

## Spatial and temporal changes in batch fecundity of common sardine and anchovy off central and southern Chile (2002–2007)

### Cambios espaciales y temporales en la fecundidad parcial de la sardina común y anchoveta frente al centro y sur de Chile (2002–2007)

LA Cubillos<sup>1\*</sup>, C Alarcón<sup>1</sup>, C Castillo-Jordán<sup>1</sup>, G Claramunt<sup>2</sup>, C Oyarzún<sup>1</sup>, S Gacitúa<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Evaluación de Poblaciones Marinas (EPOMAR), Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Casilla 121, Iquique, Chile.

<sup>3</sup> ANAPESCA, Valparaíso, Chile.

\* Corresponding author. E-mail: lucubillos@udec.cl

**ABSTRACT.** Anchovy *Engraulis ringens* and common sardine *Strangomera bentincki* are two small pelagic fish that co-occur in the same reproductive habitat off central and southern Chile and have a similar reproductive strategy. Interannual and spatial changes in the batch fecundity of both fish were analyzed with the purpose of detecting variability in the parameters and inferring different reproductive tactics that could affect the reproductive potential. Samples were obtained from adult surveys carried out to estimate spawning biomass by the Daily Egg Production Method, from 2002 to 2007, off Chile. The study area was divided into two zones: central and south. The batch fecundity was linearly related to ovary-free female body weight for each year. For anchovy, the slope was not different across years and zones, while for sardine, changes in intercept and slopes varied significantly among years, but not between zones. The average weight of mature females tended to be higher in the south zone for both species, and average batch fecundity ranged from 4,283 to 8,903 eggs per mature female anchovy, and from 5,901 to 10,414 eggs per mature female sardine. Although the anchovy and sardine reproductive strategy is similar, differences in batch fecundity seemed to be the main distinction between the species in the central and southern spawning sites off Chile, with implications for the reproductive potential.

**Key words:** batch fecundity, small pelagic fish, reproduction, spawning.

**RESUMEN.** La anchoveta *Engraulis ringens* y la sardina común *Strangomera bentincki* son dos peces pelágicos menores que concurren en el mismo hábitat reproductivo frente a las costas del centro y sur de Chile, con una estrategia reproductiva similar. Se analizaron los cambios interanuales y espaciales en la fecundidad parcial de ambas especies con el fin de detectar la variabilidad en sus parámetros e inferir diferentes tácticas reproductivas que pudieran afectar su potencial de reproducción. Se obtuvieron muestras de ejemplares adultos para estimar la biomasa desovante mediante el Método de Producción Diaria de Huevos, de 2002 a 2007, frente a la costa de Chile. El área de estudio fue dividida en dos zonas, central y sur. La fecundidad parcial estuvo linealmente relacionada cada año con el peso corporal (sin los ovarios) de las hembras. Para la anchoveta la pendiente no mostró diferencias interanuales, ni entre zonas, mientras para la sardina la ordenada al origen y las pendientes tuvieron cambios interanuales significativos, pero no entre zonas. El promedio de peso de las hembras maduras de ambas especies tendió a ser mayor en la zona sur, y el promedio de fecundidad parcial varió entre 4,283 y 8,903 huevos por hembra madura de anchoveta, y entre 5,901 y 10,414 de sardina. A pesar de la similitud entre las estrategias reproductivas de las especies estudiadas, las diferencias encontradas en su fecundidad parcial parecen constituir una diferencia primordial entre sardina y anchoveta en su zona de desove frente a Chile, lo cual puede tener implicaciones en su potencial reproductivo.

**Palabras clave:** fecundidad parcial, pelágicos menores, reproducción, desove.

## INTRODUCTION

In the reproductive ecology of small pelagic fish that inhabit upwelling areas, such as anchovies and sardines, understanding spatial and temporal changes in batch fecundity is important to explain changes in the reproductive success (Parrish *et al.* 1986, Mertz and Myers 1996) and the impact of environmental factors (Aoki and Murayama 1993, Kjesbu *et al.* 1998, Takasuka *et al.* 2005), to improve stock assessment modeling (Marshall *et al.* 2006, Lambert 2008), and to estimate spawning biomass using the Daily Egg

## INTRODUCCIÓN

Dentro de la ecología reproductiva de los peces pelágicos menores que habitan zonas de surgencias, como anchovetas y sardinas, es importante entender los cambios espaciales y temporales en la fecundidad parcial para explicar los cambios en su éxito reproductivo (Parrish *et al.* 1986, Mertz y Myers 1996) y el impacto de factores ambientales (Aoki y Murayama 1993, Kjesbu *et al.* 1998, Takasuka *et al.* 2005), para mejorar los modelos de evaluación poblacionales (Marshall *et al.* 2006, Lambert 2008), y para estimar la

Production Method (DEPM) (Stratoudakis *et al.* 2006). Fecundity is an important component of total egg production, and changes in fecundity have a notable impact on reproductive potential and implications for fisheries management (Kjesbu *et al.* 1991, Solemdal 1997, Marteinsdottir and Begg 2002, Marshall *et al.* 2003, Murua and Saborido-Rey 2003).

Fish can be classified as having determinate or indeterminate fecundity depending on whether potential annual fecundity is or is not fixed, respectively, before the onset of spawning. Potential annual fecundity represents the total number of advanced yolked oocytes matured per female and year, and uncorrected for atretic losses (Murua and Saborido-Rey 2003). It is influenced by female size, spawning strategy, and the spawning pattern of the species (Lambert 2008). In indeterminate species, therefore, potential fecundity cannot be estimated, rather only annual realized fecundity (i.e., the actual number of eggs finally released during the spawning season). This can be estimated from the number of hydrated oocytes released during each spawning event (batch fecundity), the proportion of females spawning per day, and the duration of the spawning season (Hunter *et al.* 1985, Murua and Saborido-Rey 2003, Murua *et al.* 2006). Thus, batch fecundity is a key component of egg production in indeterminate species. Batch fecundity is size-dependent, and usually a power relationship would be expected when plotted against female size. Instead, the number of oocytes represents a volume constrained by the ovary size, and a linear relationship between batch fecundity and body weight is expected (Hunter *et al.* 1985, Lambert 2008). Although these relationships are clearly and easily established, the spatial and temporal changes in batch fecundity are usually unknown because most fisheries-biology monitoring systems usually take into account only reproductive indices such as the gonadosomatic index, maturity, and sex ratio.

In this paper, batch fecundity was selected to compare spatial and interannual changes of the anchovy *Engraulis ringens* and the common sardine *Strangomera bentincki* off central and southern Chile. These clupeoids are two commercially important fish resources, with catches fluctuating between 424 thousand tonnes and 1.091 million tonnes in the period 2000–2007. They are caught by purse-seine gear and the main landing port is located in Talcahuano (fig. 1). Like other small pelagic fish, anchovy and common sardine are fast growing species with a relatively short life span ( $\approx 4$  yr; Aguayo and Soto 1978, Cubillos *et al.* 2001) and early maturation at the end of the first year of life (Cubillos *et al.* 1999), as well as batch spawners with indeterminate fecundity (Cubillos *et al.* 2007) and high natural mortality rates (Cubillos *et al.* 2002). Both species inhabit a highly productive environment (Daneri *et al.* 2000) due to the seasonal occurrence of upwelling events from mid-September to March (austral spring-summer) (Arcos and Navarro 1986, Sobarzo *et al.* 2007), and the reproductive strategy is based on energy storage (Cubillos *et al.* 2001), i.e., a capital breeding strategy. The spawning stock biomass of both species has

biomasa desovante mediante el Método de Producción Diaria de Huevos (MPDH) (Stratoudakis *et al.* 2006). La fecundidad es un componente importante de la producción total de huevos, y sus cambios tienen un impacto notable en el potencial reproductivo e implicaciones en el manejo de las pesquerías (Kjesbu *et al.* 1991, Solemdal 1997, Marteinsdottir y Begg 2002, Marshall *et al.* 2003, Murua y Saborido-Rey 2003).

Los peces pueden ser clasificados como de fecundidad determinada o indeterminada dependiendo de si su potencial anual de fecundidad se fija o no, respectivamente, al momento del desove. El potencial anual de fecundidad representa el número total de ovocitos en estado avanzado de vitelación madurados por cada hembra por año, sin corregir por pérdidas atrésicas (Murua y Saborido-Rey 2003), lo que está influenciado por el tamaño de la hembra, la estrategia de desove, y el patrón de desove de la especie (Lambert 2008). Por lo tanto, en las especies indeterminadas no es posible estimar el potencial de fecundidad, sino sólo la fecundidad anual real; es decir, el número total de huevos que en realidad fueron liberados durante la temporada de desove. Esto se puede estimar a partir del número de ovocitos hidratados liberados durante cada evento de desove (fecundidad parcial), la proporción de hembras desovantes por día y la duración de la temporada de desove (Hunter *et al.* 1985, Murua y Saborido-Rey 2003, Murua *et al.* 2006). Por ello en las especies indeterminadas la fecundidad parcial es un componente clave en la producción de huevos. La fecundidad parcial depende del tamaño, y usualmente es de esperar una relación exponencial al graficarla contra la talla de las hembras. En cambio, el número de ovocitos representa un volumen limitado por el tamaño del ovario y, por lo tanto, cabría esperar una relación lineal entre la fecundidad parcial y el peso corporal (Hunter *et al.* 1985, Lambert 2008). Aunque es posible establecer clara y fácilmente estas relaciones, usualmente se desconocen los cambios espaciales y temporales en la fecundidad parcial ya que la mayoría de los sistemas de monitoreo biológico de las pesquerías toman en cuenta sólo índices reproductivos como el gonadosomático, la madurez y la proporción de sexos.

En este artículo se seleccionó la fecundidad parcial para comparar las variaciones espaciales e interanuales en la anchoveta (*Engraulis ringens*) y la sardina común (*Strangomera bentincki*) frente a la costa centro y sur de Chile. Dichos clupéidos constituyen dos importantes recursos pesqueros desde el punto de vista comercial, con capturas que han fluctuado entre 424 mil toneladas y 1.091 millones toneladas en el periodo 2000–2007. Se pescan con redes de cerco, teniendo como puerto principal de desembarque Talcahuano (fig. 1). Al igual que otros pelágicos menores, la sardina común y la anchoveta son especies de crecimiento rápido, pero de vida relativamente corta ( $\approx 4$  años, Aguayo y Soto 1978, Cubillos *et al.* 2001), maduración temprana al final de su primer año de vida (Cubillos *et al.* 1999), desovantes parciales de fecundidad indeterminada (Cubillos *et al.* 2007), y una mayor tasa de mortalidad natural (Cubillos *et al.* 2002).

been assessed by DEPM since 2002 (Cubillos *et al.* 2007), whose correct application is dependent on key reproductive parameters.

The main objective of this paper is to detect spatial and interannual changes in batch fecundity, and to infer reproductive tactics that could affect the reproductive potential of *E. ringens* and *S. bentincki*. To achieve this, we analyze data from DEPM surveys carried out during the period 2002–2007. Finally, relative fecundities of anchovy and common sardine are compared with similar species that inhabit upwelling and oligotrophic waters around the world.

## MATERIAL AND METHODS

### Study area and survey description

The study area is located off central and southern Chile between Constitución (35° S) and Punta Galera (40° S), within 10 nautical miles from the coast (fig. 1). The surveys were carried out during the peak spawning period of anchovy and common sardine, between August and September (Cubillos *et al.* 2001), during adult surveys from 2002 to 2005 and 2007; no survey was conducted in 2006. In each survey, specimens were collected on board from catches obtained by eight purse seine boats (18 m length), four of them operating between Constitución and the Gulf of Arauco (central zone, 35° S to 37°10' S), and four between 38°20' S and 40° S (south zone, fig. 1).

### Sampling and laboratory procedures

Two sampling strategies were used to obtain anchovy and common sardine specimens in each adult survey: (1) females with hydrated ovaries were selected from each fishing set, and (2) mature females were randomly sampled in each haul. The selection of hydrated females was necessary because fishing sets were usually carried out during the day, when the probability of observing hydrated females was lower.

For batch fecundity, all specimens with macroscopically visible hydrated oocytes were selected from each fishing set. Each hydrated female was dissected by mid-ventral incision and preserved in 10% formaldehyde solution for subsequent histological analysis. The effective number of females with hydrated ovaries (verified histologically) for batch fecundity was lower than that of mature females (table 1). The number of hydrated specimens per geographic stratum was unbalanced for common sardine and, in this case, only in 2007 was the number of specimens enough for spatial comparison, whereas the number of anchovy females was enough for spatial comparison during the study period (table 1).

For mature females, two-stage sampling was used in which the number of fishing set was established as first stage, and a fixed number of specimens per fishing set was considered as second stage. Nevertheless, because the duration of the cruises was generally short and because the

Ambas especies viven en un ambiente altamente productivo (Daneri *et al.* 2000) donde ocurren surgencias estacionales de mediados de septiembre a marzo (primavera-verano austral) (Arcos y Navarro 1986, Sobarzo *et al.* 2007), y su estrategia reproductiva se basa en una estrategia de acopio de energía (Cubillos *et al.* 2001); esto es, en el capital reproductor. La biomasa del stock de reproductores de ambas especies ha sido evaluada por el MPDH desde 2002 (Cubillos *et al.* 2007), cuya correcta aplicación depende de parámetros reproductivos claves.

El principal objetivo de este artículo es detectar los cambios espaciales e interanuales en la fecundidad parcial, e inferir tácticas reproductivas que pudieran afectar el potencial reproductivo de anchovetas y sardinas. Para ello se analizaron datos de muestreos por el MPDH realizados durante el periodo 2002–2007. Al final se contrastaron las fecundidades relativas de la anchoveta y la sardina común con las de especies similares que habitan aguas de surgencia y oligotróficas alrededor del mundo.

## MATERIAL Y MÉTODOS

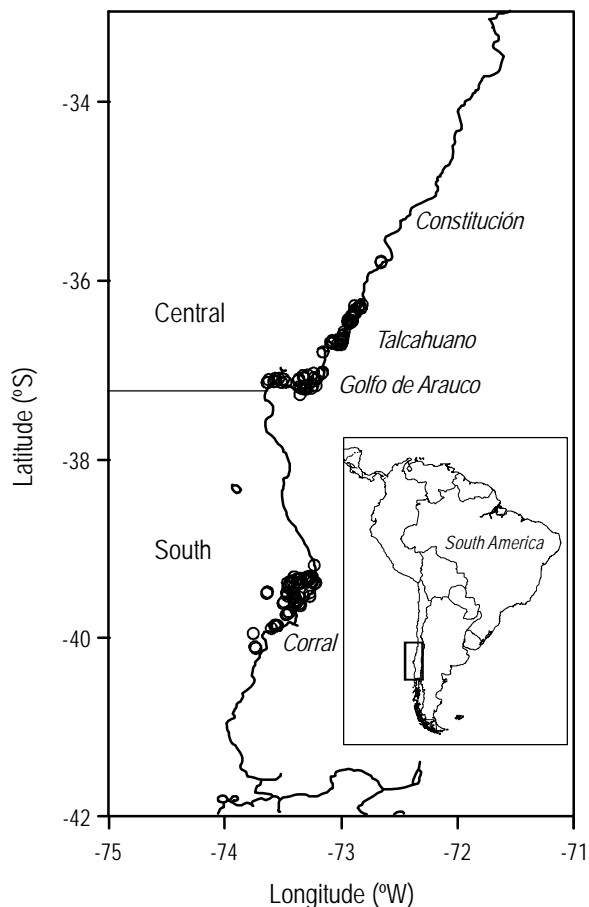
### Área de estudio y descripción de los muestreos

El área de estudio está localizada frente a la costa centro y sur de Chile, entre Constitución (35° S) y Punta Galera (40° S), dentro de una franja de 10 millas náuticas mar adentro (fig. 1). Los muestreos fueron realizados durante los máximos desoves de sardinas y anchovetas, entre agosto y septiembre (Cubillos *et al.* 2001), en muestreos de adultos de 2002 a 2005 y 2007. En 2006 no se realizó muestreo alguno. En cada muestreo se recolectaron especímenes a bordo a partir de capturas obtenidas por ocho barcos cerqueros (de 18 m de eslora), cuatro de los cuales operaban entre Constitución y el golfo de Arauco (zona centro, 35° S–37°10' S), y el resto entre 38°20' S y 40° S (zona sur, fig. 1).

### Muestreo y procedimientos de laboratorio

En cada muestreo de adultos se utilizaron dos estrategias para obtener especímenes de anchoveta y sardina común: (1) en cada lance de pesca se seleccionaron hembras con ovarios hidratados, y (2) se muestrearon al azar hembras maduras de cada encierre. Fue necesario seleccionar hembras hidratadas porque usualmente los lances de pesca eran realizados durante el día, cuando las probabilidades de observar hembras hidratadas eran menores.

Para la fecundidad parcial se seleccionaron todos los especímenes con ovocitos macroscópica y visiblemente hidratados de cada lance de pesca. Cada hembra hidratada fue disectada mediante incisión en el vientre medio y preservada en una solución de formaldehído al 10% para su subsecuente análisis histológico. El número efectivo de hembras con ovarios hidratados (verificados histológicamente)



**Figure 1.** Geographic distribution of the sampling effort that caught adult anchovy and common sardine (positive fishing sets) during August and September in the period 2002–2007.

**Figura 1.** Distribución geográfica del esfuerzo de muestreo para capturar ejemplares adultos de anchoveta y sardina común (lances de pesca positivos) durante agosto y septiembre de 2002–2007.

species were mixed in the catches, the number of effective fishing sets fluctuated between 4 and 32 for common sardine, and between 9 and 39 for anchovy. The average number of specimens per fishing set fluctuated between 19 and 43 in the case of sardine, and between 24 and 40 for anchovy (table 1). Each fish was dissected by mid-ventral incision and preserved in 10% buffered formaldehyde solution. Each preserved female was analyzed in the laboratory by measuring total length and both total and gonad-free body weight (i.e., total weight minus ovary weight).

Ovaries of females with hydrated eggs suitable for batch fecundity estimation were weighed and preserved for subsequent histological analysis to confirm this particular stage according to Hunter *et al.* (1985) and Hunter and Macewicz (1985). A correction factor was obtained to convert formalin weight to fresh weight based on a sample of 30 fish per species according to procedures described by Hunter (1985). On average, preservation in 10% buffered formaldehyde solution

para fecundidad parcial fue menor que el de hembras maduras (tabla 1). El número de especímenes hidratados por estrato geográfico se encontró desbalanceado para la sardina, en cuyo caso sólo en 2007 el número de especímenes fue suficiente para llevar a cabo una comparación espacial, mientras que el número de anchovetas hembras fue suficiente para tal comparación durante el período de estudio (tabla 1).

Para las hembras maduras se utilizó un muestreo de dos etapas en el que se estableció como primera etapa el número de lance de pesca, y como segunda etapa se consideró un número fijo de especímenes por lance de pesca. No obstante, debido a la generalmente corta duración de los cruceros y a que las especies se encontraban mezcladas en las capturas, el número efectivo de lances de pesca fluctuó entre 4 y 32 para la sardina común y entre 9 y 39 para la anchoveta. El promedio de especímenes por lance fluctuó entre 19 y 43 en el caso de la sardina, y entre 24 y 40 para la anchoveta (tabla 1). Cada pez fue disectado por incisión ventral media y preservado en una solución amortiguada de formaldehído al 10%. En el laboratorio, a cada hembra preservada se midió la longitud total y se obtuvo peso total y peso sin gónadas; es decir, peso total menos el peso de los ovarios.

Los ovarios de hembras con huevos hidratados apropiados para la estimación de fecundidad parcial fueron pesados y preservados para su posterior análisis histológico para confirmar este estado en particular, de acuerdo a los criterios de Hunter *et al.* (1985) y Hunter y Macewicz (1985). Se obtuvo un factor de corrección para convertir el peso en formol a peso corporal en fresco con base en una muestra de 30 organismos de cada especie, de acuerdo a los procedimientos descritos por Hunter (1985). En promedio, la preservación en la solución de formaldehído causó un incremento de 5.2% en el peso de la anchoveta y uno de 3.91% en el de la sardina, en un periodo de 63 días. Este factor de corrección no se aplicó al peso de los ovarios debido a que se utilizó el método gravimétrico (ver más abajo).

### Fecundidad parcial

La fecundidad parcial, definida como el número de ovocitos hidratados en el ovario, se estimó mediante el método gravimétrico (Hunter *et al.* 1985). Sólo se utilizaron ovarios con ovocitos hidratados y sin folículos postovulatorios, ya que de lo contrario se puede subestimar la fecundidad parcial. De cada ovario se tomaron tres subsecciones (anterior, media y posterior), se pesaron (0.1 mg), y se contaron manualmente los ovocitos hidratados de cada subsección. La densidad ovárica media de ovocitos hidratados (número de ovocitos por gramo de tejido ovárico) de cada subsección no difirió significativamente (ANOVA,  $P > 0.05$ ) ni para la sardina ni para la anchoveta en cada año. Por lo tanto, la fecundidad parcial fue calculada como el producto del promedio de ovocitos por gramo de sección ovárica, por el peso total del ovario.

caused a 5.2% increase in anchovy weight and a 3.91% increase in sardine weight during a period of 63 days. This correction factor was not applied to the weight of ovaries because the gravimetric method was used (see below).

### Batch fecundity

Batch fecundity, defined as the number of hydrated oocytes in the ovary, was estimated by the gravimetric method (Hunter *et al.* 1985). Only ovaries with hydrated oocytes and without postovulatory follicles were used, otherwise batch fecundity is underestimated. Three subsections were taken from each ovary (anterior, middle, and posterior) and weighed (0.1 mg), and hydrated oocytes were counted manually for each subsection. The average ovarian density of hydrated oocytes (number of oocytes per gram of ovarian tissue) in each subsection was not significantly different (ANOVA,  $P > 0.05$ ) either for sardine or anchovy in each year. Therefore, batch fecundity was computed as the product of the mean number of oocytes per gram of ovary subsection with the total weight of the ovary.

Batch fecundity was related to the female ovary-free weight by a linear model:

$$F_j = a + bW_j^* \quad (1)$$

where  $W_j^*$  is the ovary-free weight of the  $j$ th female, and  $a$  and  $b$  are parameters to be estimated by linear regression. Batch fecundity was also related to total ovary-free weight according to the power model:

$$F_j = a'(W_j^*)b' \quad (2)$$

where  $a'$  and  $b'$  are parameters estimated by linear regression on log-transformation of batch fecundity and body weight. In addition, batch fecundity was related to female total length by considering the following power model:

$$F_j = q(L_j)^p \quad (3)$$

where  $L_j$  is the total length of the  $j$ th female, and  $q$  and  $p$  are parameters to be estimated by linear regression, previous log-transformation to batch fecundity and total length.

The mean batch fecundity for mature females in each fishing set was estimated by:

$$\bar{F}_i = (1/m_i) \sum_{j=1}^{m_i} \hat{F}_{ij} \quad (4)$$

where  $\hat{F}_{ij}$  is the estimate batch fecundity for the  $j$ th female in the  $i$ th fishing set computed from equation 1, and  $m_i$  is the total number of mature females in the  $i$ th fishing set. The

La fecundidad parcial se encontró relacionada con el peso de las hembras sin ovarios por el modelo lineal:

$$F_j = a + bW_j^* \quad (1)$$

donde  $W_j^*$  es el peso sin ovarios de la  $j$ -ésima hembra, y  $a$  and  $b$  son parámetros a estimarse mediante regresión lineal. La fecundidad parcial también se relacionó con el peso total sin ovarios de acuerdo al modelo potencial:

$$F_j = a'(W_j^*)b' \quad (2)$$

donde  $a'$  y  $b'$  son parámetros estimados mediante regresión lineal por transformación logarítmica de la fecundidad parcial y el peso corporal. Además, la fecundidad parcial se relacionó con la longitud total de las hembras de acuerdo con el siguiente modelo potencial:

$$F_j = q(L_j)^p \quad (3)$$

en el que  $L_j$  es la longitud total de la  $j$ -ésima hembra, y  $q$  y  $p$  son parámetros a estimarse por regresión lineal previa transformación logarítmica a fecundidad parcial y longitud total.

La fecundidad parcial media para las hembras maduras de cada lance se estimó mediante:

$$\bar{F}_i = (1/m_i) \sum_{j=1}^{m_i} \hat{F}_{ij} \quad (4)$$

donde  $\hat{F}_{ij}$  es la fecundidad parcial de la  $j$ -ésima hembra en el  $i$ -ésimo lance, estimada a partir de la ecuación (1), y  $m_i$  es el número total de hembras maduras en el  $i$ -ésimo lance de pesca. El promedio global de fecundidad parcial ( $\bar{F}$ ) se obtuvo mediante el estimador de proporciones:

$$\bar{F} = \frac{\sum_{i=1}^n m_i \bar{F}_i}{\sum_{i=1}^n m_i} \quad (5)$$

donde  $n$  es el número total de lances analizados. La varianza de la fecundidad parcial media se calculó de acuerdo con Hunter *et al.* (1985), i.e.

$$Var(\bar{F}) = \frac{\sum_{i=1}^n \left[ \frac{(\bar{F}_i - \bar{F})^2}{n-1} + \frac{s_h^2}{n_h} + (\bar{W}_i^* - \bar{W}_h^*)s_b^2 \right]}{\left( \sum_{i=1}^n (m_i/n) \right)^2 n} \quad (6)$$

donde  $s_h^2$  es la varianza de la relación lineal fecundidad-peso (ecuación 1),  $n_h$  el número de hembras hidratadas usado para

whole average batch fecundity ( $\bar{F}$ ) was obtained through ratio estimation:

$$\bar{F} = \frac{\sum_{i=1}^n m_i \bar{F}_i}{\sum_{i=1}^n m_i} \quad (5)$$

where  $n$  is the total number of hauls analyzed. The variance of mean batch fecundity was computed according to Hunter *et al.* (1985):

$$Var(\bar{F}) = \frac{\sum_{i=1}^n \left[ \frac{(\bar{F}_i - \bar{F})^2}{n-1} + \frac{s_h^2}{n_h} + (\bar{W}_i^* - \bar{W}_h^*) s_b^2 \right]}{\left( \sum_{i=1}^n (m_i/n) \right)^2} \quad (6)$$

where  $s_h^2$  is the variance of the fecundity-weight linear relationship (eq. 1),  $n_h$  is the number of hydrated females used to fit the regression,  $\bar{W}_i^*$  is the average ovary-free weight in the  $i$ th fishing set,  $\bar{W}_h^*$  is the average ovary-free weight of the  $n_h$  hydrated females, and  $s_b^2$  is the variance of the slope of the regression (eq. 1).

The whole average total weight of mature females was computed through ratio estimation (Picquelle and Stauffer 1985) and variance:

$$Var(\bar{W}) = \frac{\sum_{i=1}^n m_i^2 (\bar{W}_i - \bar{W})^2}{(\bar{m})^2 n(n-1)} \quad (7)$$

where  $\bar{W}$  is the estimate of the average weight,  $n$  is the number of fishing set,  $\bar{W} = \sum_{i=1}^n W_{ij}/m_i$  is the mean of the  $i$ th fishing set,  $m_i$  is the number of mature females sampled in each fishing set, and  $y_{ij}$  is the value computed for the  $j$ th female in the  $i$ th fishing set. Once the adult parameters were estimated, relative fecundity was computed by dividing the average fecundity by the total average weight and also by the body weight (somatic relative fecundity). Finally, the relative fecundity estimated in this study was compared with the fecundity of other clupeoids distributed around the world; the latter estimates were obtained from a literature review.

### Spatial and temporal analysis

The generalized linear model (GLM) technique was used to detect spatial and temporal changes in batch fecundity for each species. The GLM was expressed by:

$$F_{i,j,k} = \mu + Y_i + Z_j + W_k^* + (Y \times W^*)_{i,k} + (Z \times W^*)_{j,k} + \varepsilon_{i,j,k} \quad (8)$$

where  $F_{i,j,k}$  is the batch fecundity in the  $i$ th year,  $j$ th zone, and  $k$ th female;  $\mu$  is the intercept;  $Y_i$  is the year effect;  $Z_j$  is the

ajustar la regresión,  $\bar{W}_i^*$  el promedio de peso sin ovarios en el  $i$ -ésimo lance,  $\bar{W}_i^*$  el promedio de peso sin ovarios de las  $n_h$  hembras hidratadas, y  $s_h^2$  la varianza de la pendiente de la regresión (ecuación 1).

El peso medio total de las hembras maduras se calculó mediante el estimador de proporciones (Picquelle y Stauffer 1985), y su varianza mediante

$$Var(\bar{W}) = \frac{\sum_{i=1}^n m_i^2 (\bar{W}_i - \bar{W})^2}{(\bar{m})^2 n(n-1)} \quad (7)$$

donde  $\bar{W}$  es la estimación del peso medio,  $n$  el número de lance de pesca,  $\bar{W} = \sum_{i=1}^n W_{ij}/m_i$  el peso medio del  $i$ -ésimo lance,  $m_i$  el número de hembras maduras muestreadas en cada lance, y  $y_{ij}$  el valor calculado para la  $j$ -ésima hembra del  $i$ -ésimo lance de pesca. Una vez estimados los parámetros para los adultos, la fecundidad relativa se calculó dividiendo el promedio de fecundidad entre el promedio total de peso y también entre el peso corporal (fecundidad somática relativa). Finalmente se comparó la fecundidad relativa estimada en este estudio con la fecundidad de otros clupeídos que se distribuyen alrededor del mundo y cuyas estimaciones fueron obtenidas mediante una revisión bibliográfica.

### Análisis espacial y temporal

Se utilizó la técnica del modelo lineal generalizado (MLG) para detectar cambios espaciales y temporales en la fecundidad parcial de cada especie. El MLG se expresó mediante:

$$F_{i,j,k} = \mu + Y_i + Z_j + W_k^* + (Y \times W^*)_{i,k} + (Z \times W^*)_{j,k} + \varepsilon_{i,j,k} \quad (8)$$

donde  $F_{i,j,k}$  es la fecundidad parcial en el  $i$ -ésimo año, la  $j$ -ésima zona, y la  $k$ -ésima hembra,  $\mu$  es la ordenada al origen,  $Y_i$  es el efecto anual,  $Z_j$  es el efecto zonal, y  $W_k^*$  es el peso sin ovarios de la  $k$ -ésima hembra,  $(Y \times W^*)_{i,k}$  y  $(Z \times W^*)_{j,k}$  son las interacciones bidireccionales entre el peso de las hembras y el año o la zona, y  $\varepsilon_{i,j,k}$  es el factor de error distribuido de manera normal; es decir,  $N(0, \sigma_{\varepsilon}^2)$ . En el MLG se usó la familia gaussiana y enlace identidad. Se usó la misma aproximación para estudiar la variación de la fecundidad parcial en relación con la longitud total de las hembras, y el análisis de devianza para buscar diferencias significativas en la fecundidad parcial entre años y zonas. Se usó la paquetería MASS de Venables y Ripley (2002) para el lenguaje y el software R (Ihaka y Gentleman 1986).

**Table 1.** Number of fishing hauls ( $n$ ), number of mature females sampled ( $m$ ), number of females with hydrated oocytes ( $n_h$ ), average total length (TL, cm) and body weight (BW, g) used to estimate batch fecundity and its relationship with body weight and total length. Standard deviations are shown in parentheses.

**Tabla 1.** Número de arrastres de pesca ( $n$ ), de hembras maduras muestreadas ( $m$ ), y de hembras con oocitos hidratados ( $n_h$ ), y longitud total media (TL, cm) y peso corporal (BW, g) usados para estimar la fecundidad parcial y su relación con el peso corporal y la longitud total. Las desviaciones estándar se muestran entre paréntesis.

Year	Parameter	Common sardine		Anchovy	
		Central zone	South zone	Central zone	South zone
2002	$n$	32	20	14	18
	$m$	771	494	459	702
	$n_h$	115	1	95	63
	TL	12.9 (2.2)	11.5 (–)	14.7 (1.0)	14.8 (1.1)
	BW	16.9 (8.1)	9.7 (–)	17.7 (3.5)	19.0 (4.3)
2003	$n$	15	21	29	39
	$m$	340	490	1007	1271
	$n_h$	6	34	17	83
	TL	11.5 (0.5)	11.6 (1.2)	12.1 (1.2)	13.2 (1.6)
	BW	11.6 (1.8)	11.5 (4.1)	10.0 (3.3)	17.4 (5.1)
2004	$n$	21	12	27	16
	$m$	695	380	840	549
	$n_h$	63	0	44	33
	TL	12.8 (1.9)	–	15.1 (1.2)	15.0 (1.4)
	BW	16.1 (6.9)	–	21.7 (5.0)	21.7 (6.3)
2005	$n$	31	4	31	9
	$m$	1322	75	930	217
	$n_h$	94	2	9	14
	TL	12.0 (2.0)	12.8 (0.3)	11.8 (1.2)	14.9 (1.0)
	BW	12.7 (7.1)	14.8 (0.5)	9.9 (3.7)	19.6 (3.7)
2007	$n$	24	26	28	22
	$m$	945	1033	118	873
	$n_h$	66	43	56	33
	TL	13.4 (1.9)	13.4 (0.6)	14.4 (1.4)	15.5 (0.6)
	BW	21.1 (8.8)	20.7 (3.2)	19.9 (5.1)	25.4 (3.0)
<b>Total</b>	$n$	124	83	129	104
	$m$	4073	2472	3354	3612
	$n_h$	344	80	221	226
	TL	12.7 (2.1)	12.6 (1.3)	14.4 (1.5)	14.3 (1.6)
	BW	16.3 (8.2)	16.5 (5.8)	18.1 (5.4)	19.8 (5.4)

zone effect;  $W^*_k$  is the ovary-free weight of the  $k$ th female;  $(Y \times W^*)_{i,k}$  and  $(Z \times W^*)_{i,k}$  are the two-way interactions between female weight and year or zone; and  $\varepsilon_{i,j,k}$  is the error term distributed normal, i.e.  $N(0, \sigma_F^2)$ . Family gaussian and link identity were used in the GLM. The same approach was used to study variation in batch fecundity in relation to female total length. Analysis of deviance was used to test for significant differences in batch fecundity among years and zones. We used the MASS library (Venables and Ripley 2002) for the language and R software (Ihaka and Gentleman 1986).

## RESULTADOS

La fecundidad parcial de la anchoveta y la sardina común resultó significativa y positivamente relacionada con el peso corporal de las hembras para cada año y zona analizados (fig. 2, tabla 2). El desempeño estadístico entre los modelos lineal y potencial fue casi idéntico para la relación entre la fecundidad parcial y el peso corporal en términos del coeficiente de determinación ( $r^2$ ) (tabla 2). De manera similar, la fecundidad parcial incrementó significativamente con la longitud total de las hembras (tabla 2). En la mayoría de los casos los modelos mostraron un mayor coeficiente

**RESULTS**

The batch fecundity of anchovy and common sardine was significantly and positively related to female body weight in each year and zone analyzed (fig. 2, table 2). The statistical performance between linear and power models was almost identical for the relationship between batch fecundity and body weight, in terms of the coefficient of determination ( $r^2$ ) (table 2). Similarly, batch fecundity increased significantly with female total length (table 2). In most of the cases, the models showed a higher coefficient of determination for sardine than for anchovy (table 2).

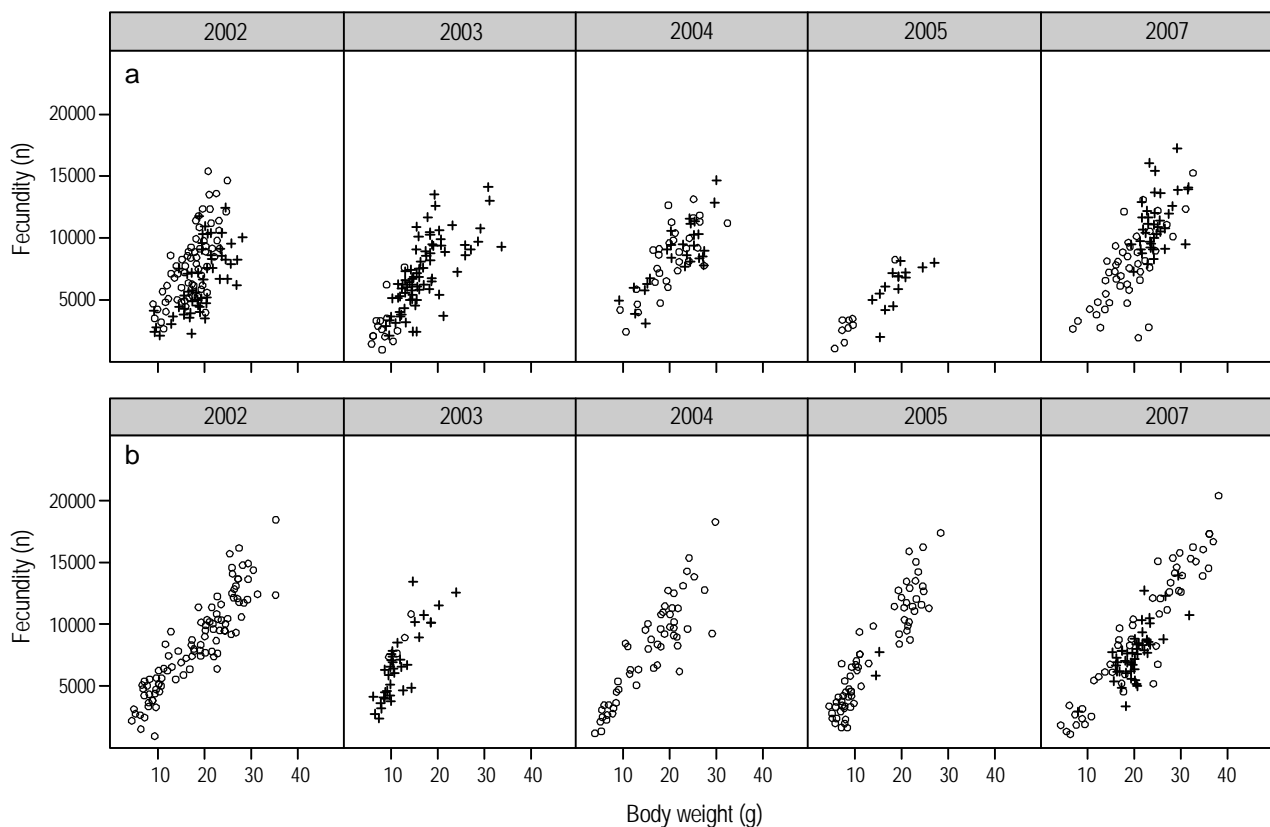
The GLM conducted to analyze the spatial and temporal variation in batch fecundity showed no significant year and zone effect on the fecundity-weight relationships for anchovy and sardine (table 3). Year showed a significant effect on fecundity-length relationships for both species, as well as zone in the case of sardine (table 3); however, there was no spatial variation ( $P = 0.963$ ) in the case of the fecundity-length relationships for anchovy.

To estimate the average fecundity of mature females, during the study period 7966 mature anchovies were collected,

de determinación con la sardina que con la anchoveta (tabla 2).

El MLG desarrollado para analizar la variación espacial y temporal de la fecundidad parcial no mostró ningún efecto significativo del año o la zona en las relaciones fecundidad-peso, ni en la anchoveta ni en la sardina (tabla 3). En cambio, el año sí mostró un efecto significativo en las relaciones fecundidad-longitud para ambas especies, así como la zona para la sardina (tabla 3); sin embargo, no se observó variación espacial ( $P = 0.963$ ) en el caso de las relaciones fecundidad-longitud para la anchoveta.

Para la estimación de la fecundidad media de las hembras maduras, durante el periodo de estudio se obtuvieron 7966 anchovetas maduras de las cuales 54.7% fueron recolectadas en la zona central y 45.3% en la zona sur; en el caso de la sardina se obtuvieron 6545 hembras maduras, 62.2% en la zona central y 37.8% en la zona sur. El peso medio de las anchovetas maduras en la zona central varió entre 11.68 y 22.67 g, mientras que en la zona sur varió entre 19.20 y 22.82 g; para la sardina, el peso medio fluctuó entre 11.25 y 24.31 g en la zona central y entre 13.96 y 24.56 g en la zona sur. El peso



**Figure 2.** Anchovy (a) and common sardine (b) batch fecundity as a function of ovary-free female body weight (g), showing the relationship for each year and in the central (O) and south (+) zones.

**Figura 2.** Fecundidad parcial de la anchoveta (a) y la sardina común (b) en función del peso corporal sin ovarios (g) de las hembras, mostrando la relación para cada año y en las dos zonas: (O) zona central; (+) zona sur.



**Table 2.** Linear regression coefficients for the linear relationship between batch fecundity and ovary-free female body weight ( $a$  and  $b$ ), for the power relationship between batch fecundity and body weight ( $a'$  and  $b'$ ), and for the power relationship between batch fecundity and total length ( $q$  and  $p$ ) for anchovy and common sardine. Standard errors are shown in parentheses. Significant relationships are marked with an asterisk ( $P < 0.05$ ).

**Table 2.** Coeficientes de regresión lineal para las relaciones lineal entre fecundidad parcial y peso corporal sin ovarios de las hembras ( $a$  y  $b$ ), potencial entre fecundidad parcial y peso corporal ( $a'$  y  $b'$ ), y potencial entre fecundidad parcial y longitud total ( $q$  y  $p$ ), para la anchoveta y la sardina común. Los errores estándar se muestran entre paréntesis. Las relaciones significativas aparecen marcadas con un asterisco ( $P < 0.05$ ).

Model	Parameter	2002	2003	2004	2005	2006	Central zone	South zone
<b>Anchovy</b>								
Linear	$a$	-613.40 (824.67)	122.00 (580.49)	600.21 (864.32)	-311.16 (677.80)	-957.58 (987.08)	-457.49 (471.50)	-603.44 (511.58)
	$b$	422.38 (44.29)	395.12 (34.07)	360.86 (39.08)	331.17 (40.18)	455.39 (43.82)	435.16 (25.12)	409.57 (25.03)
	$r^2$	0.36*	0.57*	0.56*	0.75*	0.55*	0.58*	0.55*
Power	$\log(a')$	5.60 (0.31)	5.36 (0.27)	5.91 (0.30)	5.21 (0.42)	5.49 (0.36)	5.31 (0.18)	5.52 (0.21)
	$b'$	1.11 (0.11)	1.21 (0.10)	1.00 (0.10)	1.18 (0.15)	1.16 (0.12)	1.23 (0.06)	1.13 (0.07)
	$r^2$	0.43*	0.61*	0.61*	0.73*	0.53*	0.64*	0.54*
Power	$\log(q)$	-0.84 (0.89)	1.98 (0.90)	0.16 (0.91)	-0.86 (1.28)	-0.82 (0.99)	-1.52 (0.53)	-3.31 (0.56)
	$p$	3.58 (0.33)	2.61 (0.35)	3.26 (0.34)	3.54 (0.49)	3.66 (0.37)	3.88 (0.20)	2.08 (0.21)
	$r^2$	0.43*	0.36*	0.59*	0.71*	0.53*	0.63*	0.31*
	$n$	158	100	77	23	89	221	226
<b>Common sardine</b>								
Linear	$a$	945.74 (306.44)	-447.94 (797.09)	254.13 (554.94)	-280.57 (290.81)	-1825.30 (490.30)	543.68 (200.00)	2036.10 (624.95)
	$b$	414.64 (16.44)	609.36 (65.83)	481.96 (31.74)	558.82 (20.07)	496.60 (22.20)	450.56 (10.97)	302.02 (35.79)
	$r^2$	0.85*	0.68*	0.79*	0.89*	0.82*	0.83*	0.47*
Power	$\log(a')$	6.52 (0.11)	5.88 (0.31)	6.02 (0.15)	6.07 (0.11)	5.35 (0.16)	6.25 (0.07)	6.87 (0.21)
	$b'$	0.87 (0.04)	1.18 (0.13)	1.06 (0.05)	1.07 (0.05)	1.21 (0.05)	0.97 (0.02)	0.70 (0.07)
	$r^2$	0.80*	0.68*	0.86*	0.85*	0.83*	0.82*	0.53*
Power	$\log(q)$	1.99 (0.31)	-0.55 (1.10)	-0.18 (0.46)	-0.35 (0.42)	-1.64 (0.49)	0.52 (0.22)	1.92 (0.70)
	$p$	2.70 (0.12)	3.78 (0.45)	3.56 (0.18)	3.63 (0.17)	4.08 (0.19)	3.28 (0.08)	2.71 (0.28)
	$r^2$	0.81*	0.65*	0.86*	0.83*	0.81*	0.82*	0.55*
	$n$	116	40	63	96	109	344	80

**Table 3.** Analysis of deviance based on a generalized linear model. Factors: ovary-free body weight (BW, g), total length (TL), YEAR (2002, 2003, 2004, 2005, and 2007), and ZONE (central and south). SSQ = sum of squares, MSQ = mean square, F = ratio of variance, and Pr (>F) = probability to accept a significant effect.

**Tabla 3.** Análisis de devianza basado en el modelo lineal generalizado. Factores: peso corporal sin los ovarios (BW, g), longitud total (TL), año (YEAR = 2002, 2003, 2004, 2005 y 2007), y zona (ZONE = centro y sur). SSQ = suma de cuadrados, MSQ = media de cuadrados, F = proporción de varianza, y Pr (<F) = probabilidad de aceptar un efecto significativo.

**(a) Batch fecundity against body weight:**

Factor	d.f.	SSQ	MSQ	F	Pr (>F)
<b>Anchovy</b>					
BW	1	2211161470	2211161470	572.611	<0.001
YEAR	4	52955086	13238771	3.428	0.009
ZONE	1	50632461	50632461	13.112	<0.001
YEAR × BW	4	20809429	5202357	1.347	0.251
ZONE × BW	1	381261	381261	0.099	0.754
Residuals	426	1645016157	3861540		
<b>Common sardine</b>					
BW	1	4855995430	4855995430	2199.758	<0.001
YEAR	4	280689357	70172339	31.788	<0.001
ZONE	1	59447942	59447942	26.9298	<0.001
YEAR × BW	4	73679724	18419931	8.3442	<0.001
ZONE × BW	1	208	208	0.0001	0.9923
Residuals	412	909495402	2207513		

**(b) Batch fecundity against total length (on a log-transformed scale):**

Factor	d.f.	SSQ	MSQ	F	Pr (>F)
<b>Anchovy</b>					
TL	1	44.919	44.919	437.452	<0.001
YEAR	4	7.578	1.894	18.445	<0.001
ZONE	1	0.00	0.00	0.002	0.963
YEAR × TL	4	0.82	0.205	1.996	0.094
ZONE × TL	1	2.392	2.392	23.293	<0.001
Residuals	426	43.743	0.103		
<b>Common sardine</b>					
TL	1	106.620	106.62	1931.435	<0.001
YEAR	4	1.758	0.439	7.961	<0.001
ZONE	1	0.51	0.51	9.244	0.003
YEAR × TL	4	2.703	0.676	12.242	<0.001
ZONE × TL	1	0.093	0.093	1.692	0.1941
Residuals	412	22.743	0.055		

54.7% from the central zone and 45.3% from the south zone, and 6545 mature sardines were collected, 62.2% from the central zone and 37.8% from the south zone. The average weight of mature anchovies ranged from 11.68 to 22.67 g in the central zone and from 19.20 to 22.82 g in the south zone. For sardine, the average weight fluctuated between 11.25 and 24.31 g in the central zone, and between 13.96 and 24.56 g in the south zone. The average female weight of both species tended to be higher in the south zone (table 4).

medio de las hembras de ambas especies tendió a ser mayor en la zona sur (tabla 4).

El promedio de fecundidad parcial de la anchoveta fluctuó entre 4283 y 8837 ovocitos por hembra madura en la zona central. En la zona sur el promedio de fecundidad parcial fue menos variable en comparación con la zona central, y fluctuó entre 7260 y 8903 huevos por hembra madura. En el caso de la sardina el promedio de fecundidad parcial varió entre 5901 y 9267 huevos por hembra madura en la zona central, y entre

The average batch fecundity of anchovy fluctuated between 4283 and 8837 oocytes per mature female in the central zone. In the south zone the average batch fecundity was less variable compared to the central zone, fluctuating between 7260 and 8903 eggs per mature female. In the case of sardine, the average batch fecundity ranged from 5901 to 9267 eggs per mature female in the central zone and from 7069 to 10414 eggs per mature female in the south zone. The coefficients of variation of average batch fecundity estimates were less than 12% in both species (table 4).

Relative batch fecundity of anchovy fluctuated between 351 and 390 eggs  $g^{-1}$  total weight of mature female, and between 376 and 434 eggs  $g^{-1}$  when considering body weight of mature females (table 4). Relative fecundity of sardine was higher compared to anchovy except in 2007, and fluctuated between 381 and 539 eggs  $g^{-1}$  total weight of mature female and between 406 and 583 eggs  $g^{-1}$  body weight of mature female (table 4).

7069 y 10,414 en la zona sur. Los coeficientes de variación del promedio de fecundidad parcial estimados fueron en ambas especies menores a 12% (tabla 4).

La fecundidad parcial relativa de la anchoveta fluctuó entre 351 y 390 huevos  $g^{-1}$  de peso total de hembra madura, y entre 376 y 434 huevos  $g^{-1}$  cuando se consideró el peso corporal de las hembras maduras (tabla 4). La fecundidad relativa de la sardina fue mayor comparada con la anchoveta excepto en 2007, y fluctuó entre 381 y 539 huevos  $g^{-1}$  de peso total de las hembras maduras, y entre 406 y 583 huevos  $g^{-1}$  de peso corporal de las mismas (tabla 4).

## DISCUSIÓN

En el desove parcial de los peces con fecundidad indeterminada los ovocitos hidratados representan el desove parcial separado de la diversa población de ovocitos restantes (Hunter *et al.* 1985). Aunque la duración del estadio correspondiente al ovario hidratado está limitada a unas cuantas

**Table 4.** Average total weight (TW, g), average body weight (BW, g), average batch fecundity (F), and relative fecundity in relation to total weight (F/TW) and body weight (F/BW) of mature females sampled in the period 2002–2007 and the central and south zones of the study area. The coefficient of variation is shown in parentheses.

**Tabla 4.** Promedio del peso total (TW, g), peso corporal (BW, g) y la fecundidad parcial (F); fecundidad relativa respecto al peso total (F/W) y el peso corporal (F/BW) de las hembras maduras muestreadas de 2002 a 2007 para las zonas centro y sur del área de estudio. El coeficiente de variación se muestra entre paréntesis.

Year	Zone	TW	BW	F	F/TW	F/BW
<b>Anchovy</b>						
2002	Central	14.22 (0.11)	13.26 (0.27)	4989 (0.12)	351	376
	South	22.18 (0.04)	20.96 (0.04)	8239 (0.05)	371	393
2003	Central	14.05 (0.04)	13.36 (0.04)	5399 (0.05)	384	404
	South	19.20 (0.03)	18.07 (0.04)	7260 (0.04)	378	402
2004	Central	19.11 (0.07)	17.75 (0.06)	7004 (0.07)	367	395
	South	19.72 (0.03)	18.61 (0.03)	7317 (0.04)	371	393
2005	Central	11.68 (0.07)	11.09 (0.07)	4283 (0.07)	367	386
	South	21.95 (0.04)	20.76 (0.04)	8059 (0.04)	367	388
2007	Central	22.67 (0.03)	21.14 (0.03)	8837 (0.04)	390	418
	South	22.83 (0.06)	20.49 (0.06)	8903 (0.06)	390	434
<b>Common sardine</b>						
2002	Central	19.50 (0.05)	18.21 (0.04)	8497 (0.05)	436	467
	South	24.56 (0.03)	22.91 (0.03)	10414 (0.03)	424	455
2003	Central	11.25 (0.06)	10.42 (0.29)	5901 (0.08)	524	566
	South	18.19 (0.04)	16.82 (0.04)	9800 (0.05)	539	583
2004	Central	15.32 (0.12)	14.11 (0.12)	6990 (0.12)	456	495
	South	16.52 (0.04)	14.61 (0.05)	7716 (0.05)	467	528
2005	Central	12.07 (0.06)	11.04 (0.02)	5980 (0.07)	495	542
	South	13.96 (0.05)	13.05 (0.04)	7069 (0.05)	506	542
2007	Central	24.31 (0.05)	22.34 (0.05)	9267 (0.06)	381	415
	South	21.50 (0.03)	20.22 (0.03)	8214 (0.04)	382	406

## DISCUSSION

In batch spawning fish with indeterminate fecundity, the hydrated oocytes represent the spawning batch separated from the diverse population of remaining oocytes (Hunter *et al.* 1985). Although the duration of the hydrated ovary stage is restricted to a few hours within a day, and difficult to sample, this particular stage has been the most used and reliable method to estimate batch fecundity for indeterminate annual fecundity, rather than other stages of oocyte development that can be equally accurate (Ganias *et al.* 2004).

According to Hunter *et al.* (1985), the simple linear model is preferable to model batch fecundity as a function of body weight in terms of the application of the DEPM, because the variance can be easily propagated to compute average batch fecundity. From a biological point of view, the power model with exponent greater than 1 in the relationship between batch fecundity and body weight suggests that batch fecundity is related to body weight allometrically, mainly in anchovy. In the case of batch fecundity against total length, a power model is usually better because the oocytes in a given ovary occupy a limited volume. Female total length could be preferred to predict potential fecundity because body weight can vary seasonally, and because most fisheries data are size-structured (Blanchard *et al.* 2003, Thorsen *et al.* 2006, Alonso-Fernández *et al.* 2008). Nevertheless, the condition factor of females can be a significant covariate to be included in the relationship between fecundity and length (Thorsen *et al.* 2006).

For anchovy, the slopes associated with the interaction between year and body weight were not different among year and they were not different between zones. This is an important result in terms of the application of the DEPM used in the spawning biomass computation (Cubillos *et al.* 2007). In fact, if females with ovaries containing hydrated (or migratory-nucleus stage) oocytes are not available in a given year for anchovy, then it would be highly recommendable to use an overall regression equation. An overall regression model for batch fecundity is not so unusual for clupeoids; for example, Macewicz *et al.* (1996) and Lo *et al.* (2005) have communicated a fairly stable relationship for Pacific sardine (*Sardinops sagax*) off California.

In anchovy, oocyte size is independent of female size (Leal *et al.* 2009) and one would expect the number of oocytes per ovary weight to be constant. Thus, relative batch fecundity may be enough to model batch fecundity of anchovy since the interannual slope of batch fecundity-body weight is not significant. Llanos-Rivera and Castro (2004) reported a latitudinal gradient in egg size of anchovy along the Chilean coast, with larger planktonic eggs found in the area off southern Chile (37° S) and smaller ones in the northern part (21° S). Leal *et al.* (2009) compared oocyte size and batch fecundity in the two contrasting anchovy spawning areas off Chile, and suggested that the cost of producing larger oocytes in the southern subpopulation seems to be

horas de un día, y por tanto es difícil de ser muestreado, este particular estadio ha sido el más utilizado y confiable método para estimar la fecundidad parcial en casos de fecundidad anual indeterminada, aunque otros estadios de desarrollo ovocíticos pueden ser igualmente precisos (Ganias *et al.* 2004).

Según Hunter *et al.* (1985), el modelo lineal simple es preferible para modelar la fecundidad parcial como función del peso corporal en términos de la aplicación del MPDH, ya que la varianza puede fácilmente propagarse para calcular la fecundidad parcial media. No obstante, y desde un punto de vista biológico, el modelo potencial con un exponente mayor a 1 en la relación entre fecundidad parcial y peso corporal sugiere que aquella está relacionada alométricamente con éste, principalmente en la anchoveta. En el caso de la fecundidad parcial contra longitud total, usualmente es mejor un modelo potencial porque los ovocitos en un ovario determinado ocupan un volumen determinado. Para predecir la fecundidad potencial podría ser preferible usar la longitud total de las hembras debido a que el peso corporal puede variar estacionalmente, y porque la mayoría de los datos de las pesquerías están estructurados por tallas (Blanchard *et al.* 2003, Thorsen *et al.* 2006, Alonso-Fernández *et al.* 2008). Sin embargo, el factor de condición de las hembras puede ser una covariante significativa a considerar en la relación entre fecundidad y longitud (Thorsen *et al.* 2006).

Para la anchoveta, las pendientes asociadas con la interacción entre año y peso corporal no difirieron entre años ni entre zonas. Este es un resultado importante en términos de la aplicación del MPDH usado en el cómputo de la biomasa desovante (Cubillos *et al.* 2007). De hecho, si en un dado año no hay disponibles hembras de anchoveta con ovarios que contengan ovocitos hidratados (o en estadio de núcleo migratorio), entonces sería muy recomendable usar una ecuación general de regresión. En clupeídos no es tan inusual un modelo global de regresión para la fecundidad parcial; por ejemplo, Macewicz *et al.* (1996) y Lo *et al.* (2005) encontraron una relación bastante estable para la sardina del Pacífico (*Sardinops sagax*) frente a California.

En la anchoveta el tamaño del ovocito es independiente de la talla de la hembra (Leal *et al.* 2009); por lo tanto es de esperar que el número de ovocitos por peso de ovario sea constante. De esta manera la fecundidad parcial relativa podría ser suficiente para modelar la fecundidad parcial de la especie, dado que la pendiente interanual fecundidad parcial-peso corporal no es significativa. Llanos-Rivera y Castro (2004) reportaron un gradiente latitudinal en el tamaño de huevo de la anchoveta a lo largo de la costa chilena, localizando huevos planctónicos más grandes en la zona sur frente a Chile (37° S) y más chicos frente a la costa norte (21° S). Leal *et al.* (2009) compararon el tamaño de los ovocitos con la fecundidad parcial en esas dos contrastantes áreas de desove de la anchoveta frente a Chile y sugirieron que el costo de producir ovocitos más grandes para la subpoblación del sur parece estar relacionado con una reducción en la

related to a reduction in fecundity. Thus, the lower relative fecundity of anchovy in their most austral distribution within the Humboldt Current System could be due to maternal influence in more adverse environmental conditions (Castro *et al.* 2009, Brochier *et al.* 2009).

Another result for anchovy was that the intercepts of the linear models were not significantly different from zero and, therefore, relative fecundity could be used to model batch fecundity for a wide range of mature female. Nevertheless, batch fecundity of anchovy has high variance around the linear regression as compared to sardine, which implies higher plasticity, so fluctuations of female anchovy total egg production could be more variable than sardine depending on the number of spawns, which is also size dependent (Claramunt *et al.* 2007). It must be mentioned that all of the aspects mentioned here are only valid for the relationship between batch fecundity and body weight at the peak of the spawning season since all the relationships were obtained by the DEPM. In fact, batch fecundity can vary seasonally, as reported for European hake (*Merluccius merluccius*) by Murua *et al.* (2006). Furthermore, according to Lambert (2008), the assumption that egg production per unit of biomass is time-invariant is unsupported since fecundity varies in relation to parental quality (i.e., maternal effects, Solemdal 1997), resource availability (i.e., food abundance and quality), and environmental (e.g., temperature, Takasuka *et al.* 2005) and evolutionary factors likely associated with fishing pressure (Marshall and Browman 2007).

In the case of common sardine, the relationship between batch fecundity and body weight showed interannual differences in the slope and intercept of the linear models. From a statistical point of view, the variance around the regression lines was small as compared with anchovy. Thus, small changes in the distribution of batch fecundity coming from sampled ovaries in a given year could produce interannual differences. Furthermore, changes in relative fecundity seem to be the cause of the variation in batch fecundity because some linear relationships are better described by two parameters (intercept and slope), and some are better described only by the slope (without significant intercept).

From a biological point of view, changes in relative fecundity could be a source of variation in this species. Additional factors or covariables may affect batch fecundity, such as temperature, condition factor, or food supply (Takasuka *et al.* 2005). Although the slope between zones was not significantly different, interannual differences support the idea that spawning stock biomass may not be a good proxy of reproductive potential in this species. Thus, direct measures of the stock egg production should be monitored for sardine. Though the common sardine stores energy during the summer that will be used for reproduction the following winter (Cubillos *et al.* 2001, Cubillos and Claramunt 2009), another possible reproductive tactic is that sardine egg production may also be supported from direct food intake and

fecundidad. Por ello, la menor fecundidad relativa de la anchoveta en su distribución más austral dentro del Sistema de la Corriente de Humboldt podría deberse a la influencia maternal en condiciones ambientales más adversas (Castro *et al.* 2009, Brochier *et al.* 2009).

Otro resultado para la anchoveta fue que las ordenadas al origen no fueron significativamente diferentes de cero y, por lo tanto, la fecundidad relativa podría ser utilizada para modelar la fecundidad parcial para un amplio rango de hembras maduras. Sin embargo, al compararla con la de la sardina, la fecundidad parcial de la anchoveta tiene mucha varianza alrededor de la regresión lineal, lo que implica una mayor plasticidad. De esta manera, las fluctuaciones de la producción de huevos de las hembras de anchoveta podrían ser más variables que las de sardina dependiendo del número de desoves, que a su vez también depende del tamaño (Claramunt *et al.* 2007). Cabe mencionar que todos los aspectos aquí mencionados sólo son válidos para la relación entre fecundidad parcial y peso corporal en el punto máximo de la temporada de desove, ya que todas las relaciones fueron obtenidas mediante el MPDH. De hecho, la fecundidad parcial puede variar por temporadas, tal y como lo han reportado para la merluza europea (*Merluccius merluccius*) Murua *et al.* (2006). Además, de acuerdo con Lambert (2008), la suposición de que la producción de huevos por unidad de biomasa no varía con el tiempo carece de fundamento, ya que la fecundidad varía en relación con la calidad parental (es decir, tiene efectos maternos, Solemdal 1997), la disponibilidad de recursos (es decir, abundancia y calidad del alimento), y factores ambientales (por ejemplo, temperatura, Takasuka *et al.* 2005) y evolutivos probablemente asociados a la presión pesquera (Marshall y Browman 2007).

En el caso de la sardina común, la relación entre fecundidad parcial y peso corporal mostró diferencias interanuales en la pendiente y ordenada al origen de los modelos lineales. Desde un punto de vista estadístico la varianza alrededor de las líneas de regresión fue baja comparada con la de la anchoveta. Por ello, pequeños cambios en la distribución de la fecundidad parcial, derivados de ovarios muestreados en un año dado, pueden generar diferencias interanuales. Además, los cambios en la fecundidad relativa parecen ser la causa de la variación en la fecundidad parcial ya que algunas relaciones lineales son mejor descritas por dos parámetros (ordenada al origen y pendiente), mientras que otras son mejor descritas tan sólo por la pendiente (sin una ordenada al origen significativa).

Desde un punto de vista biológico, probablemente los cambios en la fecundidad relativa podrían ser una fuente de variación en estas especies. Otros factores adicionales o covariantes tales como la temperatura, el factor de condición o el suministro de alimento podrían también afectar la fecundidad parcial (Takasuka *et al.* 2005). Aunque la pendiente no ha resultado significativamente diferente entre zonas, las diferencias interanuales sustentan la idea de que en esta especie la biomasa del stock de reproductores podría no ser un

prevailing conditions in the reproductive habitat, as has been postulated for *Sardina pilchardus* by Ganiás (2009).

Despite the interannual variation in relative batch fecundity of common sardine, the range of 406–583 eggs g<sup>-1</sup> body weight seems to be similar to the estimates available for similar species of the genera *Sardinops*, *Sardina*, *Sprattus*, and *Sardinella* (table 5). In contrast, the anchovy range of 376–434 eggs g<sup>-1</sup> body weight seems to be smaller compared with other species of the same genus such as *E. japonica*, *E. anchoita*, *E. capensis*, *E. encrassicolus*, and *E. mordax*, and even the same species in Peruvian and northern Chilean waters (table 6).

According to the criteria proposed by Murua and Saborido-Rey (2003), the female reproductive strategies of anchovy and common sardine can be classified as iteroparous, with asynchronous oocyte development, indeterminate fecundity, and batch spawning. This identical reproductive strategy is not a surprise since both species co-occur and are mixed in several types of aggregations (Gerlotto *et al.* 2004), and they have similar biological characteristics such as the same spatial distribution, growth rate, natural mortality, reproduction time, and spawning area (Cubillos *et al.* 2001, Castillo-Jordán *et al.* 2007). Cubillos and Claramunt (2009)

buen indicador del potencial reproductivo. Por ello, en el caso de la sardina deberían darse seguimiento a mediciones directas de la producción de huevos. Aunque la sardina almacena durante el verano energía que utilizará para su reproducción el invierno siguiente (Cubillos *et al.* 2001, Cubillos y Claramunt 2009), otra posible táctica reproductiva es que su producción de huevos sea soportada directamente por la ingesta alimenticia y las condiciones prevalecientes en su hábitat reproductivo, tal y como ha sido propuesto por Ganiás (2009) para *Sardina pilchardus*.

A pesar de la variación interanual en la fecundidad relativa parcial de la sardina común, el rango de 406 a 583 huevos g<sup>-1</sup> de peso corporal parece ser similar a las estimaciones disponibles para especies similares de los géneros *Sardinops*, *Sardina*, *Sprattus* y *Sardinella* (tabla 5). En contraste, el rango entre 376 y 434 huevos g<sup>-1</sup> de peso corporal de la anchoveta parece ser menor en comparación con otras especies del mismo género como *E. japonica*, *E. anchoita*, *E. capensis*, *E. encrassicolus* y *E. mordax*, y aún con la misma especie en aguas peruanas y en el norte de Chile (tabla 6).

De acuerdo con los criterios de Murua y Saborido-Rey (2003), las estrategias reproductivas de las hembras de la anchoveta y la sardina común pueden ser clasificadas como

**Table 5.** Relative batch fecundity of clupeoids: sardine species.

**Tabla 5.** Fecundidad parcial relativa de clupéidos: especies tipo sardina.

Species	Area	Relative fecundity	Number of females	Reference
<i>Strangomera bentincki</i>	Chile	350	126	Mujica and Rojas (1984)
	Chile (Talcahuano)	388	n.a.	Arancibia <i>et al.</i> (1994)
<i>Sardinops sagax</i>	Peru	269–319	220	Alheit (1989)
	Chile	255	168	Retamales and González (1983)*
	Chile	328	163	Oliva <i>et al.</i> (1989)
	Chile	332	30	Claramunt <i>et al.</i> (1993)
	California (1994)	306	51	Macewicz <i>et al.</i> (1996)
	California (1997)	351	77	Lo <i>et al.</i> (2005)
	California (2001)	298	9	Lo <i>et al.</i> (2005)
	California (2002)	368	23	Lo <i>et al.</i> (2005)
	California (2004)	356	209	Lo <i>et al.</i> (2005)
<i>Sardinops ocellata</i>	SW Africa	266	267	Le Clus (1988)*
<i>Sardina pilchardus</i>	Spain	429	89	Pérez <i>et al.</i> (1989)**
	Portugal	383	37	Pérez <i>et al.</i> (1989)**
	Eastern Mediterranean	340–360	n.a.	Ganiás <i>et al.</i> (2004)
<i>Sardinella brasiliensis</i>	Brazil	356	23	Isaac-Nahum <i>et al.</i> (1988)*
<i>Sardinella aurita</i>	Senegal	254	301	Conand (1977)*
<i>Sprattus sprattus</i>	Kiel Bay, Baltic Sea	232	46	Heidrich (1925)**
	Scotland	187	68	De Silva (1973)**
	North Sea (1986)	413	41	Alheit (1987)**
<i>Sardinops caerulea</i>	California	263	40	MacGregor (1957)**
<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>	Hawaii	236	46	Williams and Clarke (1983)*
<i>Harengula jaguana</i>	Florida	310	15	Martinez and Houde (1975)**

\* Cited in Pérez *et al.* (1992), \*\* cited in Alheit (1993).

**Table 6.** Relative batch fecundity of clupeoids: anchovy species.**Tabla 6.** Fecundidad parcial relativa de clupéidos: especies tipo anchoveta.

Species	Area	Relative fecundity	Number of females	Reference
<i>Engraulis ringens</i>	Peru, 1981, 1985	466–637	688	Altheit and Alegre (1986)**
	Peru	596	n.a.	Santander <i>et al.</i> (1984)*
	Peru	589	n.a.	Buitrón and Perea (2000)
<i>Engraulis japonica</i>	Korea	431	n.a.	Choi and Kim (1988)**
	Japan	611	7	Tsuruta and Hirose (1985)*
		651	83	Miñano (1968)
<i>Engraulis mordax</i>	California, 1980–1985	307–618	591	Hunter <i>et al.</i> (1985)**
	Oregon	758	17	Laroche and Richardson (1980)**
	Southern California Bight	330–448	119	Hunter and Golberg (1980)
	Los Angeles Bight	421	67	Hunter and Macewicz (1980)
<i>Engraulis anchoita</i>	Argentina, 1982	593	n.a.	Olivieri (unpublished results)*
	Argentina, 1987	355	n.a.	Louge and Christiansen (1992)*
	Argentina (34°–41° S)	574–605	191	Pájaro <i>et al.</i> (1997)
	Argentina (41°–48° S)	605	26	Pájaro <i>et al.</i> (1997)
<i>Engraulis capensis</i>	South-Africa 1984–1990	481–624	n.a.	Shelton <i>et al.</i> (1993)*
		530	n.a.	Armstrong <i>et al.</i> (1988)*
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Bay of Biscay	438–540	n.a.	Motos and Santiago (1990)
	Spain, Mediterranean waters	556	18	Palomera <i>et al.</i> (1991)**
	Bay of Biscay	200–660		Motos (1996)
		470–540		Santiago and Sanz (1992)*
	Spain	517		Sanz and Uriarte (1989)*
	Spain, west Mediterranean	562		Palomera and Pertierra (1993)
	Mondego Estuary, Portugal	594–694	104	Ribeiro <i>et al.</i> (1996)
	Greece	226–646		Somarakis <i>et al.</i> (2004)
	Italy, Adriatic Sea	437	72	Casavola <i>et al.</i> (1996)
<i>Encrasicolina purpurea</i>	Hawaii (summer)	566	128	Clarke (1987)**
	Hawaii (winter)	368	94	Clarke (1987)**
<i>Anchoa naso</i>	Ecuador	885	12	Joseph (1963)**
<i>Anchoa mitchilli</i>	Chesapeake Bay	859	32	Luo and Musick (1991)**
<i>Centengraulis mysticetus</i>	Panama	863	86	Peterson (1961)**
<i>Stolephorus heterolobus</i>	Caroline Islands	469	9	Muller (1976)**
	Papua Nueva Guinea	592	17	Dalzell (1987)**
	Singapore	694	10	Tham (1987)**
<i>Stolephorus devisi</i>	Papua New Guinea	1031	17	Dalzell (1987)**
<i>Stolephorus punctifer</i>	Papua New Guinea	875	9	Dalzell (1987)**
<i>Stolephorus waitei</i>	Papua New Guinea	224	7	Dalzell (1987)**
<i>Encrasicolina devisi</i>	Bima Bay, Indonesia	382	2	Andamari <i>et al.</i> (2002)
	Bacan, Indonesia	1578	26	Andamari and Milton (1998)
<i>Encrasicolina heterolobus</i>	Bima Bay, Indonesia	451	4	Andamari <i>et al.</i> (2002)
	Bacan, Indonesia	1138	123	Andamari and Milton (1998)
		1029	31	Andamari and Milton (1998)
		472	49	Andamari and Milton (1998)
	Jepara, Indonesia	180	22	Wright (1992)
<i>Encrasicolina punctifer</i>	Bima Bay, Indonesia	1632	8	Andamari <i>et al.</i> (2002)
	Bima Bay, Indonesia	844	18	Andamari <i>et al.</i> (2002)
	Padag, Indonesia	985	35	Maack and George (1999)
<i>Stolephorus commersoni</i>	Bima Bay, Indonesia	231	14	Andamari <i>et al.</i> (2002)
	Bima Bay, Indonesia	291	21	Andamari <i>et al.</i> (2002)
<i>Stolephorus indicus</i>	Bima Bay, Indonesia	186	2	Andamari <i>et al.</i> (2002)

\* Cited in Pájaro *et al.* (1997), \*\* cited in Altheit (1993).

communicated that the reproductive seasonal cycle was affected by the size of the females. Larger sardine females tend to reproduce before the first spawners, while anchovy females are more synchronous in time, with larger females tending to reproduce after the first spawners. In this paper, the main difference between the species is related to average batch fecundity, mediated by differences in the size structure between zones, as revealed by the average female weight. Consequently, although the anchovy and common sardine reproductive strategies are similar (Cubillos *et al.* 2001, Castillo-Jordán *et al.* 2007), the length or age structure influencing the spawning cycle (Cubillos and Claramunt 2009) and differences in batch fecundity seem to be the main differences between the species in the central and southern spawning habitats of both species, with implications for reproductive potential.

## ACKNOWLEDGEMENTS

This research was financed by the Chilean Fishery Research Fund (Fondo de Investigación Pesquera, FIP) (<http://www.fip.cl>) through grants FIP 2002-14, FIP 2003-06, FIP 2004-03, FIP 2005-02, and FIP 2007-06. The authors thank the technicians and crew of the fishing boats for their hard work on board, as well as colleagues and friends for their comments and suggestions on some topics documented here. The experimental work complied with current Chilean laws.

## REFERENCES

- Aguayo HM, Soto SB. 1978. Edad y crecimiento de la sardina común (*Clupea (Strangomera) bentincki*) en Coquimbo y Talcahuano. Invest. Pesq. (Chile) 27: 1–55.
- Andamari R, Milton DA. 1998. Reproductive biology of anchovies (*Encrasicholina heterolobus* and *Encrasicholina devisi*) from Bacan Island. Indon. Fish. Res. J. 4: 40–45.
- Andamari R, Milton D, Zubaidi T. 2002. Reproductive biology of five species of anchovies (*Engraulidae*) from Bima Bay, Sumbawa, Nusa Tenggara. Indon. J. Agric. Sci. 3: 37–42.
- Alheit J. 1989. Comparative spawning biology of anchovies, sardines, and sprats. Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer 191: 7–14.
- Alheit J. 1993. Use of the daily egg production method for estimating biomass of clupeoid fishes: A review and evaluation. Bull. Mar. Sci. 53: 750–767.
- Alonso-Fernández A, Domínguez-Petit R, Bao M, Rivas C, Saborido-Rey F. 2008. Spawning pattern and reproductive strategy of female pouting *Trisopterus luscus* (Gadidae) on the Galician shelf of north-western Spain. Aquat. Living Resour. 21: 383–393.
- Aoki I, Murayama T. 1993. Spawning pattern of the Japanese sardine *Sardinops melanostictus* off southern Kyushu and Shikoku, southwestern Japan. Mar. Ecol. Prog. Ser. 97: 127–134.
- Arancibia H, Cubillos L, Remmaggi J, Alarcón R. 1994. Determinación de la talla de madurez sexual y fecundidad parcial en la sardina común, *Strangomera bentincki* (Norman, 1936), del área de Talcahuano, Chile. Biol. Pesq. 23: 11–17.
- iteróparas, con desarrollo ovocítico asíncrono, fecundidad indeterminada, y desoves parciales. No es de sorprender esta idéntica estrategia reproductiva dado que ambas especies concurren y se mezclan en varios tipos de agregaciones (Gerlotto *et al.* 2004), y tienen características biológicas similares como distribución espacial, tasa de crecimiento, mortalidad natural, época reproductiva y zona de desove (Cubillos *et al.* 2001, Castillo-Jordán *et al.* 2007). Cubillos y Claramunt (2009) documentaron que el ciclo estacional reproductivo era afectado por el tamaño de las hembras. En la sardina, las hembras más grandes tienden a reproducirse antes que aquellas que lo hacen por primera vez, mientras que las hembras de las anchovetas son más sincronas, con una tendencia de las hembras más grandes a reproducirse después que las que se reproducen por primera vez. En este trabajo la principal diferencia encontrada entre las especies fue la relacionada con el promedio de la fecundidad parcial, mediada por diferencias en la estructura de tallas entre zonas, como lo reveló el peso medio de las hembras. En consecuencia, aunque las estrategias reproductivas de la anchoveta y la sardina común sean similares (Cubillos *et al.* 2001, Castillo-Jordán *et al.* 2007), la influencia de la longitud o estructura de tallas en el ciclo de desove (Cubillos y Claramunt 2009) y la fecundidad parcial parecieron constituir la principal diferencia entre especies en el hábitat de desove central y sur de ambas especies, con implicaciones para su potencial reproductivo.

## AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el Fondo de Investigación Pesquera (FIP) de Chile (<http://www.fip.cl>) mediante las becas FIP 2002-14, FIP 2003-06, FIP 2004-03, FIP 2005-02 y FIP 2007-06. Los autores agradecen a los técnicos y a la tripulación de los barcos de pesca su arduo trabajo a bordo, y a los colegas y amigos que participaron en el primer SIBECORP sus sugerencias y discusión de algunos tópicos aquí documentados. El trabajo experimental cumplió con las leyes chilenas en vigor.

Traducido al español por Manuel Gardea-Ojeda.

- Arcos DF, Navarro N. 1986. Análisis de un índice de surgencia para la zona de Talcahuano, Chile (Lat. 37° S). Invest. Pesq. (Chile) 33: 91–98.
- Blanchard JL, Frank KT, Simon JE. 2003. Effects of condition on fecundity and total egg production of eastern Scotian Shelf haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60: 321–332.
- Brochier T, Colas F, Lett C, Echevin V, Cubillos LA, Tam J, Chlaida M, Mullon C, Fréon P. 2009. Small pelagic fish reproductive strategies in upwelling systems: A natal homing evolutionary model to study environmental constraints. Prog. Oceanogr. 83: 261–269.
- Buitrón B, Perea A. 2000. Aspectos reproductivos de la anchoveta peruana durante el periodo 1992–2000. Bol. Inst. Mar Perú 19: 45–54.



- Casavola N, Marano G, Rizzi E. 1996. Batch fecundity of *Engraulis encrasicolus* L. in the south-western Adriatic sea. *Sci. Mar.* 60: 369–377.
- Castillo-Jordán C, Cubillos LA, Paramo J. 2007. The spawning spatial structure of two co-occurring small pelagic fish off central southern Chile in 2005. *Aquat. Living Resour.* 20: 77–84.
- Castro LR, Claramunt G, Krautz MC, Llanos-Rivera A, Moreno P. 2009. Egg trait variation in anchoveta *Engraulis ringens*: A maternal response to changing environmental conditions in contrasting spawning habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 381: 237–248.
- Claramunt G, Roa R. 2001. An indirect approach of estimating spawning fraction as applied to *Sardinops sagax* from northern Chile. *Sci. Mar.* 65: 87–94.
- Claramunt G, Herrera G, Pizarro P. 1993. Fluctuations of the partial fecundity in the Spanish sardine (*Sardinops sagax*) during the main spawning season in 1990, in the northern region of Chile. *Sci. Mar.* 57: 9–14.
- Claramunt G, Serra R, Castro LR, Cubillos LA. 2007. Is the spawning frequency dependent on female size? Empirical evidence in *Sardinops sagax* and *Engraulis ringens* off northern Chile. *Fish. Res.* 85: 248–257.
- Cubillos LA, Claramunt G. 2009. Length-structured analysis of the reproductive season of anchovy and common sardine off central southern Chile. *Mar. Biol.* 156: 1673–1680.
- Cubillos L, Canales M, Bucarey D, Rojas A, Alarcón R. 1999. Época reproductiva y talla media de primera madurez sexual de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en el periodo 1993–1997, zona centro-sur de Chile (1993–97). *Invest. Mar.* 28: 73–85.
- Cubillos LA, Arcos DF, Bucarey DA, Canales MT. 2001. Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37° S, 73° W): A consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquat. Living Resour.* 14: 115–124.
- Cubillos LA, Bucarey DA, Canales M. 2002. Monthly abundance estimation for common sardine *Strangomera bentincki* and anchovy *Engraulis ringens* in the central-southern area off Chile (34–40° S). *Fish. Res.* 57: 117–130.
- Cubillos LA, Ruiz P, Claramunt G, Gacitúa S, Núñez S, Castro LR, Riquelme K, Alarcón C, Oyarzún C, Sepúlveda A. 2007. Spawning, daily egg production, and spawning stock biomass estimation for common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central southern Chile in 2002. *Fish. Res.* 86: 228–240.
- Daneri G, Dellarossa V, Quiñones R, Jacob B, Montero P, Ulloa O. 2000. Primary production and community respiration in the Humboldt Current System off Chile and associated oceanic areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 197: 41–49.
- Ganias K. 2009. Linking sardine spawning dynamics to environmental variables. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 84: 402–208.
- Ganias K, Somarakis S, Machias A, Theodorou A. 2004. Pattern of oocyte development and batch fecundity in the Mediterranean sardine. *Fish. Res.* 67: 13–23.
- Gerlotto F, Castillo J, Saavedra A, Barbieri MA, Espejo M, Cotel P. 2004. Three-dimensional structure and avoidance behaviour of anchovy and common sardine schools in central southern Chile. *ICES J. Mar. Sci.* 61: 1120–1126.
- Hunter JR. 1985. Preservation of northern anchovy in formaldehyde solution. In: Lasker R (ed.), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. US Dep. Comm., NOAA Tech. Rep. NMFS 36: 63–66.
- Hunter JR, Goldberg SR. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* 77: 641–652.
- Hunter JR, Macewicz B. 1980. Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency, and temporal pattern of spawning for the northern anchovy, *Engraulis mordax*, during the 1979 spawning season. *CalCOFI Rep.* 21: 139–149.
- Hunter JR, 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*. US Dept. Comm., NOAA Tech. Rep. NMFS 36: 79–94.
- Hunter JR, Lo NCH, Leong RJH. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. In: Lasker R (ed.), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. US Dept. Comm., NOAA Tech. Rep. NMFS 36: 67–77.
- Ihaka R, Gentleman R. 1996. R: A language for data analysis and graphics. *J. Comput. Graph. Stat.* 5: 299–314.
- Isaac-Nahum VJ, Cardoso R, Servo G, Rossi-Wongtshowski CLB. 1988. Aspects of the spawning biology of the Brazilian sardine *Sardinella brasiliensis* (Steindachner, 1879) (Clupeidae). *J. Fish Biol.* 32: 383–396.
- Kjesbu OS, Klungsoyr J, Kryvi H, Withames PR, Greer Walker M. 1991. Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 2333–2343.
- Kjesbu OS, Withames PR, Solemdal P, Walker MG. 1998. Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. *J. Sea Res.* 40: 303–321.
- Lambert Y. 2008. Why should we closely monitor fecundity in marine fish populations? *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 41: 93–106.
- Leal EM, Castro LR, Claramunt G. 2009. Variability in oocyte size and batch fecundity in anchoveta (*Engraulis ringens*, Jenyns 1842) from two spawning areas off the Chilean coast. *Sci. Mar.* 73: 59–66.
- Llanos-Rivera A, Castro LR. 2004. Latitudinal and seasonal egg-size variation of the anchoveta (*Engraulis ringens*) off the Chilean coast. *Fish. Bull.* 102: 207–212.
- Lo NCH, Macewicz BJ, Griffith DA. 2005. Spawning biomass of Pacific sardine (*Sardinops sagax*), from 1994–2004 off California. *CalCOFI Rep.* 46: 93–112.
- Maack G, George MR. 1999. Contribution to the reproductive biology of *Encrasicholina punctifer* (*Engraulidae*) from West Sumatra. *Indon. Fish. Res. J.* 44: 113–120.
- Macewicz BJ, Castro-González JJ, Cotero-Altamirano CE, Hunter JR. 1996. Adult reproductive parameters of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) during 1994. *CalCOFI Rep.* 37: 140–151.
- MacGregor JS. 1957. Fecundity of Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). *Fish. Bull.* 57: 427–449.
- Marshall CT, Browman HI. 2007. Disentangling the causes of maturation trends in exploited fish populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 335: 249–251.
- Marshall CT, O'Brien L, Tomkiewicz J, Köster FW, Kraus G, Marteinsdottir G, Morgan MJ, Saborido-Rey F, Blanchard JL, Secor DH, Wright PJ, Mukhina NV, Björnsson H. 2003. Developing alternative indices of reproductive potential for use in fisheries management, case studies for spawning stocks, and information gradient. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 33: 161–190.
- Marshall CT, Needle CL, Thorsen A, Kjesbu OS, Yaragina NA. 2006. Systematic bias in estimates of reproductive potential of an Atlantic cod (*Gadus morhua*) stock: Implications for stock-

- recruit theory and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63: 980–994.
- Marteinsdottir G, Begg GA. 2002. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 235: 115–256.
- Mertz G, Myers RA. 1996. Influence of fecundity on recruitment variability of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1618–1625.
- 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.
- Motos L. 1996. Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). *Sci. Mar.* 60: 195–207.
- Motos L, Santiago YJ. 1990. An egg production estimate of the biomass of Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) in 1989. *ICES Doc. CM 1990/H*: 26.
- Mujica A, Rojas O. 1984. Fecundidad y estructura poblacional de sardina común (*Clupea bentincki* Norman). *Invest. Pesq. (Chile)* 31: 59–69.
- Murua H, Saborido-Rey F. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 33: 23–31.
- Murua H, Lucio P, Santurtún M, Motos L. 2006. Seasonal variation in egg production and batch fecundity of European hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. *J. Fish Biol.* 69: 1304–1316.
- Oliva J, Barañados J, Tirado M. 1989. Determinación de la fecundidad y frecuencia del desove de la sardina (*Sardinops sagax*), 1986. *Memorias del Simposio Internacional de los Recursos Vivos y las Pesquerías en el Pacífico Sudeste, Viña del Mar, Chile, 9–13 mayo 1988*. CPPS. *Rev. Pacífico Sur* (Núm. Esp.), pp. 341–348.
- Pájaro M, Macchi GJ, Sánchez RP. 1997. Fecundidad y frecuencia reproductiva de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoita argentina (*Engraulis anchoita*). *Rev. Invest. Desarr. Pesq.* 11: 19–38.
- Palomera I, Pertierra JP. 1993. Anchovy biomass estimate by the daily egg production method in 1990 in the western Mediterranean Sea. *Sci. Mar.* 5: 243–251.
- Parrish RH, Mallicoate D, Klingbeil RA. 1986. Age dependent fecundity, number of spawnings per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* 84: 503–517.
- Pérez N, Figueiredo I, Lo NCH. 1992. Batch fecundity of *Sardina pilchardus* (Walb.) off the Atlantic Iberian coast. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 8: 155–162.
- Picquelle SJ, Stauffer G. 1985. Parameter estimation for an egg production method of northern anchovy biomass assessment. In: Lasker R (ed.), *An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, Engraulis mordax*. US Dept. Comm., NOAA Tech. Rep. NMFS 36: 7–15.
- Ribeiro R, Reis J, Santos C, Gonçalves F, Soares A. 1996. Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Mondego Estuary, Portugal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 42: 467–482.
- Sobarzo M, Bravo L, Donoso D, Garcés-Vargas J, Schneider W. 2007. Coastal upwelling and seasonal cycles that influence the water column over the continental shelf off central Chile. *Prog. Oceanogr.* 75: 363–382.
- Solemdal P. 1997. Maternal effects: A link between the past and the future. *J. Sea Res.* 37: 213–227.
- Somarakis S, Palomera I, García A, Quintanilla L, Koutsikopoulos C, Uriarte A, Motos L. 2004. Daily egg production of anchovy in European waters. *ICES J. Mar. Sci.* 61: 944–958.
- Stratoudakis Y, Bernal M, Ganiás K, Uriarte A. 2006. The Daily Egg Production Method (DEPM): Recent advances, current applications and future challenges. *Fish. Fish.* 7: 35–57.
- Takasuka A, Oozeki Y, Kubota H, Tsuruta Y, Funamoto T. 2005. Temperature impacts on reproductive parameters for Japanese anchovy: Comparison between inshore and offshore waters. *Fish. Res.* 76: 475–482.
- Thorsen A, Marshall CT, Kjesbu OS. 2006. Comparison of various potential fecundity models for north-east Arctic cod *Gadus morhua* L. using oocyte diameter as a standardizing factor. *J. Fish Biol.* 69: 1709–1730.
- Venables WN, Ripley BD. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. 4th ed. Springer-Verlag, New York.
- Wright PJ. 1992. Ovarian development, spawning frequency and batch fecundity in *Encrasicolina heteroloba* (Ruppell 1958). *J. Fish Biol.* 40: 833–844.

Received April 2010;  
accepted August 2011.