

Influence of environmental factors on the spawning of sciaenids in the Buenos Aires Coastal Zone, Argentina

Influencia de los factores ambientales en el desove de los esciéndidos en la zona costera de Buenos Aires, Argentina

Maria Inés Militelli^{1,2*}, Karina Andrea Rodrigues^{1,2}, Federico Cortés¹, Gustavo Javier Macchi^{1,2}

¹ Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Paseo Victoria Ocampo No. 1, CC. 175, Mar del Plata 7600, Argentina.

² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Rivadavia, 1917, 1033 Buenos Aires, Argentina.

* Corresponding author. Email: militell@inidep.edu.ar

ABSTRACT. The fish community in coastal waters of the Buenos Aires Province is dominated by seven sciaenid species: *Micropogonias furnieri*, *Cynoscion guatucupa*, *Macrodon ancylodon*, *Pogonias cromis*, *Umbrina canosai*, *Paralonchurus brasiliensis*, and *Menticirrhus americanus*. The relation between sciaenid spawning females and environmental factors was examined in order to describe the spawning strategy of these species in Argentine coastal waters. Sciaenid species were classified into three groups according to the thermohaline range of the spawning areas: (a) estuarine spawners associated with the bottom salinity front comprised those species that spawned in the inner area of the estuary in accordance with the main horizontal salinity gradients at the bottom (*M. furnieri*, *M. ancylodon*, and *P. chromis*); (b) estuarine spawners not associated with the bottom salinity front comprised those species that spawned mainly in the middle of the estuary, in brackish water with salinities ranging from 24 to 30 (*P. brasiliensis* and *M. americanus*); and (c) marine spawners comprised those species that always spawned in salt water (salinity values higher than 30) in the outer area of the Río de la Plata Estuary or El Rincón, in the southern part of Buenos Aires Province (*C. guatucupa*, *U. canosai*, and *M. furnieri*). *Micropogonias furnieri*, the most abundant sciaenid in Argentina that presents the highest latitudinal distribution, can behave as a marine or estuarine spawner depending on the environmental characteristics. This allows it to make better use of each ecosystem and thus increase its survival chances.

Key words: Sciaenidae, spawning, environmental factors, Río de la Plata estuary.

RESUMEN. La ictiofauna de las aguas costeras de la provincia de Buenos Aires está dominada por siete especies de esciéndidos: *Micropogonias furnieri*, *Cynoscion guatucupa*, *Macrodon ancylodon*, *Pogonias cromis*, *Umbrina canosai*, *Paralonchurus brasiliensis* y *Menticirrhus americanus*. Con el propósito de describir la estrategia de desove de estas especies en las aguas costeras de Argentina, se analizó la relación entre las hembras de esciéndidos en puesta y los factores ambientales. Las especies de esciéndidos fueron clasificadas en tres grupos de acuerdo con el intervalo termohalino de las áreas de puesta: (a) desovante estuarino asociado al frente salino de fondo, incluyó las especies que desovarón principalmente en el área interna del estuario en concordancia con los mayores gradientes horizontales de salinidad de fondo (*M. furnieri*, *M. ancylodon* y *P. cromis*); (b) desovante estuarino no asociado al frente salino de fondo, incluyó las especies que desovarón principalmente en la zona media del estuario, en aguas salobres con salinidades que oscilaron entre 24 y 30 (*P. brasiliensis* y *M. americanus*); y (c) desovante marino, incluyó las especies que desovarón siempre en aguas marinas (valores de salinidad superiores a 30) tanto en la zona externa del estuario del Río de la Plata como en El Rincón, al sur de la provincia de Buenos Aires (*C. guatucupa*, *U. canosai* y *M. furnieri*). *Micropogonias furnieri*, el esciéndido más abundante de Argentina que presenta la mayor distribución latitudinal, puede comportarse como desovante marino o estuarial según las características ambientales. Esto le permite lograr un mayor aprovechamiento de cada ecosistema y, en consecuencia, aumentar sus probabilidades de supervivencia.

Palabras clave: Sciaenidae, desove, factores ambientales, estuario del Río de la Plata.

INTRODUCTION

In the Argentine Sea, in particular the Buenos Aires Coastal Zone, the confluence of continental and shelf waters generates two frontal zones known as the Río de la Plata Estuary (34° S–36° S) and El Rincón (39° S–41° S) (Guerrero *et al.* 1997, Guerrero 1998). Fronts are biologically important

INTRODUCCIÓN

En el mar Argentino, en particular en la zona costera de Buenos Aires (Argentina), la confluencia de las aguas costeras y continentales generan dos zonas frontales conocidas como el estuario del Río de la Plata (34° S–36° S) y El Rincón (39° S–41° S) (Guerrero *et al.* 1997, Guerrero 1998).

due to their physical characteristics that allow the aggregation of plankton and particulate matter, favoring the concentration of individuals of different levels of the food chain (Le Fèvre 1986, Largier 1993).

There are three major classes of physical processes that combine to yield favorable reproductive habitats for coastal pelagic fishes: (1) enrichment processes (upwelling, mixing, etc.), (2) concentration processes (convergence, frontal formation, water column stability), and (3) processes favoring retention within (or drift toward) the appropriate habitat (Bakun 1996). For this reason, front areas are considered to be favorable reproductive habitats (Le Fèvre 1986, Largier 1993, Agostini and Bakun 2002).

Ninety-four marine and freshwater fish species, belonging to 49 families, cohabit in the Buenos Aires Coastal Zone, also known as the Bonaerense Coastal Ecosystem. This ecosystem supports a multispecific demersal fishery with different commercial fleet types (small-scale fishery, coastal and offshore). The families Sciaenidae and Rajidae are the most important in terms of abundance and catch levels (Cousseau 1985). The family Sciaenidae is represented by seven species: whitemouth croaker (*Micropogonias furnieri*), striped weakfish (*Cynoscion guatucupa*), king weakfish (*Macrodon ancylodon*), black drum (*Pogonias cromis*), Argentine croaker (*Umbrina canosai*), banded croaker (*Paralichthys brasiliensis*), and southern kingfish (*Menticirrhus americanus*).

The sciaenids are primarily bottom-associated, carnivorous fishes distributed worldwide in tropical and temperate inshore waters. The majority inhabit open sand and mud bottoms and some are found only in brackish waters. Some species inhabit estuaries, some live in marine waters, and others develop part of their life cycle in estuaries and move to marine environments in the adult stage. These differences impact the reproductive strategies adopted by the species to ensure offspring survival, namely the choice of the spawning area and the optimum time for gamete release.

Sciaenids found in the coastal area of Buenos Aires Province are multiple batch spawners that have a prolonged spawning season in spring and summer (Militelli 2007). Spawning seasonality is controlled by ultimate factors that select for inheritable components (e.g., endogenous rhythms and energetic thresholds) and by proximate factors, which are exogenous cues used to entrain gonadal development and spawning activity. The duration of the offspring survival window will differ with climate. Exogenous cues ensure that gonadal development occurs at the appropriate time so that fish are capable of spawning when the conditions favor offspring survival. Common exogenous cues entraining gonadal development in fishes are photoperiod, water temperature, rainfall, and social interactions (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011). For warm water species with extended spawning seasons, such as sciaenids, gonadal development tends to be entrained by an interaction between temperature and photoperiod (Pankhurst and Porter 2003 in Lowerre-Barbieri *et al.* 2011).

Los frentes son biológicamente importantes debido a sus características físicas que permiten la agregación de plancton y material particulado, favoreciendo la concentración de individuos de diferentes niveles de la cadena alimentaria (Le Fèvre 1986, Largier 1993).

Hay tres clases principales de procesos físicos que se combinan para producir un hábitat reproductivo favorable para peces costeros pelágicos: (1) los procesos de enriquecimiento (surgencia, mezcla, etc.), (2) los procesos de concentración (convergencia, formación frontal, estabilidad de la columna de agua) y (3) los procesos que favorecen la retención dentro de (o la deriva hacia) el hábitat apropiado (Bakun 1996). Por esta razón, las áreas frontales se consideran como hábitats reproductivos favorables (Le Fèvre 1986, Largier 1993, Agostini y Bakun 2002).

En la zona costera de Buenos Aires, también conocida como Ecosistema Costero Bonaerense, cohabitan 94 especies de peces pertenecientes a 49 familias, incluyendo las especies marinas y las de agua dulce. Este ecosistema alberga una pesquería demersal multiespecífica con diferentes tipos de flotas pesqueras (artesanal, de rada o ría, costera y de altura). Las familias Sciaenidae y Rajidae son los más importantes en términos de niveles de abundancia y captura (Cousseau 1985). La familia Sciaenidae está representada por siete especies: corvina (*Micropogonias furnieri*), pescadilla de red (*Cynoscion guatucupa*), pescadilla real (*Macrodon ancylodon*), corvina negra (*Pogonias cromis*), pargo (*Umbrina canosai*), córvalo (*Paralichthys brasiliensis*) y burriqueta (*Menticirrhus americanus*).

Los esciéndidos son peces carnívoros asociados principalmente al fondo que se distribuyen en aguas costeras tropicales y templadas de todo el mundo. La mayoría se encuentra en fondos de arena abierta y fango, y algunos se encuentran solamente en aguas salobres. Algunas especies habitan en estuarios, algunas viven en aguas marinas y otras desarrollan parte de su ciclo de vida en los estuarios y se desplazan a los ambientes marinos en la etapa adulta. Estas diferencias impactan sobre las estrategias reproductivas adoptadas por las especies para asegurar la supervivencia de la descendencia, a saber, la elección de la zona de reproducción y el tiempo óptimo para la liberación de los gametos.

Los esciéndidos del área costera de Buenos Aires son desovantes parciales múltiples que tienen una prolongada época de desove en primavera y verano (Militelli 2007). La estacionalidad reproductiva está controlada por factores definidos a partir de componentes hereditarios (e.g., los ritmos endógenos y los umbrales energéticos) y por factores inmediatos, que son las señales exógenas utilizadas como disparadores del desarrollo gonadal y del desove. La duración de la ventana de supervivencia de las crías diferirá con el clima. Las señales exógenas aseguran que el desarrollo gonadal se produzca en el momento adecuado para que el desove de los peces se realice cuando las condiciones sean favorables para la supervivencia de las crías. Las señales exógenas más comunes que desencadenan el desarrollo gonadal en los

Although reproduction of whitemouth croaker, striped weakfish, and king weakfish has received extensive attention (Cassia 1986; Macchi and Christiansen 1992; Macchi 1998; Macchi and Acha 1998; Acha *et al.* 1999; Macchi *et al.* 2003; Militelli and Macchi 2004, 2006), there have been no comparative studies among the members of the family in the area. Therefore, the aim of this paper was to examine the relation between sciaenid spawning females and environmental factors in order to describe the influence of environmental conditions on spawning location as part of the spawning strategy of these species in Argentine coastal waters. Understanding the dynamics of fish populations and the environment is fundamental for an efficient management of fish stocks. Likewise, understanding the underlying reasons for the choice of spawning habitats will allow for a more efficient management of the fishery.

MATERIAL AND METHODS

Specimens of the family Sciaenidae and oceanographic data were obtained in the Buenos Aires Coastal Zone, Argentina (34° S–41° S) during five INIDEP research cruises carried out between 1999 and 2005 (fig. 1, table 1). Fishes were collected in bottom trawl sets performed with an Engel trawl (200 mm mesh span in the wings, 120 mm mesh span in the cod ends, 4 m vertical opening, and 15 m horizontal aperture) that operated 15 minutes per trawl. Individuals of different sciaenid species were separated and female maturity stage was determined macroscopically using a five-stage maturity key: (1) immature, (2) developing or partially spent, (3) gravid or running, (4) spent, and (5) resting (Macchi and Acha 1998). This maturity scale has been validated by means of histological analysis of the ovaries carried out in different fish species, including sciaenids, distributed in Argentine coastal waters (Macchi and Christiansen 1992, Macchi *et al.* 2002, Militelli 2007). Spawning incidence was estimated by the percentage of individuals in stage 3 (i.e., with hydrated oocytes after germinal vesicle breakdown) divided by the total adult females sampled at each trawl station.

Analysis was conducted separately for the research cruises carried out during the reproductive peak (November and December) and for those conducted late in the spawning season (March). To analyze the environmental characteristics of the sciaenid spawning areas during the peak of reproductive activity, data from the three research cruises covering most of the species spatial distribution in November and December 1999, 2003, and 2005 were used. To examine the assemblages of spawning females of the different sciaenid species during the reproductive peak, we performed a non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS) based on a Bray-Curtis similarity matrix of the presence or absence of spawning females in each trawl (Clarke 1993). When a group of trawls was clearly evident in the ordinations, it was tested using an analysis of similarities (ANOSIM) to determine the

peces son la temperatura del agua, el fotoperíodo, la lluvia y las interacciones sociales (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011). Para las especies de aguas cálidas con épocas de desove extendidas, como los esciéndidos, el desarrollo gonadal tiende a ser impulsado por una interacción entre la temperatura y el fotoperíodo (Pankhurst y Porter 2003 en Lowerre Barbieri *et al.* 2011).

A pesar de que la reproducción de la corvina rubia, la pescadilla de red y la pescadilla real ha merecido gran atención (Cassia 1986; Macchi y Christiansen 1992; Macchi 1998; Macchi y Acha 1998; Acha *et al.* 1999; Macchi *et al.* 2003; Militelli y Macchi 2004, 2006), en el área no se han llevado a cabo estudios reproductivos comparados entre los miembros de esta familia. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue examinar la relación entre las hembras de esciéndidos en puesta y los factores ambientales con el fin de describir la influencia de las condiciones ambientales en el área de desove como parte de la estrategia reproductiva de estas especies en las aguas costeras argentinas. El entender la dinámica de las poblaciones de peces y el medio ambiente es fundamental para una gestión eficiente de los recursos pesqueros. Del mismo modo, la comprensión de las causas subyacentes de la elección de los hábitats de desove permitirá una gestión más eficiente de la pesquería.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares de la familia Sciaenidae y los datos oceanográficos fueron obtenidos en la zona costera de Buenos Aires (34° S–41° S) durante cinco campañas de investigación llevadas a cabo por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) entre 1999 y 2005 (fig. 1, tabla 1). Los peces fueron recolectados con una red de arrastre de fondo tipo Engel (tamaño de malla de 200 mm en las alas y 120 mm de envergadura, 4 m de apertura vertical y 15 m de abertura horizontal), la cual operaba 15 minutos por lance. Los esciéndidos se separaron por especie y se determinó el estadio macroscópico de madurez de las hembras con base en una escala de cinco estadios: (1) inmaduro, (2) en desarrollo o parcialmente desovado, (3) grávido o en puesta, (4) en postpuesta y (5) en reposo (Macchi y Acha 1998). Esta escala de madurez ha sido validada mediante el análisis histológico de los ovarios en diferentes especies de peces, incluyendo los esciéndidos de las aguas costeras argentinas (Macchi y Christiansen 1992, Macchi *et al.* 2002, Militelli 2007). La incidencia de los desoves se estimó a partir del porcentaje de individuos en estadio 3 (i.e., con ovocitos hidratados) dividido entre el total de hembras adultas muestreadas en cada lance.

Se analizaron por separado las campañas de investigación realizadas durante el pico de puesta (noviembre y diciembre) y las del final de la temporada reproductiva (marzo). Para determinar las características ambientales de las zonas de desove de los esciéndidos durante el pico reproductivo, se utilizaron los datos de tres cruceros de investigación que

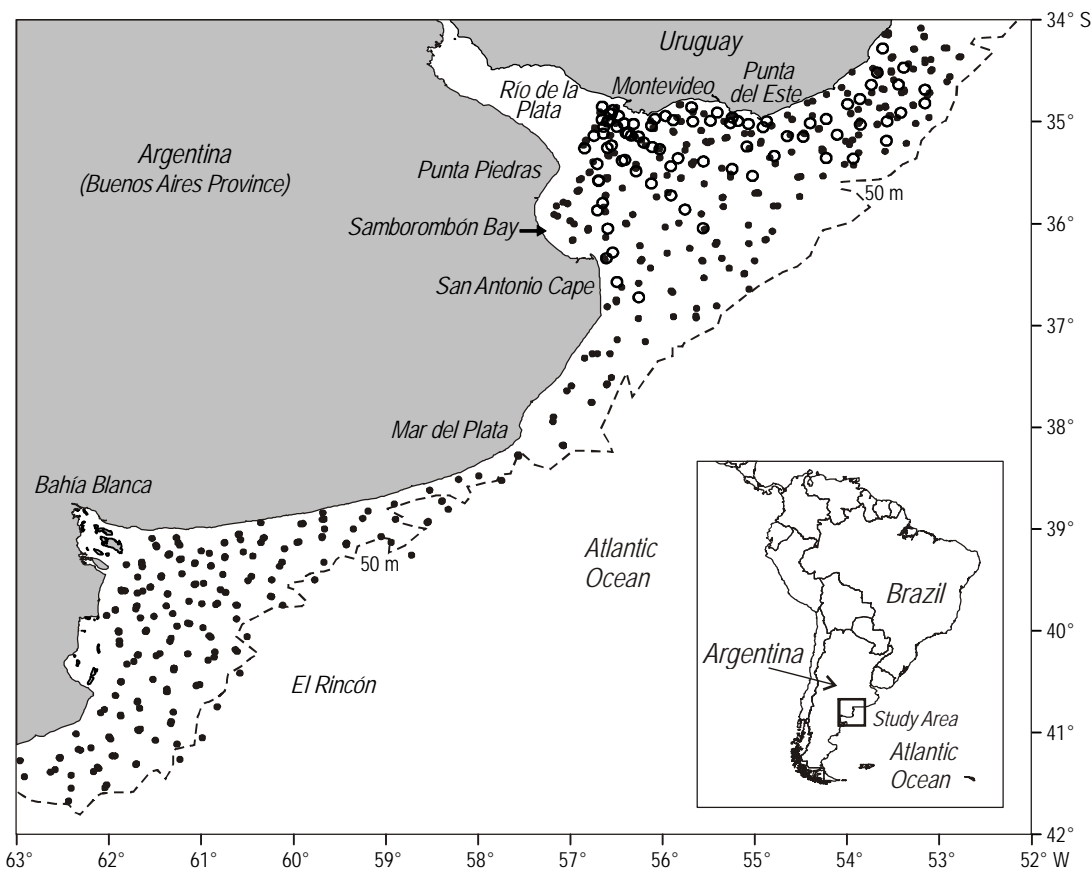


Figure 1. Spatial distribution of demersal trawl stations during INIDEP research cruises carried out in coastal waters of Buenos Aires Province at the time of peak spawning activity in 1999, 2003, and 2005 (black dots) and at the end of the reproductive period in 2000 and 2001 (white dots) of sciaenid species.

Figura 1. Distribución espacial de los lances de arrastre demersales durante los cruceros de investigación del INIDEP llevados a cabo en las aguas costeras de la provincia de Buenos Aires durante el pico de desove en 1999, 2003 y 2005 (círculos negros) y al final del período reproductivo en 2000 y 2001 (círculos blancos) de los esciéndidos.

significance of the similarity/dissimilarity within and across the groups. The relationship between the similarity matrix and environmental variables was evaluated by a Mantel test, in which the significance of the correlation was assessed with a permutation test (Legendre and Legendre 1998). The biota-environment (BIO-ENV) analysis was used to compute the correlation between the similarity matrix and each environmental variable (Clarke and Ainsworth 1993). NMDS, ANOSIM, Mantel test, and BIO-ENV analyses were implemented with the vegan package of R statistical software (R Development Core Team 2011). Frequency of occurrence of the sciaenid spawning females within the groups, defined by the NMDS, was estimated for each species as the number of trawls (nt) with presence of spawning females divided by the number of trawls for the group.

To analyze the biological and oceanographic information at the end of the reproduction period, data from the two research cruises carried out in March 2000 and 2001 were employed. During these months, the aim of the cruises was to establish *M. furnieri* spawning zones in the Río de la Plata

cubrieron la mayor parte de la distribución espacial de las especies en noviembre y diciembre de 1999, 2003 y 2005. Para examinar el conjunto de hembras reproductoras de las diferentes especies de esciéndidos durante el pico reproductivo, se realizó un análisis de escala multidimensional no paramétrico (NMDS, por sus siglas en inglés) basado en una matriz de similitud de Bray-Curtis de presencia o ausencia de hembras en puesta en cada lance (Clarke 1993). Cuando un grupo de lances era claramente evidente en las ordenaciones, se comprobaba utilizando un análisis de similitudes (ANOSIM) para determinar la significancia de similitud/diferencia dentro y entre grupos. La relación entre la matriz de similitud y las variables ambientales se evaluó mediante la prueba de Mantel, en la que la significancia de la correlación fue determinada con una prueba de permutación (Legendre y Legendre 1998). El análisis biota-ambiente (BIO-ENV) fue utilizado para calcular la correlación entre la matriz de similitud y cada variable ambiental (Clarke y Ainsworth 1993). Los análisis (NMDS, ANOSIM, prueba de Mantel y BIO-ENV) se realizaron con el software estadístico R (R

Table 1. Basic data from research surveys and number of individuals sampled per species (*N*).**Tabla 1.** Datos básicos de las campañas de investigación y número de individuos examinados por especie (*N*).

Year	Period (mm/dd)	Number of trawl stations	Species	<i>N</i>
1999	11/08–12/04	141	<i>Micropogonias furnieri</i>	314
			<i>Cynoscion guatucupa</i>	754
			<i>Macrodon ancylodon</i>	1075
			<i>Umbrina canosai</i>	140
			<i>Paralanchurus brasiliensis</i>	295
			<i>Menticirrhus americanus</i>	2
2000	03/13–03/22	44	<i>Micropogonias furnieri</i>	814
			<i>Cynoscion guatucupa</i>	518
			<i>Macrodon ancylodon</i>	562
			<i>Umbrina canosai</i>	57
			<i>Paralanchurus brasiliensis</i>	184
			<i>Menticirrhus americanu</i>	8
2001	03/09–03/19	43	<i>Micropogonias furnieri</i>	1246
			<i>Cynoscion guatucupa</i>	392
			<i>Macrodon ancylodon</i>	2395
			<i>Paralanchurus brasiliensis</i>	401
			<i>Menticirrhus americanu</i>	25
			2003	11/28–12/21
<i>Cynoscion guatucupa</i>	978			
<i>Macrodon ancylodon</i>	580			
<i>Umbrina canosai</i>	394			
<i>Menticirrhus americanu</i>	1			
2005	11/12–12/20	184		
			<i>Cynoscion guatucupa</i>	2200
			<i>Macrodon ancylodon</i>	393
			<i>Umbrina canosai</i>	251
			<i>Paralanchurus brasiliensis</i>	93
			<i>Menticirrhus americanu</i>	121
Total				16,272

region; thus, only the northern area of Buenos Aires Province was analyzed.

The oceanographic sampling was performed with a Sea-Bird CTD (conductivity-temperature-depth profiler). The conductivity and temperature values were processed at the INIDEP Physical Oceanography Laboratory and converted to oceanographic units (salinity and density). Finally, salinity data were calibrated with salinometer measurements of discrete water samples and temperature data with reversing thermometers. Because sciaenids are demersal species, we employed only data from the bottom zone to analyze oceanographic information in relation to spawning activity.

RESULTS

During the peak reproductive period, actively spawning females were mainly found in the Río de la Plata Estuary (RPE), in the northern part of Buenos Aires Province (fig. 2a). The NMDS plot revealed three groups of trawls (fig. 3a). These groups showed significant differences in the

Development Core Team 2011). La frecuencia de aparición de las hembras de esciéndidos en desove dentro de los grupos, definidos por NMDS, fue estimada para cada especie como el número de lances (*nl*) con presencia de hembras en desove dividido entre el número de lances por grupo.

Para analizar la información biológica y oceanográfica al final de la época reproductiva, se emplearon los datos obtenidos en dos campañas de investigación llevadas a cabo en marzo de 2000 y 2001. Durante estos meses, el objetivo de los cruceros fue establecer las áreas de desove de *M. furnieri* en la región del Río de la Plata, por lo que sólo se tomaron datos de la zona norte de la provincia de Buenos Aires.

El muestreo oceanográfico se realizó con un perfilador de conductividad, temperatura y profundidad (CTD Sea-Bird). Los valores de conductividad y temperatura se procesaron en el Laboratorio de Oceanografía Física del INIDEP y fueron convertidos a unidades oceanográficas (salinidad y densidad). Finalmente, los datos de salinidad fueron calibrados con un salinómetro utilizando muestras de agua discretas y datos de temperatura con termómetros reversibles. Debido a

composition of sciaenid spawning females (ANOSIM pairwise tests, $R = 0.567-0.654$, $P < 0.001$). The trawls of the first group ($nt = 10$) were characterized by the presence of spawning females of *M. furnieri* and *M. ancylodon*, the second group ($nt = 6$) by *P. brasiliensis* and *M. americanus*, and the third group ($nt = 20$) by *C. guatucupa*, *U. canosai*, and in smaller frequency *M. furnieri* (fig. 3b)

The Mantel test indicated that the structure of sciaenid spawning female assemblages had a significant relationship

que los esciéndidos son especies demersales sólo se emplearon los datos de fondo para analizar la información oceanográfica en relación con la actividad reproductiva.

RESULTADOS

Durante el pico del período reproductivo, las hembras en desove se localizaron principalmente en el estuario del Río de la Plata (ERP), en el área norte de la provincia de Buenos

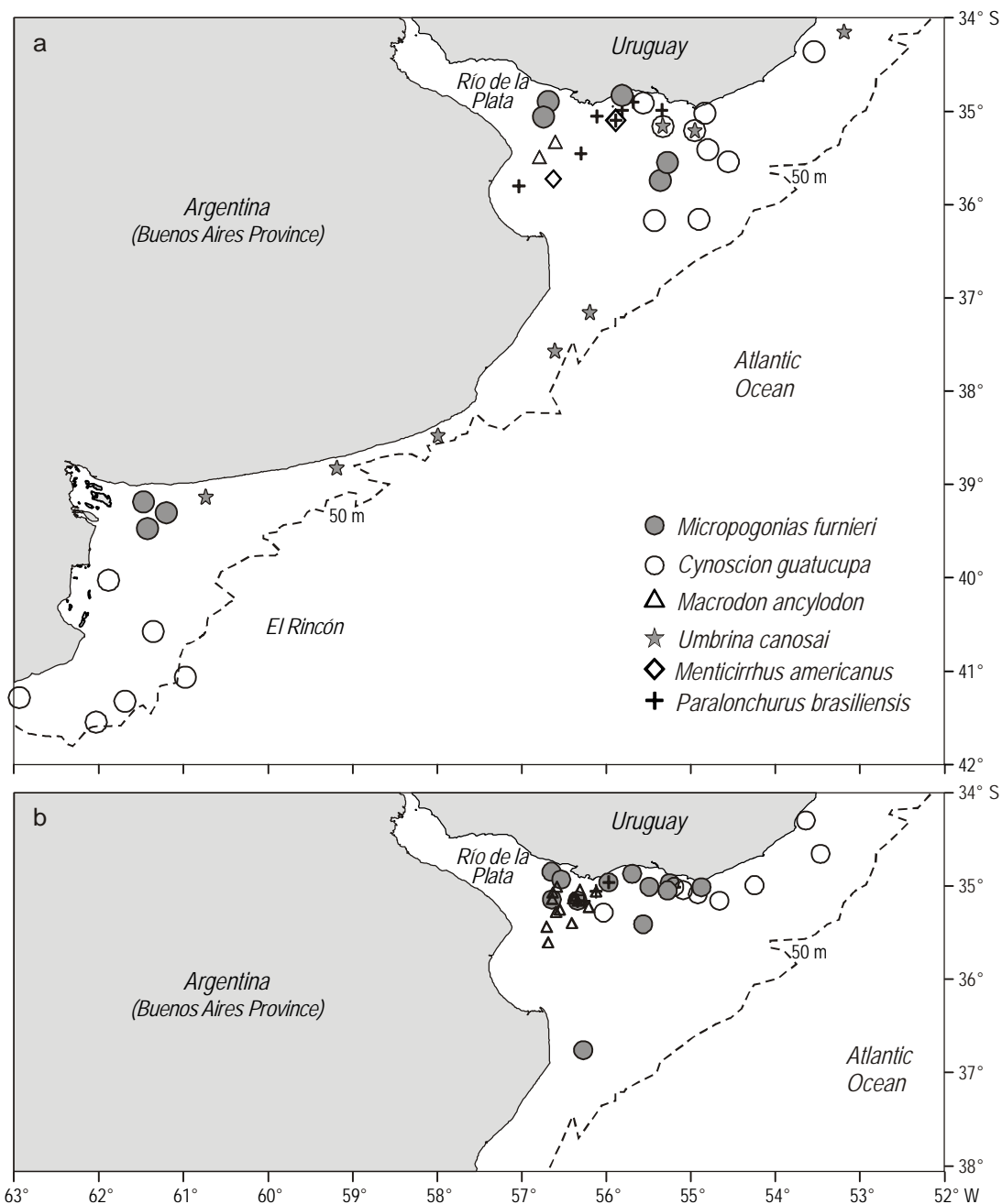


Figure 2. Spatial distribution of sciaenid spawning females (a) at the time of peak spawning activity and (b) at the end of the spawning season.

Figura 2. Distribución espacial de hembras de esciéndidos en desove (a) durante el pico reproductivo y (b) al final de la época de puesta.

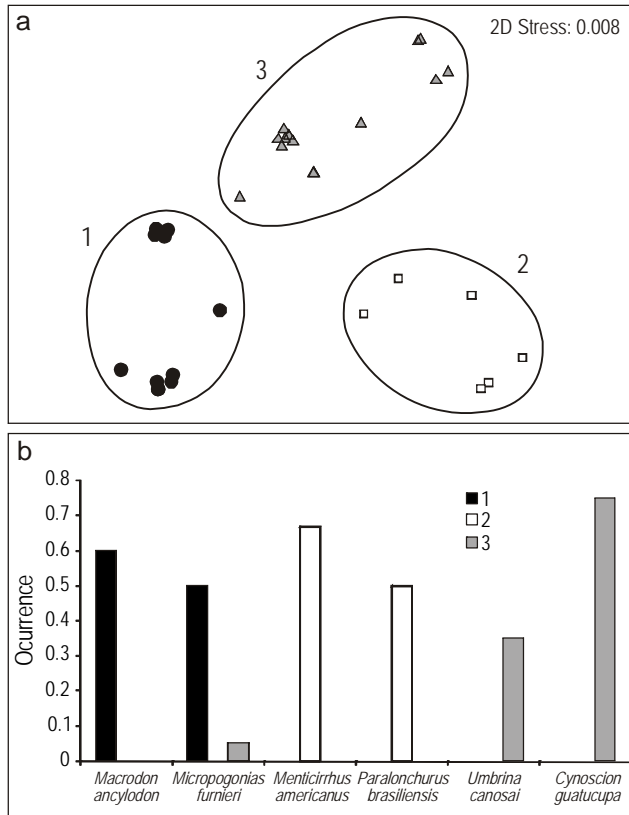


Figure 3. (a) NMDS plot of sciaenid spawning female species during the spawning peak. (b) Frequency of occurrence of sciaenid spawning females within the groups defined by the NMDS.

Figura 3. (a) Gráfico NMDS de hembras de esciéndidos en desove durante el pico de puesta. (b) Frecuencia de ocurrencia de hembras de esciéndidos en desove dentro de los grupos definidos por el NMDS.

with the environmental variables (Mantel statistic $rM = 0.341$, $P < 0.001$). The BIO-ENV analysis indicated that both bottom salinity (Spearman correlation = 0.384) and temperature (Spearman correlation = 0.275) were significantly correlated with the composition of sciaenid spawning female assemblages.

In the first trawl group, bottom temperature (mean = 18.51 °C, range = 16.8–19.93 °C) and salinity (mean = 21, range = 11.76–34.00) values were characteristic of the bottom salinity front (table 2, fig. 4a), which was located in the inner part of the estuary waters. In the second trawl group, the temperature (mean = 16.82 °C, range = 14.83–19.13 °C) and salinity (mean = 29.29, range = 23.88–33.00) values were characteristic of brackish waters (table 2, fig. 4a). Finally, the third trawl group presented temperature (mean = 15.25 °C, range = 13.09–18.5 °C) and salinity (mean = 33.42, range = 31.88–34.24) values characteristic of marine waters typical of the outer region.

At the end of the spawning season, *M. furnieri*, *M. ancylodon*, *C. guatucupa*, and *P. brasiliensis* spawning

Aires (fig. 2a). El análisis NMDS separó a los lances en 3 grupos (fig. 3a). Estos grupos mostraron diferencias significativas en la composición de hembras de esciéndidos en puesta (pruebas pareadas ANOSIM, $R = 0.567$ – 0.654 , $P < 0.001$). Los lances del primer grupo ($nl = 10$) se caracterizaron por la presencia de hembras de *M. furnieri* y *M. ancylodon* en puesta; los del segundo grupo ($nl = 6$), por *P. brasiliensis* y *M. americanus*; y los del tercer grupo ($nl = 20$), por *C. guatucupa*, *U. canosai* y en menor frecuencia *M. furnieri* (fig. 3b)

La prueba de Mantel indicó que los conjuntos de hembras de esciéndidos en desove mostraron una relación significativa con las variables ambientales (estadístico de Mantel $rM = 0.341$, $P < 0.001$). El análisis BIO-ENV indicó que tanto la salinidad de fondo (correlación de Spearman = 0.384) como la temperatura del agua (correlación de Spearman = 0.275) se correlacionaron significativamente con la composición de los conjuntos de hembras en desove.

En el primer grupo de lances, los valores de la temperatura de fondo (media = 18.51 °C, intervalo = 16.80–19.93 °C) y la salinidad (media = 21, intervalo = 11.76–34.00) fueron característicos del frente salino de fondo (tabla 2, fig. 4a) localizado en la parte interna del estuario. El segundo grupo de lances se caracterizó por aguas salobres (salinidad media = 29.29, intervalo = 23.88–33.00) con media = 16.82 °C (intervalo térmico de 14.83 a 19.13 °C) (tabla 2, fig. 4a). Finalmente, el tercer grupo presentó valores de temperatura (media = 15.25 °C, intervalo = 13.09–18.50) y salinidad (media = 33.42, intervalo = 31.88–34.24) característicos de aguas marinas de la región costera.

Al final de la temporada reproductiva se detectaron hembras de *M. furnieri*, *M. ancylodon*, *C. guatucupa* y *P. brasiliensis* en desove en el ERP (fig. 2b). En marzo, las hembras de *M. furnieri* en desove mostraron un patrón de desove más disperso, con desoves en la parte interna, media y externa del estuario. La temperatura en el área reproductiva varió entre 21 y 24 °C y la salinidad entre 24 y 33 (fig. 4b, tabla 2). Las hembras de *C. guatucupa* en desove se concentraron principalmente en un área reducida con valores de salinidad entre 33 y 34 y una temperatura que varió entre 19 y 22 °C (fig. 2b, tabla 2). Los desoves de *M. ancylodon* se presentaron en áreas reducidas, donde las hembras grávidas se localizaron principalmente en coincidencia con el frente salino de fondo (fig. 2b). Los desoves del *P. brasiliensis* se observaron principalmente en el área interna del ERP.

En síntesis, la tabla 2 muestra el porcentaje de hembras reproductivamente activas y en desove y los intervalos termohalinos de las áreas de desove para cada especie durante los años analizados. Cabe aclarar que en marzo no se observaron hembras reproductivamente activas de *M. americanus* y *U. canosai*.

DISCUSIÓN

Los peces presentan una gran diversidad de estrategias reproductivas y rasgos asociados tales como el sistema

females were identified in RPE (fig. 2b). In March, *M. furnieri* spawning females showed a more dispersed pattern of spawning groups in the inner, middle, and outer areas of RPE. Temperature in the spawning area ranged from 21 to 24 °C and salinity from 24 to 33 (fig. 4b, table 2). In March, *C. guatucupa* spawning females concentrated mainly in a reduced area where salinity and temperature ranged from 33 to 34 and from 19 to 22 °C, respectively (fig. 2b, table 2). Spawning specimens of *M. ancylodon* were present in reduced areas, gravid females mainly occurring in the zone that coincided with the bottom salinity front, while *P. brasiliensis* spawning females were mainly observed in the inner area of RPE during March (fig. 2b).

In summary, table 2 shows the percentage of reproductively active and spawning females and the thermohaline ranges in the spawning areas for each species during the years sampled. Note that during March, specimens of *M. americanus* and *U. canosai* in reproductive activity were not observed.

DISCUSSION

Fishes exhibit a great diversity of reproductive strategies and associated traits such as breeding system, number of partners, gender role, spawning habitat, spawning season, fecundity, and others (Helfman *et al.* 1997). While a life-history strategy is defined as a complex pattern of co-evolved life history traits designed for a particular environment, a tactic is the plasticity of these traits that allows populations to cope with environmental variability (Rochet 2000). That is why individuals of the same species distributed in a vast latitudinal range may have different reproductive tactics under different environmental conditions (Balon 1984, Munro 1990).

In the coastal waters of Buenos Aires, sciaenids were found to have different spawning habitats. According to the thermohaline range of the spawning areas these species were classified into three groups: (a) estuarine spawners associated with the bottom salinity front, (b) estuarine spawners not associated with the bottom salinity front, and (c) marine spawners.

The group of estuarine spawners associated with the bottom salinity front was composed of *M. furnieri* and *M. ancylodon*, species that spawn mainly in the inner area of RPE coincidentally with the bottom salinity front. In Bahía Blanca Estuary, however, the same pattern was not observed, as sciaenid spawning females were not found in the inner part of the bay. López-Cazorla (2000, 2004). Although *P. cromis* was not sampled, this species should be included among the estuarine spawners because reproductive activity has been reported within the RPE, limited to shallow waters (<7 m) of the southern area of Samborombón Bay (Macchi *et al.* 2002). Spawning of *M. ancylodon* and *M. furnieri* does not reach Samborombón Bay, but extends along the frontal zone between Montevideo (Uruguay) and Punta Piedras

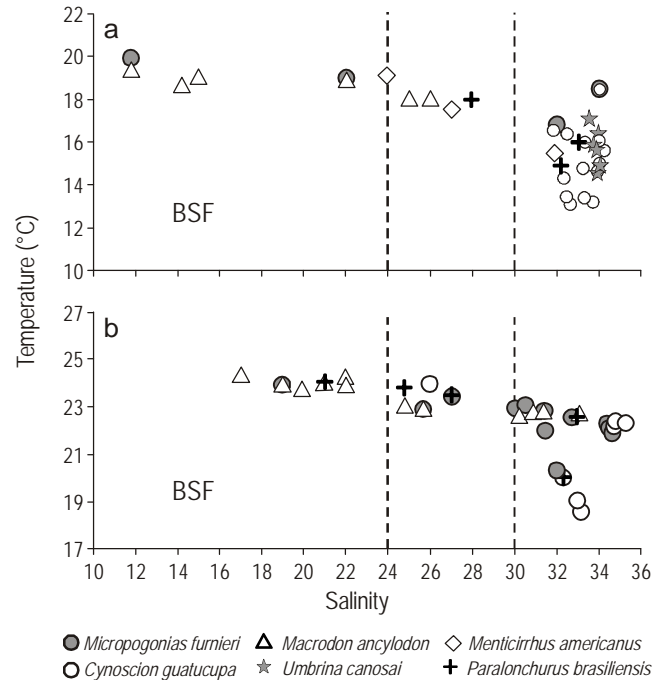


Figure 4. Temperature-salinity diagram obtained from oceanographic data collected (a) during the spawning peak and (b) at the end of spawning season in the main reproductive area of the sciaenids from Buenos Aires coastal waters. The symbols represent the presence of spawning females for each species. Dashed lines represent the limit of each spawning group according to the salinity values. BSF = bottom salinity front.

Figura 4. Diagrama de temperatura y salinidad obtenido a partir de los datos oceanográficos recolectados (a) durante el pico de desove y (b) al final del período reproductivo en la principal zona de reproducción de los esciéndidos en las aguas costeras de Buenos Aires. Los símbolos representan la presencia de hembras en desove para cada especie. Las líneas discontinuas representan el límite de cada grupo reproductor de acuerdo con los valores de salinidad. BSF = frente salino de fondo.

reproductivo, el número de parejas, el tipo de sexo, el hábitat de desove, la temporada de desove, la fecundidad y otros (Helfman *et al.* 1997). Considerando que la estrategia de historia de vida se define como un patrón complejo de rasgos de historia de vida co-evolucionados diseñados para un entorno en particular, la táctica es la plasticidad de estas características que permite a las poblaciones enfrentar la variabilidad ambiental (Rochet 2000). Es por eso que los individuos de la misma especie que se distribuyen en un intervalo latitudinal amplio pueden tener diferentes tácticas reproductivas bajo diferentes condiciones ambientales (Balon 1984, Munro 1990).

Se encontró que, en las aguas costeras de Buenos Aires, los sciéndidos tienen diferentes hábitats de desove. De acuerdo con el intervalo termohalino de las zonas de desove, estas especies se clasificaron en tres grupos: (a) desovante estuarino asociado al frente salino de fondo, (b) desovante

(Argentina). During spring, spawning activity of both species was mainly associated with the bottom salinity front, but at the end of the reproductive period a scattered spawning pattern was observed. The evidence produced so far suggests that, although the greatest reproductive activity of *M. furnieri* concentrated in the bottom salinity front, at the end of the reproductive period the spatial pattern tends to be more diffuse. Scattering of spawners would be related to migration or displacement of active females towards the outer sector during March and April, so spawning in the area would correspond to the last oocyte batches of the reproductive season (Macchi *et al.* 2003).

The second group consisted of estuarine spawners not associated with the bottom salinity front. Spawning of species in this group takes place, essentially, in brackish waters of the middle area of the RPE with a 24–30 salinity range. This group includes *P. brasiliensis* and *M. americanus*. It should be mentioned that both species may also spawn in higher salinity waters.

The third group consisted of marine spawners. Spawning of the species in this group always occurs in fully marine waters (salinity values higher than 30), either in the outer area of RPE or El Rincón. This group is formed by *C. guatucupa* and *U. canosai*. These results agree with López-Cazorla (2000) who described *C. guatucupa* spawning in El Rincón, particularly in the Bahía Blanca Estuary. The author concludes that spawning of the species occurs in the outer area of the estuary and that tidal currents transport eggs and larvae to the inner zone that serves as a nursery ground until juveniles attain a mean size of 12 cm and migrate again to the marine environment.

Spawning of *M. furnieri* in the inner part of RPE has been described by other authors (Lasta and Acha 1996, Macchi and Christiansen 1996, Macchi *et al.* 1996, Macchi 1997, Acha *et al.* 1999, Jaureguizar *et al.* 2008) and, as observed in this paper, they noticed that the spawning zone coincides with the maximum penetration of the saline wedge, that is, with the bottom salinity front. The reproductive pattern of *M. furnieri*, *M. ancylodon*, and *P. cromis* in RPE does not coincide with the theoretic framework that says: “In general, fishes with planktonic eggs do not reproduce within estuaries, spawn in outer waters and recruit to estuaries as larvae or juveniles” (Potter and Hyndes 1999, Nordlie 2003, Whitfield 1999). Berasategui *et al.* (2004), based on studies of ichthyoplankton in RPE, concluded that estuarine dynamics must play a paramount role in allowing this reproductive style. Most of the time, RPE is characterized by strong vertical salinity stratification (the salt-wedge condition). The estuary head is characterized by a well-developed turbidity front. High turbidity constrains photosynthesis. Immediately offshore the turbidity front, water becomes less turbid and phytoplankton peaks. Consequently, the trophic web in the estuary could be based on two sources of organic matter: phytoplankton and plant detritus. Dense plankton aggregations occur below the halocline and at the tip of the salt

estuarino no asociado al frente salino de fondo y (c) desovante marino.

Las especies del grupo desovante estuarial asociado al frente salino de fondo desovan principalmente en el área interna del ERP, coincidentemente con el frente salino de fondo. En este grupo se ubican *M. furnieri* y *M. ancylodon*. En el estuario de Bahía Blanca no se observó el mismo patrón; por ejemplo, las hembras de esciéndidos en puesta no se encontraron en el área interna de la bahía López Cazorla (2000, 2004). Aunque no se obtuvieron muestras de *P. cromis*, esta especie debe incluirse dentro de los desovantes estuarinos, debido a que la actividad reproductiva de esta especie fue descrita para el ERP pero limitada a las aguas poco profundas (<7 m) de la zona sur de la Bahía Samborombón (Macchi *et al.* 2002). Los desoves de *M. furnieri* y *M. ancylodon* no llegan a la Bahía de Samborombón sino que se extienden a lo largo de la zona frontal entre Montevideo (Uruguay) y punta Piedras (Argentina). Durante la primavera, los desoves de ambas especies se encontraron asociados principalmente al frente salino de fondo; sin embargo, al final del período reproductivo se observó un patrón de desove más difuso. Las pruebas aportadas hasta ahora sugieren que, a pesar de que la mayor actividad reproductiva de *M. furnieri* se concentra en el frente salino de fondo, durante el final del período reproductivo el patrón espacial tiende a ser difuso. La dispersión de los reproductores estaría asociada a la migración o el desplazamiento de las hembras activas hacia el sector externo durante marzo y abril, y es así que el desove en la zona correspondería a los últimos lotes de ovocitos de la temporada reproductiva (Macchi *et al.* 2003).

Las especies en el grupo desovante estuarino no asociado al frente salino de fondo desovan principalmente en la zona media del ERP, en aguas salobres con salinidades que oscilaron entre 24 y 30. El grupo está conformado por *P. brasiliensis* y *M. americanus*. Debe mencionarse que ambas especies también pueden desovar a salinidades superiores.

Las especies del grupo desovante marino desovan siempre en aguas marinas (valores de salinidad superiores a 30), tanto en la zona externa del ERP como en El Rincón. Este grupo está conformado por *C. guatucupa* y *U. canosai*. Estos resultados concuerdan con López-Cazorla (2000), quien registró el desove de *C. guatucupa* en El Rincón, particularmente en el estuario de Bahía Blanca. Este autor concluye que el desove de esta especie ocurre en el área externa del estuario y que las corrientes de marea transportan los huevos y larvas hacia la zona interna que sirve como área de cría hasta que los juveniles alcancen los 12 cm de talla media y migren nuevamente al ambiente marino.

Los desoves de *M. furnieri* en la región interna del ERP han sido descritos por otros autores (Lasta y Acha 1996, Macchi y Christiansen 1996, Macchi *et al.* 1996, Macchi 1997, Acha *et al.* 1999, Jaureguizar *et al.* 2008). Al igual que lo observado en el presente trabajo, estos autores notaron que el área de desove coincide con la máxima penetración de la

wedge. The mysid *Neomysis americana*, a key prey for juvenile fishes, occurs all along the turbidity front (Acha *et al.* 2008). Retention of the first life stages of fishes that lay pelagic eggs in an estuary depends on the interaction of the dynamic characteristics of the system and larval behavior (Acha 1999).

Spawning of pelagic eggs in the inner estuarine zone has been described for sciaenids and other species such as *Brevoortia aurea* and *Paralichthys orbignyanus* (Díaz de Astarloa and Munroe 1998, Acha and Macchi 2000). The confluence of water masses in the bottom salinity front and the large spatial scale of the system favors spawning of pelagic eggs and allows a dynamic retention of larvae in the estuary prior to export by the bidirectional circulation of the saline wedge (Acha 1999).

Spawning of *M. furnieri* in brackish waters has only been observed in the Rocha coastal lagoon in Uruguay (Vizziano *et al.* 2002); it has never been observed in other estuaries where this species inhabits, such as the Brazilian estuaries of Patos Lagoon (Vieira and Castello 1997) and Cananeia Lagoon (Sinque 1980). In Brazil, adult *M. furnieri* live and reproduce in marine waters adjacent to the coast and only the first life stages develop in estuaries and coastal lagoons (Castello 1986, Haimovici 1998, Sinque and Muelbert 1997, Tundisi and Matsumura-Tundisi 2000). Topography and meteorological conditions determine the dynamics of the Patos Lagoon estuary. Given the reduced tidal amplitude (0.47 m average), exchange of water between the coastal area and the lagoon in spring and beginning of summer is influenced by the passage of strong southern winds that direct a large amount of water towards the coast (Muelbert and Weiss 1991). The environmental processes guarantee the transport of eggs and larvae from the marine environment to the estuary (Abreu and Castello 1997 in Acha 1999). Therefore, sciaenids from Patos Lagoon spawn in the marine environment and penetrate into the estuary taking advantage of the currents generated by winds.

Although the main reproductive activity of *M. furnieri* occurs in the inner sector of RPE, the reproductive behavior of this species in El Rincón would allow placing this sciaenid also within the marine spawner group; however, spawning was always associated with a temperature higher than 18 °C.

As mentioned above, Bahía Blanca Estuary serves as a nursery ground (López-Cazorla 2004). The presence of spawning females in the outer part proves the existence of a spawning area in the environs of this estuary and that, as observed for *C. guatucupa* (López-Cazorla 2000), eggs and larvae drift towards the inner part of the estuary. This behavior was also observed in Patos Lagoon (Brazil) for *M. furnieri* and *C. guatucupa*, and other sciaenid species such as *M. americanus*, *P. brasiliensis*, and *M. ancylodon* (Weiss 1981 in Acha 1999).

To conclude, in the case of *M. furnieri*, the most abundant sciaenid species of the Bonaerense Coastal Ecosystem that presents the highest latitudinal distribution, the selection of

cuña salina, es decir, con el frente salino de fondo. El patrón reproductivo de *M. furnieri*, *M. ancylodon* y *P. cromis* en el ERP no coincide con el marco teórico de que "los peces con huevos planctónicos generalmente no se reproducen dentro de los estuarios, desovan en aguas externas y se reclutan a los estuarios como larvas o juveniles" (Potter y Hyndes 1999, Nordlie 2003, Whitfield 1999). Berasategui *et al.* (2004), sobre la base de estudios del ictioplancton del ERP, concluyeron que la dinámica del estuario debe desempeñar un papel primordial que permita este estilo reproductivo. El ERP se caracteriza, la mayor parte del tiempo, por una fuerte estratificación vertical de la salinidad (condición de cuña salina). La cabecera del estuario se caracteriza por un frente de turbidez bien desarrollado. La alta turbidez limita la fotosíntesis. Inmediatamente fuera del frente de turbidez, en las aguas marinas, el agua se vuelve menos turbia y se observan los picos de fitoplancton. Como consecuencia, la cadena trófica en el estuario podría basarse en dos fuentes de materia orgánica: fitoplancton y detritus vegetal. Por debajo de la haloclina y en la punta de la cuña salina se producen densas agregaciones de plancton. El misidáseo *Neomysis americana*, una presa clave para peces juveniles, ocurre en todo lo largo del frente de turbidez (Acha *et al.* 2008). La retención de los primeros estadios de vida de los peces que ponen huevos pelágicos en un estuario depende de la interacción de las características dinámicas del sistema y el comportamiento de las larvas (Acha 1999).

El desove de huevos pelágicos en la zona interna del ERP fue descrito para sciénidos y otras especies, tales como *Brevoortia aurea* y *Paralichthys orbignyanus* (Díaz de Astarloa y Munroe 1998, Acha y Macchi 2000). La confluencia de masas de agua en el frente de salinidad de fondo y la gran escala espacial del sistema favorece el desove de huevos pelágicos y permite una retención dinámica de las larvas en el estuario antes de la exportación por la circulación bidireccional de la cuña salina (Acha 1999).

El desove de *M. furnieri* en aguas salobres sólo se ha observado en la laguna costera de Rocha en Uruguay (Vizziano *et al.* 2002); nunca se ha observado en otros estuarios donde habita esta especie, como los estuarios brasileiros Laguna los Patos (Vieira y Castello 1997) y Laguna Cananeia (Sinque 1980). En Brasil, los adultos de *M. furnieri* viven y se reproducen en aguas marinas adyacentes a la costa y sólo los primeros estadios de vida se desarrollan en los estuarios y lagunas costeras (Castello 1986, Haimovici 1998, Sinque y Muelbert 1997, Tundisi y Matsumura-Tundisi 2000). La dinámica del estuario de Laguna los Patos está determinada por su topografía y las condiciones meteorológicas. Como las amplitudes de marea son pequeñas (en promedio 0.47 m), el intercambio de agua entre la región costera y la laguna en primavera y a principios del verano está influenciada principalmente por el pasaje de vientos fuertes provenientes del sur que dirigen gran cantidad de agua hacia la costa (Muelbert y Weiss 1991). Estos procesos garantizan el transporte de huevos y larvas desde el medio marino hacia el estuario

spawning areas by the RPE and El Rincón populations is determined by the characteristics proper to each environment. That is why, depending on the dynamic characteristics of each system, individuals of the same species with a specific reproductive strategy may behave as marine or estuarine spawners. Changes in tactics allow them to make the best use of each ecosystem, thus enhancing the survival rate.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was conducted within INIDEP's Coastal Project. We express our gratitude to Haraldo Christiansen, Marta Estrada, and Teresita Carlé for the preparation of histological sections. Thanks also to Norma Rossi for helping to review the manuscript. This is INIDEP contribution No. 1774.

English translation by authors.

REFERENCES

- Acha EM. 1999. Estrategia reproductiva de la saraca, *Brevoortia aurea* (Spix y Agassiz, 1829) (Pisces: Clupeidae), en el estuario del Río de la Plata. PhD thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Mar del Plata, Argentina, 213 pp.
- Acha EM, Macchi GJ. 2000. Spawning of the Brazilian menhaden, *Brevoortia aurea*, in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Fish. Bull.* 98(2): 227–235.
- Acha EM, Mianzan H, Lasta CA, Guerrero RA. 1999. Estuarine spawning of whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* (Pisces: Sciaenidae), in the Río de la Plata, Argentina. *Mar. Freshwat. Res.* 50: 57–65.
- Acha EM, Mianzan H, Carreto J, Guerrero R, Giberto DA, Montoya N, Carignan MO. 2008. An overview of physical and ecological processes in the Río de la Plata estuary. *Cont. Shelf Res.* 28: 1579–1588.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2007.01.031>
- Agostini VN, Bakun A. 2002. 'Ocean triads' in the Mediterranean Sea: Physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). *Fish. Oceanogr.* 11: 129–142.
- Bakun A. 1996. Patterns in the Ocean: Ocean Processes and Marine Population Dynamics. University of California Sea Grant, San Diego, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico, 323 pp.
- Balon EK. 1984. Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. In: Potts GW, Wootton RJ (eds.), *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London, pp. 35–53.
- Berasategui AD, Acha EM, Fernández Aráoz NC. 2004. Spatial patterns of ichthyoplankton assemblages in the Río de la Plata estuary (Argentina, Uruguay). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 60: 599–610.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2004.02.015>
- Cassia MC. 1986. Reproducción y fecundidad de la pescadilla de red (*Cynoscion striatus*). *Publ. Com. Téc. Mixta Frente Marít.* 1(1): 191–203.
- Castello JP. 1986. Distribución, crecimiento y maduración sexual de la corvina juvenil (*Micropogonias furnieri*) en el estuario de la "Lagoa Dos Patos", Brasil. *Physis A* 44(106): 21–36.
- (Abreu y Castello 1997 en Acha 1999). Por lo tanto, los esciéndidos de Laguna los Patos desovan en el medio marino y penetran al estuario aprovechando las corrientes generadas por el viento.
- A pesar de que la actividad reproductiva de *M. furnieri* tiene lugar principalmente en la zona interna del ERP, el comportamiento reproductivo de esta especie en El Rincón permitiría la colocación de este esciéndido dentro del grupo de desovantes marinos; sin embargo, el desove se asoció siempre a una temperatura superior a los 18 °C.
- Como se mencionó anteriormente, el estuario de Bahía Blanca sirve como área de cría (López Cazorla 2004). La presencia de hembras en puesta en la zona externa demuestra la existencia de un área de desove en las inmediaciones de este estuario y que, como fue observado para *C. guatucupa* (López Cazorla 2000), hay una deriva de huevos y larvas hacia la zona interior del estuario. Este comportamiento también se observó en el estuario de Laguna los Patos (Brazil) para *M. furnieri*, *C. guatucupa* y otras especies esciéndidos como *M. americanus*, *P. brasiliensis* y *M. ancylydon* (Weiss 1981 en Acha 1999).
- En conclusión, en el caso de *M. furnieri*, el esciéndido más abundante del Ecosistema Costero Bonaerense que presenta la mayor distribución latitudinal, la selección de las áreas reproductivas de las poblaciones del ERP y El Rincón está dominada por las características propias de cada ambiente. Es por ello que, dependiendo de la dinámica característica de cada sistema, los individuos de una misma especie con una estrategia reproductiva determinada se comportan como desovantes marinos en algunos casos o estuariales en otros. Estos cambios tácticos les permiten lograr un mayor aprovechamiento de cada ecosistema y, en consecuencia, aumentar sus probabilidades de supervivencia.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se llevó a cabo dentro del Programa Costero del INIDEP. Esta es la contribución INIDEP No. 1774. Expresamos nuestro agradecimiento a Haraldo Christiansen, Marta Estrada y Teresita Carlé por la preparación de los cortes histológicos. Agradecemos también a Norma Rossi por su contribución en la revisión de la redacción del manuscrito.

Traducido al español por los autores.

-
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18: 117–143.
- Clarke KR, Ainsworth M. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92: 205–219.
- Cousseau MB. 1985. Los peces del Río de la Plata y de su Frente Marítimo. In: Yáñez-Arancibia A (ed.), *Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 515–534.

- Díaz de Astarloa JM, Munroe TA. 1998. Systematics, distribution and ecology of commercially important paralichthyid flounders occurring in Argentinean-Uruguayan waters (Paralichthys, Paralichthyidae): An overview. *J. Sea Res.* 39: 1–9. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Guerrero RA. 1998. Oceanografía física del estuario del Río de la Plata y el sistema costero de El Rincón. In: Lasta CA (ed.), Resultados de una campaña de evaluación de recursos demersales costeros de la Provincia de Buenos Aires y del litoral uruguayo. Noviembre 1994. INIDEP Inf. Téc. 21, pp. 29–54.
- Guerrero RA, Acha EM, Framiñan MB, Lasta CA. 1997. Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary, Argentina. *Cont. Shelf Res.* 17(7): 727–742. [http://dx.doi.org/10.1016/S0278-4343\(96\)00061-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0278-4343(96)00061-1)
- Haimovici M. 1998. Teleósteos demersais e bentónicos. In: Seeliger A, Odebrecht C, Castello JP (eds.), Os Ecossistemas Costeiro e Marinho do Extremo Sul do Brasil. Ecoscientia, Rio Grande, pp. 43–152.
- Helfman GS, Collette BB, Facey DE. 1997. The Diversity of Fishes. Blackwell Science, Massachusetts, 529 pp.
- Jaureguizar AJ, Militelli MI, Guerrero RA. 2008. Distribution of *Micropogonias furnieri* at different maturity stages along an estuarine gradient and in relation to environmental factors. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 88: 175–181. <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315408000167>
- Largier JL. 1993. Estuarine fronts: How important are they?. *Estuaries* 16: 1–11. <http://dx.doi.org/10.2307/1352760>
- Lasta CA, Acha EM. 1996. Cabo San Antonio: Su importancia en el patrón reproductivo de peces marinos. *Publ. Com. Téc. Mixta Frente Marít.* 16: 39–45.
- Le Fèvre J. 1986. Aspects of the biology of frontal systems. *Adv. Mar. Biol.* 23: 163–299.
- Legendre P, Legendre L. 1998. Numerical Ecology. Elsevier Science, Amsterdam, 853 pp.
- López-Cazorla A. 2000. Age structure of the population of weakfish *Cynoscion guatucupa* (Cuvier) (Pisces: Sciaenidae) in Bahía Blanca waters, Argentina. *Fish. Res.* 46: 279–286. [http://dx.doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00152-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00152-1)
- López-Cazorla A. 2004. Peces. In: Piccolo MC, Hoffmeyer MS (eds.), El Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca. IADO, Bahía Blanca, Argentina, pp. 191–201.
- Lowerre-Barbieri SK, Ganas K, Saborido-Rey F, Murua H, Hunter JR. 2011. Reproductive timing in marine fishes: Variability, temporal scales, and methods. *Mar. Coast. Fish.: Dyn. Manage. Ecosys. Sci.* 3(1): 71–91. <http://dx.doi.org/10.1080/19425120.2011.556932>
- Macchi GJ. 1997. Reproducción de la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) del sector rioplatense. Su relación con los gradientes horizontales de salinidad. *Rev. Invest. Des. Pesq. INIDEP* 11: 73–94.
- Macchi GJ. 1998. Preliminary estimate of spawning frequency and batch fecundity of striped weakfish, *Cynoscion striatus*, in coastal waters off Buenos Aires Province. *Fish. Bull.* 96(2): 375–381.
- Macchi GJ, Christiansen HE. 1992. Estimación de la fecundidad de la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) mediante la aplicación del método estereométrico. *Publ. Com. Téc. Mixta Frente Marít.* 12: 17–22.
- Macchi GJ, Christiansen HE. 1996. Análisis temporal del proceso de maduración y determinación de la incidencia de atresias de corvina rubia (*Micropogonias furnieri*). *Publ. Com. Téc. Mixta Frente Marít.* 16: 93–101.
- Macchi GJ, Acha ME. 1998. Aspectos reproductivos de las principales especies de peces en la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya y en El Rincón. Noviembre 1994. In: Lasta CA (ed.), Resultados de una campaña de evaluación de recursos demersales costeros de la provincia de Buenos Aires y del litoral uruguayo. Noviembre 1994. INIDEP Inf. Téc. 21, pp. 67–89.
- Macchi GJ, Acha EM, Lasta CA. 1996. Desove y fecundidad de la corvina rubia *Micropogonias furnieri* Desmarest, 1823 del estuario del Río de la Plata, Argentina. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 12(2): 99–113.
- Macchi GJ, Acha EM, Lasta CA. 2002. Reproduction of black drum (*Pogonias cromis*) in the Río de la Plata estuary, Argentina. *Fish. Res.* 59: 83–92.
- Macchi GJ, Acha EM, Militelli MI. 2003. Seasonal egg production pattern of whitemouth croaker (*Micropogonias furnieri*) of the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Fish. Bull.* 101: 332–342.
- Militelli MI. 2007. Biología reproductiva comparada de especies de la familia Sciaenidae en aguas del Río de la Plata y Costa Bonaerense. PhD thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Mar del Plata, Argentina, 145 pp.
- Militelli MI, Macchi GJ. 2004. Spawning and fecundity of king weakfish, *Macrondon ancylodon*, in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 84: 443–447. <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315404009427h>
- Militelli MI, Macchi GJ. 2006. Spawning and fecundity of striped weakfish, *Cynoscion guatucupa*, in the Río de la Plata estuary and adjacent marine waters, Argentina-Uruguay. *Fish. Res.* 77: 110–114. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2005.08.004>
- Muelbert JH, Weiss G. 1991. Abundance and distribution of fish larvae in the channel area of the Patos Lagoon Estuary, Brazil. *NOAA Tech. Res. NMFS* 95: 43–54.
- Munro AD. 1990. Environmental influences on reproductive cycles. Chapter 1. In: Munro AD, Scott AP, Lam TJ (eds.), Reproductive Seasonality in Teleosts: Environmental Influences. CRC Press, Boca Raton, 254 pp.
- Nordlie FG. 2003. Fish communities of estuarine salt marshes of eastern North America, and comparison with temperate estuaries of other continents. *Rev. Fish Biol.* 13: 281–325. <http://dx.doi.org/10.1023/B:RFBF.0000033050.51699.84>
- Potter IC, Hyndes GA. 1999. Characteristics of the ichthyofaunas of southwestern Australian estuaries, including comparisons with holarctic estuaries and estuaries elsewhere in temperate Australia. A review. *Aust. J. Ecol.* 24: 395–421.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rochet MJ. 2000. A comparative approach to life-history strategies and tactics among four orders of teleost fish. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 228–239.
- Sinque C. 1980. Larvas de Sciaenidae (Teleostei) identificadas na região estuarino-lagunar de Cananéia. *Bol. Zool. Univ. S. Paulo* 5: 39–77.
- Sinque C, Muelbert JH. 1997. Ichthyoplankton. In: Seeliger U, Odebrecht C, Castello JP (eds.), Subtropical Convergence Environments. Springer -Verlag, pp. 120–122.
- Tundisi JG, Matsumura-Tundisi T. 2000. The lagoon region and estuary ecosystem of Cananéia, Brazil. In: Seeliger U, de Lacerda LD, Kjerve B (eds.), Ecological Studies: Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Springer-Verlag, pp. 119–130.
- Vieira JP, Castello JP. 1997. Environment and biota of Patos Lagoon Estuary. Fish fauna. In: Seeliger U, Odebrecht C, Castello JP (eds.), Subtropical Convergence Environments: The Coast and Sea in the Southwestern Atlantic. Springer-Verlag, pp. 56–61.

Vizziano D, Forni F, Saona G, Norbis W. 2002. Reproduction of *Micropogonias funieri* in a shallow temperate coastal lagoon in the southern Atlantic. *J. Fish Biol.* 61: 196–206.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01771.x>

Whitfield AK. 1999. Ichthyofaunal assemblages in estuaries: A South African case study. *Rev. Fish Biol. Fish.* 9: 151–186.
<http://dx.doi.org/10.1023/A:1008994405375>

*Received July 2012,
received in revised form December 2012,
accepted January 2013.*