

Study of the relationship between total egg production, female spawning stock biomass, and recruitment of Flemish Cap cod (*Gadus morhua*)

Estudio de la relación entre la producción total de huevos, la biomasa de hembras reproductoras y el reclutamiento del bacalao (*Gadus morhua*) de Flemish Cap

A Pérez-Rodríguez^{1*}, MJ Morgan², RM Rideout², R Domínguez-Petit¹, F Saborido-Rey¹

¹ Instituto de Investigaciones Marinas, Eduardo Cabello 6, Vigo, Pontevedra 36208, Spain.

² Northwest Atlantic Fisheries Centre, 80 East White Hills Road, St. John's, Newfoundland & Labrador, A1C 5X1, Canada.

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

ABSTRACT. In stock-recruitment relationships, spawning stock biomass (SSB) has traditionally been assumed to be equivalent to total egg production (TEP); however, in the last decade a number of studies have indicated the need to include more biological complexity in measures of reproductive potential and advocate the use of TEP instead of SSB. The relationship between fecundity and length is often used to estimate TEP. In that case, the equations used to estimate female spawning stock biomass (FSSB) and TEP only differ in the coefficients determining the fecundity and weight relationships with length. In the present paper, TEP and FSSB have been estimated for Flemish Cap cod (*Gadus morhua*) for the period from 1978 to 2008. Total egg production was calculated using six different fecundity-length relationships applied to the whole time series in each case. A greater difference between the allometric coefficient in the weight-length and fecundity-length relationships led to a lower correlation between FSSB and TEP. The TEP time series using higher fecundity allometric coefficients explained a greater proportion of recruitment variance. Despite this pattern, correlation between FSSB and TEP was always higher than 0.96. These results support the necessity of making annual estimates of potential fecundity and studying its relation not only to length but to other variables, such as fish condition, in order to really get an improvement of TEP over FSSB as a predictive variable in recruitment assessments.

Key words: reproductive potential, recruitment, fecundity, maturation, sex ratio.

RESUMEN. En los modelos de la relación población-reclutamiento, la biomasa de la población reproductora (SSB) se ha supuesto tradicionalmente como equivalente a la producción total de huevos (TEP); sin embargo, en la última década se han presentado una serie de estudios que apuntan a la necesidad de incluir una mayor complejidad biológica en las medidas de potencial reproductivo, abogando por el uso de TEP en lugar de SSB. Para estimar TEP se suele usar la relación entre la talla y la fecundidad. En este caso, las ecuaciones empleadas para estimar la biomasa de hembras reproductoras (FSSB) y TEP difieren sólo en los coeficientes que determinan la fecundidad y el peso en relación con la talla corporal de la hembra. En este estudio se estimaron TEP y FSSB del bacalao (*Gadus morhua*) en Flemish Cap en el periodo de 1978 a 2008. Se calculó TEP usando seis diferentes relaciones de talla y fecundidad aplicadas a toda la serie temporal. Una mayor diferencia entre los coeficientes alométricos de las relaciones talla-peso y talla-fecundidad resultó en una menor correlación entre FSSB y TEP. La serie temporal de TEP, usando el coeficiente alométrico más alto de la fecundidad, explicó una mayor proporción de la varianza del reclutamiento. A pesar de este patrón, la correlación entre FSSB y TEP fue siempre mayor que 0.96. Estos resultados apoyan la necesidad de obtener estimaciones anuales de la fecundidad potencial y estudiar su relación no sólo con la talla sino también con otras variables como la condición para obtener una mejora en la estimación de TEP como variable predictiva del reclutamiento.

Palabras clave: potencial reproductivo, reclutamiento, fecundidad, maduración, proporción de sexos.

INTRODUCTION

The original theoretical formulations of fish stock-recruitment models used population total egg production (TEP) as a representative index of the “stock” part of these models. This was subsequently replaced by the spawning stock biomass (SSB) due to an assumed proportionality between SSB and TEP, as well as the greater ease of obtaining estimates of SSB (Ricker 1954, Beverton and Holt 1957). Although significant relationships between recruitment and

INTRODUCCIÓN

Las formulaciones teóricas originales de los modelos de la relación población-reclutamiento usaron la producción total de huevos (TEP, por sus siglas en inglés) como un índice representativo de la parte poblacional de estos modelos. Posteriormente, TEP fue reemplazado por la biomasa de la población reproductora (*spawning stock biomass*, SSB) debido a una presunta proporcionalidad entre SSB y TEP, así como a la mayor facilidad de obtener estimaciones de

SSB often exist, observations around such relationships are usually highly variable. Explanations for poor correlation include a lack of good quality data, autocorrelation in time series, environmentally induced variation in fertilization, and early life history success, or failure, of stock indices to accurately reflect the stock reproductive capacity (Kraus 2002). The proportionality between SSB and TEP has been challenged in recent years and in some cases alternative indices of stock reproductive potential (SRP) that are better related to recruitment than SSB have been developed (Marshall 1998, Trippel 1999, Marshall *et al.* 2003).

Fish SRP (Trippel 1999) is influenced by both qualitative and quantitative aspects of the stock. Understanding both aspects is essential for the sustainable management of fisheries (Köster *et al.* 2003, Marshall *et al.* 2003). From the qualitative perspective, different parental stock attributes, such as age diversity and mean age of spawning individuals (Saborido-Rey *et al.* 2004, Scott *et al.* 2006), may influence the probability of egg and larval survival (Solemdal 1997, Marteinsdottir and Steinarsson 1998). The quantitative aspect refers to attributes that influence the TEP, including individual parameters, such as condition and fish length, as well as population features, such as sex ratio and proportion of mature females by age.

The TEP of a stock can be estimated as:

$$TEP = N \times SR \times Mat \times Fec \quad (1)$$

where N is the number of individuals, SR is the sex ratio (proportion of females at age), Mat is the proportion of mature individuals, and Fec is the potential fecundity. Potential fecundity is usually related to length (L) through the following equation:

$$Fec = a \times L^b \quad (2)$$

where a and b are the parameters of the equation: the scale parameter and the allometric coefficient, respectively.

In this case, potential fecundity is used for the TEP estimation because cod has group-synchronous, determinate fecundity (Murua and Saborido-Rey 2003). In the case of species with indeterminate fecundity, the batch fecundity would be used, and an extra parameter indicating the number of batches would be introduced in the equation.

On the other hand, female spawning stock biomass (FSSB) can be estimated as:

$$FSSB = N \times SR \times Mat \times W \quad (3)$$

where W is the mean weight. Weight is commonly related to length through the allometric equation:

$$W = a' \times L^{b'} \quad (4)$$

SSB (Ricker 1954, Beverton y Holt 1957). Aunque frecuentemente se encuentran relaciones significativas entre el reclutamiento y la SSB, las observaciones en torno de tales relaciones tienden a ser altamente variables. Las explicaciones para una correlación pobre incluyen una carencia de datos de buena calidad, autocorrelación en las series de tiempo, variaciones ambientalmente inducidas en la fertilización, y éxito, o fracaso, de la historia de vida temprana de los índices poblacionales para reflejar la verdadera capacidad reproductiva de una población (Kraus 2002). En años recientes se ha cuestionado la proporcionalidad entre SSB y TEP, y en algunos casos se han desarrollado índices alternativos del potencial reproductivo de una población que se relacionan mejor con el reclutamiento que la SSB (Marshall 1998, Trippel 1999, Marshall *et al.* 2003).

Aspectos tanto cualitativos como cuantitativos influyen en el potencial reproductivo de una población íctica (Trippel 1999), y es necesario entender ambos para lograr un manejo sustentable de las pesquerías (Köster *et al.* 2003, Marshall *et al.* 2003). Desde una perspectiva cualitativa, los diferentes atributos de la población adulta, como la diversidad de edades y la edad promedio de los individuos desovantes (Saborido-Rey *et al.* 2004, Scott *et al.* 2006), pueden afectar la probabilidad de supervivencia de los huevos y las larvas (Solemdal 1997, Marteinsdottir y Steinarsson 1998). El aspecto cuantitativo se refiere a los atributos que afectan la TEP, incluyendo parámetros individuales, como la condición y longitud corporal, así como aspectos poblacionales, como la razón de sexos y la proporción de hembras maduras por edades.

La TEP de una población se puede estimar como:

$$TEP = N \times SR \times Mat \times Fec \quad (1)$$

donde N es el número de individuos, SR es la razón de sexos (proporción de hembras a la edad), Mat es la proporción de individuos maduros y Fec es la fecundidad potencial. En general, la fecundidad potencial se relaciona con la longitud (L) mediante la siguiente ecuación:

$$Fec = a \times L^b \quad (2)$$

donde a y b son los parámetros de la ecuación: el parámetro de escala y el coeficiente de alometría, respectivamente

En este caso, se emplea la fecundidad potencial para estimar TEP ya que el bacalao presenta fecundidad determinada (desovante sincrónico por grupos; Murua y Saborido-Rey 2003). En el caso de las especies con fecundidad indeterminada, se usaría la fecundidad parcial, y un parámetro adicional que indica el número de puestas se introduciría en la ecuación.

Por otro lado, la biomasa de hembras reproductoras (FSSB) se puede estimar como:

$$FSSB = N \times SR \times Mat \times W \quad (3)$$

From equations 1 and 3, it can be seen that:

$$TEP = FSSB \times \frac{1}{W} \times Fec \quad (5)$$

By replacing *Fec* and *W* with equations 2 and 4:

$$TEP = FSSB \times \frac{a \times L^b}{a' \times L^{b'}} \quad (6)$$

Based on equation 6 it can be concluded that if the allometric coefficients (*b* and *b'* parameters) of both relationships are very similar, TEP and FSSB will be similar and will show parallel curves. Investigating these allometric equations can therefore give insight into the relative potential of TEP and FSSB to predict recruitment.

Flemish Cap is an isolated bank, separated from the Grand Bank by the Flemish Pass (fig. 1). This channel is characterized by depths in excess of 1000 m and serves to limit migration to and from the Grand Bank for Flemish Cap demersal fish species like the Atlantic cod *Gadus morhua* (Templeman 1976, de Cárdenas-González 1996). Flemish Cap is also characterized by a quasi-permanent anticyclonic gyre that serves to retain eggs and larvae and limits exchange with adjacent populations in most years (Konstantinov *et al.* 1985, Borovkov *et al.* 2006). Intensive fishing activity began later on Flemish Cap than on adjacent fishing grounds, but

donde *W* es el peso medio. El peso comúnmente se relaciona con la longitud mediante la siguiente ecuación alométrica:

$$W = a' \times L^{b'} \quad (4)$$

A partir de las ecuaciones 1 y 3, se puede ver que:

$$TEP = FSSB \times \frac{1}{W} \times Fec \quad (5)$$

Al sustituir *Fec* y *W* con las ecuaciones 2 y 4, entonces:

$$TEP = FSSB \times \frac{a \times L^b}{a' \times L^{b'}} \quad (6)$$

Con base en la ecuación 6, se puede concluir que si los coeficientes alométricos (parámetros *b* y *b'*) de ambas relaciones son muy similares, entonces TEP y FSSB serán similares y mostrarán curvas paralelas; por lo tanto, el análisis de estas ecuaciones puede proporcionar información sobre el potencial relativo de TEP y FSSB para predecir el reclutamiento.

El banco conocido como Flemish Cap se encuentra aislado del Gran Banco por el Flemish Pass (fig. 1). Este canal presenta profundidades superiores a los 1000 m y limita las migraciones hacia y desde el Gran Banco de las especies demersales de Flemish Cap, como el bacalao del Atlántico *Gadus morhua* (Templeman 1976, de Cárdenas-González 1996). En Flemish Cap un giro anticiclónico cuasi-permanente sirve para retener los huevos y las larvas y limita el intercambio con las poblaciones adyacentes durante la mayoría de los años (Konstantinov *et al.* 1985, Borovkov *et al.* 2006). Una intensa actividad pesquera comenzó después en Flemish Cap que en las zonas de pesca adyacentes, pero el establecimiento de una zona económica exclusiva de 200 millas por Canadá en 1978 resultó en un aumento drástico del esfuerzo de pesca y una disminución considerable de la abundancia de bacalao en este banco (Wells *et al.* 1984). A mediados de la década de los años noventa, la población de bacalao de Flemish Cap se colapsó y se impuso una moratoria en la pesca dirigida. Se estimó que la SSB se encontraba muy por debajo de la biomasa límite (B_{lim}) en ese momento (Vázquez y Cerviño 2005); sin embargo, a partir de 2004 empezó a incrementar y desde 2005 contribuye a niveles de reclutamiento por encima del promedio (González-Troncoso y Fernández 2009). En 2009 se estimó que la biomasa de bacalao en Flemish Cap se encontraba por arriba de B_{lim} por primera vez desde 1995 y en 2010 se volvió a abrir la pesquería dirigida al bacalao.

El presente trabajo tiene dos objetivos. El primero es evaluar la variabilidad anual del potencial reproductivo de la población de bacalao en Flemish Cap. Las estimaciones de TEP se comparan con FSSB y ambos parámetros se analizan

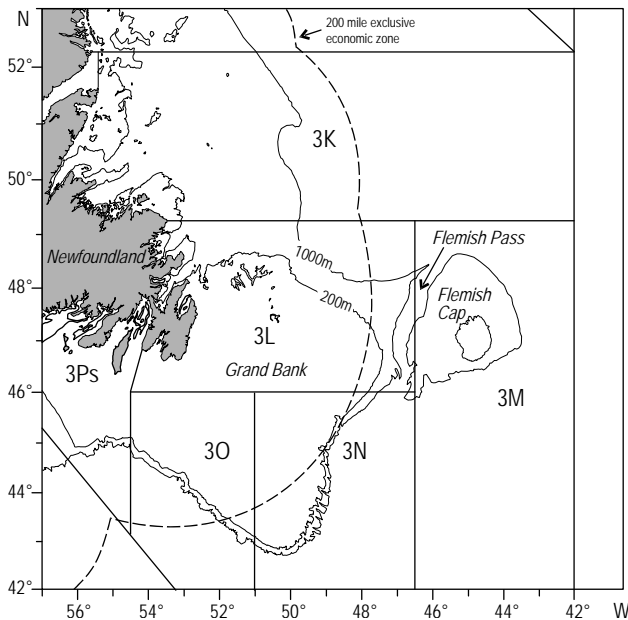


Figure 1. Map showing some of the Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO) areas. Flemish Cap is located in division 3M.

Figura 1. Mapa mostrando algunas de las zonas de la Organización de Pesquerías del Atlántico Noroccidental (NAFO). Flemish Cap se localiza en la división 3M.

the establishment of a 200-mile exclusive economic zone by Canada in 1978 resulted in a dramatic increase in fishing effort and a considerable decline in cod abundance in Flemish Cap (Wells *et al.* 1984). By the mid-1990s, the Flemish Cap cod population collapsed and a moratorium on directed fishing was imposed. At that time SSB was estimated to be well below the biomass limit (B_{lim} ; Vázquez and Cerviño 2005); nevertheless, it has increased since 2004, contributing to above average recruitment levels since 2005 (González-Troncoso and Fernández 2009). In 2009 the biomass of Flemish Cap cod was estimated to be above B_{lim} for the first time since 1995 and in 2010 the directed cod fishery was reopened.

The objectives of the present study are twofold. The first is to assess the annual variability in reproductive potential of the Flemish Cap cod population. Estimates of TEP are compared with FSSB and both parameters are examined for their ability to predict recruitment at age 1. The second goal is to examine similarities in the form of the fecundity-length and length-weight relationships and determine how variability in these relationships influences the relative ability of TEP and FSSB to predict recruitment.

MATERIAL AND METHODS

The data used here were collected from two different surveys on Flemish Cap (fig. 1). The first was conducted during the winter by the Canadian Department of Fisheries and Oceans (DFO) and covers from 1978 to 1985. The second initiated in June/July 1988 and is ongoing as part of a European Union sampling program, with the participation of Spain and Portugal. Hence, the time series used here encompasses from 1978 to 2008.

Total egg production was determined for every year in the time series as:

$$TEP = \sum_{a=1}^z TEP_a \quad (7)$$

where TEP_a is the TEP at age a , estimated as in equation 1.

In the same way, FSSB was calculated for each year as:

$$FSSB = \sum_{a=1}^z FSSB_a \quad (8)$$

where $FSSB_a$ is the FSSB at age a , determined as in equation 3.

Population numbers at age were taken from stock assessment data of these populations based on XSA for the period 1978–1987 (Vázquez and Cerviño 2001, 2002) and based on a Bayesian model from 1988 to 2008 (González-Troncoso and Fernández 2009). TEP and FSSB were estimated for ages 1 to 8+, corresponding to the assessment age range. Annual recruitment was defined as the estimated abundance at age 1.

en cuanto a su capacidad de predecir el reclutamiento a la edad 1. El segundo es examinar las similitudes en la forma de las relaciones fecundidad-longitud y longitud-peso y determinar cómo la variabilidad de estas relaciones afecta la habilidad relativa de TEP y FSSB para predecir el reclutamiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los datos utilizados aquí provienen de dos campañas de investigación en Flemish Cap (fig. 1). El primero se realizó durante el invierno por el Departamento de Pesca y Océanos de Canadá y abarca los años de 1978 a 1985. El segundo inició en junio/julio de 1988 y continúa a la fecha como parte de un programa de muestreo de la Unión Europea, con la participación de España y Portugal. Por tanto, la serie de tiempo empleada en este estudio abarca el periodo de 1978 a 2008.

La TEP se determinó para cada año de la serie temporal como:

$$TEP = \sum_{a=1}^z TEP_a \quad (7)$$

donde TEP_a es la TEP a la edad a , estimada según la ecuación 1.

Asimismo, FSSB se calculó para cada año según:

$$FSSB = \sum_{a=1}^z FSSB_a \quad (8)$$

donde $FSSB_a$ es la FSSB a la edad a , determinada según la ecuación 3.

Los números poblacionales a la edad se obtuvieron a partir de una evaluación de estas poblaciones basada en XSA para el periodo de 1978 a 1987 (Vázquez y Cerviño 2001, 2002) y en un modelo bayesiano para el periodo de 1988 a 2008 (González-Troncoso y Fernández 2009). La TEP y FSSB fueron estimadas para las edades de 1 a 8+, correspondiendo al intervalo de edades de la evaluación. El reclutamiento anual se definió como la abundancia estimada a la edad 1.

El peso y la talla medios a la edad se estimaron sólo para las edades con más de cinco individuos. En vista de que no había datos disponibles para 1986 y 1987, se utilizó el valor medio de años contiguos. Para la estimación de TEP y FSSB se usaron datos de longitud media y peso medio, respectivamente. Tales datos también se usaron para ajustar el modelo alométrico relacionando el peso y la longitud (ecuación 4).

El estado de madurez se determinó macroscópicamente en los muestreos canadienses e histológicamente en los muestreos europeos (Saborido-Rey y Junquera 1998). Los métodos supuestamente proporcionaron resultados consistentes para toda la serie de tiempo (Saborido-Rey *et al.* 2004). En el otoño de 1996, el muestreo canadiense en Flemish Cap se realizó usando el método macroscópico para determinar el

Mean weight and size at age were estimated only for those ages with more than five individuals. No data were available for 1986 and 1987 so the mean value at age from adjacent years was used. For the estimation of TEP and FSSB, mean length and mean weight at age data were employed, respectively. Moreover, these data were used for fitting the allometric model relating weight and length (equation 4).

Fish maturity status was determined macroscopically in the Canadian surveys and by histological analysis in the European surveys (Saborido-Rey and Junquera 1998). The methods were assumed to give consistent results over the entire time series (Saborido-Rey *et al.* 2004). In autumn 1996, the Flemish Cap survey was conducted by Canada using the macroscopic method for staging maturity. This allowed a comparison with the Spanish survey conducted in July. Estimates of age and length at 50% maturity (A_{50} and L_{50} , respectively) in the 1997 spawning year were similar for both surveys (A_{50} : Spanish 3.71, Canadian 3.98; L_{50} : Spanish 45.8, Canadian 46.2; small differences probably result from the growth between summer and autumn); this indicates that changes in maturity over time are real and not a result of the change in methodology. Maturity status was modeled by cohort using generalized linear models with a logit link function and binomial error distribution (McCullag and Nelder 1983). Age was considered a class variable. The resulting models were used to estimate the probability of being mature by age in each year. There were ages in some years for which the probability of being mature could not be estimated because of gaps in the data series or because no significant fit of the model to some cohorts was obtained. In these cases, the average value from adjacent years was used.

Observed sex ratio was calculated as the proportion of females at age. These proportions were examined for significant cohort and age effects using generalized linear models with a logit link function and binomial error. Only combinations of cohort and age with at least five observations were employed in the fitting, and only ages 1 to 9 were used. Cohort and age were modeled as class variables. In this case age was treated as a class variable as there was no *a priori* reason to believe that the sex ratio would change continuously across age. The fitted models were used to produce estimates of sex ratio by age for each cohort. In those cohorts without significant fit of data, the average of adjacent cohorts was used to produce the female proportion.

The relationship between fecundity and fish length was explored using a linearized form of equation 2 based on log-transformed data. Fecundity data were estimated from volumetric analysis of ovaries collected during the DFO surveys in 1979 and 1982–1985 (Rideout and Morgan 2007); the values of parameters a and b from the equations are shown in table 1.

The Beverton and Holt (1957) and Ricker (1954) models were fit to the estimated TEP and FSSB in order to evaluate their predictive capacity on recruitment.

estado de madurez, lo que permitió una comparación con el muestreo español de julio. Las estimaciones de la edad y la longitud a 50% de madurez (A_{50} y L_{50} , respectivamente) en el periodo de desove de 1997 fueron similares para ambas campañas (A_{50} : española 3.71, canadiense 3.98; L_{50} : española 45.8, canadiense 46.2; las pequeñas diferencias probablemente se deben al crecimiento entre el verano y el otoño). Esto indica que los cambios de madurez en el tiempo son reales y no un resultado del cambio en metodología. El estado de madurez se modeló por cohorte usando modelos lineales generalizados con función de enlace (logit) y distribución de error binomial (McCullag y Nelder 1983). La edad se consideró una variable de clase. Los modelos resultantes fueron usados para estimar la probabilidad de ser maduro a cada edad en cada año, lo cual no fue posible para algunas edades de algunos años debido a lagunas en la serie de datos o porque algunas cohortes no se ajustaron significativamente al modelo. En tales casos, se usó el valor promedio de años contiguos.

La razón de sexos observada se calculó como la proporción de hembras a la edad. Estas proporciones fueron analizadas para efectos significativos de cohortes y edades usando modelos lineales generalizados con función de enlace (logit) y error binomial. En el ajuste se usaron sólo las combinaciones de cohorte y edad con al menos cinco observaciones, y sólo las edades de 1 a 9. La cohorte y la edad se modelaron como variables de clase. En este caso la edad se consideró una variable de clase por no existir una razón *a priori* para pensar que la razón de sexos cambiaría continuamente por edad. Los modelos ajustados se usaron para producir estimaciones de la razón de sexos por edad para cada cohorte. En el caso de las cohortes que no se ajustaron significativamente al modelo, se usó el promedio de las cohortes contiguas para obtener la proporción de hembras.

La relación entre la fecundidad y la longitud se analizó utilizando una forma linealizada de la ecuación 2 con base en datos transformados logarítmicamente. Los datos de fecundidad se estimaron mediante el análisis volumétrico de los ovarios recolectados durante los muestreos canadienses de 1979 y de 1982 a 1985 (Rideout y Morgan 2007); los parámetros a y b de las ecuaciones se muestran en la tabla 1.

Se ajustaron los modelos de Beverton y Holt (1957) y Ricker (1954) a las estimaciones de TEP y FSSB para evaluar su capacidad para predecir el reclutamiento.

RESULTADOS

La probabilidad de ser maduro resultó muy afectada por la edad en la mayoría de las cohortes examinadas ($P < 0.001$, fig. 2). Cada cohorte presentó un incremento notable en la probabilidad de ser maduro por edad, según lo demuestran el A_{50} de casi 6 años para la cohorte de 1972 y el valor de <3 años para la de 2002.

El efecto de edad en la proporción de hembras fue altamente significativo ($\chi^2 = 35.2$, g.l. = 8, $P < 0.0001$), la

Table 1. Log-transformed fecundity-length relationships for female Flemish Cap cod *Gadus morhua*. The year or years included in the regression are shown, with the sample size (*n*), length range of fish in the analyses, resulting equation parameters (*a* and *b*), and model fit statistics (*r*² and *P*).

Tabla 1. Relaciones fecundidad-longitud transformadas logarítmicamente para hembras del bacalao *Gadus morhua* de Flemish Cap. Se muestran el año o los años incluidos en la regresión, el tamaño de la muestra (*n*), el intervalo de longitud de los individuos analizados, los parámetros resultantes (*a* y *b*) y los estadísticos de ajuste del modelo (*r*² y *P*).

Year(s)	<i>n</i>	Length (cm)	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i> ²	<i>P</i>
1979	21	44–76	0.589	3.53	0.797	<0.0001
1983	31	57–101	0.137	4.22	0.68	<0.0001
1984	18	63–91	0.093	4.42	0.758	<0.0001
1985	13	50–91	0.323	3.76	0.827	<0.0001
1979–1985	88	44–101	0.970	3.19	0.746	<0.0001
1982–1985	67	50–101	0.206	4.01	0.761	<0.0001

RESULTS

The probability of being mature was significantly affected by age in most of the cohorts examined (*P* < 0.001, fig. 2). There was a dramatic increase with each cohort in the probability of being mature at age, as evidenced by an *A*₅₀ of nearly 6 years for the 1972 cohort and a value of <3 years for the 2002 cohort.

The effect of age on the proportion of females was highly significant ($\chi^2 = 35.2$, d.f. = 8, *P* < 0.0001), with the proportion of females generally increasing with age (fig. 3). There was also a significant effect of cohort on the proportion of

proporción de hembras generalmente incrementando con la edad (fig. 3). También se observó un efecto significativo de la cohorte en la proporción de hembras ($\chi^2 = 70.8$, g.l. = 24, *P* < 0.0001), con las cohortes más recientes presentando una mayor proporción de hembras. Un análisis preliminar mostró que el modelo no se ajustó a los datos de la cohorte de 1998, por lo que ésta no se incluyó en el análisis final.

Se observó un efecto significativo de la longitud sobre la fecundidad en cada año excepto 1982. Ya que el tamaño de muestra fue pequeño en varios años, se construyeron dos modelos nuevos incluyendo datos de 1979 a 1985 y de 1982 a 1985, los cuales también mostraron un incremento

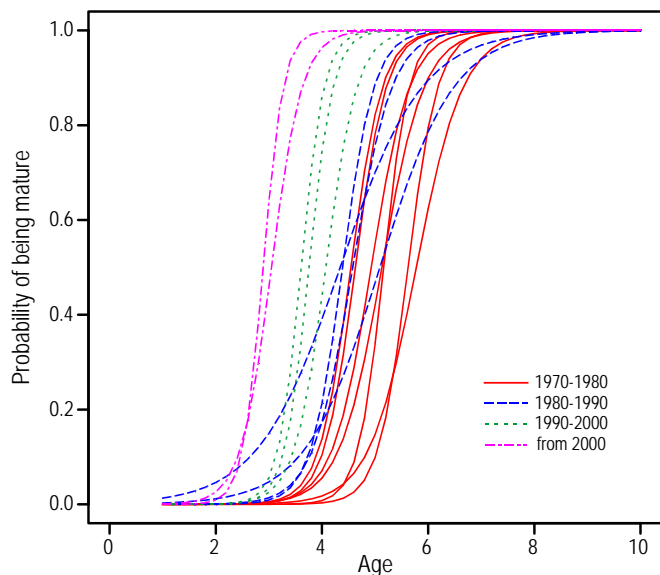


Figure 2. Estimated proportion of mature females at age by cohort for Flemish Cap cod *Gadus morhua*. Only cohorts with a significant age effect are displayed.

Figura 2. Estimación de la proporción de hembras maduras a la edad por cohorte para hembras de bacalao *Gadus morhua* de Flemish Cap. Sólo se muestran las cohortes con un efecto significativo de edad.

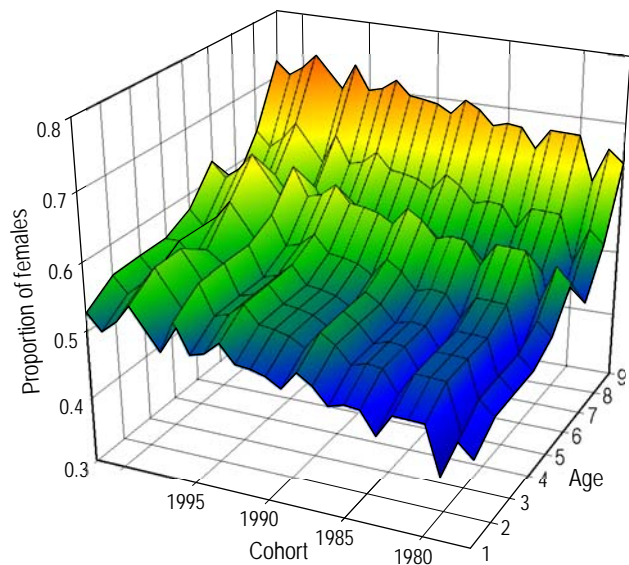


Figure 3. Estimated proportion of females aged 1 to 9 for cohorts from 1977 to 2002 of Flemish Cap cod *Gadus morhua*.

Figura 3. Estimación de la proporción de hembras de 1 a 9 años de edad para las cohortes del bacalao *Gadus morhua* de 1977 a 2002 en Flemish Cap.

females ($\chi^2 = 70.8$, d.f. = 24, $P < 0.0001$), with more recent cohorts having a higher proportion of females. Preliminary analysis showed that the model did not fit the 1998 cohort data and so this cohort was not included in the final analysis.

There was a significant effect of length on fecundity each year except 1982. Since sample sizes were small in many years, two new models were constructed including data from a series of years (1979–1985 and 1982–1985), which also showed a significant increase in fecundity with length (table 1). The six significant models were subsequently used to estimate TEP. The resulting allometric coefficients of these models ranged from 3.19 to 4.42 (table 1).

The weight-length relationship was highly significant ($P < 0.0001$). The total length range was between 10.8 and 94 cm. For this model the resulting allometric coefficient ($b = 3.29$) was slightly higher than the lowest fecundity-length allometric coefficient estimated ($b = 3.19$; table 1); however, in all the other fecundity-length models the allometric coefficient values were much higher.

The annual FSSB showed important fluctuations during the study period (fig. 4). On average, FSSB was above 10,000 t before 1996, but below 2500 t since then. The sharpest decline occurred between 1990 (17,300 t) and 1996 (1,700 t). Recruitment showed a similar pattern, but the decline was observed earlier, in 1992 (fig. 4). There was a large difference in the average number of recruited individuals before (39.4 million) and after (3.2 million) 1992.

Six time series of TEP were produced based on the significant fecundity-length relationships as described above. The temporal pattern described by the six TEP time series was similar (inset in fig. 4, normalized values) as the major fluctuation in the period was due to abundance and, hence, biomass. However, TEP differed drastically as shown by the results of the three models selected, corresponding to fecundity-length relationships with 3.19, 3.76, and 4.42 as the values for the allometric coefficient (fig. 4), where TEP is up to 20 times larger depending on the fecundity model used.

Trends in FSSB and TEP were very similar and closely reflected the pattern observed in recruitment (fig. 4). The Pearson correlation coefficient between FSSB and TEP was significantly high (table 2), showing that the temporal variation in TEP was basically affected by FSSB, i.e., abundance. In the mid-1980s and early 1990s, peaks in recruitment, TEP, and FSSB were observed; however, in 1992–1995, the estimated increase in TEP and FSSB was not observed in recruitment. Recruitment, TEP, and FSSB all remained low after the early to mid-1990s until the final part of the time series, when all three showed an increasing trend.

The FSSB and the six time series of TEP were fit one at a time to the recruitment data using the Beverton-Holt and Ricker stock recruitment models. The proportion of explained variance increased when TEP was included in the model instead of FSSB, except for the Ricker model with a b value of 3.19 (table 2). The coefficient of determination showed that prediction of recruitment improved notably

significativo con la longitud (tabla 1). Posteriormente se utilizaron los seis modelos significativos para estimar la TEP. Los coeficientes alométricos resultantes de estos modelos variaron de 3.19 a 4.42 (tabla 1).

La relación peso-longitud fue altamente significativa ($P < 0.0001$). La longitud total varió de 10.8 a 94 cm. Para este modelo, el coeficiente alométrico resultante ($b = 3.29$) fue ligeramente mayor que el menor coeficiente de fecundidad-longitud estimado ($b = 3.19$; tabla 1); sin embargo, en los demás modelos de fecundidad-longitud, los valores del coeficiente alométrico fueron mucho más altos.

La FSSB anual mostró fluctuaciones importantes durante el periodo de estudio (fig. 4). En promedio, la FSSB fue mayor que 10,000 t antes de 1996, pero menor que 2500 t desde entonces. La disminución más notable se presentó entre 1990 (17,300 t) y 1996 (1,700 t). El reclutamiento mostró un patrón similar, pero la disminución se observó más temprano, en 1992 (fig. 4). Se observó una gran diferencia en el número promedio de individuos reclutados antes (39.4 millones) y después (3.2 millones) de 1992.

Se obtuvieron seis series de tiempo de TEP con base en las relaciones significativas de fecundidad-longitud. El patrón temporal descrito por las seis series fue similar

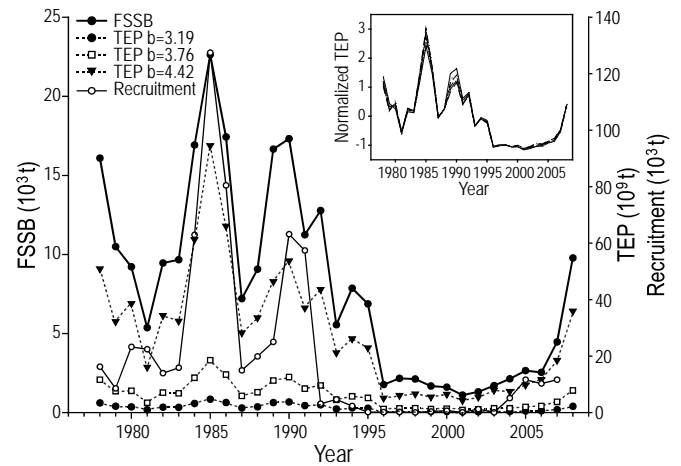


Figure 4. Recruitment, female spawning stock biomass (FSSB), and total egg production (TEP) for Flemish Cap cod *Gadus morhua*. Recruitment data correspond to the abundance of the age-1 class at year 1+. Three TEP time series are shown corresponding to fecundity-length relationships with allometric coefficients equal to 3.19, 3.76, and 4.42. Inset: normalized TEP values for the six fecundity models.

Figura 4. Reclutamiento, biomasa de hembras reproductoras (FSSB) y producción total de huevos (TEP) para el bacalao *Gadus morhua* en Flemish Cap. Los datos de reclutamiento corresponden a la abundancia de la clase de edad 1 en el año 1+. Se muestran tres series temporales de TEP correspondiendo a las relaciones de fecundidad-longitud con coeficientes alométricos equivalentes a 3.19, 3.76 y 4.42. Inserto: valores de TEP normalizados para los seis modelos de fecundidad.

when the fecundity-length relationship departed more from the length-weight relationship, i.e., in 1984 when allometric coefficients were 4.42 and 3.29, respectively.

DISCUSSION

The maturation pattern of Flemish Cap *G. morhua* has undergone large changes, with fish currently maturing younger than they were earlier in the time series. In recent decades several studies have described similar reductions in age and length at maturation in exploited populations of Atlantic cod (Saborido-Rey and Junquera 1998, Jørgensen 1990, Trippel *et al.* 1997). Both an ecological component that operates through phenotypic plasticity and an evolutionary component that works through genetic adaptation have been implicated in the earlier maturation (Dieckmann and Heino 2007). For Flemish Cap cod, both forcing factors could have worked together to lead to the changes in maturation, resulting in a population maturing younger but at a similar size as in the early 1990s (Pérez-Rodríguez 2010).

The sex ratio has also varied. Early cohorts had a higher proportion of males than females at the youngest ages but this pattern has become reversed in more recent cohorts. Changes in sex ratio have also been reported in other cod populations (Jakobsen and Ajiad 1999, Morgan and Bratney 2005). Jakobsen and Ajiad (1999) argued that higher recruitment of males could lead to the dominance of males in the sex ratio of juveniles. Using a simulation they found that the best fit to the observed data resulted under the assumption of a higher spawning mortality for males than for females. This observation combined with the fact that males mature approximately one year earlier than females could explain an increasing proportion of females with age. In the case of Flemish Cap cod, however, there has been a higher proportion of females not only at older but also at younger ages since the early 1990s. The reason for this change remains unknown.

(gráfica insertada en fig. 4, valores normalizados) ya que la mayor fluctuación en el periodo se debió a la abundancia y, por lo tanto, la biomasa. No obstante, la TEP difirió notablemente como lo demuestran los resultados de los tres modelos seleccionados, correspondiendo a las relaciones fecundidad-longitud con valores de coeficientes alométricos de 3.19, 3.76 y 4.42 (fig. 4), donde la TEP es hasta 20 veces mayor según el modelo de fecundidad empleado.

La FSSB y la TEP mostraron tendencias similares y reflejaron el patrón que se observó para el reclutamiento (fig. 4). El coeficiente de correlación de Pearson entre FSSB y TEP fue significativamente alto (tabla 2), mostrando que la variación temporal de TEP fue afectada por FSSB, i.e., la abundancia. A mediados de la década de los ochenta y a principios de los noventa se observaron picos de reclutamiento, TEP y FSSB; sin embargo, de 1992 a 1995, se observaron incrementos en TEP y FSSB pero no en reclutamiento. El reclutamiento, la TEP y la FSSB permanecieron bajos desde principios y mediados de los noventa hasta el final de la serie de tiempo, cuando los tres mostraron una tendencia al aumento.

La FSSB y las seis series temporales de TEP se ajustaron individualmente a los datos de reclutamiento usando los modelos de Beverton-Holt y Ricker. La proporción de varianza explicada aumentó al incluir TEP en el modelo en vez de FSSB, excepto en el caso del modelo de Ricker con un valor de *b* de 3.19 (tabla 2). El coeficiente de determinación mostró que la predicción de reclutamiento mejoró notablemente cuando la relación fecundidad-longitud se apartó más de la relación peso-longitud, i.e., en 1984 cuando los coeficientes alométricos fueron 4.42 y 3.29, respectivamente.

DISCUSIÓN

El patrón de maduración de *G. morhua* en Flemish Cap ha sufrido cambios, con los individuos actualmente madurando a menor edad que a principios de la serie de tiempo. En

Table 2. Coefficients of determination obtained when fitting the Beverton-Holt and Ricker stock recruitment models to the biomass at age 1, as well as the Pearson correlation coefficients for female spawning stock biomass (FSSB) and total egg production (TEP).

Tabla 2. Los coeficientes de determinación obtenidos mediante el ajuste de los modelos de reclutamiento de Beverton-Holt y Ricker a la biomasa a la edad 1, así como los coeficientes de correlación de Pearson para la biomasa de hembras reproductoras (FSSB) y la producción total de huevos (TEP).

Time series	Coefficient of determination		Pearson coefficient
	Beverton-Holt	Ricker	FSSB
FSSB	0.285	0.593	
TEP 1979–1985	0.437	0.437	0.997
TEP 1979	0.766	0.770	0.997
TEP 1985	0.723	0.717	0.995
TEP 1982–1985	0.764	0.769	0.990
TEP 1983	0.771	0.777	0.985
TEP 1984	0.811	0.820	0.979

In this study, each TEP time series used only a single fecundity-length relationship for all years. This assumes that there has been no change in fecundity at length over time. Even with this assumption, large changes in the reproductive potential of Flemish Cap cod were evident. There was a high correlation between FSSB and TEP. Both showed an increase in the mid-1980s and the first part of the 1990s, and the lowest levels of FSSB and TEP were observed after the late 1990s. Recruitment showed a similar trend and was correlated with both TEP and FSSB. The TEP estimated using a greater allometric exponent than that of the weight-length relationship explained a higher proportion of variation in recruitment than FSSB, and this difference in explanatory capacity increased with the difference between exponents.

At the end of the 1970s, a cooperative international research program of the causes of variation in year-class strength of demersal fish was initiated by the International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries (Lilly 1986). Flemish Cap cod was selected as one of the stocks to study. One of the reasons was the regularly observed fluctuations in year-class strength. Wind force (Akenhead 1982), water temperature (Hayes *et al.* 1977), and the strength of the anticyclonic gyre were considered to be the environmental variables determining the extent of annual cod recruitment (Serebryakov *et al.* 1987). The emergence of very strong year classes was postulated to be more related to the hydrographic conditions than to the status of the spawning stock (Borovkov *et al.* 2006). Nevertheless, the results of the present study showed that there is a stock-recruit relationship using both FSSB and TEP.

The high correlation observed for the TEP and FSSB time series could have a number of causes. One could be because of the similarity between the b' and b parameter values obtained in the allometric models. As shown in equations 1 to 6, the closer the value of the allometric coefficient defining the weight-length relationship of equation 4 (b' parameter) to the one defining the fecundity-length relation of equation 2 (b parameter), the more similar the TEP and FSSB values will be. The value of the b' parameter obtained for the whole data series ($b' = 3.289$) was contained in the range of the b values obtained in the period from 1979 to 1985. Hence, the allometric relationship of fecundity and weight with length was similar in many years for this time interval, leading to similar values on both sides of equation 6.

Another factor leading to similarities between curves for FSSB and TEP is the use of a single fecundity-length relationship for the whole time series. The fecundity-length models showed a high variability in the allometric coefficient among years in the period from 1978 to 1985. Previous studies have shown that size-dependent fecundity is a highly variable parameter of northwest Atlantic cod. Pinhorn (1984) found that the b parameters for Atlantic cod from around Newfoundland were between 1.27 and 3.73. For George's Bank cod, Alonso-Fernández *et al.* (2009) determined that the allometric coefficient was 4.04 for individuals sampled

décadas recientes, varios estudios han descrito reducciones similares en la edad y la longitud de madurez en poblaciones explotadas de *G. morhua* (Saborido-Rey y Junquera 1998, Jørgensen 1990, Trippel *et al.* 1997). Esta maduración temprana se ha relacionado con un componente ecológico que opera a través de la plasticidad fenotípica así como con un componente evolucionario que trabaja mediante la adaptación genética (Dieckmann y Heino 2007). En el caso de *G. morhua* en Flemish Cap, ambos factores podrían haber trabajado juntos para producir los cambios en la maduración, resultando en una población que madura a menor edad pero a una talla similar que a principios de la década de los años noventa (Pérez-Rodríguez 2010).

Asimismo, la razón de sexos varió a lo largo de la serie de tiempo. En las cohortes anteriores, la proporción de machos era mayor que la de hembras a las primeras edades, patrón que se ha invertido en las cohortes más recientes. También se han observado cambios en la razón de sexos en otras poblaciones de bacalao (Jakobsen y Ajiad 1999, Morgan y Bratley 2005). Según Jakobsen y Ajiad (1999), el mayor reclutamiento de machos podría resultar en la predominancia de éstos en la razón de sexos de jóvenes. Mediante una simulación, estos autores encontraron que el mejor ajuste a los datos observados se obtuvo bajo la suposición de una mayor mortalidad de machos que de hembras durante el desove. Esta observación combinada con el hecho de que los machos maduran aproximadamente un año antes que las hembras podría explicar el incremento en la proporción de hembras con la edad; sin embargo, en el caso del bacalao de Flemish Cap, se ha observado una mayor proporción de hembras no sólo en edades más avanzadas sino también en edades más tempranas desde principios de la década de los noventa. Aún se desconoce la razón de esto.

En el presente trabajo, cada serie temporal de TEP usó una sola relación fecundidad-longitud para todos los años. Esto supone que la fecundidad por longitud no ha cambiado en el tiempo. Aun con este supuesto, se evidenciaron cambios grandes en el potencial reproductivo del bacalao de Flemish Cap. Se observó una correlación alta entre FSSB y TEP, las cuales mostraron un incremento a mediados de la década de los ochenta y a principios de los noventa y los niveles más bajos a partir de finales de la década de los noventa. El reclutamiento mostró una tendencia similar y se correlacionó con tanto TEP y FSSB. La TEP estimada usando un exponente alométrico mayor que el de la relación peso-longitud explicó una proporción más alta de la variación del reclutamiento que FSSB, y esta diferencia en la capacidad explicativa aumentó con la diferencia entre exponentes.

A finales de la década de los años setenta, la Comisión Internacional para las Pesquerías del Atlántico Noroccidental inició un programa de investigación de las causas de variación en la fuerza de las clases de edad de peces demersales (Lilly 1986). La población de bacalao en Flemish Cap fue seleccionada para tal estudio debido, entre otras razones, a las fluctuaciones observadas en la fuerza de las clases anuales.

from 2006 to 2008. Stares *et al.* (2007) found that the b value could range from 2.500 to 3.885 for 3NO cod, and from 2.598 to 3.824 for 3Ps cod. In the present study, some of the fecundity models had allometric coefficient values that were in the range of these previous studied populations; however, the values obtained for 1983 and 1984 were higher. A coefficient value equal to 5.00 has been reported for reared Atlantic cod (Skjæraasen *et al.* 2006), so the high values observed in the present study are achievable. The increase in correlation of TEP with recruitment as the value of the b parameter increased supports the idea of a usually high value for this parameter in Flemish Cap cod. At the other extreme, up to 33% of female cod over the Flemish Cap were suspected of skipping spawning (i.e., fecundity = 0) during the period from 1978 to 2004 (Rideout *et al.* 2006). The incorporation of such potential annual variability in fecundity should result in a more realistic estimate of TEP and would lead to a higher uncoupling of the TEP time series in relation to FSSB. Unfortunately no fecundity data have been collected for this population in recent decades. It is uncertain if the use of such data would improve recruitment predictions using TEP compared to FSSB.

Another reason that could have contributed to the similarities between TEP and FSSB is the fact that length on its own may not be the best predictor of fecundity. Previous studies on northwest Atlantic cod have shown that fecundity is a highly variable parameter in relation not only to fish length but also to weight or condition (Marshall 1998, Skjæraasen *et al.* 2006, Lambert and Dutil 1997, Lambert 2000, Alonso-Fernández *et al.* 2009). In Flemish Cap cod, large changes have occurred in population abundance and structure since the early 1970s. Population density is an important mechanism in regulating the dynamics of marine fish populations (Trippel 1995, Tyler *et al.* 1997) through density-dependent processes (Rose *et al.* 2001), affecting several life history parameters, such as growth and maturity (Roff 1984). At the time when the Flemish Cap cod population collapsed, the growth rate and reproductive parameters showed very important changes (Saborido-Rey and Junquera 1998, 1999) that could have been a result of both phenotypic plasticity and genetic shifts (Pérez-Rodríguez 2010). Coupled to changes in growth, the condition of spawner individuals is expected to vary (Rijnsdorp 1990). This change in condition can result in changes in fecundity or even in failure to spawn (Marshall 1998, Rideout *et al.* 2006, Lambert and Dutil 1997, Blanchard *et al.* 2003).

Despite the importance of potential fecundity estimates for fisheries management (Morgan 2008), they have seldom been done routinely in the past for many stocks (Tomkiewicz *et al.* 2003), and time series of fecundity estimates that can be used in the calculation of TEP exist for very few populations. However, the recent improvement in image analysis systems and the development of the autodiametric method have led to rapid and cost-effective methods to count egg numbers (Alonso-Fernández *et al.* 2009, Lambert 2008). In the period

La fuerza del viento (Akenhead 1982), la temperatura del agua (Hayes *et al.* 1977) y la fuerza del giro anticiclónico fueron consideradas las variables ambientales que determinan el grado del reclutamiento anual de bacalao (Serebryakov *et al.* 1987). Se planteó que la emergencia de clases anuales muy fuertes se relaciona más con las condiciones hidrográficas que con la condición de la población desovante (Borovkov *et al.* 2006). No obstante, los resultados del presente estudio muestran que existe una relación población-reclutamiento usando tanto FSSB como TEP.

La alta correlación observada para las series de tiempo de TEP y FSSB se puede atribuir a varias causas. Una podría ser la similitud entre los valores de los parámetros b' y b obtenidos en los modelos alométricos. Como se muestra en las ecuaciones 1 a 6, entre más cercano sea el valor del coeficiente alométrico que define la relación peso-longitud de la ecuación 4 (parámetro b') al que define la relación fecundidad-longitud de la ecuación 2 (parámetro b), mayor será la similitud entre los valores de TEP y FSSB. El valor de b' obtenido para toda la serie de datos ($b' = 3.289$) estuvo dentro del intervalo de los valores de b obtenidos en el periodo de 1979 a 1985. Así, la relación alométrica de fecundidad y peso con longitud fue similar para varios años en este intervalo de tiempo, produciendo valores similares en ambos lados de la ecuación 6.

Otro factor que podría haber causado las similitudes entre las curvas de FSSB and TEP es el uso de una sola relación fecundidad-longitud para toda la serie de tiempo. Los modelos de la relación fecundidad-longitud mostraron una variabilidad alta del coeficiente alométrico entre años en el periodo de 1978 a 1985. Estudios anteriores han mostrado que la fecundidad dependiente de la talla es un parámetro muy variable del bacalao del Atlántico noroccidental. Pinhorn (1984) encontró que los valores de b para *G. morhua* de alrededor de Terranova variaron de 1.27 a 3.73. Para el bacalao de Banco Georges, Alonso-Fernández *et al.* (2009) determinaron un coeficiente alométrico de 4.04 para individuos muestreados de 2006 a 2008. Stares *et al.* (2007) encontraron que el valor de b podía variar de 2.500 a 3.885 para bacalao de la división 3NO y de 2.598 a 3.824 para bacalao de la división 3Ps. En el presente estudio, algunos de los modelos de fecundidad presentaron valores del coeficiente alométrico dentro de tales intervalos; sin embargo, los valores obtenidos para 1983 y 1984 fueron mayores. Se ha documentado un valor de coeficiente igual a 5.00 para bacalao del Atlántico cultivado (Skjæraasen *et al.* 2006), por lo que los valores altos observados en el presente estudio son factibles. El incremento en la correlación entre TEP y reclutamiento relacionado con el aumento en el valor de b sustenta la idea de un valor usualmente alto para este parámetro del bacalao de Flemish Cap. Por otro lado, se piensa que hasta 33% de las hembras de bacalao no desovaron (i.e., fecundidad = 0) durante el periodo de 1978 a 2004 (Rideout *et al.* 2006). La incorporación de tal variabilidad anual potencial en la fecundidad debería producir una estimación más realista de TEP y

of the year when the European surveys are conducted in Flemish Cap, cod is in a resting state, which makes fecundity estimation impossible. The reopening of the Flemish Cap cod fishery will permit the sampling of individuals in the pre-spawning period, making it practical to routinely conduct the determination of potential fecundity using new techniques.

Finally, TEP encompasses the quantitative aspect of reproductive potential. The possible advantage of using TEP instead of other measures such as FSSB is that it is likely to be strongly dependent on the knowledge of fecundity on an annual basis. Measures such as fish condition and weight may be necessary for a more detailed prediction of individual potential fecundity. Adding these factors to other demographic parameters that are already commonly quantified in exploited marine fish stocks would allow a more precise measurement of the reproductive potential and would be expected to improve the ability to predict recruitment.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was funded/supported by the European project “Fisheries-induced Evolution” (FinE, 044276) and COST Action “Fish Reproduction and Fisheries” (FRESH, FA0601). We especially thank all the people involved in sampling and data processing during the Flemish Cap surveys conducted since 1977. Thanks to the Editing Committee of the Iberoamerican Symposium of Reproductive Ecology, Recruitment and Fisheries (SIBECORP) for selecting our study and giving us the opportunity of publishing it in this special issue of *Ciencias Marinas*.

REFERENCES

- Akenhead SA. 1982. Flemish Cap cod year class strength and environmental variables. NAFO SCR Doc. 82/VI/41.
- Alonso-Fernández A, Carole Vallejo A, 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.
- Beverton RJH, Holt SJ. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Ser. 2 Mar. Fish, G.B. Minist. Agric. Fish. Food* 19.
- Blanchard JL, Kenneth TF, 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.
- Borovkov VA, Vaskov AA, Karsakov AL. 2006. The impact of water circulation on the year-class abundance dynamics of redfish and cod on the Flemish Cap. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 37: 127–134.
- De Cárdenas-González E. 1996. Dynamics of the cod *Gadus morhua* L., 1758 population on Flemish Cap. Considerations regarding its isolation management. Ph.D. thesis, Complutense University of Madrid, 249 pp.
- Dieckmann U, Heino M. 2007. Probabilistic maturation reaction norms: Their history, strengths, and limitations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 335: 253–269.
- González-Troncoso D, Fernández C. 2009. Assessment of the cod stock in the NAFO division 3M. NAFO SCR Doc. 09/34.
- resultaría en un mayor desacoplamiento de la serie temporal de TEP en relación con FSSB. Desafortunadamente no se han recolectado datos de fecundidad para esta población en décadas recientes. Resulta incierto si el uso de tales datos mejoraría las predicciones de reclutamiento usando TEP en comparación con FSSB.
- Otra razón que puede haber contribuido a las similitudes entre TEP y FSSB es el hecho de que la longitud por sí sola podría no ser el mejor predictor de la fecundidad. Estudios anteriores sobre el bacalao del Atlántico noroccidental han mostrado que la fecundidad es un parámetro muy variable en relación no sólo con la longitud sino también con el peso o la condición (Marshall 1998, Skjæraasen *et al.* 2006, Lambert y Dutil 1997, Lambert 2000, Alonso-Fernández *et al.* 2009). Se han observado gran cambios en la abundancia y estructura de la población de bacalao en Flemish Cap desde principios de la década de los años setenta. La densidad poblacional es un mecanismo importante que regula la dinámica de las poblaciones de peces marinos (Trippel 1995, Tyler *et al.* 1997) mediante procesos dependientes de la densidad (Rose *et al.* 2001), y afecta varios parámetros de historia de vida, como el crecimiento y la madurez (Roff 1984). En el momento que colapsó la población de bacalao en Flemish Cap, los parámetros reproductivos y la tasa de crecimiento mostraron cambios muy importantes (Saborido-Rey y Junquera 1998, 1999) que podrían atribuirse a cambios tanto en la plasticidad fenotípica como genéticos (Pérez-Rodríguez 2010). Acoplado a cambios de crecimiento, la condición de los individuos desovantes debería variar (Rijnsdorp 1990). Este cambio en la condición podría producir cambios en la fecundidad o hasta un fracaso en el desove (Marshall 1998, Rideout *et al.* 2006, Lambert y Dutil 1997, Blanchard *et al.* 2003).
- A pesar de la importancia de las estimaciones de la fecundidad potencial para el manejo de pesquerías (Morgan 2008), pocas veces se han realizado de forma rutinaria para muchas poblaciones (Tomkiewicz *et al.* 2003), y sólo existen series temporales de estimaciones de fecundidad que pueden utilizarse para calcular la TEP para unas cuantas poblaciones. Sin embargo, las recientes mejoras en los sistemas de análisis de imágenes y el desarrollo del método autodiométrico han resultado en métodos más rápidos y menos costosos para contar el número de huevos (Alonso-Fernández *et al.* 2009, Lambert 2008). En el periodo del año cuando se realizan los muestreos europeos en Flemish Cap, el bacalao se encuentra en la etapa de descanso, lo cual imposibilita la estimación de la fecundidad. La reapertura de la pesquería de bacalao en Flemish Cap permitirá el muestreo de individuos en el periodo de predesove y evaluar de forma rutinaria la fecundidad potencial usando nuevas técnicas.
- Finalmente, la TEP abarca el aspecto cuantitativo del potencial reproductivo. Una posible ventaja de utilizar TEP en vez de otras medidas como FSSB es que estará fuertemente ligada al conocimiento de la fecundidad anual. Para una predicción más detallada de la fecundidad potencial

- Hayes RM, Mountain DG, Wolfork TC. 1977. Physical oceanography and the abiotic influence on cod recruitment in the Flemish Cap region. NAFO SCR 77/VI/54.
- Jakobsen T, Ajiad A. 1999. Management implications of sexual differences in maturation and spawning mortality of Northeast Arctic cod. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 25: 125–131.
- Jørgensen T. 1990. Long-term changes in age at sexual maturity of northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). ICES J. Mar. Sci. 46: 235–248.
- Konstantinov KG, Turuk TN, Plekhanova NA. 1985. Food links of some fishes and invertebrates on Flemish Cap. Sci. Coun. Stud. NAFO 8: 39–48.
- Köster FW, Hinrichsen H-H, Schnack D, St. John MA, MacKenzie BR, Tomkiewicz J, Möllmann C, Kraus G, Plikshs M, Makarchouk A, Eero A. 2003. Recruitment of Baltic cod and sprat stocks: Identification of critical life stages and incorporation of environmental variability into stock-recruitment relationships. Sci. Mar. 67(Suppl. 1): 129–154.
- Kraus G. 2002. Variability in egg production of cod (*Gadus morhua*) in the central Baltic Sea. Ph.D. thesis, University of Kiel, Germany, 91 pp.
- Lambert Y. 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.
- Lambert T. 2008. Why should we closely monitor fecundity in marine fish populations? J. Northwest Atl. Fish. Sci. 41: 93–106.
- Lambert Y, Dutil J. 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.
- Lilly GR. 1986. A synopsis of research related to recruitment of cod and redfish on Flemish Cap. NAFO SCR Doc. 86/101.
- Marshall T. 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 T, O'Brien L, Tomkiewicz J, Köster F, Kraus G, Marteinsdottir G, Morgan J, Saborido-Rey F, Blanchard J, Secor D, Wright P, Mukhina N. 2003. Developing alternative indices of reproductive potential for use in fisheries management: Case studies for stocks spanning an information gradient. J. Northwest 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.
- McCullag P, Nelder JA. 1983. Generalized Linear Models. Chapman and Hall, London.
- Morgan MJ. 2008. Integrating reproductive biology into scientific advice for fisheries management. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 41: 37–51.
- Morgan MJ, Brattey J. 2005. Effect of changes in reproductive potential on perceived productivity of three northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks. ICES J. Mar. Sci. 62: 65–74.
- 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.
- Pérez-Rodríguez A. 2010. Temporal trends in Flemish Cap demersal community. Implications in stock structure, dynamics and fisheries. Ph. D. thesis, University of Vigo, Spain.
- Pinhorn AT. 1984. Temporal and spatial variation in fecundity of Atlantic cod (*Gadus morua*) in Newfoundland waters. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 5: 161–170.
- Ricker WE. 1954. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Bd. Can. 11: 559–623.
- individual probablemente será necesario contar con datos de la condición y peso. Juntar estos factores y otros parámetros demográficos que ya son comúnmente cuantificados para poblaciones ícticas explotadas permitirá una medición más precisa del potencial reproductivo y así mejorar la capacidad de predecir el reclutamiento.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado y apoyado por el proyecto europeo “Fisheries-induced Evolution” (FinE, 044276) y por la acción COST “Fish Reproduction and Fisheries” (FRESH, FA0601). Se agradece a todas las personas involucradas en los muestreos y procesamiento de datos durante las campañas realizadas en Flemish Cap desde 1977, así como al comité editorial del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (SIBECORP) el haber seleccionado nuestro estudio para su publicación en este número especial de *Ciencias Marinas*.

Traducido al español por Christine Harris.

- Rideout R, Morgan MJ. 2007. Major changes in fecundity and the effect on population egg production for three species of northwest Atlantic flatfishes. J. Fish. Biol. 6: 1759–1779.
- Rideout R, Morgan MJ, Lilly G. 2006. Variation in the frequency of skipped spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland and Labrador. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 63: 1101–1110.
- Rijnsdorp AD. 1990. The mechanism of energy allocation over reproduction and somatic growth in female North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. Neth. J. Sea Res. 25: 279–290.
- Roff DA. 1984. The evolution of life history parameters in teleost. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 989–1000.
- Rose KA, Cowan JH, Winemiller KO, Myers RA, Hilborn R. 2001. Compensatory density dependence in fish populations: Importance, controversy, understanding and prognosis. Fish Fish. 2: 293–327.
- Saborido-Rey F, Junquera S. 1998. Histological assessment of variations in sexual maturity of cod (*Gadus morhua* L.) at the Flemish Cap (northwest Atlantic). ICES J. Mar. Sci. 55: 515–521.
- Saborido-Rey F, Junquera S. 1999. Spawning biomass variation in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in Flemish Cap in relation to changes in growth and maturation. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 25: 83–90.
- Saborido-Rey F, Morgan MJ, Domínguez R. 2004. Estimation of reproductive potential for Flemish Cap cod. NAFO SCR Doc. 04/61.
- 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.
- Serebryakov VP, Astafjeva AV, Aldonov VK. 1987. USSR ichthyoplankton investigations on Flemish Cap. Sci. Coun. Stud. NAFO 11: 7–21.
- Skjæraasen JE, Nilsen T, Kjesbu OS. 2006. Timing and determination of potential fecundity in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 63: 310–320.
- Solemdal P. 1997. Maternal effects, a link between the past and the future. J. Sea Res. 37: 213–227.

- Stares JC, Rideout RM, Morgan MJ, Bratley J. 2007. Did population collapse influence individual fecundity of northwest Atlantic cod? ICES J. Mar. Sci. 64: 1338–1347.
- Templeman W. 1976. Biological and oceanographic background of Flemish cap as an area for research on the reasons for year-class success and failure in cod and redfish. ICNAF Res. Bull. 12: 91–118.
- Tomkiewicz J, Morgan MJ, Burnett J, Saborido-Rey F. 2003. Available information for estimating reproductive potential of northwest Atlantic groundfish stocks. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 33: 1–21.
- 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. Northwest 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: Chambers RC, Trippel EA (eds.), Early Life History and Recruitment in Fish Populations. Chapman and Hall, New York, pp. 31–62.
- Tyler JA, Rose DA, Chambers RC. 1997. Compensatory responses to decreased young-of-the-year survival: An individual-based modelling analysis of winter flounder. In: Chambers C, Trippel E (eds.), Early Life History and Recruitment in Fish Populations. Chapman and Hall, London, pp. 391–422.
- Vázquez A, Cerviño S. 2001. A review of the status of the cod stock in division 3M. NAFO SCR Doc. 01/60.
- Vázquez A, Cerviño S. 2002. An assessment of the cod stock in NAFO division 3M. NAFO SCR Doc. 02/58.
- Vázquez A, Cerviño S. 2005. A review of the status of cod stock in NAFO division 3M. NAFO SCR Doc. 05/38.
- Wells R, Borges M, Vázquez A. 1984. Status of the cod stock in the division 3M. NAFO SCR Doc. 84/VI/94.

*Received May 2010;
accepted December 2010.*