



I Iberoamerican Symposium on Reproductive Ecology, Recruitment and Fisheries

I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías

Fran Saborido-Rey¹, Hilario Murua², Gustavo J Macchi^{3,4}

¹ Instituto de Investigaciones Marinas (CSIC), Eduardo Cabello 6, 36208 Vigo, España.

² AZTI-Tecnalia, Herrera Kaia, Portualde z/g, 20110 Pasaia, País Vasco, España.

³ Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Paseo Victoria Ocampo N° 1, CC. 175, Mar del Plata 7600, Argentina.

⁴ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Rivadavia 1917, Buenos Aires 1033, Argentina.

INTRODUCTION

All the articles published in this issue of *Ciencias Marinas* were derived from contributions presented at the I Iberoamerican Symposium on Reproductive Ecology, Recruitment and Fisheries (SIBECORP, Vigo, Spain, 24–28 November 2009). Fisheries play an important role in the economies of Latin America, Spain, and Portugal, and this symposium was conceived in response to scientists seeking to foster collaboration between nations on either side of the Atlantic. Numerous groups are currently undertaking research in the field of fisheries ecology and addressing the concept of sustainability, and recognize that the preservation of reproductive potential and recruitment is at the core of long-term sustainable exploitation in the case of both industrial and artisanal fleets targeting marine and freshwater fish stocks that have received little or no attention.

Despite the evident economic and industrial relations among Iberoamerican countries with regard to fisheries, there is scant collaboration between research institutions. The idea behind this symposium was to promote and foster collaboration networks involving renowned as well as recently created research centers. Since its inception, this first SIBECORP was organized with a broader purpose than the mere communication of recent research results. On the one hand, it sought to provide a forum for communication among Iberoamerican countries in order to identify and define research lines of common interest and promote projects that foster cooperation between different countries. On the other, it aimed to serve as a platform to showcase the high-standard fisheries research currently undertaken by several groups throughout Iberoamerica. As a result of this initiative, in November 2009 the Iberoamerican Network for Fisheries Research was created for the sustainable use of fisheries resources (Invipesca, <http://invipesca.blogspot.com/>).

The I Iberoamerican Symposium on Reproductive Ecology, Recruitment and Fisheries was organized by the Instituto de Investigaciones Marinas (IIM-CSIC, Spain),

INTRODUCCIÓN

Todos los artículos publicados en este número de *Ciencias Marinas* son producto de las presentaciones realizadas en el I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (SIBECORP, Vigo, España, 24–28 de noviembre de 2009). Este simposio surge en respuesta a la inquietud de investigadores de Iberoamérica por fomentar la colaboración entre países de uno y otro lado del Atlántico, en el reconocimiento de que la pesca es un recurso económico vital para Latinoamérica, España y Portugal. Son numerosos los grupos de investigación que desarrollan su labor en el campo de la ecología pesquera y que profundizan en el concepto de sostenibilidad, reconociéndose en la conservación del potencial reproductivo y del reclutamiento el pilar básico de una explotación sostenible a largo plazo, tanto para la pesca industrial como para las flotas artesanales marinas o de agua dulce que explotan poblaciones poco o nada investigadas hasta el momento.

A pesar de la evidente interrelación a nivel económico e industrial que existe entre los países de Iberoamérica en materia de pesca, la colaboración entre organismos de investigación es muy reducida. Es por eso que este simposio nace con la vocación de fomentar y potenciar la creación de redes de trabajo en las que participen tanto centros de investigación de reconocida trayectoria como los de más reciente creación. Desde sus inicios, este primer SIBECORP fue organizado con una finalidad más amplia que la mera comunicación de resultados de las últimas investigaciones en pesquerías. Este simposio pretendía ser además un foro de comunicación entre los países iberoamericanos, que permitiese identificar y definir líneas de investigación de interés común, así como promover la realización de proyectos que fomenten la colaboración entre distintos países. Además, trata de ser una plataforma que sirva de escaparate internacional para promocionar la investigación pesquera de calidad que vienen realizando diversos grupos en toda Iberoamérica. Como consecuencia de esta iniciativa nació en noviembre de 2009

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP, Argentina), AZTI-Tecnalia (Spain), Instituto del Mar del Perú (IMARPE, Peru), Universidade Federal do Paraná (UFPR, Brazil), Instituto Español de Oceanografía (IEO, Spain), and Centro Tecnológico del Mar (CETMAR, Spain), in collaboration with COST Action FA0601 “Fish Reproduction and Fisheries” (FRESH, European Cooperation in Science and Technology).

Reproductive potential

Knowledge of the relative importance of factors affecting the annual variation in recruitment is a major goal in fisheries management and science (Chambers and Trippel 1997, Marshall *et al.* 1998). In this context, the relationship between parental stock and recruitment is a central problem, and usually very difficult to solve in the study of population dynamics and marine resource assessment (Hilborn and Walters 1992).

Despite current discussion on the relationship between the adult stock and recruitment (Myers 1997, Gilbert 1997, Marshall *et al.* 2003), management of most exploited fish populations is currently performed based on adult stock-recruitment models. Traditional recruitment models assume that the reproductive potential of a population is proportional to its adult stock (Trippel *et al.* 1997), and use parameters estimated based on adults (fig. 1) to establish biological reference points. The adult stock-recruitment models developed by Beverton and Holt (1957), Ricker (1954), and Shepherd (1982) originally used the term fecundity (Rothschild and Fogarty 1989, Koslow 1992), but this term was later replaced by spawning stock biomass (SSB) as a proxy for fecundity. In such cases, it is assumed that a given weight of adult biomass has the same probability of generating the same level of recruitment, which means that the survival rates of offspring are independent of the population age/size structure and condition (Cardinale and Arrhenius 2000, Murua *et al.* 2003) and that total relative fecundity and annual egg production by sizes and between years do not vary (Marshall *et al.* 2003).

Nonetheless, it has been shown that SSB is not always directly proportional to reproductive potential (Saborido-Rey and Junquera 1999), a fact that has been corroborated over the past decade by substantial evidence for several species. Trippel (1999) introduced a new term as an alternative to SSB, stock reproductive potential (SRP), which more accurately represents the stock's ability to produce viable eggs and larvae that may eventually be recruited to the population or fishery. Moreover, SRP includes parental factors that influence the early life stages related to recruitment processes (quadrants 2–4, fig. 1). Thus, while SSB only considers the number of mature individuals and their mean weight, SRP is affected by diverse factors, both maternal and paternal (table 1). Many of the studies addressing reproductive potential have focused on individual factors (size, age, weight, fecundity) that determine the individual reproductive

la Red Iberoamericana de Investigación Pesquera para el uso sostenible de los recursos pesqueros (Invipisca, <http://invipisca.blogspot.com/>).

El I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías fue organizado por el Instituto de Investigaciones Marinas (IIM-CSIC, España), el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP, Argentina), AZTI-Tecnalia (España), el Instituto del Mar del Perú (IMARPE, Perú), la Universidade Federal do Paraná (UFPR, Brasil), el Instituto Español de Oceanografía (IEO, España), y el Centro Tecnológico del Mar (CETMAR, España), en colaboración con la Acción COST “Fish Reproduction and Fisheries” (Action FA0601, FRESH; European Cooperation in Science and Technology).

Potencial reproductivo

El conocimiento de la importancia relativa de los factores que afectan la variación anual en el reclutamiento es un objetivo primordial en la ciencia y gestión pesquera (Chambers y Trippel 1997, Marshall *et al.* 1998). En este contexto, la relación entre el “stock” parental y el reclutamiento es un problema central, y generalmente de muy difícil solución en el estudio de la dinámica de poblaciones y gestión de los recursos marinos (Hilborn y Walters 1992).

A pesar de la discusión actual sobre la relación entre la población adulta y el reclutamiento (Myers 1997, Gilbert 1997, Marshall *et al.* 2003), la gestión de la mayoría de las poblaciones explotadas de peces se realiza actualmente en base a modelos de “stocks” adultos *versus* reclutamiento. Los modelos tradicionales de reclutamiento asumen que el potencial reproductivo de la población es proporcional a la población adulta (Trippel *et al.* 1997), usando parámetros estimados en adultos (fig. 1) para establecer los puntos biológicos de referencia. Los modelos de población adulta-reclutamiento desarrollados por Beverton y Holt (1957), Ricker (1954) y Shepherd (1982) usaban originalmente el término de fecundidad (Rothschild y Fogarty 1989, Koslow 1992), pero más tarde éste se reemplazó por el término de biomasa de población adulta (*spawning stock biomass* en inglés, ó SSB) como aproximación de la fecundidad. En esos casos, se asume que un determinado peso de población adulta tiene la misma probabilidad de generar el mismo nivel de reclutamiento, lo que supone que las tasas de supervivencia de la progenie son independientes de la estructura de edad, tamaño o condición de la población (Cardinale y Arrhenius 2000, Murua *et al.* 2003) y que la fecundidad total relativa y la producción anual de huevos por tamaños y entre años no varían (Marshall *et al.* 2003).

Sin embargo, se ha demostrado que no siempre existe una proporcionalidad directa entre la biomasa desovante y el potencial reproductivo (Saborido-Rey y Junquera 1999), hecho que ha sido corroborado durante la última década a partir de numerosas evidencias en diversas especies. Trippel (1999) introdujo un nuevo término, el potencial reproductivo

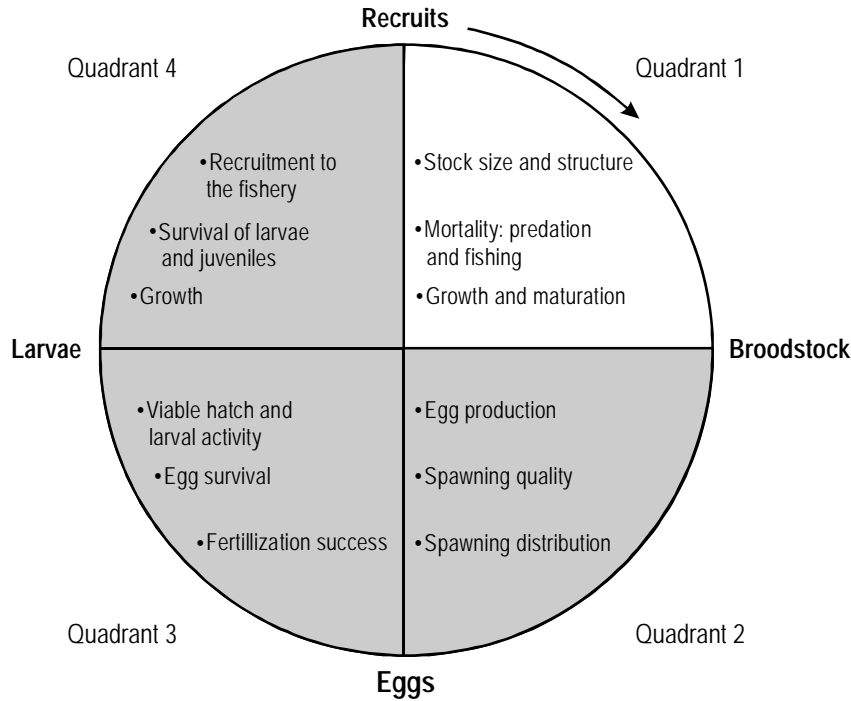


Figure 1. Life cycle and the different processes affecting development from one stage to another (based on Paulik 1973). The figure shows that traditional stock assessment advice is normally restricted to quadrant 1, excluding subsequent life characteristics (shaded area) involved in recruitment (modified from Ulltang 1996 and Köster *et al.* 2003)

Figura 1. El ciclo vital con sus diferentes procesos que afectan al desarrollo de un estado al otro (basado en Paulik 1973). Se muestra que la evaluación y gestión tradicional de las pesquerías se limita normalmente al cuadrante 1, excluyendo las características de vida subsiguientes (área sombreada) relacionadas con el reclutamiento (modificado de Ulltang 1996 y Köster *et al.* 2003).

capacity and experience, often reflected in the condition and size of both sexes (Hunter and Leong 1981, Ma *et al.* 1998, Green 2008, Kjesbu 2009 and references therein). The whole set of individual characteristics will determine the reproductive performance of the stock, so special attention has been paid to factors such as age structure and diversity of the population (Marteinsdottir and Begg 2002, Scott *et al.* 2005, Mehault *et al.* 2010), or the proportion of recruit spawners (Evans *et al.* 1996, Trippel 1998), which also influence the ability of an overfished stock to recover (Rijnsdorp *et al.* 2010). The relative importance of each of these factors may vary depending on the reproductive strategy of the species; for example, in those with indeterminate fecundity, egg production per unit of adult population and the survival rate of eggs, larvae, and juveniles (pre-recruits) can vary substantially between years depending on the environmental conditions during spawning (Hunter and Leong 1981). Thus, understanding the energy dynamics of reproduction is essential for a correct analysis of SRP (Winemiller and Rose 1992, Saborido-Rey *et al.* 2010), because it determines the reproductive strategy (Domínguez-Petit and Saborido-Rey 2010) as it affects the mechanism of egg production (Marshall *et al.* 1999, Lambert and Dutil 2000, Domínguez-Petit *et al.* 2010).

In view of the above, there is a clear need to thoroughly investigate the reproductive strategies of different marine

del stock (PRS), como alternativa al SSB, que caracteriza más fielmente la capacidad de la población para producir huevos y larvas viables que pueden finalmente ser reclutados a la población o a la pesquería. Además, el término PRS incluye los factores parentales que influyen en las fases iniciales de vida relacionadas con los procesos de reclutamiento (cuadrantes 2–4, fig. 1). Así, mientras la SSB tan sólo considera el número de individuos maduros y su peso medio, el potencial reproductivo de una población es afectado por diversos factores, tanto maternos como paternos (tabla 1). Gran parte de los estudios sobre el potencial reproductivo se han centrado en factores individuales (talla, edad, peso, fecundidad) que determinan la experiencia y capacidad reproductiva individual, a menudo reflejada en la condición y la talla en ambos sexos (Hunter y Leong 1981, Ma *et al.* 1998, Green 2008, Kjesbu 2009 y citas mencionadas allí). El conjunto de características individuales determinará el funcionamiento reproductivo de la población, por lo que se ha prestado especial atención a factores poblacionales tales como la estructura y diversidad de edad de la población (Marteinsdottir y Begg 2002, Scott *et al.* 2005, Mehault *et al.* 2010), o la proporción de reproductores primíparos (Evans *et al.* 1996, Trippel 1998), los cuales además influyen en la capacidad de recuperación de una población sobreexplotada (Rijnsdorp *et al.* 2010). La importancia relativa de cada uno de estos factores puede variar dependiendo de la estrategia

Table 1. Maternal and paternal reproductive attributes that must be considered for the estimation of stock reproductive potential. All these factors combined determine the reproductive experience of an individual and of the population, which is reflected in two main factors: length and condition factor (modified from Trippel 1999).

Tabla 1. Atributos reproductivos maternos y paternos que deben ser considerados para la estimación del potencial reproductivo del stock (PRS). El conjunto de estos factores determina la experiencia reproductiva del individuo y de la población, y se ve reflejado en dos factores primordiales, la talla y el factor de condición. Modificado de Trippel (1999).

Females	
<ul style="list-style-type: none"> • Body size at age (growth) • Egg production (fecundity at size and age) • Temporal suppression of the reproductive cycle • Sex ratio • Spawning duration • Proportion of mature individuals at age • Population structure and diversity 	<p>Maternal reproductive experience</p> <ul style="list-style-type: none"> • Condition factor • Length
Males	
<ul style="list-style-type: none"> • Sperm production (testicular weight) • Sperm motility • Sperm density • Sperm competition • Courtship and mating ability • Rate of fertilization • Proportion of mature individuals at age • Temporal suppression of the reproductive cycle 	<p>Paternal reproductive experience</p> <ul style="list-style-type: none"> • Condition factor • Length
Eggs and larvae	
<ul style="list-style-type: none"> • Egg and larval size • Egg viability (fertilization, spawning success) • Egg and yolk sac nutrient content • Point of no return • Larval activity • First feeding success • Compensatory growth 	<p>Factors related to survival^a</p>

^a Reproductive potential considers these factors according to their dependence on paternal and, especially, maternal characteristics.

species, the interannual variation in fecundity, egg production of the adult population, and offspring viability, in order to understand the mechanisms regulating the annual variability in egg production, and in turn be able to explain and predict changes in recruitment. This component (quadrant 2, fig. 1) represents the production processes that determine the potential number of zygotes, which is modified by subsequent mortality processes during early life stages, culminating in the actual the number of recruits (Ulltang 1996, Marshall *et al.* 1998). Moreover, fecundity estimates in combination with estimates of egg production at sea enable estimation of SSB, fundamental parameter for assessing stock status and fisheries management. The method used to estimate egg production will depend on whether the species is determinate or indeterminate; in both cases, fecundity (both potential and batch fecundity) and spawning frequency are essential factors for estimating egg production (Murua and Saborido-Rey 2003). As these parameters can vary during the spawning season (Kurita *et al.* 2003; Macchi *et al.* 2003, 2004; Murua and Motos 2006; Murua *et al.* 2006; Mehault *et al.* 2010), the moment when these variables are estimated is crucial and

reproductiva de cada especie; por ejemplo, en aquellas con fecundidad indeterminada, la producción de huevos por unidad de población adulta y la tasa de supervivencia de huevos, larvas y juveniles (pre-reclutas) puede variar substancialmente entre años dependiendo de las condiciones medioambientales durante la puesta (Hunter y Leong 1981). En este sentido, entender la dinámica energética de la reproducción resulta fundamental para un correcto análisis del potencial reproductivo (Winemiller y Rose 1992, Saborido-Rey *et al.* 2010), pues determina la estrategia reproductiva (Domínguez-Petit y Saborido-Rey 2010), afectando al mecanismo de producción de huevos (Marshall *et al.* 1999, Lambert y Dutil 2000, Domínguez-Petit *et al.* 2010).

En vista de lo anterior, existe una clara necesidad de investigar exhaustivamente las estrategias reproductivas de las distintas especies marinas, la variación interanual de la fecundidad, la producción de huevos del stock adulto y la viabilidad de la descendencia, con el fin de conocer los mecanismos que regulan la variabilidad anual en la producción de huevos, lo que a su vez permitiría explicar y predecir los cambios en el reclutamiento. Este componente (cuadrante 2,

should be considered. In addition, many populations are heterogeneous in regard to their spatial structure and/or presence of subpopulations, so egg production should be estimated taking these spatial characteristics into account (Morgan and Rideout 2008, Lowerre-Barbieri *et al.* 2009, Korta *et al.* 2010). In fact, the same population can display temporal variations in reproductive strategy, as observed for the Peruvian anchovy *Engraulis ringens*, which showed an alternation of cycles with one or two peaks in spawning activity over a period of 22 years (Mori *et al.* 2011), related to both population and environmental causes, with important implications for fisheries management. Of particular relevance to the estimation of egg production, but also of traditional SSB, is the occurrence of skipped spawning. The traditional view of iteroparity in fishes is one of an annual reproductive cycle, but the presence of mature individuals of species with different life strategies that fail to spawn in a given year is quite common (see review by Rideout and Tomkiewicz 2011).

All the aspects mentioned indicate plasticity, but within the limitations imposed by the ecological niche occupied by each species (or even population), so these parameters are often species- and/or population-specific. Consequently, reproductive potential should be estimated in each case, and the results should be compared for each population or species from the same taxonomic group, especially if they cohabit or are target species in mixed fisheries, as in the case of the black hakes *Merluccius senegalensis* and *M. polli* in African Atlantic waters. These two demersal species have overlapping bathymetric distributions and display different reproductive strategies in regard to spawning season and maturity ogive (Fernández-Peralta *et al.* 2011). Batch fecundity of common sardine and anchovy off Chile was studied for the same period (Cubillos *et al.* 2001), and the results revealed that this parameter was interannually stable for anchovy but varied significantly among years for common sardine. The causes of temporal variations in reproductive potential are diverse, but the main one, as shown in several of the symposium presentations, is the alteration of the parental stock structure. A well age- and size-structured population has greater reproductive potential (Nunes *et al.* 2011), with higher fecundity (Perea *et al.* 2011, Pájaro *et al.* 2011) and a longer spawning season (Alonso-Fernández and Saborido-Rey 2011), favoring the survival of early life stages and subsequent recruitment.

Most studies on reproductive potential have focused on females due to the limiting factor of egg production and maternal contribution (either direct or via the yolk) to embryonic and larval development. Nonetheless, increasing attention is being paid to male reproductive success (Trippel 2003, Nash *et al.* 2008), with studies addressing paternal factors that affect sperm production and viability (table 1) and their impact on egg fertilization rates (Trippel and Neil 2004). The role of males is particularly important in hermaphroditic species (Sattar *et al.* 2008, Lowerre-Barbieri 2011a) and in

fig. 1) representa los procesos de producción que dan el número potencial de cigotos, que se modifica por procesos posteriores de mortalidad durante la dinámica de estadios iniciales de vida para llegar en última instancia al número de reclutas (Ulltang 1996, Marshall *et al.* 1998). Además, las estimaciones de fecundidad en combinación con el cálculo de la producción de huevos en la mar nos permiten estimar la biomasa del stock reproductor, parámetro fundamental para evaluar el estado del stock y gestionar las pesquerías. El método de estimación de la producción de huevos dependerá de si la especie es determinada o indeterminada; en ambos casos la fecundidad (ya sea potencial o parcial) y la frecuencia de puesta son factores imprescindibles para el cálculo de la producción de huevos (Murua y Saborido-Rey 2003). Estos parámetros pueden variar a lo largo de la estación reproductiva (Kurita *et al.* 2003; Macchi *et al.* 2003, 2004; Murua y Motos 2006; Murua *et al.* 2006; Mehault *et al.* 2010), por lo que el momento en el que estas variables se estimen es crucial, y debe ser considerado. Por otro lado, gran parte de las poblaciones son heterogéneas en su estructura espacial y/o presencia de subpoblaciones, por lo que la producción de huevos debe ser estimada considerando también estas características espaciales (Morgan y Rideout 2008, Lowerre-Barbieri *et al.* 2009, Korta *et al.* 2010). Es más, una misma población puede presentar variaciones temporales en su estrategia reproductiva, como se sugiere para la anchoveta peruana, *Engraulis ringens*, que muestra alternancia de ciclos reproductivos con uno o dos picos de desove a lo largo de un periodo de 22 años (Mori *et al.* 2011) relacionados tanto con causas poblacionales como ambientales, y que tiene importantes implicaciones en las medidas de gestión pesquera. De especial relevancia para la estimación de la producción de huevos, pero también para la SSB tradicional, es la presencia de individuos con supresión temporal del ciclo reproductivo (*skipped spawning* en inglés); esto es, mientras que la visión tradicional de la iteroparidad implica que los individuos se reproducen cada año, se ha observado en especies con diferentes estrategias vitales, la presencia, más o menos común, de individuos maduros que no se reproducen anualmente (ver la revisión de Rideout y Tomkiewicz 2011).

Todos estos aspectos mencionados presentan una importante plasticidad, pero dentro de las limitaciones impuestas por el nicho ecológico que cada especie (o incluso población) ocupa, por lo que a menudo estos parámetros son específicos de cada especie y/o población. Por esta razón, la estimación del potencial reproductivo debe hacerse para cada caso, y los resultados deben ser comparados para cada población o especies del mismo grupo taxonómico, especialmente si éstas cohabitan o son objeto de una pesquería mixta, como es el caso de las merluzas negras, *Merluccius senegalensis* y *M. polli*, dos especies demersales que habitan las aguas del Atlántico africano cuya distribución batimétrica se solapa, pero que presentan estrategias reproductivas diferentes en cuanto a la época de puesta y a la ojiva de maduración (Fernández-Peralta *et al.* 2011). En Chile se ha estudiado la

species exhibiting differential growth, where the sex ratio can be altered by selective fishing mortality (Rijnsdorp *et al.* 2010).

Reproductive potential and recruitment

The link between reproductive potential and recruitment is established by the selective survival of eggs and larvae depending on parental characteristics (quadrants 3 and 4, fig. 1); that is, egg production is not sufficient to assure a certain recruitment and the parental stock must also ensure the viability of offspring. The concept of reproductive potential also includes egg viability. This is because some factors, especially maternal factors, play a determining role in the survival of offspring, especially in their interaction with the environment (Marteinsdottir and Steinarsson 1998, Lambert *et al.* 2003, Saborido-Rey *et al.* 2003). Thus, egg quality is influenced by maternal characteristics such as length and condition factor (Marteinsdottir and Steinarsson 1998, Saborido-Rey *et al.* 2003) and, in turn, it determines factors such as larval size, the rate of development, the point of no return, and larval activity (Miller *et al.* 1995, Pepin *et al.* 1997), and definitely determines the rate of survival and subsequent recruitment. Reproductive experience (i.e., recruit vs repeat spawners) also plays an important role in defining reproductive potential and recruitment. In many overfished stocks, the proportion of recruit spawners has increased, reducing their reproductive potential and, hence, recruitment (Saborido-Rey and Junquera 1999, Mehault *et al.* 2010). Central to understanding the theory of recruitment are the different critical period and match/mismatch hypotheses (see review by Anderson 1988). It has been observed that the parental stock's structure, demography, and reproductive potential determine the time and duration of the spawning season and, therefore, have a profound effect on recruitment (Wright and Trippel 2009, Lowerre-Barbieri *et al.* 2011b, Alonso-Fernández and Saborido-Rey 2011). Less studied but equally important is the spawning location, which also varies depending on the demographic structure of the stock and affects recruitment (Begg and Marteinsdottir 2002; Macchi *et al.* 2005; Lowerre-Barbieri *et al.* 2009, 2011a). Álvarez-Colombo *et al.* (2011) propose a mechanism for the retention of eggs and larvae of the Argentine hake *Merluccius hubbsi* based on behavior and transport during early life stages, and report a clear retention of early larvae in the spawning area (i.e., born in summer). Variations in hake spawning seasons due to population structure (Mehault *et al.* 2010) would produce different retention mechanisms.

Oliveros-Ramos and Peña (2011) developed a new model, based on the body size of each new cohort, to estimate recruitment of Peruvian anchovy (northern-central stock) during the period 1961–2009. One of the most important results of this study was the identification of two regime shifts in the recruitment dynamics (in 1971 and 1991). This model also revealed two recruitment periods per year for the

fecundidad parcial de la anchoveta y la sardina común para el mismo periodo (Cubillos *et al.* 2011), observándose que mientras en la anchoveta este parámetro era interanualmente estable, en la de sardina variaba significativamente entre años. Las causas que producen variaciones temporales en el potencial reproductivo son diversas, pero la principal, como se ha mostrado en varias presentaciones del simposio, es la alteración de la estructura del “stock” parental. Una población bien estructurada por clases de edad/talla tiene un mayor potencial reproductivo (Nunes *et al.* 2011), siendo mayor su fecundidad poblacional (Perea *et al.* 2011, Pájaro *et al.* 2011) y más extensa su temporada de puesta (Alonso-Fernández y Saborido-Rey 2011), lo que favorece la supervivencia de los primeros estadios de vida y, de aquí, el reclutamiento.

El grueso de los estudios realizados sobre el potencial reproductivo se ha centrado, con lógica, en las hembras, debido al factor limitante de la producción de huevos y al aporte materno (directo o mediante el vitelo) al desarrollo embrionario y larvario. No obstante, existe una creciente atención al papel de los machos en el éxito reproductivo (Trippel 2003, Nash *et al.* 2008), con trabajos que se centran en los factores paternos que afectan la producción y viabilidad del esperma (tabla 1) y su impacto en la tasa de fertilización del huevo (Trippel y Neil 2004). El papel de los machos es especialmente importante en especies con crecimiento diferencial, donde la proporción de sexos puede alterarse por mortalidad pesquera selectiva (Rijnsdorp *et al.* 2010), y en especial en especies hermafroditas (Sattar *et al.* 2008, Lowerre-Barbieri 2011a).

Potencial reproductivo y reclutamiento

El vínculo entre potencial reproductivo y reclutamiento se establece mediante la supervivencia selectiva de huevos y larvas en función de las características parentales (cuadrantes 3 y 4); es decir, la producción de huevos no es un mecanismo suficiente para asegurar un determinado reclutamiento, y el stock parental debe asegurar también la viabilidad de la prole. El concepto de potencial reproductivo incluye también la viabilidad de dicha producción. Esto es así porque se ha demostrado que algunos factores, especialmente maternos, determinan en gran medida la supervivencia de la prole, en especial en su interacción con el medio ambiente (Marteinsdottir y Steinarsson 1998, Lambert *et al.* 2003, Saborido-Rey *et al.* 2003). Así, la calidad del huevo está en función de características maternas como la talla y el factor de condición (Marteinsdottir y Steinarsson 1998, Saborido-Rey *et al.* 2003), y a su vez determina factores como el tamaño de la larva, la tasa de desarrollo, el punto de no retorno o la actividad larvaria (Miller *et al.* 1995, Pepin *et al.* 1997), y en definitiva la tasa de supervivencia y de aquí el reclutamiento. También la experiencia en la reproducción, es decir hembras multíparas frente a primíparas, ha demostrado jugar un papel importante en la definición de potencial reproductivo y el reclutamiento. En muchas poblaciones

stock, which Perea *et al.* (2011) showed were highly correlated with egg production and the two main spawning periods of Peruvian anchovy. Modeling reproductive potential in relation to recruit abundance enables a better analysis of variations in recruitment.

Reproductive potential and fisheries management

The concept of reproductive potential was developed because of the substantial evidence indicating that important overexploited and collapsed fisheries (e.g., Newfoundland cod fishery) had not been able to recover despite the measures implemented (Morgan *et al.* 1999, Hutchings 2000, Hutchings and Reynolds 2004), affecting their resilience (Kjesbu *et al.* 2010 and references therein). In spite of major advances in understanding the mechanisms that affect reproductive potential, its causes and consequences, the integration of this concept in the stock assessment, scientific advice, and in fisheries management is still pending and needs special attention despite the remarkable efforts of recent years (Murawski *et al.* 2001, Marshall *et al.* 2006, Morgan 2008, Lowerre-Barbieri 2009, Morgan *et al.* 2009, Murua *et al.* 2010). It is first necessary to distinguish between SRP and exploitable biomass, because even though the objective of a fishery is to harvest a biomass, fisheries management does not have to use this objective and, therefore, new biological reference points can and should be defined based on SRP. In the case of stock-recruitment models, efforts have been made to refine the estimation of SSB using only the female stock or more suitable maturity ogives (Morgan *et al.* 2009, Murua *et al.* 2010), but also using reproductive potential indices other than SSB (Marteinsdottir and Thorarinsson 1998, Scott *et al.* 1999, Mehault *et al.* 2010, Morgan *et al.* 2011). Pérez-Rodríguez *et al.* (2011) estimated reproductive potential as female spawning stock biomass (FSSB) and total egg production (TEP) for the Flemish Cap cod *Gadus morhua*. They found that the annual variation in TEP relative to FSSB was significant and concluded that it was necessary to estimate potential fecundity annually in order to use it as an index in the evaluation and management of this population.

Moreover, recovery plans should focus on recovering SRP and not SSB as usually occurs; this requires implementing exploitation patterns or protected areas oriented to preserve the individuals with greater reproductive potential. Perea *et al.* (2011) analyzed the use of potential egg production (PEP) as a tool for fisheries management, as well as a reproductive index to better predict recruitment. As previously mentioned, these authors found that larger-sized females produce a proportionally larger number of eggs and, thus, contribute proportionally more to PEP. In addition, they simulated different management scenarios (with or without closed fishing seasons), and concluded that when fishery closures were enforced during the main spawning seasons, 57% of PEP was protected, 22% in summer and 35% in winter-spring, indicating that establishing closed seasons is

sobreexplotadas la proporción de hembras primíparas ha aumentado reduciendo su potencial reproductivo y el consiguiente reclutamiento (Saborido-Rey y Junquera 1999, Mehault *et al.* 2010). Punto central en la teoría del reclutamiento son las diversas hipótesis de periodo crítico, *match-mismatch*, y similares (ver revisión de Anderson 1988), que en general vienen a converger en la hipótesis de que las fases larvarias deben coincidir en tiempo y espacio con una serie de circunstancias ecológicas óptimas para su supervivencia máxima. Pues bien, se ha demostrado que la estructura del stock parental, su demografía y el potencial reproductivo determinan el momento y duración de la época de puesta y, por tanto, tienen un profundo efecto en el reclutamiento (Wright y Trippel 2009, Lowerre-Barbieri *et al.* 2011b, Alonso-Fernández y Saborido-Rey 2011). Menos estudiada pero no menos relevante es la localización de la puesta, que también varía en función de la estructura demográfica del stock, afectando al reclutamiento (Begg y Marteinsdottir 2002; Macchi *et al.* 2005; Lowerre-Barbieri *et al.* 2009, 2011a). Así, Álvarez-Colombo *et al.* (2011) proponen un mecanismo de retención de huevos y larvas para la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*), basándose en el comportamiento y transporte durante las primeras etapas de vida, observando una clara retención en el área de puesta de larvas tempranas; esto es, nacidas en los meses de verano. Variaciones en la época de puesta de la merluza debidas a la estructura poblacional (Mehault *et al.* 2010) producirían mecanismos de retención diferentes.

Oliveros-Ramos y Peña (2011) desarrollan un nuevo modelo, basado en el tamaño corporal de cada nueva cohorte, para estimar el reclutamiento del stock norte-centro de la anchoveta para el periodo 1961–2009. Entre los resultados más significativos de este trabajo se encuentra la identificación de dos cambios de fase ó régimen en la dinámica del reclutamiento (1971 y 1991). En este modelo además se constatan dos períodos de reclutamiento por año para la población, que Perea *et al.* (2011) demuestran altamente correlacionados con la producción de huevos de los dos periodos principales de desove de la anchoveta. El modelado del potencial reproductivo en relación con la abundancia de reclutas permite un mejor análisis de las fluctuaciones del reclutamiento.

Potencial reproductivo y gestión pesquera

El concepto de potencial reproductivo se ha desarrollado ante las evidencias de que importantes pesquerías sobreexplotadas e incluso colapsadas (como el bacalao de Terranova) no se han podido recuperar a pesar de las medidas implementadas (Morgan *et al.* 1999, Hutchings 2000, Hutchings y Reynolds 2004), afectando su resiliencia (Kjesbu *et al.* 2010 y citas mencionadas allí). A pesar de los importantes avances en la comprensión de los mecanismos que afectan al potencial reproductivo, sus causas y consecuencias, la integración de este concepto en los procesos de evaluación científica del

an effective measure to protect the periods of maximum spawning activity.

The importance of reproductive potential in the context of fisheries management is clear. Most studies on population fecundity have focused on gonochoric, promiscuous, oviparous, and pelagic spawning species, since their reproductive strategy tends to be the one adopted by the most abundant and commercially important species. Nonetheless, the concept of reproductive potential is universal and is rapidly evolving towards species with different life strategies and subjected to varying degrees of commercial (industrial or artisanal) or recreational exploitation. Also, if we consider the definition in the strict sense of SRP as “a stock’s ability to produce viable eggs and larvae”, and incorporate the fact that these individuals may eventually recruit to the fishery, the concept acquires a more clear and greater ecological importance because it implies the ability of a stock to replenish itself and remain stable in the ecosystem, thereby adding an evolutionary perspective. Greater attention should thus be paid to hermaphroditic species, where the population structure and especially the sex ratio play an important role in the production of recruits, particularly in the case of sequentially hermaphroditic species or harem-forming species (hermaphroditic or not). In this regard, parental effects acquire great importance in the case of species showing strong territoriality that build and defend nests (spatial aspects) and, in general, those that defend and take care of their young (behavioral aspects), and in the extreme case of viviparous species, due to their low fecundity, the effects of maternal care on offspring are highly relevant. These characteristics regarding reproductive potential are common of species exploited by the artisanal fleet (which constitute 50% of the world’s catch), species that are particularly vulnerable (elasmobranchs and deep-water species), or species inhabiting sensitive ecosystems (tropical or coral-reef species).

CONCLUSIONS

The I Iberoamerican Symposium on Reproductive Ecology, Recruitment and Fisheries sought to address four main aspects and was divided into the following thematic sessions:

1. Reproductive strategies of aquatic organisms.
2. Reproductive potential and causes of its variation.
3. Recruitment processes.
4. Implications for fisheries management and assessment.

A total of 47 oral and 67 poster presentations dealt with different subjects, from modern methods of estimating fecundity and reproductive potential to the incorporation of reproductive variables and recruitment data in stock assessments and fisheries management. The extended abstracts of all the contributions can be found in Saborido-Rey *et al.* (2011). More specifically, in the first session the presentations focused on the estimation of several reproductive parameters

estado de los stocks, en el asesoramiento y en la gestión pesquera, es todavía una causa pendiente y que necesita de especial atención a pesar de los notables esfuerzos de los últimos años (Murawski *et al.* 2001, Marshall *et al.* 2006, Morgan 2008, Lowerre-Barbieri 2009, Morgan *et al.* 2009, Murua *et al.* 2010). En primer lugar, es preciso discernir entre PRS y biomasa explotable, porque si bien es cierto que la pesquería tiene como objetivo una biomasa, la gestión pesquera no tiene por qué usar este objetivo y por tanto se pueden y deben definir nuevos puntos de referencia biológicos basados en el PRS. En el caso de los modelos stock-reclutamiento se han hecho intentos para refinar la estimación de la SSB usando sólo la población de hembras o con ojivas más adecuadas (Morgan *et al.* 2009, Murua *et al.* 2010), pero también usando índices de potencial reproductivo alternativos a la SSB (Marteinsdottir y Thorarinsson 1998, Scott *et al.* 1999, Mehault *et al.* 2010, Morgan *et al.* 2011). Así, Pérez-Rodríguez *et al.* (2011) estimaron el potencial reproductivo como la biomasa en puesta de hembras (FSSB, por sus siglas en inglés) y la producción total de huevos de la población (TEP) para el bacalao, *Gadus morhua*, de Flemish Cap, constatando que la variación anual del TEP con relación a la FSSB era significativa y, por lo tanto, concluyeron sobre la necesidad de estimar la fecundidad potencial anualmente a efectos de usarla como índice en la evaluación y gestión de esta población.

Además, los planes de recuperación deben dirigirse a recuperar el PRS y no la SSB como habitualmente se hace, para lo cual se deben implementar patrones de explotación o áreas protegidas que preserven los individuos con mayor potencial reproductivo. En este sentido, Perea *et al.* (2011) investigaron el uso de la producción potencial de huevos (PPH) como herramienta para la gestión pesquera, así como un índice reproductivo para una mejor predicción del reclutamiento. Como hemos mencionado anteriormente, estos autores en su investigación encontraron que hembras de mayor talla producen proporcionalmente mayor número de huevos y, por lo tanto, contribuyen proporcionalmente en mayor medida a la PPH. Asimismo, su trabajo simuló varias herramientas de gestión con distintos escenarios (con o sin “vedas reproductivas”), concluyendo que en los periodos de “veda reproductiva” se protegía un 57% de la PPH, 22% en verano y 35% en invierno-primavera, lo que constituía una eficaz medida de manejo para la protección de los periodos de máxima actividad reproductiva.

Así pues la importancia del potencial reproductivo en el contexto de la gestión pesquera es clara. Por ello gran parte de los estudios sobre fecundidad poblacional se han centrado en especies gonocóricas, promiscuas, ovíparas y de puesta pelágica, ya que su estrategia reproductiva suele ser la adoptada por las especies más abundantes y de mayor valor comercial. No obstante, el concepto de potencial reproductivo es universal y está evolucionando rápidamente hacia especies con estrategias vitales diferentes y sometidas a distinto grado de explotación comercial (industrial o artesanal) o

such as size at first maturity, fecundity, distribution of the spawners and interannual variability, and the description of the different reproductive strategies observed in a wide range of species that inhabit cold, temperate, and tropical waters of the Atlantic and Pacific oceans, Mediterranean and Caribbean seas, and major Iberoamerican freshwater basins. In the second session, the contributions presented models to estimate the reproductive potential of fish, placing special emphasis on the importance of the population structure and maternal effects on the productivity of species. The conclusion was that larger females contribute more to reproductive potential than younger spawners. In the third session, the presentations analyzed variations in recruitment in relation to estimates of reproductive potential, including novel methods to estimate recruitment and its temporal variation. Finally, the presentations in the fourth session (and some of the others) highlighted the importance of including reproductive potential in fisheries assessment and management models, both in regard to establishing fishing moratoriums in spawning seasons and areas, and in regard to using management strategy evaluation tools to examine their robustness by including different reproductive parameters. The wide range of topics, species, regions, and habitats addressed in this symposium opens the door to future collaboration and establishing linkages as part of the Iberoamerican Network for Fisheries Research. The ten papers published in this issue summarize the most important questions and points discussed during the four intense days of the symposium.

ACKNOWLEDGEMENTS

Many people contributed to the organization of the Iberoamerican Symposium on Reproductive Ecology, Recruitment and Fisheries and it is impossible to list them all. We would, however, like to particularly recognize the efforts of Y Molaes and M Martínez (CETMAR), as well as S Rábade (IIM-CSIC), who also assisted in the production of the symposium proceedings book, and the entire fisheries group at IIM-CSIC. Our most sincere gratitude to the other members of the organizing committee, A Perea, R Domínguez-Petit, P de Tarso-Chaves and A González-Garcés, by their invaluable contribution. The symposium was made possible thanks to economic support from the following: Ministerio de Ciencia e Innovación, Xunta de Galicia, and Instituto Español de Oceanografía. Special thanks to Caixanova for financial support and use of the auditorium.

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

Alonso-Fernández A, Saborido-Rey F. 2011. Maternal influence on the variation of the reproductive cycle of *Trisopterus luscus* (Gadidae). *Cienc. Mar.* 37: 619–632.

recreativa. Pero además, si consideramos la definición de PRS *sensu stricto* como “la capacidad de la población para producir huevos y larvas viables”, e incorporamos además el hecho de que estos individuos pueden finalmente ser reclutados a la pesquería, el concepto adquiere una dimensión ecológica mayor y de clara importancia pues lleva implícita la capacidad de una población para reemplazarse y continuar en equilibrio en su ecosistema, añadiendo por tanto una perspectiva evolutiva. Así, se requiere una mayor atención a especies hermafroditas donde la estructura poblacional, y en especial la proporción de sexos, juegan un papel relevante en la producción de reclutas, especialmente en especies con hermafroditismo secuencial, o en las que se constituyen harenes (hermafroditas o no). En este sentido los efectos parentales adquieren gran importancia en especies con marcada territorialidad (aspectos espaciales) que construyen y defienden nidos, y en general las que dotan de una defensa o cuidado a la prole (aspectos de comportamiento), en el caso extremo las especies vivíparas, por cuya baja fecundidad los efectos maternos en el cuidado de la prole son especialmente relevantes. Este conjunto de características del potencial reproductivo son propias de especies explotadas artesanalmente (que constituyen el 50% de las capturas mundiales), especialmente vulnerables (elasmobranquios y especies de aguas profundas), o de ecosistemas sensibles (tropicales o de arrecifes coralinos).

CONCLUSIONES

El I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías pretendía abordar cuatro aspectos primordiales para lo que se dividió en sendas sesiones temáticas:

1. Estrategias reproductivas de organismos acuáticos.
2. Potencial reproductivo y causas de su variación.
3. Procesos de reclutamiento.
4. Implicaciones en la evaluación y gestión pesquera.

Se presentaron un total de 47 trabajos orales y 67 paneles que abarcaron distintas temáticas, desde métodos modernos para la estimación de la fecundidad y potencial reproductivo, hasta la incorporación de variables reproductivas e información sobre reclutamiento en las evaluaciones de poblaciones y gestión de pesquerías. Los resúmenes extensos de todos estos trabajos están disponibles en el artículo de Saborido-Rey *et al.* (2011). Más concretamente, los trabajos presentados versaron sobre la estimación de distintos parámetros reproductivos como talla de primera maduración, fecundidad, distribución de los ponedores y variabilidad interanual, así como la descripción de las distintas estrategias reproductivas que podemos diferenciar en un amplio rango de especies que habitan las aguas frías, templadas y tropicales de los océanos Atlántico y Pacífico, de los mares Mediterráneo y Caribe, y de las principales cuencas de agua

- Álvarez-Colombo G, Dato C, Macchi G, Palma E, Machinandarena L, Christiansen HE, Betti P, Derisio C, Martos P, Castro-Machado F, Brown D, Ehrlich M, Mianzan H, Acha M. 2011. Distribution and behavior of Argentine hake larvae: Evidence of a biophysical mechanism for self-recruitment in northern Patagonian shelf waters. *Cienc. Mar.* 37: 633–657.
- Anderson JT 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 8: 55–66.
- Begg GA, Marteinsdottir G. 2002. Environmental and stock effects on spawning origins and recruitment of cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 229: 263–277.
- Beverton RJH, Holt SJ. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Inv. Ser. 2, Sea Fish.* 19: 1–533.
- Cardinale M, Arrhenius F. 2000. The influence of stock structure and environmental conditions on the recruitment process of Baltic cod estimated using a generalized additive model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 2402–2409.
- Chambers RC, Trippel EA. 1997. Early life history and recruitment in fish populations. *Fish and Fisheries Series 21*. Chapman and Hall, London, xxxii + 596 pp.
- Cubillos LA, Alarcón C, Castillo-Jordán C, Claramunt G, Oyarzún C, Gacitúa S. 2011. Spatial and temporal changes in batch fecundity of common sardine and anchovy off central and southern Chile (2002–2007). *Cienc. Mar.* 37: 547–564.
- Domínguez-Petit R, Saborido-Rey F. 2010. New bioenergetic perspective of European hake (*Merluccius merluccius* L.) reproductive ecology. *Fish. Res.* 104: 83–88.
- Domínguez-Petit R, Saborido-Rey F, Medina I. 2010. Changes of proximate composition, energy storage and condition of European hake (*Merluccius merluccius*, L. 1758) through the spawning season. *Fish. Res.* 104: 73–82.
- Evans RP, Parrish CC, Brown JA, Davis PJ. 1996. Biochemical composition of eggs from repeat and first-time spawning captive Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture* 139: 139–149.
- Fernández-Peralta L, Salmerón F, Rey J, Puerto A, García-Cancela R. 2011. Reproductive biology of black hakes (*Merluccius polli* and *M. senegalensis*) off Mauritania. *Cienc. Mar.* 37: 527–546.
- Gilbert DJ. 1997. Towards a new recruitment paradigm for fish stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 969–977.
- Green BS. 2008. Maternal effects in fish populations. *Adv. Mar. Biol.* 54: 1–105.
- Hilborn R, Walters CJ. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, dynamics and uncertainty*. Chapman and Hall, New York.
- Hunter JR, Leong RJH. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. US* 79: 215–230.
- Hutchings JA. 2000. Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* 406: 882–885.
- Hutchings JA, Reynolds JD. 2004. Marine fish population collapses: Consequences for recovery and extinction risk. *BioScience* 54: 297–309.
- Kjesbu OS. 2009. Applied fish reproductive biology: Contribution of individual reproductive potential to recruitment and fisheries management. In: Jakobsen T, Fogarty MJ, Megrey BA, and Moksness E (eds.), *Fish Reproductive Biology*. Wiley-Blackwell Scientific Publications, Chichester, UK, pp. 293–334.
- Kjesbu OS, Murua H, Witthames P, Saborido-Rey F. 2010. Method development and evaluation of stock reproductive potential of marine fish. *Fish. Res.* 104: 1–7.
- Korta M, Domínguez-Petit R, Murua H, Saborido-Rey F. 2010. Regional variability in reproductive traits of European hake *Merluccius merluccius* L. populations. *Fish. Res.* 104: 64–72.

dulce iberoamericanas. En otro bloque de charlas se presentaron modelos para estimar el potencial reproductivo de los peces, haciendo especial hincapié en la importancia de la estructura de la población y los efectos maternos en la productividad de la especie; la conclusión fue que hembras más grandes contribuyen en mayor medida al potencial reproductivo en comparación con reproductores más jóvenes. En un tercer bloque los trabajos presentaron análisis sobre la variación del reclutamiento en relación con las estimaciones del potencial reproductivo, incluyendo metodologías novedosas para la estimación del reclutamiento y su variación en el tiempo. Finalmente, las presentaciones del último bloque y parte de los anteriores secciones, destacaron la importancia de incluir el potencial reproductivo en la evaluación y gestión de las pesquerías, tanto por el lado de establecer moratorias de pesca en épocas y zonas de puesta, como por el de utilizar la herramienta de Evaluación de Estrategias de Gestión (MSE, por sus siglas en inglés), revisando la robustez de las mismas mediante la inclusión de los distintos parámetros de reproducción. Por lo tanto, este amplio abanico, tanto de temas como de especies, regiones y hábitats, facilita la colaboración o creación de vínculos para el sustento de la Red Iberoamericana de Investigación Pesquera. Los 10 trabajos publicados en este número resumen las cuestiones y puntos más importantes discutidos durante los intensos cuatro días que duró el simposio.

AGRADECIMIENTOS

Han sido numerosas las personas que han contribuido a la organización del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías y es imposible listarlas a todas, pero es preciso destacar a Y Molares y M Martínez, del CETMAR, y a S Rábade, del IIM-CSIC, en particular a esta última también por su contribución en la producción del libro de actas del simposio, así como a todo el equipo de pesquerías del IIM-CSIC. Nuestro más sincero agradecimiento a los otros miembros del comité organizador, A Perea, R Domínguez-Petit, P de Tarso Chaves y A González-Garcés, por su inestimable contribución. El simposio fue posible gracias al apoyo económico del Ministerio de Ciencia e Innovación, la Xunta de Galicia y el Instituto Español de Oceanografía. Se agradece en especial a Caixanova su apoyo económico y cesión del auditorio.

- Koslow JA. 1992. Fecundity and the stock-recruitment relationship. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 210–217.
- Köster FW, Schnack D, Möllmann C. 2003. Scientific knowledge on biological processes potentially useful in fish stock predictions. *Sci. Mar.* 67: 101–127.
- Kurita Y, Meier S, Kjesbu OS. 2003. Oocyte growth and fecundity regulation by atresia of Atlantic herring (*Clupea harengus*) in relation to body condition throughout the maturation cycle. *J. Sea Res.* 49: 203–219.
- 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.

- Lambert Y, Yaragina NA, Kraus G, Marteinsdottir G, Wright P. 2003. Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fishes. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 33: 115–159.
- Lowerre-Barbieri SK. 2009. Reproduction in relation to conservation and exploitation of marine fishes. In: Jamieson BGM (ed.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Fishes (agnathans and bony fishes)*. Vol. 8B. Science Publishers, Enfield, New Hampshire, pp. 371–394.
- Lowerre-Barbieri SK, Henderson N, Llopiz J, Walters S, Bickford J, Muller R. 2009. Defining a spawning population (*Cynoscion nebulosus*) over temporal, spatial, and demographic scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 394: 231–245.
- Lowerre-Barbieri SK, Brown-Peterson NJ, Murua H, Tomkiewicz J, Wyanski D, Saborido-Rey F. 2011a. Emerging issues and methodological advances in fisheries reproductive biology. *Mar. Coast. Fish.* 3: 32–51.
- Lowerre-Barbieri SK, Ganiak K, Saborido-Rey F, Murua H, Hunter JR. 2011b. Reproductive timing in marine fishes: Variability, temporal scales, and methods. *Mar. Coast. Fish.* 3: 71–91
- Ma Y, Kjesbu OS, Jorgensen T. 1998. Effects of ration on the maturation and fecundity in captive Atlantic herring (*Clupea harengus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 900–908.
- Macchi GJ, Acha M, Militelli MI. 2003. Seasonal egg production of whitemouth croaker (*Micropogonias furnieri*) in the Río de la Plata estuary. *Fish. Bull.* 101: 332–342.
- Macchi GJ, Pájaro M, Ehrlich M. 2004. Seasonal egg production pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fish. Res.* 67: 25–38.
- Macchi GJ, Pájaro M, Madirolas A. 2005. Can a change in the spawning pattern of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) affect its recruitment? *Fish. Bull.* 103: 445–452.
- Marshall CT, Kjesbu OS, Yagarina 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, Yagarina NA, Lambert Y, Kjesbu OS. 1999. Total lipid energy as a proxy for total egg production by fish stocks. *Nature* 402: 288–290.
- Marshall CT, O'Brien L, Tomkiewicz J, Köster FW, Kraus G, Marteinsdottir G, Morgan MJ, Saborido-Rey F, Blanchard JL, Secor DH, Wright PJ, Mukhina NV, Björnsson H. 2003. Developing alternative indices of reproductive potential for use in fisheries management: Case studies for stocks spanning an information gradient. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 33: 161–190.
- Marshall CT, Needle CL, Thorsen A, Kjesbu OS, Yagarina NA. 2006. Systematic bias in estimates of reproductive potential of an Atlantic cod (*Gadus morhua*) stock: Implications for stock-recruit theory and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63: 980–994.
- Marteinsdottir G, Steinarsson A. 1998. Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *J. Fish Biol.* 52: 1241–1258.
- Marteinsdottir G, Thorarinsson K. 1998. Improving the stock-recruitment relationship in Icelandic cod (*Gadus morhua*) by including age diversity of spawners. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1372–1377.
- Marteinsdottir G, Begg GA. 2002. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 235: 235–256.
- Mehault S, Domínguez-Petit R, Cerviño S, Saborido-Rey F. 2010. Variability in total egg production and implications for management of the southern stock of European hake. *Fish. Res.* 104: 111–122.
- Miller TJ, Herra T, Legget WC. 1995. An individual-based analysis of the variability of eggs and their newly hatched larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*) on the Scotian Shelf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 1083–1093.
- Morgan MJ. 2008. Integrating reproductive biology into scientific advice for fisheries management. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 41: 37–51.
- Morgan MJ, Rideout RM. 2008. The impact of intrapopulation variability in reproductive traits on population reproductive potential of Grand Bank American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) and yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*). *J. Sea Res.* 59: 186–197.
- Morgan MJ, Burnett J, Aro E. 1999. Variations in maturation, growth, condition and spawning stock biomass production in groundfish. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 25: ix–xi.
- Morgan MJ, Murua H, Kraus G, Lambert Y, Marteinsdottir G, Marshall CT, O'Brien L, Tomkiewicz J. 2009. The evaluation of reference points and stock productivity in the context of alternative indices of stock reproductive potential. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 66: 404–414.
- Morgan MJ, Pérez-Rodríguez A, Saborido-Rey F. 2011. Does increased information about reproductive potential result in better prediction of recruitment? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 68: 1361–1368.
- Mori J, Buitrón B, Perea A, Peña C, Espinoza C. 2011. Interannual variability of the reproductive strategy of the Peruvian anchovy off northern-central Peru. *Cienc. Mar.* 37: 513–525.
- Murawski SA, Rago PJ, Trippel EA. 2001. Impacts of demographic variation in spawning characteristics on reference points for fishery management. *ICES J. Mar. Sci.* 58: 1002–1014.
- Murua H, Saborido-Rey F. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 33: 23–31.
- Murua H, Motos L. 2006. Reproductive strategy and spawning activity of the European Hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. *J. Fish Biol.* 69: 1288–1303; doi:10.1111/j.1095-8649.2006.01169.x.
- Murua H, Kraus G, Saborido-Rey F, Witthames PR, Thorsen A, Junquera S. 2003. Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 33: 33–54.
- Murua H, Lucio P, Santurtún M, Motos L. 2006. Seasonal variation in egg production and batch fecundity of European hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. *J. Fish Biol.* 69: 1304–1316.
- Murua H, Quincoces I, García D, Korta M. 2010. Is the northern European hake, *Merluccius merluccius*, management procedure robust to the exclusion of reproductive dynamics? *Fish. Res.* 104: 123–135.
- Myers RA. 1997. Comment and reanalysis: Paradigms for recruitment studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 978–981.
- Nash RDM, Kjesbu OS, Trippel EA, Finden H, Geffen AJ. 2008. Potential variability in the paternal contribution to stock reproductive potential of northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 41: 71–83.
- Nunes C, Silva A, Marques V, Ganiak K. 2011. Integrating fish size, condition and population demography in the estimation of Atlantic sardine annual fecundity. *Cienc. Mar.* 37: 565–584.
- Oliveros-Ramos R, Peña C. 2011. Modeling and analysis of the recruitment of Peruvian anchovy *Engraulis ringens* between 1961 and 2009. *Cienc. Mar.* 37: 659–674.
- Pájaro M, Leonarduzzi E, Hansen J, Macchi GJ. 2011. Analysis of the reproductive potential of two stocks of *Engraulis anchoita* in the Argentine Sea. *Cienc. Mar.* 37: 603–618.

- Paulik GJ. 1973. Studies of the possible form of the stock and recruitment curve. Rapp. P-V Réun. Cons. Int. Explor. Mer 164: 302–315.
- Pépin P, Orr DC, Anderson JT. 1997. Time to hatch and larval size in relation to temperature and egg size in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54: 2–10.
- Perea A, Peña C, Oliveros-Ramos R, Buitrón B, Mori J. 2011. Potential egg production, recruitment, and closed fishing season of the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*): Implications for fisheries management. Cienc. Mar. 37: 585–601.
- Pérez-Rodríguez A, Morgan MJ, Rideout RM, Domínguez-Petit R, Saborido-Rey F. 2011. Study of the relationship between total egg production, female spawning stock biomass, and recruitment in Flemish Cap cod (*Gadus morhua*). Cienc. Mar. 37: 675–687.
- Ricker WE. 1954. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Bd. Canada 11: 559–623.
- Rideout RM, Tomkiewicz J. 2011. Skipped spawning in fishes: More common than you might think. Mar. Coast. Fish 3: 176–189.
- Rijnsdorp AD, van Damme CJG, Witthames PR. 2010. Implications of fisheries-induced changes in stock structure and reproductive potential for stock recovery of a sex-dimorphic species, North Sea plaice. ICES J. Mar. Sci. 67: 1931–1938.
- Rothschild BJ, Fogarty MJ. 1989. Spawning stock biomass: A source of error in recruitment/stock relationship and management advice. ICES J. Cons. 45: 131–135.
- 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, Kjesbu OS, Thorsen A. 2003. Buoyancy of Atlantic cod larvae in relation to developmental stage and maternal influences. J. Plankton Res. 25: 291–307.
- Saborido-Rey F, Murua H, Tomkiewicz J, Lowerre-Barbieri S. 2010. Female reproductive strategies: An energetic balance between maturation, growth and egg production. In Wyanski DM, Brown-Peterson PJ (eds.). Proceedings of the Fourth Workshop on Gonadal Histology of Fishes, El Puerto de Santa María, Spain, pp. 15–18. Available: hdl.handle.net/10261/24937.
- Saborido-Rey F, Macchi G, Murua H, Perea A, Domínguez-Petit R, Chaves PT, González-Garcés A (eds). 2011. Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Actas del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías, Vigo, Spain, 400 pp., <http://hdl.handle.net/10261/39081>.
- Sattar SA, Jørgensen C, Fiksen Ø. 2008. Fisheries-induced evolution of energy and sex allocation. Bull. Mar. Sci. 83: 235–250.
- Scott BE, Marteinsdottir G, Wright P. 1999. Potential effects of maternal factors on spawning stock–recruitment relationships under varying fishing pressure. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56: 1882–1890.
- Scott BE, Marteinsdottir G, Begg GA, Wright P, Kjesbu OS. 2005. 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.
- Shepherd JG. 1982. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and the construction of sustainable yield curves. ICES J. Cons. 40: 67–75.
- Trippel EA. 1998. Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. Trans. Am. Fish. Soc. 127: 339–359.
- Trippel EA. 1999. Estimation of stock reproductive potential: History and challenges for Canadian Atlantic gadoid stock assessments. Variations in maturation, growth, condition and spawning stock biomass production in groundfish. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 25: 61–81.
- Trippel EA. 2003. Estimation of male reproductive success of marine fishes. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 33: 81–113.
- 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.
- 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 & Hall, London, pp. 31–62.
- Ulltang Ø. 1996. Stock assessment and biological knowledge: Can prediction uncertainty be reduced? ICES J. Mar. Sci. 53: 659–675.
- Winemiller KO, Rose KA. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: Implications for population regulation. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 2196–2218.
- Wright PJ, Trippel EA. 2009. Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: Consequences to reproductive success. Fish Fish. 10: 283–304.