

Maternal influence on the variation of the reproductive cycle of *Trisopterus luscus* (Gadidae)

Influencia maternal en la variación del ciclo reproductivo de *Trisopterus luscus* (Gadidae)

A Alonso-Fernández*, F Saborido-Rey

Instituto de Investigaciones Marinas (CSIC), Eduardo Cabello 6, 36208 Vigo, Spain.

* Corresponding author. E-mail: alex@iim.csic.es

ABSTRACT. It is well documented and accepted that the reproductive potential of a population is not only influenced by the abundance of spawners but also by their age, size, and condition. Most studies of maternal effects on the reproductive potential have focused on factors such as egg production and quality, and less attention has been paid to the maternal influence on the temporal variation of the reproductive cycle. The present study introduces and describes some possible sources of variation in the reproductive cycle of the pouting *Trisopterus luscus* in Galician coastal waters (northwestern Iberian Peninsula). The reproductive cycle of this species was adequately examined and defined, and seasonal variations in maternal characteristics, such as size and energy status (available energy reserves), were also studied. The reproductive cycle seems to be perfectly synchronized with changes in environmental variables that occur in the ecosystem, as reflected in the strong seasonality of the spawning period. The results showed a clear effect of size mainly on the duration of the spawning season, the spawning season of larger females beginning earlier and lasting longer than that of smaller individuals. The proportion of developing females is positively related to available energy reserves. On the other hand, energy reserves vary depending on the sexual cycle and are significantly negatively related to the proportion of females in spawning condition. The latter is an indicator of the dependence of the reproductive cycle of this species with previously stored energy reserves.

Key words: *Trisopterus luscus*, reproductive potential, reproductive cycle, condition.

RESUMEN. Está ampliamente documentado y aceptado que el potencial reproductivo de una población no sólo está influenciado por la abundancia de reproductores sino también por la edad, talla y estado de condición de los mismos. La mayoría de los estudios acerca de los efectos maternos sobre el potencial reproductivo se han centrado en factores como la producción y calidad de los huevos, mientras que su influencia en la variación temporal del ciclo reproductivo ha recibido menos atención. En este estudio se presentan y describen algunas posibles fuentes de variación del ciclo reproductivo de la faneca *Trisopterus luscus* en aguas costeras de Galicia (noroeste de la Península Ibérica). Se exploró y definió adecuadamente el ciclo reproductivo de esta especie y se investigaron, a su vez, las variaciones estacionales de características maternas como la talla y el estado energético (reservas energéticas disponibles). El ciclo reproductivo parece estar perfectamente sincronizado con los cambios en las variables ambientales que se producen en el ecosistema, como se observó en la fuerte temporalidad de la época reproductiva. Los resultados mostraron un claro efecto de la talla, principalmente sobre la duración de la época de reproducción; las hembras más grandes comienzan la estación de puesta antes y la prolongan durante más tiempo que las de menor talla. La proporción de hembras en desarrollo se relaciona positivamente con los niveles de energía disponibles. Por otro lado, las reservas energéticas varían en función del ciclo sexual y están negativamente relacionadas de forma significativa con la proporción de hembras en puesta. Esto último es indicador de la dependencia del ciclo reproductivo de esta especie con las reservas energéticas previamente almacenadas.

Palabras clave: *Trisopterus luscus*, potencial reproductivo, ciclo reproductivo, condición.

INTRODUCTION

The capacity of a population to produce viable eggs and larvae is important for understanding the recruitment process in exploited stocks (Kraus *et al.* 2002, Murua *et al.* 2003, Macchi *et al.* 2004). This concept has acquired increasing notoriety over the past decade since the validity of traditional indicators like spawning stock biomass began to be questioned, and is encompassed by the term stock reproductive potential introduced by Trippel (1999). There are many highly variable reproductive parameters (e.g., maturity, sex ratio, fecundity, spawning season and duration, quality and

INTRODUCCIÓN

La capacidad de una población de producir huevos y larvas viables es un aspecto fundamental para entender el proceso de reclutamiento en poblaciones explotadas (Kraus *et al.* 2002, Murua *et al.* 2003, Macchi *et al.* 2004). Este concepto ha adquirido notoriedad en la última década, cuando se empezó a cuestionar la validez de los indicadores tradicionales como la biomasa de la población reproductora (*spawning stock biomass*). Esto queda recogido en el concepto de potencial reproductivo de una población (*stock reproductive potential*) definido por Trippel (1999).

viability of eggs and larvae) that depend on certain maternal characteristics, including size, age, and condition (Marshall *et al.* 2003). These parameters may vary among populations of the same species, as well as within the same stock when age structure varies, altering its reproductive potential. Hence, the effective management of fisheries requires knowledge of the reproductive biology of species as well as accurate estimations of the reproductive potential of a population (Marshall *et al.* 1998, 2003; Morgan 2008).

Most studies of maternal effects on the reproductive potential have focused on factors such as egg production and quality (Kjesbu *et al.* 1991, Marteinsdottir and Steinarsson 1998, Blanchard *et al.* 2003, Saborido-Rey *et al.* 2003, Trippel and Neil 2004, Alonso-Fernández *et al.* 2009), and only a few have addressed the temporal variation of the different phases of the reproductive cycle (Hutchings and Myers 1993, Secor 2000, Ganas *et al.* 2007). This variation determines the possibilities of eggs and larvae finding the optimum environmental conditions for survival, consequently affecting recruitment (Scott *et al.* 2006) and ultimate reproductive success. Synchronization between the reproductive activity and the hydrographic cycles involved in the process of survival is therefore critical. It is evident that environmental factors such as temperature and photoperiod can act as triggering signals of the reproductive cycle. Even so, spawning events are generally not discrete but rather present certain population asynchrony, extending over weeks and even months. This responds to individual differences in the onset and duration of spawning within the reproductively active population. Though there is evidence of these variations during spawning events, the causes are not fully understood. Differences related to age and size can be linked to the reproductive experience of individuals, though the energy status may have some kind of an effect: for example, varying the sex hormone levels (Wright and Trippel 2009).

The pouting *Trisopterus luscus* (Linnaeus 1758) is distributed along the Atlantic coast, from Skagerrak and the British Isles to southern Morocco, including the western Mediterranean. It is a gadid fish of commercial importance for the artisanal fisheries of some European countries (e.g., Spain, Portugal, and France). This species has an asynchronous mode of ovarian development, and spawns several times during the spawning season that lasts four to five months (Labarta *et al.* 1982, Merayo 1996a, Alonso-Fernández *et al.* 2008). These characteristics make it an ideal candidate for analyzing factors that produce variations in the reproductive cycle. The present study describes some possible sources of variation, such as female size and condition, in the reproductive cycle of *T. luscus* in Galician coastal waters (northwestern Iberian Peninsula).

MATERIAL AND METHODS

Pouting samples were collected at least once a month during three reproductive cycles, from December 2003 to

Existen varios parámetros reproductivos altamente variables (e.g., maduración, proporción de sexos, fecundidad, época y duración de la puesta, calidad y viabilidad de los huevos y las larvas) que además son dependientes de ciertas características maternas como la talla, edad o factor de condición (Marshall *et al.* 2003). Estos parámetros pueden variar entre poblaciones de la misma especie, pero también dentro de una misma población al variar su estructura de edades, alterando su potencial reproductivo. Por este motivo, es importante el conocimiento de la biología reproductiva de una especie, así como la estimación precisa del potencial reproductivo de la población, para una gestión efectiva de las pesquerías (Marshall *et al.* 1998, 2003; Morgan 2008).

Tradicionalmente, los estudios acerca de los efectos maternos sobre el potencial reproductivo se han centrado en factores como la producción y la calidad de los huevos (Kjesbu *et al.* 1991, Marteinsdottir y Steinarsson 1998, Blanchard *et al.* 2003, Saborido-Rey *et al.* 2003, Trippel y Neil 2004, Alonso-Fernández *et al.* 2009), mientras que la variación temporal de las diferentes fases del ciclo reproductivo ha sido poco estudiada (Hutchings y Myers 1993, Secor 2000, Ganas *et al.* 2007). Esta variación determina las posibilidades de que los huevos y las larvas se encuentren en las condiciones ambientales óptimas para su supervivencia y, por consiguiente, afecte considerablemente el reclutamiento (Scott *et al.* 2006) y finalmente el éxito reproductivo parental. Esto hace que sea crítica la sincronización de la actividad reproductiva con los ciclos hidrográficos implicados en los procesos de supervivencia. Es evidente que ciertos factores ambientales, tales como la temperatura o el fotoperiodo, pueden actuar como señales desencadenantes del ciclo reproductivo. A pesar de esto, los periodos de puesta generalmente no son eventos discretos sino que presentan cierta asincronía poblacional, extendiéndose por semanas e incluso meses. Esto responde a diferencias individuales en el comienzo y duración de la puesta dentro de la población reproductivamente activa. Aunque hay evidencias de estas variaciones en los periodos de puesta, las causas no están perfectamente entendidas. Las diferencias relacionadas con la edad o la talla pueden estar ligadas a la experiencia reproductiva de los individuos, aunque también el estatus energético podría afectar de algún modo: por ejemplo, al variar los niveles de hormonas sexuales (Wright y Trippel 2009).

La faneca *Trisopterus luscus* (Linnaeus 1758) se distribuye a lo largo de la costa Atlántica, desde Skagerrak y las Islas Británicas hasta el sur de Marruecos, e incluso en el Mediterráneo occidental. La faneca es un gádido de importancia comercial para la flota artesanal de algunos países europeos (e.g., España, Portugal y Francia). Se trata de una especie con desarrollo ovárico asincrónico que realiza varias puestas durante el periodo de desove, el cual dura entre cuatro y cinco meses (Labarta *et al.* 1982, Merayo 1996a, Alonso-Fernández *et al.* 2008). Estas características la convierten en un candidato ideal para el estudio de los factores que afectan las variaciones del ciclo reproductivo.

December 2006. The sampling strategy involved obtaining an optimum number of samples per year, season, and specimen size to achieve good seasonal and population coverage (table 1).

The fish were caught off the Galician coast (fig. 1) with different fishing gear, including traps, gillnets, or longlines. The specimens were obtained from fish markets in Ribeira and Vigo (Galicia, Spain). Sampling effort was centered on the artisanal fleet because the specimens landed by these vessels were in a better state of conservation for their subsequent processing for histological and biochemical composition analyses. Additional samples were also collected during the *Ecoprest* and *Demersales* surveys (Spanish Institute of Oceanography) conducted in spring and autumn 2004, respectively, over the Galician continental shelf.

The following data were recorded for each specimen: total body length (L, mm), total and gutted body weight (TW and W, +0.01 g), gonad and liver weight (GW and LW, +0.01 g), and stage of maturity (Brown-Peterson *et al.* 2011). For each mature female, the gonadosomatic index (GSI), hepatosomatic index (HSI), and condition factor (K) were calculated as follows:

$$\text{GSI} = \text{GW}/\text{W} \times 100$$

$$\text{HSI} = \text{LW}/\text{W} \times 100$$

$$\text{K} = \text{W}/\text{L}^3 \times 100$$

The ovaries were extracted from each individual and immediately fixed in 10% buffered formol for subsequent histological processing; 3- μm -thick sections were stained

En el presente estudio se describen algunas posibles fuentes de variación, como el tamaño o la condición de las hembras, en el ciclo reproductivo de la faneca en aguas costeras de Galicia (noroeste de la Península Ibérica).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se recolectaron muestras de faneca al menos una vez al mes durante tres ciclos reproductivos, de diciembre de 2003 a diciembre de 2006. Con la estrategia de muestreo se pretendió cubrir un número óptimo de muestras por año, época y tamaño de los individuos para una buena cobertura estacional y poblacional (tabla 1).

Los individuos fueron capturados a lo largo de la costa gallega (fig. 1) usando diferentes artes de pesca como nasas, redes de enmalle o palangres. Las muestras se obtuvieron de las lonjas locales situadas en Ribeira y Vigo (Galicia, España). El esfuerzo de muestreo se centró en la flota artesanal debido a que estas embarcaciones proporcionan mejores condiciones de conservación para los ejemplares para su posterior procesado, estudio histológico y estudios de composición bioquímica. También, se recolectaron muestras adicionales durante las campañas de investigación *Ecoprest* y *Demersales* (Instituto Español de Oceanografía) llevadas a cabo durante la primavera y el otoño de 2004, respectivamente, sobre la plataforma continental gallega.

De cada espécimen se recogieron los siguientes datos: longitud corporal total (L, mm), peso corporal total y eviscerado (PT y P, +0.01 g), peso de la gónada e hígado (PG y PH, +0.01 g) y estado de maduración (Brown-Peterson *et al.*

Table 1. Female pouting *Trisopterus luscus* body length and gutted weight ranges based on monthly samples collected during the study period (all years pooled, 2003–2006).

Tabla 1. Datos de intervalos de longitud total y peso eviscerado para hembras de la faneca *Trisopterus luscus* con base en las muestras recolectadas mensualmente durante el periodo de estudio (todos los años juntos, 2003–2006).

Month	<i>n</i>	Hauls	Length range (cm)	Gutted weight range (g)
January	159	4	16.7–40.0	48.21–914.15
February	232	6	13.9–35.1	26.07–458.13
March	149	10	17.1–39.7	44.45–652.63
April	310	9	14.8–33.6	30.99–429.73
May	293	8	16.5–33.7	46.80–439.66
June	157	4	17.0–41.7	38.41–861.25
July	127	4	17.2–33.5	53.52–466.71
August	107	3	16.6–30.7	46.72–325.12
September	91	10	16.2–31.1	37.00–328.48
October	95	4	16.9–32.5	49.35–388.50
November	175	6	15.2–29.7	40.92–299.66
December	199	6	13.6–35.9	28.96–597.26
Total	2094	75	11.9–41.7	26.07–914.15

with hematoxylin and eosin and analyzed under an optical microscope (Leica DM-RE). Maturity stages were classified based on the histological analysis of the ovaries following the criteria described by Brown-Peterson *et al.* (2011): immature, developing, spawning capable, actively spawning, regressing, and regenerating.

A portion of the liver was conserved at $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ for biochemical composition analysis. The tissue was freeze-dried to obtain the percentage of water contained in each sample, and stored at $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ until the determination of lipids (Bligh and Dyer 1959), proteins (Lowry *et al.* 1951), and glycogen (Strickland and Parsons 1968). Energy content (kJ g^{-1}) was determined using the biochemical composition of a subsample of all available individuals ($n = 43$) and the corresponding caloric equivalencies for lipids, proteins, and glycogen: 39.5, 23.6, and 17.1, respectively (Kleiber 1975). Simple linear regression was used to calculate the relationship between energy density and water content, which was later used to obtain the energy content in a greater number of individuals based on their water content.

Generalized linear models (GLM) were used to determine the influence of maternal effects on the spawning season. As response variable we used the probability of a female being reproductively active (RA), that is, females that are in either of the two spawning stages (Brown-Peterson *et al.* 2011); RA presents a binomial distribution with a binary response (active/inactive). As response variable we also used the probability of a female being in the developing stage (DS), that is, females entering the reproductive stage (denoted by the appearance of cortical alveoli). As explanatory variable, in one model we used the energy content of liver to analyze

2011). Para cada hembra madura se calcularon el índice gonadosomático (IGS), el índice hepatosomático (IHS) y el factor de condición (K) como se describe a continuación:

$$\text{IGS} = \text{PG/P} \times 100$$

$$\text{IHS} = \text{PH/P} \times 100$$

$$\text{K} = \text{P/L}^3 \times 100$$

Los ovarios se extrajeron de cada uno de los individuos y se fijaron inmediatamente con formol tamponado al 10% para su posterior procesamiento histológico. Se realizaron cortes histológicos de $3\text{ }\mu\text{m}$ y se tiñeron con hematoxilina-eosina para su análisis bajo un microscopio óptico (Leica DM-RE). La clasificación de los estados de madurez se realizó con base en el análisis histológico de los ovarios, siguiendo el criterio descrito por Brown-Peterson *et al.* (2011): inmaduro, desarrollo, capacidad de desove, activamente en desove, regresión, regeneración.

Una porción del hígado se conservó a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ para el análisis de composición bioquímica. El tejido se liofilizó para obtener el porcentaje de agua que contenía cada muestra, y se almacenó a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta efectuar el análisis de lípidos (Bligh y Dyer 1959), proteínas (Lowry *et al.* 1951) y glucógeno (Strickland y Parsons 1968). El contenido energético (KJ g^{-1}) se determinó utilizando la composición bioquímica de una submuestra de todos los individuos disponibles ($n = 43$) y las correspondientes equivalencias calóricas para lípidos, proteínas y glucógeno (39.5, 23.6 y 17.1, respectivamente; Kleiber 1975). Mediante una regresión lineal simple se calculó la relación entre la densidad de energía y el contenido de agua; esta relación se utilizó posteriormente para obtener el contenido de energía en un mayor número de individuos a partir de su contenido de agua.

Para evaluar la influencia de los efectos maternos sobre la época de puesta se utilizaron modelos lineales generalizados (MLG). La variable respuesta que se utilizó fue la probabilidad de una hembra de estar reproductivamente activa (RA), es decir, las hembras que se encontraran en cualquiera de los dos estados de puesta (Brown-Peterson *et al.* 2011); RA presenta una distribución binomial de respuesta binaria (activa o inactiva). También se utilizó como variable respuesta la probabilidad de estar en desarrollo (DS), es decir, las hembras en el comienzo del estado reproductivo (la aparición de los alveolos corticales marca este punto). Como variable explicativa se utilizó, en un primer modelo, el contenido energético del hígado para explorar la influencia de las reservas energéticas en la actividad reproductiva (RA y DS). En un segundo modelo se incluyeron dos variables explicativas y su correspondiente interacción. Este modelo se segmentó en dos partes: (i) el comienzo de la puesta para identificar el efecto de la talla sobre ésta y (ii) el final de la puesta para cuantificar la duración de la puesta en función de la longitud del pez. Por un lado se utilizó como variable temporal la semana del año (comenzando en la semana 45), que recoge la información de la estacionalidad del ciclo

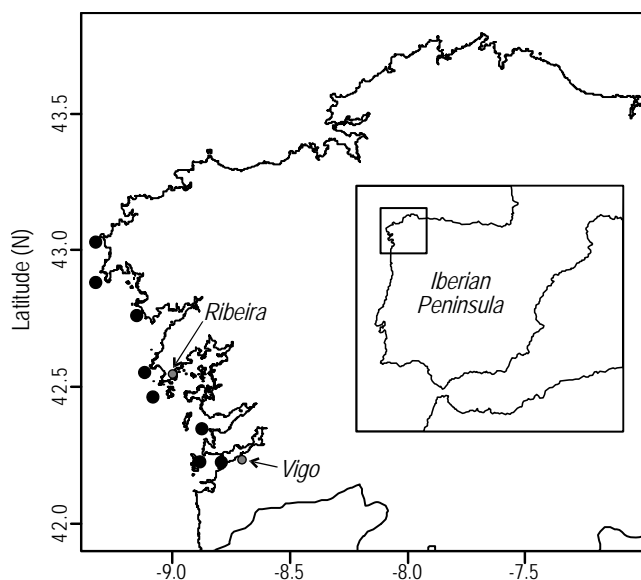


Figure 1. Pouting *Trisopterus luscus* collection sites (black dots). The arrows indicate the markets of origin of the samples.

Figura 1. Sitios de muestreo (puntos negros) de faneca *Trisopterus luscus*. Las flechas señalan las lonjas de origen de las muestras.

the influence of energy reserves on the reproductive activity (RA and DS). In another second model we included two explanatory variables and their corresponding interaction. This model was segmented into two parts: (i) onset of spawning to identify the effect of size on it and (ii) end of spawning to determine the duration of spawning as a function of fish length. On the one hand, as temporal variable we used the week of the year (starting with week 45), which gathers information on the seasonality of the reproductive cycle, and on the other, we used female length, which indicates the importance of size on the duration and seasonality of the spawning event.

All statistical analyses were performed using R (version 2.7.2).

RESULTS

The annual tendency of all the somatic indices analyzed (K, HSI, and GSI; fig. 2) showed a clear seasonality. The differences among months were significant for all three indices (table 2). The GSI values remained relatively low (<3) from May to November and then increased notably in December and January. The maximum GSI values were observed from January to March, indicating that reproductive activity peaked during these months (fig. 2). Conversely, the HSI and K values were highest in December, before maximum reproductive activity, and then decreased progressively until April to June, when they were lowest. This parallel evolution of HSI and K is statistically reflected in the positive correlation found (Spearman rank correlation, $\rho = 0.45$, $n = 1275$, $P < 0.001$). Despite these general trends, some interannual variation was observed in GSI and the frequency of the maturity stages; GSI varied annually both in the shape of the curve and in the location and intensity of the peak of reproductive activity (ANCOVA, $P < 0.001$).

Though HSI and K showed similar seasonal fluctuations, the liver exhibited the greatest fluctuation throughout the year, in some way indicating its strong relation to the reproductive cycle and its influence as an energy reserve (table 2); hence, the liver was selected to assess the seasonal variations in energy reserves. Liver energy content and water content were perfectly related (linear regression, $n = 43$, d.f. = 1, $r^2 = 0.96$, $P < 0.001$); therefore, water content was used to more quickly and efficiently estimate the liver energy and thus be able to augment the number of samples available for the analysis ($n = 1139$). Liver energy content for all the study years pooled (2003–2006) showed a similar pattern to that obtained for HSI. Net daily energy variation (variation in energy from one month to the next divided by the number of days elapsed) clearly showed a progressive decrease in reserves during the period of maximum reproductive activity (high GSI values, January–April). This was followed by an intense reaccumulation of the energy lost and then by a more or less stable period in tissue energy density, which remained high, compared with the spawning season, until the next reproductive cycle (fig. 3).

reproductivo, y por otro lado se utilizó la longitud de la hembra, que indica la importancia del tamaño sobre la duración y temporalidad de la época de puesta.

Todos los análisis estadísticos incluidos en este trabajo se llevaron a cabo utilizando la paquetería R (versión 2.7.2).

RESULTADOS

La tendencia anual de los índices somáticos (K, IHS e IGS; fig. 2) muestra una clara estacionalidad. Las diferencias entre meses resultaron significativas para todos los índices somáticos (tabla 2). Los valores de IGS permanecieron relativamente bajos (<3) de mayo a noviembre, seguidos de un marcado incremento en diciembre y enero. Los valores máximos de IGS se observaron de enero a marzo, lo que indica un pico de actividad reproductiva durante esos meses (fig. 2). Por el contrario, tanto los valores máximos de IHS como de K se observaron en diciembre, antes del pico de actividad reproductiva, y cayeron progresivamente hasta valores mínimos de abril a junio. Esta evolución en paralelo de IHS y K se ve reflejada estadísticamente en la correlación positiva que se encontró (correlación por rangos de Spearman, $\rho = 0.45$, $n = 1275$, $P < 0.001$). A pesar de estas tendencias generales se encontró cierta variación interanual en el IGS y en la frecuencia de estados de madurez. EL IGS varía anualmente tanto en la forma que describe la curva como en la ubicación e intensidad del pico de actividad reproductiva (ANCOVA, $P < 0.001$).

Aunque IHS y K fluctúan estacionalmente en paralelo, fue el hígado el que presentó una mayor fluctuación a lo largo del año indicando de algún modo su fuerte relación con el ciclo sexual y su influencia como almacén de energía (tabla 2). Por este motivo se seleccionó el hígado como tejido idóneo para evaluar las variaciones estacionales en las reservas energéticas. El contenido energético en el hígado se relacionó con el contenido de agua del mismo (regresión lineal, $n = 43$, g.l. = 1, $r^2 = 0.96$, $P < 0.001$); por lo tanto, el contenido de agua se utilizó para estimar de forma rápida y eficaz la energía presente en el hígado y, de este modo, poder aumentar el número de muestras disponibles para el análisis ($n = 1139$). El contenido energético en el hígado para el conjunto de los años estudiados (2003–2006) presentó un patrón similar al marcado por el IHS. La variación diaria neta de energía (variación de energía de un mes al siguiente dividido por el número de días transcurridos) mostró un periodo claro de disminución progresiva de las reservas durante el periodo de mayor actividad reproductiva (valores altos de IGS, enero–abril). Posteriormente, se produjo un intenso reaprovisionamiento de la energía perdida seguido de un periodo más o menos estable en la densidad energética del tejido, la cual se mantuvo a niveles altos, en comparación con la época de puesta, hasta el siguiente ciclo reproductivo (fig. 3).

La evolución estacional de la frecuencia de hembras activas corrobora los resultados del IGS, con máxima actividad

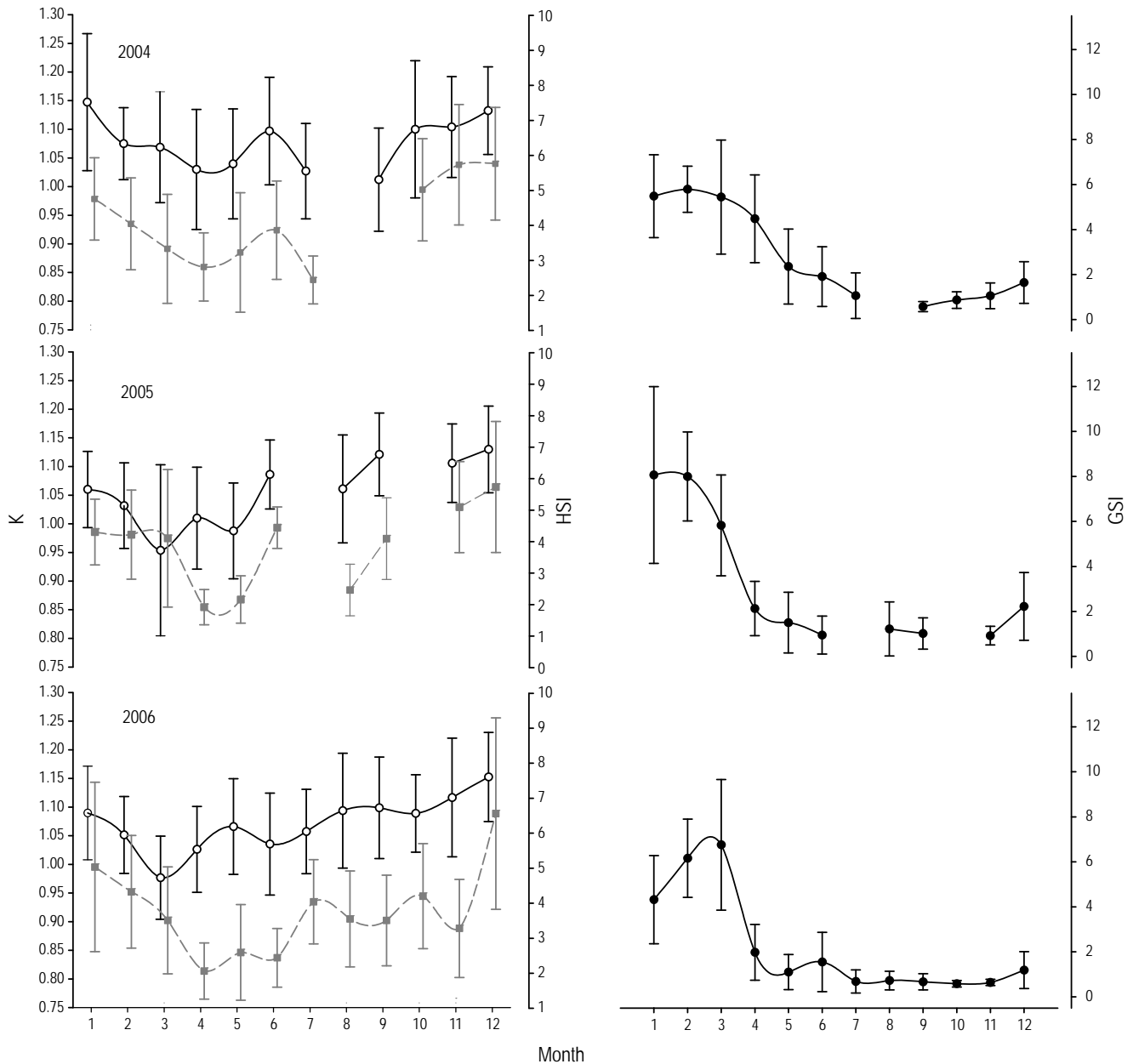


Figure 2. Mean monthly variation in the condition factor (K, white circles), hepatosomatic index (HSI, grey squares), and gonadosomatic index (GSI, black circles) of female pouting *Trisopterus luscus* during 2004, 2005, and 2006. Standard error of the mean is represented by vertical bars.

Figura 2. Variación media mensual en el factor de condición (K, círculos blancos), índice hepatosomático (HSI, cuadrados grises) e índice gonadosomático (GSI, círculos negros) de las hembras maduras de la faneca *Trisopterus luscus* durante 2004, 2005 y 2006. El error estándar de la media está representado por las barras verticales.

The seasonal evolution of the frequency of active females corroborated the GSI results, with maximum activity in February and March (fig. 4). As the energy reserves may be strongly linked to the reproductive process, the relationship between the spawning season and energetic condition of the individuals was evaluated. An inverse correlation between RA and condition was found (table 3). The percentage of variance explained was <10%. In the case of DS, a threshold of energy reserves should be reached before the spawning

en febrero y marzo (fig. 4). Dado que hay indicios de que las reservas energéticas podrían estar fuertemente ligadas al proceso reproductivo, se evaluó la relación entre la época de puesta y la condición energética de los individuos. Se encontró una correlación inversa entre RA y la condición (tabla 3). El porcentaje de variación explicado resultó menor que 10%. En el caso de DS, debería haber un umbral de las reservas de energía que se alcance antes de la temporada de desove y marque el comienzo del ciclo reproductivo. Para investigar la

Table 2. Analysis of variance results of the seasonal variation of the gonadosomatic index (GSI), hepatosomatic index (HSI), and condition factor (K) for mature female pouting *Trisopterus luscus*; GSI and HSI were log-transformed to convey normality assumptions.

Tabla 2. Resultados del análisis de varianza de la variación estacional del índice gonadosomático (GSI), el índice hepatosomático (HSI) y el factor de condición (K) para las hembras maduras de la faneca *Trisopterus luscus*; GSI y HSI fueron transformados logarítmicamente para cumplir los supuestos de normalidad.

Index monthly variation	<i>F</i>	<i>n</i>	d.f.	<i>P</i> value
Log(GSI)	286.9	2052	11	<0.001*
Log(HSI)	63.2	1275	11	<0.001*
K	35.4	2062	11	<0.001*

* Welch's test, one-way analysis of means not assuming equal variances.

season, denoting the beginning of the reproductive period. To determine the existence of this physiological limit, DS was related to the energetic condition. Despite the small percentage of variance explained (<9%), this relation was significant and positive (table 4). The most interesting finding was the existence of a threshold of energy reserves, around 10 kJ g⁻¹, below which developing individuals were not found. This threshold value is plotted in figure 5, representing a possible expression of the maternal effects on the reproductive cycle.

The second model used (binomial GLM) included a seasonal variable, expressed by the week variable, and size as maternal effect. In addition to the seasonal component, size significantly affected the onset of spawning, increasing the probability of reproductive activity initiating sooner the larger the fish (table 4). The interaction between both variables was not significant ($P > 0.05$). Though the peak in spawning activity was more or less synchronous in the population, the duration was affected, delaying the end of the active reproductive period as a function of size, as shown by the interaction between time and size (table 4). In other words, the reproductive season of larger females starts earlier and lasts longer than that of smaller individuals, though at population level spawning peaks at around the same time. The estimated length of the spawning season, expressed in weeks and as a function of fish length, is shown in figure 6 (auxiliary panel). The delay in the onset of the reproductive period as the size of the individuals decreases can be around 2.5 weeks among females differing 10 cm in total length.

DISCUSSION

Spawning events are generally not discrete and regular but rather subject to certain variability; hence, the assumption that sexual cycles are constant may not be appropriate. The reproductive pattern found in the present study concurs with other reports on *T. luscus* in waters off northwestern Spain

existencia de tal límite fisiológico, se relacionó la DS con la condición energética. A pesar de que el porcentaje de variación explicado fue pequeño (<9%), dicha relación resultó significativa y con carácter positivo (tabla 4). El resultado más interesante fue la existencia de un umbral en las reservas energéticas, alrededor de los 10 kJ g⁻¹, por debajo del cual no se encontraron individuos en desarrollo. Este valor límite de las reservas energéticas está gráficamente representado en la figura 5, la cual representa una posible expresión de los efectos maternos sobre el desarrollo del ciclo reproductivo.

En el segundo modelo (MLG binomial) se incluyó una variable estacional, expresada por la variable semana, y la talla como efecto maternal. Además de la componente estacional, la talla influyó significativamente en el comienzo de la puesta, aumentando la probabilidad de iniciar la actividad reproductiva antes cuanto mayor sea el pez (tabla 4). La interacción entre ambas variables no resultó significativa ($P > 0.05$). A pesar de que el pico de puesta parece más o menos sincrónico en la población, la duración también se ve afectada, retrasando el final del periodo reproductivamente activo en función de la talla, tal y como refleja la interacción entre tiempo y tamaño (tabla 4). Es decir, las hembras más grandes comienzan la época reproductiva antes y la llevan a cabo durante más tiempo, aunque parece que el pico de la puesta es sincrónico a nivel poblacional. En la figura 6 (panel secundario) se representa la estimación realizada de la duración de la época reproductiva expresada en semanas y en función de la longitud del individuo. El retraso en el inicio de la época reproductiva a medida que desciende el tamaño de

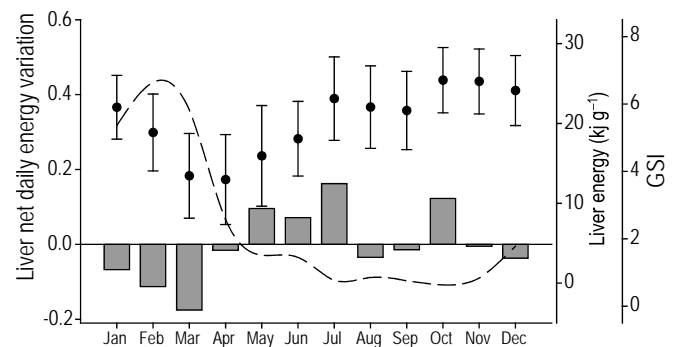


Figure 3. Seasonal variations in energy content (kJ g⁻¹; black dots) and net daily energy variation (kJ g⁻¹ day⁻¹; bars) for female pouting *Trisopterus luscus* liver. Standard error of the mean is represented by vertical bars. Monthly variation of the average gonadosomatic index (GSI; dashed line) is also represented.

Figura 3. Variación estacional en el contenido energético (kJ g⁻¹; puntos negros) y variación diaria neta de energía (kJ g⁻¹ día⁻¹; barras) para el hígado de hembras maduras de faneca *Trisopterus luscus*. El error estándar de la media está representado por las barras verticales. Se representa también la variación mensual promedio en el índice gonadosomático (GSI; línea discontinua).

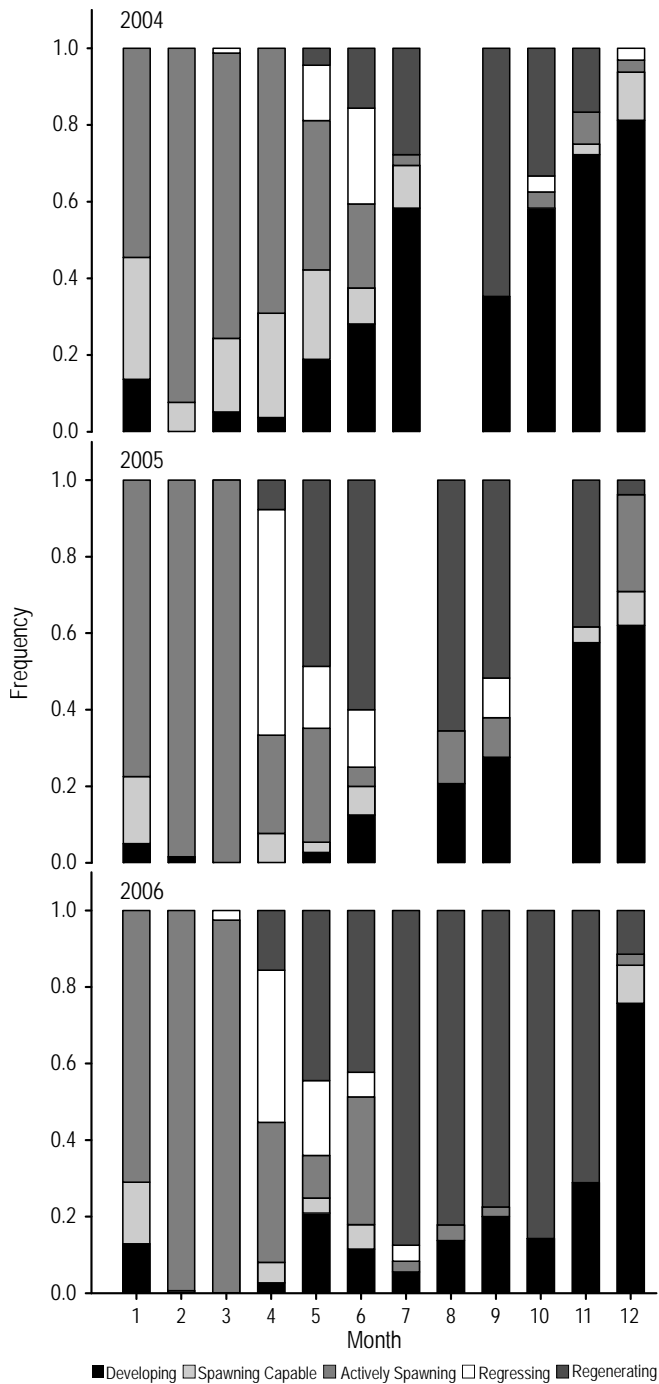


Figure 4. Monthly maturity stage frequency for female pouting *Trisopterus luscus* during the study period (2004, 2005, and 2006). Maturity stage classification was based on histological analysis of the ovaries following Brown-Peterson *et al.* (2011).

Figura 4. Frecuencia mensual de estados de madurez para la faneca *Trisopterus luscus* durante el periodo de estudio (2004, 2005 y 2006). La clasificación de los estados de madurez se realizó con base en el examen histológico de los ovarios, siguiendo el criterio descrito por Brown-Peterson *et al.* (2011).

los individuos puede ser de alrededor de 2.5 semanas entre hembras con 10 cm de diferencia en la longitud total.

DISCUSIÓN

Las épocas de desove por lo general no son episodios discretos y regulares sino que están sujetos a cierta variabilidad; por lo tanto, el supuesto de que los ciclos sexuales son constantes no suele ser apropiado. La tendencia general del ciclo reproductivo encontrada en el presente estudio concuerda con estudios previos de *T. luscus* realizados también en aguas del noroeste español (Labarta *et al.* 1982, Merayo 1996a, Alonso-Fernández *et al.* 2008): una época de desove prolongada, durante la cual el pico de actividad reproductiva se presenta entre febrero y marzo. Merayo (1996a) sugiere que existe un gradiente latitudinal en los periodos de desove que se presentan de diciembre a abril en la costa asturiana, de enero a marzo en la costa de Bretaña (Francia, Gherbi-Barre 1983), de febrero a junio en el canal de la Mancha y en marzo en el Mar del Norte (Desmarchelier 1985). En concordancia con la actividad reproductiva descrita anteriormente, las mayores densidades de huevos de faneca se encontraron en aguas gallegas durante campañas de ictioplancton en invierno y primavera (Ferreiro y Labarta 1988). El corto periodo de desarrollo embrionario descrito para *T. luscus*, $4.54 + 0.17$ días a $13\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Alonso-Fernández *et al.* 2010), parece indicar que las larvas están presentes en el medio durante los mismos picos de actividad reproductiva. El gradiente latitudinal se refleja también en la abundancia de larvas de esta especie, las cuales aparecen en el Mar de Irlanda a partir de abril (Nichols *et al.* 1993, Fox *et al.* 1997) debido al retraso en la época de desove respecto a la costa de Galicia. Además de esta variabilidad marcada por un gradiente latitudinal, nuestros resultados muestran cierta variación interanual en la misma población. Aunque la serie histórica de datos presentada en este trabajo es corta, la evolución estacional del IGS y la frecuencia de estados de madurez indican pequeños cambios en la intensidad y duración de los ciclos reproductivos.

Wieland *et al.* (2000) sugieren que las variaciones en los ciclos reproductivos pueden atribuirse a una respuesta adaptativa a los ciclos de producción del alimento, que a su vez también estarían asociados a variaciones de temperatura. Por lo tanto, las diferencias encontradas a lo largo de la franja Atlántica, en el retraso de la época de puesta, podrían atribuirse a diferentes regímenes de temperatura durante la maduración gonadal (Hutchings y Myers 1994, Kjesbu *et al.* 2010).

Está ampliamente aceptado que el almacenamiento y el gasto de las reservas energéticas son componentes principales de la estrategia vital y que afectan directamente al equilibrio entre el éxito reproductivo actual y el futuro (Stearns 1992, Roff 1992). Es por eso que entender la estrategia de reparto energético que adopta una especie o población es importante para interpretar las posibles variaciones del potencial reproductivo. Merayo (1996b) y Alonso-Fernández

Table 3. Summary of the generalized linear model (binomial) parameters for the probability of a female being reproductively active (RA) and in the developing stage (DS) relative to the energy status of the individual (liver energy content, in kJ g⁻¹).
 Tabla 3. Resumen de los parámetros del modelo lineal generalizado (binomial) para la probabilidad de que una hembra esté reproductivamente activa (RA) y en desarrollo (DS) en relación con el estatus energético del individuo (contenido energético del hígado, en kJ g⁻¹).

Response variable	<i>n</i>	d.f.	Chi-square	<i>P</i> value	Deviance explained (%)	AIC
RA	1139	1	100	<2e ⁻¹⁶	9.90	1353.10
DS	1139	1	89	<2e ⁻¹⁶	8.86	903.92

Table 4. Summary of the generalized linear model (binomial) for the probability of a female being reproductively active (RA). Two different periods were defined: (i) onset, to define the effect on the beginning of the spawning season; (ii) end, to define the end and length of the spawning season.

Tabla 4. Resumen del modelo lineal generalizado (binomial) para la probabilidad de una hembra de estar reproductivamente activa (RA). Se diferenciaron dos periodos: (i) inicio, para definir el efecto sobre el comienzo de la puesta; (ii) final, para definir el final de la época reproductiva y la duración de la misma.

RA	<i>n</i>	Deviance explained (%)	AIC	d.f.	Estimate	Standard error	<i>z</i>	<i>P</i> value
Onset	689	64.2	346.2	3				
Week					0.7726	0.0599	12.903	< 2e ⁻¹⁶
Length					0.0201	0.0035	5.815	<0.001
End	1310	38.5	1082.8	4				
Week					-0.4514	0.0863	-5.232	<0.001
Length					0.0107	0.0039	2.764	0.0057
Week:length					0.0009	0.0003	2.728	0.0064

(Labarta *et al.* 1982, Merayo 1996a, Alonso-Fernández *et al.* 2008): a prolonged spawning season, with peak activity occurring between February and March. Merayo (1996a) suggests that there is a latitudinal gradient in the spawning season, occurring from December to April off the Asturian coast (Spain), from January to March off the coast of Brittany (France, Gherbi-Barre 1983), and from February to June in the English Channel and in March in the North Sea (Desmarchelier 1985). In agreement with the previously described reproductive activity, the highest densities of pouting eggs were found in Galician waters during ichthyoplankton surveys conducted in winter and spring (Ferreiro and Labarta 1988). The short period of embryonic development described for *T. luscus*, 4.54 + 0.17 days at 13 °C (Alonso-Fernández *et al.* 2010), seems to indicate that larvae occur in the environment during the same peaks of reproductive activity. The latitudinal gradient is also reflected in the abundance of pouting larvae, which in the Irish Sea appear in April (Nichols *et al.* 1993, Fox *et al.* 1997), showing a delay in the spawning season relative to the coast of Galicia. In addition to this variability denoted by a latitudinal gradient, our results show some interannual variation within the same population. Though the historical data series presented here is short, both the seasonal evolution of the GSI and the

et al. (2008) sugieren que el desarrollo gonadal se produce a expensas de reservas energéticas almacenadas antes del periodo de desove, especialmente energía almacenada en el hígado en forma de lípidos. Los resultados de los índices somáticos evaluados (IHS, K) junto con las variaciones estacionales en los niveles de energía concuerdan con los resultados anteriormente citados. El hecho de que RA esté inversamente correlacionada con el estatus energético apoya esta hipótesis, es decir, la reproducción se lleva a cabo a expensas de las reservas energéticas previamente acumuladas. Por lo tanto, aunque las estrategias de reproducción con base en reservas acumuladas (*capital breeding*) o en la captación de energía externa durante la reproducción (*income breeding*) representan los extremos de un continuo (Drent y Daan 1980, Stearns 1989), los resultados de este estudio apuntan a que la faneca se sitúa más próxima a una estrategia con base en reservas acumuladas. A este respecto se han encontrado relaciones entre la condición y ciertos parámetros ecológicos como la inversión reproductiva o la supervivencia (Lambert y Dutil 1997, 2000). El tiempo y la duración de la época reproductiva son también parte de los parámetros asociados a la inversión en reproducción y como tal existe un coste energético asociado. Se ha estudiado poco la influencia de la condición sobre la estacionalidad de la

frequency of the maturity stages indicate small changes in the intensity and length of the reproductive cycles.

Wieland *et al.* (2000) suggest that variations in the reproductive cycles can be attributed to an adaptive response to the periods of food production, which in turn are associated with variations in temperature. Hence, the differences observed in the timing of spawning along the Atlantic coast can be due to different temperature regimes during gonadal maturation (Hutchings and Myers 1994, Kjesbu *et al.* 2010).

It is widely accepted that the storage and expenditure of energy reserves are main components of the life strategy, directly affecting the equilibrium between the current and future reproductive success (Stearns 1992, Roff 1992). Understanding the energy allotment strategy adopted by a species or population is therefore important when interpreting the possible variations in reproductive potential. Merayo (1996b) and Alonso-Fernández *et al.* (2008) suggest that gonadal development occurs at the expense of the energy reserves stored before the spawning season, especially energy stored in the liver in the form of lipids. The results of the somatic indices analyzed (HSI, K) together with the seasonal variations in energy levels concur with the previously mentioned findings. The fact that RA is inversely correlated with the energy status supports this hypothesis that reproduction occurs at the expense of previously accumulated energy reserves. Though reproductive strategies based on accumulated reserves (capital breeding) or energy intake during reproduction (income breeding) represent the extremes of a continuum (Drent and Daan 1980, Stearns 1989), our

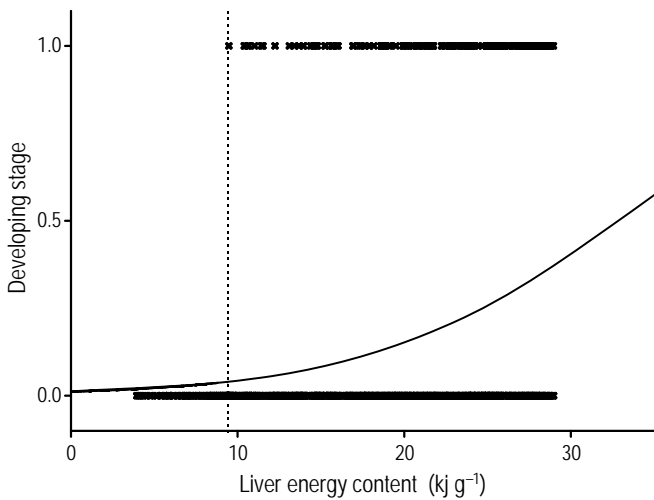


Figure 5. Scatterplot of the probability of female pouting *Trisopterus luscus* being in the developing stage relative to liver energy content. The vertical dotted line represents the threshold value for liver energy content of developing females and the curve represents the corresponding fitted model.

Figura 5. Probabilidad de hembras de la faneca *Trisopterus luscus* de estar en desarrollo con relación al contenido energético del hígado. La línea punteada vertical representa el valor límite de contenido energético del hígado para hembras en desarrollo y la curva representa el correspondiente ajuste del modelo.

puesta, aunque Wright y Trippel (2009) la incluyen dentro de los posibles factores demográficos que pueden alterar el ciclo reproductivo. Wieland *et al.* (2000) también hacen referencia a que en periodos de buenas condiciones de alimentación, íntimamente ligados con la condición del individuo, los periodos de desove pueden comenzar antes. Rideout *et al.* (2005) se refiere a “skipped spawning” como eventos en los que los individuos ya maduros que por diferentes razones, entre ellas una pobre condición fisiológica, “deciden” saltarse un ciclo reproductivo. Directamente relacionado

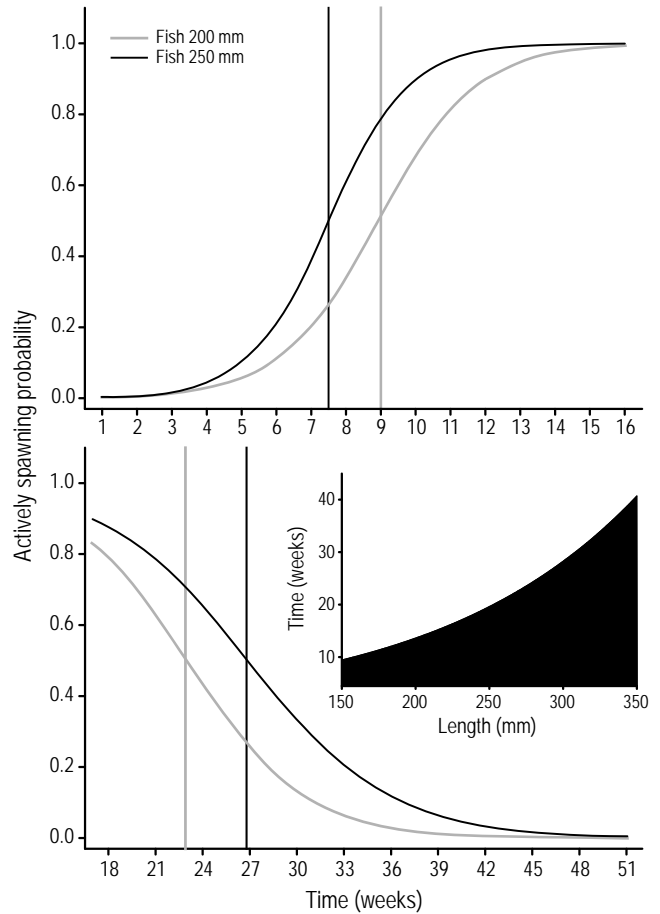


Figure 6. Prediction of onset (upper panel) and end (lower panel) of the spawning season of 200- and 250-mm female pouting *Trisopterus luscus* as a result of the generalized linear model (binomial). The auxiliary panel (black shaded area) shows the estimated length of the spawning season as a function of fish length. Week 1 in the graph represents week 45 of the natural year (minimum reproductive activity in the population).

Figura 6. Predicción del comienzo (panel superior) y fin (panel inferior) de la puesta de hembras de la faneca *Trisopterus luscus* de 200 y 250 mm como resultado del modelo lineal generalizado (binomial). El panel secundario (área en negro) muestra las predicciones de la duración del periodo reproductivamente activo en función de la longitud del individuo. Para los modelos representados, la semana 1 corresponde a la semana 45 del año natural (actividad reproductiva mínima en la población).

findings indicate that *T. luscus* employs more of a capital breeding strategy. In this respect, relationships have been found between condition and some ecological parameters like reproductive investment or survival (Lambert and Dutil 1997, 2000). The time and length of the breeding season are also part of the parameters associated with reproductive investment and thus there is an energetic cost involved. The influence of condition on the seasonality of spawning has been poorly studied, though Wright and Trippel (2009) mention it as a possible demographic factor that can alter the reproductive cycle. Wieland *et al.* (2000) also mention that during periods of good feeding conditions, closely related to the individual's condition, spawning seasons can start earlier. According to Rideout *et al.* (2005), "skipped spawning" occurs when mature adults "decide" to skip a reproductive cycle for diverse reasons, among them a poor physiological condition. Directly related to this, developing individuals of *T. luscus* (DS, presence of cortical alveoli or vitellogenesis) have not been found below certain levels of energy reserves. We therefore propose that there is a physiological limit, directly related to the energetic status, that acts within the confines of certain environmental conditions (photoperiod, temperature, etc.) determining the variations in the reproductive cycle. That is, there is a period of time during which the female must "decide" to initiate the reproductive process and that this decision is based on the energy reserves available. Burton (1994) suggests the existence of a critical period for the nutritional control of gametogenesis in *Pleuronectes americanus* that occurs during the postspawning phase of the previous reproductive cycle. This hypothesis regarding the effect of condition on the time and length of the spawning season will have to be experimentally confirmed for *T. luscus* by following the full sexual cycle of an individual.

Among the demographic factors affecting the seasonal variability of the spawning season perhaps the most important and best studied are the effects of size and age (Hutchings and Myers 1993, Solemdal 1997, Secor 2000, Wieland *et al.* 2000, Claramunt *et al.* 2007, Ganas *et al.* 2007). In general, the results show a positive effect of size/age on reproductive activity: the spawning season of larger and generally older individuals starts earlier and lasts longer than that of smaller ones (Trippel *et al.* 1997). The duration of the spawning period increases exponentially, resulting in predictions of more than three months of difference between a female of 150 mm and one of 300 mm in length; however, the predictions obtained based on the models used here must be interpreted with caution, especially in the size distribution tails, because the predictive capacity of the model is diminished by the small number of individuals available in those ranges. Nonetheless, our findings concur with that previously reported, contributing further empirical evidence of the strong positive correlation that exists for many species between size/age and the onset and duration of spawning.

Neither the sexual cycle nor the spawning season are temporally or geographically constant; this can have important

con esto, no se han encontrado individuos de *T. luscus* en desarrollo (DS, presencia de alveolos corticales o vitelogenésis) por debajo de ciertos niveles de reservas energéticas. Consecuentemente, en el presente trabajo se propone la existencia de un límite fisiológico, directamente relacionado con la situación energética, que actúa dentro de una ventana de condiciones ambientales (fotoperiodo, temperatura, etc.) que condicionan las variaciones en el ciclo reproductivo. Es decir, existe un periodo de tiempo en el cual la hembra deberá "tomar la decisión" de iniciar el proceso reproductivo y dicha decisión sería con base en el nivel de las reservas energéticas disponibles. Burton (1994) sugiere la existencia de un periodo crítico para el control nutricional de la gametogénesis de *Pleuronectes americanus*, el cual ocurre durante la postpuesta del ciclo reproductivo previo. La confirmación de esta hipótesis del efecto de la condición sobre el tiempo y duración de la época de desove para la faneca debe llegar por medio de la experimentación en la que se podría realizar un seguimiento, a nivel individual, de todo el ciclo reproductivo.

Quizá de los factores demográficos que afectan la variabilidad estacional de la época de puesta los más importantes y estudiados sean el efecto de la talla y la edad (Hutchings y Myers 1993, Solemdal 1997, Secor 2000, Wieland *et al.* 2000, Claramunt *et al.* 2007, Ganas *et al.* 2007). En general, los resultados muestran un efecto positivo de la talla y de la edad sobre la actividad reproductiva; los individuos más grandes y generalmente más viejos comienzan su época de desove antes y la prolongan durante más tiempo (Trippel *et al.* 1997). La duración de la época de puesta aumenta de forma exponencial, dando lugar a predicciones de más de tres meses de diferencia entre una hembra de 150 mm y una de 300 mm de longitud. Sin embargo, las predicciones obtenidas a partir de los modelos presentados en este estudio deben ser interpretadas con precaución, principalmente en las colas de la distribución de tallas, debido a que la capacidad predictiva del modelo se disminuye por el escaso número de individuos disponibles en esos intervalos. No obstante, la presente investigación concuerda con lo reportado anteriormente y aporta más evidencias empíricas sobre la fuerte correlación positiva, existente para muchas especies, entre el tamaño o la edad y el momento de inicio y duración de la puesta.

El ciclo sexual y el periodo de desove no se comportan de forma constante ni temporalmente ni geográficamente; esto puede tener importantes consecuencias en el potencial reproductivo de una población. Generalmente, la reproducción está sincronizada con ciclos o eventos hidrográficos directamente relacionados a la supervivencia de los peces y, por ende, afecta los procesos de reclutamiento posteriores. En situaciones en las que las futuras condiciones ambientales son difícilmente predecibles, una respuesta adaptativa podría consistir en disponer de un periodo de desove más o menos prolongado, reduciéndose el efecto de eventos puntuales de mortalidad elevada (Cushing 1972, 1990; Mertz y Myers 1994).

consequences for the reproductive potential of a population. Generally, reproduction is synchronized with hydrographic cycles or events that are directly related to fish survival, which in turn affects subsequent recruitment processes. In situations when it is difficult to predict future environmental conditions, an adaptive response may consist of having a more or less prolonged spawning period to reduce the effect of high-mortality events (Cushing 1972, 1990; Mertz and Myers 1994).

The ecosystem inhabited by *T. luscus* in our study area is an estuarine upwelling system (Álvarez-Salgado *et al.* 1993) where the hydrography is strongly influenced by the wind regime that forces the seasonal cycles (Nogueira *et al.* 1997). These seasonal cycles determine the primary productivity, which begins to increase in January and peaks in May (spring bloom; Nogueira *et al.* 1997). According to the match/mismatch hypothesis (Cushing 1990), the seasonality of a pouting reproductive cycle may be conditioned by such environmental conditions; therefore, variations in the ecosystem production can influence the recruitment processes, as indicated by Guisande *et al.* (2001) for *Sardina pilchardus* in Galician coastal waters.

Based on the considerations exposed, it can be assumed that changes in the demography of the stocks and environmental conditions can cause a disencounter between the reproductive event and the appropriate conditions for the survival of eggs and larvae (Wright and Trippel 2009). Among the demographic factors, fishing plays a relevant role because of its high size selectivity, increasing both the mortality of larger individuals and the proportion of younger and smaller individuals in the population (Trippel *et al.* 1997, Jennings *et al.* 1999). There is evidence that intense exploitation over time can produce genetic changes favouring smaller sizes and ages at first maturity in several fish stocks (Trippel 1995, Jorgensen *et al.* 2007, Pérez-Rodríguez *et al.* 2009). Special attention should therefore be paid to maintaining the size/age composition of stocks in suitable conditions in order to allow a sufficiently wide reproductive window so that at least one of the reproductive events occurs during optimal conditions to assure minimum levels for future recruitment success. This is very important especially when changes are observed in the environmental conditions of the ecosystem in our study area, such as the 30% reduction in the duration of the upwelling season and the 45% reduction in upwelling intensity in the past 40 years reported by Álvarez-Salgado *et al.* (2008).

In summary, size structure can have a profound effect on the reproductive success of fish stocks. It is therefore important to consider not only stock biomass, but also the size/age structure for the proper management of a species/stock. Moreover, greater effort should be made to properly identify the reasons behind the dependency of size on the reproductive cycle given the profound implications involved in the reproductive potential of a population.

El ecosistema en el que habita *T. luscus* en nuestra área de estudio se caracteriza por ser un sistema estuarino de afloramiento (Álvarez-Salgado *et al.* 1993) en el que el régimen de vientos actúa como un factor muy influyente sobre la hidrografía de la zona y que fuerza los ciclos estacionales (Nogueira *et al.* 1997). Estos ciclos estacionales condicionan la producción primaria, que aumenta a partir de enero y alcanza un pico en mayo (floración de primavera; Nogueira *et al.* 1997). Siguiendo la hipótesis de ajuste o desajuste de Cushing (1990), la estacionalidad en el ciclo reproductivo de la faneca puede estar condicionada por dichas condiciones ambientales. Por lo tanto, las variaciones en estos ciclos de producción del ecosistema pueden influir en los procesos de reclutamiento tal y como señalan Guisande *et al.* (2001) para *Sardina pilchardus* en aguas de la costa gallega.

Con base en todas las consideraciones expuestas se infiere que cambios en la demografía de las poblaciones y condiciones ambientales pueden conducir a un desencuentro entre el evento reproductivo y las condiciones apropiadas para la supervivencia de huevos y larvas (Wright y Trippel 2009). Entre los factores demográficos el papel de la pesca es muy relevante debido a su alta selectividad por tamaño, incrementando la mortalidad en los individuos más grandes y aumentando la proporción de individuos jóvenes y pequeños en la población (Trippel *et al.* 1997, Jennings *et al.* 1999). Existen evidencias de que una intensa explotación prolongada puede generar cambios genéticos a favor de tallas y edades de primera madurez más pequeñas en varias poblaciones de peces (Trippel 1995, Jorgensen *et al.* 2007, Pérez-Rodríguez *et al.* 2009). Por lo tanto, se debería prestar más atención a mantener la composición de edades o tallas de las poblaciones en condiciones aceptables, de modo que permitan una ventana reproductiva lo suficientemente amplia para que al menos uno de los eventos reproductivos se encuentre en las condiciones óptimas para asegurar los niveles mínimos para garantizar el éxito del reclutamiento futuro. Esto adquiere vital importancia especialmente cuando se advierten cambios en las condiciones ambientales del ecosistema en nuestra área de estudio, tal como la reducción del 30% en la duración de la época de afloramiento y de un 45% en la intensidad del afloramiento en los últimos 40 años que observaron Álvarez-Salgado *et al.* (2008).

En conclusión, la estructura de tallas de una población de peces puede tener un profundo efecto en el éxito reproductivo. Es por esto que se debe considerar no sólo la biomasa de la población, sino también su estructura de talla o edad para una adecuada gestión de la pesquería de una especie o población. Aunado a lo anterior, se debe invertir mayor esfuerzo en identificar adecuadamente las razones detrás de esta dependencia del tamaño sobre el ciclo reproductivo dadas las profundas implicaciones que tiene sobre el potencial reproductivo de una población.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by COST FA0601, FRESH (Fish Reproduction and Fisheries: <http://www.fresh-cost.org>). Thanks are due to the scientific staff and crew that participated in the *Ecoprest* and *Demersales* surveys, especially F Sánchez, and to the following technical staff that participated in this study: D Domínguez, M Fabeiro, R Collazo, and S Rábade.

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

- 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 northwestern Spain. *Aquat. Living Resour.* 21: 383–393.
- Alonso-Fernández A, Vallejo AC, Saborido-Rey F, Murua H, Trippel EA. 2009. Fecundity estimation of Atlantic cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) of Georges Bank: Application of the autodiometric method. *Fish. Res.* 99: 47–54.
- Alonso-Fernández A, Vergara AR, Saborido-Rey F. 2010. Embryonic development and spawning pattern of *Trisopterus luscus* (Teleostei: Gadidae) under controlled conditions. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* First view online: 1–7.
- Álvarez-Salgado X, Rosón G, Pérez FF, Pazos Y. 1993. Hydrographic Variability off the Rías Baixas (NW Spain) during the upwelling season. *J. Geophys. Res.* 98: 14447–14455.
- Álvarez-Salgado XA, Labarta U, Fernández-Reiriz, MJ *et al.* 2008. Renewal time and the impact of harmful algal blooms on the extensive mussel raft culture of the Iberian coastal upwelling system (SW Europe). *Harmful Algae* 7: 849–855.
- Blanchard JL, Frank KY, 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: 321–322.
- Bligh E, Dyer WA. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *J. Biochem. Physiol.* 37: 911–917.
- Brown-Peterson NJ, Wyanski DV, Saborido-Rey F, Macewicz BJ, Lowerre-Barbieri SK. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* 3: 52–70.
- Burton, MPM. 1994. A critical period for nutritional control of early gametogenesis in female winter flounder, *Pleuronectes americanus* (Pisces: Teleostei). *Journal of Zoology* 233: 405–415.
- Caramunt G, Serra R, Castro LR, Cubillos L. 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.
- Cushing DH. 1972. The production cycle and the numbers of marine fish. *Symp. Zool. Soc. London* 29: 213–232.
- Cushing DH. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* 26: 249–293.
- Desmarchelier M. 1985. Growth and reproduction of the whiting-pout (*Trisopterus luscus* L 1758) in the English Channel and in the south of the North Sea. ICES-CM-1985/G:29.
- Drent RH, Daan S. 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225–252.
- Ferreiro MJ, Labarta U. 1988. Distribution and abundance of teleostean eggs and larvae on the NW coast of Spain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 43: 189–199.
- Fox CJ, Dickey-Collas M, Winpenny AJ. 1997. Spring planktonic surveys of the Irish Sea in 1995: The distribution of fish eggs and larvae. Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science (Lowestoft, UK), *Sci. Ser. Tech. Rep.* 104: 104–106.
- Ganias K, Somarakis S, Koutsikopoulos C, Machias A. 2007. Factors affecting the spawning period of sardine in two highly oligotrophic seas. *Mar. Biol.* 151: 1559–1569.
- Gherbi-Barre A. 1983. Biologie de *Trisopterus luscus* L. de la baie de Douarnenez (reproduction, croissance, régime alimentaire). University of Brest, 1 pp.
- Guisande C, Cabanas JM, Vergara AR, Riveiro I. 2001. Effect of climate on recruitment success of Atlantic Iberian sardine *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 223: 243–250.
- Hutchings JA, Myers RA. 1993. Effect of age on the seasonality of maturation and spawning of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 2468–2474.
- Hutchings JA, Myers RA. 1994. Timing of cod reproduction: Interannual variability and the influence of temperature. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 108: 21–31.
- Jennings S, Greenstreet SPR, Reynolds JD. 1999. Structural change in an exploited fish community: A consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *J. Anim. Ecol.* 68: 617–627.
- Jorgensen C, Enberg K, Dunlop E *et al.* 2007. Ecology: Managing evolving fish stocks. *Science* 318(5854): 1247–1248.
- Kjesbu OS, Klungsoyr J, Kryvi H, Witthames 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, Righton D, Krüger-Johnsen M *et al.* 2010. Thermal dynamics of ovarian maturation in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67: 605–625.
- Kleiber M. 1975. *The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics*. Krieger Publishing, New York.
- Kraus G, Tomkiewicz J, Köster FW. 2002. Egg production of Baltic cod (*Gadus morhua*) in relation to variable sex ratio, maturity, and fecundity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1908–1920.
- Labarta U, Ferreiro MJ, Fenandez MT, Martínez F. 1982. Spawning season and first maturity size and age of the Galician coast pouting (*Trisopterus luscus* L). ICES-CM-1982/G:64.
- Lambert Y, Dutil JD. 1997. Condition and energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*) during the collapse of the northern Gulf of St. Lawrence stock. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 2388–2400.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo de la acción COST FA0601, FRESH (Fish Reproduction and Fisheries: <http://www.fresh-cost.org>). Los autores agradecen la colaboración de todo el personal científico y la tripulación en las campañas de investigación *Ecoprest* y *Demersales*, especialmente a F Sánchez, y al siguiente personal técnico que participó en la elaboración de este trabajo: D Domínguez, M Fabeiro, R Collazo y S Rábade.

- Lambert Y, Dutil JD. 2000. Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 815–825.
- Lowry OH, Rosbrough NJ, Farr AL, Randall RJ. 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193: 265–275.
- Macchi GJ, Pajaro M, Ehrlich M. 2004. Seasonal egg production pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fish. Res.* 67: 25–38.
- Marshall CT, Kjesbu OS, Yaragina NA, Solemdal P, Ulltang O. 1998. Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of northeast Arctic cod? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1766–1783.
- Marshall CT, O'Brien L, Tomkiewicz J *et al.* 2003. Developing alternative indices of reproductive potential for use in fisheries management: Case studies for stocks spanning an information gradient. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 33: 161–190.
- Marteinsdottir G, Steinarsson A. 1998. Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *J. Fish Biol.* 52: 1241–1258.
- Merayo CR. 1996a. Reproduction and fecundity of the bib *Trisopterus luscus* (Linnaeus 1758) (Pisces, Gadidae) in the central region of the Cantabrian Sea (northern Spain). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 12: 17–29.
- Merayo CR. 1996b. Seasonal changes in the biochemical composition of the muscle and liver of bib (*Trisopterus luscus* L.) (Pisces, Gadidae) from the Cantabrian Sea (N Spain). *Sci. Mar.* 60: 489–495.
- Mertz G, Myers RA. 1994. Match/mismatch predictions of spawning duration versus recruitment variability. *Fish. Oceanogr.* 3: 236–245.
- Morgan MJ. 2008. Integrating reproductive biology into scientific advice for fisheries management. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 41: 37–51.
- Murua H, Kraus G, Saborido-Rey F, Witthames PR, Thorsen A, Junquera S. 2003. Procedures to estimate fecundity of marine fish species relation to their reproductive strategy. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 33: 33–54.
- Nichols JH, Haynes GM, Fox CJ, Milligan SP, Brander KM, Chapman RJ. 1993. Spring plankton surveys of the Irish Sea in 1982, 1985, 1987, 1988, and 1989: Hydrography and the distribution of fish eggs and larvae. MAFF Fish. Res. Tech. Rep. 95111.
- Nogueira E, Pérez FF, Ríos AF. 1997. Seasonal patterns and long-term trends in an estuarine upwelling ecosystem (Ría de Vigo, NW Spain). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44: 285–300.
- Pérez-Rodríguez A, Morgan MJ, Saborido-Rey F. 2009. Comparison of demographic and direct methods to calculate probabilistic maturation reaction norms for Flemish Cap cod (*Gadus morhua*). *Evol. Applications* 2: 291–298.
- Rideout RM, Rose GA, Burton PM. 2005. Skipped spawning in female iteroparous fishes. *Fish Fish.* 6: 50–72.
- Roff DA. 1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman & Hall, New York, 535 pp.
- Saborido-Rey F, Kjesbu OS, Thorsen A. 2003. Buoyancy of Atlantic cod larvae in relation to developmental stage and maternal influences. *J. Plankton Res.* 25: 291–307.
- Scott BE, Marteinsdottir G, Begg GA, Wright PJ, Kjesbu OS. 2006. Effects of population size/age structure, condition and temporal dynamics of spawning on reproductive output in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Ecol. Model.* 191: 383–415.
- Secor DH. 2000. Spawning in the nick of time? Effect of adult demographics on spawning behaviour and recruitment in Chesapeake Bay striped bass. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 403–411.
- Solemdal P. 1997. Maternal effects: A link between the past and the future. *J. Sea Res.* 37: 213–227.
- Stearns SC. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* 39: 436–445.
- Stearns SC. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford Univ. Press, New York, 249 pp.
- Strickland DH, Parsons TR. 1968. *A practical handbook of seawater analysis*. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 167: 11–16.
- Trippel EA. 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *Bioscience* 45: 759–771.
- Trippel EA. 1999. Estimation of stock reproductive potential: History and challenges for Canadian Atlantic gadoid stock assessments. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 25: 61–81.
- Trippel EA, Kjesbu OS, Solemdal P. 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes In: Chamber RC, Trippel EA (eds.), *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Chapman & Hall, London, pp. 31–62.
- Trippel EA, Neil SRE. 2004. Maternal and seasonal differences in egg sizes and spawning activity of northwest Atlantic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in relation to body size and condition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61: 2097–2110.
- Wieland K, Jarre-Teichmann A, Horbowa K. 2000. Changes in the timing of spawning of Baltic cod: Possible causes and implications for recruitment. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 452–464.
- Wright PJ, Trippel EA. 2009. Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: Consequences for reproductive success. *Fish Fish.* 10: 283–304.

Received May 2010;
accepted October 2010.