durante la temporada de veda de verano e invierno-primavera y denominada PPH protegida, y (2) sin protección, o huevos producidos durante temporadas de pesca, llamada PPH sin protección.

Con el objetivo de determinar el efecto de la protección de la PPH mediante las vedas reproductivas sobre el posterior reclutamiento (fig. 2) se planteó un escenario en el cual a los meses con cierre de pesca por desove se les asignaron capturas medias mensuales iguales a las que se producen durante los meses de pesca suponiendo que se pierde el total de la PPH debido a la captura de los desovantes durante ese mes “sin” veda. La PPH resultante durante estos periodos de mayor actividad desovante fue sustraída, lo que repercutió luego en el ingreso de nuevos ejemplares reclutas a la pesquería.

## RESULTADOS

Mediante el modelo de decaimiento exponencial se estimó la biomasa poblacional de anchoveta adulta ( $\geq 12.0$  cm) durante el periodo 2000–2008 con un promedio mensual de 356 millones de individuos, un valor máximo durante marzo de 2001 y un mínimo en enero de 2002.

Durante este periodo se registró un mayor número de machos (60%) en relación a las hembras (40%), observándose que esta diferencia varió anual y estacionalmente. Del total de hembras en la población sólo 15% en promedio se encontró en desove, con valores máximos durante los meses de invierno-primavera austral (fig. 3a).

La fracción desovante según intervalo de tallas mostró que hembras mayores de 14.0 cm tuvieron mayor proporción de desovantes, con 0.20 en promedio, respecto a individuos de 12.0 a 14.0 cm que mostraron un promedio de 0.14 (fig. 3b). Sin embargo, la superioridad numérica de este segundo grupo, que se incorpora durante los periodos de mayor actividad reproductiva, generó una mayor abundancia de hembras desovantes (53%) respecto a las mayores a 14.0 cm (fig. 3c).

El promedio de la PPH mensual durante el periodo evaluado fue de  $2.5 \times 10^{11}$ , con un máximo de  $9.5 \times 10^{11}$  durante febrero de 2000 (fig. 4a). Las hembras  $>14.0$  cm tuvieron una mayor PPH contribuyendo 60% al total anual, mientras que las hembras de 12.0–14.0 cm (a pesar de sus bajos valores de



analysis considering the summer and winter PEP separately showed a significant correlation with both pre-recruits and recruits (fig. 5c–f). With pre-recruits there was a significant correlation with lags of 9–10 months in summer (fig. 5c) and 8 months in winter (fig. 5e). With recruits there was a significant correlation with lags of 9–15 months in winter (fig. 5f) and 10–13 months in summer (fig. 5d), showing a maximum with lags of 14 months in winter and 11 months in

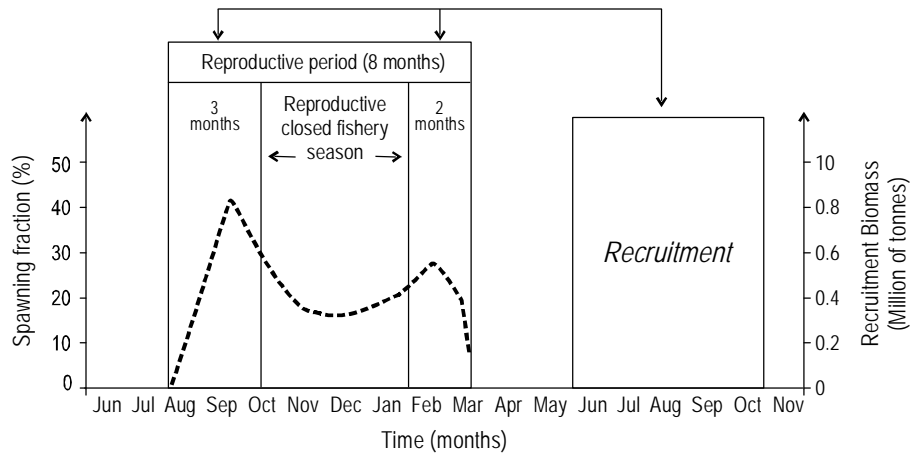
fecundidad parcial y FD respecto a las >14.0 cm) tuvieron una importante participación durante los periodos de máxima actividad desovante, principalmente en enero y febrero (verano) y de agosto a octubre (invierno), como resultado de su mayor cantidad numérica en estos periodos (fig. 4b).

El análisis de correlación cruzada con la PPH mostró correlaciones significativas con los prereclutas con un desfase de 2 a 4 meses, con un máximo a los 3 meses (fig. 5a),

**Table 3.** Closed season dates and regulations for the *Engraulis ringens* (northern-central stock) fishery during the period 2000–2008.

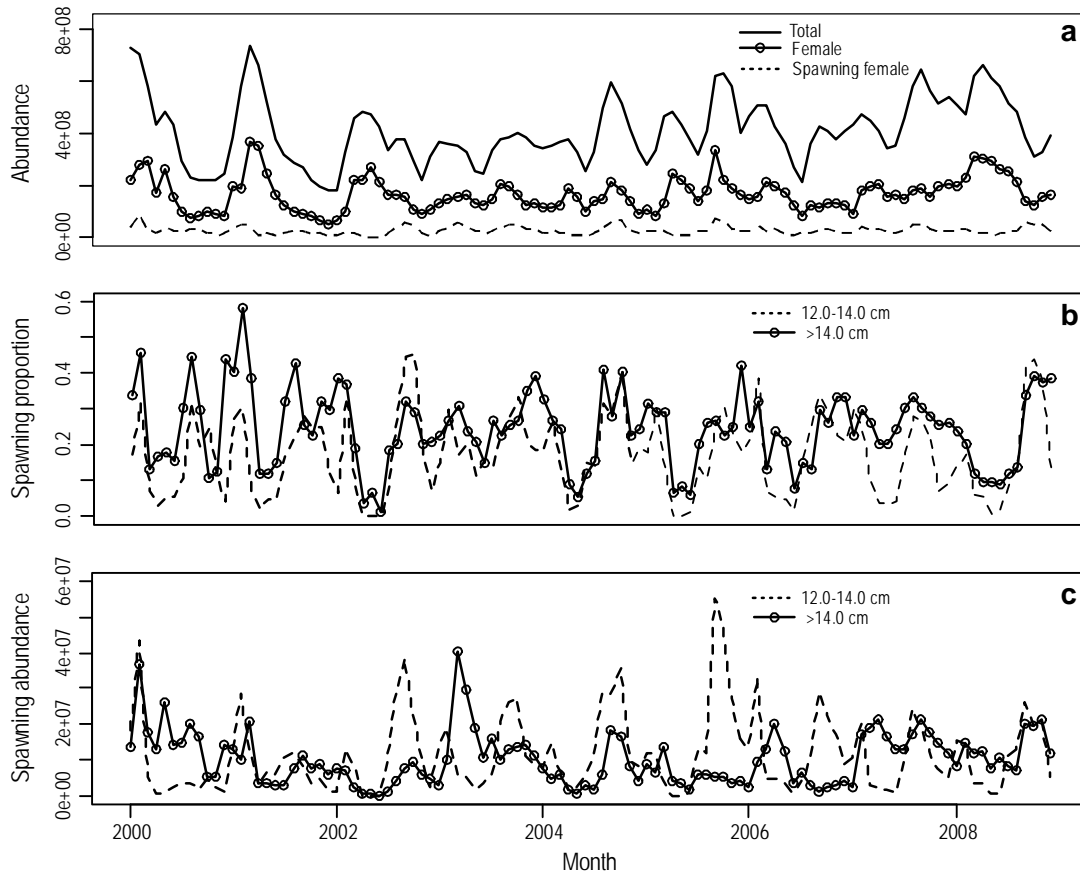
**Tabla 3.** Dispositivos legales de cierre de pesca de anchoveta de la región norte-centro por veda reproductiva durante el periodo 2000–2008.

Year	Season	Regulation	Period	
			Start (dd/mm)	End (dd/mm)
2000	Summer	351-99-PE	24/12	08/03
	Winter-spring	205-2000-PE	24/07	23/10
2001	Summer	022-2001-PE 075-2001-PE	15/01	12/03
	Winter-spring	268-2001-PE	26/07	18/10
2002	Summer	044-2002-PE	11/02	23/03
	Winter-spring	243-2002-PE	31/07	04/11
2003	Summer	235-2002-PRODUCE 118-2003-PRODUCE	23/12	03/04
	Winter-spring	258-2003-PRODUCE 371-2003-PRODUCE	21/07	15/10
2004	Summer	010-2004-PRODUCE 135-2004-PRODUCE	16/01	02/04
	Winter-spring	271-2004-PRODUCE 378-2004-PRODUCE	18/07	25/10
2005	Summer	448-2004-PRODUCE 087-2005-PRODUCE	19/12	11/04
	Winter-spring	182-2005-PRODUCE 293-2005-PRODUCE	15/07	02/11
2006	Summer	331-2005-PRODUCE 078-2006-PRODUCE	03/12	27/03
	Winter-spring	159-2006-PRODUCE 287-2006-PRODUCE	19/06	03/11
2007	Summer	336-2006-PRODUCE 095-2007-PRODUCE	10/12	10/04
	Winter-spring	154-2007-PRODUCE 327-2007-PRODUCE	11/06	17/11
2008	Summer	374-2007-PRODUCE 434-2008-PRODUCE	15/12	21/04
	Winter-spring	542-2008-PRODUCE 769-2008-PRODUCE	18/06	15/11



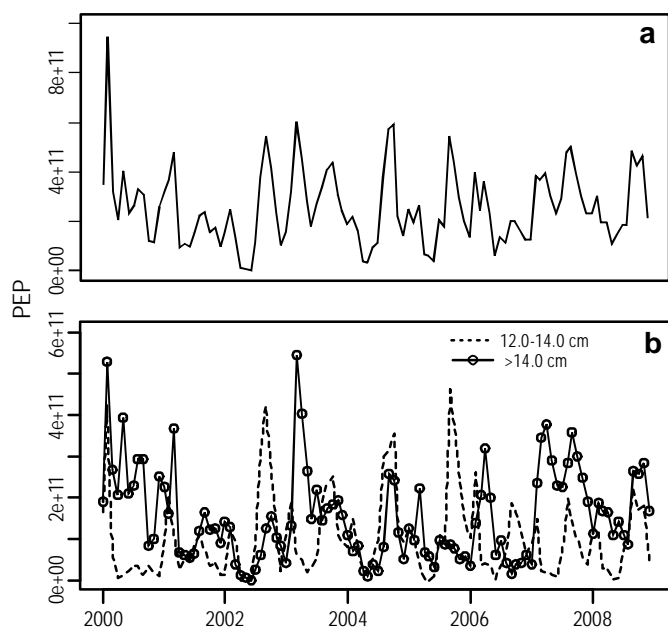
**Figure 2.** Conceptual diagram of the spawning periods and closed seasons of the Peruvian anchovy *Engraulis ringens* (northern-central stock). The dotted line indicates the spawning fraction.

**Figura 2.** Diagrama conceptual de los periodos de desove y cierre de la pesquería por “veda reproductiva” del stock norte-centro de la anchoveta peruana *Engraulis ringens*. Fracción desovante (línea punteada).



**Figure 3.** (a) Abundance (number) of total individuals, females, and spawning females; (b) proportion of spawning females by length group; and (c) abundance (number) of spawning females by length group of *Engraulis ringens* during the period 2000–2008.

**Figura 3.** (a) Abundancia total de individuos, hembras y hembras desovantes (en número), (b) proporción de hembras desovantes según rango de tallas y (c) proporción de hembras desovantes (en número) según rango de tallas, de anchoveta durante el periodo 2000–2008.



**Figure 4.** Potential egg production (PEP) of *Engraulis ringens*: (a) total PEP and (b) PEP by length groups. Monthly series for the period 2000–2008.

**Figura 4.** Producción potencial de huevos (PEP) de anchoveta. (a) PEP total y (b) PEP por grupos de talla. Serie mensual de 2000 a 2008.

summer. Though higher correlations were found in the comparisons by seasons, the lags at which the highest correlations occur are later than what could be assumed based on the anchovy growth and the definition of recruits and pre-recruits used. These results suggest that considering the seasonal production of eggs separately and its relation to subsequent recruitment is something that should be explored in more detail.

Analysis of PEP during the spawning cycles based on variations in GSI and SF revealed that 68% of PEP was obtained during the periods of peak spawning activity, from February to March (summer) and from August to October (winter), when each female size group (12.0–14.0 cm and >14.0 cm) contributed approximately 50% to this production; however, during the periods of low activity, from April to July and from November to January, it was the females >14.0 cm that continued to spawn, contributing 81% of PEP (table 4). The highest PEP values during the periods of spawning activity were obtained in 2000 and 2007, with  $24.3$  and  $24.1 \times 10^{11}$  eggs, respectively (table 4), whereas during the periods of low activity the lowest PEP values were obtained in 2002 and 2004.

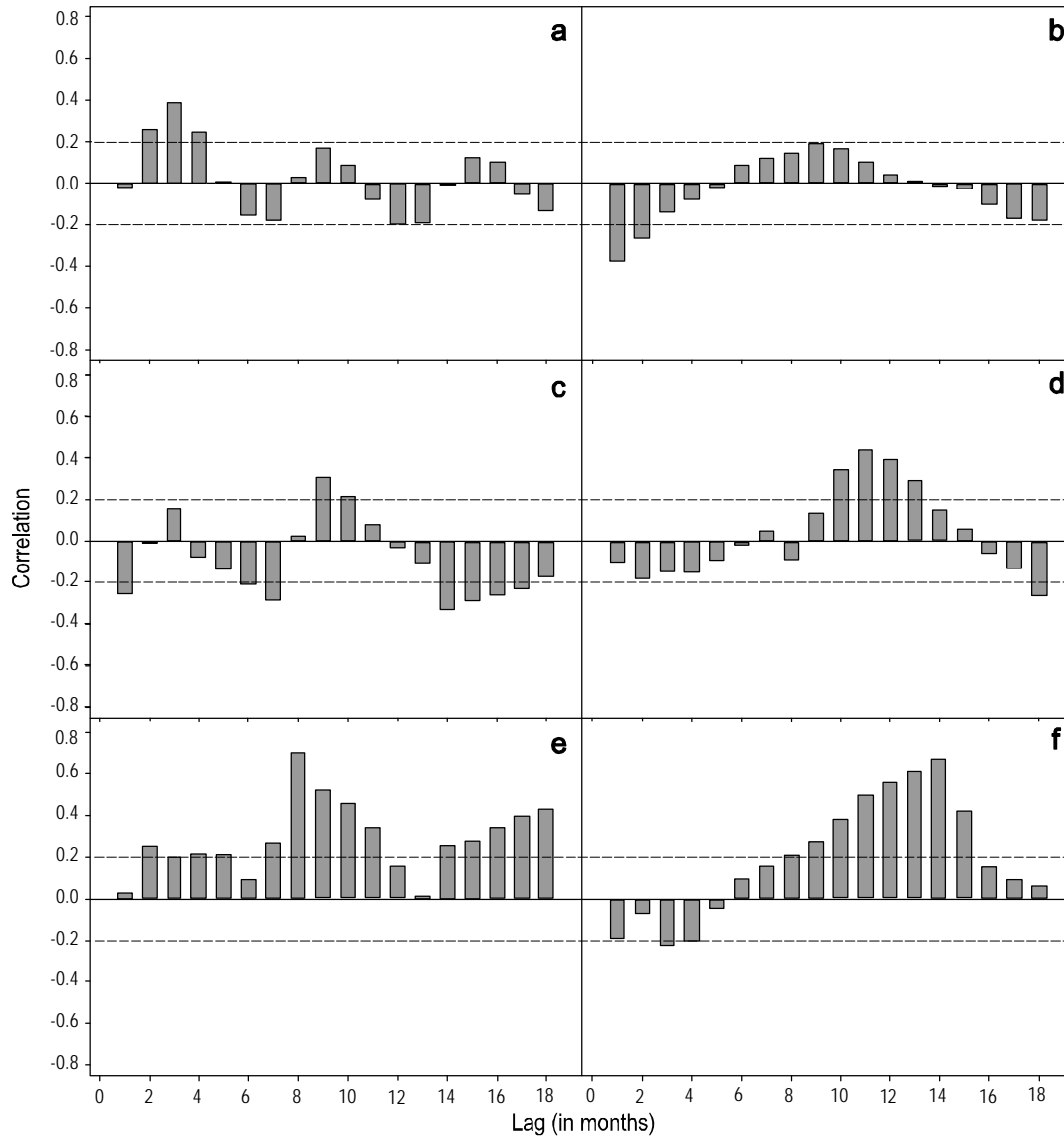
Monthly variation in PEP from 2000 to 2008 was analyzed by protected (summer and winter-spring closed seasons) and unprotected (fishing season) periods. During the closed seasons, 57% of total PEP was protected, 22% in summer and 35% in winter-spring. Most PEP (54%) during

pero no se encontraron correlaciones significativas con los reclutas (fig. 5b). Sin embargo, el mismo análisis considerando por separado la PPH de verano e invierno mostró correlaciones significativas tanto para prereclutas como para reclutas (fig. 5c–f). Con los prereclutas se observaron correlaciones significativas con retrasos de 9 y 10 meses en verano (fig. 5c) y 8 meses en invierno (fig. 5e); con los reclutas se observaron correlaciones significativas con retrasos de 9–15 meses en invierno (fig. 5f) y 10–13 meses en verano (fig. 5d), mostrando un máximo con retrasos de 14 meses en invierno y 11 meses en verano. Sin embargo, a pesar de encontrarse correlaciones más altas en las comparaciones por estaciones, los desfases con los que se encuentran las correlaciones más altas son posteriores a lo que se podría suponer a partir del crecimiento de la anchoveta y la definición de reclutas y pre-reclutas usada. Estos resultados nos hacen pensar que considerar por separado los huevos producidos en cada estación y su relación con los reclutamientos subsiguientes es algo que debe ser explorado con más detalle.

Cuando se analizó la PPH durante los ciclos reproductivos a través de las variaciones de los índices IGS y FD se encontró que 68% de la PPH se produjo durante los periodos de mayor actividad desovante, de febrero a marzo (verano) y de agosto a octubre (invierno), cuando cada grupo de hembras (12.0 a 14.0 cm y >14.0 cm) aportó aproximadamente 50% de esta puesta, mientras que durante los periodos de menor actividad (abril a julio y noviembre a enero) fueron las hembras >14.0 cm las que mantuvieron el desove, llegando al 81% de la PPH (tabla 4). Los valores máximos de PPH durante los periodos de actividad desovante se presentaron en 2000 y 2007 con  $24.3$  y  $24.1 \times 10^{11}$  huevos, respectivamente (tabla 4), mientras que durante los periodos de menor actividad los valores más bajos de PPH se obtuvieron en 2002 y 2004.

La variación mensual de PPH de 2000 a 2008 fue clasificada en periodos de protección (veda de verano e invierno-primavera) y periodo sin protección (temporada de pesca). Durante los periodos de cierre de la pesquería por veda reproductiva se protegió 57% de la PPH total, 22% en verano y 35% en invierno-primavera. La mayor PPH durante el desove principal de invierno-primavera fue aportada por individuos de 12.0 a 14.0 cm con el 54%, a diferencia del desove de verano cuando 64% de la PPH correspondió a individuos >14.0 cm (tabla 5). En este sentido, es de señalar que con los cierres actuales se protege 67% de la producción de huevos de las hembras de 12.0 a 14.0 cm, mientras que la protección de los huevos producidos por las hembras >14.0 cm sólo alcanzó el 50% debido a que su época de puesta y producción es mayor en periodos de menor intensidad de puesta (tabla 5).

Los mayores valores de la serie mensual de PPH se registraron de julio a noviembre (43%, fig. 6a). Aunque durante este periodo se desarrolló una temporada de pesca que afectó



**Figure 5.** Cross-correlation between potential egg production and abundance of (a) pre-recruits, (b) recruits, (c) pre-recruits in summer, (d) recruits in summer, (e) pre-recruits in winter, and (f) recruits in winter of *Engraulis ringens* (northern-central stock) for the period 2000–2008.

**Figura 5.** Correlación cruzada de la producción potencial de huevos on la abundancia de (a) prereclutas, (b) reclutas, (c) prereclutas en verano, (d) reclutas en verano, (e) prereclutas en invierno, y (f) reclutas en invierno, de anchoveta del stock norte centro (2000–2008).

the winter-spring spawning season was contributed by individuals measuring 12.0–14.0 cm, whereas during the summer spawning season, individuals >14.0 cm contributed 64% (table 5). Note that the current closed seasons protect 67% of the eggs produced by females in the smaller size group, but only 50% of those produced by females >14.0 cm because their production is higher in periods of low spawning activity (table 5).

The highest values (43%) of the monthly PEP series were recorded from July to November (fig. 6a). During this period there was a fishing season, which affected the population, but there was also a three-month-long closed season during the

a la población, también existió un periodo de veda reproductiva durante el desove principal de invierno-primavera, de alrededor de tres meses de duración, en el que 35% de la PPH fue protegida. Si bien la protección no es total, resulta importante mostrar que en un escenario sin vedas reproductivas y suponiendo que no existiera protección alguna al desove el reclutamiento se vería definitivamente afectado (fig. 6b).

## DISCUSIÓN

El desarrollo sostenible de la actividad pesquera requiere de una serie de exigencias en el manejo como una mejor

**Table 4.** Potential egg production ( $N \times 10^{11}$ ) of *Engraulis ringens* during the inactive (April–July and November–January) and active (February–March and August–October) spawning stages by size group (1: 12.0–14.0 cm, 2: >14.0 cm TL) for the period 2000–2008.**Tabla 4.** Producción potencial de huevos ( $N \times 10^{11}$ ) de *Engraulis ringens* durante los estados de desove (inactividad, abril a julio y noviembre a enero; actividad, febrero a marzo y agosto a octubre) según grupo de tallas (1: 12.0–14.0 cm, 2: >14.0 cm), durante el periodo 2000–2008.

Spawning stage	Size group	Year									Total	
		2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	$N \times 10^{11}$	%
Inactive	1	1.2	3.2	1.9	2.1	2.7	1.6	1.5	1.3	1.4	16.9	19
	2	13.0	6.1	0.8	15.8	1.7	4.7	8.8	14.6	6.9	72.5	81
		14.3	9.3	2.7	17.9	4.4	6.3	10.3	15.9	8.3	89.4	
Active	1	6.9	5.8	12.8	11.8	13.9	15.3	9.6	7.6	9.5	93.3	50
	2	17.4	10.0	7.9	10.2	9.2	5.7	3.6	16.5	13.6	94.2	50
		24.3	15.8	20.7	22.0	23.1	21.1	13.3	24.1	23.1	187.5	
Total		38.6	25.1	23.4	39.9	27.5	27.4	23.6	40.0	31.4	276.8	

**Table 5.** Potential egg production ( $N \times 10^{11}$ ) of *Engraulis ringens* by closed fishing season, fishing season, and size group (1: 12.0–14.0 cm, 2: >14.0 cm TL) during the period 2000–2008.**Tabla 5.** Producción potencial de huevos ( $N \times 10^{11}$ ) de anchoveta durante las vedas reproductivas y temporada de pesca según grupo de tallas (1: 12.0–14.0 cm, 2: >14.0 cm LT) durante el periodo 2000–2008.

Size group	Closed season		Fishing season	Total	
	Summer	Winter-spring		$N \times 10^{11}$	%
1	22.3	51.9	36.0	110.2	40
2	39.1	43.8	83.8	166.6	60
Total	61.4	95.7	119.7	276.8	
%	22	35	43		

main winter-spring spawning period, in which 35% of PEP was protected. While protection may not be complete, in a scenario without closed seasons and assuming no protection of spawning sites, recruitment would definitely be affected (fig. 6b).

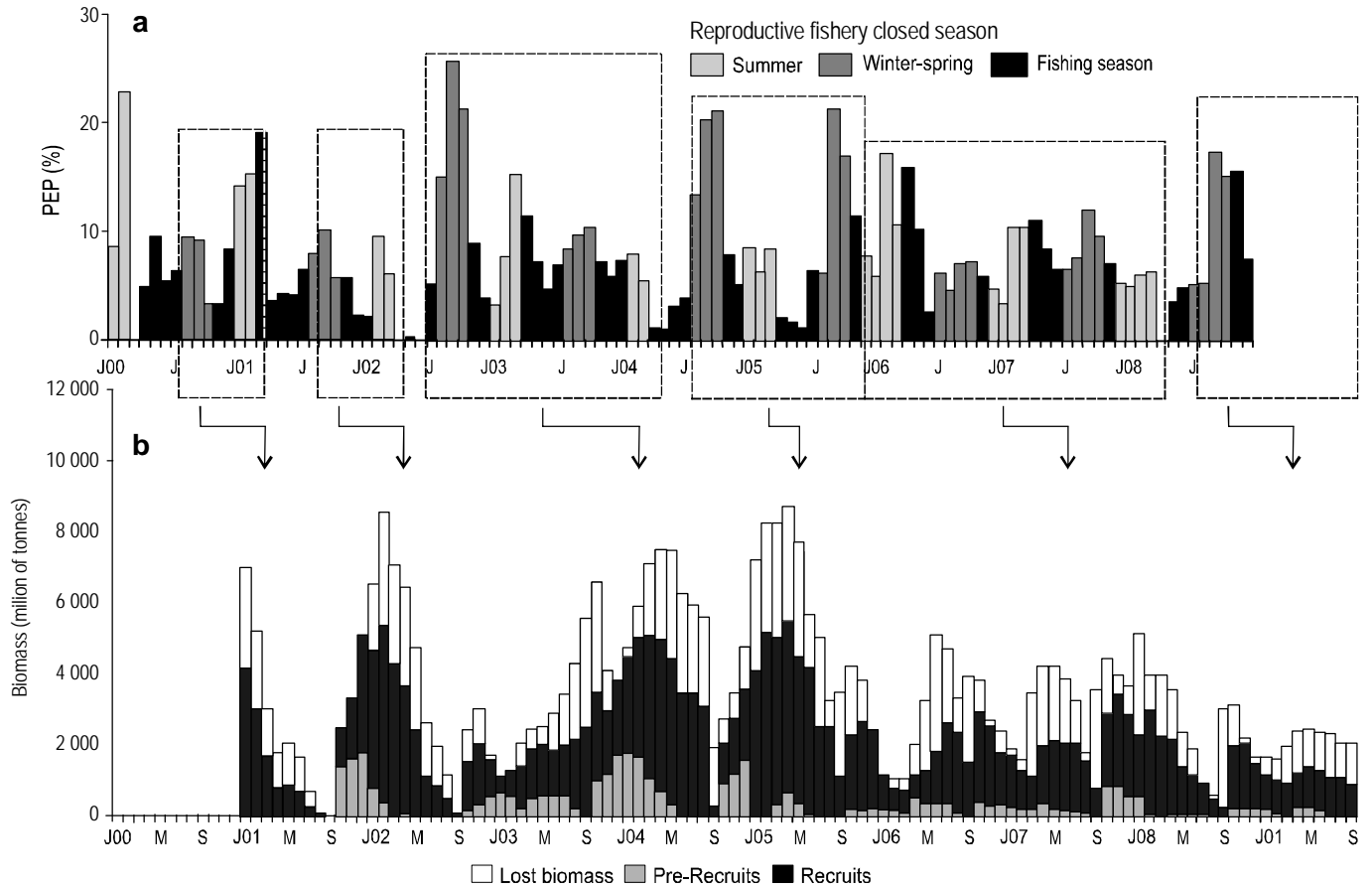
## DISCUSSION

Sustainable development of the fishing industry requires improved governance, including better information about fisheries and their environment, better monitoring and enforcement systems, and measures to deal with variability in natural resource and ecosystem dynamics (FAO 2000). Peru has generated a vast amount of information on the biology and fishery of *E. ringens* through a daily monitoring system, which is important for resource assessment and use decisions; protecting spawning stock biomass and ensuring recruitment are key aspects of management.

For most fish, the sex ratio tends to be balanced (1:1) though it can vary from one year to another within the same stock and can even change depending on the reproductive period and size group (Franco 1992). Though the sex ratio was balanced in the series, we observed a predominance of

información sobre la pesca y su entorno, sistemas de seguimiento, control y aplicación, medidas ante la variabilidad de los recursos naturales y la dinámica del ecosistema (FAO 2000). En este sentido Perú cuenta con una vasta información sobre la biología y pesquería de la anchoveta proveniente de un sistema diario de seguimiento que permite evaluar y tomar decisiones para el mejor uso del recurso, para lo cual la protección del desove y su futuro reclutamiento resulta un aspecto fundamental de manejo.

En la mayoría de los peces, la proporción sexual tiende a ser equilibrada, es decir, de 1 a 1 entre hembras y machos, aunque puede variar de año en año dentro de una misma población e inclusive puede experimentar cambios con el período reproductivo y con los grupos de tallas (Franco 1992). Si bien la proporción de sexos fue equilibrada en la serie, durante los periodos de desove se detectó la dominancia de machos. Hunter y Goldberg (1980) mencionan que durante los desoves los cardúmenes de anchoveta desovantes se ven dominados por individuos machos que serían capaces de proporcionar una suficiente oferta de semen que asegure la fecundación luego de los desoves. Estudios de proporción sexual según tallas realizados en anchoveta peruana por Jordán (1959), Einarsson *et al.* (1966) y Alheit (1984),



**Figure 6.** Relationship between potential egg production (PEP) during fishing and closed fishing seasons and recruitment of *Engraulis ringens* during the period 2000–2008. (a) PEP monthly series and (b) pre-recruits, recruits, and lost biomass (white bars).

**Figura 6.** Relación entre la producción potencial de huevos (PEP) durante los periodos de pesca y veda y el reclutamiento de la anchoveta durante el periodo 2000–2008. (a) Serie mensual de PEP, (b) biomasa de pre-reclutas, reclutas, y biomasa perdida (rectángulo blanco).

males during the spawning periods. Hunter and Goldberg (1980) mention that during spawning, anchovy schools are dominated by males that are able to provide sufficient semen to ensure subsequent fecundity. Studies of sex ratio and size structure of *E. ringens* by Jordán (1959), Einersson *et al.* (1966), and Alheit (1984) found a dominance of females; this was confirmed by Miñano (1969), but this author also observed that among individuals measuring 12.0–14.0 cm, males predominated over females, concurring with our findings.

Analysis of the proportion of spawning females showed that larger-sized individuals (>14.0 cm) have a more prolonged spawning period than smaller ones (12.0–14.0 cm, fig. 3b). Nonetheless, during the periods of peak spawning activity (August to March), the abundance of smaller-sized females balanced the contribution of both spawning groups to PEP even though they had less partial fecundity than the larger females (table 4, fig. 3c). Conversely, during the inactive periods, it was the larger-sized adults that continued spawning (table 4). Spawning fraction values above the critical level have been recorded for large-sized females even

encontraron una dominancia de hembras, lo cual fue confirmado por Miñano (1969) aunque indicando que entre los individuos de 12.0 a 14.0 cm predominan los machos sobre las hembras al igual que lo encontrado en el presente trabajo.

El análisis de la proporción de hembras desovantes mostró que los individuos de mayor talla (>14.0 cm) mantienen una prolongada actividad reproductiva en comparación a las hembras desovantes pequeñas (12.0 a 14.0 cm, fig. 3b). Sin embargo, durante los periodos de mayor actividad reproductiva (de agosto a marzo) la abundancia de hembras desovantes pequeñas que se incorporan permite equiparar los aportes de ambos grupos desovantes a la PPH a pesar de tener éstas menos fecundidad parcial que las hembras más grandes (tabla 4, fig. 3c). Contrariamente, durante los periodos denominados de inactividad son los adultos de mayor talla los que mantienen el desove (tabla 4). La literatura ha reportado que las hembras grandes registran valores de fracción desovante sobre el nivel crítico aún durante los periodos de menor actividad desovante (Buitrón y Perea 2000), lo cual también ha sido descrito para otros peces pelágicos (Hunter y Macewicz 1985, Parrish *et al.* 1986, Trippel *et al.* 1997). Sin embargo,

during periods of low spawning activity (Buitrón and Perea 2000), as has been reported for other pelagic fish species (Hunter and Macewicz 1985, Parrish *et al.* 1986, Trippel *et al.* 1997). Yet, in the case of the Peruvian anchovy, the PEP estimates show that the contribution made by smaller spawners to egg production during the period of peak activity is equally important; this, rather than being a strategy of the species, is explained by the constant entry of new individuals that spawn for the first time and renew the adult population. Note that the PEP estimates per spawning group only show the potential number of eggs produced per group. Aspects regarding egg quality and its maternal effect have not yet been examined, and they play an equally important role in survival and subsequent recruitment. For *E. ringens*, it was recently showed that there is a positive and direct correlation between female size and egg volume (unpublished data), which could be related to better success in the development and survival of eggs and larvae produced by larger-sized females. A direct relationship between progenitor size and oocyte size has also been reported for other species, such as *Gadus morhua* (Vallin and Nissling 2000) and *Merluccius hubbsi* (Macchi *et al.* 2006). Hence, after the quantification of spawning through PEP, the next step would be to examine aspects related to egg (oocyte) quality.

The reproductive indices used (GSI and SF) do not quantify spawning activity but only describe its temporal variability, so they did not show a significant correlation with recruitment. Though PEP does quantify spawning, from this study it is still not possible to ascertain that a high PEP value would ensure good recruitment; however, the cross-correlation observed with pre-recruits indicates that, by studying stages closer to recruitment and fitting the appropriate parameters, a better prediction could be obtained and it would therefore be useful to consider them in stock assessments.

In particular, the different correlations obtained between PEP and recruitment for the two spawning seasons (winter-spring and summer) suggest that there are seasonally-varying processes that must be included when studying the relationship between spawning and recruitment. For example, the different annual cohorts are affected differently by the fishing seasons, and the seasonal growth patterns of recruits and pre-recruits from the same cohort can show opposite tendencies.

Higher PEP values were obtained for the winter-spring spawning period than for the rest of the year, confirming that maximum spawning occurs between August and October (Chirinos de Vildoso and Alegre de Haro 1969, Jordán 1980, Peña *et al.* 1989). The greater spawning activity during these months was due to the reproductive condition of females >14.0 cm as well as to the incorporation of females measuring 12.0–14.0 cm that spawn for the first time and, even though they contribute relatively less to PEP, are more abundant than the larger-sized females.

On average, 68% of the annual PEP was obtained during the spawning periods, so establishing closed seasons during

los estimados de PPH que cuantifican el desove demuestran que el aporte de las desovantes pequeñas a la PPH para el caso de la anchoveta peruana durante la época de mayor actividad reproductiva es igualmente importante; esto, más que una estrategia de la especie se explica por el constante ingreso de nuevos ejemplares que desovan por primera vez y renuevan la población adulta. Cabe mencionar que los estimados de PPH por cada grupo de desovantes muestra sólo el número potencial de huevos producidos por grupo. Los aspectos de calidad del huevo incluyendo el efecto maternal que éstos puedan tener, aún no han sido explorados y tienen un papel igualmente importante en la sobrevivencia y posterior reclutamiento. Recientemente se demostró que para la anchoveta peruana existe una correlación positiva y directa entre el tamaño de las hembras y el volumen de sus ovocitos (datos no publicados), lo cual podría estar ligado a una mayor probabilidad de éxito en el desarrollo y supervivencia del huevo y la larva proveniente de hembras de mayor talla. Estudios realizados en otras especies también mencionan la relación directa entre tamaño del progenitor y tamaño del ovocito, como por ejemplo en *Gadus morhua* (Vallin y Nissling 2000) y *Merluccius hubbsi* (Macchi *et al.* 2006). De esta manera, luego de la cuantificación del desove con la PPH, el siguiente paso sería explorar los aspectos ligados a la calidad de los ovocitos y huevos.

Los índices reproductivos FD e IGS no cuantifican el desove sino que sólo describen su variabilidad temporal, por lo cual no presentaron correlación significativa con los reclutamientos. Aunque la PPH sí cuantifica el desove, con este trabajo aún no es posible asegurar que un alto valor de PPH originará buenos reclutamientos. Sin embargo, la correlación cruzada encontrada con los prereclutas muestra indicios de que, explorando estadios más cercanos al reclutamiento y ajustando los parámetros apropiados, éstos podrían aportar mayores elementos para una mejor predicción. Por ende, su aplicación a la evaluación del recurso será de utilidad en las medidas de manejo.

En particular, la diferencia de correlaciones entre PPH y reclutamiento para los desoves asociados a diferentes estaciones (invierno y verano) sugieren que también existen procesos con variación estacional que deben ser incluidos en el estudio de la relación entre desove y reclutamiento. Por ejemplo, las temporadas de pesca afectan de manera distinta a los jóvenes de las diferentes cohortes dentro del año, y las diferencias estacionales en el crecimiento pueden tener tendencias opuestas para una misma cohorte en su estado de prerecluta y recluta.

Los resultados muestran que el desove producido durante invierno-primavera aportó valores de PPH superiores al resto del año, confirmándose que este recurso tiene su máximo desove entre agosto y octubre (Chirinos de Vildoso y Alegre de Haro 1969, Jordán 1980, Peña *et al.* 1989). La mayor magnitud del desove durante estos meses se debió tanto a la condición reproductiva de las hembras >14.0 cm como a la incorporación de hembras de 12.0 a 14.0 cm que desovan por

the months of peak spawning activity is an appropriate management measure and increases the probability of good recruitment (table 5). Considering both closed seasons, 67% of the PEP produced by females measuring 12.0–14.0 cm is protected, while only 50% of that produced by larger females is protected. Knowing that females >14.0 cm contribute significantly to PEP especially during the period of low activity, can it be that their contribution is more important than that of smaller-sized adults? According to Trippel *et al.* (1997), female size plays an important role in recruitment success, since large individuals initiate spawning earlier, continue spawning over a longer period of time, and produce more viable oocytes than small individuals. Our findings corroborate this since the larger females continued spawning for a longer time and had a higher annual egg production (tables 4, 5). Thus, closed seasons do protect spawning activity as it can take place unperturbed by human disturbance (fishing), which in the case of the Peruvian anchovy is intense considering that approximately 1200 vessels target this resource (Fréon *et al.* 2008). This impact, though still not quantifiable, is a variable that affects spawning shoals as it disperses the resource (Fréon and Misund 1999).

After the increase in fishing effort during the 1970s and 1980s, 80% of global fish stocks are currently fully exploited or overexploited (FAO 2009). In most countries, protection measures consist of limiting fishing effort, determining catch quotas, regulating fishing areas, and protecting juvenile fish (European Commission 2010). Spawning period is not always considered, like in the anchovy fishery in the Aegean Sea, where peaks in spawning activity coincide with the period of intense fishing pressure (Kallianotis 1996). The application of fishing effort regulation measures, especially when the fleet has increased considerably, contributes to the recovery of a resource (Csirke *et al.* 1996, Uriarte *et al.* 1996), as occurred in the case of the Peruvian anchovy after the 1982–1983 El Niño event, when norms limiting fishing mortality were implemented and allowed the fishery to recover.

Considering that the biomass of small, short-lived pelagic fish, such as *E. ringens*, is highly dependent on reproductive success (Bakun and Broad 2003), establishing a closed season during the periods of peak spawning activity is an effective management measure for protecting the resource.

English translation by Christine Harris.

## REFERENCES

- Alamo A. 1989. Stomach contents of anchoveta (*Engraulis ringens*), 1974–1982. In: Pauly D, Muck P, Mendo J, Tsukayama I (eds.), *The Peruvian Upwelling Ecosystem: Dynamics and Interactions*. ICLARM Conference Proceedings 18, pp. 105–108.
- Alheit J, Alarcón VH, Macewicz BJ. 1984. Spawning frequency and sex ratio in the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. *CalCOFI Rep.* 25: 43–52.

primera vez y que, aunque contribuyen relativamente menos a la PPH, su abundancia es muy superior en relación a las hembras >14.0 cm.

Los resultados mostraron que durante el tiempo de actividad desovante se produjo en promedio 68% de la PPH anual, por lo que la ejecución de vedas reproductivas durante los meses de mayor actividad desovante son medidas regulatorias apropiadas que incrementan la probabilidad de tener buenos reclutamientos (tabla 5). Teniendo en cuenta ambas vedas reproductivas se protege alrededor de 67% del PPH producido por hembras de 12.0 a 14.0 cm mientras que la protección disminuye a 50% del PPH producido por las hembras más grandes. Sabiendo que la PPH tiene un aporte importante de los individuos >14.0 cm especialmente en época de menor actividad de puesta, ¿es éste acaso más importante que el de adultos de menor talla? Según Trippel *et al.* (1997) se debe tomar en cuenta la importancia de la talla de las hembras en el éxito del reclutamiento, ya que las hembras grandes comúnmente inician el desove antes que las pequeñas, se mantienen en actividad reproductiva por mayor tiempo y producen ovocitos más viables. Los resultados presentados en este estudio corroboran esos hallazgos ya que hembras más grandes mantienen la actividad reproductiva durante mayor tiempo y tienen una producción de huevos anual mayor (tablas 4, 5). Por lo tanto, las vedas reproductivas de la anchoveta protegen una gran proporción del desove del recurso, ya que al no verse afectado por la pesca, éste se realiza sin perturbaciones antropogénicas, que en el caso de la anchoveta peruana son muy intensas considerando que existen aproximadamente 1200 embarcaciones que se dedican a la captura del recurso (Fréon *et al.* 2008). Este impacto, aunque aún no es cuantificable, constituye una variable que afecta las agregaciones de cardúmenes en puesta al dispersar el recurso (Fréon and Misund 1999).

Luego del incremento del esfuerzo pesquero durante las décadas de los setentas y ochentas, actualmente 80% de las poblaciones mundiales de peces han sido registradas como plenamente explotadas o sobreexplotadas (FAO 2009). En la mayoría de países las normas de protección corresponden a limitar el esfuerzo pesquero, determinar límites de captura, regular las áreas de pesca y proteger a los jóvenes (European Commission 2010). En algunos casos no se toma en cuenta el periodo de desove, como en la pesquería de anchoveta en el mar Egeo, donde los picos de desove coinciden con la época de mayor presión pesquera (Kallianotis 1996). En este sentido, la aplicación de medidas de regulación del esfuerzo pesquero, sobre todo cuando la flota se incrementa ostensiblemente, contribuye a la recuperación de un recurso (Csirke *et al.* 1996, Uriarte *et al.* 1996) tal como sucedió con la recuperación de la anchoveta después de El Niño 1982–1983 al implantar normas que limitaron la mortalidad por pesca permitiendo su recuperación.

Considerando que la biomasa de peces pelágicos pequeños de vida corta, como la anchoveta, es altamente dependiente del éxito reproductivo (Bakun and Broad 2003), la



- Bakun A, Broad K (eds.). 2002. Climate and Fisheries: Interacting Paradigms, Scales, and Policy Approaches. The IRI-IPRC Pacific Climate-Fisheries Workshop, Honolulu, Hawaii, 14–17 November 2001.
- Bakun A, Broad K. 2003. Environmental “loopholes” and fish population dynamics: Comparative pattern recognition with focus on El Niño effects in the Pacific. *Fish. Oceanogr.* 12(4/5): 458–473.
- Bertrand S. 2005. Analyse comparee des dynamiques spatiales des poissons et des pecheurs: Mouvements et distributions dans la pecherie D’anchois (*Engraulis ringens*) du Perou. PhD thesis, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 2004 pp.
- Bertrand A, Gerlotto F, Bertrand S, Gutiérrez M, Alza L, Chipollini A, Díaz E, Espinoza P, Ledesma J, Quesquen R, Peraltila S, Chávez F. 2008. Schooling behaviour and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales. *Prog. Oceanogr.* 79: 264–277.
- Beverton RJH, Holt SJ. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Minist. Agric. Fish. Food GB (2 Sea Fish)* 19: 533 pp.
- Bouchon M, Ñiquen M, Mori J, Echevarría A, Cahuín S. 2002. Manual de muestreo de la pesquería pelágica. *Inf. Progr. Inst. Mar Perú* No. 157.
- Buitrón B, Perea A. 2000. Aspectos reproductivos de la anchoveta peruana durante el periodo 1992–2000. *Bol. Inst. Mar Perú* 19: 45–54.
- Chávez F, Ryan J, Lluch-Cota S, Ñiquen M. 2003. From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Review. Science*, 299(5604): 217–221.
- Chirinos de Vildoso A, Alegre de Haro A. 1969. La madurez sexual de la anchoveta (*Engraulis ringens* J.) en los periodos reproductivos 1961–1968. *Bol. Inst. Mar Perú* 2: 109–125.
- Csirke J. 1989a. Changes in the catchability coefficient in the Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*) fishery. In: Pauly D, Muck P, Mendo J, Tsukayama I (eds.), *The Peruvian Upwelling Ecosystem: Dynamics and Interactions*. ICLARM Conference Proceedings 18, pp. 207–219.
- Csirke J. 1989b. Introducción a la dinámica de poblaciones de peces. *FAO, Documentos Técnicos de Pesca* No. 192, 82 pp.
- Csirke J, Guevara-Carrasco R, Cárdenas G, Ñiquen M, Chipollini A. 1996. Situación de los recursos anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina (*Sardinops sagax*) a principios de 1994 y perspectivas para la pesca en el Perú, con particular referencia a las regiones norte y centro de la costa peruana. *Bol. Inst. Mar Perú* 15: 1–23.
- Einarsson H, Rojas de Mendiola B, Santander H. 1966. El desove de peces en aguas peruanas durante 1961–1964. *Memoria del Primer Seminario Latinoamericano del Océano Pacífico Oriental*, Lima.
- Espinoza P, Bertrand A. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Prog. Oceanogr.* 79: 215–227.
- European Commission. 2010. Fishing Rules, [http://ec.europa.eu/fisheries/cfp/fishing\\_rules/index\\_en.htm](http://ec.europa.eu/fisheries/cfp/fishing_rules/index_en.htm) (last update 10/06/2010).
- FAO. 2000. Indicadores para el desarrollo sostenible de la pesca de captura marina. *FAO, Orientaciones Técnicas para la Pesca Responsable* No. 8, 68 pp.
- FAO. 2009. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2008. *Departamento de Pesca y Acuicultura*, FAO, pp. 6–13.
- Franco L. 1992. Maduración sexual y fecundidad del carite (*Scomberomorus maculatus*) de las costas del estado Falcón, Venezuela. *Zootecnia Trop.* 10: 157–169.
- Fréon P, Bouchon M, Mullón C, García C, Ñiquen M. 2008. Interdecadal variability of anchoveta abundance and aplicación de una “veda reproductiva” durante los periodos de máximo desove, como medida regulatoria de manejo en la pesquería de la anchoveta en el Perú, es eficaz para la protección del recurso.
- overcapacity of the fishery in Peru. *Prog. Oceanogr.* 79: 401–412.
- Fréon P, Misund O. 1999. Dynamics of Pelagic Fish Distribution and Behaviour: Effects on Fisheries and Stock Assessment. Blackwell Science, Oxford, 348 pp.
- Gutiérrez M, Swartzman G, Bertrand A, Bertrand S. 2007. Anchovy (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*) spatial dynamics and aggregation patterns in the Humboldt Current ecosystem, Peru, from 1983–2003. *Fish. Oceanogr.* 16: 155–168.
- Humason GL. 1979. *Animal Tissue Techniques*. 4th edition. WH Freeman, San Francisco, 661 pp.
- Hunter JR, Goldberg S. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. US* 77: 641–652.
- Hunter JR, Macewicz B. 1985. Measurements of spawning frequency in multiple spawning fish. 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: 79–94.
- IMARPE. 1965. Efectos de la pesca en el stock de anchoveta. *Inf. Inst. Mar Perú* No. 7, 16 pp.
- IMARPE. 2010. Informe sobre la quinta reunión de expertos en dinámica de población de la anchoveta peruana. *Bol. Inst. Mar. Perú*.
- INEI. 2009. Compendio estadístico 2008. Sistema de Estadística Nacional. Instituto Nacional de Estadística e Informática del Perú. CD/Exportaciones.
- Jordán R. 1959. Observaciones sobre la biología de la anchoveta (*Engraulis ringens* J.) de la zona pesquera de Huacho. *Bol. Cía. Adm. Guano*. XXXV(11): 15–21.
- Jordán R. 1976. Biología de la anchoveta. Parte I: Resumen del conocimiento actual. *FAO Tech. Rep.* 185: 359–399.
- Jordán R. 1980. Biology of the anchoveta. I: Summary of the present knowledge. *Proceedings of the Workshop on the Phenomenon known as “El Niño”*, Guayaquil, Ecuador, 4–12 December 1974, pp. 249–276. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Paris.
- Kallianotis A. 1996. The anchovy fishery in the Aegean Sea. A flourishing industry or lost affair? *Sci. Mar.* 60 (Suppl. 2): 287–288.
- Lam R. 1968. Estudio sobre la variación del contenido de grasa en la anchoveta peruana (*Engraulis ringens* J.). *Inf. Inst. Mar Perú* No. 24: 29 pp.
- Macchi GJ, Pájaro M, Militelli MI, Rodavani N, Rivas L. 2006. Influence of size, age and maternal condition on the oocyte dry weight of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fis. Res.* 80: 345–349.
- Miñano J. 1969. Estudio de la fecundidad y ciclo sexual de la anchoveta. *Bol. Inst. Mar.* I(9): 507–533.
- MIPE. 1992. Resolución Ministerial No. 463-91-PE, Ministerio de Pesquería, Lima, 27 December 1991. In: *El Peruano*, 2 January 1992.
- Ñiquen M, Espino M, Bouchon M. 2000. Análisis de la población de anchoveta peruana durante el periodo 1961–1999. *Bol. Inst. Mar Perú* 19: 103–107.
- Palomares ML, Muck P, Mendo J, Chuman E, Gómez O, Pauly D. 1987. Growth of the Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*),

- 1953 to 1982. In: Pauly D, Tsukayama I (eds.), The Peruvian Anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Change. ICLARM Studies and Reviews 15, pp. 117–141.
- Parrish RH, Mallicoate DL, Klingbeil RA. 1986. Age dependent fecundity number of spawning per year, sex ratio and maturation stage in northern anchovy. US Fish Bull. 84: 503–517.
- Pauly D, Jarre A, Luna S, Sambilay VJR, Rojas de Mendiola B, Alamo A. 1989. On the quantity and types of food ingested by Peruvian anchoveta, 1953–1982. In: Pauly D, Tsukayama I (eds.), The Peruvian Anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Change. ICLARM Studies and Reviews 15, pp. 109–124.
- Peña N, Mendo J, Pellón J. 1989. Sexual maturity of Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*), 1961–1987. In: Pauly D, Tsukayama I (eds.), The Peruvian Anchoveta and its Upwelling Ecosystem: Three Decades of Change. ICLARM Studies and Reviews 15, pp. 132–142.
- Perea A, Buitrón B. 1996. Valores críticos en ovarios desovantes y en recuperación de anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina (*Sardinops sagax*) en las épocas de desove. Inf. Prog. Inst. Mar Perú 44: 3–17.
- 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, Buitrón B. 2008. Distribución espacial de cardúmenes desovantes y estado de madurez gonadal de anchoveta y vinciguerría durante primavera 2003. Inf. Inst. Mar Perú 35: 279–283.
- Ricker W. 1954. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Bd. Canada 11: 553–623.
- Rojas de Mendiola B. 1989. Stomach contents of anchoveta (*Engraulis ringens*), 1953–1974. In: Pauly D, Muck P, Mendo J, Tsukayama I (eds.), The Peruvian Upwelling Ecosystem: Dynamics and Interactions. ICLARM Conference Proceedings 18, pp. 97–104.
- Saetersdal G, Valdivia J. 1964. Un estudio del crecimiento, tamaño y reclutamiento de la anchoveta (*Engraulis ringens* J) basado en datos de frecuencia de longitudes. Bol. Inst. Invest. Recurs. Mar. Callao I(4): 85–136.
- 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(3): 835–867.
- Santander H, Alheit J, Smith P. 1984. Estimación de la biomasa desovante de anchoveta peruana *Engraulis ringens* en 1981 por aplicación del Método de Producción de Huevos. Bol. Inst. Mar Perú 8: 213–250.
- 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. Ser. 291, Vol. 2, 553 pp.
- Sparre P, Venema S. 1992. Introduction to tropical fish stock and assessment. Part 1: Manual. FAO Fish. Tech. Pap. No. 306.1, Rev. 1, Rome, 376 pp.
- Swartzman G, Bertrand A, Gutierrez 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 (2008) 228–237.
- Trippel EA, Kjesbu OS, Solemdal P. 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In: Chambers RC, EA Trippel EA (eds.), Early Life History and Recruitment in Fish Populations. Chapman and Hall, London, pp. 31–62.
- 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.
- Vallin L, Nissling A. 2000. Maternal effects on egg size and egg buoyancy of Baltic cod, *Gadus morhua*: Implications for stock structure effects on recruitment. Fis. Res 49: 21–37.

Received May, 2010;  
accepted September, 2011.