



# **ECOLOGÍA REPRODUCTIVA Y PESQUERÍAS EN EL CONTEXTO IBEROAMERICANO**

## Créditos:

**Edita:** Red INVIPESCA (<http://invipesca.cetmar.org/>)

**Coordinación técnica:** **Guadalupe Martín, Mercedes Martínez, Susana Rivero** (Cooperación Internacional. Centro Tecnológico del Mar - Fundación CETMAR).

**Textos:** Investigadores de la Red INVIPESCA

### Red INVIPESCA

Esta Red nace con la vocación de convertir la investigación pesquera iberoamericana en un referente mundial, dada la diversidad e importancia social, económica y cultural de la actividad pesquera en estos países. Este libro es un proyecto de colaboración e intercambio de conocimientos entre las instituciones e investigadores que han participado en el mismo.

**Coordinación de la publicación:** **Guadalupe Martín, Mercedes Martínez, Susana Rivero** (Cooperación Internacional. Centro Tecnológico del Mar - Fundación CETMAR).

### Autores:

**Fran Saborido Rey**, Instituto de Investigaciones Marinas (IIM-CSIC), Vigo, Galicia- España

**Gustavo Javier Macchi**, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC); Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina

**Gabriel Claramunt**, Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile

**Guido Plaza**, Escuela de Ciencias del Mar, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile

**Marcelo Pájaro**, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina

**Rosario Domínguez Petit**, Instituto Español de Oceanografía (CSIC), Vigo, Galicia, España.

**María Inés Militelli**, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC); Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina

**Diana Bustos-Montes**, Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (Cecimar), Universidad Nacional de Colombia Sede Caribe, Santa Marta; CEMarin - Corporation Center of Excellence in Marine Sciences, Bogotá; Departamento de Ciencias Biológicas y Ambientales, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Sede Santa Marta, Colombia

**Daniel Pérez-Ferro**, Departamento de Ciencias Biológicas y Ambientales, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Sede Santa Marta, Colombia

**Martha Perera-García**, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT-DACA), Tabasco, México

**Paulo de Tarso Chaves**, Universidade Federal do Paraná – Curitiba, Brasil

**Sidinea Amadio**, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – Manaus, Brasil

**Akemi Shibuya**, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – Manaus, Brasil

**Rosangela Lessa**, Departamento de Pesca e Aquicultura, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Campus Recife, PE, Brasil

**Jorge Colonello**, Programa Pesquerías de Condrictios, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Argentina

**Francisco Marcante Santana**, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Unidade académica de Serra.

**Federico Mas**, Centro de Investigación y Conservación Marina (CICMAR), Uruguay

**Cristina García Fernández**, Instituto de Investigaciones Marinas (IIM-CSIC), Vigo, Galicia- España

**Ezequiel Leonarduzzi**, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina

**Karina Andrea Rodrigues**, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC); Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina

### Revisión de contenidos:

**Guadalupe Martín, Mercedes Martínez, Susana Rivero** (Cooperación Internacional. Centro Tecnológico del Mar - Fundación CETMAR).

**DOI:** <http://hdl.handle.net/10261/255913>

**Edición gráfica e Impresión:** Gráficas Anduriña

### Financiado por:

Xunta de Galicia - Cooperación Galega - España

Dirección web: <https://cooperacion.xunta.gal/>

Correo de contacto: [cooperacion.exterior@xunta.gal](mailto:cooperacion.exterior@xunta.gal)

### Primera edición

Vigo, Galicia. España. Diciembre 2021

**Dep. Legal:** VG 19-2022

**ISBN:** 978-84-09-36793-1

# Índice

PRÓLOGO.....	3	4.3. Ciclo de vida y maduración.....	99
<b>Cap. 1 - Introducción.....</b>	<b>5</b>	4.4. Relación con el ambiente, migraciones y estacionalidad .....	102
1.1. Parámetros de historia vital.....	7	4.5. Dinámica energética .....	103
1.2. Estrategias reproductivas.....	15	4.6. Estrategias y tácticas de desove .....	104
1.3. Potencial reproductivo y reclutamiento .....	19	4.7. Perspectivas .....	105
<b>Cap. 2 - Dinámica reproductiva en el dominio pelágico. Pequeños pelágicos .....</b>	<b>33</b>	<b>Capítulo 5 - Dinámica reproductiva en aguas continentales y estuarinas .....</b>	<b>111</b>
2.1. Introducción .....	34	5.1. Introducción .....	112
2.2. Madurez sexual .....	37	5.2. Atributos reproductivos según la ocupación del entorno.....	115
2.3. Períodos de desove .....	38	5.3. Perspectivas .....	132
2.4. Fracción desovante diaria.....	39	<b>Capítulo 6 - Ecología y dinámica reproductiva de los condriktios. Herramientas para la conservación.....</b>	<b>141</b>
2.5. Áreas de desove .....	40	6.1. Introducción .....	142
2.6. Producción de huevos.....	41	6.2. Diversidad de condriktios en el Océano Atlántico Sudoccidental.....	143
2.7. Evaluación de la biomasa desovante.....	42	6.3. Pesquerías.....	144
2.8. Efectos maternos.....	44	6.4. Modalidades reproductivas de condriktios... 146	
2.9. Crecimiento .....	46	6.5. Características y parámetros reproductivos relevantes en la dinámica poblacional de condriktios .....	148
2.10. Reclutamiento .....	48	6.6. Perspectivas .....	157
2.11. Perspectivas .....	49	<b>Capítulo 7 - Efectos parentales y potencial reproductivo en organismos acuáticos.....</b>	<b>175</b>
<b>Capítulo 3 - Dinámica reproductiva en el dominio demersal .....</b>	<b>61</b>	7.1. Introducción .....	176
3.1. Introducción al dominio demersal.....	62	7.2. Variabilidad temporal y geográfica de los efectos parentales y el potencial reproductivo... 181	
3.2. Principales pesquerías de la región iberoamericana .....	63	7.3. Influencia de los efectos parentales y el potencial reproductivo en el reclutamiento.....	190
3.3. Estrategias reproductivas en las especies demersales.....	67	7.4. Impacto de la pesca en el potencial reproductivo.....	193
3.4. Influencia de la ecología reproductiva en el reclutamiento.....	75	7.5. Estudios sobre efectos parentales y potencial reproductivo en el contexto iberoamericano. Perspectivas de futuro. ....	196
3.5. Perspectivas .....	76		
<b>Capítulo 4 - Dinámica reproductiva en el dominio tropical marino.....</b>	<b>95</b>		
4.1. Introducción al dominio tropical.....	96		
4.2. Pesquerías e importancia ecológica .....	97		



# PRÓLOGO

Doce años después de la celebración del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías-SIBECORP y de la creación de la Red Iberoamericana de Investigación Pesquera-Red INVIPESCA tenemos entre manos una publicación que resume y compila los conocimientos compartidos en las cuatro ediciones de SIBECORP celebradas hasta la fecha y que, al mismo tiempo, representa el espíritu de INVIPESCA, al ser este libro un ejemplo de cooperación entre investigadores de Iberoamérica.

La Red INVIPESCA, que ha tejido esta colaboración a uno y otro lado del Océano Atlántico, nació en 2009 precisamente con el objetivo de favorecer la investigación para el uso sostenible de los recursos pesqueros, y ante la necesidad de avanzar en el desarrollo de actividades conjuntas entre las instituciones de investigación pesquera en Iberoamérica.

SIBECORP surge en respuesta a la inquietud de investigadores de Iberoamérica por fomentar la colaboración entre países, y en el reconocimiento de que la pesca es un recurso económico vital en Latinoamérica, España y Portugal. Coincidiendo con la celebración del I SIBECORP en la ciudad de Vigo, en Galicia (España), tuvo lugar una mesa de trabajo para la cooperación en cuyo seno se acordó poner en marcha la Red INVIPESCA a fin de convertir la investigación pesquera iberoamericana en un referente mundial.

Un total de 21 investigadores de 12 países de América Latina, España y Portugal

acordaban trabajar de forma conjunta en la búsqueda de nuevos mecanismos de colaboración y en la creación de sinergias en áreas de interés común, una cooperación que redundaría en un mejor conocimiento de los recursos pesqueros y, en consecuencia, favorecería una evaluación más óptima y una gestión más sostenible de los mismos. Hoy, la Red INVIPESCA aglutina a cerca de un centenar de investigadores de 15 países de Iberoamérica.

La Red INVIPESCA ha estado trabajando en el cumplimiento de esos objetivos durante los últimos doce años, participando en diferentes actividades conjuntas, promoviendo foros de conocimiento, reuniendo la información sobre los recursos de investigación existentes en el Mapa Iberoamericano de Investigación Pesquera, con acceso libre desde su página web, y difundiendo contenidos de interés para la comunidad científica a través de sus medios sociales.

Además, después del I SIBECORP\* se celebraron otras tres ediciones en Mar de Plata (Argentina, 2012), en Porto de Galinhas (Brasil, 2015) y en Iquique (Chile, 2018), Finalmente, en Octubre 2021 se celebró la quinta edición con sede en Santa Marta, Colombia, realizada de manera virtual debido a la pandemia COVID19. Estamos sin duda ante uno de los eventos más importantes de la Red INVIPESCA, y mediante el que se establece un foro de discusión científico para promover la

---

\*SB: en este trabajo hace referencia bibliográfica al acta de una edición dada de SIBECORP ("SB año").

aplicación del enfoque de ecosistemas en la gestión de las pesquerías iberoamericanas. Todas las ediciones de SIBECORP se han enfocado en la investigación de la ecología reproductiva de organismos acuáticos explotados y las implicaciones de esta para la evaluación científica y manejo de las pesquerías.

La publicación que ahora presentamos, en la que han participado cerca de una treintena de investigadores de Argentina, Brasil, Chile, Colombia, España, México, Portugal y Uruguay, pretende recopilar los principales resultados de investigación en ecología reproductiva, reclutamiento y pesquerías y los avances más destacados obtenidos en los últimos diez años en este campo. El libro trata sobre diversos aspectos de la ecología reproductiva de especies explotadas, agrupadas en cuatro dominios principales (pelágico, demersal, tropical marino, y aguas continentales y estuarinas) y los condrictios. El último capítulo aborda, de manera transversal, el análisis de las ca-

racterísticas parentales sobre el potencial reproductivo de las poblaciones, siendo este uno de los aspectos centrales en el estudio de la ecología reproductiva aplicada a la evaluación y manejo de las pesquerías.

Estamos pues ante una nueva herramienta de conocimiento destinada a científicos y estudiantes con interés en la materia. Con ella, y con el apoyo del Centro Tecnológico del Mar-Fundación CETMAR desde la secretaría técnica de INVIPESCA, la Red Iberoamericana de Investigación para el uso sostenible de los Recursos Pesqueros da un paso más en el cumplimiento de su objetivo fundamental: promover y mejorar la comunicación y el intercambio de conocimientos científicos en el ámbito de la investigación de los recursos pesqueros y su vinculación con los ecosistemas, contribuyendo al desarrollo sostenible de la actividad pesquera en Iberoamérica.

Centro Tecnológico del Mar-Fundación CETMAR  
Secretaría técnica Red INVIPESCA

# Capítulo 1



Introducción

### SABORIDO-REY, Fran<sup>1</sup> & MACCHI, Gustavo J.<sup>2,3</sup>

1. Instituto de Investigaciones Marinas (IIM-CSIC), Vigo, España
2. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina
3. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina

fran@iim.csic.es<sup>1</sup>; gmacchi@inidep.edu.ar<sup>2,3</sup>

#### Citar como:

Saborido-Rey, F. & Macchi, G. J. 2021. "Introducción". "Ecología Reproductiva y Pesquerías en el Contexto Iberoamericano". Red Iberoamericana de Investigación para el Uso Sostenible de los Recursos Pesqueros (RED INVIPESCA). 31 Diciembre de 2021. 6-31.

La explotación pesquera depende en gran medida de la productividad de la población explotada, es decir, se limita a recoger lo que la población es capaz de producir. Comprender la biología y la ecología de los mecanismos reproductivos es esencial para modelar la dinámica de las poblaciones y proyectar el comportamiento futuro de las poblaciones explotadas en diferentes escenarios de pesca, es decir, para lograr una explotación sostenible.

El conocimiento de los factores que afectan la variación anual en el reclutamiento es un objetivo primordial en la ciencia y gestión pesquera (Houde 2016; Macchi *et al.* 2014). En este contexto, la relación entre la población parental -su capacidad reproductiva o potencial reproductivo- 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 & Walters 1992). El su-

puesto de que el reclutamiento depende del tamaño de la población y de la producción de huevos (la relación población-reclutamiento) es esencial para predecir la dinámica futura de la población y para proporcionar asesoramiento sobre los niveles futuros de pesca, y es la base para definir algunos de los puntos de referencia biológicos utilizados en la ordenación pesquera. Pero, además, numerosas medidas de manejo se basan en la definición de parámetros reproductivos clave, como la talla de maduración, la época de desove, la fecundidad o la biomasa reproductora, entre otras (Jakobsen *et al.* 2016; Morgan 2018).

La pesca ejerce un importante impacto en la dinámica de la población, especialmente truncando la demografía y disminuyendo las influencias maternas -incluso induciendo cambios evolutivos- que socavan el potencial reproductivo de la población (ver Capítulo 7), efectos que pueden persistir una vez

que se libera la presión de la pesca, debido a la base genética de alguno de estos cambios (Dunlop *et al.* 2015).

En relación con el potencial reproductivo y los cambios inducidos está el concepto de resiliencia reproductiva, que puede definirse como “la capacidad de una población para mantener el nivel de éxito reproductivo necesario para dar lugar a una estabilidad de la población a largo plazo a pesar de perturbaciones como las del medio ambiente y la pesca”. La productividad y la persistencia de la población a largo plazo sólo pueden producirse con el éxito reproductivo sobre un cierto nivel mínimo. La resiliencia de las diferentes especies a la explotación comercial depende en gran medida de las características de sus historias de vida (Lowerre-Barbieri *et al.* 2016).

## 1.1. Parámetros de historia vital

Los organismos acuáticos se caracterizan por una gran variedad de estilos reproductivos (Balon 1975; Bruton 1990; Murua & Saborido-Rey 2003; Gillett 2008), que se agrupan en diferentes modalidades o estrategias reproductivas. Sin embargo, cada modalidad reproductiva puede variar mucho en términos de estacionalidad, patrón de desove, distribución de recursos energéticos y comportamiento, que definen las tácticas reproductivas adoptadas por las diferentes especies (Stearns 1992). Ante esto, existe una clara necesidad de investigar a fondo las diferentes estrategias y tácticas reproductivas de las especies acuáticas, la variación en fertilidad, fecundidad y viabilidad de la descendencia, con el fin de comprender los mecanismos que gobiernan la variabilidad anual en la producción de huevos, que junto a los factores ambientales podrían explicar las fluctuaciones en la fuerza del reclutamiento.

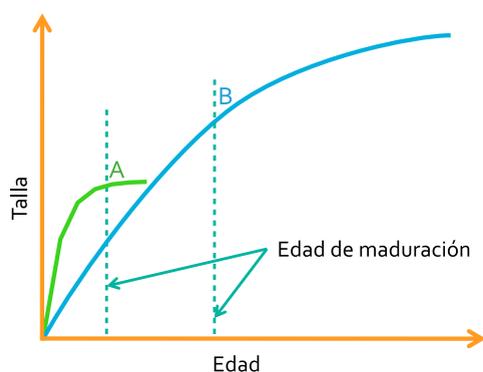
La introducción en los años 90 del concepto de “efectos parentales” y del potencial reproductivo de las poblaciones (tratado más adelante en este capítulo y especialmente en el Capítulo 7), cambió nuestra percepción de cómo la variación en los parámetros de historia de vida afecta al reclutamiento y a la dinámica poblacional. Así, sabemos que la estructura poblacional, la demografía y el estado de los individuos reproductores de la población parental afectan al éxito reproductivo (Lambert 2008; Lowerre-Barbieri *et al.* 2016). Los *trade-off* entre el crecimiento y la inversión energética en la reproducción definen el *fitness* y las estrategias de la historia vital de los individuos (Saborido-Rey & Kjesbu 2005). Estos *trade-off* afectan profundamente a la fecundidad y a la producción de huevos (Silva *et al.* 2013; Skjæraasen *et al.* 2013; McBride *et al.* 2015).

### 1.1.1. Maduración y crecimiento

El éxito biológico de un individuo se mide por el número de descendientes producidos durante su vida que alcanzan la madurez sexual (Stearns 1992). Maximizar esta producción requiere una decisión crítica sobre el momento de la maduración sexual (Roff 1993), que es un proceso ontogénico que ocurre una sola vez en la vida, a partir del cual el individuo adquiere la capacidad de reproducción sexual. Implica cambios fisiológicos complejos, cambios en la distribución de la energía y en el comportamiento, que afecta al crecimiento posterior, por lo que representa una transición crítica en la vida de un individuo. La madurez, por tanto, es el estado que se alcanza tras la maduración.

Por otro lado, el crecimiento es una necesidad para completar los costes de reproducción. El nicho ecológico que ocupa una especie impone una limitación al tamaño máximo

del cuerpo, pero dentro de este límite los individuos más grandes suelen mostrar un menor riesgo de ser depredados y un mayor éxito reproductivo (Barneche *et al.* 2018). Mientras el organismo es sexualmente inmaduro, la energía asimilada se asigna completamente para la supervivencia y el crecimiento, pero una vez que comienza la maduración, una parte de la energía se requiere para la producción de gametos y el comportamiento reproductivo. La cantidad de energía asignada al crecimiento y la reproducción dependerá de una serie de factores, algunos de ellos intrínsecos (genéticos y fisiológicos) mientras que otros son impulsados por el medio ambiente (temperatura y alimentación).



**Figura 1.1.** Mecanismos de compensación (trade-off) entre crecimiento y maduración

El crecimiento rápido no sólo mejora la disponibilidad de alimentos, sino que también, y lo que es más importante, facilita una reproducción más temprana. Cuando la tasa de reproducción es función del tamaño del cuerpo, es ventajoso alcanzar el tamaño máximo tan pronto como sea posible y antes de la maduración (Figura 1.1, tipo A). Una vez maduros los individuos dedicarán la mayor parte de la energía capturada (que depende del tamaño) para la reproducción, ahorrando algo de energía para la supervi-

vencia. El hecho de que un individuo complete en la medida de lo posible su crecimiento potencial dentro de su probable duración máxima de vida puede considerarse como una ventaja evolutiva que permite realizar su potencial reproductivo y así maximizar la contribución de su progenie a las generaciones futuras (Ware 1984; Winemiller 2005; Saborido-Rey & Kjesbu 2005). Sin embargo, retrasar en exceso la maduración conlleva un riesgo elevado de mortalidad antes de madurar, con la consiguiente pérdida de valor reproductivo. En las especies donde la tasa de reproducción es en función del excedente de energía, es ventajoso equilibrar la energía invertida en la supervivencia, el crecimiento y la reproducción y por tanto madurar antes de alcanzar la talla máxima (Figura 1.1, tipo B). Este equilibrio es posible porque los individuos pueden compensar los equilibrios energéticos negativos, a través del crecimiento, mediante la compensación metabólica (Sibly *et al.* 2015; Burger *et al.* 2019). Asimismo, los individuos con un suministro de alimentos limitado pueden sacrificar parcial o totalmente la producción de huevos para preservar la condición corporal, mientras que otros, pueden mantener la inversión en la reproducción a expensas de las reservas corporales. Entre estas dos situaciones se extiende un amplio gradiente de maduración a diferentes edades y tallas (ver Box 1.1).

El tamaño y la edad en que un organismo alcanza la madurez sexual tienen un profundo efecto en su éxito reproductivo. En primer lugar, este éxito está estrechamente ligado a un mayor tamaño corporal (Roff 1993). En segundo lugar, en las especies iteróparas existe un compromiso inevitable entre la reproducción actual y la futura: la maduración puede disminuir

### Box 1.1 Edad y tamaño en la maduración

La talla de maduración se define como el tamaño con el que un individuo llega a la madurez sexual, siendo el término equivalente para la edad. En las especies que muestran un crecimiento indeterminado (como la mayor parte de peces, moluscos y crustáceos), el tamaño y la edad no están necesariamente unidos. Las poblaciones están formadas por individuos de diferentes edades y tamaños, y con diferentes trayectorias de crecimiento, por lo que el tamaño de los individuos en la madurez suele variar significativamente entre los individuos de la misma población. Así pues, en una población determinada la proporción de individuos maduros cambia con el tamaño (y la edad). La ojiva de madurez se define como la probabilidad de ser maduro para cada clase de talla o edad. Por tanto, no es la probabilidad de maduración. Una variable frecuentemente utilizada para reflejar este fenómeno es el tamaño y la edad en el 50% de madurez, o L50 y A50 respectivamente.

Entre especies A50 varía desde unas pocas semanas hasta más de 30 años. Las poblaciones de una misma especie también difieren en su A50 y L50, generalmente en respuesta a la latitud (temperatura, luz), el suministro de alimentos y la tasa de crecimiento intrínseca. Dentro de una población, se sabe que el A50 y el L50 son parámetros altamente plásticos, que varían tanto a corto como a largo plazo bajo presión externa, pero en particular por cambios en la abundancia de la población (es decir, respuestas densodependientes). Los cambios en el crecimiento inducidos por el medio ambiente producen una variación en las expresiones fenotípicas del tamaño y la edad en los rasgos de maduración, lo que se conoce como “plasticidad fenotípica”. Si un fenotipo varía en función de la variación del medio ambiente, entonces la plasticidad fenotípica determina la norma de reacción. Desde el punto de vista ecológico, la norma de reacción óptima es la que maximiza el fitness de la población.

la supervivencia, agotar las reservas corporales, reducir la tasa de crecimiento y, por lo tanto, reducir el éxito de los futuros eventos reproductivos (Heino & Kaitala 1999; Lowerre-Barbieri *et al.* 2011). Ambos componentes están muy relacionados con la estrategia reproductiva de las especies (ver sección 1.2). Los individuos de mayor tamaño y edad tienen atributos reproductivos diferentes y generalmente mejor adaptados, y un mayor *fitness* que los de los individuos más pequeños y jóvenes (Solemdal 1997; Trippel *et al.* 1997; Hixon *et al.* 2014). La fecundidad generalmente aumenta con el tamaño del cuerpo (Kjesbu *et al.* 1998; Barneche *et*

*al.* 2018; Tsoukali *et al.* 2016). Por consiguiente, la fecundidad anual de la población (producción total de huevos) dependerá, además del número de ejemplares maduros, de la estructura del tamaño (y edad), pero también de la condición de los individuos (Marshall *et al.* 1998). En las especies de desove de múltiples lotes, la duración de la temporada de desove aumenta con el tamaño de los individuos (Claramunt *et al.* 2007; Alonso-Fernández & Saborido-Rey 2011; Nunes *et al.* 2011). El tamaño del huevo está positivamente relacionado con el tamaño de la hembra (Marteinsdottir & Begg 2002; Mehault *et al.* 2010). Además, la viabilidad de los

ovocitos puede depender de la condición materna, lo que desempeña un papel determinante en la calidad de los ovocitos producidos (Saborido-Rey *et al.* 2003; Castro *et al.* 2009; Green 2008; Macchi *et al.* 2013). Muchas características de las larvas dependerán del tamaño del huevo; un huevo más grande significa un saco vitelino más grande. Se ha demostrado que las larvas de huevos grandes son más grandes, crecen más rápido y, en general, su calidad, y, por lo tanto, su probabilidad de sobrevivir debería ser mayor (Vallin & Nissling 2000; Saborido-Rey *et al.* 2003; Leal *et al.* 2009).

En resumen, alcanzar la mayor talla posible en la reproducción es ventajoso, cada especie alcanza dicha talla antes de la maduración o tras la maduración sexual, en función de la estrategia vital, del nicho ecológico y de la estrategia energética que la especie haya alcanzado. Dentro de cada especie, la edad y talla de maduración presentan una importante plasticidad que debe ser considerada en el manejo (ver Box 1.1).

### 1.1.2. Producción de huevos

La asignación de recursos a la reproducción puede dividirse en tres componentes: el desarrollo de cualquier característica sexual secundaria, el comportamiento y la producción de huevos (Wootton 1985). Los rasgos sexuales secundarios están relacionados principalmente con el cortejo y el apareamiento, y son mucho más comunes en los machos (Wootton & Smith 2014). El comportamiento implica varios componentes, desde el anidamiento y el cuidado de los padres hasta la migración, la cual recibe una atención especial en los siguientes capítulos y en especial en el capítulo 5. La mayor parte de la energía se utiliza, no obstante, para la producción de huevos (McBride *et al.* 2015).

La producción de huevos a nivel individual ha sido muy estudiada y se ha descrito mediante varios tipos de estrategias (Murua & Saborido-Rey 2003). Básicamente, la producción de huevos implica tres conceptos: reclutamiento de ovocitos, desarrollo de ovocitos y desove (o liberación de huevos, o crías en las especies vivíparas). Nótese que estos tres conceptos implican los tres momentos críticos de la ovogénesis: la movilización de los ovocitos desde la etapa de crecimiento primaria a la secundaria, la vitelogénesis y la maduración final de los ovocitos que implica la ovulación.

El *reclutamiento de ovocitos* se refiere a la movilización de los ovocitos desde la etapa de crecimiento primaria a la secundaria, para alcanzar la maduración de los ovocitos durante la temporada de reproducción, es decir, normalmente dentro del ciclo anual. Este proceso se produce por primera vez durante la pubertad y luego con regularidad durante cada temporada de reproducción subsiguiente. El reclutamiento de ovocitos implica una inversión citoplasmática masiva en virtud de la cual se acumula la yema en el ovocito (Babin *et al.* 2007). La producción de huevos implica una importante inversión energética, por lo que la forma en que se reclutan los ovocitos es fundamental. Este reclutamiento puede ser determinado o indeterminado (Saborido-Rey 2016) y la diferencia entre ambos tipos está muy vinculada al uso de la energía disponible, y en particular a la estacionalidad de dicha disponibilidad (Ganias 2013). Por otro lado, no tienen relación con la semelparidad o la iteroparidad; en la primera simplemente todos los ovocitos presentes en el ovario se reclutarán durante la primera y única temporada de reproducción. En las especies iteroparas, se deja en el ovario una reserva de ovocitos

de crecimiento primario (y eventualmente de ovogonías) para futuras temporadas de reproducción, independientemente del tipo de reclutamiento.

En este punto es importante considerar que es común encontrar en la literatura estas dos definiciones como tipos de fecundidad, en lugar de reclutamiento ovocitario. Aunque esto no es correcto, es un concepto muy asentado (Kjesbu 2009). Otro de los conceptos erróneos sobre el uso de estos términos es la creencia general de que la determinación significa que la reserva permanente de huevos vitelados puede considerarse representativa de la fecundidad anual realizada. Aunque en general es una buena aproximación, especialmente si se estima cerca de la temporada de desove (Murua *et al.* 2003), la regulación a la baja de la fecundidad puede alterar considerablemente la fecundidad estimada (Saborido-Rey *et al.* 2015). Por lo tanto, los términos anteriores deben utilizarse únicamente como definición de la estrategia de reclutamiento de ovocitos, aunque tienen gran importancia para la evaluación de la fecundidad.

Tan pronto como se reclutan los ovocitos se inicia el segundo período clave, el crecimiento o desarrollo de los ovocitos, cuando se produce la vitelogénesis. Hay dos modos de desarrollo:

**Sincrónico.** Todos los ovocitos reclutados, y que por tanto potencialmente serán desovados durante la actual temporada de reproducción, se desarrollan de forma sincronizada antes del desove. Por lo tanto, este tipo de desarrollo de ovocitos sólo es posible si el reclutamiento de ovocitos (o fecundidad) es determinado. Dado que el reclutamiento está determinado y todos los ovocitos reclutados se desarrollan al unísono, poco después del final

del período de reclutamiento se pueden encontrar dos situaciones al analizar la frecuencia del tamaño de los ovocitos: i) en las especies iteróparas una cantidad de ovocitos en crecimiento primario no se reclutan, y conforman el reservorio de los futuros eventos reproductivos, mientras que los ovocitos en vitelogénesis se desarrollan de forma sincrónica; debido a la presencia de estos dos grupos de ovocitos, esta modalidad se denomina a menudo grupo-sincrónico. Antes del inicio de la temporada de desove se puede identificar un hiato distinto en la frecuencia del tamaño de los ovocitos entre los dos grupos; ii) en las especies seméparas ya no se pueden identificar los ovocitos de crecimiento primario y se ve una sola cohorte de ovocitos.

**Asincrónico.** En esta modalidad, a medida que los ovocitos son reclutados inician el desarrollo generando consecuentemente varias cohortes de ovocitos de diferentes tamaños dentro del stock de ovocitos de crecimiento secundario (alvéolos corticales y vitelogénicos). La tasa de desarrollo (crecimiento) es muy específica de cada especie y depende de la forma en que se asigna la energía para la producción de huevos, pero simplificando: i) en especies con reclutamiento ovocitario determinado, el proceso de reclutamiento de ovocitos termina antes de que comience el desove, produciendo cohortes de ovocitos bastante indistinguibles por su tamaño (hay una distribución de tamaños continua). Dado que no se produce un nuevo reclutamiento durante la temporada de desove, el número de ovocitos en desarrollo en el ovario disminuye a medida que avanza el desove; ii) en la mayoría de las especies indeterminadas sólo se reclutan pocas cohortes de ovocitos antes del desove y suelen distinguirse por su distribución de tamaños; se reclutan nue-

vos ovocitos a medida que se desovan los más avanzados. Así pues, el número de ovocitos en desarrollo en el ovario tiende a ser bastante constante durante la temporada de desove, y sólo disminuye al final de la temporada; iii) algunas especies semélpas, como las anguilas, tienen un desarrollo asincrónico, pero no está claro si el reclutamiento termina antes o después de que comience el desove.

La estrategia de desarrollo sincrónico es típica de las especies en las que la vitelogénesis es un proceso largo (Ganias & Lowerre-Barbieri 2018), normalmente porque se produce durante períodos de baja asimilación de energía, bien debido a la reducción de la disponibilidad de alimentos o a la reducción del metabolismo, características comunes de los hábitats de aguas frías (ver sección 1.1.3). Por el contrario, la estrategia asincrónica significa que la vitelogénesis es un proceso relativamente corto porque cuando comienza el desove varios ovocitos se encuentran todavía en los alvéolos corticales (determinados) o en una etapa más temprana (indeterminada) y es indicativo de períodos de crecimiento de ovocitos más cortos que la temporada de desove. Esto ocurre a menudo en las especies de aguas cálidas, donde las tasas metabólicas son más altas y los períodos de desove suelen prolongarse (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011).

Finalmente, al final de la vitelogénesis, tras la maduración final de los ovocitos, se produce la ovulación y se liberan los óvulos para ser fecundados, bien internamente (viviparidad) o externamente (oviparidad). Se pueden definir dos tipos de desovantes: i) desovantes totales: el conjunto de ovocitos vitelados ovulan y son liberados en un único evento o en un corto período de tiempo. Esto sólo puede ocurrir en un desarrollo sincrónico y, por

lo tanto, con reclutamiento de ovocitos determinado; ii) desovantes parciales: los ovocitos ovulan en grupos o lotes separados entre sí por varios días y durante un período más o menos largo en cada temporada de desove (de días a meses). El número de lotes y la duración de la temporada de desove varían considerablemente entre las especies y dentro de ellas. Esto puede ocurrir en especies sincrónicas y asincrónicas, determinadas e indeterminadas.

Existe un vínculo entre la estrategia de desove y el cuidado parental (Kolm 2009). El desove total es una clara necesidad para aquellas especies que muestran un fuerte cuidado parental (portando embriones, cuidando los nidos...), pero también está presente en especies que ponen huevos en zonas protegidas, aunque el cuidado parental se limita a esta acción (Balshine & Slomna 2011). Por el contrario, el desove parcial es típico de las especies que necesitan esparcir los huevos espacialmente, o más a menudo temporalmente, o ambas cosas. Por lo tanto, es evidente que se encuentra en los desovantes de huevos pelágicos.

Uno de los mecanismos compensatorios más importantes en la teoría de la historia de la vida, es la coevolución entre el tamaño del huevo, la fecundidad y el cuidado parental (Kolm & Ahnesjö 2005). Entre especies, la fecundidad y el tamaño del huevo no están influenciados por el tamaño corporal (Duarte & Alcaraz 1989), es decir, las especies más grandes no necesariamente producen más huevos más grandes. Sin embargo, existe una clara relación negativa entre la fecundidad y el tamaño del huevo y/o larva/cría (Stearns 1992; Kamler 2005). La estrategia fecundidad-tamaño de los huevos de una especie está determinada por el nicho ecológico y los regímenes ambien-

tales que habita: las especies que viven en entornos muy fluctuantes, donde los huevos tienen un gran potencial de dispersión, normalmente muestran una alta fecundidad y huevos pequeños (Winemiller & Rose 1992; Leal *et al.* 2009; Wootton & Smith 2014). En ambientes más estables la supervivencia de las crías está más relacionada con el tamaño de la larva, que aumenta a medida que aumenta el tamaño del huevo y, por lo tanto, con la reducción de la fecundidad (Chambers & Leggett 1996; Closs *et al.* 2013; Hernández-Portocarrero *et al.* 2015). Sin embargo, las especies que invierten más en el tamaño del huevo que en la fecundidad (jugárselo todo a una carta, *putting all the eggs in one basket*), deben asegurar una mayor supervivencia de las crías y, por lo tanto, invierten más energía en el cuidado parental (Kolm & Ahnesjö 2005). En un extremo de esta estrategia están las especies vivíparas que paren juveniles, como los tiburones (Compagno 1990; Colonello *et al.* 2014). Por otro lado, las especies que producen muchos y pequeños huevos (minimización de riesgos, *bet hedgers*), invierten poco o nada en el cuidado parental, confiando en que la producción de las crías se ajuste a las condiciones ambientales que aseguren su supervivencia (Petrik *et al.* 2021).

Es evidente en este punto, que el modo de reclutamiento de ovocitos, su desarrollo y dinámica de puesta, está íntimamente ligado con la estrategia fecundidad-tamaño de los huevos-cuidado parental, y esto a su vez con la edad de maduración, y todos a su vez, con los mecanismos energéticos que determinan el esfuerzo reproductivo y el *fitness* de la especie.

### 1.1.3. Esfuerzo reproductivo

El esfuerzo reproductivo es la energía que se gasta en la reproducción por año;

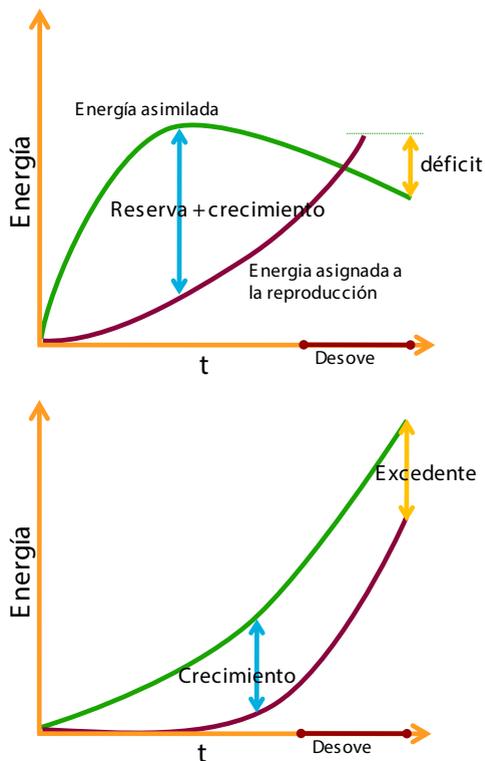
y esta energía puede expresarse como la fracción de la masa corporal dedicada a la reproducción (Charnov 1993). Como el total de la energía asimilada debe dedicarse a diferentes aspectos vitales (supervivencia, crecimiento y reproducción), la forma en que se asigna la energía a los diferentes componentes de la reproducción es el resultado de diversos mecanismos compensatorios con los otros componentes.

Uno de estos mecanismos es el que sucede entre el crecimiento y la maduración (ver sección 1.1.1), otro el que incluye a la fecundidad y el cuidado parental (ver sección 1.1.2). Un tercero, también relacionado con la producción de huevos, determina la temporalidad de la asignación energética a la reproducción (McBride *et al.* 2015). Para asegurar una producción óptima de huevos, algunas especies necesitan almacenar energía mucho antes de la temporada de reproducción, ya que ésta tiene lugar durante una época del año desfavorable en términos de disponibilidad de alimentos y temperatura, entre otros factores (Pavlov *et al.* 2009). La energía almacenada puede ser movilizada más tarde para la reproducción, por lo que el almacenamiento constituye la principal fuente de energía para el coste de la producción de huevos (Stephens *et al.* 2009). Se trata de *capital breeders*, y normalmente se asocian a especies que habitan en zonas de latitud alta y aguas frías, mostrando una fuerte estacionalidad y temporadas de desove cortas. Otras especies, por el contrario, se reproducen en condiciones más favorables, se benefician de un entorno relativamente más productivo y utilizan la energía adquirida recientemente como ingreso para la producción de huevos, y no hay necesidad de almacenar energía (Stephens *et al.* 2009). Se trata de *income breeders*, que

se encuentran generalmente en latitudes bajas (zonas tropicales y subtropicales), pero también en zonas templadas de alta productividad, y que normalmente muestran temporadas de desove prolongadas y una estacionalidad reducida. Estas estrategias determinan los diferentes rasgos de la producción de huevos; así pues, los *capital breeders* suelen tener un reclutamiento ovocitario determinado, un desarrollo ovocitario sincrónico por grupo y son desovantes totales o parciales. En los *income breeders*, la vitelogenénesis se desarrolla simultáneamente con la ingesta de alimentos, la tasa de desarrollo es alta y los ovocitos pueden ser reclutados poco antes de ser desovados, es decir, el reclutamiento de ovocitos (o fecundidad) es indeterminado, el desarrollo de los ovocitos asincrónico, y, por lo tanto, siempre son desovantes parciales. Sin embargo, en la práctica, estas dos estrategias son los puntos finales de un continuo, desde *income breeders* puros en un extremo hasta *capital breeders* puros en el otro extremo, y muchas especies presentan una estrategia mixta.

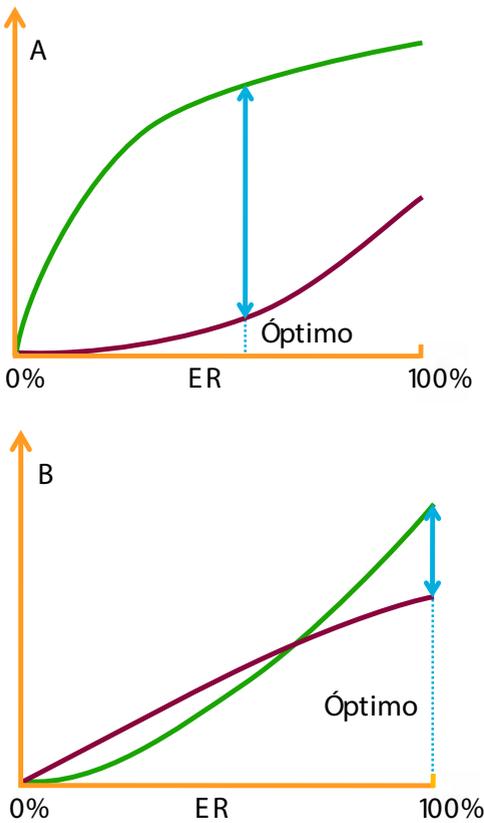
El modo de compensación dependerá de la dinámica temporal entre la energía asimilada y la energía asignada a la reproducción, y en función de la época de desove (Figura 1.2). Así, si durante la época de desove el coste reproductivo supera a la energía asimilada (habitualmente por escasez de energía disponible), habrá un déficit que debe ser compensado con el consumo de reservas energéticas previamente almacenadas (*capital breeders*). Por el contrario, si la disponibilidad de energía es constante y superior a la necesaria para la reproducción, el excedente puede dedicarse al crecimiento, ya que el coste reproductivo está asegurado con la energía asimilada en cada momento (*income breeders*). Es importante señ

lar que esta estrategia compensatoria es propia de cada especie o población, y no son estrategias individuales.



**Figura 1.2.** Dinámica temporal entre la energía asimilada y la energía asignada a la reproducción, y en función de la época de desove. Se muestran aquí solo dos tipos de compensación para ilustrar el mecanismo (ver Figura 1.4 para el resto de modalidades)

En consonancia con esta dinámica energética, la estrategia reproductiva óptima debe maximizar el valor reproductivo en términos de beneficios y costes del esfuerzo reproductivo (Schaffer 1974; Charnov 2002), medidos en términos de la energía invertida en reproducción y el beneficio de dicha inversión en términos de supervivencia de la prole hasta alcanzar la madurez sexual (Figura 1.3).



**Figura 1.3.** Optimización del esfuerzo reproductivo (ER), en función de la energía invertida en reproducción (rojo) y el beneficio de dicha inversión en términos de supervivencia de la prole hasta alcanzar la madurez sexual (verde). A: especie iterópara. B: especie semélpara

El valor del esfuerzo reproductivo óptimo es aquel en el que la diferencia entre el beneficio y el coste es máxima y positiva (Charnov 2002). En las especies en las que el óptimo se consiga invirtiendo el 100% de la energía en reproducción serán especies semélparas, mientras que, si el óptimo es invertir menos en reproducción, se guardará energía para sucesivos años reproductivos, es decir, especies iteróparas.

Cuantificar los costes de reproducción es un elemento importante de la teoría de

historia vital (Stearns 1992). En ambientes impredecibles, la reproducción puede ser arriesgada, lo que aumenta el valor de los futuros esfuerzos de reproducción, es decir, no invertir toda la energía en un solo evento reproductivo. En tales entornos, el conflicto entre el esfuerzo reproductivo actual y la supervivencia de los adultos entre las sucesivas reproducciones es mayor en ambientes más predecibles. Esto a su vez tiene impacto en la mortalidad de adultos tras cada evento reproductivo, cuanto mayor sea el esfuerzo reproductivo invertido mayor es la mortalidad (Charnov *et al.* 2013).

En conclusión, existe una proporcionalidad entre el tamaño relativo a la primera reproducción (maduración), la tasa de crecimiento, la mortalidad y el esfuerzo reproductivo que determina las estrategias de inversión reproductiva en función de las estrategias de crecimiento y las tasas de mortalidad. Las especies que muestran un crecimiento rápido antes de la maduración maduran a un tamaño relativamente grande, y deben invertir una mayor cantidad de energía en la reproducción incrementando la mortalidad después de cada evento reproductivo.

## 1.2. Estrategias reproductivas

La mayor parte de las estrategias reproductivas definidas consideran solo unos pocos parámetros reproductivos (Murua & Saborido-Rey 2003). Pero para entender cómo las estrategias reproductivas encajan en el nicho ecológico y en el propio ecosistema donde se desarrollan, es necesario combinar cada estrategia reproductiva (y en especial los modos reproductivos relacionados con el reclutamiento ovocitario, fecundidad y la dinámica

de puesta), con diferentes estrategias de crecimiento y el uso del excedente de energía. Un primer intento de clasificación fue hecho por Cole (1954) basado en el número de eventos reproductivos por vida de un organismo, *i. e.* semelparidad (tipo de historia de vida con un solo evento reproductivo) y la iteroparidad (tipo de historia de vida con más de un evento reproductivo).

Ware(1984) definió las dos estrategias descritas anteriormente relacionando crecimiento y maduración (Figura 1.1 ). Más tarde Winemiller (2005) y Winemiller & Rose (1992) propusieron un modelo triangular basado en tres estrategias de historia de vida fundamentales (optimización de los parámetros de tasa de regeneración o reemplazo demográfico, supervivencia por edad y fecundidad por edad) que llevó a la definición de 3 estrategias principales: periódicas (de larga vida, alta fecundidad, alta variación de reclutamiento), oportunistas (pequeño, de corta vida, alto esfuerzo reproductivo, alta resistencia demográfica) y de equilibrio (baja fecundidad, gran tamaño de los huevos, cuidado de los padres), recientemente actualizadas (Petrik *et al.* 2021). Sin embargo, este modelo presenta carencias acerca de otras estrategias que, aunque se podrían considerar intermedias de estas anteriores, en realidad son también extremos y fundamentales lo que ha llevado a la definición de 5 estrategias esenciales (Saborido-Rey *et al.* 2010), presentadas en la Figura 1.4 y que son:

- **Estrategia A.** El individuo invierte en crecimiento tanto antes como después de la maduración, casi por igual. La maduración se produce a una proporción baja de la talla máxima (50%), es una maduración tardía,

típica de especies relativamente longevas y con una vida reproductiva larga. La reproducción depende mayoritariamente de reservas energéticas (*capital breeders*). Son especies iteróparas, con desarrollo grupo sincrónico, ponedores parciales o totales con fecundidad determinada. Las especies vivíparas suelen presentar esta estrategia, por lo que es típico de elasmobranquios. Sin embargo, también es habitual en especies demersales de latitudes altas o intermedias en el que la disponibilidad de energía presenta ciclos estacionales marcados.

- **Estrategia B.** El individuo invierte en crecimiento tanto antes como después de la maduración, casi por igual. La maduración se produce a una proporción baja de la talla máxima (50%), es una maduración tardía, típica de especies relativamente longevas y con una vida reproductiva larga. Sin embargo, la reproducción se produce a costa tanto de reservas energéticas como de la energía adquirida durante la estación reproductiva (*income breeders*), es decir energéticamente presenta una estrategia mixta. Son especies iteróparas, con desarrollo ovocitario asincrónico, ponedores parciales, pero habitualmente con fecundidad determinada. Se presenta habitualmente en especies demersales de latitudes medias donde los ciclos de disponibilidad de alimento muestran ciclos menos marcados.

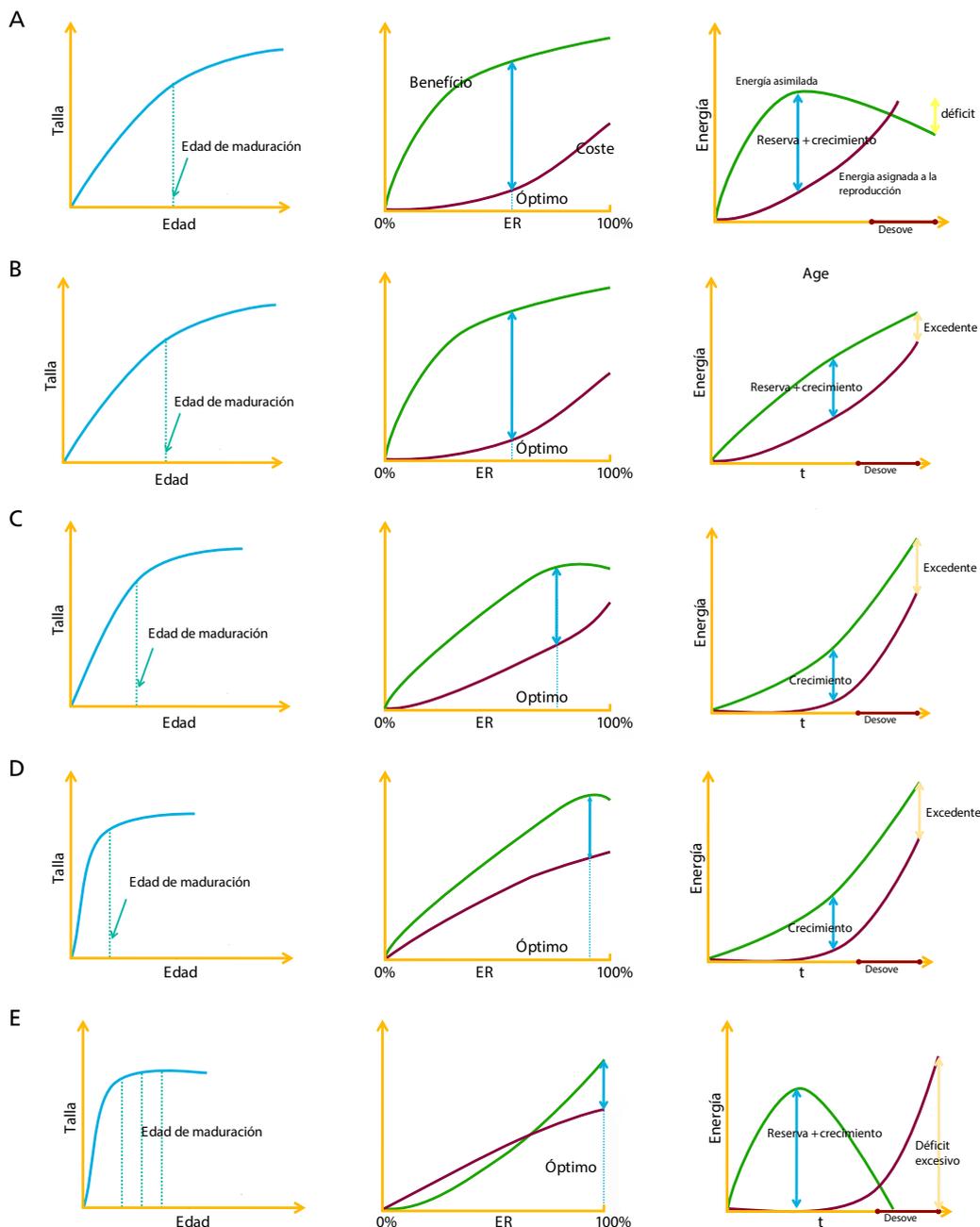
- **Estrategia C.** El individuo invierte más en crecimiento antes de la maduración, pero también después. La maduración se produce pues a una proporción más alta de la talla máxima (70%); es una maduración temprana que lleva a especies de

vida intermedia y con una esperanza de vida reproductiva intermedia. La reproducción no depende de reservas energéticas y se produce a partir de la energía adquirida durante la estación reproductiva (*income breeders*). Sin embargo, la capacidad para obtener energía aún depende de la talla del individuo. Son especies iteróparas, con desarrollo ovocitario asincrónico, ponedores parciales con fecundidad indeterminada. Se presenta en especies demersales de latitudes templadas y tropicales, así como en grandes pelágicos.

- **Estrategia D.** La mayor parte de la energía dedicada al crecimiento se produce antes de la maduración, por lo que ésta se produce al alcanzar la talla máxima. Es siempre una maduración muy temprana, de vida muy corta y de esperanza de vida reproductiva muy corta. Son siempre *income breeders*, con una fecundidad muy elevada, habitualmente iteróparas, pero algunas especies semélparas, ponedores parciales con fecundidad indeterminada. Es una estrategia típica de pequeños pelágicos.
- **Estrategia E.** El individuo invierte en crecimiento antes de la maduración y nada después, por tanto, madura al alcanzar la talla y edad máxima. Mientras que la esperanza de vida es intermedia, la esperanza de vida reproductiva es corta. La reproducción siempre se produce a expensas de las reservas energéticas (*capital breeders* puros). Son especies semélparas que, aunque se pueden encontrar en diversas latitudes, son más habituales en latitudes altas o intermedias.

Aunque cada una de estas estrategias se puede encontrar en la práctica en

diferentes ecosistemas, ciertamente existe una vinculación con las condiciones ambientales que determina cada ecosistema, por lo que es conveniente el estudio separado para una mejor comprensión de la ecología reproductiva de las especies explotadas. Por esta razón, el objetivo principal de este trabajo es analizar la dinámica reproductiva de las especies explotadas en Iberoamérica, a lo largo de 5 capítulos que reúnen las diferentes estrategias agrupadas en distintos dominios ambientales. El capítulo 2 se enfoca en las especies de pequeños pelágicos que típicamente presentan la estrategia D. En el dominio pelágico, sin embargo, otras especies como los grandes pelágicos, no abordados en este libro, siguen más típicamente la estrategia C. El capítulo 3 aborda el conjunto de especies demersales de aguas frías y templadas, mayoritariamente especies con las estrategias A y B, aunque también se encuentra la semelparidad tanto en peces como en invertebrados. El capítulo 4 aborda las especies en el dominio tropical, donde por sus características ambientales predomina la estrategia C, y parcialmente la D. El capítulo 5 trata sobre las especies de aguas continentales y estuarinas, donde dada la importante diversidad de ambientes podemos encontrar prácticamente la totalidad de las estrategias; en este dominio, debido a la fuerte inestabilidad ambiental, además es frecuente observar patrones migratorios asociados a la reproducción. Finalmente, la dinámica reproductiva de los condriictios merece un capítulo independiente, el 6, al presentar una estrategia típicamente A, con un elevado grado de vulnerabilidad.



**Figura 1.4.** Resumen de las cinco estrategias propuestas (A-E) relacionando el uso de la energía y las normas de asignación energética entre crecimiento y reproducción. A. Esquema temporal de la edad de maduración respecto a la trayectoria de crecimiento. B. Valor reproductivo en términos de beneficio y coste del Esfuerzo Reproductivo (RE). C. Inversión energética durante la estación reproductiva.

### 1.3. Potencial reproductivo y reclutamiento

La estrategia reproductiva adoptada por las especies, asociada a la disponibilidad de recursos y a las condiciones físicas en el ambiente, es lo que determina las probabilidades de supervivencia de la progenie, afectando la incorporación de nuevos individuos a la población o reclutamiento. Conocer las razones que generan la variabilidad de este proceso, e identificar los factores que determinan los cambios en la abundancia de los individuos constituye uno de los mayores desafíos para la biología pesquera (Marshall *et al.* 1998). El proceso de reclutamiento se encuentra afectado tanto por factores exógenos o ambientales, como por aquellos endógenos o intrínsecos de la población. Entre los primeros se encuentran las variables físicas y químicas en el área de reproducción, como la temperatura, salinidad, estratificación, proporción de oxígeno disuelto, régimen de lluvias, pH, etc., además de la disponibilidad de alimento, la competencia intra e interespecífica y la depredación en las zonas de cría (Houde 2016). En general, en las especies con ciclos de vida más acotados, como los pequeños pelágicos o algunos invertebrados, los factores ambientales ejercen una mayor influencia en las tasas de supervivencia durante los primeros estadios de vida, generando una mayor variabilidad en el reclutamiento, que afecta la abundancia poblacional. Por el contrario, en las especies más longevas, la variabilidad interanual del reclutamiento tiene un efecto más moderado sobre la abundancia de los stocks, dado que los cambios en la incorporación de nuevos individuos a la población se encuentran amortiguados por la presencia de varias cohortes o

grupos de edad. Los factores endógenos, o parentales, se encuentran asociados a las características de los reproductores en la población, e incluyen aspectos como la abundancia, la composición de tallas/edades, la condición fisiológica o la diversidad genética (Jakobsen *et al.* 2009). En este contexto, la relación entre el stock parental y el reclutamiento (S-R) es un problema central, y generalmente de muy difícil solución en el estudio de la dinámica de poblaciones y gestión de los recursos pesqueros (Hilborn & Walters 1992).

A pesar del debate generado sobre estos temas durante las últimas décadas, y la creciente información que demuestra la escasez de modelos que muestren buenos ajustes entre la abundancia de la población adulta y la productividad de los stocks (Vert-pre *et al.* 2013), actualmente la gestión de la mayoría de las pesquerías se realiza sobre la base de la relación S-R. Los modelos tradicionales de reclutamiento asumen que el potencial reproductivo de la población es proporcional a la fracción adulta (Trippel *et al.* 1997), usándose los parámetros estimados durante esta etapa del ciclo de vida para establecer los puntos biológicos de referencia. Los modelos S-R desarrollados por Beverton & Holt (1957), Ricker (1954) y Shepherd (1982) utilizaban originalmente el término de fecundidad (Rothschild & Fogarty 1989; Koslow 1992), el cual más tarde se reemplazó por la biomasa de la fracción adulta de la población (*Spawning Stock Biomass* en inglés-SSB), como aproximación de la fecundidad. En esos casos, se asume que un determinado peso o biomasa de la fracción adulta tiene la misma probabilidad de generar el mismo nivel de reclutamiento, independientemente de la composición

de la población. Por tal razón, se considera que las tasas de supervivencia de la progenie son independientes de la estructura de edad, tamaño o condición de la población (Cardinale & Arrhenius 2000; Murua *et al.* 2003) y que la fecundidad total relativa y la producción anual de huevos por tamaños y entre años no varía (Marshall *et al.* 2003). Sin embargo, numerosos estudios realizados en diversas especies han demostrado que esta proporcionalidad entre la biomasa del stock y su productividad no siempre existe (Marshall *et al.* 1998, 2003; Vertpre *et al.* 2013).

Trippel (1999) introdujo un nuevo término, el Potencial Reproductivo 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. Este término incluye los factores parentales que influyen en las fases iniciales de vida relacionadas con los procesos de reclutamiento. Así, mientras SSB tan sólo considera el número de individuos maduros y su peso medio, PRS está afectado por diversos factores, tanto maternas como paternas, que establecen la experiencia y capacidad reproductiva individual. El conjunto de características individuales determinará el funcionamiento reproductivo de la población, por lo que se ha prestado especial atención a factores tales como la estructura y diversidad de edad de los stocks (Marteinsdottir & Begg 2002; Scott *et al.* 2005; Mehault *et al.* 2010), o la proporción de reproductores primíparas (Evans *et al.* 1996; Trippel 1998), los cuales además influyen en la capacidad de recuperación de una población sobreexplotada (Rijnsdorp *et al.* 2010). En particular, a partir de los

trabajos realizados en *Gadus morhua*, se pudo demostrar que las hembras que se reproducen por primera vez generan huevos de menor calidad en comparación con los desovantes repetidores, por lo cual la experiencia reproductiva juega un rol esencial en el potencial reproductivo de esta especie (Kjesbu *et al.* 1996; Solemdal 1997).

Por esta razón, la investigación de los aspectos reproductivos en las poblaciones de organismos acuáticos que son objeto de explotación es esencial, dado que los cambios generados durante este proceso podrían afectar directamente la estimación de la biomasa desovante y la productividad de la población. El potencial reproductivo medido a partir del tamaño o edad de una especie es fundamental en los modelos S-R para comprender la variabilidad en la fuerza del reclutamiento. Ciertos parámetros reproductivos también pueden actuar como índices que sugieren cambios en la población, tal es el caso de la edad de madurez, cuya disminución a lo largo de los años puede estar asociada con la sobre explotación de un recurso (Hubold 1978; Beacham 1983; Trippel 1995). La ojiva de madurez sexual, estimada a partir de la proporción de individuos maduros por clase de edad, es una herramienta básica en el análisis de las pesquerías y evaluación de stock, ya que permite estimar la fracción adulta en una población. En términos convencionales, este parámetro se determina a través del examen macro y/o microscópico de las gónadas, clasificando los organismos maduros en función de las características morfo-histológicas funcionales o estructurales. El tamaño y la edad de maduración sexual son parámetros muy plásticos que cambian en virtud la presión externa, particularmente con la disminución de

la abundancia poblacional (Adams 1980; Wootton 1990), y por lo tanto tienen un gran efecto en el éxito reproductivo.

En vista de lo anterior, existe una clara necesidad de investigar exhaustivamente las estrategias reproductivas de las distintas especies acuáticas, 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. Estos parámetros pueden variar a lo largo de la estación reproductiva (Kurita *et al.* 2003; Macchi *et al.* 2003, 2004; Murua *et al.* 2006; Mehault *et al.* 2010; Claramunt *et al.* 2014), 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 o están conformadas por subpoblaciones, por lo que la producción de huevos debe ser estimada considerando también estas características espaciales (Morgan & Rideout 2008; Lowerre-Barbieri *et al.* 2009; Korta *et al.* 2010). Todos estos aspectos mencionados presentan una importante plasticidad, pero dentro de las limitaciones impuestas por el nicho ecológico que cada especie o población ocupa. Por esta razón, la estimación del potencial reproductivo debe hacerse para cada caso, y los resultados comparados para cada población o especies del mismo grupo taxonómico, especialmente si cohabitan o son objeto de una pesquería mixta. Las causas que producen variaciones temporales en el potencial reproductivo son diversas, pero la principal es la alteración de la estructura del stock parental, dado que puede afectar no sólo la producción de

huevos a nivel individual, sino también el número de desoves durante la temporada reproductiva (Trippel 1998; Nissling *et al.* 1998; Macchi *et al.* 2004). Estos autores han observado, en diversas especies, que la composición del stock parental, juntamente con la demografía y la condición de los desovantes, tienen efectos en la duración de la estación reproductiva. En algunos casos, también se ha demostrado un efecto positivo de los grandes reproductores sobre la frecuencia de puesta, lo cual potenciaría la cantidad de eventos de desove durante la temporada, incrementando las posibilidades de supervivencia de las larvas (Claramunt *et al.* 2007; Macchi *et al.* 2018).

El vínculo entre potencial reproductivo y reclutamiento se establece mediante la supervivencia selectiva de huevos y larvas en función de las características parentales. 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 progenie. El concepto de potencial reproductivo incluye también la viabilidad de dicha producción. Esto es así porque se ha demostrado que factores, especialmente maternos, determinan en gran medida la supervivencia de la prole, en especial en su interacción con el medio ambiente (Marteinsdottir & Steinarsson 1998; Saborido-Rey *et al.* 2003; Lambert *et al.* 2003). Así, la calidad del huevo es función de características maternas, tales como la talla/edad y el factor de condición (Marteinsdottir & Steinarsson 1998; Saborido-Rey *et al.* 2003; Macchi *et al.* 2013), pueden tener influencia sobre el tamaño de la larva, la tasa de desarrollo, el punto de no retorno o la actividad larvaria (Pepin *et al.* 1997; Miller *et al.* 1995); es decir que

pueden afectar la tasa de supervivencia, y de aquí el reclutamiento. En general, se plantea que las larvas más grandes tienen mejores posibilidades de conseguir alimento, por lo que tendrían mayores oportunidades de supervivencia durante esta fase de vida crítica, de manera que podrían dar origen a reclutamientos más altos (Rijnsdorp & Vingerhoed 1994; Trippel 1998). Aunque, por el contrario, algunas investigaciones sugieren que las larvas más grandes también podrían ser más vulnerables a la depredación (Litvak & Leggett 1992; Pepin *et al.* 1992; Kjesbu *et al.* 1996). De todas maneras, la mayor parte de los trabajos realizados plantean un efecto positivo de los grandes reproductores sobre la fecundidad y calidad de huevos de la población generando reclutamientos más significativos, lo que ha llevado a la formulación de la hipótesis BOFFFF “Big, Old, Fat, Fecund Female Fish” propuesta por (Berkeley *et al.* 2004). Como se mencionó previamente, también la experiencia en la reproducción, es decir el rol de las hembras múltiparas frente a las primíparas, ha demostrado jugar un papel importante en la definición del potencial reproductivo de algunas poblaciones (Saborido-Rey & Junquera 1999; Mehault *et al.* 2010). Dado que en las especies sometidas a intensa explotación pesquera la actividad extractiva se focaliza en una fracción de la población, que suele ser la de mayor tamaño, esto puede generar cambios en la estructura de edades de los stocks. Siendo así, la desaparición o disminución de los grandes reproductores incidiría directamente en el potencial reproductivo y por lo tanto en la capacidad de renovación de la población. La condición nutricional de los desovantes es otro aspecto central que incide en el potencial reproductivo de los stocks, afectando tanto la fecundidad como la

calidad de los huevos producidos. Por esta razón, tal como ha sido mencionado previamente, es importante considerar la inversión energética realizada por los reproductores, en particular en aquellas especies que acumulan reservas previo a la estación de puesta (*capital breeding*), dado que este proceso puede ser determinante para el éxito reproductivo, y además actuar como un *proxy* del reclutamiento (Marshall *et al.* 1999; Wuenschel *et al.* 2013).

Una mayor producción de huevos generada por el stock reproductor no asegura dar origen a buenos reclutamientos en el futuro, por lo que es importante considerar además la interacción de los productos del desove con el ambiente. En los sistemas fluviales, por ejemplo, la intensidad lumínica, los vientos y la precipitación juegan un rol fundamental en el ciclo de los nutrientes y regeneración de biomasa (Kolding & Zwieten 2006). En los ambientes marinos, los efectos de las variables oceanográficas, como la temperatura, salinidad o la estratificación vertical de la columna de agua determinan la disponibilidad de nutrientes, y por lo tanto la productividad del sistema (Bakun 1996). Las zonas frontales, por ejemplo, pueden ser ventajosas como áreas de retención para las larvas o actuar en forma negativa por la acumulación de predadores (Bailey & Houde 1989). Es por ello que un punto central en la teoría del reclutamiento lo ocupan las diversas hipótesis sobre el periodo crítico en el ciclo de vida de los individuos, que surgieron a partir del postulado de Hjort (1914), como por ejemplo *Match-Mismatch* y similares (Anderson 1988). Estas hipótesis, en general convergen en la idea de que las fases larvarias deben coincidir en tiempo y espacio con una

serie de circunstancias ecológicas óptimas para su supervivencia máxima (retención, mayor producción y concentración del alimento, escasa competencia, etc.). En este punto, se ha demostrado también 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 tiene un profundo efecto en el reclutamiento (Wright & Trippel 2009, Alonso-Fernández & Saborido-Rey 2011; Cubillos *et al.* 2014). Otro aspecto de relevancia para la determinación del éxito reproductivo tiene que ver con la localización de las áreas de puesta, que también puede variar en función de la estructura demográfica de los stocks, y por lo tanto afectar la supervivencia durante las fases tempranas de desarrollo (Macchi *et al.* 2005; Lowerre-Barbieri *et al.* 2009, Lowerre-Barbieri *et al.* 2011). En definitiva, el éxito final del reclutamiento dependería del resultado de complejos procesos físicos y trofodinámicos que actúan sobre distintas escalas temporales y espaciales a través de la etapa de vida pre-recluta (Houde 2007). En el marco de este nuevo enfoque cobran particular importancia las investigaciones sobre abundancia, distribución y condición nutricional de las larvas, en función de la

cantidad y calidad del alimento disponible en el medio ambiente (Díaz *et al.* 2020; Landaeta & Castro 2012; Castro *et al.* 2019). Estos aspectos tróficos, sumados a los efectos de la depredación durante la etapa larval y pre-recluta, en gran medida serán responsables de la magnitud y variabilidad del reclutamiento y por ende del proceso de renovación poblacional.

Es por ello que en la actualidad se busca reemplazar la relación S-R tradicional, que considera principalmente la productividad de los stocks, determinada por la abundancia de los padres y su fecundidad, por un sistema S-R donde operan distintos aspectos de la estrategia reproductiva de las especies, como por ejemplo consideraciones espaciales y temporales que afectan el proceso de desove y la supervivencia larval, y que definen la resiliencia reproductiva de las poblaciones (Lowerre-Barbieri *et al.* 2016).

En el último capítulo de este libro, a modo de corolario, se aborda la temática sobre potencial reproductivo y efectos parentales de manera transversal, abarcando los diferentes dominios considerados para el conjunto de las especies analizadas en este trabajo.

## Referencias

- Adams, P. B. 1980. Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management. *Fishery Bulletin*, 78: 1-12.
- Alonso Fernández, A. & F. Saborido Rey. 2011. Maternal influence on the variation of the reproductive cycle of *Trisopterus luscus* (Gadidae). *Ciencias Marinas*, 37: 619-632. <https://doi.org/10.7773/cm.v37i4B.1769>
- Anderson, J. T. 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 8: 55-66.
- Babin, Patrick J.; O. Carnevali; E. Lubzens & W. J. Schneider. 2007. Molecular aspects of oocyte vitellogenesis in fish. *In*: Babin, P. J.; J. Cerdà & E. Lubzens (Eds). *The Fish Oocyte*, Springer, Dordrecht, Netherlands, 39-76.
- Bailey, K. M. & E. D. Houde. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruit problem. *Advances in Marine Biology*, 25: 1-83.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant College System/NOAA/Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, México, 323 pp.
- Balon, E. K. 1975. Reproductive guilds of fishes: A proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 32: 821-864. <https://doi.org/10.1139/f75-110>
- Balshine, S. & K. A. Sloman. 2011. Parental care in fishes. *In*: Farrel, A. P. (Ed). *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, vol. 1, Elsevier, Amsterdam, 670-677.
- Barneche, D. R.; D. R. Robertson; C. R. White & D. J. Marshall. 2018. Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. *Science*, 360: 642-645. <https://doi.org/10.1126/science.aao6868>
- Beacham, T. D. 1983. Growth and maturity of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Science*, N° 1142, 1-31.
- Berkeley, S. A.; C. Chapman & S. M. Sogard. 2004. Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology*, 85: 1258-1264. <https://doi.org/10.1890/03-0706>
- Beverton, R. J. & S. J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish and Fisheries Series*, 19, Springer Netherlands, 533 pp.
- Bruton, M. N., 1990. Trends in the life-history styles of vertebrates: An introduction to the second ALHS volume. *Environmental Biology of Fishes*, 28: 7-16. <https://doi.org/10.1007/BF00751025>
- Claramunt, G.; R. Serra; L. Castro & L. Cubillos. 2007. Is the spawning frequency dependent on female size? Empirical evidence in *Sardinops sagax* and *Engraulis ringens* off northern Chile. *Fisheries Research*, 85: 248-257. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.01.009>
- Claramunt, G.; L. Cubillos; L. Castro; C. Hernández & M. Arteaga. 2014. Variation in the spawning periods of *Engraulis ringens* and *Strangomera bentincki* off the coasts of Chile: A quantitative analysis. *Fisheries Research*, 160: 96-102. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.09.010>
- Cardinale, M. & F. Arrhenius. 2000. The influence of stock structure and environmental conditions on the recruitment process of Baltic cod estimated using a generalized additive model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57: 2402-2409. <https://doi.org/10.1139/f00-221>
- Castro, L. R.; G. Claramunt; M. Krautz; A. Llanos-Rivera & P. Moreno 2009. Egg trait variation in anchoveta *Engraulis ringens*: A maternal response to changing environmental conditions in contrasting spawning habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 381: 237-248. <https://doi.org/10.3354/meps07922>

- Castro, L. R.; G. Claramunt; R. Espinoza; C. Azocar; S. Soto-Mendoza; M. C. Krautz & S. Pantoja. 2019. Vertical distribution, specific gravity, and free amino acids in anchoveta *Engraulis ringens* eggs under contrasting spawning habitat conditions. Marine Ecology Progress Series, 617-618: 7-24. <https://doi.org/10.3354/meps12948>
- Chambers, R. C. & W. C. Leggett. 1996. Maternal influences on variation in egg sizes in temperate marine fishes. American Zoologist, 36: 180-196. <https://doi.org/10.1093/icb/36.2.180>
- Charnov, E. L. 1993. Life history invariants: Some explorations of symmetry in evolutionary ecology, Oxford University Press, Oxford, 182 pp.
- Charnov, E. L. 2002. Reproductive effort, offspring size and benefit-cost ratios in the classification of life histories. Evolutionary Ecology Research, 4: 749-758.
- Charnov, Eric L; H. Gislason & J. G. Pope. 2013. Evolutionary assembly rules for fish life histories. Fish and Fisheries, 14: 213-24. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2012.00467.x>
- Closs, G. P.; A. S. Hicks & P. G. Jellyman. 2013. Life histories of closely related amphidromous and non-migratory fish species: a trade-off between egg size and fecundity. Freshwater Biology, 58: 1162-1177. <https://doi.org/10.1111/fwb.12116>
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. Quaterly Review of Biology, 29: 103-137.
- Colonello, J. H.; F. Cortés & A. M. Massa. 2014. Species richness and reproductive modes of chondrichthyans in relation to temperature and fishing effort in the Southwestern Atlantic Shelf (34-54°S). Fisheries Research, 160: 8-17. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.04.015>
- Compagno, L. J. V. 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. Environmental Biology of Fishes, 28: 33-75. <https://doi.org/10.1007/BF00751027>
- Cubillos, L. A.; G. Claramunt & L. Castro. 2014. Simulation of fishery-induced changes on the reproductive cycle of common sardine, *Strangomera bentincki*, off central southern Chile. Fisheries Research, 160: 103-1. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.12.00311>
- Diaz, M. V.; M. Do Souto; P. Betti; B. Temperoni; A. Schiariti; L. Machinandarena; D. Brown & G. J. Macchi. 2020. Evaluating the role of endogenous and environmental features on larval hake nutritional condition. Fisheries Oceanography, 29: 584-596. <https://doi.org/10.1111/fog.12497>
- Duarte, C. M. & M. Alcaraz. 1989. To produce many small or few large eggs: A size-independent reproductive tactic of fish. Oecologia, 80: 401-404. <https://doi.org/10.1007/BF00379043>
- Dunlop, E. S.; A. M. Eikeset & N. C. Stenseth. 2015. From genes to populations: how fisheries-induced evolution alters stock productivity. Ecological Applications, 25: 1860-1868. <https://doi.org/10.1890/14-1862.1>
- Evans, R. P.; C. Parrish; J. Brown & P. Davis. 1996. Biochemical composition of eggs from repeat and first-time spawning captive Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). Aquaculture, 139: 139-149. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(95\)01155-2](https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)01155-2)
- Ganias, K. 2013. Determining the indeterminate: Evolving concepts and methods on the assessment of the fecundity pattern of fishes. Fisheries Research, 138: 23-30. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.05.006>
- Ganias, K. & S. Lowerre-Barbieri. 2018. Oocyte recruitment and fecundity type in fishes: Refining terms to reflect underlying processes and drivers. Fish and Fisheries, 19: 562-572. <https://doi.org/10.1111/faf.12267>

- Gillett, R. 2008. Global study of shrimp fisheries. FAO Fisheries Technical Papers, N° 475, Rome, 331 pp.
- Green, B. S. 2008. Maternal effects in fish populations. *Advances in Marine Biology*, 54: 1-105. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)00001-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)00001-1)
- Heino, M. & V. Kaitala. 1999. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *Journal of Evolutionary Biology*, 12: 423-429. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1999.00044.x>
- Hernández-Portocarrero, A.; R. Domínguez-Petit, R. & F. Saborido-Rey. 2015. Erratum to: Reproductive tactics of the freshwater fish *Brycon guatemalensis* (Teleostei: characidae) in the lake Nicaragua. *Environmental Biology of Fishes*, 98: 535-546. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0285-0>
- Hilborn, R. & C. J. Walters. 1992. Quantitative fisheries stock assessment: Choice, dynamics and uncertainty, Chapman and Hall, New York, 570 pp.
- Hixon, M. A.; D. W. Johnson, D. W. & S. M. Sogard. 2014. BOFFFFs: On the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations. *ICES Journal of Marine Science*, 71: 2171-2185. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst200>
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological researches. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil Permanent International pour L'Exploration de la Mer*, 20: 1-228.
- Houde, E. 2007. Emerging from Hjort's shadow (Keynote Address). Abstracts of Joint Symposium of Reproductive and Recruitment Processes of Exploited Marine Fish Stocks, Lisbon, Portugal, 159 pp.
- Houde, E. D. 2016. Recruitment variability. *In: Jakobsen, T; M. J. Fogarty; B. A. Megrey & E. Moksness (Eds), Fish reproductive biology. Implications for assessment and management. 2nd edition. Wiley-Blackwell, Oxford, 91-171.*
- Hubold, G. 1978. Variations in growth rate and maturity of herring in the North Sea in the years 1955-1973. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour L'Exploration de la Mer*, 172: 154-163.
- Jakobsen, T.; M. J. Fogarty; B. A. Megrey & E. Moksness (Eds). 2016. Fish reproductive biology, John Wiley & Sons, Ltd., Oxford, 488 pp.
- Kamler, E. 2005. Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: An energetics perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 15: 399-421. <https://doi.org/10.1007/s11160-006-0002-y>
- Kjesbu, O. S.; P. Solemdal; P. Bratlan & M. Fonn. 1996. Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 610-620. <https://doi.org/10.1139/f95-215>
- Kjesbu, O. S.; P. R. Witthames; P. Solemdal & M. Greer Walker. 1998. Temporal variations in the fecundity of Arcto Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. *Journal of Sea Research*, 40: 303-321. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(98\)00029-X](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(98)00029-X)
- Kjesbu, O. S. 2009. Applied fish reproductive biology: Contribution of individual reproductive potential to recruitment and fisheries management. *In: Jakobsen, T; M. J. Fogarty; B. A. Megrey & E. Moksness (Eds), Fish Reproductive Biology: Implications for Assessment and Management, Wiley-Blackwell, Oxford, 293-332. https://doi.org/10.1002/9781444312133.ch8*
- Kolding, J. & P. A. van Zwieten. 2006. Improving productivity in tropical lakes and reservoirs, review prepared for the Challenge Program on Water and Food. *Aquatic Ecosystems and Fisheries Review, Series 1 Theme 3 of CPWF, WorldFish Center, Cairo, Egypt, 139 pp.*

- Kolm, N. 2009. Parental care. *In*: B. G. M. Jamieson (Ed). Reproductive Biology and Phylogeny of Fishes, Vol 8B, Science Publishers, Enfield, New Hampshire, 351-370.
- Kolm, N. & I. Ahnesjö. 2005. Do egg size and parental care coevolve in fishes? *Journal of Fish Biology*, 66: 1499-1515. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00777.x>
- Korta, M.; R. Domínguez-Petit; H. Murua & F. Saborido-Rey. 2010. Regional variability in reproductive traits of European hake *Merluccius merluccius* L. populations. *Fisheries Research*, 104: 64-72. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.03.007>
- Koslow, J. A. 1992. Fecundity and the stock-recruitment relationship. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 210-217. <https://doi.org/10.1139/f92-025>
- Kurita, Y.; S. Meier & O. Kjesbu. 2003. Oocyte growth and fecundity regulation by atresia of Atlantic herring (*Clupea harengus*) in relation to body condition throughout the maturation cycle. *Journal of Sea Research*, 49: 203-219. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(03\)00004-2](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(03)00004-2)
- Lambert, Y.; N. A. Yaragina; G. Kraus; G. Marteinsdottir & P. Wright. 2003. Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fishes. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 33: 115-159. <https://doi.org/10.2960/J.v33.a7>
- Lambert, Y. 2008. Why should we closely monitor fecundity in marine fish populations? *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41: 93-106. <https://doi.org/10.2960/J.v41.m628>
- Landaeta, M. F. & M. L. Castro. 2012. Seasonal and annual variation in Chilean hake *Merluccius gayi* spawning locations and egg size off central Chile. *Progress in Oceanography*, 92-95: 166-177. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.07.002>
- Leal, E. M.; L. R. Castro & G. Claramunt. 2009. Variability in oocyte size and batch fecundity in anchoveta (*Engraulis ringens*, Jenyns 1842) from two spawning areas off the Chilean coast. *Scientia Marina*, 73: 59-66. <https://doi.org/10.3989/scimar.2009.73n1059>
- Litvak, M. K. & W. C. Leggett. 1992. Age and size-selective predation on larval fishes: The bigger-is-better hypothesis revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 81: 13-24. <https://doi.org/10.3354/meps081013>
- Lowerre-Barbieri, S. K.; N. Henderson; J. Llopiz; S. Walters; J. Bickford & R. Muller. 2009. Defining a spawning population (*Cynoscion nebulosus*) over temporal, spatial, and demographic scales. *Marine Ecology Progress Series*, 394: 231-245. <https://doi.org/10.3354/meps08262>
- Lowerre-Barbieri S. K.; K. Ganias; F. Saborido-Rey; H. Murua & J. R. Hunter. 2011. Reproductive Timing in Marine Fishes: Variability, Temporal Scales, and Methods. *Marine & Coastal Fisheries*, 3:71-91. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.556932>
- Lowerre-Barbieri, S. K.; G. De Celles; P. Pepin; I. Catalán; B. Muhling; B. Erisman; S. Cadrin; J. Alós *et al.* 2016. Reproductive resilience: A paradigm shift in understanding spawner-recruit systems in exploited marine fish. *Fish & Fisheries*, 18: 285-312. <https://doi.org/10.1111/faf.12180>
- McBride, R. S.; S. Somarakis; G. Fitzhugh; A. Albert; N. Yaragina; M. Wuenschel; A. Alonso-Fernández & G. Basilone. 2015. Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies. *Fish and Fisheries*, 16: 23-57. <https://doi.org/10.1111/faf.12043>
- Macchi, G. J.; M. Acha & M. I. Militelli. 2003. Seasonal egg production of whitemouth croaker (*Micropogonias furnieri*) in the Río de la Plata estuary. *Fishery Bulletin*, 101: 332-342.
- Macchi, G. J.; M. Pájaro & M. Ehrlich. 2004. Seasonal egg production pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fisheries Research*, 67: 25-38. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2003.08.006>

- Macchi, G. J.; M. Pájaro & A. Madirolas. 2005. Can a change in the spawning pattern of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) affect its recruitment? Fishery Bulletin- NOAA, 102: 445-452.
- Macchi, G. J.; E. Leonarduzzi; M. Diaz; M. Renzi & K. Rodrigues. 2013. Maternal effects on the fecundity and egg quality of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). Fishery Bulletin, 111: 325-336. <https://doi.org/10.7755/FB.111.4.3>
- Macchi, G. J.; F. Saborido-Rey; H. Murua; G. Claramunt & P. D. T. Chaves. 2014. Advances in fisheries research in Ibero-America. Fisheries Research, 160: 1-7. <https://doi.org/0.1016/j.fishres.2014.06.002>
- Macchi, G. J.; K. Rodrigues; E. Leonarduzzi & M. Diaz. 2018. Is the spawning frequency of Argentine hake, *Merluccius hubbsi*, affected by maternal attributes or physical variables? Fisheries Research, 204: 147-155. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.02.011>
- Marshall, C. T.; O. S. Kjesbu; N. A. Yagarina; P. Solemdal & O. Ulltang. 1998. Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 55: 1766-1783. <https://doi.org/10.1139/f98-062>
- Marshall C. T.; N. A. Yagarina; Y. Lambert & O. S. Kjesbu. 1999. Total lipid energy as a proxy for total egg production by fish stocks. Nature, 402: 288-290. <https://doi.org/10.1038/46272>
- Marshall C. T.; L. O'Brien; J. Tomkiewicz; F. Köster; G. Kraus; G. Marteinsdottir; M. Morgan; F. Saborido-Rey et al. 2003. Developing alternative indices of reproductive potential for use in fisheries management: case studies for stocks spanning an information gradient. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 33: 161-190. <https://doi.org/10.2960/J.v33.a8>
- Marteinsdottir, G. & A. Steinarsson. 1998. Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. Journal of Fish Biology, 52: 1241-1258. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00969.x>
- Marteinsdottir, G. & G. Begg. 2002. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. Marine Ecology Progress Series, 235: 235-256. <https://doi.org/10.3354/meps235235>
- Mehault, S.; R. Domínguez-Petit; S. Cerviño & F. Saborido-Rey. 2010. Variability in total egg production and implications for management of the southern stock of European hake. Fisheries Research, 104: 111-122. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.03.019>
- Miller, T.; T. Herra & W. Legget. 1995. An individual-based analysis of the variability of eggs and their newly hatched larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*) on the Scotian Shelf. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 52: 1083-1093. <https://doi.org/10.1139/f95-106>
- Morgan, M. J. & R. Rideout. 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*). Journal of Sea Research, 59: 186-197. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.12.001>
- Morgan, M. J. 2018. Understanding biology to improve advice for fisheries management edited by Browman. ICES Journal of Marine Science, 75: 923-931. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx229>
- Murua, H. & F. Saborido-Rey. 2003. Female reproductive strategies of commercially important fish species in the North Atlantic. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 33: 23-32. <https://doi.org/10.2960/J.v33.a2>
- Murua, H.; G. Kraus; F. Saborido-Rey; P. Witthames; A. Thorsen & S. Junquera. 2003. Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive estrategia. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 33: 33-54. <https://doi.org/10.2960/J.v33.a3>

- Murua, H.; P. Lucio; M. Santurtún & L. Motos. 2006. Seasonal variation in egg production and batch fecundity of European hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology*, 69: 1304-1316. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01209.x>
- Nissling, A.; R. Larsson; L. Vallin & K. Frohland. 1998. Assessment of egg and larval viability in cod, *Gadus morhua*: methods and results from an experimental study. *Fisheries Research*, 38: 169-186. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00121-0](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00121-0)
- Nunes, C.; A. Silva; V. Marques & K. Ganius. 2011. Integrating fish size, condition, and population demography in the estimation of Atlantic sardine annual fecundity. *Ciencias Marinas*, 37(4B): 565-584. <https://doi.org/10.7773/cm.v37i4B.1779>
- Pavlov, D.; N. Emel'yanova & G. G. Novikov. 2009. Reproductive Dynamics. *In*: Jakobsen, T; M. J. Fogarty; B. A. Megrey & E. Moksness (Eds). *Fish Reproductive Biology: Implications for Assessment and Management*, Wiley-Blackwell, Oxford, UK, 48-90.
- Pepin, P.; T. Shears & Y. de la Lafontaine. 1992. Significance of body size to the interaction between a larval fish (*Mallotus villosus*) and a vertebrate predator (*Gasterosteus aculeatus*). *Marine Ecology Progress Series*, 81: 1-12. <https://doi.org/10.3354/meps081001>
- Pepin, P.; D. C. Orr & J. T. Anderson. 1997. Time to hatch and larval size in relation to temperature and egg size in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 2-10. <https://doi.org/10.1139/cjfas-54-S1-2>
- Petrik, C. M.; González Taboada, F.; Stock, C. A.; Sarmiento, Jorge. L. 2021. An updated life history scheme for marine fishes predicts recruitment variability and sensitivity to exploitation. *Global Ecology & Biogeography*, 30: 870-882. <https://doi.org/10.1111/geb.13260>
- Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 11: 559-623. <http://dx.doi.org/10.1139/f54-039>
- Rijnsdorp, A. D. & B. Vingerhoed. 1994. The ecological significance of geographical and seasonal differences in egg size in sole *Solea solea* (L.). *Netherlands Journal of Sea Research*, 32: 255-270. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(94\)90003-5](https://doi.org/10.1016/0077-7579(94)90003-5)
- Rijnsdorp, A. D.; C. van Damme & P. R. Witthames. 2010. Implications of fisheries-induced changes in stock structure and reproductive potential for stock recovery of a sex-dimorphic species, North Sea plaice. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 1931-1938. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq049>
- Roff, D. A. 1993. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman & Hall, New York, xii+535 pp.
- Rothschild, B. J. & M. J. Fogarty. 1989. Spawning stock biomass: a source of error in recruitment/stock relationship and management advice. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 45: 131-135.
- Saborido-Rey, F. & S. Junquera. 1999. Spawning biomass variation in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in Flemish Cap in relation to changes in growth and maturation. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 25: 83-90. <http://hdl.handle.net/10261/95072>
- Saborido-Rey, F.; O. S. Kjesbu & A. Thorsen. 2003. Buoyancy of Atlantic cod larvae in relation to developmental stage and maternal influences. *Journal of Plankton Research*, 25: 291-307. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.3.291>
- Saborido-Rey, F.; O. S. Kjesbu. 2005. Growth and maturation dynamics. (IIM) Informes y documentos de trabajo, 26 pp. <http://hdl.handle.net/10261/47150>
- Saborido-Rey, F.; H. Murua; J. Tomkiewicz & S. Lowerre-Barbieri. 2010. Female reproductive strategies: An energetic balance between maturation, growth and egg production. Pages 15-17 *in* Wyanski, D. M.

& N. J. Brown-Peterson (Eds). Proceedings of the 4th Workshop on Gonadal Histology of Fishes. El Puerto de Santa Maria, Spain, 274 pp. <http://hdl.handle.net/10261/24937>

- Saborido-Rey, F.; R. Domínguez-Petit; D. Garabana & P. Sigurðsson. 2015. Fecundity of *Sebastes mentella* and *Sebastes norvegicus* in the Irminger Sea and Icelandic waters. *Ciencias Marinas*, 41: 107-124. <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v41i2.2500>
- Saborido-Rey, F. 2016. Fish reproduction. Reference module in Earth systems and environmental sciences (Encyclopedia of Ocean Sciences). Elsevier.
- Schaffer, W. M. 1974. Selection of optimal life histories: The effects of age structure. *Ecology*, 55: 291-303. <https://doi.org/10.2307/1935217>
- Scott, B. E.; G. Marteinsdottir; G. Begg; P. Wright & O. Kjesbu. 2005. Effects of population size/age structure, condition and temporal dynamics of spawning on reproductive output in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Ecological Modelling*, 191: 383-415. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.05.015>
- Shepherd, J. G. 1982. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and the construction of sustainable yield curves. *ICES Journal of Marine Science*, 40: 67-75. <https://doi.org/10.1093/ices-jms/40.1.67>
- Sibly, R. M.; J. Baker; J. M. Grady; S. M. Luna; A. Kodric-Brown; C. Venditti; J. H. Brown & K. College. 2015. Fundamental insights into ontogenetic growth from theory and fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 13934-13939. <https://doi.org/10.1073/pnas.1518823112>
- Silva, F.; A. Slotte; A. Johannessen; J. Kennedy & O. S. Kjesbu. 2013. Strategies for partition between body growth and reproductive investment in migratory and stationary populations of spring-spawning Atlantic herring (*Clupea harengus* L.). *Fisheries Research*, 138: 71-79. <https://doi.org/10.1016/j.fish-res.2012.07.013>
- Skjæraasen, J. E.; K. Korsbrekke; O. S. Kjesbu; M. Fonn; T. Nilsen & R. D. M. Nash. 2013. Size-, energy- and stage-dependent fecundity and the occurrence of atresia in the Northeast Arctic haddock *Melanogrammus aeglefinus*. *Fisheries Research*, 138: 120-127. <https://doi.org/10.3354/meps11222>
- Solemdal, P. 1997. Maternal effects- a link between the past and the future. *Netherlands Journal of Sea Research*, 37: 213-227. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(97\)00029-4](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(97)00029-4)
- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life History*. Oxford University Press, London, 249 pp.
- Stephens, P. A.; I. L. Boyd; J. M. McNamara & A. I. Houston. 2009. Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology*, 90: 2057-2067. <https://doi.org/10.1890/08-1369.1>
- Trippel, E. A. 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries: Biological processes related to reproduction in northwest Atlantic groundfish populations that have undergone declines. *BioScience*, 45: 759-771. <https://doi.org/10.2307/1312628>
- Trippel, E. A. 1998. Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Transactions of the American Fisheries Societies*, 127: 339-359. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1998\)127<0339:ESAVAS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1998)127<0339:ESAVAS>2.0.CO;2)
- Trippel, E. A. 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. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 25: 61-81. <https://doi.org/10.2960/J.V25.A6>

- Trippel, E. A.; O. S. Kjesbu & P. Solemdal. 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. *In*: Chambers, R. C. & E. A. Trippel (Eds). *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Chapman & Hall, London, 31-62.
- Tsoukali, S.; K. H. Olsson; A. W. Visser & B. R. MacKenzie. 2016. Adult lifetime reproductive value in fish depends on size and fecundity type. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic*, 73: 1405-1412. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0378>
- Vallin, L. & A. Nissling. 2000. Maternal effects on egg size and egg buoyancy of Baltic cod, *Gadus morhua*. Implications for stock structure effects on recruitment. *Fisheries Research*, 49: 21-37. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00194-6](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00194-6)
- Vert-pre, K. A.; R. O. Amoroso; O. P. Jensen & R. Hilborn. 2013. Frequency and intensity of productivity regime shifts in marine fish stocks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110: 1779-1784. <https://doi.org/10.1073/pnas.1214879110>
- Ware, D. M. 1984. Fitness of different reproductive strategies in teleost fishes. *In*: Potts, G.W. & R. J. Wootton (Eds). *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London, 349-366.
- Winemiller, K. O. & K. A. Rose. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: Implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 2196-2218. <https://doi.org/10.1139/f92-242>
- Winemiller, K. O. 2005. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 872-885. <https://doi.org/10.1139/f05-040>
- Wootton, R. J. 1985. Energetics of reproduction. *In*: Tyler, P & P. Calow (Eds). *Fish Energetics*. Springer Netherlands, Dordrecht, 231-54. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-7918-8\\_9](https://doi.org/10.1007/978-94-011-7918-8_9).
- Wootton, R. J. 1990. Tactics and strategies in fish reproduction. *In*: Potts, G. W. & R. J. Wotton (Eds). *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London, 1-12.
- Wootton, R. J. & C. Smith. 2014. *Reproductive biology of teleost fishes*. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, UK, 496 pp.
- Wright, P. J. & E. A. Trippel. 2009. Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: Consequences to reproductive success. *Fish & Fisheries*, 10: 283-304. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00322.x>
- Wuenschel, M.; R. McBride & G. Fitzhugh. 2013. Relations between total gonad energy and physiological measures of condition in the period leading up to spawning: Results of a laboratory experiment on black sea bass (*Centropristis striata*). *Fisheries Research*, 138: 110-119. <https://doi.org/10.1016/j.fish-res.2012.05.012>



# Capítulo 2

Dinámica reproductiva en el dominio pelágico. Pequeños pelágicos

**CLARAMUNT, Gabriel<sup>1</sup>; PLAZA, Guido<sup>2</sup> & PÁJARO, Marcelo<sup>3</sup>**

1. Universidad Arturo Prat, Iquique, Chile

2. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile

3. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina

gclaramu@unap.cl<sup>1</sup>; guido.plaza@pucv.cl<sup>2</sup>; mpajaro@inidep.edu.ar<sup>3</sup>

### Citar como:

Claramunt, G.; Plaza, G. & Pájaro, M. 2021. 'Dinámica reproductiva en el dominio pelágico. Pequeños pelágicos'. *Ecología Reproductiva y Pesquerías en el Contexto Iberoamericano. Red Iberoamericana de Investigación para el Uso Sostenible de los Recursos Pesqueros (RED INVIPESCA)*. 31 Diciembre de 2021. 33-60.

## 2.1. Introducción

Los pequeños pelágicos juegan un papel ecológico crucial en las cadenas tróficas de muchos ecosistemas marinos, debido a que constituyen una fuente de alimento y de energía fundamental para las especies de niveles tróficos superiores, como mamíferos marinos, aves y otros peces predadores de mayor tamaño (Pikitch *et al.* 2012; Bachiller & Irigoien 2015). Los pequeños pelágicos también sustentan las mayores pesquerías a nivel mundial, representando más de un tercio del desembarque total, aunque en la mayoría de los casos su producción se destina a la elaboración de harina de pescado para propósitos agro-industriales (Pikitch *et al.* 2012).

Estas especies se caracterizan por presentar un ciclo de vida corto, un rápido crecimiento, una tasa de mortalidad natural elevada (Cubillos 1991) y por estar marcadamente influenciados por factores ambientales en todas las etapas de

su ciclo vital (Yáñez *et al.* 2001). Para soslayar en parte las elevadas mortalidades naturales, los pequeños pelágicos poseen una estrategia de desove parcial, con intervalos de desove relativamente cortos y épocas de desove prolongadas, con una mayor actividad reproductiva entre invierno y primavera (hemisferio norte) y que pueden variar en cuanto a su inicio y variación (Claramunt *et al.* 2014). Sin embargo, esta estrategia se ha desarrollado a expensas de producir huevos pequeños que originan larvas poco desarrolladas al eclosionar, debido a que derivan de un proceso de fertilización de sólo unos pocos días, con un saco vitelino que apenas le garantiza un ínfimo margen de alimentación endógena (Peck *et al.* 2013). A pesar de todas estas desventajas, una pequeña fracción de la progenie sobrevive y completan su ciclo vital, logrando sustentar las poblaciones adultas con grandes niveles de abundancia, que en muchos casos permite no sólo sostener grandes pesquerías sino también una parte signifi-

ficativa de los niveles tróficos superiores, en los ecosistemas donde habitan.

Un fenómeno característico de las poblaciones de pequeños pelágicos son los ciclos de alternancia en productividad que experimentan. Un claro ejemplo de esto es el que se da entre la sardina española (*Sardinops sagax*) y la anchoveta (*Engraulis ringes*), en una escala interdecadal (Chavez *et al.* 2003; Plaza *et al.* 2018). En este ciclo, la anchoveta dominó desde los inicios de los años 50 y por los siguientes 20 años, hasta colapsar en 1970. Posteriormente, se inició un ciclo de gran productividad de *S. sagax*, en el cual se llegaron a capturar alrededor de 6 millones de t en 1985 (Lluch-Belda *et al.* 1989), para luego declinar hasta niveles marginales en la actualidad.

SIBECORP se ha constituido en un foro de divulgación de estudios en torno a distintos aspectos del ciclo de vida de pelágicos pequeños. A continuación, se desarrollará una revisión de los principales estudios en torno a los pequeños pelágicos, incluidos 81 trabajos presentados en SIBECORP, sintetizándolos en 8 ejes temáticos y un eje de brechas y proyecciones. Esta revisión se centrará en los procesos generales que se presentan en los pequeños pelágicos, más que en las particularidades de cada especie.

Las poblaciones de peces pelágicos pequeños que habitan el Atlántico Sudoccidental están representadas principalmente, desde el punto de vista de su abundancia, por seis especies: anchoíta (*Engraulis anchoita*), largamente la más importante, sardina brasilera (*Sardinella brasiliensis*), caballa (*Scomber colias*), sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*), surel (*Trachurus lathamii*) y anchoa (*Anchoa mitchilli*).

La anchoíta (*E. anchoita*) es la especie íctica de mayor abundancia en el Atlántico Sudoccidental, con una amplia distribución geográfica que abarca desde Cabo Frío, Brasil (23°S), hasta el extremo sur del Golfo San Jorge (47°S). Sus áreas de puesta ocupan, casi en su totalidad, el sector costero y de plataforma a lo largo de dicho rango latitudinal, en una vasta gama de escenarios hidrográficos que incluyen regiones de afloramiento, frentes estuariales, de marea y talud (Sánchez 1995). Esta especie representa el principal alimento de varias especies de mamíferos marinos, aves marinas y peces.

Por lo menos dos poblaciones de anchoíta se reproducen en el sector comprendido por Argentina y Uruguay. A lo largo de toda su extensión se pueden encontrar huevos en el plancton todo el año, sin embargo, el pico máximo de puesta ocurre en primavera y verano (Sánchez 1995). La primera población se distribuye principalmente entre la localidad de El Chuy, Uruguay (34°S), y la latitud de 41°S; y la segunda, abarca la región entre los 41° y 47°S (Hansen *et al.* 1984). En el sur de Brasil existe una tercera población que se distribuye entre el sur de Río Grande (32°S) y El Chuy, que desova principalmente durante invierno y primavera (Lima & Castello 1994). Finalmente, una última población destacada de anchoíta habita el área de Cabo Frío, y se reproduce principalmente en invierno, asociada al afloramiento estacional que ocurre en esa región (Araújo *et al.* 2008).

La anchoíta es un desovante parcial con fecundidad indeterminada con una frecuencia reproductiva de entre 6 y 8 días, aproximadamente (Pájaro *et al.* 1997). No se han encontrado diferencias en los parámetros fecundidad y frecuencia de puesta de ambas poblaciones, al sur de 34°S (Pájaro *et al.* 1997), pero sí en la lon-

gitud y edad de maduración; la población norteña se reproduce al primer año de vida mientras que la población sureña lo hace al segundo año (Hansen 2004). En el sector al sur de 34°S se han estimado biomásas de entre 800 mil y 5 millones de t de anchoíta (Buratti *et al.* 2019, 2020b; Orlando *et al.* 2020), sin embargo, las capturas en Argentina, país donde más se pesca la especie, no suelen superar las 30 mil t (Hansen 2004).

La sardina brasilera (*S. brasiliensis*) habita principalmente la región costera de Brasil, entre los 22°S y 28°S. La especie es un desovante parcial con fecundidad indeterminada y el desove ocurre entre primavera y verano, con un pico máximo en diciembre-enero (Isaac-Nahum *et al.* 1988). La principal área de reproducción próxima a Cabo Frío, está asociada a la formación estacional de un frente térmico subsuperficial (De Souza Moraes *et al.* 2012). Las estimaciones de biomasa de la sardina brasilera han variado entre 50 mil y 400 mil t, con capturas anuales que han fluctuado entre 30 mil y 200 mil t (Cergole *et al.* 2002).

La caballa (*S. colias*) en el sector argentino y uruguayo se extiende desde 34°S hasta 45°S. Durante los meses de agosto y septiembre los adultos se encuentran sexualmente en reposo aumentando paulatinamente el porcentaje de estadios de madurez hacia los meses de noviembre-diciembre (Perrotta 2004). Esto coincide con el desplazamiento de los adultos hacia aguas más costeras donde se lleva a cabo la reproducción en la época estival. La caballa, como las demás especies del género *Scomber* (Yamada *et al.* 1998), es un desovante parcial con fecundidad indeterminada que durante el período reproductivo lleva a cabo entre 4 y 5 puestas parciales (Perrotta & Christiansen

1993). En Argentina, la biomasa estimada de caballa ha rondado entre 44 mil y 152 mil t; sin embargo, al igual que sucede con anchoíta, las capturas son escasas; para el período 1991-2019 en promedio no han superado las 11 mil t anuales (Buratti *et al.* 2020a).

La sardina fueguina (*S. fuegensis*) representa la especie pelágica del Atlántico Sudoccidental más importante al sur de 48°S. Se destacan dos poblaciones, una que habita el sector costero a lo largo de la región patagónica, y otra población que se concentra alrededor de Islas Malvinas y Banco Burdwood (Hansen *et al.* 2004). La primera se reproduce al sur de 50°S desde primavera a principios de verano a lo largo de la costa patagónica incluyendo el interior de los canales fueguinos; mientras que la segunda desova desde el invierno tardío hasta la primavera, en el área costera adyacente a Islas Malvinas. En cuanto al tipo de desove que presenta la sardina fueguina, es parcial con fecundidad indeterminada (Sánchez *et al.* 1997), no habiéndose encontrado diferencias en la fecundidad de ambas poblaciones (Pájaro *et al.* 2005). En el caso de la sardina fueguina, la estimación de biomasa alcanza un poco más de 300 mil t, sin embargo, las capturas son prácticamente nulas (Hansen *et al.* 2004).

La saraca (*B. aurea*) habita ambientes costeros desde los 13°S en Brasil hasta 40°S en Argentina (Acha 1999). Las mayores concentraciones se suelen ubicar en aguas someras, próximas a zonas estuariales. La saraca es un desovante parcial y la reproducción se lleva a cabo en zonas costeras de altas salinidades. En Argentina su principal área reproductiva es el sector del Río de la Plata, desovando desde septiembre a diciembre, aunque suelen encontrarse huevos durante todo

el año (Acha 1999). La captura de sardina en Argentina y Uruguay, en conjunto, no supera las 600 t anuales, mientras que se desconoce su biomasa (Hansen *et al.* 2004).

El surel o jurel (*T. lathami*) habita todo el sector americano hasta los 41°S, en las masas de agua delimitadas por la isobata de 100 m (Pacheco Tack 1988). La especie es un desovante parcial y la reproducción tiene lugar en el sector argentino, principalmente entre diciembre y enero; sin embargo, se han observado ejemplares maduros en invierno (Pacheco Tack 1988; Hansen *et al.* 2004). Por otra parte, en el sector brasilero (22°S-34°S) el surel desova a lo largo del año, con un desove principal en primavera (Ruas & Vaz-dos-Santos 2017). Las estimaciones de biomasa de jurel no superan las 180 mil t (Nion & Ríos 1991), con valores medios de captura que en Argentina rondan alrededor de 500 t anuales (Hansen *et al.* 2004).

Finalmente, la anchoa (*Anchoa mitchilli*) habita aguas someras desde Cabo Frío (22°S), Brasil, hasta los 40°S en Argentina, y se reproduce en esta última zona entre diciembre y abril con un pico en enero (Cousseau & Perrotta 2013; López *et al.* 2015). Desde el punto de vista de sus características reproductivas, es un desovante parcial con fecundidad indeterminada (López *et al.* 2015).

En lo que respecta al Pacífico Sur Oriental, la anchoveta (*Engraulis ringens*) a lo largo de su área de distribución, desde el sur de Ecuador hasta el límite del Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH), en la región austral de Chile, sostiene importantes unidades administrativas de manejo, asociadas a una actividad extractiva intensa en 2 stock pesqueros principales: uno con elevados niveles de abundancia en el norte del Perú (Lluch-Belda *et al.*

1989) y uno secundario que se extiende desde el Sur del Perú hasta la zona norte de Chile (18°S-24°S). Hacia las zonas más meridionales del SCH, la anchoveta tiene presencia, pero con productividades sustantivamente más bajas, con capturas menores a 50 mil t para el stock centro norte de Chile (24°S-32°S). Su productividad se torna mucho más variable en la zona centro-sur de Chile (32°S-41°S), donde esta especie coexiste con un clupeido endémico, la sardina común (*Strangomera bentincki*), y que en conjunto sostienen una pesquera mixta con ciclos de alternancia poblacional (Cubillos *et al.* 2002). Fuera de los límites de SCH y en los bordes de los ecosistemas de fiordos, la anchoveta mantiene una presencia prácticamente marginal, donde comienza a prevalecer la sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*), un clupeido endémico presente en los extremos del océano Pacífico y Atlántico sur y alrededor de las islas Malvinas (Casarsa *et al.* 2019).

## 2.2. Madurez sexual

La longitud y/o la edad de 50% de madurez sexual, parámetro que se deriva de la ojiva, es útil para definir ciertas medidas de regulación pesquera, como la longitud mínima de captura. En pequeños pelágicos cobra relevancia, ya que, debido a su rápido crecimiento, las capturas dependen principalmente de ejemplares nacidos hace menos de un año y que han reclutado recientemente al stock desovante.

Un paso crucial en la estimación de la proporción de ejemplares maduros se refiere a la evaluación del estado de madurez sexual de las gónadas mediante microscopía (Fabeiro-Quintero *et al.* 2009) o macroscopía. La microscopía examina la estructura celular interna (histología) o

la apariencia externa del ovocito entero. La macroscopía es la evaluación visual del desarrollo de la gónada externa. La microscopía es muy precisa, pero es costosa y consume mucho tiempo, mientras que la macroscopía es más barata y rápida, pero está asociada con un mayor grado de error. Flores *et al.* (2018) desarrollan un método basado en el índice gonadosomático (IGS) como una forma alternativa de estimar la ojiva de madurez, mediante un modelo multinomial logístico para separar los peces en diferentes clases de madurez, basado sólo en su valor del IGS. Sin embargo, se debe considerar que el IGS conserva una dependencia con el tamaño de la hembra y es muy sensible a aspectos del muestreo, ya que forman agregaciones para el desove, separadas de otros individuos maduros y estos a su vez de juveniles, lo que genera posibles sesgos. Lo ideal es un muestreo bi-etápico, con un número mínimo de lances de pesca junto a un número mínimo de ejemplares por lance.

Se han reportado cambios en la longitud de madurez en pequeños pelágicos, asociadas a la caída de la abundancia provocadas por la presión pesquera (Mori *et al.* 2012), sin embargo, mientras estos estudios no se acompañen con estimaciones de edad, no se puede distinguir si realmente es un proceso de maduración más temprana o es un problema de crecimiento, es decir, definir si las hembras están realmente madurando a una edad más temprana, ya que puede ocurrir que las hembras están madurando a la misma edad, pero por problemas en la tasa de crecimiento lleguen con una menor talla.

### 2.3. Períodos de desove

Determinar el inicio, fin y la duración de los períodos de desove de poblaciones de peces es un aspecto clave en estudios bio-

lógico pesqueros y de gran interés para el manejo de las pesquerías. Este puede ser fácilmente determinado a través de índices macroscópicos (e. g. IGS) con un apropiado diseño de muestreo. Los períodos de desove típicamente muestran una estacionalidad más o menos predecible dentro de un ciclo anual (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011), cuyo éxito se asume que está correlacionado con el acople o desacople con las condiciones óptimas para la sobrevivencia de los estadios tempranos. Cahuin *et al.* (2015) describe para la anchoveta peruana cambios latitudinales en los períodos de desove, lo que apoyaría la hipótesis de que la variabilidad en el proceso reproductivo es modulada probablemente por factores ambientales que podrían estar determinando el inicio, pico y término del proceso reproductivo en un ambiente que se caracteriza por ser marcadamente estacional.

Un aspecto bien descrito en la literatura es la dependencia de los períodos de desove con la estructura de tamaños del stock, donde hembras de menor longitud tienen períodos más cortos y de menor intensidad en comparación a las de mayor tamaño (Mori *et al.* 2009). Cubillos *et al.* (2012) comprueba para sardina, que este efecto del tamaño en los períodos de desove, sumado al hecho de que la pesca tiende a eliminar los peces de crecimiento rápido o más grandes, provoca que la estructura de tallas se trunque, y se tienda a seleccionar individuos de crecimiento lento en la población. Las consecuencias de estos cambios inducidos por la pesca se observan directamente en el índice gonadosomático y en el patrón espacial de desove. Estos cambios pueden aumentar la sensibilidad de la población a la variabilidad climática, ya sea ajustando/desajustando el ciclo reproductivo con la señal estacional de variables ambienta-

les que favorecen/desfavorecen el reclutamiento.

Aunque existen índices macroscópicos útiles y fáciles de monitorear, desde el punto de vista de caracterizar el inicio, término y la duración del periodo reproductivo dentro de un ciclo anual, no existe un método estándar que permita evaluar ni comparar la estación reproductiva y el momento del pico de desove (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011). Al carecer de un método estándar, se dificulta el análisis de tendencias temporales y estudios comparativos entre poblaciones y especies. Por lo general, el método que se utiliza es definir la estación de desove basado en un umbral del índice reproductivo, pero en especies que muestran grandes fluctuaciones se corre el peligro que en ciertos años este umbral predefinido nunca se alcance o por el contrario se alcance prematuramente. Claramunt *et al.* (2012, 2014) desarrollan un método para definir cuantitativamente el inicio, pico y

término, pudiendo analizar sus cambios interanuales, encontrando así una sincronía en estas fluctuaciones entre *Engraulis ringens* y *Strangomera bentincki*, dos especies que constituyen una pesquería mixta en la zona centro sur de Chile (Box 2.1).

## 2.4. Fracción desovante diaria

Un parámetro de enorme trascendencia al momento de definir el potencial reproductivo en pequeños pelágicos es la determinación del número de desoves en un intervalo de tiempo. Poblacionalmente se estima indirectamente a través de la estimación de la proporción de la población de hembras que desovan al día (S). La frecuencia de desove (F), es decir el intervalo de tiempo entre desoves consecutivos es el inverso de la fracción desovante ( $F = 1/S$ ), por tanto, el número de

### Box 2.1. Análisis cuantitativo de los Periodos de desove

La metodología consiste en acumular la información reproductiva por mes (IGS o proporción hembras activas) a partir del mes con el valor más bajo del indicador reproductivo, conformando un año biológico. Posteriormente se ajusta un modelo sigmoide:

$$\text{Simétrico: } D_i = \frac{a_t}{1 + e^{b_t - c_t \cdot i}} \quad \text{O} \quad \text{asimétrico: } D_i = \frac{a_t}{1 + e^{b_t - c_t \cdot i}}$$

Donde

$D_i$  es el valor acumulado del indicador en el mes  $t$

$a, b, c$  parámetros a estimar una vez ajustado se definen como inicio, pico y fin del período reproductivo el 25, 50 y 75% de la asíntota

$$t_x = \frac{b - \text{Ln}\left(\left(\frac{1}{X}\right) - 1\right)}{c} \quad t_x = -\text{Ln}\left(-\frac{\text{Ln}(X)}{b}\right)/c$$

desoves (D) para el intervalo de tiempo (t) en que se midió S, es  $D = S \cdot t$ . La estimación de la fracción diaria de hembras desovantes (S) se considera la más compleja (Hunter & Lo 1997), debido a que requiere que en los peces muestreados sea identificable un marcador de desove con duración conocida y que el muestreo sea capaz de obtener una proporción insesgada del número de peces con y sin el marcador (Basilone *et al.* 2015; Kurita 2012). El marcador de desove más utilizado es el folículo postovulatorio (FPO; Basilone *et al.* 2009) debido a que es la evidencia más confiable de desove previo. Marcadores que indican desove inminente, tales como los estadios núcleo migrante e hidratado también pueden ser utilizados. Gracias a las recientes mejoras del conocimiento obtenidas sobre la degeneración de los folículos postovulatorios (POFs), a través de experimentos en ambiente controlado y clasificación de los FPO en estadios independientes de la hora de captura, han permitido mejoras en la estimación de las cohortes de pre y post puesta de cada hembra por medio de matrices de datación (Uriarte *et al.* 2009; Claramunt *et al.* 2012).

De acuerdo con Ganas (2012) la estimación de S es un proceso de 4 etapas, las que generalizando para cualquier marcador serían:

1. Identificar y clasificar el marcador en las preparaciones histológicas;
2. Asignar edad al marcador (datación);
3. Asignar las hembras a clases de desove diarias;
4. Dividir el número de hembras de cada clase por el número de hembras maduras analizadas.

Además, debe considerarse que se han reportado evidencias de que la reabsorción de los FPO es dependiente de la temperatura y la talla (Leonarduzzi *et al.* 2009; Claramunt *et al.* 2019).

## 2.5. Áreas de desove

La existencia de extremadamente grandes poblaciones de peces pelágicos en los sistemas de surgencia costera, ha promovido un gran interés científico en el marco de la comprensión de los mecanismos y factores que la determinan y que afectan su variabilidad. En este contexto, se reconoce la importancia de los procesos físicos de mesoescala y la combinación de factores químicos y biológicos que participan en el éxito del reclutamiento de los pequeños pelágicos. El conocimiento alcanzado ha permitido generar múltiples hipótesis que sugieren que el éxito de los primeros estadios de vida, que determinarían la fuerza del reclutamiento, depende de las características hidrográficas de las denominadas áreas de desove o zonas de retención (Cury & Pauly 2000). Al respecto, Vásquez *et al.* (2018), implementaron un modelo basado en el individuo espacialmente-explicito para el área de desove del norte de Chile (17°S-26°S) acoplado a un modelo hidrodinámico 3D (ROMS) para el periodo 1995-2016. Sus resultados indican que la sincronización temporal y localización espacial del desove, tienen un efecto mayor en los procesos advectivos de anchoveta. Los desoves ocurridos al norte de 19°S son mayormente transportados hacia el noroeste generando conectividad con la región costera de Perú, mientras que la zona de desove ubicada entre 19°S y 24°S funciona como zona de retención y sustenta el reclutamiento temprano.

Una serie de estudios comparativos de climatología y geografía realizados en

áreas de desove conocidas, han servido para identificar tres principales clases de procesos físicos que se combinan para producir un favorable hábitat reproductivo para los peces pelágicos costeros: procesos de enriquecimiento (surgencia, mezcla, etc.), procesos de concentración (convergencias, frentes, estabilidad), y procesos que favorecen la retención dentro (o hacia) del hábitat apropiado. A estos tres elementos Bakun (1996) los llamó la "triada fundamental" (Agostini & Bakun 2002). Aun cuando algunas de las asunciones que se han hecho sobre esta propuesta, como asimilar "retención" a "retención sobre la plataforma" o "más comida" "mejor reclutamiento", no son siempre válidas ya que se ha podido comprobar que en el caso de la anchoa del Golfo de Vizcaya el transporte fuera de la plataforma favorece el reclutamiento, debido a factores como mayor temperatura, menor depredación sobre los primeros estadios (huevos y larvas), mayor visibilidad de las presas, asociación a sistemas frontales y a estratificación de la columna de agua (Irigoien 2009; Alvarez *et al.* 2009; Aldanondo *et al.* 2009; Pájaro *et al.* 2009b; Bustos *et al.* 2009; Auad & Martos 2012).

Otro aspecto destacable es la fluctuación en la extensión y localización de las áreas de desove, detectándose zonas recurrentes (donde el desove se observa casi todos los años con baja variabilidad) y ocasionales (donde el desove presenta alta variabilidad interanual) en el hábitat de desove realizado (Zúñiga & Cubillos 2009; Claramunt *et al.* 2009). En general, aún no se tiene una explicación razonable para los cambios en la localización de las áreas de desove; sin embargo, su extensión (área ocupada) estaría relacionada a la disponibilidad (abundancia), implicando un proceso densodependiente (Claramunt *et al.* 2009).

## 2.6. Producción de huevos

La producción total de huevos (PTH) ha mostrado ser una medida más próxima a la verdadera capacidad reproductiva que la biomasa de desovante (BD). El valor de PTH depende de la fecundidad, que en gran medida está determinada por la estructura demográfica del stock reproductor (edad, y por correlación la talla de los individuos reproductores).

La cantidad de huevos producidos es el producto de la fecundidad parcial y el número de desoves, sin embargo, tanto la fecundidad como el número de desoves sufren variaciones intra e interanuales (Cubillos *et al.* 2009), además de ser dependientes de la talla de la hembra (Claramunt *et al.* 1994, 2007). Hunter & Leong (1982) y Alheit *et al.* (1984) sugieren que la fecundidad anual por unidad de biomasa parental puede ser altamente variable y dependiente del estado nutricional y de la estructura de tamaño del stock. Por estas razones, para contar con índices fidedignos del potencial reproductivo y evaluar sus posibles fluctuaciones y causas asociadas, se necesita monitorear los patrones temporales de los parámetros reproductivos de los stocks, así como también examinar la influencia de las variables biológicas (edad, peso, tamaño, condición), los principales parámetros reproductivos (Nunes *et al.* 2009). Para esto es necesario estimar el número de huevos evacuados en un desove (Fecundidad parcial), y la proporción de hembras que desova cada día (Fracción desovante), con la cual también se puede determinar el número de desoves por unidad de tiempo (generalmente al mes). En este sentido el Método de Producción Diaria de Huevos (MPDH) es el que provee la información más confiable (Parker 1980; Pájaro *et al.* 2009a). La dificultad en la estimación del potencial reproduc-

tivo se debe a que involucra numerosos y muy diferentes parámetros que varían en función de la especie y/o stock considerado ya que depende de la estrategia reproductiva de la especie, del ecosistema y de la presión pesquera. Así, existen diferentes índices de potencial reproductivo para cuya estimación es necesario conocer procesos críticos como la maduración, la producción de huevos (fecundidad, frecuencia de puesta, duración de la puesta, etc.), los procesos atrésicos y los procesos energéticos que vinculan el estado del ecosistema y de la hembra y la producción de huevos, entre otros (Sabrido-Rey *et al.* 2009).

En cuanto a los patrones espaciales de la reproducción de los pequeños pelágicos, son especialmente importantes, ya que una mayor variabilidad implica una mayor plasticidad y por tanto resiliencia relativa al esfuerzo pesquero. Es, por tanto, la distribución del desove, sus fluctuaciones y posibles factores asociados una información muy valiosa para el entendimiento del éxito reproductivo. Por otra parte, debido a su rápido crecimiento, en donde una considerable proporción de la longitud máxima sería alcanzada en sólo unos pocos meses de vida y por tanto la fuerza de la clase anual sería el resultado de la tasa de sobrevivencia alcanzada durante la estación anterior, lo que genera dificultades sobre el manejo y la administración de la pesquería y se reafirma la necesidad de evaluar los productos del desove (Claramunt *et al.* 2009).

### 2.7. Evaluación de la biomasa desovante

Una de las metodologías más ampliamente usadas en todo el mundo para estimar la biomasa desovante de peces pelágicos

es el Método de Producción Diario de Huevos (DEPM, por sus siglas en inglés). El DEPM se ha aplicado a lo largo de todo el mundo más de 120 veces en 18 especies de 5 familias de peces teleósteos, desde numerosos clupeiformes hasta gadiformes como la merluza europea (Stratoudakis *et al.* 2006).

El DEPM es utilizado como una herramienta para el manejo de un stock pesquero a partir de la obtención de un estimador de biomasa independiente de la pesquería (que se basa en capturas, esfuerzo pesquero, etc.) y del conocimiento del ambiente. Este método puede ser utilizado de manera directa en la evaluación, como un índice de biomasa del stock; provee información esencial para el monitoreo de la población (variaciones de la estructura de longitudes de los reproductores, parámetros reproductivos, entre otros); y cambios en la distribución temporal y espacial del stock y de sus áreas de desove y crianza.

El DEPM tiene algunos requisitos previos que deben ser cumplidos:

- Los huevos se distribuyen en las capas superiores del océano, no sirviendo para evaluar especies con huevos de tipo bentónicos.
- Los peces poseen fecundidad anual indeterminada.
- Las hembras que desovan deben poder ser identificadas durante el día de muestreo, ya sea macroscópica o microscópicamente.
- El área de estudio contiene al área de desove.
- El método debe ser aplicado en el momento de máxima reproducción.

El DEPM fue desarrollado a fines de los años 70 por un grupo de científicos del *Southwest Fisheries Center*, California, para peces pelágicos con fecundidad anual indeterminada (Parker 1980; Lasker 1985). Este grupo de investigadores desarrolló una ingeniosa metodología para estimar de manera instantánea la biomasa desovante (B), a partir del cálculo de la fecundidad diaria específica y la producción diaria de huevos (Po). La fecundidad diaria específica representa el número de huevos por gramo de peso producidos por la población y se estima a partir de tres parámetros: la proporción de hembras maduras (R), la fecundidad, calculada como el número de ovocitos liberados por una hembra en cada puesta (F), y la proporción de hembras que desovan cada noche (S) (*Ver desarrollo del modelo de estimación en recuadro, Box 2.2*).

El material y la información necesarios para estimar B se colecta y obtiene generalmente a partir de un crucero de investigación dirigido a la especie a evaluar. La campaña cubre toda el área de puesta mediante un diseño generalmente en transectas en las cuales se distribuyen las estaciones oceanográficas cada cierta distancia, la cual puede responder a un conocimiento previo de la abundancia o intensidad del desove, o a un muestreo de tipo adaptativo. Es interesante destacar que este tipo de diseño permite también aplicar paralelamente la estimación de biomasa de la población por métodos acústicos, a partir de los cardúmenes de la especie blanco detectados durante el trayecto del buque a lo largo de las transectas.

En las estaciones oceanográficas se llevan a cabo lances verticales u oblicuos con redes de plancton (Smith *et al.* 1985) para colectar los huevos, y estaciones con

perfiladores CTD para obtener datos de temperatura y salinidad, entre otros, en la columna de agua. A su vez, los lances de pesca se realizan en función de la detección de cardúmenes de la especie objetivo, siendo lo ideal que los mismos se lleven a cabo tanto en horario diurno como nocturno. En dichos lances se obtienen muestras de peces para estimar el peso medio (W), frecuencia de puesta (S), proporción de sexos (R) y fecundidad (F).

Existen determinadas condiciones para poder estimar la Producción de Huevos (Po) las cuales requieren definir y designar estadios a cada etapa del desarrollo embrionario (Lo 1985; De Ciechowski & Sánchez 1984), convertir ese estadio de desarrollo en horas de vida del embrión, determinar la hora pico de desove, y establecer el modelo de mortalidad natural para poder estimar la producción inicial de huevos a partir de los huevos planctónicos (generalmente el modelo de decaimiento exponencial). Sin embargo, deben considerarse dos premisas importantes para poder establecer el modelo: la mortalidad es constante para todas las edades y todos los huevos son desovados y fertilizados a una hora fija.

En el caso de los parámetros de los peces adultos, la estimación de la fecundidad (F), la proporción de hembras (R) y el peso medio de las hembras (W) puede profundizarse en Lasker (1985); mientras que la fracción desovante diaria, ya fue tratada en el punto 2.4.

La estimación de B propuesta originalmente por Parker (1980) contemplaba el cálculo de la varianza usando la expansión de Taylor en términos de los coeficientes de variación de cada parámetro estimado y la covarianza de los parámetros de los individuos adultos (Parker 1980). A su vez, Stauffer & Picquelle (1980) incorpo-

raron el método Delta para calcular la varianza de la estimación de la biomasa. Si bien en muchas publicaciones científicas se sigue usando esas metodologías, con las nuevas herramientas que proporciona la computación, la estimación de la varianza del modelo ha evolucionado hacia el uso de otros métodos, como por ejemplo, el bootstrap. Recientemente, algunos trabajos han aplicado estadística no paramétrica asociada al bootstrap para calibrar el modelo de mortalidad embrionaria necesario para estimar  $P_0$  (Melià *et al.* 2012), o para construir intervalos de confianza de la estimación de biomasa y los parámetros involucrados en el DEPM (Pájaro *et al.* 2013).

Tanto  $P_0$  como  $S$  son los dos parámetros que mayor dispersión aportan al modelo (Picquelle & Stauffer 1985; Armstrong *et al.* 1988; Hunter & Lo 1997), por lo cual, incrementar el número de estaciones planctónicas y lances de pesca es una de las maneras de disminuir esa variabilidad; sin embargo, esto representa un mayor número de días de campaña (y mayor costo del crucero). Es por ello que pueden observarse en la literatura otras alternativas estadísticas con el fin de reducir el sesgo de dichos parámetros (Hunter & Lo 1997).

Entre las ventajas del MPDH podemos inferir que en cada uno de los parámetros,  $P_0$ , variables reproductivas y biomasa, se estima tanto su valor medio como su precisión (coeficientes de variación); la aplicación de esta metodología resulta en un conocimiento integrado del ecosistema, incluyendo otras especies que comparten el mismo hábitat que la especie objetivo, e información oceanográfica que permite conocer las características de las masas de agua del área.

Por otra parte, entre las desventajas, el DEPM es una técnica que demanda mucho tiempo de trabajo en el mar y de laboratorio post-campaña. Es necesario contar con personal capacitado ya sea para llevar a cabo los análisis microscópicos de los ovarios de las hembras como para la correcta identificación y asignación de los estadios de desarrollo de los huevos planctónicos; en determinadas especies se presenta la dificultad para obtener un muestreo representativo de adultos (F); y finalmente, la incertidumbre asociada a la estimación de algunos de los parámetros es elevada, a pesar de las mejoras en las técnicas que se han desarrollado para su estimación.

## 2.8. Efectos maternos

Varios estudios han reportado la existencia de un efecto materno en la calidad de la progenie en peces iteróparos (e. g. Kjesbu *et al.* 1996; Johnston & Lliggett 2002), donde las hembras más grandes producen huevos de mayor tamaño, que debieran conducir a larvas más grandes y con una mayor calidad nutricional. Más aún las hembras de mayor tamaño también son más fecundas y tienen épocas de desove más extensas. Esta estrategia ha sido postulada como un mecanismo adaptativo para soslayar las elevadas mortalidades naturales que estas especies sufren durante sus estadios tempranos de desarrollo. Sin embargo, para especies como los pequeños pelágicos la evidencia sobre la ocurrencia de efecto materno ha estado restringida sólo a unos pocos estudios hasta la fecha. Riveiro *et al.* (2000, 2004) reportaron la existencia de diferencias significativas en el tamaño y calidad del huevo en la sardina (*Sardina pilchardus*), donde las larvas que derivaron de huevos con mayor contenido proteico, tuvieron una mayor sobrevi-

## Box 2.2. Método de Producción Diaria de Huevos

La relación fundamental que permite estimar biomasa desovante (B) es:

$$B = \frac{P}{C}$$

Donde:  $P$  es la producción de huevos en el mar y  $C$  es la capacidad de producción de huevos por gramo de hembra la cual se estima por

$$C = \frac{F E R}{W}$$

E: Fecundidad promedio

F: Fracción de la población de hembras que desova al día

R: Proporción en peso de hembras en la población.

W: Peso promedio de hembras

Por su parte,  $P$  depende de la producción diaria de huevos por unidad de área en el mar ( $P_0$ ) y el área de desove ( $A$ )

$$P = P_0 A$$

Dado que los huevos colectados no son los que fueron desovados, ya que han estado sujetos a mortalidad, se debe corregir mediante el ajuste de una curva de sobrevivencia, para lo cual se debe asignar edad a los huevos.

Finalmente la ecuación de biomasa, queda:

$$B = \frac{P_0 A W}{F E R} K$$

Donde K factor para pasar de gramo a tonelada.

vencia. También los mismos autores reportaron un mayor contenido proteico en huevos producidos en estaciones frías. Por su parte, Castro *et al.* (2009) reportaron diferencias latitudinales en el tamaño y calidad del huevo en la anchoveta (*Engraulis ringens*), donde en las zonas meridionales con temperaturas más frías se observaron huevos de mayor tamaño y contenido lipídico que en las zonas septentrionales más cálidas.

Cambios en distribución vertical del desove, como potencial táctico dentro de las estrategias reproductivas, han sido poco estudiados. Entre los factores que determinan la profundidad de los huevos en la columna de agua está su densidad específica, durante la etapa del desarrollo embrionario (Fabra *et al.* 2005), sin embargo, se desconoce si cambia su densidad durante la estación de desove, entre localidades, y si las variaciones en distribución son determinadas únicamente por el ambiente o si resultan de efectos maternos. Castro *et al.* (2019) reportan que en el norte de Chile, donde existe una marcada termoclina y concentraciones mínimas de oxígeno, los huevos se localizan cercanos a la superficie; en los fiordos en el extremo sur, debido a grandes aportes de agua dulce de ríos y deshielos, se sitúan más profundamente. Hubo cambios en distribución vertical durante la estación de desove, y diferencias en la densidad de los huevos entre localidades, meses y desarrollo embrionario. Los cambios en distribución vertical de los huevos son influenciados por las características que determinan la densidad del agua de mar en las distintas localidades. Sin embargo, cambios en la composición bioquímica asociados al efecto materno también podrían afectar su densidad y distribución.

La evidencia para sostener que larvas más grandes al nacer derivan de huevos de ma-

yor tamaño es prácticamente inexistente en pequeños pelágicos, aunque recientemente (Garrido *et al.* 2015) demostró que este mecanismo pareciera también estar operando en *Sardina pilchardus*, al menos para la etapa de alimentación endógena. Todos estos hallazgos, aunque todavía muy parciales, parecieran estar indicando que incluso para especies de vida corta como los pequeños pelágicos, el efecto maternal pareciera un mecanismo importante que merece ser investigado. Otro aspecto importante y que en los últimos años se ha ido acumulando evidencias, es que el crecer más rápidamente otorgaría una mayor probabilidad de sobrevivir en las fases larvales y juvenil en peces teleósteos, incluyendo los pequeños pelágicos (Meekan *et al.* 2006; Takasuka *et al.* 2003, 2004).

### 2.9. Crecimiento

Los peces teleósteos poseen crecimiento indeterminado, que se intensifica en las etapas iniciales y se reduce gradualmente en etapas de desarrollo posteriores hasta tornarse asintótico en individuos senescentes. En el caso de los pequeños pelágicos este ciclo se completa en aproximadamente entre 1 y 5 años para la mayoría de los engráulidos y clupéidos (*e. g.* Van Beveren *et al.* 2014; Uriarte *et al.* 2016; Dehghani *et al.* 2015), aunque se han reportado longevidades superiores en algunas especies (*e. g.* arenques; Melvin & Campana 2010). Si bien es cierto que los pequeños pelágicos se ajustan al modelo general de crecimiento asintótico, el crecimiento somático en estas especies pareciera ser altamente variable, influenciado por factores denso-dependientes, por la dinámica de sus procesos reproductivos y por factores extrínsecos vinculados a los forzantes ambientales que pueden variar a distintas escalas espaciales y tempora-

les. No obstante, el crecimiento no sólo varía en la etapa adulta sino también en las fases iniciales, aunque pareciera razonable inferir que transitar aceleradamente por dichos estadios vulnerables sujetos a elevadas mortalidades naturales pudiese ser ventajoso para pequeños pelágicos, tal como ha sido reportado en algunas especies (Anderson 1988; Meekan *et al.* 2006; Takasuka *et al.* 2003, 2004).

A pesar de toda la variabilidad potencial, el crecimiento sigue siendo una variable concomitante cuantificable que refleja una condición que puede ser monitoreada a cualquier nivel del ciclo de vida de estas especies. En las últimas décadas se ha venido generando información que ha permitido tener una mejor visión de los mecanismos vinculados a la dinámica del crecimiento en las distintas fases del ciclo de vida de pequeños pelágicos (Peck *et al.* 2013; Petitgas *et al.* 2013). Por ejemplo, algunos estudios recientes realizados en crecimiento de juveniles de especies de engráulidos en ecosistemas de alta productividad, han reportados tasas de crecimiento extremadamente altas, donde las especies han alcanzado entre un 70-80% de la longitud asintótica durante su primer año de vida, como *Engraulis encrasicolus* (Aldanondo *et al.* 2011), *Engraulis japonicus* (Namiki *et al.* 2010), y *Engraulis ringens* (Plaza *et al.* 2019), después del cual se produce una caída drástica en el crecimiento presumiblemente vinculada a la reproducción. ¿Hasta qué punto estos hallazgos son una excepción o la regla en pequeños pelágicos en estos ecosistemas y cómo podría vincularse una estrategia de este tipo con sus dinámicas reproductivas? Pareciera razonable hipotetizar que, si estas especies tienen un elevado potencial para crecer durante su primer año, algunos parámetros reproductivos como la longitud y edad de ma-

duración podrían también sufrir modificaciones a escalas temporales de forma más rápida, si los controladores del crecimiento sufren grandes modificaciones, o por efecto de una intensa presión pesquera (e. g. Sharpe & Hendry 2009; Van Beveren *et al.* 2014). Lamentablemente, la información sobre crecimiento en juveniles tardíos de pequeños pelágicos es todavía muy parcial y restringida a unas pocas especies y ecosistemas, no sólo en pequeños pelágicos sino en muchos peces teleósteos, principalmente debido a limitaciones metodológicas. A nivel larval ha habido mayores progresos, porque la mayoría de los estudios se han concentrado en esta fase de desarrollo (Peck *et al.* 2013), aunque aún persisten muchos vacíos de información en algunos ecosistemas del hemisferio sur en la fase de pre-reclutas y reclutas (Peck *et al.* 2013).

El SIBECORP ha comenzado a ser un foro de divulgación de estudios sobre el crecimiento en pelágicos pequeños. Hasta la fecha se han presentado 7 trabajos con metodologías comparables, usando micro-incrementos diarios en otolitos, principalmente en larvas y juveniles concentrados en tres especies de engráulidos (*Engraulis encrasicolus*, *Engraulis ringens*, *Engraulis anchoita* y *Strangomera bentincki*). En general para el caso de juveniles ya metamorfoseados (4-12 mm LT) se distingue una tendencia a mostrar mayores tasas de crecimiento en ecosistemas de mayor productividad (e. g. el Golfo de Vizcaia y Humboldt, rango:  $\sim 0,3-1,6$  mmd<sup>-1</sup>; Aldanondo *et al.* 2009; Gómez *et al.* 2012) que en ecosistemas menos productivos asociados a la plataforma continental y/o zonas estuarinas del océano atlántico ( $\sim 0,12-0,74$  mmd<sup>-1</sup>; Brown *et al.* 2012; Buratti & Hernández 2015). Para el caso de las fases larvales < 25 mm LT, la información está restringida mayorita-

riamente *E. ringens* en el ecosistema de Humboldt donde se han reportado tasas de crecimiento variables, aunque en rangos similares entre zonas septentrionales (ca. 0,5-0,94 mmd<sup>-1</sup>; Contreras *et al.* 2015) y meridionales (ca. 0,34-0,98 mmd<sup>-1</sup>; Molina-Valdivia *et al.* 2018). Dos estudios se focalizaron en larvas de una especie endémica, la sardina común (*Strangomera bentincki*), de la zona central de Chile, los cuales reportaron valores de crecimiento larval promedio de  $\sim 0,33$  mmd<sup>-1</sup> (Rodríguez-Valentino *et al.* 2015; Molina-Valdivia *et al.* 2018), que tendió a situarse dentro de los límites de crecimiento larval de engráulidos de varios ecosistemas en el hemisferio norte (i. e. Peck *et al.* 2013), aunque menores que anchoveta.

A nivel intra-específico los resultados de los trabajos presentados muestran en general una gran variabilidad del crecimiento de juveniles a nivel estacional, presumiblemente vinculada a las fluctuaciones de los controladores ambientales del crecimiento en esas etapas. Por ejemplo, (Brown *et al.* 2012; Buratti & Hernández 2015) reportaron influencia estacional de la temperatura superficial del mar sobre el crecimiento temprano de juveniles *Engraulis anchoita* en las costas de Argentina y Brasil. A nivel espacial la variabilidad del crecimiento también fue evidente en juveniles recolectados en áreas costeras y oceánicas de *E. encrasicolus* en el Golfo de Vizcaia (Aldanondo *et al.* 2009). Contrariamente, la información sobre crecimiento larval reportada hasta ahora, dentro del marco del SIBECORP, muestra una menor variabilidad a nivel intra-estacional e interanual, como ha sido el caso para la anchoveta *E. ringens* en las costas chilenas, cuando se compara una misma área geográfica (Contreras *et al.* 2015; Rodríguez-Valentino *et al.* 2015). Ciertamente esta información es

demasiado parcial para establecer algunas inferencias, aunque es importante destacar que las larvas de pequeños pelágicos eclosionan muy poco desarrolladas lo que redundará en un potencial de crecimiento reducido en sus primeras etapas y que podría acentuarse aún más en especies de aguas templadas y altas latitudes, donde las temperaturas son más frías. A ello se suma el hecho de que las larvas recolectadas y analizadas forman parte de una población original, con distintos niveles de nutrición que sufrirá elevadas mortalidades naturales. Por consiguiente, es razonable inferir que en estas condiciones resulte más complejo detectar diferencias en el crecimiento en función de la variabilidad ambiental. Contrariamente, los juveniles representan a los sobrevivientes y por ende sus estructuras calcificadas debieran contener las señales de los forzantes ambientales que modelaron su transición exitosa por su fase larval.

Es importante destacar también que hasta la fecha la mayoría de los trabajos orientados a caracterizar la historia de vida temprana de peces, han utilizado a la longitud del ejemplar como variable que cuantifica las variaciones del crecimiento somático. Sin embargo, es conocido que el crecimiento en longitud se torna alométrico en la mayoría de los pequeños pelágicos durante la fase de transición de larva a juvenil, aunque no ha sido revelado si esta detención del crecimiento se vincula estrictamente a un mecanismo fisiológico. Por consiguiente, es importante buscar también indicadores complementarios que permitan cuantificar las condiciones nutricionales de las primeras fases de desarrollo en pequeños pelágicos, y algunos estudios han comenzado a proporcionar información que puede contribuir con este propósito (e. g.

Hernández-Santoro *et al.* 2013; Cuttitta *et al.* 2009; Do Souto *et al.* 2018; Boyra *et al.* 2009). Finalmente, como corolario se recomienda continuar monitoreando el crecimiento temprano en pequeños pelágicos, a nivel intra e inter-específico y entre ecosistemas usando distintos enfoques. La acumulación e integración de información permitirá revelar cuál es el estado ontogenético (e. g. *endpoint*) donde sea factible cuantificar con mayor confiabilidad la variabilidad del crecimiento, con el fin de contribuir a generar índices que den cuenta de la salud y/o condición inicial de una población y sus repercusiones potenciales en la variabilidad del reclutamiento.

## 2.10. Reclutamiento

La característica principal de los pequeños pelágicos es su corta vida y rápido crecimiento, lo que además trae consigo que un alto porcentaje de la captura del año esté sustentada por ejemplares reclutas. En este escenario, sería de vital importancia el contar con algún tipo de indicador que permita el pronóstico temprano de la condición del stock y de su sentido de cambio, el cual sería de gran utilidad para la evaluación y la administración pesquera. Sin embargo, esto involucra de alguna forma el pronosticar la fuerza del reclutamiento a partir de alguna medida de productividad, lo que representa un gran desafío para la ciencia pesquera, ya que implica establecer una relación del tipo Stock-Recluta (SR). La relación SR involucra la idea de que: 1) el número anual de reclutas de un stock de peces es positivamente relacionado a la biomasa del stock desovante, al menos a bajos niveles (Myers & Barrowman 1996; Gilbert 1997); 2) que la biomasa desovante es una medida del potencial reproductivo del stock, lo que ha sido uno de los

mayores paradigmas en la administración pesquera y en estudios sobre el reclutamiento (Takasuka *et al.* 2019); y 3) que existen mecanismos compensatorios que reducen el número de reclutas por desovante cuando el tamaño del stock incrementa (Parrish *et al.* 1986; Hilborn & Walters 1992). Sin embargo, la variabilidad de los datos es tan grande que incluso la forma de la relación SR no puede ser determinada con confianza para un stock en particular (Koslow 1992). Numerosos estudios explican la debilidad o ausencia de una relación stock recluta en los peces pelágicos pequeños, como consecuencia de las fluctuaciones climáticas que afectan la supervivencia desde la eclosión hasta el reclutamiento, de modo que el reclutamiento se desacopla en gran medida de la biomasa reproductora (Canales *et al.* 2020). La debilidad de la relación stock recluta en los pequeños pelágicos es, por tanto, un problema grave, ya que podría llevar a la inferencia de que las limitaciones del crecimiento de la población que dependen de la densidad son débiles o no existen. Sin embargo, alternativamente podría ser que la relación SR sea en sí mismo el problema (Canales *et al.* 2020).

Se ha estudiado la sincronía y cambios de nivel en la magnitud del reclutamiento en escalas de tiempo decadales e interdecadales. Esto implica que distintas poblaciones de pequeños pelágicos podrían estar fluctuando sincrónicamente moduladas por la variabilidad ambiental de baja frecuencia. Las implicancias de cambios de nivel (o de régimen) en el reclutamiento, implica que si bien la biomasa reproductora es importante, son más bien los procesos que determinan el éxito del reclutamiento los que guían a la biomasa reproductora, por lo que se ha planteado la alternativa de cambiar el paradigma

Stock-Recluta, por uno Recluta-Stock, es decir, en vez de seguir pensando en un stock reproductor que produce un cierto nivel de reclutas (relación Stock Recluta), pensar en los reclutas que ingresan y determinan un nivel de stock reproductor, que es sobre el cual se efectúa la pesca. En otras palabras, trasladar el problema a una fase en la que se cuente con la información suficiente para desarrollar índices de pronóstico de la condición del stock y de su sentido de cambio.

### 2.11. Perspectivas

Se conoce que los pequeños pelágicos se desarrollan bajo condiciones impuestas por forzantes ambientales que determinan el éxito de su desove. En general, la escala intra-estacional es la menos estudiada para conocer la relación ambiente-recurso, en particular con la formación de agregaciones, transporte y deriva, y rutas de migración/dispersión. Por otra parte, se requiere conocer la envoltura ambiental/climática relacionada con el reclutamiento desde la escala de los procesos que afectan a los primeros estadios de vida, reclutamiento, y patrones de fluctuación decadales e interdecadales (Claramunt *et al.* 2016).

Existen vacíos de conocimiento en relación con la estrategia de asignación de recursos para la producción de huevos, la cual puede ser más complicada que la considerada hasta el momento, es decir si la energía para la reproducción proviene de reservas (*Capital breeding*) o de la ingesta durante la estación (*Income breeding*), lo cual podría explicar fluctuaciones en los períodos reproductivos. Por otra parte, como resultado del incremento en el conocimiento de las fuentes y magnitud de la variabilidad en el potencial reproductivo, es posible desarro-

llar índices alternativos de productividad biológica que podrían explicar una fracción significativa de las fluctuaciones del reclutamiento. En términos de la sobrevivencia de estadios tempranos, se sabe que hembras de pequeños pelágicos en distintos meses de la estación reproductiva producen huevos con distinta calidad, que se traducen en cambios en la probabilidad de sobrevivencia.

Aspectos como la fidelidad a la zona de desove y los periodos de transición larva-juvenil son los aspectos menos conocidos en pequeños pelágicos, pero que tienen el potencial de cambiar nuestro modelo conceptual de su dinámica poblacional. El uso de marcadores como ácidos grasos en tejidos, isótopos estables y microquímica de otolitos, son técnicas modernas que podrían ayudar en aumentar el conocimiento relacionado con la influencia ambiental, migración parcial, y discriminación de efectos maternos y ambientales sobre la migración vertical de estadios de huevo y larvas (Claramunt *et al.* 2016).

La distribución del desove varía interanualmente, pero es posible identificar áreas de desove recurrentes que se tipifican como áreas de retención, costeras y caracterizadas como centros de acción biológica. En las regiones de Chile y Perú, ante la ocurrencia de eventos El Niño o La Niña, el desove tiende a desplazarse hacia el sur o norte por la costa. En el contexto de sitios de desove recurrentes, la caracterización de áreas de desove inusuales o no aptas puede ayudar a contrastar el éxito del desove (Claramunt *et al.* 2016).

Se ha estudiado la sincronía y cambios de nivel en la magnitud del reclutamiento en escalas de tiempo decadales e interdecadales. Esto implica que las

poblaciones de pequeños pelágicos podrían estar fluctuando sincrónicamente moduladas por la variabilidad ambiental de baja frecuencia. Las consecuencias de cambios de nivel (o de régimen) en el reclutamiento significan que, si bien la biomasa reproductora es importante, son más bien los procesos que determinan el éxito del reclutamiento los que guían a la biomasa reproductora. Estos nuevos hallazgos están generando una serie de cuestionamientos respecto de la dinámica poblacional, desde una nueva conceptualización del proceso e intensidad del reclutamiento y donde el crecimiento temprano acelerado podría jugar un rol clave en la sobrevivencia de la prole. Es importante destacar que larvas y juveniles que crecen más rápidamente y tienen un mayor tamaño a una misma edad, pueden tener mayores posibilidades de sobrevivir que sus contrapartes de crecimiento lento, mecanismos que han sido reportados en otros teleósteos bajo la hipótesis crecimiento-mortalidad (Anderson 1988; Meekan *et al.* 2006; Takasuka *et al.* 2003, 2004). Por lo tanto, evaluar los mecanismos “ser más grande es mejor” *versus* “crecer rápido para incrementar la probabilidad de sobrevivir” son aspectos relevantes que merecen ser estudiados para lograr una base explicativa del reclutamiento. A esto se debe sumar la importancia de la desconocida fase de transición larva-juvenil, donde algunos indicadores de reclutamiento podrían ser obtenidos. En este contexto, se subraya como brecha la escasez de estudios en crecimiento larval en pequeños pelágicos, a pesar de que existen monitoreos ictioplanctónicos que podrían ser optimizados para este fin.

En general, la distribución de las especies ictícolas está asociada a determinadas masas de agua, las cuales poseen cier-

tas características fisicoquímicas como la temperatura y la densidad. Determinados cambios en dichos parámetros se verán reflejados en variaciones en la columna de agua, resultando en una alteración de la estratificación vertical. Como resultado, las especies fito y zooplanctónicas, generalmente asociadas a esas áreas pueden verse afectadas, lo cual puede inducir cambios en las áreas de alimentación y reproducción de los distintos estadios de desarrollo de los peces que habitan esas zonas. Cualquier variación en los valores de esos parámetros por fuera del rango de tolerancia de la especie puede dar como resultado un cambio en su distribución espacial y/o temporal, alterando las ventanas de acople y desacople de los predadores (peces) y sus presas (fito y/o zooplancton). Perry *et al.* (2005), analizando un período de 25 años, han identificado cambios en la distribución latitudinal de especies de peces, de interés comercial o no, como resultado de incrementos de la temperatura del mar. Esos autores concluyeron que las especies con ciclos de vida cortos y tamaños pequeños fueron las que más experimentaron esos cambios en la distribución.

En las próximas décadas se espera que los ecosistemas pelágicos sufran cambios en la temperatura, oxigenación y producti-

vidad, lo cual podría producir efectos en la extensión y calidad de los hábitats que ocupan los pequeños pelágicos; aunque esas relaciones pueden llegar a ser complejas y difíciles de predecir (Muhling *et al.* 2018). Sin embargo, ya han reportado un incremento de especies de anchoas y sardinas de zonas templado-cálidas (*Engraulis encrasicolus* y *Sardina pilchardus*) como resultado del cambio climático en el largo plazo.

Esto pone a los peces pelágicos pequeños como especies sensibles a cambios climáticos en el océano, y se espera que esas poblaciones sean las primeras especies en experimentar alteraciones o desplazamientos latitudinales producto de variaciones en los parámetros fisicoquímicos del agua. Es interesante pensar como ciertas especies de pelágicos pequeños de nuestra región (*Engraulis ringens*, *E. anchoita*, *Sprattus fuegensis*, *Scomber colias*) pueden llegar a ser utilizadas como especies claves para detectar los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas marinos. Esto requerirá la necesidad de contar con información proveniente de series de tiempo extensas para poder así analizar las variaciones en esas poblaciones de peces por efectos del cambio climático en determinados sectores del Atlántico y Pacífico Sur.

### Referencias

- Acha, M. E. 1999. Estrategia reproductiva de la saraca, *Brevoortia aurea*, (Spix y Agassiz, 1829) (Pisces: Clupeidae), en el estuario del Río de la Plata. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 169 pp.
- Agostini, V. & A. Bakun. 2002. 'Ocean triads' in the Mediterranean Sea: Physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). Fisheries and Oceanography, 11: 129-142. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2002.00201.x>
- Aldanondo, N.; U. Cotano & E. Etxebeste. 2011. Growth of young-of-the-year European anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) in the Bay of Biscay. Scientia Marina, 75: 227-235. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n2227>
- Aldanondo, N.; U. Cotano; M. Tiepolo; G. Boyra & X. Irigoien. 2009. Crecimiento y patrones de movimiento de los juveniles de anchoa (*Engraulis encrasicolus* L.) en el Golfo de Vizcaya en base a la microestructura y química de otolitos. Páginas 172-174 in Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Alheit, J.; V. H. Alarcón & B. J. Macewicz. 1984. Batch fecundity and spawning frequency of various anchovy (Genus: *Engraulis*) from upwelling areas and their use for spawning biomass estimates. In: Proceedings of the Expert Consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish species, FAO Fisheries Report, N° 291, Rome, 411-420.
- Alvarez, P.; M. Chifflet & U. Cotano. 2009. El destino de los huevos y larvas de tres especies pelágicas (caballa, chicharro, sardina) en relación a las corrientes prevalentes en el Golfo de Vizcaya. ¿Podría afectar a la mortalidad larvaria? Página 161 in Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Anderson, J. T. 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science, 8: 55-66.
- Araújo, F. G.; M. A. Silva; J. N. S. Santos & M. S. Vasconcellos. 2008. Habitat selection by anchovies (Clupeiformes: Engraulidae) in a tropical bay at Southeastern Brazil. Neotropical Ichthyology, 6: 583-590. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252008000400006>
- Armstrong, M.; P. Shelton; L. Hampton; G. Jolly & Y. Melo. 1988. Egg production estimates of anchovy biomass in the southern Benguela system. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports, 29: 137-157.
- Auad, G. & P. Martos. 2012. Climate variability of the Northern Argentinian Shelf Circulation: Impact on *Engraulis anchoita*. International Journal of Ocean and Climate Systems, 3: 17-43. <https://doi.org/10.1260/1759-3131.3.1.17>
- Bachiller, E. & X. Irigoien. 2015. Trophodynamics and diet overlap of small pelagic fish species in the Bay of Biscay. Marine Ecology Progress Series, 534: 179-198. <https://doi.org/10.3354/meps11375>
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics, California Sea Grant/Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, México, 323 pp.
- Basilone, G.; R. Ferreri; E. Quinci; A. Traina; M. D'Elia & B. Patti. 2009. Reevaluación de los cálculos de biomasa DEPM con base en la nueva datación de los folículos post-ovulatorios de *Engraulis encrasicolus* en el Mediterráneo central. Páginas 243-246 en Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Basilone, G.; K. Ganas; R. Ferreria; M. D'Elia; E. M. Quincia; S. Mazzola & A. Bonanno. 2015. Application of GAMs and multinomial models to assess the spawning pattern of fishes with daily spawning synchro-

- nicity: A case study in the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the central Mediterranean Sea. Fisheries Research, 167: 92-100. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.01.017>
- Boyra, G.; U. Martínez; U. Cotano & A. Uriarte. 2009. JUVENA 2003-2008 Estimaciones de abundancia de anchoa, *Engraulis encrasicolus*, juvenil y capacidad de predicción del reclutamiento en el Golfo de Vizcaya por técnicas acústicas. Páginas 175-177 in Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Brown, D. R.; C. C. Buratti & E. Leonarduzzi. 2012. Crecimiento diario de juveniles de *Engraulis anchoita* provenientes del golfo de San Matías, SB 2012.
- Buratti, C. C.; G. Alvarez Colombo; P. Orlando & A. D. Garcíarena. 2020a. Biomasa de la caballa (*Scomber colias*) en el área denominada "El Rincón" durante septiembre de 2019. INIDEP Informe Técnico Oficial, N° 22, 12 pp.
- Brown, D. R.; E. Leonarduzzi; C. Buratti & D. R. Hernández. 2015. Edad y crecimiento diario de juveniles de *Engraulis anchoita* provenientes del sur de Brasil, SB 2015.
- Buratti, C. C.; P. Orlando; F. Castro Machado; B. Temperoni; R. Silva; M. Acurra & A. Cubiella. 2019. Evaluación del stock bonaerense de anchoita en la primavera de 2019. INIDEP Informe de Campaña, N° 31, 29 pp.
- Buratti, C. C.; P. Orlando & A. D. Garcíarena. 2020b. Evaluación del stock patagónico de anchoita y estimación de captura biológicamente aceptable durante el año 2020. INIDEP Informe Técnico Oficial, N° 26, 21 pp.
- Bustos, C. A.; M. Landaeta & F. Balbontín. 2009. Zonas de desove y crianza larval temprana de peces pelágicos pequeños en fiordos del sur de Chile: variabilidad interanual y relación con la estratificación de la columna de agua. Páginas 191-194 in Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Cahuin, S.; L. Cubillos; M. Bouchon & G. Claramunt. 2015. Variación latitudinal del proceso reproductivo de anchoveta (*Engraulis ringens*) en el sistema de la corriente de Humboldt, SB 2015.
- Canales, M. T.; G. W. Delius & R. Law. 2020. Regulation of fish stocks without stock-recruitment relationships: The case of small pelagic fish. Fish and Fisheries, 21: 857-871. <https://doi.org/10.1111/faf.12465>
- Casarsa, L.; M. J. Díez; A. Madirolas, A. G. Cabreira & C. C. Buratti. 2019. Morphometric description of schools from two different stocks of the southernmost sprat *Sprattus fuegensis*. Fisheries Research, 212: 29-34. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.12.004>
- Castro, L.; G. Claramunt; R. Espinoza; C. Azócar; S. Soto-Mendoza; M. C. Krautz & S. Pantoja. 2019. Vertical distribution, specific gravity, and free amino acids in anchoveta *Engraulis ringens* eggs under contrasting spawning habitat conditions. Marine Ecology Progress Series, 617-618: 7-24. <https://doi.org/10.3354/meps12948>
- Castro, L.; G. Claramunt; M. C. Krautz; E. Leal; A. Llanos-Rivera & P. Moreno. 2009. Variaciones en calidad de huevos de anchoveta y su relación con sobrevivencia de los primeros estadios de desarrollo. Páginas 168-170 in Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Cergole, M. C.; S. A. Saccardo & C. L. D. B. Rossi-Wongtschowski. 2002. Fluctuations in the spawning stock biomass and recruitment of the Brazilian sardine (*Sardinella brasiliensis*) 1977-1997. Revista Brasileira de Oceanografía, 50: 13-26. <https://doi.org/10.1590/S1413-77392002000100002>
- Chavez, F.; J. Ryan; S. Lluch-Cota & M. Niñiquen. 2003. From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. Science, 299: 217-221. <https://doi.org/10.1126/science.1075880>
- Claramunt, G.; A. Aranis; M. Arteaga; L. Cubillos; G. Plaza; M. Ramirez & A. Sepúlveda. 2012. Análisis cuantitativo de los períodos de desove de *Engraulis ringens* y *Strangomera bentincki* de la zona centro-sur de Chile, SB 2012.

- Claramunt, G.; M. Araya; L. Cubillos & S. Nuñez. 2016. Anchoveta: Brechas en el conocimiento. Reporte del taller organizado por Universidad Arturo Prat y el Instituto de Fomento Pesquero, Iquique, 19 pp.
- Claramunt, G.; M. Braun; E. Díaz; G. Herrera; C. Azócar & G. Bohm. 2009. Evaluación del stock desovante de anchoveta en la XV, I y II Regiones, año 2009. Informe Final Fondo de Investigación Pesquera (FIP), N° 2009-01, 445 pp.
- Claramunt, G.; L. Cubillos; L. Castro; C. Hernández & M. Arteaga. 2014. Variation in the spawning periods of *Engraulis ringens* and *Strangomera bentincki* off the coasts of Chile: A quantitative analysis. *Fisheries Research*, 160: 96-102. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2013.09.010>
- Claramunt, G.; L. Cubillos; G. Herrera & E. Díaz. 2019. Spawning marker patterns of *Engraulis ringens* of northern Chile. *Fisheries Research*, 219: 1053063. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.06.004>
- Claramunt, G.; G. Herrera & P. Pizarro. 1994. Producción potencial anual de huevos por tallas de *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) del norte de Chile. *Revista de Biología Marina*, 29: 211-233.
- Claramunt, G.; R. Serra; L. R. Castro & L. Cubillos 2007. Is the spawning frequency dependent on female size? Empirical evidence in *Sardinops sagax* and *Engraulis ringens* off northern Chile. *Fisheries Research*, 85: 248-257. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.01.009>
- Contreras, J. E.; C. Rodríguez-Valentino; M. Landaeta; G. Plaza; M. Letelier-Pino & A. Niño. 2015. Crecimiento larval de la anchoveta *Engraulis ringens*, y su relación con la temperatura en aguas costeras frente a Coloso, norte de Chile, durante invierno de 2014, SB 2015.
- Cousseau, M. B. & R. G. Perrotta. 2013. Peces marinos de Argentina: Biología, distribución, pesca. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, 193 pp.
- Cubillos, L. 1991. Estimación mensual de la biomasa, reclutamiento y mortalidad por pesca de la anchoveta (*Engraulis ringens*) de la zona norte de Chile en el período 1986-1989. *Biología Pesquera*, 20: 49-59.
- Cubillos, L.; C. Alarcón; C. Castillo-Jordán; G. Claramunt; C. Oyarzún & S. Gacitúa. 2009. Cambio espacial y temporal en la fecundidad parcial de sardina común *Strangomera bentincki* y anchoveta *Engraulis ringens* del centro sur de Chile (2002-2007). Páginas 96-99 in Saborido-Rey et al (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Cubillos, L. A.; D. A. Bucarey & M. Canales. 2002. Monthly abundance estimation for common sardine *Strangomera bentincki* and anchovy *Engraulis ringens* in the central-southern area off Chile (34-40°S). *Fisheries Research*, 57: 117-130. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(01\)00340-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00340-X)
- Cubillos, L.; G. Claramunt & L. Castro. 2012. Efectos demográficos de la pesca sobre el ciclo y potencial reproductivo de sardina común (*Strangomera bentincki*), SB 2012.
- Cury, P. & D. Pauly. 2000. Patterns and propensities in reproduction and growth of marine fishes. *Ecological Research*, 15: 101-106. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1440-1703.2000.00321.x> **Cushing 1973**
- Cuttitta, A.; B. Patti; S. Salem; S. Zgozi; A. K. Turki; M. Hamza; A. Bonanno; A. Di Nieri; G. Basilone; F. Falco et al. 2009. Comparación entre los principales procesos que afectan al crecimiento de las larvas de *Engraulis encrasicolus* en el Canal de Sicilia y aguas de Libia. Páginas 199-201 in Saborido-Rey et al. (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- De Ciechowski, J. D. & R. P. Sánchez. 1984. Field estimates of embryonic mortality of Southwest Atlantic anchovy (*Engraulis anchoita*). *Meeresforschung*, 30: 172-187.
- Dehghani, M.; E. Kamrani; A. Salarpouri & E. Kamali. 2015. Age and growth of Sind sardine (*Sardinella sindensis*) using otolith from Qeshm Island (Persian Gulf). *Iranian Journal of Fisheries Sciences*, 14: 217-231.
- De Souza Moraes, L. D.; D. F. Marcolino Gherardi; M. Katsuragawa & E. Tavares Paes. 2012. Brazilian sardine (*Sardinella brasiliensis* Steindachner, 1879) spawning and nursery habitats: Spatial-scale partitioning

- and multiscale relationships with thermohaline descriptors. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 939-952. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss061>
- Do Souto, S.; M. Brown; D. Capitanio; F. Segura; V. Negri; R. Temperoni; B. Cepeda; G. Macchi & M. V. Diaz. 2018. Crecimiento reciente y condición nutricional de larvas de *Engraulis anchoita* en el mar argentino, SB 2018.
- Fabeiro-Quinteiro, M.; D. Domínguez-Vázquez; S. Rábade-Uberos; A. Alonso-Fernandez; R. Domínguez-Petit & F. Saborido-Rey. 2009. Técnicas histológicas para el estudio de la reproducción de peces aplicado a la evaluación pesquera. Páginas 62-65 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Fabra, M.; D. Raldúa; D. M. Power; P. M. T. Deen & J. Cerdá. 2005. Marine fish egg hydration is aquaporin-mediated. *Science*, 307: 545. <https://doi.org/10.1126/science.1106305>
- Flores, A.; R. Wiff; K. Gantias, T. Marshall & E. Díaz. 2018. El uso del índice gonadosomático para la estimación de la ojiva de madurez, SB 2018.
- Gantias, K. 2012. Thirty years of using the postovulatory follicles method: Overview, problems and alternatives. *Fisheries Research*, 117-118: 63-74. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.01.009>
- Garrido, S.; A. M. P. Ben-Hamadou; S. Santos; M. A. Ferreira; U. Teodósio; X. Cotano; M. A. Irigoien; E. Peck; P. Saiz & P. Ré. 2015. Born small, die young: Intrinsic, size-selective mortality in marine larval fish. *Scientific Reports*, 5: 17065. <https://doi.org/10.1038/srep17065>
- Gilbert, D. J. 1997. Towards a new recruitment paradigm for fish stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 969-977. <https://doi.org/10.1139/f96-272>
- Gómez, M.; G. Plaza & J. F. Cerna. 2012. Análisis comparativo del crecimiento en juveniles de anchoveta *Engraulis ringens* en la zona Norte de Chile, asociados a eventos El Niño y La Niña, SB 2012.
- Hansen, J. E. 2004. Anchoita (*Engraulis anchoita*). In: Sánchez, R. P. & I. B. Bezzi (Eds). *Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación. El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, tomo 4*, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, 101-115.
- Hansen, J. E.; M. B. Cousseau & D. L. Gru. 1984. Características poblacionales de la anchoita (*Engraulis anchoita*) del Mar Argentino. Parte I. El largo medio al primer año de vida, crecimiento y mortalidad. *Revista del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)*, 4: 21-48.
- Hansen, J. E.; R. G. Perrotta & A. Madirolas. 2004. Otros peces pelágicos: sardina fueguina, pejerreyes, surel, saraca y anchoa de banco. In: Sánchez, R. P. & I. B. Bezzi (Eds). *Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación. El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, tomo 4*, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, 141-156.
- Hernández-Santoro, C.; G. Pérez-Mora; E. Díaz-Ramos & G. Böhm-Stoffel. 2013. Análisis de indicadores macro y microscópicos para establecer el periodo de máxima intensidad de desove de la anchoveta *Engraulis ringens* en la zona norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 48: 451-457. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572013000300004>
- Hilborn, R. & C. J. Walters. 1992. *Quantitative fisheries stock assessment: Choice, dynamics and uncertainty*, Springer, Boston, 570 pp.
- Hunter, J. R. & R. Leong. 1982. Spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis ringens*. *Fishery Bulletin US*, 79: 215-230.
- Hunter, J. R. & N. Lo. 1997. The daily egg production method of biomass estimation: Some problems and potential improvements. *Oceanografika*, 2: 41-69.

- Irigoien, X. 2009. Reclutamiento de pequeños pelágicos: La triada de Bakun y la anchoa del Golfo de Vizcaya. Página 154 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Isaac-Nahum, V. J.; R. de D. Cardoso; G. Servo & C. L. del B. Rossi-Wongtschowski. 1988. Aspects of the spawning biology of the Brazilian sardine, *Sardinella brasiliensis* (Steindachner, 1879), (Clupeidae). *Journal of Fish Biology*, 32: 383-396. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05375.x>
- Johnston, T. & C. Leggett. 2002. Maternal and environmental gradients in the egg size of an iteroparous fish. *Ecology*, 83: 1777-1791. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1777:MAEGIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1777:MAEGIT]2.0.CO;2)
- Kjesbu, O. S.; P. Solemdal; P. Bratland & M. Fonn. 1996. Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 610-620. <https://doi.org/10.1139/f95-215>
- Koslow, J. A. 1992. Fecundity and the Stock-Recruitment Relationship. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 210-217. <https://doi.org/10.1139/f92-025>
- Kurita, Y. 2012. Revised concepts for estimation of spawning fraction in multiple batch spawning fish considering temperature-dependent duration of spawning markers and spawning time frequency distribution. *Fisheries Research*, 117-118: 121-129. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.05.010>
- Lasker, R. 1985. An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA/National Marine Fisheries Service, N° 36, La Jolla, 99 pp.
- Leonarduzzi, E.; A. Massa; E. Manca & G. Macchi. 2009. Variación de la composición bioquímica en hembras de merluza común (*Merluccius hubbsi*) durante el ciclo reproductivo. Página 369-373 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Lima, I. D. & J. P. Castello. 1994. Distribución y abundancia de la anchoita (*Engraulis anchoita*) en la costa sur de Brasil. *Frente Marítimo*, 15: 87-99.
- Lo, N. C. H. 1985. A model for temperature-dependent northern anchovy egg development and an automated procedure for the assignment of age to staged eggs. In: Lasker, R. An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy (*Engraulis mordax*). NOAA/National Marine Fisheries Service, N° 36, La Jolla, 43-50.
- López, S.; E. Mabrugaña; J. M. Díaz de Astarloa & M. Gonzalez Castro. 2015. Reproductive studies of *Anchoa marmorata* Hildebrand, 1943 (Actinopterygii: Engraulidae) in the nearby-coastal area of Mar Chiquita coastal lagoon, Buenos Aires, Argentina. *Neotropical Ichthyology*, 13: 221-228. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20140083>
- Lowerre-Barbieri, S. K.; N. J. Brown-Peterson; H. Murua; J. Tomkiewicz; D. Wyanski & F. Saborido-Rey. 2011. Emerging issues and methodological advances in fisheries reproductive biology. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 3: 32-51. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555725>
- Lluch-Belda, D.; R. J. M. Crawford; T. Kawasaki; A. D. MacCall; R. H. Parrish; R. A. Schwartzlose & P. E. Smith. 1989. World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: The regime problem. *South African Journal of Marine Science*, 8: 195-205. <https://doi.org/10.2989/02577618909504561>
- Meekan, M. G.; L. Vigliola; A. Hansen; P. J. Doherty; A. Halford & J. H. Carleton. 2006. Bigger is better: Size-selective mortality throughout the life history of a fast-growing clupeid, *Spratelloides gracilis*. *Marine Ecology Progress Series*, 317: 237-244. <https://doi.org/10.3354/meps317237>
- Melià, P.; M. Petrillo; G. Albertelli; A. Mandich & M. Gatto. 2012. A bootstrap approach to account for uncertainty in egg production methods applied to small fish stocks. *Fisheries Research*, 117-118: 130-136. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.05.011>

- Melvin, G. D. & S. E. Campana. 2010. High resolution bomb dating for testing the accuracy of age interpretations for a short-lived pelagic fish, the Atlantic herring. *Environmental Biology of Fishes*, 89: 297-311. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9663-4>
- Molina-Valdivia, V.; M. F. Landaeta & G. Plaza. 2018. Crecimiento y sobrevivencia larval de la sardina común *Strangomera bentincki* Norman, 1936) y de la anchoveta *Engraulis ringens* (Jenyns, 1942) durante el ciclo lunar en la bahía el quisco, Chile central, SB 2018.
- Mori, J.; B. Buitrón; A. Perea; C. Peña & C. Espinoza. 2009. Variabilidad interanual en la estrategia reproductiva de la anchoveta peruana en la región norte-centro. Páginas 40-45 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Mori, J.; J. Sánchez; A. Perea; B. Buitrón & C. Roque. 2012. Variabilidad interanual de la talla de primera madurez gonadal de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) de la región norte centro durante 1986-2011, SB 2012
- Muhling, B. A.; D. Tommasi; S. Ohshimo; M. A. Alexander & G. DiNardo. 2018. Regional-scale surface temperature variability allows prediction of Pacific bluefin tuna recruitment. *ICES Journal of Marine Science*, 75: 1341-1352. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy017>
- Myers, R. A. & N. J. Barrowman. 1996. Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fishery Bulletin*, 94: 707-724.
- Nion, H. & C. Rios. 1991. Los recursos pelágicos del Uruguay. *Atlantica*, 13: 201-214.
- Namiki, S.; H. Tanaka; S. Katayama; O. Funaki; I. Aoki & Y. Oozeki. 2010. Validation of daily increment formation in otoliths of immature and adult Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Fisheries Science*, 76, 951-959. <https://doi.org/10.1007/s12562-010-0292-9>
- Nunes, C.; A. Silva & K. Ganiás. 2009. Relação entre os parâmetros reprodutivos e as características biológicas individuais da sardinha (*Sardina pilchardus*) na costa oeste e sul de Portugal. Páginas 91-95 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Orlando, P.; C. C. Buratti & A. D. Garciarena. 2020. Diagnóstico de la población de anchoíta bonaerense (*Engraulis anchoíta*) y estimación de la captura biológicamente aceptable durante el año 2020. INIDEP Informe Técnico Oficial, N° 25, 30 pp.
- Pacheco Tack, R. L. 1988. Contribución al conocimiento de la biología pesquera del surel *Trachurus picturatus australis* Nani 1950 (Piscis, Fam. Carangidae) con algunas consideraciones ecológicas. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 125 pp.
- Pájaro, M.; G. J. Macchi & R. P. Sánchez. 1997. Fecundidad y frecuencia reproductiva de las poblaciones bonaerense y patagónica de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoíta*). *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* (INIDEP), 11: 19-38.
- Pájaro, M.; G. J. Macchi; E. Leonarduzzi & J. E. Hansen. 2009a. Spawning biomass of Argentine anchovy (*Engraulis anchoíta*) from 1996 to 2004 using the Daily Egg Production Method. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89: 829-837. <https://doi.org/10.1017/S0025315408003019>
- Pájaro, M.; P. Martos; E. Leonarduzzi; M. Diaz; R. Di Mauro & M. Sabatini. 2009b. Estrategia de puesta de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoíta*) en relación con áreas frontales. Páginas 182-186 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Pájaro, M.; J. E. Hansen & E. Leonarduzzi. 2013. Applying a non-parametric bootstrap technique to assess the accuracy of biomass estimate of Argentine anchovy (*Engraulis anchoíta*) Northern stock (34° S-41° S) with the Daily Egg Production Method. 1993-2008 period. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* (INIDEP), 23: 69-86.

- Pájaro, M.; E. Leonarduzzi & G. Macchi. 2005. Comparación interanual de la fecundidad de la población de Malvinas de sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*). INIDEP Informe Técnico Oficial, N°39, 8 pp.
- Parker, K. 1980. A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass. Fishery Bulletin U.S., 78: 541-544.
- Parrish, R. H.; D. Mallicoate & R. A. Klingbeil. 1986. Age dependent fecundity, number of spawnings per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fishery Bulletin U.S., 84: 503-517.
- Peck, M. A.; P. Reglero; M. Takahashi & I. A. Catalán. 2013. Life cycle ecophysiology of small pelagic fish and climate-driven changes in populations. Progress in Oceanography, 116: 220-245. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.05.012>
- Perrotta, R. G. 2004. Caballa (*Scomber japonicus*). In: Sánchez, R. P. & I. B. Bezzi (Eds). Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación. El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros, tomo 4, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, 117-125.
- Perrotta, R. G. & H. E. Christiansen. 1993. Estimación de la frecuencia reproductiva y algunas consideraciones de la pesca de la caballa (*Scomber japonicus*) en relación con el comportamiento de los cardúmenes. Physis, 49: 1-14.
- Perry, A. L.; P. J. Low; J. R. Ellis & J. D. Reynolds. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science, 308: 1912-1915. <https://doi.org/10.1126/science.1111322>
- Petitgas, P.; A. D. Rijnsdorp; M. Dickey-Collas; G. H. Engelhard; M. A. Peck; J. K. Pinnegar; K. Drinkwater; M. Huret & R. D. M. Nash. 2013. Impacts of climate change on the complex life cycles of fish. Fisheries Oceanography, 22: 121-139. <https://doi.org/10.1111/fog.12010>
- Plaza, F.; R. Salas & E. Yañez. 2018. Identifying ecosystem patterns from time series of anchovy (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*) landings in northern Chile. Journal of Statistical Computation and Simulation, 88: 1863-1881. <https://doi.org/10.1080/00949655.2017.1410150>
- Plaza, G.; F. Cerna; M. Landatea & A. Hernández. 2019. Daily growth patterns and age-at-recruitment of the anchoveta *Engraulis ringens* as indicated by a multi-annual analysis of otolith microstructure across developmental stages. Fish Biology, 93: 370-381.
- Picquelle, S. J. & G. Stauffer. 1985. Parameter estimation for an egg production method of northern anchovy biomass assessment. In: Lasker, R. An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy (*Engraulis mordax*). NOAA/National Marine Fisheries Service, N° 36, La Jolla, 7-16.
- Pikitch, E.; P. D. Boersma; I. L. Boyd; D. O. Conover; P. Cury; T. Essington & R. S. Steneck. 2012. Little fish, big impact: Managing a crucial link in ocean food webs. Lenfest Ocean Program, Washington DC, 108 pp.
- Riveiro, I.; C. Guisande; M. Lloves; I. Maniero & J. M. Cabanas. 2000. Importance of parental effects on larval survival in *Sardina pilchardus*. Marine Ecology Progress Series, 205: 249-258. <https://doi.org/10.3354/meps205249>
- Riveiro, I.; C. Guisande; I. Maniero & A. R. Vergara. 2004. Parental effects in the European sardine *Sardina pilchardus*. Marine Ecology Progress Series, 274: 225-234. <https://doi.org/10.3354/meps274225>
- Rodríguez-Valentino, C.; G. Plaza; L. Cubillos & M. Landaeta. 2015. Crecimiento larval de la sardina común *Strangomera bentincki* estimado mediante análisis de microestructura de otolitos: variabilidad 2010-2013 en aguas costeras de la zona central de Chile, SB 2015.
- Ruas, L. C. & A. M. Vaz-dos-Santos. 2017. Age structure and growth of the rough scad, *Trachurus lathami* (Teleostei: Carangidae), in the Southeastern Brazilian Bight. Zoologia, 34: 1-11. <https://doi.org/10.3897/zoologia.34.e20475>
- Saborido-Rey, F.; R. Domínguez-Petit; A. Alonso-Fernandez; D. Domínguez-Vázquez; R. Collazo; M. Fabeiro-Quinteiro & S. Rábade-Überos. 2009. Investigación en ecología reproductiva aplicada a la gestión pesquera: el caso del grupo de Ecología Pesquera del Instituto de Investigaciones Marinas. Páginas

- 148-150 in Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Sánchez, R. P. 1995. Patrones de distribución espacio-temporal de los estadios embrionarios y larvales de la anchoíta (*Engraulis anchoita* Hubbs & Marini) a micro y macroescala, su relación con la supervivencia y el reclutamiento. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires, 672 pp.
- Sánchez, R. P.; A. Madirolas; R. Reta; M. Pajaro; M. D. Ehrlich; G. Álvarez Colombo & G. J. Macchi. 1997. The reproductive biology of the patagonian sprat (*Sprattus fuegensis*): Several facts and still some speculations. ICES Council Meeting Papers, ICES CM 1997/HH:22, 24 pp.
- Sharpe, D. M. T. & A. P. Hendry. 2009. Life history change in commercially exploited fish stocks: An analysis of trends across studies. *Evolutionary Applications*, 2: 260-275. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00080.x>
- Smith, P. E.; W. Flerx, & R. Hewitt. 1985. The CalCOFI Vertical Egg Tow (CalVET) net. In: Lasker, R. An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy (*Engraulis mordax*). NOAA/National Marine Fisheries Service, N° 36, La Jolla, 27-32.
- Stauffer, G. D. & S. J. Picquelle. 1980. Estimates of the 1980 spawning biomass of the central subpopulation of northern anchovy. NOAA/National Marine Fisheries Service, N° LJ80-90, La Jolla, 41 pp.
- Stratoudakis, Y.; M. Bernal; K. Ganias & A. Uriarte. 2006. The daily egg production method: Recent advances, current applications and future challenges. *Fish and Fisheries*, 7: 35-57. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2006.00206.x>
- Takasuka, A.; I. Aoki & I. Mitani. 2003. Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 252: 223-238. <https://doi.org/10.3354/meps252223>
- Takasuka, A.; I. Aoki & I. Mitani. 2004. Three synergistic growth-related mechanisms in the short-term survival of larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 270: 217-228. <https://doi.org/10.3354/meps270217>
- Takasuka, A.; M. Yoneda & Y. Oozeki. 2019. Density dependence in total egg production per spawner for marine fish. *Fish and Fisheries*, 20: 125-137. <https://doi.org/10.1111/faf.12327>
- Uriarte, A.; A. Alday & M. Santos. 2009. Estimaciones de frecuencia de puesta y fecundidad parcial para la anchoa, *Engraulis encrasicolus*, del Golfo de Vizcaya. Páginas 104-106 in Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Uriarte, A.; I. Rico; B. Villamor; E. Duhamel; C. Dueñas; N. Aldanondo & U. Cotano. 2016. Validation of age determination using otoliths of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay. *Marine and Freshwater Research*, 67: 951-966. <https://doi.org/10.1071/MF15092>
- Van Beveren, E.; S. Bonhommeau; J. M. Fromentin; J. L. Bigot; J. H. Bourdeix; P. Brosset & D. Roos. 2014. Rapid changes in growth, condition, size and age of small pelagic fish in the Mediterranean. *Marine Biology*, 161: 1809-1822. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2463-1>
- Vásquez, S.; C. Salas; S. Núñez; L. Soto-Mardones; G. Claramunt & J. Oliva. 2018. Simulación de la historia de vida temprana de la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el norte de Chile mediante modelación biofísica, SB 2018.
- Yamada, T.; I. Aoki & I. Mitani. 1998. Spawning time, spawning frequency and fecundity of Japanese chub mackerel, *Scomber japonicus* in the waters around the Izu Islands, Japan. *Fisheries Research*, 38: 83-89. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00113-1](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00113-1)
- Yáñez, E.; M. A. Barbieri; C. Silva; K. Nieto & F. Espíndola. 2001. Climate variability and pelagic fisheries in northern Chile. *Progress in Oceanography*, 49: 581-596. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(01\)00042-8](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(01)00042-8)
- Zúñiga, M. J. & L. Cubillos. 2009. Sitios de desove recurrentes y ocasionales de sardina común *Strangomera bentincki* y anchoveta *Engraulis ringens* en Chile centro sur (2002-2008). Página 39 in Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>



# Capítulo 3



Dinámica reproductiva en el  
dominio demersal

**MACCHI, Gustavo J.<sup>1,2</sup>; DOMÍNGUEZ-PETIT, Rosario<sup>3</sup> & MILITELLI, María Inés<sup>1,2</sup>**

1. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina
2. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina
3. Instituto Español de Oceanografía (CSIC), Vigo, Galicia, España

gmacchi@inidep.edu.ar<sup>1,2</sup>; rosario.dominguez@ieo.es<sup>3</sup>; militelli@inidep.edu.ar<sup>1,2</sup>

### Citar como:

Macchi, G.; Domínguez-Petit, R. & Militelli, M. 2021. 'Dinámica reproductiva en el dominio demersal'. *Ecología Reproductiva y Pesquerías en el Contexto Iberoamericano*. Red Iberoamericana de Investigación para el Uso Sostenible de los Recursos Pesqueros (RED INVIPESCA). 31 Diciembre de 2021. 61-94.

## 3.1. Introducción al dominio demersal

Las especies demersales son aquellas que están asociadas con el fondo marino, ya que viven mayormente en esta región, donde obtienen su alimento o pueden ocultarse de los predadores. Dentro de esta categoría se diferencian dos grandes grupos, aquellos organismos que son estrictamente bentónicos, que viven sobre el lecho marino como los peces planos, o los bentopelágicos, que se desplazan en la columna de agua en cercanías del fondo como el bacalao o las merluzas. Sin embargo, más allá de la agrupación de las especies en diferentes dominios de acuerdo a su distribución espacial, en muchos casos resulta complicado asociarlas a un determinado hábitat. Por ejemplo, muchas especies consideradas demersales, como la merluza común (*Merluccius hubbsi*), durante parte del ciclo diario se distribuyen a lo largo de la columna de agua con un comportamiento pelágico (Irusta *et al.* 2016), mientras que otras

típicamente pelágicas, como el arenque (*Clupea harengus*), son frecuentemente capturadas cerca del fondo donde forman grandes concentraciones reproductivas (Brander 2001).

Las pesquerías demersales emplean una gran variedad de métodos de captura, tanto para peces como para invertebrados que viven asociados al fondo. La mayoría de estas pesquerías son mixtas, es decir capturan una gran diversidad de especies, lo cual dificulta la evaluación y manejo a partir de la asignación de cuotas, y generan un alto porcentaje de descarte en algunos casos. Las especies pertenecientes a este dominio, en general son las más consumidas y de mayor valor comercial dentro de las plataformas continentales en diferentes regiones del mundo. Durante el siglo XX, debido al marcado incremento de la actividad pesquera mundial generado por el crecimiento de las flotas comerciales, y a las nuevas tecnologías para la detección y captura de las especies, muchas de las principales pesquerías demersales se han

visto particularmente afectadas, y se encuentran actualmente sobre explotadas (FAO 2018). Esto ha llevado al desarrollo de medidas de gestión, con la implementación de áreas y épocas de veda, la propuesta de artes más selectivas y de planes de manejo para la recuperación de los stocks. Para que estas medidas sean realmente eficaces deben tener una base científica, y para ello es necesario incrementar el conocimiento sobre la biología y ecología de estas especies, en particular aquellos aspectos relacionados con la dinámica poblacional, como son la reproducción y el reclutamiento, a los fines de realizar un manejo de estos recursos sostenible en el tiempo.

Durante los SIBECORP realizados desde 2009 el 35% de los trabajos presentados, excluyendo el grupo de los elasmobranchios, correspondieron a estudios sobre especies demersales. La mayoría de estas presentaciones se focalizaron en pesquerías de plataforma externa que constituyen importantes recursos comerciales para los diferentes países (83 trabajos), el resto correspondió a especies costeras (29 trabajos) e invertebrados comerciales (25 trabajos). Teniendo en cuenta la temática principal propuesta durante estos eventos, en el presente capítulo se describen las características generales de las pesquerías demersales más importantes de la región iberoamericana, haciendo hincapié en las estrategias reproductivas de las especies y su importancia para el proceso de reclutamiento.

### 3.2. Principales pesquerías de la región Iberoamericana

En la región iberoamericana, las pesquerías demersales constituyen aproximadamente un 15% del total de los desembar-

ques del ámbito marino, los cuales son dominados principalmente por las especies pelágicas (Macchi *et al.* 2014). Estos autores reportaron, según las estadísticas de FAO, que los países con las mayores capturas demersales en esta región son Argentina, España, Brasil, Chile y Méjico, en ese orden.

Las pesquerías demersales están constituidas por un amplio espectro de especies que abarcan ambientes muy disímiles, algunas habitan mayormente en aguas de la plataforma externa hasta el talud, y otras se distribuyen únicamente en regiones costeras litorales, en profundidades que no superan los 50 m. Algunas presentan una mayor dependencia con el tipo de fondo, como es el caso de las especies de arrecife, de manera que su ciclo de vida se encuentra directamente asociado a este ecosistema, por lo cual suelen ser más susceptible a la degradación ambiental. Entre los recursos demersales marinos también se encuentran los invertebrados comerciales, en particular crustáceos y moluscos, que suelen ser especies de alto valor comercial. En definitiva, dentro de este grupo variado de especies, las estrategias reproductivas muestran un amplio abanico de categorías asociadas a la variabilidad ambiental, generada tanto por la distribución latitudinal como por la cercanía a la costa. Por esta razón, para analizar las diferentes pesquerías de la región se decidió agrupar a las especies en tres conjuntos principales, dos de ellos corresponden al grupo de los peces, de plataforma y costeros, y el tercero a los invertebrados comerciales.

#### 3.2.1. Pesquerías de peces de plataforma externa o de altura

Dentro de las pesquerías de peces demersales de altura, el grupo más significativo en cuanto a su importancia por los volúmenes de captura para gran parte de los

países de la región es el de las merluzas. En la Península Ibérica, la merluza europea (*Merluccius merluccius*) constituye un importante recurso comercial para la flota pesquera española y portuguesa, tanto artesanal como industrial. Es una especie de aguas templadas que, en el Océano Atlántico, se distribuye desde Mauritania (18°N) hasta Noruega e Islandia (76°N), y habita a profundidades entre 30 y 1000 m. En esta región se asume que hay dos stocks principales separados por el cañón de Cabo Bretón, el norteño que abarca desde el Golfo de Vizcaya hasta Noruega y el sureño que incluye desde Mauritania hasta la costa Cantábrica (ICES 2017). En el mar Mediterráneo existe otro stock, pero es de menor magnitud y se considera actualmente en sobre explotación.

En la región del Océano Atlántico Sudoccidental (ASO) se destaca la merluza común, *Merluccius hubbsi*, cuya distribución latitudinal abarca desde el norte de Río de Janeiro, en Brasil, hasta los 55° S en Argentina, entre 50 m y 500 m de profundidad (Vaz-Dos-Santos *et al.* 2009; Cousseau & Perrota 2013). Se trata de una especie característica de las aguas subantárticas, euritérmica y eurihalina, que realiza migraciones verticales durante el ciclo diario (Irusta *et al.* 2016). A lo largo de su distribución latitudinal se distinguen diferentes stocks pesqueros, en Brasil hay una población norteña, entre 21° y 29°S, y una sureña entre esta última latitud y los 34°S (Vaz-Dos-Santos *et al.* 2009). En Argentina también se consideran dos unidades o efectivos pesqueros principales: el stock Bonaerense (34°-41°S) compartido entre Argentina y Uruguay, y el stock Patagónico (41°-55°S), que es el de mayor abundancia (Irusta *et al.* 2016). En el ASO, otras pesquerías demersales de importancia dentro del grupo de las merluzas son aquellas que incluyen especies que habitan mayormente en latitudes altas, al sur de los 38°S, como es

el caso de la merluza de cola (*Macruronus magellanicus*) y la merluza de tres aletas o polaca (*Micromesistius australis*), esta última con un comportamiento mesopelágico, pero capturada mayormente en el dominio demersal (Cousseau & Perrota 2013). Estas especies se distribuyen también en el Océano Pacífico Sudoriental (PSO), en un rango de latitudes similar al Atlántico, donde constituyen importantes recursos para las pesquerías de Chile. La merluza austral (*Merluccius australis*) también se distribuye en ambas márgenes de Sudamérica, principalmente al sur de 40°S, alcanzando profundidades de hasta 800 m en el Océano Pacífico y 400 m en el Atlántico (Cousseau & Perrota 2013). Una especie del grupo de las merluzas exclusiva del PSO es *Merluccius gayi gayi*, con una amplia distribución latitudinal que abarca desde el norte de Perú (5°S) hasta los 47°08'S en el sur de Chile (Cerna & Oyarzún 1998).

Fuera del grupo de las merluzas, otra pesquería demersal de importancia para la región Iberoamericana es la que corresponde a las especies del género *Genypterus sp.*, donde se destaca *G. blacodes*. Esta especie también se encuentra a ambos lados de la costa de Sudamérica, principalmente al sur de los 34°S, en profundidades que oscilan entre 50 y 500 m (Paredes & Bravo 2005). En cuanto a la Península Ibérica, en aguas del Océano Atlántico, otras especies de altura que se destacan son los rapés (*Lophius piscatorius* y *L. budegasa*) y los gallos (*Lepidorhombus whiffiagonis* y *L. boscii*) (ICES 2020; Junta de Andalucía 2004) capturadas en pesquerías mixtas de arrastre de fondo. En el Mediterráneo Occidental (MO) el grueso de las pesquerías son costeras, aunque algunos barcos de arrastre operan también en la zona externa de la plataforma continental y el talud capturando principalmente merluza europea (Lleonart 2011).

### 3.2.2. Pesquerías de peces costeros o de bajura

Las pesquerías costeras en la región Iberoamericana incluyen tanto aquellas consideradas artesanales como semi-industriales. En general tienen una complejidad mayor que las de plataforma, debido a que algunas se desarrollan en ambientes litorales mayormente alterados por la actividad humana, utilizan gran diversidad de artes, y en muchos casos se trata de pesquerías multiespecíficas con altas tasas de descarte.

En las aguas del Atlántico Norte, más concretamente en la Península Ibérica, la mayor parte de los buques registrados desarrollan este tipo de pesquería. Para la pesca se emplean mayoritariamente artes de arrastre y enmalle, y en algunas zonas (e. g. Galicia), un mismo barco puede alternar distintos tipos de arte a lo largo del año en función de la especie o especies que se desea capturar en cada momento, lo cual depende de las variaciones estacionales en abundancia y cotización de las mismas. Una de las principales especies demersales objetivo de la flota de bajura es *Trisopterus luscus*, y en menor medida se destacan los espáridos como el sargo (*Diplodus sargo*), la dorada (*Sparus aurata*), perciformes como la lubina (*Dicentrarchus labrax*) y peces planos como *Solea solea* o *Dicoglossa cuneata*. El sargo habita en fondos rocosos y praderas de fanerógamas marinas por encima de los 50 m, mientras que la dorada es más propia de fondos arenosos y praderas de zonas estuarinas o marinas por encima de 150 m de profundidad. La lubina es una especie eurihalina que puede vivir tanto en la boca de los ríos como en mar abierto, y se distribuye tanto en el Atlántico como en el Mediterráneo. *S. solea* habita en fondos blandos de arena y limo por encima de los 150 m, mientras que *D. cuneata* habita principalmente en fondos arenosos de hasta 450 m de profundidad.

En el MO los salmonetes (*Mullus barbatus* y *M. surmuletus*) son las principales especies comerciales para la pesca costera.

En Latinoamérica los países que registran las mayores capturas de especies costeras demersales son Argentina y Brasil (FAO 2011). En Argentina se considera flota artesanal aquella compuesta por embarcaciones pequeñas (menores de 10 m de eslora), que utilizan distintas artes de captura, como redes de arrastre, agalleras, líneas con anzuelos, trampas, etc. El resto de la flota costera opera en general con artes de arrastre en zonas más alejadas de la costa, pero a profundidades que no superan los 50 m. En Brasil la flota artesanal incluye una gran variedad de embarcaciones, la mayoría con una capacidad menor a 20 t, pero responsables del 54% del total de las capturas marinas de ese país (FAO 2011). Las pesquerías de pequeña escala en Brasil se encuentran mayormente en la región norteña, mientras que en la zona sur predominan las industriales.

En el área del ASO uno de los grupos de peces costeros más importantes en cuanto a su abundancia y distribución espacial es el de los esciénidos, donde se destacan la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*), la pescadilla de red (*Cynoscion guatucupa*), la pescadilla real (*Macrodon ancylodon*), el pargo (*Umbrina canosa*) y la corvina negra (*Pogonias cromis*). La mayoría de estas especies se encuentra en fondos de arena y fango, algunas se distribuyen sólo en aguas salobres o en estuarios, otras 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, por lo que están sometidas a una amplia variación ambiental (Militelli *et al.* 2013b). Otro grupo importante para las pesquerías costeras de Brasil, Uruguay y Argentina son los lenguados, en particular por

su gran valor económico, entre los que se destacan las especies *Paralichthys patagonicus* y *P. orbignyanus* (Cousseau & Perrotta 2013). En el conjunto del variado costero demersal, se destaca también por su abundancia en las capturas el pez palo, *Percophys brasiliensis* (Tomo 1969).

Un grupo particular de especies costeras asociadas a las características del fondo son aquellas que habitan en arrecifes rocosos, las cuales tienen en común ser recursos de alto valor comercial, debido a la calidad de su carne. En general estas especies son capturadas como fauna acompañante en la pesca demersal de arrastre, aunque algunas también son objeto de pesca directa con trampas o nasas. En el ASO, tanto en las costas del sudeste de Brasil como en la región bonaerense de Argentina, algunas de las especies más frecuentes dentro de este grupo son el mero (*Ancanthistius patachonicus*), el besugo (*Pagrus pagrus*) y el salmón de mar (*Pseudoperca semifasciata*). Estas especies alcanzan en su distribución espacial las aguas patagónicas, donde también predominan el chanchito (*Pinguipes brasiliensis*) y la cabrilla (*Sebastes oculatus*) (Galván et al. 2009).

### 3.2.3. Pesquerías de invertebrados

Entre las pesquerías demersales de mayor valor comercial se encuentran aquellas dirigidas a la captura de crustáceos (langostino, camarón, centolla y cangrejos), moluscos bivalvos (almejas, vieiras, mejillones, etc.) y cefalópodos (pulpos, calamar y calamarete, etc.). Los métodos de captura van desde la colecta manual o por buceo, como en el caso de algunos bivalvos y moluscos, hasta la pesca de arrastre con rastras, como en las vieiras, o con redes tangoneras como en los langostinos.

En la región del Atlántico Norte, correspondiente a la Península Ibérica, la

principal pesquería de invertebrados de plataforma es la de cigala (*Nephrops norvegicus*) y, en menor medida, cefalópodos como la pota norteña (*Illex illecebrosus*) y otros crustáceos decápodos como *Melicertus kerathurus*. La cigala se distribuye desde las aguas de Marruecos a las del Mar de Noruega, y también en el Mediterráneo, donde habita fondos arenosos y limosos entre los 20 y 800 m de profundidad; la pota norteña se distribuye por todo el Atlántico Norte, desde las costas americanas a las europeas, mientras que *M. kerathurus* se distribuye en fondos arenosos de aguas salobres y poco profundas (< 93m) entre Mauritania y el Canal de la Mancha, y por todo el Mediterráneo. En el MO la principal pesquería en cuanto a volúmenes de captura y valor comercial es la de gamba roja (*Aristeus antennatus*), que se realiza con arrastre de fondo en la plataforma y el talud continental (Lleonart 2011). En cuanto a los invertebrados de las zonas costeras de la Península Ibérica, en el Atlántico se destacan el pulpo común (*Octopus vulgaris*), la pota norteña, la sepia (*Sepia officinalis*), la cigala y *M. kerathurus*, mientras que en el MO las especies más capturadas son el pulpo común, la gamba blanca (*Parapenaeus longirostris*) y la sepia. El pulpo común es una especie ampliamente distribuida, que habita fondos arenosos y rocosos entre la costa y los 350 m de profundidad, mientras que la sepia se encuentra mayormente en fondos arenosos de la zona submareal hasta los 250 m de profundidad; ambas son especies de vida corta que mueren tras la reproducción. Por su parte, la gamba blanca es también una especie de vida corta que se distribuye a ambos lados del Atlántico, en fondos arenosos y limosos entre los 20 y 800 m de profundidad. Respecto a los moluscos bivalvos, las especies más representativas en la Península Ibérica por su valor comercial y volumen de capturas son: el berberecho (*Cerastoderma edule*), las al-

mejías del género *Ruditapes*, la clica (*Spisula solida*), la chirla (*Chamelea gallina*), la coquina (*Donax trunculus*) y la navaja (*Ensis siliqua*) (Pesca de Galicia 2019).

En la región Latinoamericana el crustáceo comercial de mayor importancia en cuanto a los niveles de captura es el langostino, *Pleoticus muelleri*, cuya distribución abarca desde Río de Janeiro, en Brasil, hasta la provincia de Santa Cruz (50°S), en Argentina, en un rango de profundidades que oscilan entre 3 y 120 m. Se trata de una especie nerítico-costera de aguas templado-frías, con un ciclo de vida relativamente corto y una tasa de crecimiento variable, dependiendo del área de distribución y la estación del año (de la Garza *et al.* 2017). Lo sigue en relevancia la centolla, *Lithodes santolla*, que es un crustáceo bentónico de gran valor comercial, que habita las aguas frías sudamericanas, tanto en el Océano Pacífico, desde la isla de Chiloé hasta el Cabo de Hornos, como en el Atlántico, desde Uruguay hasta el Estrecho de Magallanes (Macpherson 1988). Dentro del grupo de los moluscos bentónicos, en la zona del ASO se destaca la vieira patagónica, *Zygochlamys patagonica*, que presenta una distribución geográfica similar a la observada para la centolla, tanto en el Océano Pacífico como en el Atlántico (Gutiérrez & Defeo 2003). Las principales agregaciones de esta especie se superponen con el sistema frontal del talud, donde se forman los bancos más importantes, a profundidades cercanas a los 100 m (Bogazzi *et al.* 2005).

Finalmente, entre los invertebrados comerciales de mayor abundancia en la zona del ASO se destaca el calamar, *Ilex argentinus*, que es una especie nerítico-oceánica capturada principalmente en el dominio demersal, cuya distribución abarca entre 23° y 54°S, con mayor frecuencia al sur de 40°S (Brunetti *et al.*

1998). Su área de influencia se encuentra limitada a las aguas templado-frías de origen subantártico, particularmente de la Corriente de Malvinas. El calamar presenta un ciclo de vida anual, y en la región del ASO se han identificado al menos cuatro stocks o grupos desovantes principales (Brunetti *et al.* 1998).

### 3.3. Estrategias reproductivas en las especies demersales

Las características del ciclo de vida de las especies, en particular los aspectos referidos a la reproducción y reclutamiento, presentan diferencias asociadas con el ambiente. Es por ello que en caso de los organismos demersales, en comparación con los de vida pelágica, es común observar mayor variabilidad en los estilos reproductivos, debido a la gran diversidad de ecosistemas que habitan. De todas maneras, cuando consideramos los rasgos reproductivos más importantes de estas especies (Tabla 3.1), se observa que en la región de aguas templadas o templado-frías la gran mayoría de los peces presenta sexos separados (gonocóricas) con fecundación externa, y la puesta se da mayormente en forma parcial con fecundidades altas. Los periodos reproductivos suelen ser relativamente extensos y están sincronizados con los momentos de mayor productividad en el ambiente.

En general, las especies con un ciclo reproductivo más extenso se caracterizan por presentar un reclutamiento constante de ovocitos en vitelogénesis durante la estación de desove, por lo que la fecundidad se considera indeterminada (Hunter *et al.* 1992). En el caso de las especies demersales, este patrón suele observarse principalmente en organismos que habitan latitudes bajas o intermedias, donde

la estacionalidad es menos marcada y la actividad trófica no evidencia un patrón cíclico, de manera que hay una incorporación de energía constante durante el desove (*income breeding*). Por el contrario, en las latitudes altas, donde los periodos con buena disponibilidad de alimento son más acotados durante el año, las especies suelen apostar a una acumulación de energía antes de la reproducción (*capital breeding*). En este caso, el número de ovocitos a ser expulsados durante el periodo de desove queda establecido al inicio de ese periodo, por lo que patrón de crecimiento ovocitario se considera determinado (Murua & Saborido-Rey 2003). De todas maneras, esta no es una regla general que pueda aplicarse a todas las especies, dado que hay numerosas excepciones en cada región.

### 3.3.1. Peces de plataforma externa

#### Ciclo reproductivo y desove

En este grupo de organismos, en general la mayor plasticidad entre los distintos aspectos de la estrategia reproductiva se observa en la extensión y selección de la estación de puesta. Este rasgo reproductivo en gran medida se encuentra definido por la estacionalidad en las condiciones ambientales, que inciden en los ciclos de producción primaria y secundaria, cuya extensión depende de la distribución latitudinal de las especies. En las aguas templadas y templado-frías del ASO, por ejemplo, la merluza común muestra variaciones a lo largo de su distribución latitudinal. En el sur de Brasil y en la región Bonaerense la actividad reproductiva ocurre mayormente en otoño – invierno (Vaz-Dos-Santos *et al.* 2009), mientras que el stock Patagónico desova en primavera-verano (Macchi *et al.* 2004). Más allá de las diferencias estacionales, el rango de temperaturas en el cual se registra la puesta de la merluza común es

similar para los stocks (Rodrigues *et al.* 2015), pero las condiciones de productividad en las zonas de cría muestran grandes diferencias. El desove de la población patagónica se encuentra asociado a un sistema frontal que cumple con los postulados de la tríada de Bakun (1996), lo cual genera la retención de los primeros estadios de vida en zonas de alta productividad (Pájaro *et al.* 2005; Álvarez-Colombo *et al.* 2011). Esta característica permite asegurar una mayor tasa de supervivencia larval, lo cual incide en reclutamientos más altos y en una mayor biomasa poblacional, en comparación con el stock Bonaerense (Rodrigues *et al.* 2015). En la zona central de Chile, *M. gayi gayi* desova principalmente entre fines de invierno y primavera (agosto – noviembre), con un segundo pico de puesta en el verano tardío y otoño (marzo – abril) (Landaeta & Castro 2006). El desove de primavera, asociado a los procesos de *upwelling*, involucra a los ejemplares de mayor tamaño y ocurre aguas afuera; posteriormente las larvas son transportadas hacia las áreas de cría en la costa (Vargas *et al.* 1997). El desove de verano tardío ocurre en aguas más costeras y corresponde principalmente a ejemplares de menor tamaño (Landaeta & Castro 2006). Es por ello que la actividad reproductiva, en este caso, muestra variaciones espaciales asociadas con la composición de tallas de la población. En el caso de la merluza austral (*M. australis*), las investigaciones sugieren que en el Pacífico esta especie desova principalmente en invierno, en cañones submarinos al borde de la plataforma chilena. Sin embargo, estudios de abundancia de ictioplancton muestran la existencia de huevos y larvas tempranas tanto en la plataforma externa como en el interior de fiordos y canales costeros durante el invierno y la primavera, sugiriendo la existencia de por lo menos dos grupos desovantes (Castro *et al.* 2009).

La merluza europea, *M. merluccius*, al igual que la común también presenta una gran plasticidad y capacidad de adaptación a las condiciones ambientales (Domínguez-Petit 2007). En el Golfo de Vizcaya el pico principal de actividad reproductiva se produce entre enero y marzo (Murua & Motos 2006), aunque se ha observado también un pico secundario en verano (Alvarez *et al.* 2001; Korta *et al.* 2010); mientras que en el NO de la Península Ibérica se observan consistentemente dos picos reproductivos anuales en invierno-primavera y verano y, en ocasiones, un tercer pico de menor intensidad en otoño (Domínguez-Petit 2007, 2015). En aguas de Portugal, se han reportado diferencias en el comienzo y duración de la puesta en función del tamaño de los individuos, con una estación reproductiva larga (marzo-agosto) para hembras mayores de 38 cm de longitud total, y una estación reproductiva corta en verano (junio-agosto) para hembras menores de esa talla (Costa 2013); mientras que en el Golfo de Cádiz el pico de puesta principal se observa en verano (Ramos *et al.* 1990). En el MO, considerado un stock independiente de los del Atlántico, el pico de puesta de la merluza europea ha sido registrado en otoño en el noroeste (Recasens *et al.* 1998) y en otoño-invierno en el oeste del Mar Mediterráneo (Alheit & Pitcher 1995). Cabe mencionar que en ninguna de estas áreas se ha demostrado si una misma hembra se reproduce varias veces en distintas estaciones reproductivas durante el año. La compleja dinámica reproductiva de la merluza europea, especialmente en el stock sur (aguas atlánticas de la Península Ibérica), sugieren la posibilidad de que existan dos o más componentes de puesta dentro del stock reproductor, o que la zona del Golfo Ártabro (NO Península Ibérica) sea una zona de solapamiento donde se mezclan individuos reproductores de uno y otro stock (Saborido-Rey *et al.* 2018).

En las latitudes más altas, como se mencionó previamente, los periodos de desove son más acotados, y algunas especies pueden presentar menor número de puestas parciales, inclusive hasta un desove único (total), por lo cual la fecundidad anual es más baja, y esto se acompaña en general con huevos de mayor tamaño, que desarrollan larvas con tasas de supervivencia más altas. *Micromesistius australis*, por ejemplo, es un desovante parcial, pero a diferencia de otras merluzas, presenta un desarrollo ovocitario típico de especies con fecundidad determinada (Pájaro & Macchi 2001). Por tal razón el periodo reproductivo es más acotado, al igual que el número de puestas parciales. En la región del ASO el desove ocurre mayormente en cercanías de la Islas Malvinas, asociado al frente de talud, entre fin de invierno y principios de la primavera, con un pico en el mes de septiembre (Macchi *et al.* 2005). En el Océano Pacífico el periodo de desove de esta especie ocurre entre agosto y septiembre, similar a lo observado en el Atlántico (Bernal *et al.* 2018). En las aguas antárticas y subantárticas se destaca el grupo de los nototénidos, donde se encuentran especies con estrategias reproductivas particulares, tal es el caso de *Chaenocephalus aceratus*, *Parachaenichthys charcoti* y *Champscephalus gunnari*. Este último, conocido como pez de hielo, es una de las especies más abundantes en las pesquerías de la región (Macchi & Barrera-Oro 1995). Se trata de peces iteróparos, pero con desarrollo ovocitario sincrónico y un único desove anual (desovante total), de manera que su estrategia consiste en concentrar la energía disponible para la reproducción en una camada de huevos durante la estación anual (Macchi & Barrera-Oro 1995). Por esta razón, la fecundidad es baja, pero los huevos son de gran tamaño, dando origen a larvas con mayor tasa de supervivencia. Algunas especies, como

es el caso de *P. charcoti* o *Ch. aceratus* presentan largos periodos de incubación y además protegen sus huevos durante la fase de desarrollo embrionario, lo cual permite disminuir las tasas de mortalidad (Novillo *et al.* 2019). Cabe mencionar en este caso, que la mayoría de las especies con cuidado parental son aquellas que se reproducen en zonas costeras dentro de la región antártica, como *Harpagifer antarcticus* (Daniels 1978).

Dentro del grupo de las especies de plataforma características de aguas templadas y templado-frías, algunas presentan particularidades en su estrategia reproductiva. Tal es el caso de *Genypterus blacodes*, *Conger orbignyanus* y los rapes (*Lophius piscatorius* y *L. budegassa*). La primera es un desovante parcial con una baja fecundidad por camadas, que se caracteriza por presentar en los ovarios un epitelio mucoso que alcanza su máximo desarrollo durante el desove, lo cual permite a esta especie liberar los huevos en una masa mucosa, optimizando de esta manera el proceso de fertilización (Freijo *et al.* 2009). *C. orbignyanus*, por otra parte, es una de las pocas especies de peces del ASO consideradas semélparas, es decir que realiza un único desove durante su ciclo de vida. Los estudios realizados sobre la reproducción de esta especie muestran que el proceso de maduración gonadal se encuentra sincronizado con el crecimiento corporal, y con la disminución de las reservas lipídicas acumuladas en los ovarios (Figuroa *et al.* 2009). En el momento previo al desove, los individuos migran hacia zonas más profundas, fuera de las áreas de pesca, donde se produciría la puesta, posteriormente entrarían en un proceso de senectud hasta su muerte (Figuroa *et al.* 2009). Los rapes son iteróparos y ponedores totales, con ovarios aplanados en los que los ovocitos aparecen agrupados en pequeños sacos pedunculados. De los 6 o 7 ovo-

citios presentes en cada sáculo sólo uno se desarrolla completamente y es liberado al lumen tras la hidratación (Domínguez-Petit *com. pers.*). Luego los huevos quedan atrapados en una matriz mucosa y son liberados al medio, posteriormente eclosionan dentro de esta matriz, donde también se desarrollan las larvas hasta alcanzar estadios avanzados (Thangstad *et al.* 2006).

### Estrategias de distribución energética

En algunas de las especies de aguas templadas es factible observar una dinámica intermedia entre *capital e income breeding*, es decir que la energía utilizada para la reproducción provendría tanto de la acumulación de reservas previas como de la actividad trófica durante la estación de desove. Esta estrategia mixta sin duda es una gran ventaja desde el punto de vista energético, que derivaría en una mayor resiliencia reproductiva. Entre las especies en las que se ha descrito esta modalidad se encuentran la merluza europea, *M. merluccius* (Domínguez-Petit & Saborido-Rey 2010) y la merluza común, *M. hubbsi* (Leonarduzzi 2018). En el caso de la merluza común se ha planteado como hipótesis que la estrategia de alimentación podría estar relacionada con la talla de los organismos (Macchi *et al.* 2013; Leonarduzzi 2018). Estos autores han observado que los reproductores acumulan energía en el hígado en la etapa previa a la estación reproductiva, pero también se ha registrado una alta incidencia de alimentación durante el desove. La actividad trófica es más marcada en las hembras de mayor tamaño, que a su vez evidencian una temporada reproductiva más extensa con respecto a las más jóvenes (Macchi *et al.* 2004). Esto es así, porque las hembras de mayor talla tendrían la posibilidad de desplazarse hacia aguas más profundas durante la estación de desove, donde se encuentran las

zonas de alimentación principales de esta especie (Macchi *et al.* 2013).

### 3.3.2. Peces costeros

En la región costera, la mayor variabilidad ambiental asociada al aporte de las descargas continentales, que afectan tanto la salinidad como la temperatura, generan tácticas reproductivas más complejas en comparación con las especies de plataforma, donde estas variables son más estables. Esto afecta las modalidades de puesta y crianza, con la aparición de comportamientos reproductivos particulares. Por ejemplo, en aquellas especies que muestran amplia distribución latitudinal, como los esciénidos, se observa gran variabilidad en algunos rasgos reproductivos, tales como la elección de las zonas de puesta, el comportamiento reproductivo, la frecuencia reproductiva y la talla/edad de maduración (Militelli *et al.* 2013a, b; Haimovici 2015). La corvina rubia es una especie longeva, que puede presentar desoves en estuarios, donde también se desarrollan los primeros estadios de vida, tal como sucede en la región del Río de la Plata (Norbis & Galli 2012; Militelli *et al.* 2013b; Acha *et al.* 2015), o desovar en el ambiente marino y las larvas migrar a zonas estuarinas, como sucede en la región de Rio Grande do Sul (Vieira & Castello 1997). El desove estuarial de la corvina rubia registrado en el Río de la Plata, está relacionado con la existencia de un frente salino muy marcado en esta región, que actúa como zona de retención y cría óptima para las larvas de esta especie (Macchi *et al.* 1996; Acha *et al.* 1999, 2009). Este mismo patrón ha sido descrito para otros esciénidos como *Macrodon ancylodon* y *Pogonias cromis* (Militelli *et al.* 2013b). En el sur de Brasil, los huevos y larvas de corvina rubia ingresan desde el mar al estuario de la Lagoa dos Patos, donde se desarrolla la etapa juvenil de esta especie y, posteriormente, los

adultos salen de la laguna para desovar en aguas marinas (Acha *et al.* 1999). Este circuito migratorio es necesario para asegurar el desove de este stock de corvina. Por ejemplo, en la Lagoa Mirim, debido al cierre de su conexión con el agua marina, se ha demostrado que los ejemplares adultos al no poder completar el ciclo migratorio entran en fase de regresión produciéndose la interrupción de la reproducción (Castello & Braun Dos Santos 2015). En algunos representantes de los esciénidos también se ha observado que tienen la particularidad de emitir sonidos durante la reproducción. Por ejemplo, en *P. cromis* los machos cuentan con paquetes musculares a ambos lados de la vejiga natatoria, los cuales les permiten generar un sonido particular previo a la cópula, que facilitaría el encuentro y la fertilización de los huevos (Saucier & Baltz 1992; Norbis *et al.* 2018).

Las diferencias en las tácticas de desove de estas especies también se han observado al considerar otros rasgos reproductivos, como la extensión del período de desove, la longitud de maduración, la frecuencia de puesta o el tamaño de los huevos. Por ejemplo, en la región de aguas templadas, entre el sur de Brasil (30°S) y el sur de la Provincia de Buenos Aires (41°S), el desove de los esciénidos ocurre principalmente en primavera-verano, pero estas mismas especies en las regiones tropicales presentan períodos reproductivos más extensos, con una frecuencia de puesta más alta, una fecundidad parcial más baja y un tamaño de los huevos menor. La madurez sexual también se ve afectada por la temperatura, de manera que la misma especie en latitudes más bajas, en los trópicos, tiende a madurar a una talla menor que en las zonas templadas. En este caso, la estrategia de incorporación energética de los stocks responde al patrón clásico de los *income breeding*, pero en otras especies costeras

como *Percophys brasiliensis* (Rodrigues et al. 2013) y *Trisopterus luscus* (McBride et al. 2015), se ha reportado que presentan una estrategia mixta, similar a descripta para algunas merluzas.

Los lenguados conforman un grupo de peces fuertemente asociados al fondo, de gran importancia para muchas pesquerías, en particular aquellas del género *Paralichthys* sp. Se trata de especies que realizan puestas parciales asincrónicas, con una frecuencia reproductiva alta y una fecundidad parcial baja (Macchi & Diaz de Astarloa 1996; Militelli 2011). El bajo número de ovocitos hidratados en las hembras maduras es una característica general observada en otras especies de peces planos, como el caso del género *Xystreuris* sp. (Aubone 2006). Es posible que esta particularidad, que lleva a un menor número de huevos por evento de puesta, se encuentre asociada a la morfología típica del cuerpo de los lenguados, cuya compresión dorso-ventral limita el desarrollo de los ovarios en la cavidad abdominal.

En la región costera, los peces de arrecifes rocosos se caracterizan en general por ser especies longevas, de crecimiento lento, con limitada movilidad, dado que residen durante largos periodos de tiempo alrededor de los mismos lugares, siendo vulnerables a la presión pesquera (López et al. 2020). Estas características se encuentran asociadas a estrategias reproductivas particulares, dado que para poder asegurar su descendencia en este tipo de ambientes, suelen recurrir a desoves en lugares protegidos, con cuidado parental o mecanismos de cortejo durante la reproducción. El salmón de mar (*Pseudoperca semifasciata*), por ejemplo, es un desovante múltiple con baja fecundidad parcial que se reproduce durante la primavera en el ASO (Macchi et al. 1995; González 1999; López et al. 2018). Se tra-

ta de una especie con dimorfismo sexual durante la etapa adulta. En la fase juvenil ambos sexos presentan coloración amarilla, pero después de la madurez sexual los machos pueden metamorfosear a una coloración grisácea, alcanzando longitudes mayores que las hembras (González 1999, 2006). Algunos de los machos maduros de menor talla pueden permanecer con la coloración amarilla, lo cual sería una estrategia mimética para evitar competencia con los machos de mayor tamaño (González com. pers.).

En los arrecifes rocosos de la región del ASO se encuentra el espárido *Pagrus pagrus*, que es una especie hermafrodita (proterogínica), que presenta un ovotestis en su fase juvenil con predominio del tejido ovárico (Cotrina & Christiansen 1994; Kokokiris et al. 1999). Es un desovante parcial cuya actividad reproductiva en la región bonaerense ocurre en primavera y verano, pero con variaciones temporales en función de su distribución latitudinal (Militelli et al. 2017). Las especies hermafroditas de esta familia son más comunes en los ambientes costeros de la Península Ibérica, tanto en la región del Océano Atlántico como en el MO, donde se observan diferentes estrategias reproductivas: hermafroditas simultáneas o secuenciales (protándricas y protogínicas), diándricas (machos primarios y secundarios), digínicas (hembras primarias y secundarias) o incluso especies en las que se combinan individuos con diferentes tipos sexuales (Buxton & Garrat 1990). Las más habituales son las especies protándricas como *Sparus aurata*, *Pagellus acarne* o *Pagellus bogaraveo*, aunque hay casos muy particulares como el del sargo (*Diplodus sargus*) que incluye individuos con sexos separados y hermafroditas protándricos digínicos, es decir, hay hembras primarias (nacen hembras) y hembras secundarias (machos transformados en hembras) (Sadovy & Liu 2008).

En el MO, *P. bogaraveo* se reproduce de enero a mayo, el sargo de mayo a junio, *P. acarne* de junio a septiembre y *S. aurata* de octubre a enero (Bauchot & Hureau 1986; Chaoui *et al.* 2006). Todas estas especies se concentran en la costa para la reproducción (Bauchot & Hureau 1990), en el caso de *S. aurata*, incluso pueden desplazarse a lagunas costeras y zonas estuarinas para tal propósito, por lo que las diferencias en la temporalidad de la puesta podría ser una estrategia para reducir la competencia interespecífica y garantizar el éxito reproductivo.

Otro grupo particular en cuanto a sus estrategias reproductivas son las especies del género *Sebastes sp.*, como *S. oculatus*, que presenta fecundación interna y ovoviviparidad (Sánchez & Acha 1988). En la región del ASO la fecundación de las hembras ocurre mayormente entre agosto y noviembre, mientras que la parición es entre septiembre y diciembre (Rodrigues 2019). Los estudios realizados en esta especie demuestran que el embrión se desarrolla únicamente a partir del vitelo acumulado, por lo que se trata de un viviparismo lecitotrófico (Rodrigues 2019).

En el Pacífico, el área costera ocupa una franja mucho más estrecha que en el ASO, por lo que las especies demersales en este ecosistema en general son menos abundantes y no constituyen importantes recursos comerciales. Algunas de ellas, como el trombollito de tres aletas *Helcogrammoides chilensis*, y los pejesapos *Gobiesox marmoratus* y *Sicyases sanguineus*, presentan una estrategia reproductiva asociada a los ciclos lunares, a los fines de aprovechar las condiciones de marea para la dispersión de sus huevos (Landaeta *et al.* 2012). Se trata de especies criptobentónicas, con adultos bentónicos y fase larval pelágica que puede durar hasta varios meses (Galeano-Chavarria *et*

*al.* 2018). Los análisis de retrocálculo realizados por estos autores, evidencian que la eclosión se da principalmente durante primavera y verano.

### 3.3.3. Invertebrados comerciales

En el caso de los invertebrados comerciales asociados al fondo, las estrategias reproductivas en general son diferentes a las adoptadas por los peces demersales, dado que en muchos casos se trata de especies con ciclos de vida cortos, en algunos casos anuales, con tasas de crecimiento variables, asociadas con la temperatura, y reclutamientos muy dependientes de los cambios ambientales y de las medidas de manejo adoptadas.

#### 3.3.3.1 Crustáceos

El langostino (*Pleoticus muelleri*) en la región del ASO desova principalmente en el litoral patagónico (42°S-47°S) con núcleos importantes en aguas cercanas a la costa, donde la distribución de los reproductores, al igual que los huevos y larvas, se encuentra asociada con la temperatura de fondo (Fernández *et al.* 2009; Fernández *et al.* 2012; Moriondo Danovaro *et al.* 2012). Se trata de una especie con fecundidad anual determinada, cuya reproducción presenta una marcada heterogeneidad temporal, con mayor actividad entre los meses de primavera-verano, en coincidencia con la ocurrencia de frentes oceanográficos de alta productividad (Macchi *et al.* 1992; Fernández *et al.* 2011). Este patrón general, que ha caracterizado al langostino de la región patagónica, durante los últimos años ha evidenciado algunos cambios que sugieren una mayor plasticidad en la estrategia reproductiva de la especie. En la última década se ha observado la ampliación de las áreas de desove hacia aguas más profundas, abarcando también latitudes más bajas (Fernández *et al.* 2018). Estos

cambios geográficos se han acompañado de una extensión del periodo de puesta, que sugiere la posibilidad de que parte de la población pueda tener un segundo pico de desove, además del evento principal de primavera (Militelli & Fernández 2019).

En las pesquerías del Océano Pacífico se denomina langostino a la especie *Pleuroncodes monodon*, la cual es objeto de la pesca demersal en Chile. A diferencia de *P. muelleri*, esta especie que pertenece a la familia Munidae, transporta sus huevos en la cavidad abdominal conformando masas ovígeras. Se ha reportado que la puesta se realiza en forma parcial, y que la maduración gonadal de las hembras se encuentra sincronizada con el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios (Flores *et al.* 2018). En la región del Atlántico Norte, la cigala (*Nephrops norvegicus*) es una especie de crecimiento lento, que puede llegar a una edad máxima de 30 años en el caso de las hembras; su maduración es tardía, con baja fecundidad y una única puesta de huevos durante la temporada (Chapman 1980). El ciclo reproductivo comienza con la maduración de la gónada, seguida de un proceso de muda, copulación, fertilización, puesta e incubación de los huevos hasta la eclosión (Fariña-Pérez 1996). La periodicidad de la puesta puede ser anual (en el Mediterráneo), bianual (en Faroe, Escandinavia e Islandia) o mixta (en el Golfo de Vizcaya e Irlanda), lo que se relaciona en parte con la duración del periodo de incubación, que varía latitudinalmente (Sardà 1995).

En la región del ASO, la centolla (*Lithodes santolla*) es otro crustáceo de importancia comercial que se caracteriza por un lento crecimiento y madurez sexual tardía (Firpo *et al.* 2012; Militelli *et al.* 2019, 2020). Las hembras transportan sus huevos en masas ovígeras durante 10 meses y en primavera ocurre la eclosión

de las larvas (Lovrich & Vinuesa 1999). En Argentina, el manejo de la pesquería de centolla se basa en la explotación selectiva de los machos con tallas mayores a 110 mm de largo de caparazón. La extracción exclusiva de machos grandes puede traer aparejados cambios en la estructura poblacional y, por lo tanto, afectar el potencial reproductivo de la especie. En la región del Golfo San Jorge, a pesar de que no se han registrado cambios en la estructura poblacional, sí se ha observado durante los últimos años una disminución en la fecundidad de la centolla, generada aparentemente por la actividad de los barcos pesqueros de arrastre, que capturan hembras y las devuelven al mar, con la pérdida de masa ovígera (Militelli *et al.* 2018; Varisco *et al.* 2019).

### 3.3.3.2 Moluscos

Dentro del grupo de los moluscos comerciales se destaca la vieira patagónica, que es una especie gonocórica, a pesar de que el hermafroditismo es una característica bastante general en la mayoría de los pectínidos (Campodónico *et al.* 2004). En la región del ASO la emisión de los gametos se da en dos pulsos principales, uno en primavera y el otro en el verano-otoño temprano (Campodónico *et al.* 2008). En general, en bivalvos la temperatura suele ser uno de los principales reguladores del ciclo reproductivo, pero en el caso de la vieira, los estudios realizados sugieren que la reproducción estaría más bien regulada por la disponibilidad energética (Campodónico *et al.* 2008). El berberecho (*Cerastoderma edule*) presenta una estrategia similar a la vieira patagónica, con dos pulsos de puesta en primavera y verano-otoño, dependiendo la productividad del segundo de la intensidad del primero. En este caso, el inicio del primer desove depende de la temperatura y la condición de las hembras (Navarro *et al.* 1989), mientras que en la clica (*Spisula solida*) el

comienzo de la gametogénesis está ligado a la disminución de temperatura que se produce en otoño (Gaspar & Monteiro 1999), comenzando la estación reproductiva cuando la temperatura empieza a subir al inicio de primavera (Joaquim *et al.* 2008).

El calamar, *Illex argentinus*, como la mayoría de los moluscos cefalópodos, se caracteriza por un ciclo vital relativamente corto de aproximadamente doce meses, el cual concluye una vez producido el desove. Se trata de una especie con marcado dimorfismo sexual en los estadios preadulto y adulto, que se ve reflejado en las tallas medias por edad superiores en las hembras, y en el mayor desarrollo muscular del cefalopodio en los machos (Brunetti *et al.* 1998). En la zona del ASO, el desove del stock Bonaerense-Norpatagónico ocurre en cercanías del talud continental principalmente en invierno, mientras que la población Sudpatagónica se reproduce mayormente en la plataforma durante el otoño; en esta región, entre 42° y 48°S, se encuentra también un stock desovante de verano que alcanza su madurez a una talla menor (Brunetti *et al.* 1998). Las puestas de *I. argentinus* son masas gelatinosas donde se encuentran los huevos contenidos en un gel secretado por las glándulas nidamentales. Estas masas se mantienen en la región epipelágica debido a la flotabilidad que adquieren en dichas áreas y están sujetas a transporte pasivo por las corrientes hasta las zonas de cría (Brunetti *et al.* 1998). En el caso de *I. illecebrosus*, se ha observado en cautividad que la hembra libera entre 3 y 4 de estas masas gelatinosas por estación reproductiva, es decir, es un ponedor parcial (Durward *et al.* 1980). Esta especie presenta un desarrollo ovocitario asincrónico, y tras la puesta, que dura una o dos semanas (Burukovsky *et al.* 1984), los individuos mueren. En aguas del Atlántico Noroccidental se

ha reportado la existencia de diferentes componentes dentro del stock reproductor: los ponedores de invierno, altamente migratorios, y los ponedores de verano más sedentarios (Coelho *et al.* 1994). En el pulpo común (*Octopus vulgaris*), a pesar de ser un cefalópodo, se observan ciertas diferencias en la estrategia reproductiva. Esta especie reúne las características generales de este grupo (semélpara, fertilización interna, copulación, inyección de espermátóforos, etc.), pero los huevos son de tipo bentónico. La hembra coloca los huevos en ristras que une al techo de una cueva por un extremo, formando racimos. La puesta y el desarrollo embrionario dura de uno a cinco meses (Mangold & Boletzky 1973) dependiendo de la temperatura del agua, y durante este periodo la hembra se dedica exclusivamente a proteger y cuidar la puesta, consumiendo todas sus reservas energéticas hasta quedar exhausta. En las Islas Canarias se han detectado individuos en puesta a lo largo de todo el año, con un pico reproductivo en abril y otro en octubre-noviembre (Hernández-García *et al.* 2002), mientras que en Galicia sólo se ha detectado un pico de puesta en primavera (Otero *et al.* 2007).

### 3.4. Influencia de la ecología reproductiva en el reclutamiento

Tal como se ha mencionado en otros capítulos, el proceso de reclutamiento se encuentra afectado por un conjunto de factores exógenos, así como por las características intrínsecas de la población. Los factores exógenos, también denominados ambientales, incluyen variables físico-químicas (temperatura, salinidad, estratificación, proporción de oxígeno disuelto, etc.) y a los componentes trofodinámicos, como la disponibilidad de

alimento, la competencia intra e interespecífica y la predación (Houde 2009). Los factores intrínsecos se encuentran asociados principalmente a las características de la fracción reproductora o stock parental, como por ejemplo la estructura de edades, la abundancia, la condición fisiológica o la diversidad genética (Jakobsen *et al.* 2009).

En el caso de las especies demersales con ciclos de vida más cortos, los factores exógenos suelen tener un rol más importante en el éxito reproductivo, afectando mayormente el proceso de reclutamiento. Es por ello que las características parentales parecieran jugar un papel menos destacado en este grupo de organismos. En los teleósteos con ciclos de vida más largos, una vez alcanzada la madurez sexual, el tamaño, edad y la condición de los reproductores puede jugar un rol fundamental en el potencial reproductivo de la población, afectando a la supervivencia de los primeros estadios de vida y, como consecuencia, al reclutamiento anual (Trippel 1998; Marshall *et al.* 1998). En la merluza común, al analizar en forma comparada distintas variables asociadas al potencial reproductivo entre poblaciones, se pudo observar que la fecundidad parcial a nivel individual no presenta diferencias, pero tanto la frecuencia reproductiva como la producción potencial de huevos fueron mucho más bajas en el stock Bonaerense (Rodrigues *et al.* 2015). Esto en parte se encuentra relacionado con diferencias en la estructura de tallas y edades de ambas poblaciones y con la existencia de efectos maternales en esta especie (Macchi *et al.* 2013; Rodrigues *et al.* 2015, 2018). La población patagónica está conformada por reproductores de mayor tamaño, con un periodo reproductivo más extenso, una mayor frecuencia reproductiva, una fecundidad más alta y mayor calidad de huevos (Macchi *et al.* 2018). La suma de estos rasgos reproductivos, más las ca-

racterísticas oceanográficas favorables observadas en el área de desove y cría principal del stock patagónico, hacen de esta una población con mayor resiliencia reproductiva. Esto también se ha visto reflejado en la condición nutricional de las larvas de esta especie (Diaz *et al.*, 2014). En el caso del stock sur de merluza europea también se demostró la existencia de efectos maternales (Mehault *et al.* 2010), caracterizados por la producción de huevos de mejor calidad en hembras más grandes, aunque con evidencias de variaciones estacionales e interanuales (García-Fernández *et al.* 2018). De hecho, en el stock de merluza europea del MO se ha documentado una caída del reclutamiento ligada a la disminución en la abundancia de los individuos de mayor edad y talla (juvenescencia), como consecuencia de una baja en el potencial reproductivo del stock (Hidalgo 2009).

En definitiva, la influencia de las características parentales, en particular de los atributos maternales, en el éxito reproductivo de las especies es un aspecto que ha sido ampliamente estudiado en muchos stocks pesqueros iberoamericanos, pero estos aspectos serán desarrollados con más detalle en el Capítulo 7 de este libro.

### 3.5. Perspectivas

Los avances en el estudio de la ecología reproductiva de peces dependen en gran medida de la aplicación de nuevas tecnologías, que permitan incorporar mayor volumen de información en los análisis y ampliar las líneas de investigación tradicionales. Esto incluye el desarrollo de técnicas moleculares, químicas, nuevos instrumentos de muestreo, etc. (Lowe-Barbieri *et al.* 2016). Por ejemplo, a través de estudios de acústica pasiva, con el uso de hidrófonos, es factible detectar áreas de reproducción de especies que

emiten sonidos durante el desove, como en esciéndidos (Walters *et al.* 2009; Norbis *et al.* 2018). Esto es una gran ventaja respecto a los muestreos tradicionales, dado que de esta manera se evitaría la captura de los ejemplares y se podría realizar un análisis más sinóptico. La acústica también ha sido utilizada recientemente como herramienta para la detección de larvas y juveniles de peces, lo que ha permitido describir sus migraciones e inclusive obtener estimaciones de abundancia durante las fases tempranas de vida (Álvarez-Colombo *et al.* 2011, 2014; García-Seoane *et al.* 2016).

La telemetría es otra técnica útil para el estudio de migraciones, comportamiento reproductivo y distribución espacial por sexos de las poblaciones de peces (Alós *et al.* 2012). Los análisis sobre microquímica de otolitos también pueden brindar información sobre las migraciones, alimentación y el uso del hábitat de las especies durante su ciclo de vida (Volpedo & Vas-dos-Santos 2015). Por otra parte, los estudios sobre genética de poblaciones (Lowerre-Barbieri *et al.* 2016) y el uso de marcadores trans-generacionales como el <sup>137</sup>Ba enriquecido (Munro *et al.* 2009; Cuif *et al.* 2014) pueden aportar información útil sobre el grado de conectividad de los stocks pesqueros.

Uno de los mayores desafíos en el estudio del potencial reproductivo de especies salvajes, es el análisis de los efectos maternos sobre huevos y larvas recogidos en el medio. Existen numerosos trabajos realizados en cautividad, pero su extrapolación al medio salvaje es limitada dado que las condiciones de cría en acuarios no son equivalentes a las condiciones naturales. En ese sentido, el desarrollo de experimentos en mesocosmos (Stoll *et al.* 2010; Driessnack *et al.* 2011; Blanco Gonzalez *et al.* 2019) o los marcadores trans-generacionales nombrados anteriormente, son líneas de investigación muy prometedoras.

Finalmente, otra línea de investigación con gran potencialidad a futuro es la que se ocupa del desarrollo de modelos biofísicos que permitan la incorporación de información ambiental en los estudios de reclutamiento. Esto constituye un avance fundamental respecto a los modelos tradicionales, dado que permitiría ampliar el espectro de variables asociadas con este proceso, mejorar la comprensión de la dinámica del sistema stock-reclutamiento y, consecuentemente, aumentar la capacidad predictiva de los modelos de evaluación.

**Tabla 3.1.** Principales rasgos reproductivos de las especies demersales más importantes en la región iberoamericana, agrupadas como peces de altura, costeros e invertebrados comerciales. \* Fecundidad relativa parcial o total, dependiendo del tipo de desove; OV, ovocito vitelado; LC, Longitud de caparazón; AV, Altura de valva; PG, hermafrodita proterogínico; PA, hermafrodita protándrico; S, hermafrodita simultáneo; SBNP, Stock Bonaerense Norpatagónico; SSP, Stock Sudpatagónico; SDV, Stock Desovante de Verano; n.p., no procede.

**Tabla 3.1.**

Especies	Tipo de Género	Tipo de desove	Fecundidad	Fecundación	Periodo de reproducción
<b>Peces de altura</b>					
<i>Merluccius hubbsi</i> Stock Patagónico	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera-verano
<i>Merluccius hubbsi</i> Stock Bonaerense	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Otoño-invierno
<i>Merluccius gayi gayi</i> (Chile)	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Invierno-primavera y Otoño
<i>Merluccius australis</i>	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Invierno
<i>Merluccius merluccius</i> Stock Norte	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Invierno-primavera
<i>Merluccius merluccius</i> Stock Sur	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Todo el año
<i>Merluccius merluccius</i> Mediterráneo Oriental	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Verano-otoño
<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i> Stock Sur	Gonocorista	Parcial	Determinada	Externa	Invierno-primavera
<i>Lepidorhombus boscii</i> Stock Sur	Gonocorista	Parcial	Determinada	Externa	Invierno- primavera
<i>Lophius piscatorius</i> Stock Sur	Gonocorista	Total	Determinada	Externa	Invierno-verano
<i>Lophius budegassa</i> Stock Sur	Gonocorista	Total	Determinada	Externa	Otoño-invierno
<i>Micromesistius australis</i>	Gonocorista	Parcial	Determinada	Externa	Invierno-primavera
<i>Macruronus magellanicus</i>	Gonocorista	Parcial	Determinada	Externa	Invierno
<i>Dissostichus eleginoides</i>	Gonocorista	Total	Determinada	Externa	Invierno
<i>Genypterus blacodes</i> (Argentina)	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Verano
<i>Conger orbignyanus</i>	Gonocorista	Total-semélparo	Determinada	Externa	---
<i>Champocephalus gunnari</i>	Gonocorista	Total	Determinada	Externa	Otoño - invierno
<b>Peces costeros</b>					
<i>Micropogonias furnieri</i> (Argentina)	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera-verano
<i>Pogonias cromis</i>	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera
<i>Macrodon ancylodon</i>	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera - verano
<i>Cynoscion guatucupa</i>	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera - verano
<i>Umbrina canosai</i>	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera - verano
<i>Percophis brasiliensis</i>	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera - verano

Fecundidad relativa (ovo/g) *	Frecuencia de puesta (días)	Tamaño ovocito hidratado ( $\mu\text{m}$ )	Talla de madurez hembras (LT mm)	Referencias
530	5-7	800-975	317-350	Rodrigues et al. 2015; Macchi et al. 2007; Macchi & Pájaro 2003
526	8-13	866 $\pm$ 32	293-326	Rodrigues et al. 2018; Rodrigues & Macchi 2010
85-239	14	1000-1100	313-389	Cerna & Oyarzún 1998; Alarcón et al. 2008
334	---	900-1120	694	Balbontín & Bravo 1993; Bustos & Landaeta 2005
126-193	5-10	---	410-560	Domínguez-Petit et al. 2008; Korta et al. 2010
136-203	4-7	790-1223	390-550	Domínguez-Petit et al. 2008; Korta et al. 2010; Mehault et al. 2010
202-204	---	1050	250-380	Recasens et al. 2008; Tsikliras & Stergiou 2014
---	3-5	---	229-248	Domínguez-Petit et al. 2018
15-97	3-5	998-1334	165-179	Domínguez-Petit et al. 2018
---	n.p.	>1000	732-980	Fariña et al. 2008
---	n.p.	>1000	548-645	Fariña et al. 2008
48-206	4	1220-1670	378	Pájaro & Macchi 2001; Macchi et al. 2005
239 $\pm$ 97	---	1000-1140	560.5	Giussi et al. 2016; Gorini & Pájaro 2014; Lillo et al. 2005
10-24	n.p.	4300-4700	890	Agnew et al. 1999; Arana 2009; Gallardo 2016
---	---	1000-1200	708	Machinandiarena et al. 1998; Cordo et al. 1999
---	n.p.	---	---	Figueroa et al. 2009
10-37	n.p.	1500-2500	265	Militelli et al. 2015
108-210	3-5	810-930	322	Militelli et al. 2013a
75-98	3-4	1100-1400	620	Macchi et al. 2002; Murphy & Taylor 1989
285-349	6	974-1162	211	Militelli et al. 2013a; Militelli & Macchi 2004
107-135	6-8	786-870	293	Militelli et al. 2013a; Militelli & Macchi 2006
161	---	805-915	243	Militelli et al. 2013a
95-672	6	740-900	312	Militelli 1999; Militelli & Macchi 2001; Militelli & Rodrigues 2011

Especies	Tipo de Género	Tipo de desove	Fecundidad	Fecundación	Periodo de reproducción
<i>Paralichthys patagonicus</i>	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera - verano
<i>Pagrus pagrus</i>	Hermafrodita (PG)	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera - verano
<i>Acanthistius brasilianus</i>	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera
<i>Pseudoperca semifasciata</i>	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera - verano
<i>Sebastes oculatus</i>	Gonocorista	Parcial	Determinada	Interna	Primavera (parición)
<i>Trisopterus luscus</i> NO Península Ibérica	Gonocorista	Parcial	Determinada	Externa	Invierno - primavera
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Gonocorista	Parcial	---	Externa	Verano - otoño
<i>Sparus aurata</i>	Hermafrodita PA	Parcial	---	Externa	Otoño - invierno
<i>Diplodus sargus</i>	Hermafrodita PA o Gonocorista	Parcial	---	---	Primavera - verano
<i>Pagellus bogaraveo</i> Mediterráneo	Hermafrodita PA o S	Total	Determinada	Externa	Invierno - primavera
<i>Pagellus acarne</i> Mediterráneo	Hermafrodita PA	Parcial	Indeterminada	Externa	Verano - otoño
<i>Mullus barbatus</i> Mediterráneo	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	Externa	Primavera - verano
<i>Mullus surmuletus</i> Mediterráneo	Gonocorista	Parcial	Determinada	Externa	Primavera - verano
<b>Invertebrados</b>					
<i>Pleoticus muelleri</i> (Argentina)	Gonocorista	Total	Determinada	Externa	Primavera - verano
<i>Lithodes santolla</i>	Gonocorista	Total	Determinada	Externa	Primavera - verano
<i>Aristeus antennatus</i>	Gonocorista	Total	Determinada	Externa	Primavera - verano
<i>Nephrops norvegicus</i>	Gonocorista	Total	Determinada	Externa	Verano - otoño
<i>Zygochlamys patagonica</i>	Gonocorista	Parcial	Indeterminada	---	Primavera y verano
<i>Illex argentinus</i> SBNP	Gonocorista	Total	Determinada	Interna	Invierno
<i>Illex argentinus</i> SSP	Gonocorista	Total	Determinada	Interna	Otoño
<i>Illex argentinus</i> SDV	Gonocorista	Total	Determinada	Interna	Verano
<i>Illex illecebrosus</i>	Gonocorista	Parcial	Determinada	Interna	Invierno
<i>Octopus vulgaris</i>	Gonocorista	Total	Determinada	Interna	Primavera - verano
<i>Sepia officinalis</i>	Gonocorista	Total/Parcial	Determinada	Interna	Primavera - verano
<i>Cerastoderma edule</i>	Gonocorista	---	---	Externa	Primavera - verano
<i>Spisula solidus</i>	Gonocorista	---	---	Externa	Invierno - primavera

# Dinámica reproductiva en el dominio demersal

Fecundidad relativa (ovo/g) *	Frecuencia de puesta (días)	Tamaño ovocito hidratado (µm)	Talla de madurez hembras (LT mm)	Referencias
24-170	---	600	315.7	Macchi & Díaz de Astarloa 1996; Militelli 2011
16-172	2	806-979	245	Militelli et al. 2017
50-352	---	753-837	290	Dell' Arciprete et al. 1987; Militelli et al. 2013c; López et al. 2015
15-51	---	784-1091	317.7	Macchi et al. 1995; López & Militelli 2017; López et al. 2020
---	---	1137-1587	---	Sánchez & Acha 1988; Rodrigues 2019
16-78	1-3	800-1200	151	Alonso-Fernández 2011
52-320	7-11	1000-1100	420	Dorel 1986; Alvaríño et al. 1992; Mayer et al. 1990; Mylonas et al. 2003
25-42	<1	980-992	326	Fernández-Palacios et al. 1995; Chaoui et al. 2006; Ibarra-Zatarain & Duncan 2015
---	---	800-900	210	Bauchot & Hureau 1986; Micale et al. 1987; Mouine et al. 2012
---	n.p.	710-1190	250-295	Dorel 1986; Micale et al. 2002; Fernández-Souto & Rodríguez-Villanueva 2003; Jiménez-Tenorio et al. 2010
28-135; 910	---	1000-1300	128-217	Baro 1996; Velasco et al. 2011; Bensahla Talet et al. 2013, 2017
61-371	---	661-707	103-125	Ferrer-Maza et al. 2015
250-650	---	700-790	150-168	N'Da & Deniel 1993; Tomás-Ferrer et al. 2019; Amin et al. 2016
7585-10167	n.p.	140-300 OV	31.60 LC	Macchi et al. 1992; Fernández et al. 2020
20-38	n.p.	1537-1984	65 LC	Militelli et al. 2019, 2020
9386	n.p.	330	2.8-3.5	Demestre 1995; Carbonell et al. 2006; Clavel-Henry et al. 2020
67.6	n.p.	---	2.1-3.4	Briggs et al. 2002; Mas Garcías 2015
---	---	---	36.31 AV	Campodónico et al. 2008
56-326	n.p.	1190	241	Brunetti et al. 1998
---	n.p.	---	---	Brunetti et al. 1998
16-173	n.p.	1190	195.1	Brunetti et al. 1998
790-1023	---	900-1000	---	Dunward et al. 1979, 1980; Burukovsky et al. 1984
90	n.p.	1500-5000	19	Otero et al. 2007
---	---	3300-3500	183	Gauvrit et al. 1997; Akesse et al. 2016
---	---	50-70	15-20	Navarro et al. 1989; Bowmer et al. 1994; Tyler-Walters 2007
---	---	34-49	---	Joaquim et al. 2008

## Referencias

- Acha, E. M.; H. Mianzan; C. A. Lasta & R. A. Guerrero. 1999. Estuarine spawning of whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* (Pisces: Sciaenidae), in the Río de la Plata, Argentina. *Marine and Freshwater Research*, 50: 57-65. <https://doi.org/10.1071/MF98045>
- Acha, E. M.; C. Simionato; C. Carozza & H. Mianzan. 2009. Variabilidad en el reclutamiento de la corvina rubia *Micropogonias furnieri* (Pisces: Sciaenidae) en el estuario del Plata. Páginas 155-157 in Saborido-Rey et al. (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Acha, E. M.; C. Carozza & N. Fernandez-Araoz. 2015. Historia de vida y estrategias de manejo para la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) en Argentina, SB 2015.
- Agnew D.; L. Heaps; C. Jones; A. Watson; K. Berkiet & J. Pearce. 1999. Depth distribution and spawning pattern of *Dissostichus eleginoides* at South Georgia. *CCAMLR Science*, 6: 19-36.
- Alheit, J. & T. J. Pitcher. 1995. Hake: fisheries, ecology and markets, Springer Netherlands, London, 15, 478 pp.
- Akese, E. V.; C. Adou; F. Kouato; M. Karamoko & A. Otchoumou. 2016. Reproduction de la seiche commune *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758) de la zone économique et exclusive de Côte d'Ivoire / [Reproduction of the common cuttlefish *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758) of the economic and exclusive zone of Côte d'Ivoire]. *International Journal of Innovation and Applied Studies*, 17: 522-530.
- Alarcón, R.; F. Balbontín; M. Aguayo; P. Ruiz; S. Núñez; G. Herrera; G. Claramunt & A. Sepúlveda. 2008. Biología reproductiva de merluza común. Informe Final Corregido Proyecto FIP, N° 2006-16, 292 pp.
- Alonso-Fernández, A. 2011. Bioenergetics approach to fish reproductive potential: case of *Trisopterus luscus* (Teleostei) on the Galician Shelf (NW Iberian Peninsula). Tesis Doctoral. Universidad de Vigo, 280 + xlii pp.
- Alós, J.; M. Cabanellas-Reboredo & S. Lowerre-Barbieri. 2012. Diel behaviour and habitat utilisation by the pearly razorfish during the spawning season. *Marine Ecology Progress Series*, 460: 207-220. <https://doi.org/10.3354/meps09755>
- Alvarez, P.; L. Motos; A. Uriarte & J. Egaña. 2001. Spatial and temporal distribution of European hake, *Merluccius merluccius* (L.), eggs and larvae in relation to hydrographical conditions in the Bay of Biscay. *Fisheries Research*, 50: 111-128. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00245-9](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00245-9)
- Álvarez-Colombo, G.; C. Dato; G. J. Macchi; E. D. Palma; L. Machinandarena; H. E. Christiansen; P. Betti; C. Derisio; P. Martos; F. Castro-Machado; D. Brown; M. Ehrlich; H. Mianzan & M. Acha. 2011. Distribution and behavior of Argentine hake larvae: Evidence of a biophysical mechanism for self-recruitment in northern Patagonian shelf waters. *Ciencias Marinas*, 37: 633-657. <https://doi.org/10.7773/cm.v37i4B.1777>
- Álvarez-Colombo, G.; C. Dato; L. Machinandarena; F. Castro-Machado & P. Betti. 2014. Daylight vertical segregation of young-of-the-year Argentine hake *Merluccius hubbsi*: Advances in assessment of juvenile abundance with acoustic methods. *Fisheries Research*, 160: 85-95. <https://doi.org/10.1016/j.fish-res.2014.03.014>
- Alvarriño, J. M. R.; M. Carrillo; S. Zanuy; F. Prat & E. Mañanós. 1992. Pattern of sea bass oocyte development after ovarian stimulation by LHRHa. *Journal of Fish Biology*, 41: 965-970. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02723.x>
- Amin, A. M.; F. Madkour; M. Abu El-Regal & A. Moustafa. 2016. Reproductive biology of *Mullus surmuletus* (Linnaeus, 1758) from the Egyptian Mediterranean Sea (Port Said). *International Journal of Environmental Science and Engineering*, 7: 1-10.
- Aubone, I. 2006. Biología reproductiva del lenguado *Xystreuris rasile* (Jordan 1890) del Área Bonaerense y Sector Norpatagónico. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 62 pp.

- Arana, P. 2009. Reproductive aspects of the Patagonian toothfish (*Dissostichus éieginooides*) of Southern Chile. Latin American Journal of Aquatic Research, 37: 381-394. <https://doi.org/10.3856/vol37-issue3-fulltext-9>
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean: Ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant College System/NOAA/Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, 323 pp.
- Balbontín, F. & R. Bravo. 1993. Fecundidad, talla de la primera madurez sexual y datos biométricos en la merluza del sur *Merluccius australis*. Revista de Biología Marina, 28: 111-132.
- Baro, J. 1996. Biología pesquera del besugo *Pagellus acarne* (Risso, 1826) del Mar de Alborán. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga, 228 pp.
- Bauchot, M. L. & J. C. Hureau. 1986. Sparidae. In: Whitehead, P.J.P.; M. L. Bauchot; J. C. Hureau; J. Nielsen & E. Tortonese (Eds). Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, vol. 2, UNESCO, Paris, 883-907.
- Bauchot, M. L. & J. C. Hureau, 1990. Sparidae. In: Quero, J. C.; J. C. Hureau; C. Karrer; A. Post & L. Saldanha. (Eds) Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA), vol. 2, JNICT/SEI/UNESCO, Paris, 790-812.
- Bensahla Talet, L.; S. Mouffok, S.; A. Bensahla Talet & Z. Boutiba. 2013. On the fecundity of the seabream, *Pagellus acarne* (Risso, 1827) of the western Mediterranean Sea, Algerian coasts. Thalassas, 29: 9-13.
- Bensahla Talet, L.; M. Gherram; F. Dalouche; A. Bensahla Talet & Z. Boutiba. 2017. Reproductive biology of *Pagellus acarne* (Risso, 1927) (Teleostei: Sparidae) off western Algerian waters (Western Mediterranean). Cahiers de Biologie Marine, 58: 443-452. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.D5BB353B>
- Berkeley, S. A.; C. Chapman; S. M. Sogard. 2004. Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. Ecology, 85: 1258-1264. <https://doi.org/10.1890/03-0706>
- Bernal, C.; C. Hernández; L. Adasme & R. San Juan. 2018. Variación interanual del proceso reproductivo en merluza de tres aletas (*Micromesistius australis*) en el extremo sur de Chile, periodo 1997-2017, SB 2018.
- Blanco Gonzalez, E.; S. H. Espeland; S. Jentoft; M. Hansen; J. Robalo; N. Stenseth & P. Jorde. 2019. Interbreeding between local and translocated populations of a cleaner fish in an experimental mesocosm predicts risk of disrupted local adaptation. Ecology and Evolution, 9: 6665-6677. <https://doi.org/10.1002/ece3.5246>
- Bogazzi E.; A. Baldoni; A. Rivas; P. Martos; R. Reta; J. M. Orensanz; M. Lasta; P. Dell'Arciprete & F. Werner. 2005. Spatial correspondence between areas of concentration of Patagonian scallop (*Zygochlamys patagonica*) and frontal systems in the southwestern Atlantic. Fisheries Oceanography, 14: 359-376. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2005.00340.x>
- Bowmer, T.; H. Jenner; E. Foekema & M. Van der Meer. 1994. The detection of chronic biological effects in the marine intertidal bivalve *Cerastoderma edule*, in model ecosystem studies with pulverised fuel ash: Reproduction and histopathology. Environmental Pollution, 85: 191-204. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(94\)90086-8](https://doi.org/10.1016/0269-7491(94)90086-8)
- Brander, K. 2001. Demersal species fisheries. In: Steele, J. H., K. K. Turekian & S. A. Thorpe (Eds). Encyclopedia of ocean sciences, Academic Press, San Diego CA, 718-725.
- Briggs, R. P.; M. Armstrong; M. Dickey-Collas; M. Allen; N. McQuaid, & J. Whitmore. 2002. The application of fecundity estimates to determine the spawning stock biomass of Irish Sea *Nephrops norvegicus* (L.) using the annual larval production method. ICES Journal of Marine Science, 59: 109-119. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1144>
- Brunetti, N.; M. Ivanovic; G. Rossi; B. Elena & S. Pineda. 1998. Fishery biology and life history of *Illex argentinus*. Páginas 217-231 in Okutani, T. (Ed) Contributed papers to International Symposium on Large Pelagic Squids. Tokyo, Japan. 269 pp.

- Burukovsky, R. N.; Y. Froerman & C. Nigmatullin. 1984. Reproductive biology and scale of maturity stage of reproductive system of female squid (*Illex illecebrosus*). Northwest Atlantic Fisheries Organization (NAFO), 9: 4 pp.
- Bustos, C. & M. Landaeta. 2005. Desarrollo de huevos y larvas tempranas de la merluza del sur, *Merluccius australis*, cultivados bajo condiciones de laboratorio. *Gayana*, 69: 402-408. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382005000200016>
- Buxton, C. D. & P. Garratt. 1990. Alternative reproductive styles in seabreams (Pisces: Sparidae). In: Bruton, M. N. (Ed). Alternative life-history styles of fishes. Developments in environmental biology of fishes, vol. 10, Springer, Dordrecht, 113-124.
- Campodónico S.; G. Macchi & M. Lasta. 2004. Gonocorismo en la vieira patagónica *Zygochlamys patagonica* (King y Broderip, 1832) en el Banco Reclutas, Argentina. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 16: 91-95.
- Campodónico, S.; G. J. Macchi; B. Lomovasky & M. Lasta. 2008. Reproductive cycle of the patagonian scallop *Zygochlamys patagonica* in the south-western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88: 603-611. <https://doi.org/10.1017/S0025315408001033>
- Carbonell, A.; A. Grau; V. Lauronce & C. Gómez. 2006. Ovary development of the red shrimp, *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) from the northwestern Mediterranean Sea. *Crustaceana*, 79: 727-743. <https://doi.org/10.1163/156854006778026807>
- Castello, J. P. & N. Braun Dos Santos. 2015. A corvina (*Micropogonias furnieri*) da Lagoa Mirim (RS). Uma população fechada? SB 2015.
- Castro, L. R.; N. Alegría; P. Barrientos; J. Castillo; M. Landaeta; S. Lillo; M. Muñoz; E. Niklitscheck; C. Rojas; A. Saavedra & M. Sobarzo. 2009. Conectividad entre áreas complementarias de desove y crianza de merluza austral, *Merluccius australis*, en la patagonia Chilena. Páginas 319-321 in Saborido-Rey et al. (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Chapman, C. J. 1980. Ecology of juvenile and adult *Nephrops*. In: Cobb, J. S & B. F. Phillips (Eds). *The biology and management of lobsters, part I*, Academic Press, New York, 143-178.
- Chaoui, L.; M. Kara; E. Faure & J. Quignard. 2006. Growth and reproduction of the gilthead seabream *Sparus aurata* in Mellah lagoon (north-eastern Algeria). *Scientia Marina*, 70: 545-552.
- Cerna, J. F. & C. Oyarzún. 1998. Talla de primera madurez sexual y fecundidad parcial de la merluza común (*Merluccius gayi*, Guichenot 1848) del área de la pesquería industrial de la zona de Talcahuano, Chile. *Investigaciones Marinas*, 26: 31-40. <https://doi.org/10.4067/S0717-71781998002600004>
- Clavel-Henry, M.; J. Solé, J.; T. Kristiansen; N. Bahamon; G. Rotllant & J. Company. 2020. Modeled buoyancy of eggs and larvae of the deep-sea shrimp *Aristeus antennatus* (Crustacea: Decapoda) in the north-western Mediterranean Sea. *PloS ONE*, 15. <https://doi.org/10.1101/780247>
- Coelho, M. L.; K. Stobberup; R. O'Dor & E. Dawe. 1994. Life history strategies of the squid, *Illex illecebrosus*, in the Northwest Atlantic. *Aquatic Living Resources*, 7: 233-246. <https://doi.org/10.1051/alr:1994026>
- Cordo, H. D.; L. Machinandiaarena; G. J. Macchi & M. F. Villarino. 1999. Talla de primera madurez del abadejo (*Genypterus blacodes*) en el Atlántico Sudoccidental. Informe Técnico de Investigación de INIDEP, N° 47, Perú, 5 pp.
- Costa, A. M. 2013. Somatic condition, growth and reproduction of hake, *Merluccius merluccius* L., in the Portuguese coast. *Open Journal of Marine Science*, 3: 12-30. <https://doi.org/10.4236/ojms.2013.31002>
- Cotrina, C. P. & H. E. Christiansen. 1994. El comportamiento reproductivo del besugo (*Pagrus pagrus*) en el ecosistema costero bonaerense. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 9: 25-58.
- Cousseau, M. B. & R. G. Perrotta. 2013. Peces marinos de Argentina: biología, distribución, pesca. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, 193 pp.

- Cuif, M.; F. Keller; O. Chateau; D. M. Kaplan; M. Labonne; C. Lett & L. Vigliola. 2014. Evaluation of transgenerational isotope labeling of embryonic otoliths in a coral reef damselfish with single and repeated injections of enriched <sup>137</sup>Barium. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 459: 151-159. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.05.019>
- Daniels, R. A. 1978. Nesting behaviour of *Harpagifer bispinis* in Arthur Harbour, Antarctic Peninsula. *Journal of Fish Biology*, 12: 465 – 474. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1978.tb04190.x>
- Dell' Arciprete, P.; H. E. Christiansen & J. M. Díaz de Astarloa. 1987. Observaciones sobre el ciclo reproductivo del mero, *Acanthistius brasilianus* (Serranidae, Pisces). *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 7: 67-84.
- de la Garza, J.; P. Moriondo Danovaro; M. Fernández; C. Ravalli; V. Souto & J. Weasle. 2017. Descripción de la pesquería de langostino (*Pleoticus muelleri*, Decapoda, Solenoceridae) en Argentina. *Biología, pesca, manejo e interacciones ecológicas*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, 42 pp.
- Demestre, M. 1995. Moulting activity-related spawning success in the Mediterranean deep-water shrimp *Aristeus antennatus* (Decapoda: Dendrobranchiata). *Marine Ecology Progress Series*, 127: 57-64. <https://doi.org/10.3354/meps127057>
- Díaz, M. V.; M. P. Olivar & G. J. Macchi. 2014. Larval condition of *Merluccius hubbsi* (Marini, 1933) in the northern Patagonian spawning ground. *Fisheries Research*, 160: 60– 68. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.11.009>
- Domínguez-Petit, R. 2007. Study of reproductive potential of *Merluccius merluccius* in the Galician shelf. Tesis Doctoral, Universidad de Vigo, 253 + xxii.
- Domínguez-Petit, R.; M. Korta; F. Saborido-Rey; H. Murua; M. Sainza & C. Piñeiro. 2008. Changes in size at maturity of European hake Atlantic populations in relation with stock structure and environmental regimes. *Journal of Marine Systems*, 71: 260-278. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.04.004>
- Domínguez-Petit, R. & F. Saborido-Rey. 2010. New bioenergetic perspective of European hake (*Merluccius merluccius* L.) reproductive ecology. *Fisheries Research*, 104: 83–88. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.09.002>
- Domínguez-Petit, R.; F. Saborido-Rey; M. Saínza; S. Cerviño & D. Villegas. 2015. Impacto de la variabilidad temporal del potencial reproductivo en el reclutamiento de la merluza europea en Galicia, SB 2015.
- Domínguez-Petit, R.; J. Landa; J. Fernández; E. Abad; B. García & M. Santos. 2018. Maturity parameters of the megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis*) and the four spot megrim (*L. boscii*) stocks in Atlantic Iberian waters (Div. 8.c-9.a) and in Celtic Seas and northern Bay of Biscay (Div. 7.b-k, 8.abd). *In: Report of Working Group for the Bay of Biscay and the Iberian Waters Ecoregion (WGBIE)*, ICES CM 2018/ACOM:12, Copenhagen, p. 549.
- Dorel, D. 1986. Poissons de l'Atlantique Nord-Est: Relations taille-poids. Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, DRV-86-001/RH/NANTES, France, 183 pp.
- Driessnack, M. K.; M. Dubé; L. D. Rozon-Ramilo; P. D. Jones; C. I. Wiramanaden & I. J. Pickering. 2011. The use of field-based mesocosm systems to assess the effects of uranium milling effluent on fathead minnow (*Pimephales promelas*) reproduction. *Ecotoxicology*, 20: 1209-1224. <https://doi.org/10.1007/s10646-011-0666-5>
- Durward, R. D.; T. Amaratunga & R. O'Dor. 1979. Maturation index and fecundity for female squid, *Illex illecebrosus* (LeSueur, 1821). *ICNAF Research Bulletin*, 14: 67-72.
- Durward, R. D.; E. Vessey; R. O'Dor & T. Amaratunga. 1980. Reproduction in the squid, *Illex illecebrosus*: First observations in captivity and implications for the life cycle. *Journal of the Northwest Atlantic Fishery Science*, 6: 7-13.
- FAO. 2011. Coastal fisheries of Latin America and the Caribbean. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper, N° 544, Rome, 430 pp.

- FAO. 2018. The state of world fisheries and aquaculture: Meeting the sustainable developments goals. Rome, 208 pp.
- Fariña-Pérez, A. C. 1996. Megafauna de la plataforma continental y talud superior de Galicia. Biología de la cigala *Nephrops norvegicus*. Tesis Doctoral, Universidad da Coruña, 298 pp.
- Fariña, A. C.; M. Azevedo; J. Landa; R. Duarte; P. Sampedro; G. Costas & L. Cañas. 2008. *Lophius* in the world: a synthesis on the common features and life strategies. ICES Journal of Marine Science, 65: 1272-1280. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn140>
- Fernández, M.; D. Hernández & A. Roux. 2009. Análisis de la relación entre la abundancia relativa de las hembras maduras e impregnadas de langostino patagónico *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) y las variables ambientales aplicando modelos aditivos generalizados y modelos lineales generales. Páginas 121-125 in Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Fernández, M.; D. Hernández & A. Roux. 2011. Analysis of the relationship between relative abundance of mature, impregnated females of *Pleoticus muelleri* (Bates, 1888) (Crustacea, Decapoda) and environmental variables through statistical models. Latin American Journal of Aquatic Research, 39: 1-15.
- Fernández, M; D. Hernández & G. J. Macchi. 2012. Dinámica reproductiva del langostino *Pleoticus muelleri* (Spence Bate, 1888) (Crustacea, Decapoda, Solenoceridae) del litoral Patagónico, Argentina, SB 2012.
- Fernández, M; J. de la Garza; M. I. Militelli; G. Cadaveira & M. Marrari. 2018. Cambios en la dinámica reproductiva del langostino *Pleoticus muelleri* (Crustacea, Decápoda, Solenoceridae) del sector patagónico, Argentina (2011-2017), SB 2018.
- Fernández, M.; M. I. Militelli; M. García Penoni; M. Estrada & H. Brachetta. 2020. Análisis de la actividad reproductiva del langostino *Pleoticus muelleri* del sector patagónico. Resultados de las campañas de investigación BS-01/18 (Marzo 2018) y BS-02/18 (Noviembre 2018). Informe Técnico de Investigación de INIDEP, N° 09, Mar del Plata, 24 pp.
- Fernández-Palacios, H.; M. Izquierdo; L. Robaina; A. Valencia, M. Salhi & J. Vergara. 1995. Effect of n-3 HUFA level in broodstock diets on egg quality of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). Aquaculture, 132: 325-338. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)00345-0](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)00345-0)
- Fernández-Souto, B. & X. Rodríguez-Villanueva. 2003. European fish farming guide. Conselleria de Pesca e Asuntos Marítimos (Xunta de Galicia), Pontevedra, 116 pp.
- Ferrer-Maza, D.; M. Muñoz; J. Lloret; E. Faliex; S. Vila & P. Sasal. 2015. Health and reproduction of red mullet, *Mullus barbatus*, in the western Mediterranean Sea. Hydrobiologia, 753: 189-204. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2205-5>
- Figueroa, D. E.; G. J. Macchi & M. Haimovici. 2009. News about the reproductive biology of the southern conger eel *Conger orbignianus*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 90: 461-465. <https://doi.org/10.1017/S0025315409991135>
- Firpo, C.; J. Wyngaard & M. I. Iorio. 2012. Estimación de parámetros reproductivos para el inicio de un plan de monitoreo de la fecundidad de la centolla, *Lithodes santolla*, en el sector patagónico central, Argentina, SB 2012.
- Flores, A.; D. Brown; D. Queirolo & M. Ahumada. 2018. Desarrollo gonadal de las hembras de langostino colorado (*Pleuroncodes monodon* H Milne Edwards, 1837), SB 2018.
- Freijo, R. O.; A. M. García; E. L. Portiansky; C. G. Barbeito; G. J. Macchi & A. O. Díaz. 2009. Morphological and histochemical characteristics of the epithelium of ovarian lamellae of *Genypterus blacodes* (Schneider, 1801). Fish Physiology Biochemistry, 35: 359-367. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9256-8>
- Galeano-Chavarria, A; M. Landaeta; G. Plaza; M. Reculé-Rivera. 2018. Caracterización de algunos rasgos de la historia de vida de las larvas preasentadas del trombollito de tres aletas *Helcogrammoides chilensis* (Pisces: Tripterygiidae) en Chile Central, SB 2018.

- Galván, D. E.; L. Venerus & A. Irigoyen. 2009. The reef-fish fauna of the Northern Patagonian gulfs of Argentina, Southwestern Atlantic. *The Open Fish Science Journal*, 2: 90–98. <https://doi.org/10.2174/1874401X00902010090>
- Gallardo, P. 2016. Antecedentes preliminares del cultivo de bacalao de profundidad (*Dissostichus eleginoides*; Nototheniidae) en la región de Magallanes, Chile. *Anales Instituto Patagonia (Chile)*, 44:77-84. <https://doi.org/10.4067/S0718-686X2016000300008>
- García-Fernandez, C.; F. Saborido-Rey & R. Domínguez-Petit. 2018. Efectos maternos y su variabilidad temporal en la merluza europea (*Merluccius merluccius*), SB 2018.
- García-Seoane, E.; G. Álvarez Colombo; J. Miquel; J. M. Rodríguez; C. Guevara-Fletcher; P. Álvarez & F. Saborido-Rey. 2016. Acoustic detection of larval fish aggregations in Galician waters (NW Spain). *Marine Ecology Progress Series*, 551: 31-44. <https://doi.org/10.3354/meps11712>
- Gaspar, M. B. & C. Monteiro. 1999. Gametogenesis and spawning in the subtidal white clam *Spisula solida*, in relation to temperature. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79: 753-755. <https://doi.org/10.1017/S0025315498000927>
- Gauvrit, E.; R. Le Goff & J. Daguzan. 1997. Reproductive cycle of the cuttlefish, *Sepia officinalis* L. in the northern part of the Bay of Biscay. *Journal of Molluscan Studies*, 63: 19-28. <https://doi.org/10.1093/mollus/63.1.19>
- Giussi, A. R.; A. Zavatleri; E. Di Marco; F. Gorini; J. Bernardale & N. Marí. 2016. Biology and fishery of long tail hake (*Macruronus magellanicus*) in the Southwest Atlantic Ocean. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 28: 55-82.
- González, R. A. 1999. Biología y explotación pesquera del salmón de mar *Pseudoperca semifasciata* (Cuvier, 1829) (Pinguipedidae) en el Golfo San Matías, Patagonia, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, 135 pp.
- González, R. A. 2006. Age and growth of the Argentine sandperch *Pseudoperca semifasciata* (Cuvier, 1829) Berg, 1899 in the San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). *Fisheries Research*, 79: 120–128. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.01.016>
- Gorini, F. & M. Pájaro. 2014. Características reproductivas y longitud a la primera madurez del cojo (*Macruronus magellanicus*) en el Atlántico suroeste. Período 2003-2010. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 24: 5-19.
- Gutiérrez, N. & O. Defeo. 2003. Development of new scallop *Zygochlamys patagonica* fishery in Uruguay: latitudinal and bathymetric patterns in biomass and population structure. *Fisheries Research*, 62: 21–36. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(02\)00247-3](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(02)00247-3)
- Haimovici, M. 2015. Mudanças de longo prazo induzidas pela pesca na estrutura e dinâmica populacional de peixes ceniédeos demersais do sul do Brasil, SB 2015.
- Hernández-García, V.; Hernández-López, J. L., & Castro-Hdez, J. J. 2002. On the reproduction of *Octopus vulgaris* off the coast of the Canary Islands. *Fisheries Research*, 57: 197-203. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(01\)00341-1](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00341-1)
- Hidalgo, M. 2009. Implicaciones de procesos de juvenescencia en stocks de merluza del Atlántico y el Mediterráneo, SB 2009.
- Houde, E. D. 2009. Recruitment variability. In: Jakobsen, T., M. J. Fogarty, B. A. Megrey & E. Moksness (Eds). *Fish reproductive biology. Implications for assessment and management*, Wiley-Blackwell, Oxford, 98-187.
- Hunter, J. R.; B. J. Macewicz; N. C. H. Lo & C. A. Kimbrell. 1992. Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fishery Bulletin*, 90: 101-128.

- ICES. 2017. Hake (*Merluccius merluccius*) in divisions 8.c and 9.a, Southern stock (Cantabrian Sea and Atlantic Iberian waters). In: Report of the ICES Advisory Committee. ICES Advice 2017, hke.27.8c9a, Copenhagen, 9 pp.
- ICES. 2020. Working Group for the Bay of Biscay and the Iberian Waters Ecoregion (WGBIE). ICES Scientific Reports, 2: 845 pp.
- Irusta, G.; G. J. Macchi; E. Louge; K. Rodrigues; L. D'Atri; F. Villarino; B. Santos & M. Simonazzi. 2016. Biology and fishery of the Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero, 28: 9-36.
- Ibarra-Zatarain, Z. & N. Duncan. 2015. Mating behaviour and gamete release in gilthead seabream (*Sparus aurata*, Linnaeus 1758) held in captivity. Spanish Journal of Agricultural Research, 13: e04-001. <https://doi.org/10.5424/sjar/2015131-6750>
- Junta de Andalucía. 2004. Recursos Pesqueros del Golfo de Cádiz. Serie Recursos Pesqueros. Consejería de Agricultura y Pesca de la Junta de Andalucía, Sevilla, 248 pp.
- Jakobsen, T.; M. J. Fogarty; B. A. Megrey & E. Moksness. 2009. Fish reproductive biology. Implications for assessment and management, Wiley-Blackwell, Oxford, 424 pp.
- Jiménez-Tenorio, N.; A. R. de la Rúa & M. A. Bruzón. 2010. Histological evaluation of gametogenesis in blackspot sea bream, *Pagellus bogaraveo*. Páginas 46-49 in Wyanski, D. M. & N. J. Brown-Peterson (Eds) Proceedings of the 4th Workshop on Gonadal Histology of Fishes. El Puerto de Santa María, España. 278 pp.
- Joaquim, S.; D. Matias; B. Lopes; W. Arnold & M. Gaspar. 2008. The reproductive cycle of white clam *Spisula solida* (L.) (Mollusca: Bivalvia): Implications for aquaculture and wild stock management. Aquaculture, 281: 43-48. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.05.018>
- Kokokiris L.; S. Bruslé; M. Kentouri & A. Fostier. 1999. Sexual maturity and hermaphroditism of the red porgy *Pagrus pagrus* (Teleostei: Sparidae). Marine Biology, 134: 621-629. <https://doi.org/10.1007/s002270050577>
- Korta, M.; R. Domínguez-Petit, R.; H. Murua & F. Saborido-Rey. 2010. Regional variability in reproductive traits of European hake *Merluccius merluccius* L. populations. Fisheries Research, 104: 64-72. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.03.007>
- Landaeta, M. F. & L. R. Castro. 2006. Spawning and larval survival of the Chilean hake *Merluccius gayi* under later summer conditions in the Gulf of Arauco, central Chile. Fisheries Research, 77: 115-121. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2005.08.006>
- Landaeta, M. F.; P. Palacios-Fuentes; J. Contreras; C. Bustos; G. Plaza & F. Ojeda. 2012. Periodicidad lunar en la eclosión y crecimiento larval de peces costeros de Chile Central inferido por microestructura de otolitos, SB 2012.
- Leonarduzzi, E. 2018. Bioenergética y condición nutricional de la merluza común, *Merluccius hubbsi*, del efectivo Patagónico y sus implicancias en el potencial reproductivo de la especie. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 173 pp.
- Lillo, S.; R. Céspedes; V. Ojeda; F. Balbontín; R. Bravo; A. Saavedra; M. Barbieri & C. Vera. 2005. Evaluación del stock desovante de merluza del sur y merluza de cola en la zona sur austral, año 2004. Informe Final IFOP, FIP N° 2004-07, 225 pp.
- López, S.; M. I. Militelli & C. Riestra. 2015. Actividad reproductiva del mero (*Acanthistius patachonicus*) en aguas costeras de la provincia de Buenos Aires. Resultados de muestreos de desembarque del puerto de Quequén/Necochea años 2012 y 2013. Informe Técnico de Investigación de INIDEP, N° 09, Mar del Plata, 13 pp.
- López, S. & M. I. Militelli. 2017. Actividad reproductiva del salmón (*Pseudoperca semifasciata*) en aguas costeras de la provincia de Buenos Aires en el período 2012-2014. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero, 30: 43-51.

- López, S.; M. I. Militelli & G. J. Macchi. 2018. Actividad reproductiva del salmón de mar (*Pseudoperca semifasciata*) en aguas costeras del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina), SB 2018.
- López, S.; G. Macchi & M. I. Militelli. 2020. Spawning and reproductive potential of *Pseudoperca semifasciata* (Cuvier, 1829) (Osteichthyes: Pinguipedidae) in coastal waters of Buenos Aires Province (Argentina). *Journal of Marine Systems* 205: 103315. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103315>
- Lovrich, G. A. & J. L. Vinuesa. 1999. Reproductive potential of the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Anomura, Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Scientia Marina*, 63: 355-360. <https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63s1355>
- Lowerre-Barbieri, S. K.; G. DeCelles; P. Pepin; I. Catalán; B. Muhling, B. Erisman; S. Cadrin; J. Alós; A. Ospina-Alvarez; M. Stachura; M. Tringali; S. Burnsed & C. Paris. 2016. Reproductive resilience: A paradigm shift in understanding spawner-recruit systems in exploited marine fish. *Fish and Fisheries*, 18: 285-312. <https://doi.org/10.1111/faf.12180>
- Leonart, J. 2011. Los recursos pesqueros del Mediterráneo. Cuadernos del Mediterráneo, 16: 246-251.
- McBride, R. S.; S. Somarakis; G. Fitzhugh; A. Albert; N. Yaragina; M. Wuenschel; A. Alonso-Fernández & G. Basilone. 2015. Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies. *Fish and Fisheries*, 16: 23-57. <https://doi.org/10.1111/faf.12043>
- Macchi, G. J.; M. I. Iorio & H. E. Christiansen. 1992. Aspectos sobre el mecanismo reproductivo y fecundidad del langostino (*Pleoticus muelleri*). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 27: 43-58.
- Macchi, G. J. & E. R. Barrera-Oro. 1995. Histological study on the ovarian development of the mackerel icefish, (*Champscephalus gunnari*) from the South Georgia Islands. *CCAMLR Science*, 2: 35-49.
- Macchi, G. J.; I. Elias & G. E. Burgos. 1995. Histological observations on the reproductive cycle of the Argentinian sandperch, *Pseudoperca semifasciata* (Osteichthyes, Pinguipedidae). *Scientia Marina*, 59: 119-127.
- Macchi, G. J.; E. M. Acha & C. A. Lasta. 1996. Desove y fecundidad de la corvina rubia *Micropogonias furnieri* Desmarest, 1823 del estuario del Río de la Plata, Argentina. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 12: 99-113.
- Macchi, G. J. & J. M. Díaz de Astarloa. 1996. Ciclo reproductivo y fecundidad del lenguado *Paralichthys patagonicus* Jordan, en Jordan y Goss 1889. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 10: 73-83.
- Macchi, G. J.; E. M. Acha & C. A. Lasta. 2002. Reproduction of black drum (*Pogonias cromis*) in the Río de la Plata estuary, Argentina. *Fisheries Research*, 59: 83-92. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(01\)00410-6](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(01)00410-6)
- Macchi, G. J. & M. Pájaro. 2003. Comparative reproductive biology of some commercial marine fishes from Argentina. Páginas 69-78 in Kjesbu, O. S. et al. (Eds) *Workshop on Modern Approaches to Asses Maturity and Fecundity of Warm-and Cold-Water Fish and Squids*. Bergen, Norway. 397 pp.
- Macchi, G. J.; M. Pájaro & M. Ehrlich. 2004. Seasonal egg production pattern of the Patagonian stock of argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fisheries Research*, 67: 25-38. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2003.08.006>
- Macchi, G. J.; M. Pájaro; O. Wöhler; M. Acevedo; R. Centurión & D. Urteaga. 2005. Batch fecundity and spawning frequency of southern blue whiting (*Micromesistius australis* Norman, 1937) in the South-west Atlantic Ocean. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39: 993-1000. <https://doi.org/10.1080/00288330.2005.9517370>
- Macchi, G. J.; M. Pájaro & C. Dato. 2007. Spatial variations of the Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) spawning shoals in the Patagonian area during a reproductive season. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 42: 345-356. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572007000300013>
- Macchi, G. J.; E. Leonarduzzi; M. V. Díaz; M. Renzi & K. Rodrigues. 2013. Maternal effects on the fecundity and egg quality of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fishery Bulletin*, 111: 325-336. <https://doi.org/10.7755/FB.111.4.3>

- Macchi, G. J.; F. Saborido-Rey; H. Murua; G. Claramunt & P. De Tarso Chaves. 2014. Advances in fisheries research in Ibero-America. *Fisheries Research*, 160: 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.06.002>
- Macchi, G. J.; K. Rodrigues; E. Leonarduzzi & M. V. Diaz. 2018. Is the spawning frequency of Argentine hake, *Merluccius hubbsi*, affected by maternal attributes or physical variables? *Fisheries Research*, 204: 147-155. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.02.011>
- Machinandiarena, L.; M. F. Villarino & G. J. Macchi. 1998. Descripción del estadio de desove del abadejo manchado *Genypterus blacodes* (Pisces, Ophidiidae) en el Mar Argentino. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 14: 49-55.
- Macpherson, E. 1988. Revision of the family Lithodidae Samouelle, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Atlantic Ocean. *Monografías de Zoología Marina*, 2: 9-153.
- Mangold, K. & S. von Boletzky. 1973. New data on reproductive biology and growth of *Octopus vulgaris*. *Marine Biology*, 19: 7-12. <https://doi.org/10.1007/BF00355414>
- Marshall, T.; O. S. Kjesbu; N. A. Yaragina; P. Solemdal & O. Ulltang. 1998. Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 55: 1766-1783. <https://doi.org/10.1139/f98-062>
- Mas Garcías, R. M. 2015. Estudio de la biología reproductiva de las hembras de cigala, *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758), de las Islas Baleares. Trabajo de Fin de Grado. Universidad de Islas Baleares.
- Mayer, I.; S. Shackley & P. Witthames. 1990. Aspects of the reproductive biology of the bass, *Dicentrarchus labrax* L. II. Fecundity and pattern of oocyte development. *Journal of fish Biology*, 36: 141-148. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05590.x>
- Mehault, S.; R. Domínguez-Petit; S. Cerviño & F. Saborido-Rey. 2010. Variability in total egg production and implications for management of the southern stock of European hake. *Fisheries Research*, 104: 11-122. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.03.019>
- Micale, V.; F. Perdichizzi & G. Santangelo. 1987. The gonadal cycle of captive white bream, *Diplodus sargus* (L.). *Journal of Fish Biology*, 31: 435-440. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05247.x>
- Micale, V.; G. Maricchiolo & L. Genovese. 2002. The reproductive biology of blackspot sea bream *Pagellus bogaraveo* in captivity. I. Gonadal development, maturation and hermaphroditism. *Journal of Applied Ichthyology*, 18: 172-176. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2002.00328.x>
- Militelli, M. I. 1999. Biología reproductiva del pez palo, *Percophis brasiliensis* (Quoy et Gaimard, 1824) del área bonaerense. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, 40 pp.
- Militelli, M. I. & G. J. Macchi. 2001. Preliminary estimate of spawning frequency and batch fecundity of Brazilian flathead, *Percophis brasiliensis* in coastal waters off Buenos Aires Province. *Scientia Marina*, 65: 169-172. <https://doi.org/10.3989/scimar.2001.65n2169>
- Militelli, M. I. & G. J. Macchi. 2004. Spawning of king weakfish, *Macrodon ancylodon*, in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84: 443-447. <https://doi.org/10.1017/S0025315404009427h>
- Militelli, M. I. & G. J. Macchi. 2006. Spawning and fecundity of striped weakfish, *Cynoscion guatucupa*, in the Río de la Plata estuary and adjacent marine waters, Argentina-Uruguay. *Fisheries Research*, 77: 110-114. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2005.08.004>
- Militelli, M. I. 2011. *Paralichthys patagonicus* spawning areas and reproductive potential in the Bonaerense Coastal Zone, Argentina (34° - 42°S). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39: 131-137. <https://doi.org/10.3856/vol39-issue1-fulltext-12>
- Militelli, M. I. & K. A. Rodrigues. 2011. Talla de primera madurez de las principales especies de peces óseos costeros bonaerenses. INIDEP Informe Técnico Oficial, N° 10, Mar del Plata, 17 pp.
- Militelli, M. I.; G. J. Macchi & K. A. Rodrigues. 2013a. Comparative reproductive biology of Sciaenidae family species in the Río de la Plata and Buenos Aires Coastal Zone, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93: 413-423. <https://doi.org/10.1017/S0025315412001488>

- Militelli, M. I.; K. A. Rodrigues & G. J. Macchi. 2013b. The influence of environmental factors on spawning Sciaenids in the Bonaerense Coastal Zone, Argentina. *Ciencias Marinas*, 39: 55–68. <https://doi.org/10.7773/cm.v39i1.2176>
- Militelli, M. I.; S. Ignacio & J. H. Juguera Canteloup. 2013c. Áreas de desove, fecundidad y calidad ovocitaria del mero (*Acanthistius patachonicus*) en la Zona de El Rincón. Resultados de la campaña de investigación costera OB03/2012. Informe Técnico de Investigación de INIDEP, N° 78, Mar del Plata, 14 pp.
- Militelli, M. I.; G. J. Macchi & K. Rodrigues. 2015. Maturity and fecundity of *Champocephalus gunnari*, *Chaenocephalus aceratus* and *Pseudochaenichthys georgianus* in South Georgia and Shag Rocks Islands. *Polar Science*, 9: 258-266. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2015.03.004>
- Militelli, M. I.; S. López; K. A. Rodrigues; S. García & G. J. Macchi. 2017. Reproductive potential of the red porgy (*Pagrus pagrus*) in coastal waters of Buenos Aires Province (Argentina) and Uruguay (34°-39°S). *Neotropical Ichthyology*, 15: e160127. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160127>
- Militelli, M. I.; C. Firpo; K. Rodrigues & G. J. Macchi. 2018. Producción de huevos y validación de la escala de tamaño de masa ovígera (CFI) utilizada para centolla, *Lithodes santolla*, en el sector patagónico central, Argentina (44°-48°S), SB 2018.
- Militelli, M. I. & M. Fernández. 2019. Análisis del estado reproductivo del langostino *Pleoticus muelleri* durante las campañas de investigación dirigidas a la evaluación de especies demersales costeras (VA-13/18) y a la caracterización biológica y ambiental del Área Frente Valdés (VA-15/18). Informe Técnico de Investigación de INIDEP, N° 62, Mar del Plata, 8 pp.
- Militelli, M. I.; C. Firpo; K. A. Rodrigues & G. J. Macchi. 2019. Egg production and validation of clutch fullness scale of southern king crab, *Lithodes santolla*, in the Central Patagonian Sector, Argentina (44°-48°S). *Fisheries Research*, 211: 40-45. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.10.028>
- Militelli, M. I.; C. Firpo; A. Mauna; K. A. Rodrigues & G. J. Macchi. 2020. Reproductive potential of southern king crab (*Lithodes santolla*) in South Patagonian Sector (south 48°S), a new fishery area. *Fisheries Research*, 229: 105595. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105595>
- Moriondo Danovaro, P. I.; D. Cucchi Colleoni & M. Gavio. 2012. Análisis temporal de la relación entre la densidad de huevos de langostino (*Pleoticus muelleri*) y los parámetros ambientales de aguas del Golfo San Jorge, SB 2012.
- Mouine, N.; P. Francour; M. Ktari & N. Chakroun-Marzouk. 2012. Reproductive biology of four Diplodus species *Diplodus vulgaris*, *D. annularis*, *D. sargus sargus* and *D. puntazzo* (Sparidae) in the Gulf of Tunis (central Mediterranean). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92: 623-631. <https://doi.org/10.1017/S0025315411000798>
- Munro, A. R.; B. M. Gillanders; S. Thurstan; D. A. Crook & A. C. Sanger. 2009. Transgenerational marking of freshwater fishes with enriched stable isotopes: a tool for fisheries management and research. *Journal of Fish Biology*, 75: 668-684. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02352.x>
- Murphy, M. D. & R. G. Taylor. 1989. Reproduction and growth of black drum, *Pogonias cromis*, in the North-east Florida. *Northeast Gulf Science*, 10: 127–137. <https://doi.org/10.18785/negs.1002.06>
- Murua, H. & F. Saborido-Rey. 2003. Female reproductive strategies of commercially important fish species in the North Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 33: 23–31.
- Murua, H. & L. Motos. 2006. Reproductive strategy and spawning activity of the European hake *Merluccius merluccius* (L.) in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology*, 69: 1288-1303. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01169.x>
- Mylonas, C. C.; I. Sigelaki; P. Divanach; E. Mananós; M. Carrillo & A. Afonso-Polyviou. 2003. Multiple spawning and egg quality of individual European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) females after repeated injections of GnRH $\alpha$ . *Aquaculture*, 221: 605-620. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00120-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00120-0)
- N'Da, K. & C. Déniel. 1993. Sexual cycle and seasonal changes in the ovary of the red mullet, *Mullus surmuletus*, from the southern coast of Brittany. *Journal of fish biology*, 43: 229-244. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00425.x>

- Navarro, E.; J. Iglesias & A. Larranaga. 1989. Interannual variation in the reproductive cycle and biochemical composition of the cockle *Cerastoderma edule* from Mundaca Estuary (Biscay, North Spain). *Marine Biology*, 101: 503-511. <https://doi.org/10.1007/BF00541652>
- Norbis, W. & O. Galli. 2012. Diferencias espaciales morfológicas y merísticas, y mezcla de grupos de la corvina (*Micropogonias furnieri*) durante la época de desove. Implicancias para el manejo, SB 2012.
- Norbis, W.; J. Tellechea; C. Rodríguez & O. Galli. 2018. Distribución espacial de las especies de Sciaenidos en el Río de La Plata y costas oceánicas, estructura de las poblaciones y su relación con la época de reproducción, características bioacústicas y efectos antropogénicos, SB 2018.
- Novillo, M.; E. Moreira; G. J. Macchi & E. Barrera-Oro. 2019. Reproductive effort in *Chaenocephalus aceratus* validated by gonadal histology: Inshore sites serve as spawning grounds for some notothenioids. *Polar Biology*, 42: 1959–1972. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02571-8>
- Otero, J.; A. F. González; M. P. Sieiro & A. Guerra. 2007. Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic. *Fisheries Research*, 85: 122-129. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.01.007>
- Pájaro, M. & G. J. Macchi. 2001. Spawning pattern, length at maturity and fecundity of the southern blue whiting (*Micromesistius australis* Norman, 1937) in the Southwest Atlantic Ocean. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35: 375-385. <https://doi.org/10.1080/00288330.2001.9517008>
- Pájaro, M.; G. J. Macchi & P. Martos. 2005. Reproductive pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fisheries Research*, 72: 97-108. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.09.006>
- Paredes, F. & R. Bravo. 2005. Reproductive cycle, size at first maturation and fecundity in the golden ling, *Gerypteris blacodes* in Chile. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39: 1085–1096. <https://doi.org/10.1080/00288330.2005.9517377>
- Pesca de Galicia. 2019. Plataforma Tecnológica da Pesca. Estadísticas pesqueiras. <https://www.pescadegalia.gal>
- Ramos, A.; A. Cervantes & I. Sobrino. 1990. Estudios biológicos sobre la merluza europea (*Merluccius merluccius* Linnaeus, 1758) del área de CECAF (Anexo K). In: Rapport du groupe de travail sur les merlus et les crevettes d'eaux profondes dans la zone nord du COPACE, COPACE/PACE Series 90/51, 155-177.
- Recasens, L.; A. Lombarte; B. Morales Nin, & G. Tores. 1998. Spatiotemporal variation in the population structure of the European hake in the NW Mediterranean. *Journal of fish biology*, 53: 387-401. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00988.x>
- Recasens, L.; V. Chiericoni & P. Belcari. 2008. Spawning pattern and batch fecundity of the European hake (*Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758)) in the western Mediterranean. *Scientia Marina*, 72: 721-732. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n4721>
- Rodrigues, K. A. 2019. Determinación del periodo reproductivo y mecanismo de puesta de *Sebastes oculatus* (cabrilla) en la plataforma continental argentina. Informe Técnico de Investigación de INIDEP, N° 39, Mar del Plata, 20 pp.
- Rodrigues, K. & G. J. Macchi. 2010. Spawning and reproductive potential of the Northern stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fisheries Research*, 106: 560-566. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.09.011>
- Rodrigues, K.; G. J. Macchi; A. Massa & M. I. Militelli. 2013. Seasonal analysis of condition, biochemical and bioenergetic indices of females of Brazilian flathead, *Percophis brasiliensis*. *Neotropical Ichthyology*, 11: 153-162. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252013000100018>
- Rodrigues, K.; G. J. Macchi & M. I. Militelli. 2015. Comparative study of spawning pattern and reproductive potential of the Northern and Southern stocks of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Journal of Sea Research*, 102: 22-32. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.04.002>

- Rodrigues, K.; E. Leonarduzzi; G. J. Macchi & M. I. Militelli. 2018. Maternal condition, fecundity and oocyte quality of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) from the Northern stock. *Fisheries Research*, 197: 105 - 112. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.09.005>
- Saborido-Rey, F.; C. Garcia-Fernandez; A. Serrat & R. Domínguez-Petit. 2018. Ecología y dinámica reproductiva de la merluza europea (*Merluccius merluccius*): implicaciones en el reclutamiento y el manejo, SB 2018.
- Sadovy, Y. & M. Liu. 2008. Functional hermaphroditism in teleosts. *Fish and Fisheries*, 9: 1-43. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00266.x>
- Sánchez, R. P. & M. Acha. 1988. Development and occurrence of embryos, larvae and juveniles of *Sebastes oculatus* with reference to two Southwest Atlantic Scorpaenids: *Helicolenus dactylopterus lahillei* and *Pontinus rathbuni*. *Meeresforschungen*, 32: 107-133. <https://doi.org/10.2312/meeresforschung.32.107-133>
- Sardà, F. 1995. A review (1967-1990) of some aspects of the life history of *Nephrops norvegicus*. *ICES Marine Science Symposia*, 199: 78-88.
- Saucier, M. H. & D. M. Baltz. 1992. Spawning site selection by spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus*, and black drum, *Pogonias cromis*, in Louisiana. *Environmental Biology of Fishes*, 36:257-272. <https://doi.org/10.1007/BF00001722>
- Stoll, S.; W. N. Probst; R. Eckmann & P. Fischer. 2010. A mesocosm experiment investigating the effects of substratum quality and wave exposure on the survival of fish eggs. *Aquatic Sciences*, 72: 509-517. <https://doi.org/10.1007/s00027-010-0152-9>
- Thangstad, T.; O. Bjelland; K. H. Nedreaas; E. Jónsson; C. H. Laurenson & L. H. Ofstad. 2006. Anglerfish (*Lophius spp.*) in Nordic waters. *Nordic Council of Ministers, TemaNord 2006:570*, Copenhagen, 163 pp.
- Tsikliras, A. C. & K. Stergiou. 2014. Size at maturity of Mediterranean marine fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24: 219-268. <https://doi.org/10.1007/s11160-013-9330-x>
- Tomás-Ferrer, J.; U. Fernandez-Arcaya; A. Grau; B. Guijarro; N. González & E. Massutí. 2019. Reproductive biology of the striped red mullet, *Mullus surmuletus*, and implications for its management. *II Congreso de Jóvenes Investigadores del Mar, Málaga*, 3 pp.
- Tomo, A. 1969. Edad, crecimiento y algún dato que hacen al conocimiento de la biología del pez palo *Percophis brasiliensis* Quoy et Gaimard de la región de Mar del Plata. *Seminario Oceanografía Biológica, Universidad Nacional de Buenos Aires*, 5pp.
- Trippel, E.A. 1998. Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Transaction of the American Fisheries Society*, 127: 339-359. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1998\)127<0339:ESAVAS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1998)127<0339:ESAVAS>2.0.CO;2)
- Tyler-Walters, H. 2007. Common cockle (*Cerastoderma edule*). *In: Tyler-Walters H. & K. Hiscock (Eds). Marine life information network: Biology and sensitivity key information reviews*, [on-line], Marine Biological Association of the United Kingdom, Plymouth. <https://doi.org/10.17031/marlinssp.1384.1>
- Vargas, C. A.; G. Valenzuela; S. Núñez & D. Arcos. 1997. Role of oceanographic and topographic factors in the retention of hake (*Merluccius gayi gayi* Guichenot 1848) larvae in the upwelling system off central-southern Chile. *Archive of Fisheries and Marine Research*, 45: 201 - 222.
- Varisco, M.; J. Colombo; P. Di Salvatore; P. Balzi; N. Bovcon; G. Lovrich & J. Vinuesa. 2019. Fisheries-related variations in the fecundity of the southern king crab in Patagonia. *Fisheries Research*, 218: 105-111. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.05.001>
- Vaz-dos-Santos, A. M.; C. L. Rossi-Wongtschowski & J. L. Figueiredo. 2009. *Merluccius hubbsi* (Teleostei: Merlucciidae): stock identification based on reproductive biology in the South-Southeast Brazilian region. *Brazilian Journal of Oceanography*, 57: 17-31. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592009000100003>

- Velasco, E. M.; N. Jiménez-Tenorio; J. Del Arbol; M. Bruzón; J. Baro & I. Sobrino. 2011. Age, growth and reproduction of the axillary seabream, *Pagellus acarne*, in the Atlantic and Mediterranean waters off southern Spain. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91: 1243-1253. <https://doi.org/10.1017/S0025315410000305>
- Vieira, J. P. & J. P. Castello. 1997. Fish fauna. *In*: Seeliger, U., C. Odebrech, J. P. Castello (Eds). *Environment and biota of the Patos Lagoon estuary. Subtropical convergence environments: The coast and sea in the southwestern Atlantic*. Springer-Verlag, Berlin, 56-61.
- Volpedo, A. & A. Vaz-dos-Santos. 2015. *Métodos de estudios con otolitos: principios y aplicaciones/ Métodos de estudos com otólitos: princípios e aplicações*. CAFP-BA-PIESCI, Buenos Aires, 480 pp.
- Walters, S.; S Lowerre-Barbieri; J. Bickford & D. Mann. 2009. Using a passive acoustic survey to identify spotted seatrout spawning sites and associated habitat in Tampa Bay, Florida. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138: 88-98. <https://doi.org/10.1577/T07-106.1>

# Capítulo 4



Dinámica reproductiva en el dominio  
tropical marino

**BUSTOS-MONTES, Diana<sup>1,2,3</sup>; PEREZ-FERRO, Daniel<sup>3</sup> & PERERA-GARCÍA, Martha<sup>4</sup>**

1. Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (Cecimar), Universidad Nacional de Colombia Sede Caribe, Santa Marta, Colombia
2. CEMarin - Corporation Center of Excellence in Marine Sciences, Bogotá, Colombia
3. Departamento de Ciencias Biológicas y Ambientales, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Sede Santa Marta, Colombia
4. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT-DACA), Tabasco, México

dmbustosmo@unal.edu.co<sup>1</sup>; danielg.perezf@utadeo.edu.co<sup>3</sup>; pereragarcia@hotmail.com<sup>4</sup>

### Citar como:

Bustos-Montes, D.; Pérez-Ferro, D. & Perera-García, M. 2021. 'Dinámica reproductiva en el dominio tropical marino'. *Ecología Reproductiva y Pesquerías en el Contexto Iberoamericano. Red Iberoamericana de Investigación para el Uso Sostenible de los Recursos Pesqueros (RED INVIPESCA)*. 31 Diciembre de 2021. 95-110.

## 4.1. Introducción al dominio tropical

La zona intertropical, aquella franja geográfica imaginaria alrededor del planeta, delimitada por el trópico de Cáncer al norte y el trópico de Capricornio al sur, se caracteriza por tener una regularidad térmica a lo largo del año; allí, los contrastes climáticos son establecidos por las precipitaciones, por lo que, solo existe la época seca y lluviosa, no estaciones como el invierno y el verano. Las regiones tropicales albergan algunos de los ecosistemas marinos más productivos de la tierra, los arrecifes coralinos, que brindan importantes servicios ecosistémicos a la biota acuática, así como a las poblaciones humanas y están cercanamente ligados con otros ecosistemas costeros como manglares y pastos marinos (Dubinsky & Stambler 2011), también altamente productivos.

A pesar de contar con mayor riqueza, las poblaciones de las especies tropicales

son mucho más pequeñas y restringidas geográficamente, si se comparan con las que habitan aguas templadas. Estas diferencias están asociadas a las estrategias reproductivas, en el caso de las zonas templadas el ambiente es más estable para el crecimiento, en los trópicos existe menor reclutamiento, mayor mortalidad, madurez temprana, los organismos son menos longevos y las diferencias de las variaciones interanuales que influyen en los procesos reproductivos no son tan marcadas. Los ambientes marinos tropicales albergan una gran biodiversidad, y los recursos pesqueros juegan un papel importante en la seguridad alimentaria y en los ingresos económicos de los países. Esto propicia que el manejo pesquero sea complejo, ya que existe una gran variación espacio-temporal de los volúmenes de captura, diversidad de artes y especies objetivo, elevados niveles de descartes en algunas pesquerías, alta dispersión de la actividad a lo largo de las costas y una generalizada desatención por parte de las autoridades (Salas *et al.* 2007, 2011).

El estudio de la reproducción de los stocks de peces tropicales es un elemento importante en el desarrollo de modelos de evaluación para el manejo de los recursos pesqueros. Estos ecosistemas presentan condiciones ambientales tan variables que las estrategias reproductivas de los recursos son muy diversas. De esta manera, en el presente capítulo se hace una revisión de los aspectos reproductivos más relevantes de las especies arrecifales, así como las aprovechadas por la pesca artesanal en ambientes marinos tropicales. Se incluyen entre otros, los principales resultados de 61 trabajos relacionados con esta temática y que han sido presentados en los cuatro SIBECORP realizados hasta la fecha.

### 4.2. Pesquerías e importancia ecológica

A lo largo de los años, las capturas de las principales especies marinas que habitan ambientes tropicales costeros, arrecifales y estuarios, han registrado marcadas variaciones negativas en sus poblaciones como consecuencia de la extracción. Algunos meros (de los géneros *Mycteroperca* y *Epinephelus*), róbalo (*Centropomus spp.*), pargos y roncós (*Lutjanidae* y *Haemulidae*), han presentado disminuciones considerables en los volúmenes de capturas (FAO 2020). La creciente sobreexplotación ha afectado no solo a las especies objetivo, sino también a las capturas incidentales, los descartes y su hábitat. Parte del problema se debe a que las medidas operacionales de manejo, tradicionalmente se han dirigido al control de la captura y/o del esfuerzo de las especies objetivo (Defeo *et al.* 2009). Sin embargo, luego de la implementación de otros enfoques de manejo pesquero, las capturas de recursos tropicales como la anchoveta

(*Engraulis ringens*) y el listado (*Katsuwnus pelamis*), han mostrado signos de recuperación al punto que están siendo capturadas de manera sostenible (FAO 2020).

En el trópico, operan flotas de pesca artesanal de pequeña y mediana escala multiespecíficas (capturan varias especies), cuya operación es aleadaña a la costa (incluyendo estuarios) y puede llegar hasta los nueve kilómetros mar afuera. Dentro de las artes de pesca más usadas están las redes de enmalle, redes de arrastre, líneas de mano, palangres, nasas y en las áreas arrecifales el buceo. Los principales recursos capturados por esta actividad incluyen carángidos (jureles), lutjánidos (pargos), escómbridos (sierra y bonito), mugílidos (lisas), centropómidos (róbalo), scianidos (corvinas) así como condrictios (tiburones y rayas) (Villalobos *et al.* 2014). De igual manera, en estos ambientes operan pesquerías industriales de arrastre de camarón (de aguas someras y profundas), de palangres y redes de cerco para capturar grandes pelágicos (atunes, picudos) y de nasas para pesca blanca (pargos, meros y chernas) y langosta.

Esta situación, característica de la actividad pesquera en el trópico, prácticamente imposibilita la aplicación efectiva de modelos tradicionales (enfocados a un solo recurso) para el manejo pesquero, a lo que se suma que existen grandes vacíos de información biológica y estadística relacionada con estos recursos. Por ello, el uso de indicadores reproductivos (Klibansky & Scharf 2013) y del conocimiento ecológico tradicional (Bergmann *et al.* 2004; Manjarrés *et al.* 2009) toman relevancia para proveer herramientas potencialmente utilizables en el manejo pesquero y la conservación de los recursos (Kalikoski & Vasconcellos 2003; Kjesbu 2016). Además, existe una tendencia glo-

bal hacia la implementación del Manejo Ecosistémico de Pesquerías (MEP) y Enfoque Ecosistémico Pesquero (EEP) (Defeo 2015; FAO 2020). Esta nueva estrategia analiza las pesquerías considerando las interdependencias ecológicas entre las especies que ocurren en el ecosistema y su relación con el ambiente, así como las interdependencias tecnológicas entre flotas, el impacto que éstas ocasionan en el hábitat y el bienestar socioeconómico de los pescadores. Para lograr el MEP y EEP, es necesario establecer puntos de referencia objetivos a través de la recolección de datos, evaluaciones de las pesquerías para estimar el rendimiento potencial e identificar las limitaciones biológicas. En este sentido los indicadores reproductivos juegan un papel importante en la definición de dichos puntos de referencia.

Se ha documentado para varias especies de meros y pargos la formación de agregaciones reproductivas las hacen más vulnerables a la presión pesquera (Sadovy & Domeier 2005), ya que estas áreas de desove son constantes espacial y temporalmente, y reúnen a cientos o incluso miles de individuos (Sadovy 1996; Rhodes & Warren-Rhodes 2005). De esta manera, si la intensidad de pesca es muy alta se puede interrumpir la actividad reproductiva, diezmar la fracción poblaciones de individuos de mayor tamaño incluyendo a los megadesovadores (BOFFFF: "Big, Old, Fat, Fecund Female Fish") y por tanto comprometer la producción reproductiva del stock. En otras especies pelágicas como el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) hay una relación positiva entre la intensa actividad de alimentación y una alta condición reproductiva de los peces, lo que hace a esos grupos más vulnerables a ser capturados por pesquerías de superficie cuando se agrupan para alimentarse (Itano 2000); sin embargo, loca-

lizar espacial y temporalmente las áreas y momentos con alta abundancia de presas pueden ser de ayuda para entender las variaciones espacio-temporales en la actividad de desove.

Tiburtino *et al.* (2012), evaluaron la actividad reproductiva de la fauna acompañante de la pesca costera de enmalle del litoral central de Alagoas/Brasil, y realizaron recomendaciones para establecer lineamientos de conservación dirigidos a la implementación de vedas no estacionarias sino espaciales (zonas de desove en la región costera) de *Albula vulpes*, *Bagre marinus*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Conodon nobilis*, *Euthynnus alletteratus*, *Haemulon parra*, *Haemulon plumierii*, *Opisthonema oglinum*, *Orthopristis ruber* y *Pomadasys corvinaeformis*, debido a que muchos de ellos tienen un periodo reproductivo prolongado. Vera *et al.* (2012a, b) establecieron recomendaciones de conservación para el carajito *Diplectrum conceptione* y el falso volador *Prionotus stephanophrys*, en Tumbes, Perú, con tallas mínimas de captura a partir que sean superiores a la talla de primera madurez (punto de referencia) y vedas en la época seca.

Muchas de las especies objetivo de las pesquerías tropicales se encuentran sobreexplotadas o en fase de agotamiento (Villalobos *et al.* 2014), por ejemplo en la pesca con palangre y deportiva el dorado, tiburón sedoso, tiburón martillo, atún, pez vela, pez espada, sierra wahoo, atún aleta amarilla y pez gallo (FAO 2020), en la pesca de arrastre algunos camarones (Guillet 2008; Paramo *et al.* 2014), las dominantes en la pesca artesanal como pargos, corvinas, róbalo, meros y jureles (Caiafa *et al.* 2011; Tiburtino *et al.* 2012) además de invertebrados (Rosique *et al.* 2008) y peces ornamentales capturados con buceo. Por lo anterior urge que las

estrategias de manejo implementadas consideren indicadores relacionados con los aspectos reproductivos y que aseguren el aprovechamiento sostenible de los recursos marino-costeros de la región tropical.

### 4.3. Ciclo de vida y maduración

Aproximadamente, la mitad de las familias de peces de arrecifes explotadas comercialmente incluyen especies hermafroditas secuenciales (Sadovy 1996), y la pesca dirigida de manera selectiva hacia los individuos de mayor tamaño, incide principalmente sobre los machos (protoginia) o sobre las hembras (protandria). A largo plazo esto puede provocar, cambios en la estructura demográfica o poblacional (talla y edad del stock) y afectar el potencial reproductivo de las hembras, o en el caso particular de las especies protogínicas de meros, un déficit en la cantidad de gametos masculinos necesarios para la fertilización de los ovocitos y la renovación del stock. Esto último ha sido observado en *Mycteroperca microlepis* y *Mycteroperca phenax* en el Golfo de México (Brulé 2009). En la costa sur del Brasil, el estudio de la morfología gonadal de *Abudefduf saxatilis* (Pomacentridae) mostró que es un hermafrodita secuencial que puede exhibir protoginia diandrica (Silbiger *et al.* 2009), aspecto desconocido para la especie, pero que también puede reflejar una estrategia de compensación ante la presión. Asimismo, diversas especies tropicales son dioicas o presentan gonocorismo (sexos separados), que es el patrón sexual más común en los peces teleósteos, donde todos los individuos maduran sexualmente y se reproducen exclusivamente como machos o como hembras durante toda su vida

como el caso de las sardinias (*i. e. Engraulis ringens*), roncos (*i. e. Haemulon plumieri*), pargos, entre otras.

Si bien, muchos de los peces que habitan arrecifes coralinos son hermafroditas simultáneos y secuenciales, este rasgo también se presenta con mayor frecuencia en peces de profundidad (Pandian 2010; Avise 2011; Navarro-Flores 2019). El cambio del sexo y los mecanismos que lo determinan, son diversos y plásticos, pueden obedecer a factores sociales, ambientales e incluso a presión pesquera (Provost & Jensen 2015), por ejemplo, el efecto de la pesca sobre especies que presentan agregaciones reproductivas como *Mycteroperca jordani* y *M. rosacea*, puede condicionar que se tengan hasta 40 hembras por un macho (Aburto-Oropeza *et al.* 2008; Rowell *et al.* 2019). Esta plasticidad en la diferenciación sexual entre especies de peces, se asocia a las diferentes estrategias reproductivas, donde los organismos pueden presentar alteraciones en el desarrollo testicular y ovárico en embriones, juveniles y adultos. La estrategia de una especie es el patrón general común de la reproducción de los individuos, mientras que las tácticas reproductivas son variaciones en respuestas a las fluctuaciones ambientales. Se asume que ambas, son adaptativas y están ligadas a rasgos como: sistema de crianza, género, rol, hábitat de desove, época reproductiva, fecundidad entre otros factores. En la Tabla 4.1, se han categorizado especies arrecifales y marinas de importancia comercial acorde a sus estrategias reproductivas y época reproductiva.

**Tabla 4.1.** Estrategias reproductivas de las especies marinas y arrecifales más importantes en el trópico.

**Tabla 4.1.**

Especies	Tipo de género	Forma de Reproducción	Fecundación	Tipo de desove	Periodo de reproducción	Talla de madurez en hembras (LT mm) / Edad de madurez	Referencias
<i>Elops saurus</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Total	-	490	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Engraulis ringens</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	agosto-marzo	100-125/1 año	Whitehead et al. 1988; Perea et al. 2011
<i>Opisthonema oglinum</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	enero-mayo	222	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Bagre marinus</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	-	396	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Abudefduf saxatilis</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Total	noviembre, abril	101-150	Thresher 1984
<i>Caranx crysos</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	junio-octubre	322	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Caranx hippos</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	enero-febrero junio-julio	469-662	Caiafa et al. 2012; Posada-Peláez et al. 2012; Alfaro-Martínez et al. 2016
<i>Selar crumenophthalmus</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	enero-diciembre	203	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Sphyaena guachancho</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	mayo-noviembre	345	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Trichiurus lepturus</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	agosto-noviembre	780	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Auxis thazard</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	febrero-abril septiembre-octubre	308	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Euthynnus alletteratus</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	abril-junio agosto-septiembre	382	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Scomberomorus brasiliensis</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	mayo agosto-octubre	537	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Scomberomorus cavalla</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	julio-octubre	615	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Scomberomorus sierra</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	abril-junio (México) noviembre-abril (Colombia)	588-593	Lucano-Ramírez et al. 2011; Eraso et al. 2017
<i>Thalassoma lucasanum</i>	Gonocórico/ Protogínico	Iteróparo	Externa	Total	junio-agosto	-	Warner 1982
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	Protogínico	Iteróparo	Externa	Total	febrero-abril	150-	Robertson & Warner 1978
<i>Centropomus poeyi</i>	Protándrico	Semélparo	Externa	Parcial	octubre-enero	780-820/3-5 años	Vidal-López et al. 2019
<i>Centropomus undecimalis</i>	Protándrico	Semélparo	Externa	Parcial	mayo-agosto (México) agosto-octubre (Colombia)	500-700/4-8 años	Perera-García et al. 2008; Perera-García et al. 2011; Posada-Peláez et al. 2012

# Dinámica reproductiva en el dominio tropical marino

Especies	Tipo de género	Forma de Reproducción	Fecundación	Tipo de desove	Periodo de reproducción	Talla de madurez en hembras (LT mm) / Edad de madurez	Referencias
<i>Epinephelus guttatus</i>	Protogínico	Semélparo	Externa	Total	abril, junio-agosto	250-561/4-5 años	Sadovy et al. 1994; Cushion 2010
<i>Epinephelus morio</i>	Protogínico	Semélparo	Externa	Total	diciembre-junio, septiembre-abril	350-980/4-6 años	Allsop & West 2003
<i>Epinephelus striatus</i>	Protogínico	Semélparo	Externa	Total	diciembre-febrero	480/4-8 años	Sadovy & Colin 1995
<i>Epinephelus tauvina</i>	Protogínico	Semélparo	Externa	Total	abril-mayo	610/5-6 años	Heemstra & Randall 1993; Jeyaseelan 1998
<i>Mycteroperca bonaci</i>	Protogínico	Semélparo	Externa	Total	enero-diciembre	508-1310/5 años	Brulé & Denié 1996; Crabtree & Bullock 1998
<i>Mycteroperca phenax</i>	Protogínico	Semélparo	Externa	Total	febrero, agosto	313-350/1-2 años	Coleman et al. 1996; Afonso et al. 2018
<i>Mycteroperca rosacea</i>	Protogínico	Semélparo	Externa	Total	mayo, julio	300-500/3-5 años	Heemstra & Randall 1993; Aburto-Oropeza et al. 2008
<i>Mycteroperca venenosa</i>	Protogínico	Semélparo	Externa	Total	enero-junio	500-630/5 años	Heemstra & Randall 1993; Whaylen et al. 2004; Burton et al. 2015
<i>Chaetodon capistratus</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Total	febrero-abril	90-	Bailly 2015
<i>Haemulon flavolineatum</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	-	-	150-170	Breder & Rosen 1966
<i>Haemulon plumierii</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	marzo-septiembre	213-271	Palazón-Fernández 2007
<i>Condon nobilis</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	agosto-octubre	250	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Lutjanus analis</i>	Gonocórico	Semélparo	Externa	Total	noviembre-abril, junio-julio	300-500	Allen 1985; Teixeira 2010
<i>Lutjanus jocu</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	marzo, noviembre	310-400	Allen 1985; Teixeira 2010
<i>Lutjanus synagis</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	agosto-noviembre	25.6	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Ocyurus chrysurus</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Total	enero-septiembre	150-310	Allen 1985
<i>Pristipomoides aquilonaris</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	-	218	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Rhomboplites aurubens</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	-	206	Posada-Peláez et al. 2012
<i>Micropogonias furnieri</i>	Gonocórico	Iteróparo	Externa	Parcial	marzo-mayo septiembre-octubre	324	Posada-Peláez et al. 2012

## 4.4. Relación con el ambiente, migraciones y estacionalidad

El movimiento e intercambio de individuos entre hábitats son aspectos críticos para la dinámica y el éxito de las poblaciones de peces arrecifales. Muchas especies de peces se mueven en diferentes hábitats costeros creados por manglares, pastos marinos y arrecifes de coral durante sus ciclos de vida (Grol *et al.* 2011). En otras especies su ciclo es más complejo, porque los juveniles y adultos son relativamente sedentarios, mientras que los estadios como huevos y larvas son altamente dispersivos, siendo características de ciertos grupos como los peces loros (Scaridae), cirujanos (Acanthuridae), mariposas (Chaetodontidae), ángeles (Pomacanthidae), señoritas (Labridae) y damiselas (Pomacentridae).

Aguilar *et al.* (2014), realizaron un estudio al noroeste de Cuba, con el objetivo de encontrar diferencias entre hábitats en la distribución de tallas y densidad de 34 especies de peces de arrecifes, las cuales pueden ser clasificadas, a priori, como especies con cambios ontogénicos en el hábitat. Además, estos autores, encontraron diferencias significativas en la densidad y composición por tallas entre los hábitats de arrecife y manglar, que indicaron un uso variable de los hábitats costeros dependiendo de la especie.

Los manglares fueron especialmente importantes para dos especies (*L. apodus* y *L. griseus*), que a lo largo de la plataforma fueron las únicas que mostraron gradientes bien definidos en las tallas.

En el trópico, los manglares y los pastos marinos son ecosistemas altamente productivos, donde se crían y alimentan gran variedad de larvas y juveniles de pe-

ces e invertebrados que tendrán su vida adulta en el arrecife (Nagelkerken *et al.* 2008; Vaslet *et al.* 2015), ya que estos ambientes les brindan abundante fuente de alimento, refugio y protección contra depredadores (Beck *et al.* 2001; Laegds-gaard & Johnson 2001). La cercanía entre manglares y praderas de pastos marinos y la poca influencia de las mareas en el Caribe, propicia un intercambio energético permanente entre estos hábitats mediado por las migraciones diurnas y nocturnas de varios peces (Kopp *et al.* 2007) y sus actividades de alimentación (Heithaus *et al.* 2011; Vaslet *et al.* 2015).

Los factores ambientales que modulan la reproducción de especies de aguas tropicales son principalmente la temperatura y los recursos alimentarios (Bye 1984; Mendizábal 2013; Pankhurst & Porter 2003). Otros factores que resultan relevantes en estos ambientes son el fotoperíodo, la fase lunar, la época climática (lluviosa o seca), la salinidad y las interacciones sociales (Brooks *et al.* 1997; Pankhurst & Porter 2003). De esta manera las especies tropicales pueden tener temporadas anuales de desove que van desde una semana o dos hasta gran parte del año (Sadovy 1996). Los grandes meros (Serranidae) tienen largas temporadas de desove (hasta 5 meses) y en algunas la presencia de ovocitos en varias etapas en una hembra madura (desarrollo ovocitario asincrónico), sugiere que desovan repetidamente durante la temporada de reproducción (Sadovy 1996; Rhodes & Warren-Rhodes 2005).

Especies tropicales pequeñas pelágicas de vida corta y rápido crecimiento como el machuelo, *Ophistonema oglinum*, (Tabla 4.1) y varios engraulidos y clupeidos, se alimentan de zooplancton y zoobentos principalmente, por lo que su alimento depende de la productividad de las masas

de agua; por tanto, los eventos de desove de estas especies suelen ocurrir al final de procesos de afloramiento o surgencia, de modo que las larvas encuentren oferta alimenticia. Especies epipelágicas como *Auxis thazard*, *Caranx crysos*, *Euthynnus alletteratus*, *Scomberomorus brasiliensis*, al igual que bentopelágicas como el sable *Trichirus lepturus* (Tabla 4.1) encuentran en la época lluviosa la temporada propicia para desovar ya que las descargas de aguas continentales combinadas con las corrientes, generan disminución en la salinidad, aumento en la temperatura y la concentración de clorofila, condiciones que probablemente favorecen la supervivencia de sus larvas (Posada-Peláez *et al.* 2012).

En especies como el pargo rayado *Lutjanus synagris* (Tabla 4.1), el ronco cocó *Conodon nobilis*, la corvina *Micropogonias furnieri*, la picua *Sphyaena guachancho* el desove también ocurre cuando la surgencia está debilitada o ausente y la temperatura y el aporte de aguas continentales es alto y la salinidad baja, características de la época lluviosa. De esta manera, las larvas encuentran suficiente alimento para sobrevivir y una ventana ambiental óptima que minimiza los factores limitantes como la falta de alimento, fuerte turbulencia o transporte fuera de la costa (Paramo *et al.* 2009). En Cuba, afirman que el desove parece darse entre luna llena y cuarto menguante del mes posterior a las lluvias, momento donde se presentan las mejores condiciones océano-meteorológicas (Claro & Lindeman 2008).

### 4.5. Dinámica energética

El conocimiento de la dinámica energética de las especies ícticas en sus diferentes etapas de crecimiento es de gran relevancia para implementar modelos

bioenergéticos. Dichos modelos tienen múltiples aplicaciones: establecer los stocks de ciertos depredadores pelágicos (Stewart & Ibarra 1991), examinar efectos potenciales del calentamiento global en la producción pesquera (Hill & Magnuson 1990), evaluar la depredación de fases larvarias (Hartman & Margaf 1993; Hartman & Brandt 1995), estimar la acumulación de contaminantes orgánicos (Barber *et al.* 1991), y el efecto de los cambios ambientales y de la biodiversidad de las presas en el crecimiento de los peces depredadores (Brandt *et al.* 1992).

Aunque el uso de estos modelos en ecología y gestión de pesquerías ha aumentado de manera notable en los últimos años para los recursos de áreas templadas (Muñoz 2014), estos estudios siguen siendo incipientes en ambientes tropicales. El crecimiento y almacenamiento de energía de un pez está ligado a las condiciones ambientales y a los ciclos de producción que se dan en cada hábitat (Wang & Houde 1994), por lo que la densidad energética puede no solo variar entre especies, sino que cambia dentro de una misma especie de acuerdo al estado de madurez, el desarrollo ontogenético, o la época del año (Paul *et al.* 1998), así como a diferencias estacionales o geográficas (Tierney *et al.* 2002).

La escasa estacionalidad que se presenta en los trópicos y la oferta relativamente constante de alimento, hace que muchas de las especies que habitan estos ambientes tengan periodos reproductivos largos o varios picos en el año. En este contexto, se espera tengan una estrategia energética de tipo *income breeding* y utilicen la energía disponible que está ingresando constantemente a través de la alimentación durante el periodo reproductivo para generar sus productos gonadales. Sin embargo, si las condiciones ambientales son lo suficientemente adecuadas, el

ingreso energético es mayor al necesario y algunas especies acumulan grasa en la cavidad visceral a manera de reserva energética (Bustos-Montes *et al.* 2018), por lo que es muy probable que varias especies tropicales presenten una estrategia mixta en la que pueden de una manera plástica y resiliente alimentarse durante la temporada de desove y/o acumular energía durante el periodo reproductivo. Si bien varios estudios documentan actividad trófica durante el periodo de desove, es necesario aplicar técnicas de análisis de composición proximal en diferentes tejidos de reserva (músculo, hígado y gónada) que faciliten la determinación de la estrategia de acumulación, movilización y uso de la energía asociada a la reproducción en peces tropicales.

### 4.6. Estrategias y tácticas de desove

Las condiciones ambientales del trópico permiten que los periodos reproductivos de diferentes especies sean muy largos (Goldberg & Au 1986; Mendizábal 2013), e incluso en algunos casos, que tengan la capacidad de reproducirse a lo largo del año (Tabla 4.1). La identificación de los periodos reproductivos, picos de desove, así como la estimación de la fecundidad, talla de madurez y el tipo de desarrollo ovocitario, permite inferir la táctica reproductiva de las poblaciones y su variación inter e intraanual. Los patrones de reproducción de las especies arrecifales tropicales son tan diversos, que la fecundidad, por ejemplo, varía entre especies, años e individuos, de tal modo que las diferencias en la producción de huevos de hembras conoespecíficas de diferentes tamaños puede ser de órdenes de magnitud. La morfología y tamaño del cuerpo también influyen en la fecundidad, de modo que es menor en las formas com-

primidas y pequeñas y mayor en las redondeadas y grandes (Sadovy 1996).

En cuanto al tipo de huevos, la mayoría de especies tropicales arrecifales producen huevos y larvas pelágicas, y consecuentemente con la variedad en duración del pico reproductivo, las hembras pueden desovar pocas o muchas veces al año. Muchas especies coinciden en desovar al anochecer, y algunas lo hacen de acuerdo al ciclo lunar o de mareas, sobre todo las que forman agregaciones reproductivas (Rhodes & Warren-Rhodes 2005). Si bien el desove puede ocurrir en áreas de residencia, varias especies tienen sitios de agregación definidos y alejados. Se cree que la preferencia por lugares específicos donde se realizan agregaciones de desove responde a lograr una mayor dispersión o supervivencia de las larvas (Sadovy 1996).

Recientemente, la invasión del pez león en el Atlántico occidental y la amenaza que representa para la estructura y función de varios ecosistemas muy biodiversos como los del Caribe, ha incentivado que se profundice en el conocimiento de la biología de *Pterois volitans*. Parte del éxito del proceso invasivo de esta especie está relacionado con su eficiente estrategia reproductiva, basada en un desarrollo ovocitario asincrónico, alta fecundidad y la capacidad de reproducirse durante todo el año en aguas colombianas (Bustos-Montes *et al.* 2018).

Varias de las especies tropicales presentan desoves parciales, sincrónicos por grupos, lo que está muy relacionado con los extensos periodos reproductivos, tal es el caso para los peces caribeños *Caranx crysos*, *Euthynnus alletteratus*, *Selar crumenophthalmus* y *Scomberomorus brasiliensis* (Camacho 2011; Alfaro-Martínez *et al.* 2016) y la Sierra del Pacífico *Scomberomorus sierra* (Eraso *et al.* 2017). El tamaño de los ovocitos puede ser variable,

y en muchos casos se ha documentado una relación significativa entre el tamaño y cantidad de los huevos y la talla de los peces, coincidiendo con la hipótesis de los grandes megadesovadores (BOFFFF). En todo caso, una de las temáticas de la ecología reproductiva menos abordada en especies tropicales es la determinación del tipo de fecundidad y la estimación de la misma, lo que limita el conocimiento sobre la capacidad productiva de los stocks y por ende de los reclutas potenciales.

### 4.7. Perspectivas

Dada la vulnerabilidad por presión pesquera que tienen los meros y pargos que realizan agregaciones reproductivas, son necesarias medidas eficientes de manejo, que a su vez requieren sólida información sobre la actividad reproductiva estacional de las especies involucradas, y programas de monitoreo en entidades estatales. Si bien hay algunas iniciativas de protección sobre las agregaciones reproductivas de peces de importancia comercial en diferentes países, en otros el conocimiento sobre la dinámica de estas es incipiente y puede convertirse en una línea de investigación futura.

Por otro lado, es evidente la dependencia y estrecha relación entre los impulsos ambientales y la reproducción, por lo que es necesario profundizar en este tema a diferentes escalas temporales (intra e interanuales), así como espaciales y batimétricas. La combinación de técnicas novedosas como el uso de imágenes satelitales, estaciones meteomarcas, biomarcadores, isótopos estables y microquímica de otolitos, facilitan el entendimiento de la influencia ambiental, sobre el patrón reproductivo de las especies, así como aspectos relacionados con el reclutamiento y la dispersión. El uso de modelos biofísicos e hidrodinámicos en aras de profun-

dizar sobre el entendimiento de procesos espacio-temporales de las larvas es una temática que ha sido poco explorada en aguas tropicales. Si se desarrollaran más investigaciones en este tema, podrá entenderse mejor la conectividad larval, el éxito en el asentamiento y la historia de vida, así como simular el impacto del cambio climático sobre los estados de vida temprana.

Las variaciones ambientales generadas por el cambio climático, han provocado que muchas especies migren hacia ambientes más favorables ya sea a ambientes más templados o más profundos. Por lo anterior las estrategias reproductivas pueden verse alteradas tanto en la fisiología de los individuos como en el comportamiento, lo que podría provocar cambios en las zonas de agregaciones reproductivas, así como las áreas y épocas de desove. Por lo tanto, se deben realizar estudios dirigidos a la evaluación de estas nuevas condiciones que describen las adaptaciones de las especies en términos de ecología reproductiva.

Como se mencionó antes, se conoce muy poco sobre la estrategia de asignación de recursos en el dominio tropical y dada su relevancia en el entendimiento del éxito reproductivo, es importante que sea considerado en futuras investigaciones como una herramienta para el complejo manejo de las pesquerías tropicales. Otra temática poco abordada en ambientes tropicales es la influencia de la reproducción en el reclutamiento, son escasas las estimaciones de parámetros de crecimiento, mortalidad, determinación de edad y, por tanto, dichos aspectos no son considerados en los planes de ordenamiento y conservación. Se considera necesario que las estrategias de manejo que consideren los aspectos reproductivos y que aseguren el aprovechamiento sostenible de los recursos marinos.

## Referencias

- Aburto-Oropeza, O.; B. Erisman; C. Valdez-Ornelas & G. Danemann. 2008. Serránidos de importancia comercial del Golfo de California: Ecología, pesquerías y conservación. *Ciencia y Conservación*, 2008: 1-23.
- Afonso, P.; Sosa-Cordero, E. & Erisman, B. 2018. *Mycteroperca phenax*. The IUCN Red List of Threatened Species, [online], IUCN Global Species Programme Red List Unit, UK. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T132729A46916602.en>
- Aguilar, C.; G. González-Sansón; Y. Cabrera; A. Ruiz & C. R. Allen. 2014. Variación entre hábitats de la densidad y composición por tallas en peces de arrecife de la región noroccidental de Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 62: 589-602.
- Alfaro-Martínez, S.; D. Bustos-Montes; S. Salas-Castro; J. Gómez-León & M. Rueda. 2016. Fecundidad del jurel aleta amarilla, *Caranx hippos* (Linnaeus) en el Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 45: 123-134. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2016.45.1.633>
- Allen, G. R. 1985. Snappers of the world: An annotated and illustrated catalogue of lutjanid species known to date, vol. 6, FAO species catalogue. FAO Fisheries Synopsis, N° 125, Rome, 208 pp.
- Allsop, D. J. & S. A. West. 2003. Constant relative age and size at sex change for sequentially hermaphroditic fish. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 921-929. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00590.x>
- Avise, J. C. 2011. Hermaphroditism: A primer on the biology, ecology, and evolution of dual sexuality, Columbia University Press, New York, 251 pp.
- Bailly, N. 2015. *Chaetodon capistratus*. In: Froese, R. & D. Pauly (Eds). FishBase, [on-line], World Register of Marine Species, Flanders Marine Institute, Belgium. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetail&id=159661>
- Barber, M. C.; L. A. Suárez & R. R. Lassiter. 1991. Modelling bioaccumulation of organic pollutants in fish with an application to PCBs in Lake Ontario salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 318-337. <https://doi.org/10.1139/f91-044>
- Beck, M.W.; K. L. J. Heck; K. W. Able; D. L. Childers; D. B. Eggleston; B. M. Gillanders; B. Halpern; C. Hays; K. Hoshino; T. J. Minello et al. 2001. The identification, conservation and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience*, 51: 633-641. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0633:TICAMO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0633:TICAMO]2.0.CO;2)
- Bergmann, M.; H. Hinz; R. E. Blyth; M. J. Kaiser; S. I. Rogers & M. Armstrong. 2004. Using knowledge from fishers and fisheries scientists to identify possible groundfish "Essential Fish Habitats". *Fisheries Research*, 66: 373-379. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2003.07.007>
- Brandt, S. B.; D. M. Mason & E. V. Patrick. 1992. Spatially-explicit models of fish growth rate. *Fisheries*, 17: 23-35. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1992\)017<0023:SMOFGFR>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1992)017<0023:SMOFGFR>2.0.CO;2)
- Breder, C. M. & Rosen, D. E. 1966. Modes of reproduction in fishes. T. F. H. Publications, Neptune City, New Jersey, 941 pp.
- Brooks, S.; C. R. Tyler & J. P. Sumpter. 1997. Egg quality in fish: what makes a good egg? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7: 387-416. <https://doi.org/10.1023/A:1018400130692>
- Brulé, T. & C. Deniél. 1996. Biological research on the red grouper (*Epinephelus morio*) from the southern Gulf of Mexico. Páginas 28-42 in Arreguín-Sánchez, F. et al. (Eds) *Biology, Fisheries and Culture of Tropical Groupers and Snappers*. Proceedings of an EPOMEX/ICLARM International Workshop on Tropical Groupers and Snappers (ICLARM Conference Proceedings 48). Manila, Philippines, 449 pp.
- Brulé, T. 2009. El hermafroditismo en los peces y su implicación en la vulnerabilidad de las especies a la pesca. Páginas 15-18 in Saborido-Rey, F. et al. (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <https://hdl.handle.net/10261/39081>
- Brulé, T.; X. Renán; T. Colás-Marrufo; Y. Huyon; A. Tuz-Sulub & C. Deniél. 2003. Reproduction in the protogynous black grouper (*Mycteroperca bonaci* Poey, 1860) from the southern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 101: 463-475.

- Burton, M. L.; J. C. Potts & D. R. Carr. 2015. Age, growth, and natural mortality of yellowfin grouper (*Mycteroperca venenosa*) from the southeastern United States. *PeerJ*, 3: e1099. <https://doi.org/10.7717/peerj.1099>
- Bustos-Montes, D.; S. Salas; A. Acero; A. Sanjuán-Muñoz & R. Domínguez-Petit. 2018. Estrategia reproductiva del invasor pez león en el Caribe sur, SB 2018.
- Bye, V. J. 1984. The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. *In*: Potts, G. W. & Wootton, R. J. (Eds). *Fish reproduction: Strategies and tactics*. Academic Press Inc., London, 187-205.
- Caiafa, I.; J. Narváez & S. Borrero. 2011. Algunos aspectos de la dinámica poblacional del jurel *Caranx hippos* (piscis: carangidae) en bocas de ceniza, Caribe colombiano. *Revista MVZ Córdoba*, 16: 2324-2335. <https://doi.org/10.21897/rmvz.291>
- Camacho, L. 2011. Estimación preliminar de la fecundidad en algunas especies de importancia comercial (familias Carangidae y Scombridae) en el Departamento del Magdalena, Caribe colombiano. Trabajo de Grado, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Sede Santa Marta, 130 pp.
- Claro, R y C. Lindeman. 2008. Biología y manejo de los pargos (Lutjanidae) en el Atlántico Occidental, Instituto de Oceanología, CITMA, La Habana, 472 pp.
- Coleman, F. C.; C. C. Koenig & L. A. Collins. 1996. Reproductive styles of shallow-water groupers (Pisces: Serranidae) in the eastern Gulf of Mexico and the consequences of fishing spawning aggregations. *Environmental Biology of Fishes*, 47: 129-141. <https://doi.org/10.1007/BF00005035>
- Crabtree, R. E. & L. H. Bullock. 1998. Age, growth, and reproduction of black grouper, *Mycteroperca bonaci*, in Florida waters. *Fisheries Bulletin*, 96: 735-753.
- Cushion, N. M. 2010. Growth, reproductive life-history traits and energy allocation in *Epinephelus guttatus* (red hind), *E. striatus* (Nassau Grouper), and *Mycteroperca venenosa* (yellowfin grouper) (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). Tesis Doctoral, University of Miami, 144 pp.
- Defeo, O. 2015. Enfoque ecosistémico pesquero: Conceptos fundamentales y su aplicación en pesquerías de pequeña escala de América Latina. *FAO Documento Técnico de Pesca y Acuicultura*, N° 592, Roma, 84 pp.
- Defeo, O.; A. McLachlan; D. S. Schoeman; T. A. Schlacher; J. Dugan; A. Jones; M. Lastra & F. Scapini. 2009. Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 81: 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.022>
- Dubinsky, Z. & N. Stambler. 2011. *Coral Reef: An ecosystem in transition*, Springer, New York, 552 pp.
- Eraso-Ordoñez, J. F.; D. M. Bustos-Montes; S. Salas-Castro; A. Girón & M. Rueda. 2017. Fecundidad de *Scomberomorus sierra* (Perciformes: Scombridae) en el Pacífico colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR*, 46: 29-44.
- FAO. 2020. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2020. La sostenibilidad en acción. Roma, 243 pp.
- Guillet, R. 2008. Global study of shrimp fisheries. *FAO Fisheries Technical Papers*, N° 475, Rome, 331 pp.
- Goldberg, S. R. & D. W. Au. 1986. The spawning of skipjack tuna from the southern Brazil as determined from histological examination of ovaries. Páginas 277-284 *in* Symmons, P. E. K. *et al.* (Eds) *Proceedings of the International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT) - Conference on the International Skipjack Year*. Madrid, Spain, 384 pp.
- Grol, M. G. G.; I. Nagelkerken; A. L. Rypel & C. A. Layman. 2011. Simple ecological trade-offs give rise to emergent cross-ecosystem distributions of a coral reef fish. *Oecologia*, 165: 79-88. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1833-8>
- Hartman, K. J. & F. J. Margraf. 1993. Evidence of predatory control of yellow perch (*Perca flavescens*) recruitment in Lake Erie, U.S.A. *Journal of Fish Biology*, 43: 109-119. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00414.x>
- Hartman, K. J. & B. Brandt. 1995. Trophic resource partitioning, diets, and growth of sympatric estuarine predators. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124: 520-537. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1995\)124<0520:TRPDAG>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1995)124<0520:TRPDAG>2.3.CO;2)

- Heemstra, P. C. & J. E. Randall. 1993. Groupers of the world (family Serranidae, subfamily Epinephelinae): An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date, vol. 16, FAO Species Catalogue. FAO Fisheries Synopsis, N° 125, Rome, 382 pp.
- Heithaus, E. R.; P. A. Heithaus; M. R. Heithaus; D. Burkholder & C. A. Layman. 2011. Trophic dynamics in a relative pristine subtropical fringing mangrove community. *Marine Ecology Progress Series*, 428: 49-61. <https://doi.org/10.3354/meps09052>
- Hill, D. K. & J. J. Magnuson. 1990. Potential effects of global climate warming on the growth and prey consumption of Great Lakes fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119: 265-275. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1990\)119<0265:PEOGCW>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1990)119<0265:PEOGCW>2.3.CO;2)
- Itano, D. G. 2000. The reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in Hawaiian water and the western tropical Pacific Ocean: Project summary. SOEST 00-01, JIMAR Contribution 00- 328, 75 pp.
- Jeyaseelan, M. J. P. 1998. Manual of fish eggs and larvae from Asian mangrove waters, United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Paris, 193 pp.
- Kalikoski, D. C. & M. Vasconcellos. 2003. Fishers' knowledge role in the co-management of artisanal fisheries in the Estuary of Patos Lagoon, Southern Brazil. Páginas 445-455 in Haggan, N. et al. (Eds) Putting Fishers' Knowledge to Work, Conference Proceedings. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, 504 pp.
- Kjesbu, O. S. 2016. Applied fisheries reproductive biology: Contribution of individual reproductive potential to recruitment and fisheries management. In: Jakobsen, T.; M. J. Fogarty; B. A. Megrey & E. Moksness (Eds). Fish reproductive biology, John Wiley & Sons Ltd, Oxford, 321-366. <https://doi.org/10.1002/9781444312133.ch8>
- Klibansky, N. & Scharf, F. S. (2013). Size-dependent and temporal variability in batch number and fecundity of red porgy, a protogynous, indeterminate spawner, in the U. S. South Atlantic. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 5: 39-52. <http://dx.doi.org/10.1080/19425120.2013.769923>
- Kopp, D.; Y. Bouchon-Navaro; M. Louis & C. Bouchon. 2007. Diel differences in the seagrass fish assemblages of a Caribbean island in relation to adjacent habitat types. *Aquatic Botany*, 87: 31-37. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.01.008>
- Laegdsgaard, P. & C. Johnson. 2001. Why do juvenile fish utilise mangrove habitats? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 257: 229-253. [https://doi.org/10.1016/s0022-0981\(00\)00331-2](https://doi.org/10.1016/s0022-0981(00)00331-2)
- Lucano-Ramírez, G.; S. Ruiz-Ramírez; F. I. Palomera-Sánchez y G. González-Sansón. 2011. Biología reproductiva de la sierra *Scomberomorus sierra* (Pisces, Scombridae) en el Pacífico central mexicano. *Ciencia Marina*, 37: 249-260.
- Manjarrés, L. M.; S. S. Fajardo; L. Duarte & F. Cuello. 2009. El conocimiento ecológico local y su relevancia como fuente de información biológica utilizable para la gestión de pesquerías artesanales. Un estudio de caso en el Caribe colombiano. Páginas 225-227 in Saborido-Rey, F. et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Mendizábal, M. G. 2013. The reproductive biology, condition and feeding ecology of the skipjack, *Katsuwonus pelamis*, in the Western Indian Ocean. Tesis Doctoral, Universidad del País Vasco, 260 pp.
- Muñoz, A. 2014. Contenido energético de especies de peces pelágicos de pequeño y mediano tamaño: diferencias intra e interespecíficas y consideraciones metodológicas. Trabajo de Máster, Universidad de Barcelona, 36 pp.
- Nagelkerken, I.; S. J. M. Blaber; S. Bouillon; P. Green; M. Haywood; L. G. Kirton; J. O. Meynecke; J. Pawlik; H. M. Penrose; A. Sasekumar et al. 2008. The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. *Aquatic Botany*, 89: 155-185. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.007>
- Navarro-Flores, J.; L. Ibarra-Castro; J. M. Martínez-Brown & O. I. Zavala-Leal. 2019. Hermafroditismo en peces teleósteos y sus implicaciones en la acuicultura comercial. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 54: 1-10. <http://dx.doi.org/10.22370/rbmo.2019.54.1.1427>

- Palazón-Fernández, J. L. 2007. Reproduction of the white grunt, *Haemulon plumieri* (Lacépede, 1802) (Pisces: Haemulidae) from Margarita Island, Venezuela. *Scientia Marina*, 71: 429-440. <https://doi.org/10.3989/sci-mar.2007.71n3429>
- Pandian, T. 2010. Sexuality in fishes. Science Publishers, CRC Press, Enfield, Boca Raton, Florida, 218 pp.
- Pankhurst, N. W. & M. J. R. Porter. 2003. Cold and dark or warm and light: Variations on the theme of environmental control of reproduction. *Fish Physiology and Biochemistry*, 28: 385-389. <https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000030602.51939.50>
- Paramo, J.; L. Guillot-Illidge; S. Benavides; A. Rodriguez & C. Sanchez. 2009. Aspectos poblacionales y ecológicos de peces demersales de la zona norte del Caribe colombiano en relación con el hábitat: una herramienta para identificar áreas marinas protegidas (AMPS) para el manejo pesquero. *Caldasia*, 31: 123-144.
- Paramo, J.; D. Pérez y M. Wolff. 2014. Reproducción del camarón rosado *Farfantepenaeus notialis* (Decapoda: Penaeidae) en el Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 62: 513-521. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i2.11650>
- Perea, A.; C. Peña; R. Oliveros-Ramos; B. Buitrón & J. Mori. 2011. Producción potencial de huevos, reclutamiento y veda reproductiva de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*): Implicaciones en el manejo pesquero. *Ciencias Marinas*, 37: 585-601. <https://doi.org/10.7773/cm.v37i4B.1827>
- Perera-García, M. A.; M. Mendoza-Carranza; W. M. Contreras-Sánchez; M. Huerta-Ortiz & E. Pérez-Sánchez. 2011. Reproductive biology of common snook *Centropomus undecimalis* (Perciformes: Centropomidae) in two tropical habitats. *Revista de Biología Tropical*, 59: 669-681.
- Perera-García, M. A.; M. Mendoza-Carranza & S. Páramo-Delgadillo. 2008. Dinámica reproductiva y poblacional del robalo, *Centropomus undecimalis* (perciformes: centropomidae), en Barra San Pedro, Centla, México. *Universidad y Ciencia*, 24: 49-59.
- Posada-Peláez, C.; A. Santafé-Muñoz; M. Grijalba-Bendeck; D. Bustos-Montes; E. González-Sarmiento & J. De La Hoz-Maestre. 2012. Aspectos biológicos de *Caranx hippos* (jurel aleta amarilla) capturado por la pesca artesanal en el departamento del Magdalena, Caribe colombiano. In: Grijalba-Bendeck, M; D. Bustos-Montes, C. Posada-Peláez & A. Santafé-Muñoz (Ed). La pesca artesanal marítima del departamento del Magdalena: una visión desde cuatro componentes, Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Ministerio de la Agricultura y Desarrollo Rural, Proyecto Transición de la Agricultura, Bogotá, 191-207.
- Provost, M. & O. Jensen. 2015. The impacts of fishing on hermaphroditic species and treatment of sex change in stock assessments. *Fisheries*, 40: 536-545. <https://doi.org/10.1080/03632415.2015.1093471>
- Rhodes, K. L. & K. Warren-Rhodes. 2005. Management options for fish spawning aggregations of tropical reef fishes: A perspective. Report prepared for the Pacific Island Countries Coastal Marine Program, The Nature Conservancy. TNC Pacific Island Countries Report, N° 7/05, 55 pp.
- Robertson, D. R. & R. R. Warner. 1978. Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean II: The parrotfishes (Scaridae). *Smithsonian Contribution to Zoology*, 255: 1-26. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.255>
- Rosique, J.; B. Toro; J. G. Marín; N. Galeano & T. Correa. 2008. Algunos lineamientos para la conservación de *Cittarium pica* en la costa Caribe del Darién colombiano. *Boletín de Antropología Universidad de Antioquia*, 22: 314-334.
- Rowell, T. J.; O. Aburto-Oropeza; J. J. Cota-Nieto; M. A. Steele & B. E. Erisman. 2019. Reproductive behaviour and concurrent sound production of Gulf grouper *Mycteroperca jordani* (Epinephelidae) at a spawning aggregation site. *Journal of Fish Biology*, 94: 277-296. <https://doi.org/10.1111/jfb.13888>
- Sadovy, Y. 1996. Reproducción de especies pesqueras de arrecifes. In: Polunin N. V. C. & C. M. Roberts (Eds). *Reef Fisheries*, Chapman & Hall Fish and Fisheries Series, vol. 20. Springer, Dordrecht, 15-59. [https://doi.org/10.1007/978-94-015-8779-2\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-015-8779-2_2)
- Sadovy, Y. & P. L. Colin. 1995. Sexual development and sexuality in the Nassau grouper. *Fish Biology*, 46: 961-976. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb01401.x>
- Sadovy, Y. & M. Domeier. 2005. Are aggregation-fisheries sustainable? Reef fish fisheries as a case study. *Coral Reefs*, 24: 254-262. <https://doi.org/10.1007/s00338-005-0474-6>

- Sadovy, Y. & M. Liu. 2008. Functional hermaphroditism in teleosts. *Fish & Fisheries*, 9: 1-43. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00266.x>
- Salas, S.; R. Chuenpagdee; J. C. Seijo & A. Charles. 2007. Challenges in the assessment and management of small-scale fisheries in Latin America and the Caribbean. *Fisheries Research*, 87: 5-16. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.06.015>
- Salas, S.; R. Chuenpagdee; J. C. Seijo & A. Charles. 2011. Coastal fisheries of Latin America and the Caribbean. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper, Nº 544, Rome, 444 pp.
- Silbiger, H. L. N.; F. J. Hernandez-Blasquez; E. Bessa & J. F. Dias. 2009. Gonad morphology through sex reversal and transition in sergeant major *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus, 1758) (Pomacentridae). Página 69 in Saborido-Rey, F. et al. (Eds) *Actas del Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <https://hdl.handle.net/10261/39081>
- Stewart, D. J. & M. Ibarra. 1991. Predation and production by salmonine fishes in Lake Michigan, 1978-88. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 909-922. <https://doi.org/10.1139/f91-107>
- Teixeira, S. F.; Y. F. Duarte & B. P. Ferreira. 2010. Reproduction of the fish *Lutjanus analis* (mutton snapper; Perciformes: Lutjanidae) from Northeastern Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 58: 791-800.
- Thresher, R. E. 1984. Reproduction in reef fishes. T. F. H. Publications, Inc. Ltd., Neptune City, New Jersey, 399 pp.
- Tiburtino, C.; N. N. Fabr e; V. S. Batista; P. T. C. Chaves; J. Rangely & A. C. Lopes. 2012. Atividade reprodutiva da ictiofauna acompanhante explotada pela pesca de emalhe no litoral central de Alagoas/Brasil, SB 2012.
- Tierney, M.; M. Hindell & S. Goldsworthy. 2002. Energy content of mesopelagic fish from Macquarie Island. *Antarctic Science*, 14: 225-230. <https://doi.org/10.1017/S0954102002000020>
- Vaslet, A. 2015. Foraging habits of reef fishes associated with mangroves and seagrass beds in a Caribbean lagoon: A stable isotope approach. *Ciencias Marinas*, 41: 217-232. <https://doi.org/10.7773/cm.v41i3.2494>
- Vera, M. & J. Llanos. 2012. Recomendaciones sobre una posible veda para la captura de falso volador *Prionotus stephanophrys* (Scorpaeniformes: Triglidae) en Tumbes, Per , SB 2012.
- Vidal-L pez, J.; W. Contreras-S nchez; A. Hern ndez-Franyutti; M. Contreras-Garc a; M. C. Uribe-Aranz bal. 2019. Functional feminization of the Mexican snook (*Centropomus poeyi*) using 17 -estradiol in the diet. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 47: 240-250. <https://doi.org/10.3856/vol47-issue2-fulltext-4>
- Villalobos-Rojas, F.; J. Herrera-Correal; C. A. Garita-Alvarado; T. Clarke & A. Beita-Jim nez. 2014. Actividades pesqueras dependientes de la ictiofauna en el Pac fico Norte de Costa Rica. *Revista de Biolog a Tropical*, 62: 119-138. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.20038>
- Wang, S. B. & E. D. Houde. 1994. Energy storage and dynamics in Bay Anchovy, *Anchoa mitchilli*. *Marine Biology*, 121: 219-227. <https://doi.org/10.1007/BF00346729>
- Warner, R. R. 1982. Mating systems, sex change and sexual demography in the rainbow wrasse, *Thalassoma lucasanum*. *Copeia*, 3: 653-661. <https://doi.org/10.2307/1444666>
- Whaylen, L.; C. V. Pattengill-Semmens; B. G. Bush & M. R. Boardman. 2004. Observations of a Nassau grouper (*Epinephelus striatus*) spawning aggregation site in Little Cayman, including multi-species spawning information. *Environmental Biology of Fishes*, 70: 305-313.
- Whitehead, P. J. P.; G. J. Nelson & T. Wongratana. 1988. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings, vol. 7, FAO species catalogue. FAO Fisheries Synopsis, N  125, Rome, 305-579.

# Capítulo 5



Dinámica reproductiva en aguas continentales y estuarinas

**CHAVES, Paulo de Tarso<sup>1</sup>; AMADIO, Sidineia<sup>2</sup> & SHIBUYA, Akemi<sup>3</sup>**

1. Universidade Federal do Paraná – Curitiba, Brasil

2. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – Manaus, Brasil

3. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – Manaus, Brasil

ptchaves@ufpr.br <sup>1</sup>; sidamadioinpa@gmail.com <sup>2</sup>; ashibuya.1@gmail.com <sup>3</sup>

### Citar como:

Chaves, P.; Amadio, S. & Shibuya, A. 2021. 'Dinámica reproductiva en aguas continentales y estuarinas'. *Ecología Reproductiva y Pesquerías en el Contexto Iberoamericano. Red Iberoamericana de Investigación para el Uso Sostenible de los Recursos Pesqueros (RED INVIPESCA)*. 31 Diciembre de 2021. 111-140.

## 5.1. Introducción

Los cuatro primeros SIBECORP expusieron los avances en la investigación sobre reproducción en recursos pesqueros no sólo de aguas marinas, sino también continentales y estuarinas. Se consideran aguas continentales las de los ríos, lagos y canales de conexión entre ellos, teniendo en común la permanente salinidad cero. En la temporada de lluvias e inmediatamente después, la selva Amazónica aún presenta vegas e igapós, ambientes inundados por el desbordamiento en áreas contiguas. Se consideran aguas estuarinas las que se ubican en la interfaz continente-oceano, lugares semiabierto hacia uno y otro sistema y los expuestos, por consiguiente, a la influencia tanto de vertidos continentales (lluvias y deshielo principalmente, según la región), como de mareas y corrientes marinas.

El conocimiento de los ambientes continentales y estuarinos proviene de todas las franjas de latitud —bajas y altas— de los países latinoamericanos. Destaca Bra-

sil, en mayor volumen la cuenca Amazónica (ejemplos: Amadio & Zuanon 2009; Torrente-Vilara *et al.* 2009; Araújo *et al.* 2012a, c; Doria *et al.* 2012; Hauser *et al.* 2012; Vicentini & Batista 2012; Wagner *et al.* 2015) y del Río Paraná (Corrêa-Alves *et al.* 2012; Ramos Cruz *et al.* 2012; Santos *et al.* 2012; Soares-de-Santana *et al.* 2012; Silveira *et al.* 2018). Otros países representados en aguas dulces y salobres son Argentina, contemplando la cuenca del Río Paraná (Gonzalez *et al.* 2015; Silva *et al.* 2015), la desembocadura del Río de la Plata (Acha *et al.* 2009; Militelli *et al.* 2015) y la laguna de Mar Chiquita (Bruno *et al.* 2012a, b); Uruguay, en la Laguna de Rocha (Norbis *et al.* 2018); Colombia, en los Ríos Atrato (Roa-Cubillos *et al.* 2015) y Magdalena (De Fex-Wolf *et al.* 2012; Gulfo & Jiménez -Segura 2012; Villa-Navarro *et al.* 2015); Nicaragua, en el Lago de Nicaragua (Hernández-Portocarrero & Saborido-Rey 2009); Venezuela, en el Río Apure (Pérez & Castilho 2009); y México, en el Río Usumacinta (Hernández-Gómez *et al.* 2018).

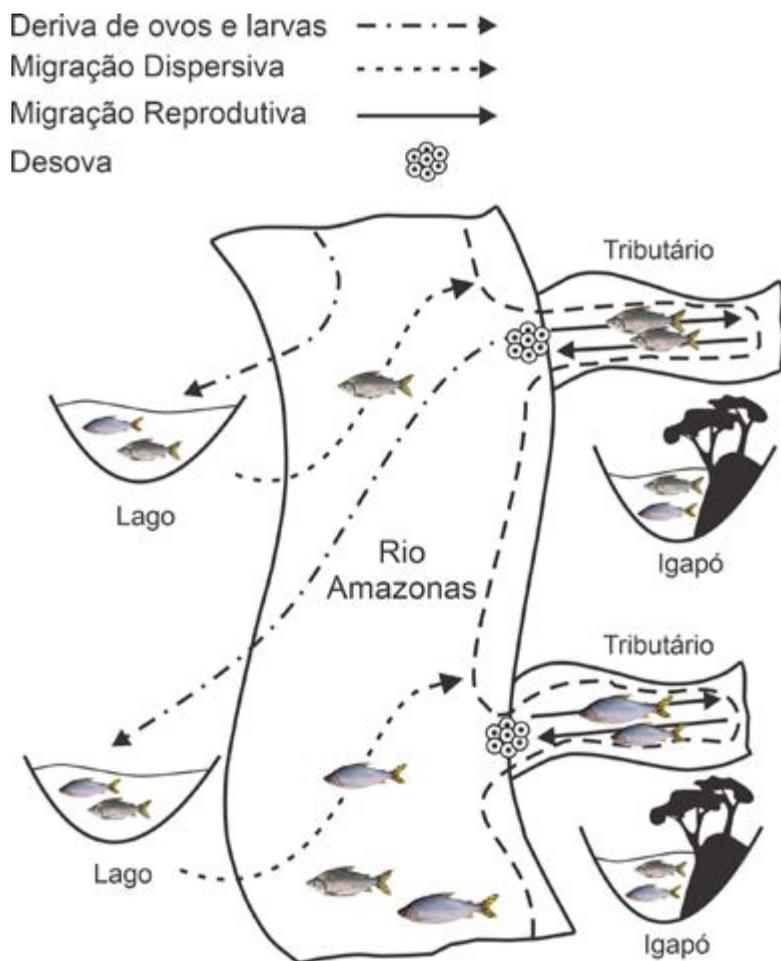
Los resultados aluden a recursos que integran cuatro tipos de pesca:

- (I) artesanal, de pequeña escala. Es especialmente importante en la región del Caribe y en Brasil, donde da empleo a un mayor número de pescadores que la pesca industrial, de gran escala, y produce más de la mitad de los recursos acuícolas de origen extractivo;
- (II) de subsistencia, para consumo de poblaciones ribereñas. Ocurre en regiones de estuario de Latinoamérica, y en mayor grado en el interior de las cuencas fluviales de la Amazonia brasileña, boliviana, peruana, colombiana. Allí, el pescado constituye la mayor —cuando no la única— fuente de proteína animal de la dieta;
- (III) recreativa, en ocio y competencias. Común en aguas continentales y de estuario de Latinoamérica y Europa, se considera práctica estratégica para la economía local y positiva para la conservación, en particular en la modalidad de captura-y-suelta; y
- (IV) para fines ornamentales y de acuariofilia. Aunque las especies costeras y de agua dulce de Sudamérica también se producen en la actualidad en laboratorios de Asia y Europa, el mercado brasileño de ornamentales sigue siendo importante para el abastecimiento local y la exportación.

Los grupos taxonómicos mencionados son mayoritariamente de peces. En agua dulce, destacan los órdenes Characiformes, de los sábalos; Cichliformes, de los pavones; Siluriformes, de los bagres; y

Perciformes, de las corvinas de río. Y, en los estuarios, destacan los órdenes Clupeiformes, de las sardinas y anchoas; Mugiliformes, de las lisas; Siluriformes, de los bagres marinos; y Perciformes, de corvinas y robalos. Los crustáceos están representados por los langostinos, estudiados principalmente en la Laguna dos Patos, el mayor sistema lagunar de Sudamérica. Los moluscos de aguas continentales y estuarinas no fueron objeto de comunicación en los primeros SIBECORP. La reproducción de Chondrichthyes está asociada a la acuariofilia (rayas Amazónicas - Araújo *et al.* 2012b); y la de Cyprinodontiformes, teleósteos anuales de crecimiento rápido y muerte en la sequía, al estudio de caso en régimen de sequías periódicas, ambientes áridos del noreste brasileño (Do Nascimento *et al.* 2012).

Se sabe asimismo que los sistemas continentales y estuarinos son estratégicos para la reproducción de recursos pesqueros marinos. Después de todo, reciben a los adultos desovantes de varias especies, o constituyen entornos propicios para el desarrollo de las fases iniciales y crecimiento de los jóvenes. De este modo, este capítulo explora la dinámica reproductiva de las especies de agua dulce y de estuario, especialmente peces y langostinos en menor grado, centrándose en los estudios divulgados en SIBECORP. Los resultados se presentan de forma sistematizada, a la luz del comportamiento de las especies y del comportamiento de ocupación, aquí tratado como asociación. Asimismo, con independencia de las presentaciones de SIBECORP, se añade información sobre otros grupos explotados regionalmente, además de los peces, y que ayuda a establecer el estado del arte sobre el conocimiento de los recursos pesqueros iberoamericanos en esos ecosistemas. Es el caso de los cangrejos y las



**Figura 5.1.** Modelo de migración reproductiva del yaraquí (*Semaprochilodus insignis* - yaraquí de escamas gruesas- y *Semaprochilodus taeniurus* -yaraquí de escamas finas) en la Amazonía Central propuesto por Ribeiro (1983). La migración dispersiva ocurre cuando el agua del río está vaciando y la migración reproductiva, el desove y la deriva de huevos y larvas, cuando el río se está llenando. “Igapó” es un término indígena que significa bosque periódicamente inundado por aguas negras y transparentes.



yaraquí de escamas gruesas



yaraquí de escamas finas

Fotos tomadas del libro “Peixes Comerciais de Manaus” (<https://repositorio.inpa.gov.br/handle/1/4700>).

ostras. Son grupos en los que la historia de vida incluye la fase larval planctónica y los adultos bentónicos, hábitats que acentúan la importancia de las buenas prácticas extractivas y de cultivo para la explotación sostenible de los ambientes de aguas interiores y costeras.

### 5.2. Atributos reproductivos según la ocupación del entorno

Los ríos y estuarios ofrecen a los peces e invertebrados de interés pesquero un sinnúmero de entornos favorables para la reproducción, entendiéndose ésta como el conjunto de etapas que comienza con la maduración gonadal; puede incluir la formación de nidos (Silva *et al.* 2019); también el apareamiento para el desove y la fecundación (o para la fecundación y el parto, en las especies de fecundación interna); y se extiende al crecimiento de las etapas juveniles. En tal escenario, la vegetación, en particular los macrófitos en ambiente fluvial y los manglares en estuarios de baja latitud, componen lugares estratégicos para la ontogénesis, como registran Ramos Cruz *et al.* (2012) en relación a especies de Characidae, continentales; y Chaves & Bouchereau (2000) en relación a Perciformes variados, marinos. Por otro lado, los ambientes inestables y con fuertes oscilaciones químicas y físicas —turbidez, pH, salinidad, corrientes, nivel del agua, etc.— originan riesgos para el éxito reproductivo. El comportamiento oportunista, con atributos de tendencia r-estratega, se convierte entonces en una valiosa respuesta selectiva. Soares-de-Santana *et al.* (2012) lo destacan en carácidos de embalses de la región central de Brasil, donde el tamaño medio de maduración ( $L_{50}$ ) acom-

paña al tamaño máximo de las especies, y la maduración gonadal se alcanza muy rápidamente. Las fecundidades altas son comunes en los recursos pesqueros de ambientes inestables. En un carácido de importancia comercial nicaragüense, *Brycon guatemalensis* (machaca o sardinita macabil), la fecundidad relativa estimada por Hernández-Portocarrero & Saborido-Rey (2009) es de 11.600 huevos/g, y se relaciona con la longitud del individuo en una razón superior a 3. Tal progresión exponencial de la fecundidad con el tamaño corpóreo lleva a los autores a recomendar la no captura de individuos en el tamaño medio de la primera maduración, pues en ellos la fecundidad aún está por debajo de la que pueden alcanzar. También con relación al desove parcelado, Silveira *et al.* (2018) muestran que en peces del Río Paraná, Brasil, se refleja en valores de Factor de Condición sincronizados con inversión energética continua, y se considera una estrategia adaptativa a situaciones de oscilación ambiental.

No es de extrañar, por lo tanto, que en determinadas fases de su vida los individuos de muchas especies de agua dulce o de estuario emprendan desplazamientos. Las migraciones se convierten así en un fenómeno espectacular y extremadamente complejo, y que involucra también a los recursos pesqueros. Se incluyen varios tipos de movimientos (anádromos, catádromos, potádromos, oceanódromos etc.), basados en procesos tróficos, reproductivos, entre otros, y que implican uso de hábitats (Gross *et al.* 1988). En los ambientes continentales y estuarinos, Barthem & Goulding (1997) mostraron que la redistribución de parte o de toda la población de peces en el tiempo y en el espacio presenta ventajas, como el aumento de la tasa de natalidad y de crecimiento, y la disminución de la

mortalidad. El asunto es controvertido y la nomenclatura, diversa, principalmente por la dificultad de conceptualizar los diferentes tipos de movimientos, sobre los que todavía se sabe poco.

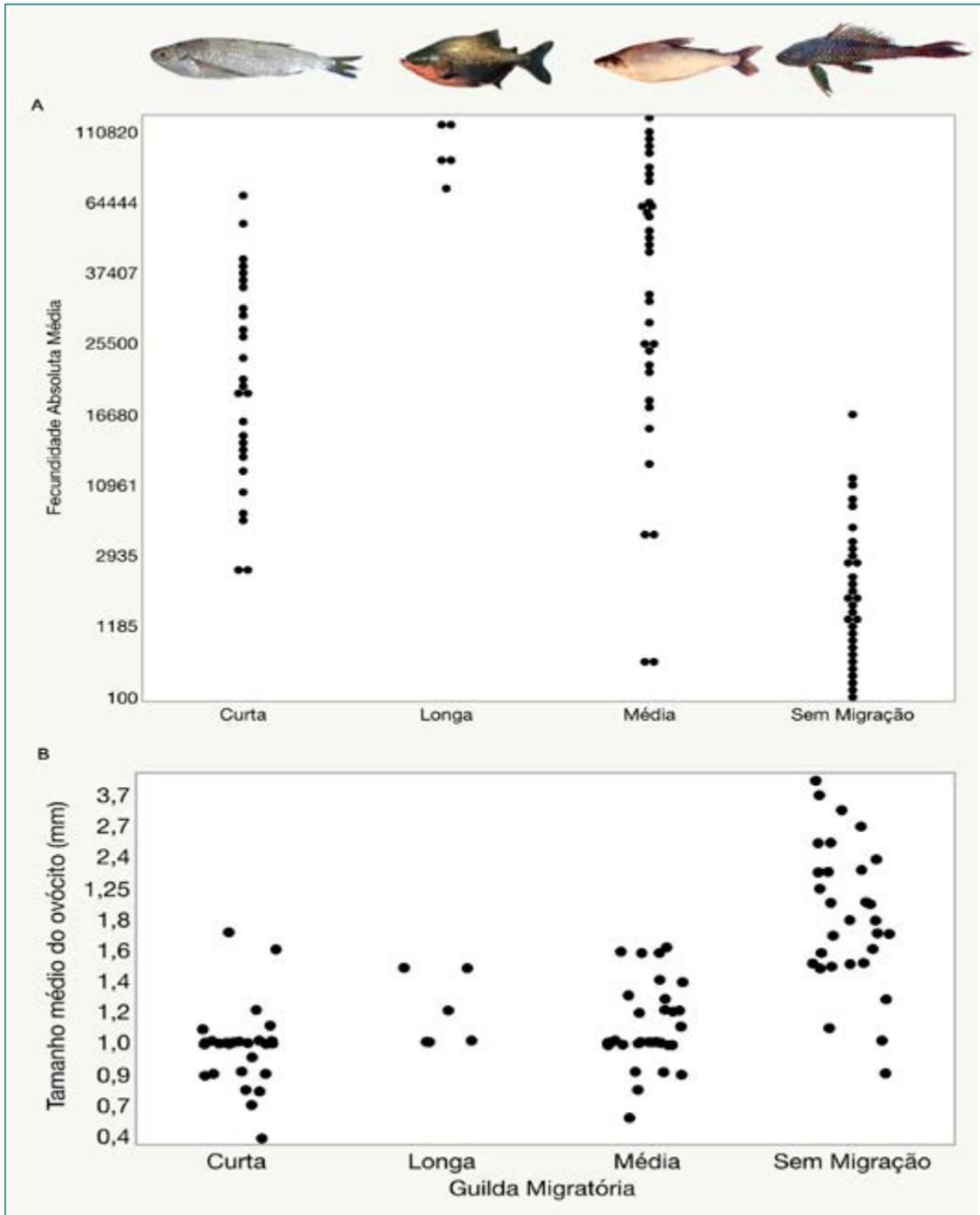
El conocimiento sobre la reproducción de los recursos pesqueros no depende solo del estudio de adultos, posreclutamiento. Además, se complementa con la detección de huevos y larvas, fases del desarrollo que atestiguan la contribución del entorno al ciclo de vida de las especies. En el norte de Portugal, el ictioplancton del estuario del río Lima representa al menos 50 especies. Algunas tienen una gran abundancia; la mayoría, no. La estacionalidad regula la abundancia, y las diferencias a lo largo del año superan a las interanuales (Ramos *et al.* 2006). En el interior de ese estuario la salinidad se manifiesta hasta 20 km, lo que explica la amplia ocurrencia de grupos marinos, de carácter tanto ocasional (ejemplos: Clupeidae, la sardina *Sardina pilchardus*, y Carangidae, la palometa *Trachurus trachurus*), como regular (por ejemplo: Gadiformes, la barbada *Ciliata mustela*, y Bothidae, el lenguado *Solea senegalensis*) (Ramos *et al.* 2006). En los países iberoamericanos y en todo el mundo, la vegetación de pantanos salados, así como la de manglares en las latitudes bajas, crean condiciones favorables para el resguardo de huevos y larvas. En algunos casos el desove ocurre en el interior del estuario, como en el pejerrey *Atherina boyeri* del Río Guadalquivir, España (Fernández-Delgado *et al.* 1988), y *Atherinella brasiliensis* de la Laguna de Barra do Saí, Brasil (Vendel & Chaves 2006). Sin embargo, con frecuencia el ictioplancton es simplemente arrastrado desde la Plataforma hasta el estuario, sin que el desove haya ocurrido en este sistema, hecho que acaba integrándolo en el ciclo de vida de

los recursos explotados en la Plataforma Continental.

A pesar de la dificultad de definir la dinámica de movimientos de los recursos pesqueros, en la Amazonía Bayley & Petre Jr (1989) clasificaron las especies como sedentarias o residentes, y migratorias. Tales asociaciones fueron utilizadas por Isaac & Barthem (1995) como forma de clasificar el uso de los diferentes hábitats para los desplazamientos reproductivos.

En el caso de los peces, las especies de agua dulce realizan todas las etapas del ciclo de vida en el ecosistema continental, incluyendo los hábitats lacustres y fluviales (Zapata & Usma 2013; Obande *et al.* 2012). Los desplazamientos son longitudinales, en el canal del río principal y sus afluentes, o laterales, entre el río y la zona de inundación y los lagos marginales, pudiendo implicar distancias largas o cortas (Barthem & Goulding 1997; Villamil-Rodríguez *et al.* 2018). En Sudamérica, constituyen una excepción al menos tres grandes bagres de la familia Pimelodidae, *Brachyplatystoma platynemum*, *B. rousseauxii* (dorada) y *B. vaillantii*, recursos de captura tradicional en el norte de Brasil. Estos siluriformes de agua dulce recorren 3.000 km entre los límites peruanos y colombianos, y alcanzan el entorno de estuario, la desembocadura del Río Amazonas, en el Océano Atlántico (Barthem & Goulding 1997).

No menos importantes son las especies migratorias de la Orden Characiformes, que representan gran parte de la pesca comercial en aguas neotropicales, que también pueden recorrer distancias relativamente largas, como el yaraquí, *Semaprochilodus* spp. Es común que los recursos migratorios de agua dulce se desplacen río arriba para completar el desarrollo de las gónadas y desovar. Son especies



**Figura 5.2.** Distribución de valores promedio de fecundidad y tamaño del ovocito en cada asociación migratoria (guilda migratoria) de 63 especies de peces de las tierras bajas de la Amazonía Central. Representantes de cada "guilda migratoria" (Curta: *Triportheus auritus* - sardinha; Longa: *Colossoma macropomum* - tambaqui; Média: *Potamorhina latior* - branquinha; Sin migración: *Pterygoplichthys pardalis* - acari-bodó).

Fotos tomadas del libro "Peixes Comerciais de Manaus". (<https://repositorio.inpa.gov.br/handle/1/4700>).

con fecundidad expresiva y ovocitos pequeños, desove total/único, fecundación externa, y que no presentan cuidado parental. Generalmente son peces de tamaño mediano a grande, con estrategia reproductiva estacional (*sensu* Winemiller 1989). Los desplazamientos en las vías fluviales pueden ser obstruidos —parcial o definitivamente— por diques, con consecuencias sobre el potencial reproductivo del stock. Tal efecto es relatado para el sábalo, *Prochilodus lineatus*. Las especies de este género, el 'sábalo' o 'bocachico' *P. magdalenae* en las cuencas de los Ríos Atrato, Magdalena y Sinú, Colombia, y *P. lineatus* en el norte de Argentina (Gonzalez *et al.* 2015), son muy importantes para la pesca comercial en aguas interiores sudamericanas. En el caso de *P. lineatus*, ya fue uno de los principales recursos explotados en el pantanal brasileño. Las estimaciones de reclutamiento apuntan a un acusado descenso entre 2003 y 2008, debido a la construcción de una presa en el río Manso, en el Centro-Oeste del país. La conclusión fue obtenida por Corrêa-Alves *et al.* (2012) mediante modelado de la dinámica poblacional, utilizando bases de datos de pesca comercial (captura y esfuerzo, distribución de longitudes y de edades) y de pesca experimental, incluido el ictioplancton. Por otro lado, los entornos de presa pueden proveer mayor oferta alimentaria, lo que, según Silva *et al.* (2015), explicaría valores más altos de Factor de Condición del dorado, *Salminus brasiliensis*, uno de los objetivos de la pesca recreativa en ríos sudamericanos, inmediatamente aguas abajo de la Represa Yacyretá, norte de Argentina. En esta región, Gonzalez *et al.* (2015) registraron individuos de *P. lineatus* maduros y con elevados valores de Índice Gonadosomático que, al no encontrar condiciones adecuadas para el desove, reabsorben el material gonadal.

Otros Characiformes realizan desplazamientos laterales cortos, entre el río principal y el bosque inundado o los lagos marginales, de importancia para la reproducción de los adultos, alimentación y cobijo desde la juventud hasta la etapa adulta. Este es el caso de especies detritívoras y frugívoras, principalmente, que en el interior de Brasil tienen un alto valor en la alimentación de las poblaciones locales.

Al igual que en los entornos fluviales, las lagunas costeras son rutas migratorias particularmente para peces y crustáceos, y en algunos casos para tránsito intermedio de individuos entre ríos y el mar. En la desembocadura del Río de la Plata, cuenca que drena el 20% del continente sudamericano, la mayoría de las especies de teleósteos presentan actividad reproductiva en el mismo estuario, situación que Blaber & Barletta (2016) consideran opuesta a la de la mayoría de los estuarios del mundo. Muchos recursos cuyos stocks son explotados en la Plataforma Continental desovan en las aguas del estuario, o ingresan como jóvenes, permaneciendo allí hasta la edad de reclutamiento. Este es el caso de los peces esciéndidos y mugílidos del Atlántico occidental (Chaves 2020). Lo contrario también ocurre en ciertos langostinos Penaeidae, el desove se da en el mar, y el reclutamiento y captura en el interior de las lagunas y bahías. Las especies que desovan en entornos estuarinos sudamericanos son, en general, ovulíparas, tienen fecundación externa. Los peces Sciaenidae suelen presentar una tendencia r-estratega, con alta fecundidad, crecimiento rápido y alta mortalidad. Lo mismo ocurre con los crustáceos: el langostino *Palaemonetes pugio* de la Laguna de Alvarado, Golfo de México, produce un número de huevos superior al de las especies congéneres

(Cházaro-Olvera 2009). Pero los extremos existen: mientras que en el 'ronco' o 'corvineta' *Bairdiella ronchus* (Sciaenidae) la fecundidad media supera los 180 mil ovocitos (Castro *et al.* 1999 - Colombia), en el bagre *Genidens genidens* (Ariidae), especie con tendencia k-estratega, de baja fecundidad y cuyos machos incuban los huevos en la boca, la producción se limita a pocas decenas (Chaves 1994 - Brasil).

A pesar de las ventajas que ofrecen las migraciones a los recursos pesqueros de aguas dulces y estuarinas, hay riesgos predatorios y derroche energético, y no siempre son necesarias. Ejemplos de recursos sedentarios o residentes en estuarios son las ostras, ampliamente recogidas en los manglares de la región tropical; y los peces cíclidos, comunes en los ríos y lagos brasileños. En estos casos, la reproducción y el reclutamiento son independientes de los cambios ambientales, aunque el reclutamiento y la reproducción pueden tener lugar en microambientes distintos: adultos en bentos y larvas en plancton, en moluscos, y adultos en necton y larvas en plancton, en peces.

A continuación, se comentan aspectos de la dinámica reproductiva y del reclutamiento en aguas continentales y estuarinas, según las asociaciones sedentarias o migratorias que presentan las especies.

### 5.2.1. Recursos sedentarios o residentes, no migratorios

Los entornos lénticos en la Amazonía, con sus vegas e igapós, son el hábitat permanente de peces no migratorios. Entre ellos están los Cichlidae (pavones y escalares), Sciaenidae (corvinas de río) y Osteoglossidae (arawana), cuya importancia económica para la región es inmensa (Bayley & Petrere-Jr 1989; Isaac & Barthem 1995).

Las características ecológicas de los recursos residentes incluyen adaptaciones fisiológicas a ambientes con poco oxígeno disuelto, desove parcelado, y posibilidad de cuidado parental de la prole.

Algunas especies de Cichlidae, muy codiciadas en el mercado de la acuariofilia, presentan una dinámica reproductiva bastante compleja, según lo observado por Rossoni *et al.* (2010) en el pez-disco (*Symphysodon aequifasciatus*) en la Reserva de Desarrollo Sostenible Piagaçu-Purus, bajo Río Purus, Amazonas, Brasil. Contrariamente a lo esperado para la mayoría de los cíclidos, los autores sugieren que la especie desova solamente un lote de ovocitos por evento reproductivo, durante las aguas altas, con posibilidad de desoves sucesivos, en caso de pérdida de la prole (Paiva & Nepomuceno 1989), como estrategia para aumentar las posibilidades de éxito reproductivo. Esta especie habita ambientes lénticos y poco profundos, en las orillas de lagos, vegetación acuática o bosque inundado, pero principalmente en troncos y ramas de árboles, donde se realiza mayormente la pesca (Rossoni *et al.* 2014). El uso de atractores artificiales con ramitas de árboles para fomentar la aglomeración de peces y facilitar la captura es común entre los pescadores; la presencia del pez-disco puede ser detectada visualmente por medio de inmersión, por las señales acústicas emitidas por los peces, o incluso por la vibración causada por su desplazamiento entre las ramas.

Otro recurso de agua dulce destacado, con alto valor comercial para la alimentación y la pesca recreativa, es el pavón (*Cichla* spp.). A pesar de algunas discrepancias en la literatura sobre la definición de las especies residentes como no migratorias, el pavón presenta tal característica,

posee desove parcelado, construye nido, presenta cuidado biparental e incubación oral (Winemiller 2001, Gomiero & Braga 2004, Muñoz *et al.* 2006). Algunos autores, utilizando métodos clásicos de marcado y recaptura y observación directa, registraron desplazamientos hechos por el pavón. Taphorn & Barbarino-Duque (1993) e Hoeninghaus *et al.* (2003) describieron desplazamientos de corta distancia entre el canal del río y los lagos de la vega. Sin embargo, Souza *et al.* (2016) demostraron, por análisis de la microquímica del otolito, que los desplazamientos que *Cichla temensis* realiza en el Río Negro, Amazonas, Brasil, son mucho más dinámicos y complejos de lo que se pensaba. Los autores observaron que el 42% de los adultos eran capturados en la misma zona en que nacieron. Sin embargo, estos adultos recorren distancias de hasta 21 km durante el período de vida, según observaciones de Hoeninghaus *et al.* (2003), lo que sugiere la existencia del proceso de *homing* para *C. temensis*. Los estudios citados no presentaron evidencias de asociación entre reproducción y desplazamientos. El pavón es también un recurso objetivo en la pesca recreativa, y por eso, ampliamente introducido en ambientes de embalse y presas en otras regiones de Brasil, donde se confirma el éxito reproductivo y de mantenimiento poblacional de sus especies, incluso sin la dependencia de grandes desplazamientos (Gomiero *et al.* 2009; Luiz *et al.* 2010).

Una importante observación sobre los hábitos de vida de los grandes cíclidos realizada por Hoeninghaus *et al.* (2006) es que, aunque las especies de *Cichla* no necesitan realizar movimientos migratorios, buscan alimentarse de especies migratorias. Tales autores observaron que los cíclidos del Río Cinaruco (Venezuela) son dependientes de los períodos hidro-

lógicos para el aumento de la condición corporal, alimentándose de la migradora *Semaprochilodus kneri*, el yaraquí. Entre las especies estudiadas por estos autores, *Cichla temensis* presentó un aumento significativo en la condición corpórea en el período menguante del río, coincidiendo con la llegada de cardúmenes de *S. kneri*, comprobado por análisis del contenido estomacal y de los isótopos estables. De esta forma, se observa que, independientemente de que los movimientos del pavón sean considerados como migratorios, es evidente que estos peces, para obtener los recursos alimentarios, tienen que migrar hacia los ambientes donde viven.

En las áreas con déficit hídrico del Noreste de Brasil, las especies residentes de la Orden Cyprinodontiformes se encuentran confinadas en pequeños cuerpos de agua, sujetos a secarse por completo. Se dice que son peces anuales, uno de los cuales, el 'killifish' *Hypsolebias antenori*, ha sido estudiado por Do Nascimento *et al.* (2012). Su crecimiento es rápido y cuando el charco se seca, toda la población muere. Los huevos son resistentes. Depositados en el sustrato, pasan por una etapa de diapausa, en la que el desarrollo embrionario está temporalmente paralizado. Con la llegada de las lluvias, los huevos eclosionan y se forma una nueva generación.

La proporción entre machos y hembras a menudo difiere de 1:1. En varios casos esto se debe a los atributos de los perfiles de captura, o a los ritmos de crecimiento y las tasas de mortalidad diferenciadas. Sin embargo, las estrategias reproductivas pueden interferir, y esto es lo que sucede en el langostino *Palaemonetes pugio* del Golfo de México. En la Laguna de Alvarado, Cházaro-Olvera (2009) registraron, en el período de reproduc-

ción, una proporción mayor de hembras, explicable por asociaciones poliginicas, o sea, varias hembras en comportamiento de cortejo con un macho único. Un caso similar ocurre en ciertos moluscos, como las ostras nativas sudamericanas *Crassostrea rhizophorae*. En la costa noreste de Brasil, la maduración gonadal y el tiempo de recuperación requieren de las hembras un gasto energético mayor, y así, según Lenz & Boehs (2011), a cada estímulo ambiental favorable al desove, un macho libera gametos con frecuencia y cantidad mayores que una hembra. Un número mayor de hembras que de machos en el período reproductivo se registra también en *Macrobrachium amazonicum* (Lima et al. 2014). Este langostino se distribuye ampliamente en las cuencas sudamericanas y constituye un alimento importante para los habitantes de la Amazonia. En la desembocadura del Río Amazonas, las hembras ovígeras son más frecuentes en la estación lluviosa, y su fecundidad aumenta con la longitud del cuerpo, más que con el peso (Lima et al. 2014), hecho también conocido para numerosas especies de peces (Chaves 2020).

En los estuarios sudamericanos una de las pesquerías más tradicionales y de gran relevancia económica es la de crustáceos braquiuros, siendo *Ucides cordatus*, el cangrejo rojo de manglar del Atlántico, uno de ellos. Especie endémica y sedentaria en manglares de sur a norte de Brasil, los individuos se instalan en madrigueras, de donde se extraen manualmente para consumo directo o venta a restaurantes. Basándose en datos reproductivos, la legislación prohíbe la captura por debajo de cierto ancho de caparazón. La maduración se calcula mediante un examen macroscópico de las gónadas mediante la eliminación del caparazón. Mayor frecuencia de individuos maduros coincide

con temperaturas más altas en el interior de las madrigueras (Castiglioni et al. 2013). En los eventos llamados 'andadas', los adultos salen de sus madrigueras, eventos previsible y que dan pie a los períodos de veda. Hay sincronía con las fases lunares, la luna llena principalmente, épocas de mayor luminosidad y amplitud de las mareas (Sant'Anna et al. 2014). Dos eventos reproductivos se asocian a ese movimiento nocturno de los cangrejos en el manglar: la cópula y la liberación de larvas. Se forman grupos sobre el lodo, con comportamientos agonísticos entre los machos. Luego expelen espuma por la boca y la depositan alrededor del cuerpo, lo que promueve el reconocimiento químico por parte de las hembras, deseando la cópula (Wunderlich et al. 2008). En un mes habrá desove y las larvas se dispersarán en las aguas del estuario. La asociación con el nivel del agua es importante para la reproducción, comprendiéndose así el vínculo entre las andadas y la fase lunar: mayor incidencia de lunas llenas y nuevas, o hasta tres días después (Wunderlich et al. 2008).

Otro recurso no migratorio en las lagunas costeras son las ostras *Crassostrea*. Dos especies nativas en la costa Atlántica latinoamericana son *C. rhizophorae*, de los manglares del Golfo de México, Caribe y Brasil, y *C. brasiliiana*, de este último. La carne es apreciada en la cocina costera, y la talla de las conchas supera los 12 cm. En *C. brasiliiana* a los 2,2 cm los individuos ya son aptos para la reproducción (Castilho-Westphal et al. 2013). Las larvas permanecen en el plancton de las aguas del estuario, y en el reclutamiento los adultos se fijan a raíces del manglar, las rocas y otros sustratos consolidados. Las especies exhiben hermafroditismo simultáneo o secuencial, fecundación externa, y desarrollo embrionario rápido, tan solo

24 horas (Castilho-Westphal *et al.* 2013; Legat 2015). En la costa brasileña progresa la ostricultura, lo que incluye producción de semillas mediante desove y fertilización en laboratorio. En la selección de reproductores, el cloruro de magnesio se utiliza como relajante muscular para la apertura de las valvas y la visualización de las gónadas. Las semillas triploides y los programas de selección reproductiva han mejorado la disponibilidad de las ostras para el cultivo y una mayor rentabilidad. La expulsión de óvulos y espermatozoides implica golpes de bajada y elevación de la salinidad y otras variables abióticas (Chagas & Herrmann 2015). En efecto, Legat (2015) comenta que en el ambiente natural la salinidad es determinante para la liberación de los gametos, especialmente cuando se asocia a una mayor intensidad pluviométrica.

En cuanto a los peces, el valor económico de los recursos de estuarios no migratorios en la costa sudamericana es principalmente indirecto. Las especies son de tamaño pequeño y se llaman forrajeras, por ser fuente de alimento para grandes depredadores, visitantes marinos. Estos sí son objetivo de las capturas comerciales y recreativas, entre las que destaca la pescadilla, *Cynoscion* spp.; la anchoa, *Pomatomus saltatrix*; y el pez-sable, *Trichiurus lepturus* (Chaves 2020). Aunque en menor medida, algunas especies residentes en las lagunas costeras tienen importancia directa para la pesca, como el pejerrey *Atherinella brasiliensis* y *Odontesthes argentinensis*, así como una variedad de especies de sardinas y anchoas, Orden Clupeiformes (Oliveira & Bemvenuti 2006; Llopart *et al.* 2012). Estos recursos residentes en estuarios tienen en común el tamaño reducido, 20 cm, y el hecho de que se reproducen, reclutan y son capturados en el propio sistema. En el caso de

*O. argentinensis*, los adultos se desplazan a aguas poco profundas durante el período reproductivo, donde desovan, de forma parcelada. Los huevos, de 2.000 a 50.000 por puesta, se fijan en la vegetación por medio de filamentos (Oliveira & Bemvenuti 2006).

Son asimismo de hábitos sedentarios en lagunas costeras varias especies de *Cyprinodontiformes*, entre las que se encuentran *Poecilia vivipara* y *Jenynsia multidentata*, las sardinitas o listados. Estos teleósteos no tienen valor para la pesca comercial directa, solo como cebos; se estudia, incluso, su uso como cebo para la captura de túnidos, y en la acuicultura como alimento para peces en cultivo. Son especies eurihalinas, vivíparas de los tipos lecitotrófica, la primera, y matrotrofica, la segunda (Betito 2006). Por lo tanto, la fecundación es interna y el desarrollo directo, con fecundidad muy baja. La retención del esperma de la cópula conduce a fecundaciones sucesivas, superfecundación y presencia simultánea de embriones de diferentes tamaños. En *Anableps anableps* de estuarios del norte de Brasil, por ejemplo, las hembras más grandes albergan en el tracto genital hasta 51 embriones, cuyas longitudes varían de 1 a 10 mm (Cavalcante *et al.* 2012). El crecimiento es rápido, siendo la longitud asintótica alcanzada en sólo uno o dos años, estrategias que aumentan el éxito en la colonización de nuevos hábitats (Betito 2006).

En las bajas latitudes, hasta aproximadamente 27°S, los entornos lagunares están revestidos por una formación fisiográfica exuberante y común a todos los mares tropicales: el manglar. Vegetación densa y halófitas, con raíces aéreas y ramificadas sobre sustrato lamoso y fuerte influencia de mareas son algunos de sus atributos.

El manglar acoge ecofases de numerosos recursos pesqueros marinos y de estuario: pescados, crustáceos y moluscos. La eurihalinidad es un punto común entre la mayoría de las especies, como los Perciformes *Bairdiella ronchus* ('ronco') en Colombia, y *Centropomus parallelus* ('robalo') en Brasil. Soportan variaciones de salinidad de menos de 10 a más de 35 (Castro *et al.* 1999; Chaves *et al.* 2009). A menudo el desove no se produce en el manglar, pero el sistema se utiliza en períodos estratégicos antes de la reproducción, o durante el desarrollo de las etapas juveniles, como en el *B. ronchus* de Santa Marta, Caribe colombiano. En esta especie las larvas y los juveniles se refugian en el manglar, mientras que los adultos se distribuyen por todo el estuario, especialmente en su centro, donde se alimentan de los bancos de ostras (Castro *et al.* 1999). En efecto, tomando como ejemplo la Bahía de Guaratuba, sur de Brasil, se estima que el manglar es lugar de desove para cerca del 40% de las especies de peces que frecuentan el estuario, y lugar de tránsito de individuos en maduración de un número aún mayor de especies, correspondiente al 52-57% de la biomasa total (Chaves & Bouchereau 2000).

### 5.2.2. Recursos migratorios

Los recursos acuáticos migratorios de agua dulce, al igual que los peces, presentan una inmensa variedad de tipos migratorios desde el punto de vista geográfico y funcional, abarcando desde largos desplazamientos recorridos en el canal de los ríos, desde las cabeceras hasta el estuario (ilustrado por el icónico bagre dorado en el Río Amazonas), hasta desplazamientos más cortos, entre el canal del río y los lagos marginales (como es el caso de la piraña *Pygocentrus nattereri*). El estuario representa un entorno de gran importancia

para la migración reproductiva de muchas especies de peces, albergando aquellas que se limitan a esos ambientes, y otras cuyo ciclo de vida incluye la Plataforma Continental, como es el caso de las lisas (*Mugil spp.*). En este punto se abordarán los tipos migratorios en ríos, entre el canal y los lagos marginales, entre el río y el estuario, en el entorno estuarino, y entre éste y el mar, aportando la experiencia de las investigaciones presentadas durante los cuatro SIBECORP, así como ejemplos de otras investigaciones realizadas con recursos acuáticos continentales y estuarinos en ambientes iberoamericanos.

#### 5.2.2.1. En ríos

La dinámica reproductiva de los peces migratorios está fuertemente relacionada con el régimen hidrológico de los ríos, que aporta condiciones favorables para adultos y larvas (Winemiller & Jepsen 1998). Entre las especies de importancia pesquera en la Amazonía, De Fex-Wolf *et al.* (2012) observaron una sincronización de mayor producción de gonadotropina (hormona reproductiva) y desarrollo de las gónadas de *Prochilodus magdalenae* con la disminución del nivel del agua del Río Magdalena, en Colombia. Sin embargo, en un río controlado, la sincronización de las etapas finales de maduración gonadal y desove con las señales ambientales queda modificada, y esa relación no está clara. Incluso en el Río Magdalena, el bagre migrador *Pimelodus grosskopfii*, de alta relevancia para la pesca artesanal, pero amenazado, muestra una estrategia estacional, desovando una vez al año, con la mayor intensidad reproductiva en marzo, que coincide con el inicio de las lluvias (Cala 1997; Villa-Navarro *et al.* 2015).

La literatura ha mostrado que las especies de peces migratorios de grandes dis-

tancias presentan un período reproductivo bien definido, muy relacionado con el inicio del período de lluvia (Agustín *et al.* 2004). Sin embargo, se ha descrito una excepción en el caso del dorado *Salminus brasiliensis*, recurso con gran valor económico comercial y recreacional para el alto Río Uruguay. En esta especie, aunque la pluviosidad está asociada a la actividad reproductiva, ésta transcurre a ritmo frecuente y por un período relativamente largo, evento sistemáticamente registrado durante los 18 años de muestreo en la cuenca del alto Río Uruguay (Zaniboni-Filho *et al.* 2017). La migración del dorado en el Río Paraná implica desplazamientos de hasta 1.000 km, siendo 250 km río arriba, para reproducción, con una velocidad de 0.4 a 21.5 km/día (Bonetto *et al.* 1971; Petrere-Júnior 1985). Mientras, Hahn *et al.* (2011), utilizando telemetría, registraron para la misma especie y en el mismo río un récord de 63.3 km/día, valor muy superior al registrado para el salmón del Pacífico (20 a 30 km/día) en ríos del noroeste de Estados Unidos (Hanson *et al.* 2008).

Entre los peces Characiformes de América del Sur, *Prochilodus lineatus*, el recurso pesquero con mayor producción en los ríos brasileños, está entre las especies cuyos movimientos migratorios son más conocidos. Experimentos de marcación individual mostraron que el sábalo forma grandes cardúmenes; hace desplazamientos totales de cerca de 1200 km; y, durante la inundación, realiza migración río arriba para desovar en las cabeceras, generalmente debajo de rápidos. Tras el desove, los peces migran unos 600 km río abajo hasta los principales lugares de alimentación, a una velocidad media de 3,5 km/día, muy por debajo de 5 a 8 km/día cuando migran río arriba (Godoy 1959; Barthem & Goulding 1997). Otro ejemplo

de migración compleja proviene de dos especies de *Semaprochilodus* (*S. insignis* y *S. taeniurus*), los yaraquís del Amazonas, importantes para la pesca comercial y de subsistencia. Ribeiro (1983) describió sus modelos migratorios por medio de la observación directa de los desplazamientos de 250 cardúmenes, en los ríos Negro, Solimões y afluentes (Figura 5.1). Se registraron tres tipos de migración: reproductiva, trófica y de dispersión. Al inicio de la inundación, los yaraquís maduros descienden los afluentes de aguas negras para desovar en las aguas turbidas del Río Solimões/Amazonas, retornando para los mismos con el fin de alimentarse en la selva inundada (igapó). La migración de dispersión es compleja e implica desplazamientos ascendentes entre un afluente de agua negra donde se estaba alimentando a otro río arriba, promoviendo la transferencia geográfica de individuos adultos. El yaraquí puede recorrer entre 1000 y 1300 km al año en la Amazonía Central; estas migraciones están influenciadas principalmente por el ciclo hidrológico y el ritmo lunar, y la intensidad de la lluvia parece funcionar como eficiente disparador ambiental para el desove. Asociado a esta dinámica, las dos especies de yaraquí exhiben una estructura elaborada de formación de cardúmenes, que son multiespecíficos durante las migraciones tróficas y de dispersión, pero monoespecíficos durante la migración para la reproducción (Vazzoler *et al.* 1990).

Además, en relación a los recursos pesqueros de la vega Amazónica, un análisis de 63 especies de peces mostró la variabilidad del número (fecundidad) y el tamaño de los ovocitos para cuatro categorías de distancia de los desplazamientos migratorios, así como una interesante interrelación (*trade-off*) entre esos dos atributos reproductivos (Figura 5.2). Se

destaca aquí que las categorías de las asociaciones migratorias (sin migración, migración corta, migración media y migración larga) se establecieron considerando solamente la fauna local, excluyendo los bagres migratorios y el reducido número de especies que realizan migración larga.

### 5.2.2.2. Laterales, entre el canal y los lagos

Las migraciones laterales son los desplazamientos de los peces entre el canal principal del río y los lagos adyacentes, la selva inundada (igapó) y las áreas de vega, sistemas formados durante el período de lluvia (Winemiller & Jepsen 1998). En comparación con las migraciones longitudinales, el desplazamiento lateral de los peces todavía ha sido poco tratado en la literatura, a pesar de ser el tipo de migración más comúnmente presentada por especies de Characiformes (Fernandes 1997). Se relaciona íntimamente con el ciclo hidrológico de los ríos y el pulso de inundación: la subida del agua de los ríos permite que los peces utilicen los recursos que ofrece la selva inundada y la vega como refugio y alimento (Duponchelle *et al.* 2007). Por esta razón, y dada la consecuente dificultad para acompañar los desplazamientos a fin de entender la función específica de cada movimiento de acuerdo con la necesidad de una especie, es complejo definir la migración lateral que ha sido poco investigada. El conocimiento popular amazónico explica, con otras palabras, que “cuanto mayor sea la inundación de las áreas de vega, igapós y lagos centrales, mayor será el reabastecimiento de individuos reclutados en la pesca” (Doria *et al.* 2009).

Fernandes (1997) describió tres etapas de migración lateral de peces en el Lago do Rei, Amazonas, Brasil, incluyendo la

entrada y salida de los lagos, de acuerdo con la estacionalidad: 1<sup>a</sup>) la salida de los individuos al canal del río durante la fuga no se relaciona con la reproducción, ya que gran parte de ellos son jóvenes y hembras desovadas. Este tipo de desplazamiento puede tener relación con varios factores biológicos y/o ambientales, pero el bajo nivel de oxígeno disuelto y la alta temperatura del agua del lago son probablemente la principal causa del desplazamiento lago-río (Fernandes 1997); 2<sup>a</sup>) la segunda migración también implica desplazamientos del lago al río, pero ocurre al inicio de la inundación, y esta sí se relaciona con la reproducción, ya que implica principalmente peces maduros aptos para el desove; 3<sup>a</sup>) tras el desove, una tercera etapa migratoria, el retorno de los individuos a los lagos y selva inundada, para alimentación.

La piraña de vientre rojo, *Pygocentrus nattereri*, es un recurso de la pesca para el comercio y la subsistencia en el Amazonas. Su actividad reproductiva fue estudiada durante dos años en la Reserva de Desarrollo Sostenible Mamirauá, Brasil (Queiroz *et al.* 2010). Al contrario de lo que se esperaría para peces Serrasalminidae, el período reproductivo está fuertemente influenciado por el fotoperíodo y las lluvias locales, sin relación evidente con el nivel del agua de los ríos. Así, hay dos picos anuales de desove (Queiroz *et al.* 2010), con importante participación de la vegetación marginal en el desove, pues los ovocitos y huevos se adhieren a raíces y tallos de plantas acuáticas (Uetanabaro *et al.* 1993).

Entre los recursos pesqueros más emblemáticos de los ambientes de agua dulce se encuentra el pirarucú, *Arapaima gigas*. Es uno de los peces fluviales más grandes del mundo, con una longitud de más de 3 m, y ventilación aérea opcional por la

vejiga natatoria. Es un recurso de gran importancia económica, su carne es muy apreciada por la población local e incluso internacional. También se ha explorado el uso del pirarucú para actividades recreacionales, como la pesca de captura-y-suelta o la alimentación del pirarucú en tanques, actividad que promueve un verdadero espectáculo de movimiento de los peces, en particular el sonido provocado por la aleta caudal al salir del agua para engullir el alimento. Durante mucho tiempo se trató a la especie como sedentaria, pero ahora se sabe que emprende migraciones laterales, pues en períodos de inundación, los individuos utilizan el río como vía de acceso a los lagos y la selva inundada (Castello 2008). Los eventos reproductivos se sincronizan con ese ritmo: durante la sequía, en los ríos, las gónadas maduran y se preparan los nidos, ocurren la corte y el desove; en la estación lluviosa, con la inundación de lagos y bosques, los individuos regresan a esas áreas, y los machos llevan a cabo la incubación oral de los huevos. La captura del pirarucú está legalmente controlada y restringida. Una comparación entre las áreas donde no se gestiona el recurso (densidad menor de individuos), con áreas donde sí se gestiona (densidad mayor) reveló, entre la primera y la segunda, diferencias del 4% del tamaño medio de maduración, con crecimiento aparentemente más rápido, menor tamaño de maduración y desove anticipado (3 años, en vez de 4-5) en las áreas gestionadas (Arantes *et al.* 2010). Los autores atribuyen las diferencias al hecho de que en las áreas gestionadas no haya captura de individuos pequeños, lo que aumenta su frecuencia en el proceso reproductivo y su incidencia en el cálculo de los indicadores.

Otro recurso de interés pesquero en aguas interiores son los crustáceos. A pe-

sar de que hay poca información sobre los procesos migratorios en este grupo, los langostinos amazónicos *Macrobrachium amazonicum*, *M. brasiliense* y *Palaemon carteri* realizan desplazamientos laterales, entre ríos, lagos y selvas inundadas (Collart & Enriconi 1993; García-Dávila *et al.* 2000; Oliveira *et al.* 2019). El desove de estos langostinos está básicamente relacionado con los períodos de crecidas de los ríos, favoreciendo la dispersión longitudinal de los huevos y larvas, pero principalmente hacia las llanuras de inundación. Además, la dispersión de sus larvas en ambientes de vegas e igapós posibilita una mayor supervivencia de la especie por la disminución de competencia intraespecífica por el alimento y el espacio. Oliveira *et al.* (2019) observaron que el langostino *P. carteri* también se encuentra en literas sumergidas en arroyos de tierra-firme, sistemas regulados por las lluvias locales. Incluso con poco conocimiento sobre la biología de los crustáceos de agua dulce, es evidente que los langostinos están siendo explotados por la pesca artesanal, principalmente como cebos vivos o con fines ornamentales, convirtiéndose en una fuente de ingresos alternativa para las comunidades ribereñas. En el período reproductivo de *M. amazonicum* el número de hembras supera el de machos (Lima *et al.* 2014), y su fecundidad aumenta con la longitud del cuerpo (Lima *et al.* 2014, hecho bien conocido también en peces costeros (Chaves 2020).

### 5.2.2.3. Entre ríos y estuarios

La mayoría de los recursos pesqueros encontrados en ambientes lagunares y bahías no son sedentarios, residentes allí. Algunas especies frecuentan el estuario con carácter ocasional; otras, regularmente. Entre las últimas se encuentran las especies migratorias, cuyo movimiento

hacia y desde sistemas adyacentes afecta la estructura temporal de la comunidad del estuario (Blaber & Barletta 2016). En efecto, los estuarios constituyen una vía de paso para las migraciones catádromas y anádromas. En el primer caso, son bien conocidos, por ejemplo, los desplazamientos realizados por las anguilas en el hemisferio norte, *Anguilla anguilla*. Tras un período de crecimiento en agua dulce, los individuos sufren cambios morfológicos y fisiológicos, asociados al regreso al Mar de los Sargazos, donde se reproducen. En la costa de Portugal, a lo largo del eje del Río Mondego, los adultos ingresantes disminuyen en abundancia, mientras aumentan en tamaño, y ahí, según Monteiro (2015), existen deficiencias en el reclutamiento, como en el año 2011. El autor comenta que uno de los desafíos en investigación es conocer el porcentaje de individuos que, habiendo iniciado la migración reproductiva, logran salir de las cuencas hidrográficas rumbo al lugar de la puesta.

Las migraciones anádromas son típicas de los peces ciclóstomos, las lampreas. En la Península Ibérica, Braga *et al.* (2019) alertan de que la pesca para consumo humano ha sido una de las amenazas significativas para la conservación de *Petromyzon marinus*. Los individuos de esta especie, tras un período de crecimiento en el mar parasitando a mamíferos y peces mayores, se desplazan para desovar en agua dulce, con la subida en los ríos estimulada y favorecida por los fuertes caudales, que facilitan la superación de obstáculos (Silva *et al.* 2019). Los primeros que llegan a las zonas de reproducción son los machos. Con la ventosa bucal quitan piedras, formando depresiones en el lecho del río. Machos y hembras hacen vibrar vigorosamente su cuerpo, lo que elimina el sedimento, y así se finaliza la construc-

ción del nido (Silva *et al.* 2019). La fecundación es externa y la permanencia de los huevos en el nido durante algunos días parece aumentar las posibilidades de supervivencia. Los autores citan que la distribución de las larvas (amocetes) a lo largo de los ríos, cuya permanencia en la Península Ibérica alcanza 3-5 años, se asocia a curvas u obstáculos donde la velocidad de la corriente es reducida, y donde se acumulan sedimentos y materia orgánica. Al salir de los ríos, los individuos posmetamórficos ya se alimentan plenamente.

No todos los ciclóstomos transitan por los estuarios, pues algunas lampreas están confinadas al agua dulce. Las del extremo sur del continente americano —Argentina, Chile, Uruguay— también realizan migraciones anádromas. Recientemente, Riva-Rossi *et al.* (2020) revalidaron la nomenclatura de la especie de la Patagonia argentina, *Geotria macrostoma*, diferente de la nativa en Chile, *G. australis*.

La más emblemática de las migraciones entre río y estuario en Sudamérica tal vez sea la de las especies de *Brachyplatystoma*, siluriforme de la Amazonia. Estos bagres ('babão', bagre dorado y piramutaba) tienen un gran tamaño, longitud superior a 2 m, y ofrecen un ejemplo intrigante de migración a gran escala. El bagre dorado, en particular, traspasa las fronteras nacionales y se convierte en un recurso internacional. Según Barthem & Goulding (1997), el primer desplazamiento migratorio se produce cuando los cardúmenes de bagre dorado, constituidos por jóvenes y preadolescentes, salen del estuario y se dispersan por los ríos de la Amazonia Central, de 1 a 2 años, para alimentarse y crecer. Pasada esa fase, al inicio de las lluvias, inician un segundo desplazamiento, formando nuevamente cardúmenes y moviéndose río arriba. El

Río Madeira, importante tributario en la ruta migratoria del bagre dorado, alberga individuos de cerca de 5 años, con gónadas aún en desarrollo, indicando que el desove ocurre en tramos altos de ese río en la región de cabecera, en Bolivia y en Perú. Después de la migración a las cabeceras, los adultos permanecen en esta región (Hauser *et al.* 2012; Hauser 2018). Probablemente este también sea el modelo migratorio del bagre dorado hacia el Río Amazonas y otros tributarios, con el desove ocurriendo cerca de la frontera Brasil/Colombia/Perú (Barthem & Goulding 1997). Mientras tanto, Hauser (2018), usando un análisis más refinado de asociación del perfil de  $^{87}\text{Sr}:$  $^{86}\text{Sr}$  de los otolitos y agua, encontró tres comportamientos migratorios distintos: residencia, *homing* originario y *straying* hacia la cuenca Amazónica. Los resultados de la autora y el registro de explotación del bagre dorado en su límite sostenible como recurso pesquero en la cuenca del Río Madeira (Lima *et al.* 2012) llaman la atención sobre el efecto deletéreo de la construcción de hidroeléctricas en la región, tanto en el mantenimiento de la población residente adulta en el Alto Madeira, como en el reclutamiento de los jóvenes en el estuario.

Estos efectos también afectan al 'babão', ya que, al parecer, presenta un modelo migratorio similar al del bagre dorado. La especie realiza migraciones de larga distancia desde el estuario del río Amazonas, y entra en el Río Madeira al principio de la inundación, cuando la población se compone de preadultos, indicando que el desove ocurre en área fuera de Brasil (Barthem & Goulding 1997; Hauser *et al.* 2012). Muñoz-Sosa (1993) encontró 'babões' maduros en el Río Caquetá, Colombia, donde la especie es explotada comercialmente a pequeña escala.

A diferencia del bagre dorado, la piramutaba explora profundidades mayores y solo puede ser vista en la superficie cuando está forrajeando; ocurre desde la desembocadura del Río Amazonas hasta las llanuras preandinas de Perú y Colombia. Existen registros de desove en el río Caquetá en Colombia (Barthem & Goulding 1997) y en el medio del Río Madeira, cerca de la ciudad de Porto Velho (Hauser *et al.* 2012). Por lo general, el desarrollo de las larvas se produce en aguas del estuario, alcanzadas pasivamente, con aguas filtrantes (Barthem *et al.* 2017). Una vez reclutadas al stock adulto, bagres dorados y piramutabas son explotadas comercialmente en la zona del estuario del Río Amazonas, a más de 3000 km de los lugares de desove. Los autores las equiparan a especies de gran migración reproductiva en altas latitudes, como salmones y angulas, que también se adentran en los ríos tras pasar por aguas del estuario.

### 5.2.2.4. En estuarios

Muchas especies de peces de zonas desovan en el entorno del estuario, un evento que involucra desplazamientos internos a la laguna, bahía o desembocadura de un río, y puede estar sintonizado con mareas, fases lunares y ciclos diurnos. En la laguna de Mar Chiquita, Argentina, zona de cría para al menos 19 especies de teleósteos (Bruno *et al.* 2012a), las mayores densidades de larvas y juveniles se correspondieron a la marea menguante, las lunas nueva y llena, y el período nocturno (Bruno *et al.* 2012b). La reproducción implica desplazamientos a zonas de desove, como en el robalo *Centropomus parallelus*, objetivo de la pesca recreativa del litoral brasileño. La dispersión de los juveniles por el interior del estuario no se explica por variaciones de salinidad (Chaves *et al.* 2009); probablemente se asocia

a la disponibilidad de refugio y alimento. En efecto, las playas (Souza-Conceição *et al.* 2012) y las aguas oscuras y con densa vegetación del entorno manglar (Chaves & Bouchereau 2000) constituyen lugares de crecimiento de numerosos recursos pesqueros en la región neotropical.

También se conocen desplazamientos regulares en el caso de *Micropogonias furnieri*: en el sur de Brasil los juveniles de la corvina, que está entre los cinco recursos marinos con mayor producción pesquera del país, utilizan diferentes hábitats de la laguna dos Patos, según los requisitos ecológicos de cada fase (Costa *et al.* 2012). En la desembocadura del Río de la Plata, zona común de pesca Argentina-Uruguay, el desove de *M. furnieri* se da en el frente salino de fondo, pero Mili-telli *et al.* (2015) constataron que del año 2003 al 2013 el modelo espacial del stock reproductor se volvió difuso. El cambio en el comportamiento reproductivo, según los autores, puede estar asociado a la elevación de la temperatura del agua, así como al impacto derivado del aumento en el esfuerzo pesquero. En el año 2012 las capturas superaron en un 50% el máximo biológicamente recomendado.

En estuarios abiertos, el flujo de las aguas transporta pasivamente las fases planctónicas hacia las aguas oceánicas adyacentes. Sin embargo, también se conocen mecanismos de retención, por los cuales los huevos y las larvas se sitúan en la masa de agua salada, en el interior del estuario. El proceso se describe para el *Micropogonias furnieri* del Río de la Plata, entre Argentina y Uruguay (Acha *et al.* 2009). Allí, el régimen de cuña salina, agua más densa, favorece la retención de huevos y larvas, promoviendo la concentración de adultos desovantes. Pero la ubicación de la cuña salina en el estuario varía, pues episodios asociados a El Niño, con preci-

pitaciones excepcionales en la cuenca y la consecuente anomalía en las descargas, afectan a los mecanismos de retención, alterando el reclutamiento. Por tanto, se propone que, bajo un caudal bajo de agua dulce el desove ocurre río arriba, mientras que, bajo un caudal alto, ocurre río abajo, en una regulación natural del reclutamiento (Acha *et al.* 2009).

### 5.2.2.5. Entre estuarios y el mar

Numerosas especies de interés pesquero en la Plataforma Continental tienen movimientos migratorios a lo largo de la costa e ingresan en los estuarios. Ocurre con las lisas, uno de los diez recursos más producidos en Brasil. *Mugil curema* es una de ellas, y en el noreste del país presenta al menos dos periodos de reclutamiento, detectados por la relación Sr:Ca en juveniles (Silva & Lessa 2015a,b). El desove se produce en el mar, y los huevos y larvas son transportados pasivamente a estuarios, por las corrientes (Lessa *et al.* 2009). En esta región, durante el período de sequía aumenta el consumo de alimentos por otra especie de lisa, *M. liza*, y por lo tanto el índice de condición, hasta el próximo período reproductivo. Dicha asociación es mayor entre reproducción y salinidad que con temperatura, y ha sido destacada por Fabré *et al.* (2012) como una diferencia respecto a lo descrito en stocks del sur, donde el mayor determinante de la maduración es la temperatura.

Los juveniles de *Mugil liza* ingresan y se desarrollan en los estuarios de la Bahía de Guaratuba (Chaves & Pina 2012) y Laguna dos Patos (Vieira *et al.* 2012; Garbin *et al.* 2012), sur de Brasil. Relaciones Sr:Ca y Ba:Ca en otolitos de las simpátricas *M. liza* y *M. curema* del Río Tramandaí indican que el desove ocurre en el mar, pero en diferentes áreas (Mai *et al.* 2018). La

morfología de los otolitos, mediante el estudio del incremento de anillos diarios, fue utilizada en el seguimiento de las fases juveniles de la 'lisa' *Mugil curema* en la Laguna Margarita y el área marina adyacente, Venezuela. En ese caso hay dispersión de los huevos a alta mar (*offshore*) por aguas superficiales, sincronizada con eventos de afloramientos marinos (*upwelling*), hecho que, según Marín *et al.* (2003), exige rápida metamorfosis para la etapa demersal. La metamorfosis ocurre 14 días después de la eclosión del huevo, precediendo su transporte a zonas del mar Caribe con profundidad de 50 m.

Las 'lisas' son un recurso pesquero importante en la costa de Colombia. En la bahía de Cispatá, región caribeña, individuos de las tres especies simpátricas - *Mugil curema*, *M. incilis* y *M. trichodon* - frecuentan el área en un mismo tamaño, pero en diferentes etapas de maduración. La dificultad de distinguirlas resulta en la captura de juveniles y adultos indistintamente, lo que resulta negativo para la conservación de los stocks (Bustos-Montes *et al.* 2009). En la Laguna dos Patos, los individuos en fase de migración reproductiva sufrieron el aumento del esfuerzo pesquero en la década de 2000, lo que pudo haber sido la causa de la reducción en el reclutamiento (Moraes *et al.* 2012).

Asimismo, los crustáceos marinos, sobre todo los camarones, pueden tener en el estuario un entorno temporal para su desarrollo. *Farfantepenaeus paulensis*, el camarón rosado, es el principal recurso

explotado en la zona del estuario de la Laguna dos Patos, el mayor entorno lagunar de Sudamérica. La especie es estuario-dependiente, y sus larvas, procedentes del mar, ingresan pasivamente en el estuario (Castello & Möller 2009), donde crecen, son reclutadas y se convierten en objetivo para la pesca comercial.

Otra forma de conexión entre las aguas semiconfinadas en el continente y el mar abierto se da en los fiordos. En el extremo de Chile y Argentina, el ictioplancton indica que los canales participan en el proceso reproductivo de los recursos marinos. Entre los pequeños pelágicos, un ejemplo son la sardina común, *Strangomera bentincki*, y la anchoveta, *Engraulis ringens*, los mayores recursos pesqueros del mundo, que en este caso representan una ampliación hacia el sur de la zona de desove que ya se conocía (Balbontín 2006). Entre los recursos demersales se encuentran los gadiformes *Merluccius australis* y *Coelorhynchus* sp. En ellos la distribución vertical del ictioplancton muestra ajustes a modelos de circulación del estuario, con migraciones circadianas de las fases iniciales que resultan en densidades de huevos y larvas coincidentes con las concentraciones de microfitoplancton y de larvas de crustáceos y sifonóforos (Balbontín *et al.* 2009). En los canales de los fiordos chilenos las especies con huevos pelágicos y con huevos demersales son equivalentes en número, y también existen fases juveniles de las vivíparas *Cataetox messieri*, brótola (Ophidiiformes), y *Sebastes capensis*, 'gallineta del cabo' (Scorpaeniformes) (Balbontín 2006).

## Box 5.1. REPRODUCCIÓN Y RECLUTAMIENTO INDEPENDIENTE DE MIGRACIONES, AGUAS CONTINENTALES Y ESTUARINAS

EJEMPLO	COMPORTAMIENTO
Pez-disco, <i>Symphysodon aequifasciatus</i> , áreas lénticas, Amazonas, Brasil	Reproducción durante las aguas altas en plantas acuáticas y ramas sumergidas (Rossoni et al. 2014).
Pavón, <i>Cichla</i> spp., lagunas, áreas de vega, embalses, Brasil	Reproducción continua a lo largo del año, construye nidos, cuidado biparental (Gomiero et al. 2009).
Cangrejo-'uçá, <i>Ucides cordatus</i> , estuarios sudamericanos	<i>Andadas</i> : movimientos de salida de las madrigueras en la época reproductiva, sincronizados con fase lunar, formando grupos, con comportamiento agonístico y cópula. Larvas planctónicas (Castiglioni et al. 2013).
Ostra nativa, <i>Crassostrea rhizophorae</i> , manglares brasileños	Hermafroditismo simultáneo o secuencial, fecundación externa. Desarrollo embrionario 24 horas. Larvas planctónicas. Reclutamiento: adultos en raíces y rocas (Castilho-Westphal et al. 2013; Legat 2015).
Pejerrey, <i>Atherinella brasiliensis</i> y <i>Odontesthes argentinensis</i> , laguna dos Patos, Brasil	Reproducción en las aguas poco profundas del estuario; huevos con filamentos adhesivos: adherencia en la vegetación (Oliveira & Bemvenuti 2006).
Sardinitas o listados <i>Poecilia vivipara</i> y <i>Jenynsia multidentata</i> , estuarios del sur de Brasil	Fecundación interna y capacidad de superfecundación, con viviparidades lecito y matrotrofica (Betito 2006).

## Box 5.2. REPRODUCCIÓN Y RECLUTAMIENTO EN RELACIÓN CON LAS MIGRACIONES, AGUAS CONTINENTALES Y ESTUARINAS

TIPO	EJEMPLOS
Rio aguas arriba ↔ aguas abajo	<i>Prochilodus magdalenae</i> ('sábalo') desove en el menguante del río Magdalena, Colombia (De Fex-Wolf et al. 2012); y <i>Semaprochilodus</i> spp. (yaraquí) desove en las aguas altas de los ríos de la Amazonía (Ribeiro 1983; Vazzoler et al. 1990).
Rio ↔ vega, lagos marginales	Desove al inicio de las lluvias en <i>Pimelodus grosskopfii</i> ('capaz'; alto Río Magdalena, Colombia – Villa-Navarro et al. 2015): dispersión pasiva de huevos y larvas.
Rio ↔ estuarios	Peces ciclóstomos <i>Petromyzon marinus</i> en Portugal (Braga et al. 2019) y <i>Geotria macrostoma</i> en Argentina (Riva-Rossi et al. 2020). Peces siluriformes <i>Brachyplatystoma</i> , el más importante recurso pesquero del estuario amazónico, desovantes 3.000 km río arriba (Brasil – Barthem et al. 2017).
Estuarios, internos	Desplazamientos entre áreas del interior del estuario en el primer año de vida: <i>Centropomus parallelus</i> , robalo, bahía de Guaratuba (Chaves et al. 2009); y <i>Micropogonias furnieri</i> , corvina, Laguna dos Patos (Costa et al. 2012), Brasil.
Estuarios ↔ mar	Transporte por corrientes al interior del estuario: larvas de gamba-rosa (Laguna dos Patos, Brasil – Castello & Möller 2009); huevos, larvas y juveniles de 'lisas'/ tainhas <i>Mugil</i> spp. (Colombia: Bustos-Montes et al. 2009; Brasil: Lessa et al. 2009, Garbin et al. 2012, Vieira et al. 2012).

### 5.3. Perspectivas

En los ambientes iberoamericanos continentales y estuarinos, la dinámica reproductiva de los stocks pesqueros se estudia mayoritariamente en peces teleósteos, y en menor grado en crustáceos decápodos, moluscos bivalvos y peces cartilaginosos. Los recursos tienen interés para la pesca comercial, siempre a pequeña escala; recreativa, para ocio; de subsistencia, destacando el interior de la Amazonia; y para fines ornamentales y de acuariofilia. El conocimiento también ha avanzado por razones conservacionistas, con estudios de impacto ambiental asociados a la construcción de presas hidroeléctricas y otras acciones antrópicas. Además, crecen las inversiones en piscicultura, incluyendo peces óseos nativos de la Amazonía, y en camaronicultura y malacocultura, que contemplan crustáceos y moluscos en los estuarios europeos y latinoamericanos. Son situaciones en que el estudio de la historia de vida, además de apoyar la gestión extractiva en el entorno natural, ayuda en la formulación de los protocolos de las acciones *in vitro* y en los parques acuícolas.

Históricamente los métodos de estudio de la dinámica reproductiva se han desarrollado alrededor de los recursos marinos, debido a que la región de la Plataforma Continental provee las mayores capturas mundiales. Sin embargo, en cierta medida, se aplican con éxito a los

recursos de agua dulce y de estuario, una similitud que permite el intercambio de experiencias en las técnicas de análisis de materiales y en el tratamiento de datos. Hay que resaltar, sin embargo, que los métodos de recogida en el mar y en el continente difieren sustancialmente, en lo que se refiere a los pertrechos e intensidad de esfuerzo, razón por la cual la interpretación de los resultados requiere atención propia tanto en las reservas fluviales, como en las de lagos, lagunas, bahías y desembocaduras de ríos.

El fortalecimiento de las interacciones entre investigadores de los países iberoamericanos, desarrollando métodos de estudio con potencial aplicación universal en los sistemas marinos, continentales y estuarinos, y el intercambio continuo de resultados obtenidos, cada uno con sus especificidades, es clave para ampliar el conocimiento y promover el necesario monitoreo de la dinámica reproductiva de los recursos pesqueros en esos ambientes.

### Agradecimiento

Los autores agradecen a MSc Gabriel Borba la realización de la Figura 5.1. e inserción de fotos en las Figuras 5.1. y 5.2. y al Equipo Técnico de CETMAR, notablemente a Guadalupe Martín, Mercedes Martínez, Susana Rivero y Xoán Lueiro.

## Referencias

- Acha, E. M.; C. Simionato; C. Carozza & H. Mianzan. 2009. Variabilidad en el reclutamiento de la corvina rubia *Micropogonias furnieri* (Pisces, Sciaenidae) en el estuario del Plata. Páginas 155-157 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Agostinho, A. A.; L. C. Gomes; S. Verissimo & E. K. Okada. 2004. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: Effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 14: 11-19.
- Amadio, S. & J. Zuanon. 2009. Efeito da seca na reprodução de peixes em área de várzea da Amazônia central, Amazonas, Brasil. Páginas 53-56 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Arantes, C. C.; L. Castello; D. J. Stewart; M. Cetra & H. L. Queiroz. 2010. Population density, growth and reproduction of *Arapaima* in an Amazonian river-floodplain. *Ecology of Freshwater Fish*, 19: 455-465. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00431.x>
- Araújo, T. R.; A. Cella-Ribeiro; D. B. Hungria; R. N. Santos; A. C. Mota & C. R. Doria. 2012a. Fecundidade e diâmetro de ovócitos de quatro espécies de peixes da Bacia do Rio Madeira no período pré-represa-mento das UHE Santo Antônio e Jirau, Rondônia-Brasil, SB 2012.
- Araújo, M. L. G.; S. M. V. Melo; R. Lessa & F. S. Silva. 2012b. Potencial reprodutivo de *Potamotrygon* sp. (Chondrichthyes: Potamotrygonidae), SB 2012.
- Araújo, A. S.; E. K. R. Pessoa; W. S. Nascimento; L. T. B. Lima; M. E. Yamamoto & S. Chellappa. 2012c. Aspectos reprodutivos da sardinha de água doce, *Triportheus angulatus* (Osteichthyes: Characiformes) do bioma caatinga, SB 2012.
- Balbontín, F. 2006. Ictioplancton de los canales y fiordos australes. In: Silva, N. & S. Palma (Eds). Avances en el conocimiento oceanográfico de las aguas interiores chilenas, Puerto Montt a cabo de Hornos, Comité Oceanográfico Nacional (Chile), Valparaíso, 115-120.
- Balbontín, F.; B. Campos; A. Mujica & J. Saavedra. 2009. Distribución de larvas de algunos invertebrados y huevos en relación com factores físicos em fiordos patagónicos. *Revista Ciencia y Tecnología del Mar*, 32: 49-70.
- Barthem, R. B. & M. Goulding. 1997. The catfish connection: Ecology, migration, and conservation of Amazon predators, Columbia University Press, New York, 144 pp.
- Barthem, R. B.; M. Goulding; R. G. Leite; C. Cañas; B. Forsberg; E. Venticinque; P. Petry; L. D. B. Ribeiro; J. Chuctaya & A. Mercado. 2017. Goliath catfish spawning in the far western Amazon confirmed by the distribution of mature adults, drifting larvae and migrating juveniles. *Scientific Reports*, 7: 41784. <https://doi.org/10.1038/srep41784>
- Bayley, P. B. & M. Petrere, Jr. 1989. Amazon fisheries: Assessment methods, current status and management options. Páginas 385-398 in Dodge, D. P. (Ed) Proceedings of the International Large River Symposium. Honey Harbour, Canada. 629 pp.
- Betito, R. 2006. Comparação da complexidade das adaptações bioecológicas de dois peixes (*Jenynsia multi-dentata* e *Poecilia vivipara*) (Cyprinodontiformes) no estuário da Lagoa dos Patos (RS - Brasil). *Revista Didática Sistemática*, 3: 71-100.
- Blaber, S. J. M. & M. Barletta. 2016. A review of estuarine fish research in South America: What has been achieved and what is the future for sustainability and conservation? *Journal of Fish Biology*, 89: 537-568. <https://doi.org/10.1111/jfb.12875>
- Bonetto, A. A.; C. Pignalberi; E. Cordiviola de Yuan & O. Oliveros. 1971. Informaciones complementarias sobre migraciones de peces en la cuenca de la Plata. *Physis*, 81: 505-520.

- Braga, H. O.; M. J. Pereira; F. Morgado; A. M. V. M. Soares & U. M. Azeiteiro. 2019. Ethnobiological knowledge of traditional fishing villages about the anadromous sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in the Minho River, Portugal. *Journal of Ethnobiology Ethnomedicine*, 15: 17 pp. <https://doi.org/10.1186/s13002-019-0345-9>
- Bustos-Montes, D.; A. Santafé-Muñoz; M. Grijalba-Bendeck; O. E. González-Sarmiento & A. Sanjuan-Muñoz. 2009. Desarrollo gonadal de tres especies del género *Mugil*, en Bahía de Cispatá (sur del Caribe de Colombia). Páginas 35-38 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Bruno, D. O.; S. M. Delpiani; M. B. Cousseau & E. M. Acha. 2012a. Composición y distribución del ictioplankton en el canal de acceso de la laguna Mar Chiquita y área costera adyacente, SB 2012.
- Bruno, D. O.; S. M. Delpiani; M. B. Cousseau & E. M. Acha. 2012b. Larvas y juveniles tempranos de peces en relación a los ciclos lunar, diario y de mareas en el área de desembocadura de la laguna costera Mar Chiquita, SB 2012.
- Cala, P. 1997. Espermatogenesis y ciclo anual reproductivo del capaz, *Pimelodus grosskopfii* (Pisces: Pimelodidae), en el Alto Rio Magdalena, Colombia. *Caldasia*, 19: 45-53.
- Castello, J. P & O. O. Möller. 2009. Reclutamiento del camarón-rosa y factores ambientales en el estuario de la Laguna de los Patos, rio grande do sul, Brasil. Páginas 217-220 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Castello, L. 2008. Lateral migration of *Arapaima gigas* in floodplains of the Amazon. *Ecology of Freshwater Fish*, 17: 38-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00255.x>
- Castiglioni, D. S.; D. Silva-Castiglioni & P. J. A. Oliveira. 2013. Biología reproductiva de *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Brachyura, Ucididae) em duas áreas de manguezal do litoral sul do Estado de Pernambuco, Brasil. *Revista da Gestão Costeira Integrada*, 13: 433-444. <http://dx.doi.org/10.5894/rgci400>
- Castilho-Westphal, G. G.; F. P. Magnani & A. Ostrensky. 2013. Gonad morphology and reproductive cycle of the mangrove oyster *Crassostrea brasiliiana* (Lamarck, 1819) in the baía de Guaratuba, Parana, Brazil. *Acta Zoologica*, 96: 99-107. <https://doi.org/10.1111/azo.12055>
- Castro, L. T.; A. Santos-Martínez & A. Acero. 1999. Reproducción de *Bairdiella ronchus* (Pisces: Sciaenidae) en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe Colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 47: 553-560. <https://doi.org/10.15517/rbt.v47i3.19205>
- Cavalcante, A. N.; N. B. Santos & Z. S. Almeida. 2012. Biología reproductiva do tralhoto, *Anableps anableps*, na Baía de São Marcos, Maranhão, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 38: 285-296.
- Chagas, R. A. & M. Herrmann. 2015. Indução à desova de *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828) (Bivalvia: Ostreidae) através de métodos físico-químicos em condições controladas. *Actapesca*, 3: 24-30. <https://doi.org/10.2312/ActaFish.2015.3.2.24-30>
- Chaves, P. T. 1994. Eggs and larvae mouthbreeding in *Genidens genidens* (Valenciennes) (Siluriformes, Ariidae) from Guaratuba Bay, Parana, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 11: 641-648. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81751994000400008>
- Chaves, P. T. C. 2020. Danger beyond the catches: A review of conservation threats posed by commercial and non-commercial fisheries in Guaratuba Bay, southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 81: 309-317. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.225063>
- Chaves, P. T. C. & J-L. Bouchereau. 2000. Use of mangrove habitat for reproductive activity by the fish assemblage in the Guaratuba Bay, Brazil. *Oceanologica Acta*, 23: 273-280. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(00\)00130-4](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(00)00130-4)

- Chaves, P. T.; A. B. Nogueira & J-L. Bouchereau. 2009. A salinidade e a reprodução de peixes: distribuição de juvenis de *Centropomus parallelus* (Perciformes) num estuário do sul do Brasil. Páginas 58-61 in Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reprodutiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Chaves, P. & J. Pina. 2012. A pesca de tainha e parati (Teleostei, Mugilidae) na Baía de Guaratuba, sul do Brasil, SB 2012.
- Cházaro-Olvera, S. 2009. Growth, mortality, and fecundity of *Palaemonetes pugio* from a lagoon system inlet in the Southwestern Gulf of Mexico. Journal of Crustacean Biology 29: 201-207. <https://doi.org/10.1651/08-3055R.1>
- Collart, O. O. & A. Enriconi. 1993. Estratégias reprodutivas e alguns aspectos demográficos do camarão *Palaemonetes carteri* Gordon, 1935 na Amazônia central, Rio Negro. Acta Amazonica, 23: 227-243. <http://dx.doi.org/10.1590/1809-43921993233243>
- Corrêa-Alves, D.; A. A. Agostinho & C. M. V. Minte-Vera. 2012. Dinâmica populacional do curimatá (*Prochilodus lineatus*) no Pantanal norte: Modelos integrados e regime hidrológico, SB 2012.
- Costa, M.; J. Muelbert; L. Moraes & J. Vieira. 2012. Padrões de ocupação do estuário da Lagoa dos Patos pela corvina *Micropogonias furnieri* durante as primeiras fases do seu ciclo de vida, SB 2012.
- De Fex-Wolf, D.; L. F. Jiménez-Segura & C. Pérez. 2012. Influencia del régimen hidrológico en la reproducción de *Prochilodus magdalenae* (Steindachner, 1879) dentro de la cuenca media del Río Magdalena (Colombia), SB 2012.
- Do Nascimento, W. S.; N. H. C. Barros; A. S. De Araújo; O. P. De Souza; M. E. Yamamoto & S. Chellappa. 2012. Proporção sexual e relação peso-comprimento de um peixe anual de poças temporárias do semiárido brasileiro, SB 2012.
- Doria, C. R. C.; H. M. Lima & M. A. L. Lima. 2009. Produção do mercado pesqueiro de Porto Velho, Rondônia – Brasil no período de 1990 a 1999. Páginas 258-262 in Saborido-Rey et al. (Eds) Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reprodutiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Doria, C. R. C.; M. O. A. Ribeiro; M. A. L. Lima; H. M. Lima; S. A. S. Monteiro; S. T. Brasil de Souza; A. R. Santos; A. Borie & L. M. Lopes. 2012. O uso do conhecimento ecológico local dos pescadores da bacia do rio Madeira (Rondônia/Brasil) no levantamento de aspectos biológicos das principais espécies comerciais da pesca para o monitoramento pesqueiro, SB 2012.
- Duponchelle, F.; F. Lino; N. Hubert; J. Panfili; J. F. Renno; E. Baras; J. P. Torrico; R. Dugue; J. Nuñez. 2007. Environment-related life-history trait variations of the red-bellied piranha *Pygocentrus nattereri* in two river basins of the Bolivian Amazon. Journal of Fish Biology, 71: 1113-1134. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01583.x>
- Fabré, N.; M. Sousa & V. Batista. 2012. Atividade reprodutiva de *Mugil liza* em um sistema lagunar tropical do nordeste do Brasil, SB 2012.
- Fernandes, C. C. 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. Ecology of Freshwater Fish, 6: 36-44. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1997.tb00140.x>
- Fernández-Delgado, C.; J. A. Hernando; M. Herrera & M. Bellido. 1988. Life-history patterns of the sandmelt *Atherina boyeri* Risso, 1810 in the estuary of the Guadalquivir river, Spain. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 27: 697-706. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(88\)90076-5](https://doi.org/10.1016/0272-7714(88)90076-5)
- Garbin, T.; J. P. Castello; J. P. Vieira; V. Lemos & P. R. Schwingel. 2012. Interrogante sobre o ciclo de vida da tainha (*Mugil liza*) no estuário da Lagoa dos Patos – RS – Brasil, SB 2012.
- García-Dávila, C. R.; F. B. Alcantara; E. R. Vasquez; & M. S. Chujandama. 2000. Biología reprodutiva do camarão *Macrobrachium brasiliense* (Heller, 1862) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) em igarapes de terra firme da Amazônia peruana. Acta Amazonica, 30: 653-664. <http://dx.doi.org/10.1590/1809-43922000304664>

- Godoy, M. P. 1959. Age, growth, sexual maturity, behavior, migration, tagging and transplantation of the curimatá (*Prochilodus scrofa* Steindachner, 1881) of the Mogi-Guaçu River, São Paulo State, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 31: 447-477.
- Gomiero, L. M. & F. M. S. Braga. 2004. Reproduction of species of the genus *Cichla* in a reservoir in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 64: 613-624. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842004000400008>
- Gomiero, L. M.; G. A. Villares-Junior & F. Naous. 2009. Reproduction of *Cichla kelberi* Kullander and Ferreira, 2006 introduced into an artificial lake in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 175-183. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842009000100023>
- Gonzalez, A. O.; Silva, N. A.; Santinón, J. J.; Hernandez, D. R.; Comolli, J. & Sanchez, S. 2015. Evaluacion espacio-temporal del ciclo reproductivo del sabalo (*Prochilodus lineatus*) em dos sitios de muestreos aguas debajo de la Represa Yacretá, Corrientes, Argentina, SB 2015.
- Gross, M. R.; R. M. Coleman. & R. M. McDowall. 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science*, 239: 1291-1293. <https://doi.org/10.1126/science.239.4845.1291>
- Gulfo, A & L. F. Jiménez-Segura. 2012. Uso de las ciénagas como áreas de hábitat y crianza para los peces en el Río Magdalena (Colombia), SB 2012.
- Hahn, L.; A. A. Agostinho; K. K. English; J. Carosfeld; L. F. Câmara & S. J. Cooke. 2011. Use of radiotelemetry to track threatened dorados *Salminus brasiliensis* in the upper Uruguay River, Brazil. *Endangered Species Research*, 15: 103–114. <https://doi.org/10.3354/esr00363>
- Hanson, K. C.; S. J. Cooke; S. G. Hinch; G. T. Crossin; D. A. Patterson; K. K. English; M. R. Donaldson; J. M. Shrimpton; G. Van Der Kraak & A. P. Farrell. 2008. Individual variation in migration speed of upriver migrating sockeye salmon in the Fraser River in relation to their physiological and energetic status at marine approach. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81: 255-268. <https://doi.org/10.1086/529460>
- Hauser, M. 2018. Migração dos grandes bagres Amazônicos pela perspectiva dos isótopos de estrôncio em otólitos. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Rondônia, Brasil, 167 pp.
- Hauser, M.; T. R. C. Fernandes; A. Cella-Ribeiro; R. N. Santos & S. A. Amadio. 2012. Estádio de maturidade sexual de quatro espécies de *Brachyplatystoma* spp. na porção brasileira do Alto e Médio Rio Madeira, SB 2012.
- Hernández-Gómez, R. H.; W. M. Contreras-Sánchez; M. A. Perera-García; A. Castillo-Domínguez; C. A. Cuenca-Soria & I. Valenzuela Cordova. 2018. Biología reproductiva del tambor de agua dulce *Aplodinotus grunniens* Rafinesque, 1819, en Mexico, SB 2018.
- Hernández-Portocarrero, A. & F. Saborido-Rey. 2009. Estrategia reproductiva de las hembras de *Brycon guatemalensis* en el Lago de Nicaragua y su importancia en la gestión pesquera. Páginas 49-51 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Hoeinghaus, D. J.; C. A. Layman; D. A. Arrington & K. O. Winemiller. 2003. Movement of *Cichla* species (Cichlidae) in a Venezuelan floodplain river. *Neotropical Ichthyology*, 1: 121-126. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252003000200006>
- Hoeinghaus, D. J.; K. O. Winemiller; C. A. Layman; D. A. Arlington & D. B. Jepsen. 2006. Effects of seasonality and migratory prey on body condition of *Cichla* species in a tropical floodplain river. *Ecology of Freshwater Fish*, 15: 398-407. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00152.x>
- Isaac, V. J. & R. B. Barthem. 1995. Os recursos pesqueiros da Amazônia Brasileira. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 11: 295-339.
- Legat, A. P. 2015. Anestesia e hibridação experimental em laboratório de espécies do gênero *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae). Tese de Doutorado, Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil, 112 pp.

- Lenz, T. & G. Boehs. 2011. Ciclo reproductivo del ostión de manglar *Crassostrea rhizophorae* (Bivalvia: Ostreidae) en la Bahía de Camamu, Bahia, Brasil. *Revista de Biología Tropical*, 59: 137-149. <https://doi.org/10.15517/RBT.V59I1.3184>
- Lessa, R.; F. M. Santana & E. Morize. 2009. Relação entre a pesca e a biologia reprodutiva da tainha (*Mugil curema*) e o impacto sobre o estoque de Pernambuco (Brasil). Páginas 278 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Lima, M. A. L.; M. Hauser; C. R. C. Doria; L. C. R. Melo; A. R. Santos & S. A. Amadio. 2012. Avaliação do estoque pesqueiro de *Brachyplatystoma rousseauxii* capturadas no Rio Madeira, Rondônia: Uma análise dos métodos diretos e indiretos, SB 2012.
- Lima, J. F.; L. M. A. Silva; T. C. Silva; J. S. Garcia; I. S. Pereira & K. D. S. Amaral. 2014. Reproductive aspects of *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda: Palaemonidae) in the State of Amapá, Amazon River mouth. *Acta Amazonica*, 44: 245-254. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000200010>
- Llompарт, F. M.; D. C. Colautti; C. R. M. Baigún & A. M. Cruz Liménez. 2012. Reproducción de *Odontesthes argentinensis* en Bahía San Blas, Argentina, SB 2012.
- Luiz, T. F.; M. R. Velludo; A. C. Peret; J. L. Rodrigues-Filho & A. M. Peret. 2011. Diet, reproduction and population structure of the introduced Amazonian fish *Cichla piquiti* (Perciformes: Cichlidae) in the Cachoeira Dourada reservoir (Paranaíba River, central Brazil). *Revista de Biología Tropical*, 59: 727-741. <https://doi.org/10.15517/rbt.v0i0.3135>
- Mai, A. C. G.; M. L. S. Santos; V. M. Lemos & J. P. Vieira. 2018. Discrimination of habitat use between two sympatric species of mullets, *Mugil curema* and *Mugil liza* (Mugiliformes: Mugilidae) in the rio Tramandaí Estuary, determined by otolith chemistry. *Neotropical Ichthyology*, 16: e170045. <http://dx.doi.org/10.1590/1982-0224-20170045>
- Marin, B. J.; A. Quintero; D. Bussière & J. J. Dodson. 2003. Reproduction and recruitment of white mullet (*Mugil curema*) to a tropical lagoon (Margarita Island, Venezuela) as revealed by otolith microstructure. *Fishery Bulletin*, 101: 809-821.
- Militelli, M. I.; C. R. Carozza & G. J. Macchi. 2015. Variación espacial del desove en la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) del río de La Plata y zona común de pesca Argentina – Uruguay. *Análisis del período 1994 - 2013*, SB 2015.
- Monteiro, R. M. C. 2015. A enguia-europeia no Rio Mondego: estrutura populacional, taxa de prateação e fuga de reprodutores. *Dissertação de Mestrado*, Universidade de Lisboa, 76 pp.
- Moraes, L. E.; V. Lemos; J. P. Castello & J. Vieira. 2012. Mudanças de longo-prazo na abundância de juvenis da tainha *Mugil liza* no estuário da Lagoa dos Patos (1979-1984; 1996-2011), e suas possíveis relações com a pesca no sul do Brasil, SB 2012.
- Muñoz-Sosa, D. 1993. Evaluación de la actividad pesquera del bajo Caquetá entre Araracuara, y la Pedrera, Amazonas-Colombia. *Fundación Estacion de Biología Puerto Rastrojo*, Santa Fe de Bogotá 102 pp.
- Muñoz, H.; P. A. Van Damme & F. Duponchelle. 2006. Breeding behaviour and distribution of the tucunaré *Cichla aff. monoculus* in a clear water river of the Bolivian Amazon. *Journal of Fish Biology* 69: 1018-1030. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01177.x>
- Norbis, W.; J. S. Tellechea; C. Rodriguez & O. Galli. 2018. Distribución espacial de las especies de sciaenidos en el Río De La Plata y costas oceánicas, estructura de las poblaciones y su relación con la época de reproducción, características bioacústicas y efectos antropogénicos, SB 2018.
- Obande, R. A.; A. Dambo & P. M. Adah. 2012. Migration in fishes: a review. Páginas 319-321 in *Fisheries Society of Nigeria (Ed) 27th Annual Conference and Biennial General Meeting of the Fisheries Society of Nigeria (FISON)*. Bayelsa, Nigeria. 451 pp.

- Oliveira, A. F. & M. A. Bemvenuti. 2006. O ciclo de vida de alguns peixes do estuário da Lagoa dos Patos, RS, informações para o Ensino Fundamental e Médio. *Cadernos de Ecologia Aquática*, 1: 16-29.
- Oliveira, L. J. F.; B. S. Sant'Anna & G. Y. Hattori. 2019. Population biology of the freshwater prawn *Macrobrachium brasiliense* (Heller, 1862) in the Middle Amazon Region, Brazil. *Tropical Zoology*, 32: 19-36. <https://doi.org/10.1080/03946975.2018.1542195>
- Paiva, M. P. & F. H. Nepomuceno. 1989. On the reproduction in captivity of the oscar, *Astronotus ocellatus* (Cuvier), according to the mating methods (Pisces – Cichlidae). *Amazoniana*, 10: 361-377.
- Pérez, A. & O. Castillo. 2009. Aspectos reproductivos y ciclo de vida del bagre rayado *Pseudoplatystoma metaense* Butriago y Burr, 2007 (Siluriformes, Pimelodidae) en la Cuenca del río Apure, Venezuela. Páginas 221-223 in Saborido-Rey et al. (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Petriere-Júnior, M. 1985. Migraciones de peces de agua dulce en América Latina: algunos comentarios. CO-PESCAL Documento Ocasional, N° 1, FAO, Roma, 17 pp.
- Queiroz, H. L.; M. B. Sobanski & A. F. Magurran. 2010. Reproductive strategies of Red-bellied Piranha (*Pygocentrus nattereri* Kner, 1858) in the white waters of the Mamirauá flooded forest, central Brazilian Amazon. *Environmental Biology of Fishes*, 89: 11-19. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9658-1>
- Ramos Cruz, P.; J. A. Santos; A. Bialezki; C. M. Soares & M. M. Mônaco. 2012. Captura de larvas e jovens de Characidae (Osteichthyes, Characiformes) em lagoas marginais do rio Ivinheima, Mato Grosso do Sul, Brasil, SB 2012.
- Ramos, S.; R. K. Cowen; P. Ré & A. A. Bordalo. 2006. Temporal and spatial distributions of larval fish assemblages in the Lima estuary (Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 66: 303-314. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.09.012>
- Ribeiro, M. C. L. B. 1983. As migrações dos jaraquis (Pisces, Prochilodontidae) no rio Negro, Amazonas, Brasil. Dissertação de Mestrado, INPA/UFAM, Brasil, 192 pp.
- Riva-Rossi, C.; D. A. Barrasso; C. Baker; A. P. Quiroga; C. Baigún & N. G. Basso. 2020. Revalidation of the Argentinian pouched lamprey *Geotria macrostoma* (Burmeister, 1868) with molecular and morphological evidence. *PLoS ONE*, 15: e0233792. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233792>
- Roa-Cubillos, M. M.; F. A. Villa-Navarro; J. S. Usma-Oviedo & M. F. Jaramillo. 2015. Aspectos reproductivos y de crecimiento de *Prochilodus magdalenae* (Characiformes: Prochilodontidae) de una ciénaga del río Atrato, SB 2015.
- Rossoni, F.; S. Amadio; E. Ferreira & J. Zuanon. 2010. Reproductive and population parameters of discus fish *Symphysodon aequifasciatus* Pellegrin, 1904 (Perciformes: Cichlidae) from Piagaçu-Purus Sustainable Development Reserve (RDS-PP), lower Purus River, Amazonas, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 8: 379-383. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252010000200018>
- Rossoni, F.; S. Amadio; E. Ferreira & J. Zuanon. 2014. A pesca e o conhecimento ecológico local dos pescadores de acará-disco (*Symphysodon aequifasciatus*, Pellegrin 1904: Cichlidae) na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Piagaçu-Purus, baixo rio Purus, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Humanas*, 9: 109-128. <https://doi.org/10.1590/S1981-81222014000100008>
- Sant'Anna, B. S.; R. P. Borges; G. Y. Hattori & M. A. A. Pinheiro. 2014. Reproduction and management of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Crustacea, Brachyura, Ucidae) at Iguape, São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201420140093>
- Santos, J. A.; P. R. Cruz; A. Bialezki; C. M. Soares; E. S. Santos & P. M. Zago. 2012. Distribuição espaço-temporal de larvas de *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Perciformes, Sciaenidae) em uma lagoa marginal do rio Ivinheima, Mato Grosso do Sul, Brasil, SB 2012.
- Silva, S.; S. Barca; R. Vieira-Lanero & F. Cobo, F. 2019. Lamprea marina – *Petromyzon marinus*. In: López, P.; J. Martín & F. Cobo (Eds). *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*, [on-line], Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

- Silva, N. A.; A. O. Gonzalez; A. Caceres; C. E. Barrios; J. C. Ortiz & S. Sanchez. 2015. Evaluación del factor de condición relativo de *Salminus brasiliensis* en un tramo del alto Paraná, Corrientes, Argentina, SB 2015.
- Silva, F. M. S. & R. P. T. Lessa. 2015a. Biología reproductiva, crecimiento e conectividade da tainha (*Mugil curema*) no Estado de Pernambuco, SB 2015.
- Silva, F. M. S. & R. P. T. Lessa. 2015b. Recrutamento da tainha (*Mugil curema*) no Estado de Pernambuco, SB 2015.
- Silveira, E. L.; K. A. Rautenberg; A. A. Justino & A. M. Vaz-dos-Santos. 2018. Índices corporais como indicadores de época de desova: qual utilizar em espécies neotropicais com desova parcelada? SB 2018.
- Soares-de-Santana, H.; C. Minte-Vera & E. A. Ferreira. 2012. Tamanho de primeira maturação de oito espécies da subfamília Tetragonopterinae (Characiformes, Characidae) em um reservatório neotropical, SB 2012.
- Souza-Conceição, J. M.; H. L. Spach & M. D. P. Costa. 2012. Ovos e larvas de peixes em praias estuarinas da baía da Babitonga (Santa Catarina, Brasil), SB 2012.
- Souza, R. G. C.; R. Humston & C. E. C. Freitas. 2016. Movement patterns of adult peacock bass *Cichla temensis* between tributaries of the middle Negro River basin (Amazonas-Brazil): An otolith geochemical analysis. *Fisheries Management and Ecology*, 23: 76-87. <https://doi.org/10.1111/fme.12166>
- Taphorn, D. C. & A. Barbarino-Duque. 1993. Evaluacion de la situacion actual de los pavones, *Cichla* spp., en el Parque Nacional Capanaparo-Cinaruco, Estado Apure, Venezuela. *Natura*, 96: 10-25.
- Torrente-Vilara, G.; C. P. Röpke & T. R. Araújo. 2009. Variação espaço-temporal na reprodução da ictiofauna do trecho de corredeiras do rio Madeira, Amazônia Brasileira. Páginas 70-72 in Saborido-Rey *et al.* (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Uetanabaro M.; T. Wang & A. S. Abe. 1993. Breeding behaviour of the red-bellied piranha, *Pygocentrus nattereri*, in nature. *Environmental Biology of Fishes*, 38: 369-371. <https://doi.org/10.1007/BF00007529>
- Vazzoler, A. E. A. de M. & S. A. Amadio. 1990. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XIII. Estrutura e comportamento de cardumes multiespecíficos de *Semaprochilodus* (Characiformes, Prochilodontidae) do baixo rio Negro, Amazonas, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 50: 537-546.
- Vendel, A. L. & P. T. Chaves. 2006. Use of an estuarine environment (Barra do Saí lagoon, Brazil) as nursery by fish. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23:1117-1122. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000400020>
- Vicentini, R. N. & V. S. Batista. 2012. Defeso reprodutivo e de área como medida de manejo na pesca comercial realizada na Amazônia Central, SB 2012.
- Vieira, J.; V. Lemos; L. Moraes; J. P. Castello; F. Rodrigues & A. Garcia. 2012. Uma hipótese para explicar o recrutamento constante de juvenis de *Mugil liza* durante todo o ano no estuário da Lagoa dos Patos, RS, Brasil, SB 2012.
- Villamil-Rodríguez, J. F.; L. Cortés-Ávila & J. A. Rodríguez-Pulido. 2018. Generalidades sobre la migración de bagres amazónicos de la familia Pimelodidae y su relación con los ciclos hidrológicos. *Orinoquia*, 22: 224-235. <https://doi.org/10.22579/20112629.530>
- Villa-Navarro, F. A.; L. J. Garcia-Melo; L. A. Ospina-Lopez; E. O. Lopez-Delgado; D. M. Gualtero-Leal & V. J. Angel-Rojas. 2015. Biología reproductiva de *Pimelodus grosskopfii* Steindachner, 1879 en el área de influencia del Proyecto Hidroeléctrico el Quimbo, Colombia, SB 2015.
- Wagner, N.; S. A. Amadio & C. P. Deus. 2015. Variações interanuais no recrutamento de duas espécies de peixes em uma área de várzea na Amazônia central brasileira, SB 2015.
- Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81: 225-241. <https://doi.org/10.1007/BF00379810>

- Winemiller, K. O. 2001. Ecology of peacock cichlids (*Cichla* spp.) in Venezuela. *Journal of Aquaculture and Aquatic Sciences*, 9: 93-112.
- Winemiller, K. O. & D. B. Jepsen. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53: 267-296. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01032.x>
- Wunderlich, A. C.; M. A. A. Pinheiro & A. M. T. Rodrigues. 2008. Biología do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Crustacea: Decapoda: Brachyura), na Baía da Babitonga, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25: 188-198. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752008000200005>
- Zaniboni-Filho, E.; J. Ribolli; S. Hermes-Silva & A. P. O. Nuñez 2017. Wide reproductive period of a long-distance migratory fish in a subtropical river, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 15: e160135. <http://dx.doi.org/10.1590/1982-0224-20160135>
- Zapata, L. A. & J. S. Usma. 2013. Guía de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia. Peces, vol. 2, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible / WWF-Colombia, Bogotá D.C., 486 pp.



# Capítulo 6

Ecología y dinámica reproductiva de los condrictios. Herramientas para la conservación

**LESSA, Rosangela<sup>1</sup>; COLONELLO, Jorge<sup>2</sup>; SANTANA, Francisco<sup>3</sup> & MAS, Federico<sup>4</sup>**

1. Departamento de Pesca e Aquicultura, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Campus Recife, PE, Brasil
2. Programa Pesquerías de Condrictios, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Argentina
3. Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UAST), Universidade Federal Rural de Pernambuco, Serra Talhada, PE, Brasil
4. Centro de Investigación y Conservación Marina (CICMAR), Uruguay

rosangela.lessa@ufrpe.br<sup>1</sup>; jcolonello@inidep.edu.ar<sup>2</sup>; francisco.ssilva@ufrpe.br<sup>3</sup>; f.masbervejillo@gmail.com<sup>4</sup>

### Citar como:

Lessa, R.; Colonello, J.; Santana, F. & Mas, F. 2021. 'Ecología y dinámica reproductiva de los condrictios. Herramientas para la conservación'. *Ecología Reproductiva y Pesquerías en el Contexto Iberoamericano. Red Iberoamericana de Investigación para el Uso Sostenible de los Recursos Pesqueros (RED INVIPECA)*. 31 Diciembre de 2021. 141-173.

*"Los autores dedican in memoriam al profesor Carolus Maria Vooren, biólogo holandés afinado en Brasil desde 1979, por su papel pionero en la conservación de tiburones y rayas en América del Sur".*

## 6.1. Introducción

Los peces cartilaginosos (Clase Chondrichthyes) están representados por cerca de 1260 especies de elasmobranquios (tiburones y batoideos), incluyendo 32 especies que habitan en ambientes de agua dulce en forma permanente o transitoria, y cerca de 60 especies de holocefalos (peces elefantes y quimeras). No obstante, estos números son constantemente actualizados debido a nuevas descripciones (Rosa *et al.* 2010; Nelson *et al.* 2016; Weigmann 2016; Rincon *et al.* 2017). El número de especies de condrictios es pequeño en relación con los peces óseos, pero la radiación secuencial a lo largo de su historia evolutiva ha derivado en una variedad de modalidades y estrategias reproductivas (Wourms 1981; Compagno 1990; Nakaya *et al.* 2020). Los condrictios suelen tener un rol clave en los ecosistemas, moldeando la estructu-

ra y complejidad de las comunidades en las que habitan, a través de efectos directos e indirectos (Heithaus *et al.* 2010; Heupel *et al.* 2014). El éxito de los condrictios puede ser atribuido en parte, a las complejas adaptaciones reproductivas desarrolladas a lo largo de los 400 millones de años de evolución, que en muchos casos resultan más avanzadas que la de algunos tetrápodos superiores (Carrier *et al.* 1994; Musick & Ellis 2005; Luer *et al.* 2007). La fecundación interna es una característica de todos los condrictios, pero existen numerosas variantes en el modo de nutrición y desarrollo de los embriones (Wourms 1981; Hamlett *et al.* 2005; Nakaya *et al.* 2020).

Entre las características que definen la historia de vida de las especies se incluyen, el tamaño al nacer, el patrón de crecimiento, la longevidad y tamaño de madurez, el número, tamaño y propor-

ción sexual de la progenie, la inversión reproductiva, duración del ciclo vital, entre otros (Stearns 1992). Estas características son afectadas por variables ecológicas como el riesgo de depredación, la disponibilidad de alimento, la competencia y las condiciones del hábitat (García *et al.* 2008). La interacción de todas estas variables modela la estructura de la población y determinan una serie de compromisos (*trade-off*) entre reproducción actual y supervivencia, reproducción actual y futura, número y tamaño de los embriones (Stearns 1992; Harshman & Zera 2006).

Con el objetivo de abordar las temáticas y especies presentadas en los distintos Simposios de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (SIBECORP) y a los fines de facilitar la elaboración de un hilo conceptual, se profundizarán conceptos y ejemplos relativos en su mayoría a los condriictios del Océano Atlántico Sudoccidental (ASO).

En los cuatro SIBECORP realizados hasta el año 2020 se han presentado trabajos relativos a tiburones (10), batoideos (11, incluyendo 3 trabajos sobre especies de agua dulce), holocéfalos (1), conjuntos de especies (4) y aspectos metodológicos (3). Las principales temáticas refirieron a la estimación de parámetros reproductivos como la longitud y edad de madurez sexual, fecundidad, ciclos reproductivos, áreas y periodos críticos para la reproducción. También se han presentado trabajos que demuestran la importancia de la determinación de los parámetros reproductivos en la elaboración de modelos demográficos y de dinámica poblacional, análisis de vulnerabilidad y de riesgo ecológicos, como herramientas fundamentales para el desarrollo de medidas de manejo y conservación de estas especies. Con la excepción de dos trabajos, todos los demás trataron con elasmobranquios

distribuidos en el Océano Atlántico Sudoccidental (ASO), o en aguas continentales de América del Sur, mencionando un total de 49 especies.

## 6.2. Diversidad de condriictios en el Océano Atlántico Sudoccidental

En el litoral brasilero, la clase Chondrichthyes está conformada por 186 especies de tiburones y batoideos, y 6 especies de quimeras (Weigmann 2016; SBEEL 2005; MMA 2014a).

Las 224 especies descritas hasta el momento, posiciona a Brasil entre los 10 países con mayor biodiversidad de condriictios a nivel mundial.

La región norte de Brasil está influenciada por el estuario Amazónico, con una extensa plataforma, exuberantes manglares y grandes mareas (04°23'N-02°53'S). La región Nordeste (3°S-12°S) se caracteriza por una plataforma continental estrecha, arrecifes, cadenas de montañas submarinas, islas oceánicas y por la formación de la Corriente de Brasil y la Corriente Norte de Brasil (10°-12°S) (Stramma *et al.* 1990). En la región central (12°S-22°S) se destacan archipiélagos (Abrolhos) e islas (Trindade y Martim Vaz) donde prevalecen aguas oligotróficas provenientes de la Corriente de Brasil y determinan una importante riqueza de condriictios a nivel específico (Gadig *et al.* 2000; Gomes *et al.* 2010). En su conjunto, la condrofauna de Brasil se caracteriza por la predominancia de tiburones y batoideos de hábitos costeros y oceánicos, muchos de los cuales son cosmopolitas o neotropicales, con bajo número de especies endémicas, en contraste con la región de áreas profundas (Rincon *et al.* 2017; Marceniuk *et al.* 2019).

Las regiones Sudeste y Sur, entre el Cabo de Río de Janeiro y Chui (Río Grande do Sul, 33°S), están caracterizados por la surgencia de Cabo Frio y la convergencia de las Corrientes del Sur del Brasil, las cuales tienen influencia directa en la distribución de las especies. La condrofauna de estas regiones está caracterizada por 79 especies pertenecientes a 21 familias de tiburones, batoideos y quimeras (Figueiredo 1981; Caires *et al.* 2014), siendo considerada como un *hotspot* mundial de diversidad para el grupo (Dulvy *et al.* 2014).

La región litoral del ASO de Uruguay y Argentina, entre 33° y 57°S, se caracteriza por una vasta plataforma continental asociada a factores climáticos, geográficos y oceanográficos, que determinan la ocurrencia de diversas y complejas zonas frontales. Esta región está influenciada por aguas oceánicas de origen subantártico (Corriente Malvinas, dirección sur-norte), y subtropical (Corriente de Brasil, dirección norte-sur), como así también aguas continentales provenientes de la descarga de los ríos. Se destaca la influencia del Río de la Plata, uno de los ríos más caudalosos de Sudamérica. Esta complejidad y mezcla de aguas de distintas características físico-químicas hace de la región una zona altamente dinámica, influenciados por aguas de origen subantártico (Corriente Malvinas, dirección sur-norte) y subtropical (Corriente de Brasil, dirección norte-sur), cuya confluencia genera determinantes de una zona de alta energía y productividad (Guerrero & Piola 1997; Acha *et al.* 2004; Piola *et al.* 2018). En esta región se ha descrito la ocurrencia de al menos 111 especies de condriictios, muchas de las cuales son de presencia permanente, estacional u ocasional en la región (PAR-Tiburón, PAN-Tiburón de Argentina y Uruguay; Mas *et al.* 2020). La diversidad y distribución de estas

especies se explica, en parte, a través tres grandes Provincias Zoogeográficas o Eco-regiones asociadas con aguas costeras, de plataforma media y de talud: la Provincia Argentina, la Provincia Magellánica y el Talud Patagónico. Publicaciones recientes han caracterizado los elencos faunísticos de condriictios que contribuyen a la tipificación de estas Eco-regiones (Menni & Stehmann 2000; Menni *et al.* 2010; Lucifora *et al.* 2011; Sabadin 2020). La región comprendida entre 29°S y 36°S, a profundidades menores de 200 m, presenta una de las riquezas específicas de condriictios más importantes del ASO, producto de la conjunción de especies que provienen de la región Norte y la Provincia Zoogeográfica Argentina (Menni *et al.* 2010; Sabadin *et al.* 2020).

### 6.3. Pesquerías

En el ASO los condriictios se capturan como parte de pesquerías industriales, artesanales y recreativas, a lo largo de toda la plataforma continental y aguas oceánicas. Es importante destacar que Uruguay y Argentina en sus aguas jurisdiccionales comparten una zona de pesca (Zona Común de Pesca Argentino Uruguayana) en la cual la administración de ciertos recursos y pesquerías (industriales) se realiza en forma conjunta. Un diagnóstico de las principales pesquerías y las especies de condriictios que forman parte, como así también las principales medidas de manejo y conservación, puede encontrarse en los Planes de Acción Nacionales y Regional (Box 6.1).

La pesca en Brasil, así como en el resto del mundo, es la principal causa de la disminución de la población de condriictios. En los últimos años, la pesca incidental o dirigida de estas especies, debido principalmente a la demanda internacional

del mercado de aletas de tiburón, ha provocado el colapso de las poblaciones de elasmobranquios (Vooren & Klippel 2005b; Barreto *et al.* 2016; Lessa *et al.* 2016). No hay capturas dirigidas de quimeras en Brasil, por lo que describiremos la pesca de tiburones y rayas únicamente. Se desconoce la producción total de elasmobranquios en Brasil, principalmente debido a la ausencia de registros y estadísticas de pesca. Se cree que el 5% de la producción pesquera marina total del país son tiburones y rayas (REVIZEE 2006), y que Brasil es el undécimo productor mundial de elasmobranquios (Dent & Clarke 2015). La mayor parte de la producción pesquera en Brasil, incluyendo tiburones y rayas, proviene de la pesca artesanal, principalmente en las regiones norte, noreste y sureste del país, sin embargo, la captura de elasmobranquios por pesquerías industriales en el sur y en el área oceánica es significativa.

Las pesquerías dirigidas a los elasmobranquios se iniciaron en la década de 1980 en el sur de Brasil, utilizando redes de arrastre de playa para la pesca artesanal para capturar la raya (*Pseudobatos horkelli*) y más tarde, en la década de 1990, con redes de enmalle de fondo por la pesca industrial con el objetivo de capturar el pez ángel (*Squatina* spp.), y ambos llegaron rápidamente al colapso (Vooren & Klippel 2005b; Vooren *et al.* 2005a). En las regiones del norte y noreste, la disminución de la población de tiburones y rayas es común como resultado de capturas incidentales en pesquerías dirigidas a especies de teleósteos, como ha ocurrido desde la década de 1980 para especies como los tiburones *Carcharhinus porosus* y *Isogomphodon oxyrhynchus* (Lessa *et al.* 2016; Santana *et al.* 2020).

Además de la sobrepesca de algunas especies de elasmobranquios, se ha eviden-

ciado que en muchas de estas pesquerías las capturas accidentales tienden a estar conformadas por individuos jóvenes, disminuyendo el número de nuevos reclutas en la población (Santana *et al.* 2009; Barreto *et al.* 2016; Lessa *et al.* 2016; Gianeti *et al.* 2019; Santana *et al.* 2020). Las principales pesquerías que capturan elasmobranquios en Brasil son con redes de enmalle y arrastre en la región costera y espineles pelágicos en el área oceánica.

En cuanto a la pesca industrial entre los 34° y 42°S, a profundidades menores de 50 m, los condriictios conforman una parte muy importante de una pesquería de arrastre demersal multiespecífica y multiflota (Massa 2013; Massa *et al.* 2004b; Silveira *et al.* 2018a; Consejo Federal Pesquero 2009; Domingo *et al.* 2008; CTMFM 2018). Los tiburones *Mustelus schmitti*, *Squatina guggenheim*, *Galeorhinus galeus*, el holocéfalo *Callorhynchus callorhynchus* los Rajiformes son desembarcados activamente en diversos puertos de Argentina y Uruguay. Las demás especies de condriictios capturadas por lo general carecen de valor comercial y son comúnmente descartadas a bordo. En el resto de la plataforma, los condriictios se capturan como *by-catch* en pesquerías de arrastre dirigidas a recursos de mayor interés comercial, como los peces óseos *Merluccius hubbsi*, *Macruronus magellanicus*, el crustáceo *Pleoticus muelleri* y el bivalvo *Zygochlamys patagónica* (Sánchez *et al.* 2011; Consejo Federal Pesquero 2009). En el caso de las pesquerías de peces óseos *M. hubbsi* y *M. magellanicus*, las especies más frecuentes y abundantes en las capturas son los Rajiformes y tiburones *Squalus acanthias* y *Schroereichthys bivius*, pero solo los Rajiformes son desembarcados activamente. En las demás pesquerías industriales mencionadas, las capturas de condriictios son in-

feriores y completamente descartadas a bordo (Massa *et al.* 2004b; Sánchez *et al.* 2011; Bernasconi & Navarro 2014; Consejo Federal Pesquero 2009; Domingo *et al.* 2008; CTMFM 2018). Particularmente en Uruguay, si bien actualmente no operativa, la pesquería de palangre pelágico de deriva capturaba en forma incidental o dirigida una cantidad considerable de condriactios pelágicos, particularmente tiburones (e. g. *Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus*, *Sphyrna* spp. *Carcharhinus* spp.) (Mas 2012; Domingo *et al.* 2008). Otras pesquerías, como las de palangre de fondo y semipelágico dirigidas a especies de peces óseos, también capturan ocasionalmente y de forma incidental algunas especies de condriactios (Domingo *et al.* 2008). En cuanto a las pesquerías artesanales, estas se desarrollan principalmente en áreas costeras de Uruguay y Argentina utilizando redes de enmalle y palangres de fondo, en las cuales se capturan diversas especies de pequeños y grandes tiburones, como así también batoideos y holocéfalos (Silveira *et al.* 2018a; Domingo *et al.* 2008).

### 6.4. Modalidades reproductivas de condriactios

Las modalidades reproductivas de condriactios pueden ser clasificadas de acuerdo al tipo de parición, en especies ovíparas y vivíparas (Compagno 1990). Las especies ovíparas se caracterizan por la deposición de oocitos fertilizados dentro de cápsulas coriáceas (también comúnmente denominadas huevos), por tanto, la fecundación es interna. Estas cápsulas pueden ser liberadas inmediata y secuencialmente al fondo, donde ocurre la totalidad del desarrollo embrionario (oviparidad simple) como en los Géneros *Atlantoraja*, *Sympterygia* y *Rioraja* (Ma-

bragaña *et al.* 2002; Oddone & Vooren 2005; Oddone *et al.* 2007, 2008a; Estalles *et al.* 2009), o bien ser retenidas en los úteros durante la mayor parte del desarrollo embrionario (oviparidad retenida) (Carrier *et al.* 2005; Musick & Ellis 2005; Awruch 2015). Recientemente, se ha descrito la "oviparidad retenida simple" en el tiburón *Cephaloscyllium sarawakensis*, como una tercera variante en condriactios (Nakaya *et al.* 2020). Esta modalidad consiste en un caso particular de oviparidad retenida donde sólo una cápsula es retenida en cada oviducto por un tiempo prolongado antes de ser expulsada al medio externo.

Por otro lado, las especies vivíparas, de acuerdo con el grado y tipo de aportes nutricionales efectuados por la madre, se clasifican en lecitotróficas o matrotróficas (Wourms 1981; Compagno 1990; Hamlett *et al.* 2005). En las especies lecitotróficas, el vitelo almacenado en los oocitos aporta la totalidad de los requerimientos nutricionales del embrión, como ocurre en los peces guitarra *Pseudobatos horkelii* y *Zapteryx brevirostris* (Lessa *et al.* 1986; Vooren *et al.* 2005a; Martins *et al.* 2018), y en los peces ángel *Squatina guggenheim* (Vooren & Klippel 2005a; Colonello *et al.* 2007). En las especies matrotróficas, además del vitelo, parte del desarrollo embrionario es suplementado por aportes nutricionales adicionales de origen materno. Dichos aportes adicionales consisten en secreciones uterinas mucosas como en el tiburón *Mustelus shcmitti* (Galíndez *et al.* 2010) o lipídicas (histotróficas) como en los Myliobatiformes *Myliobatis ridens* y *M. goodei* (Araújo *et al.* 2016), oocitos no desarrollados (ovatróficas) como en los tiburones del Orden Lamniformes (Gilmore 1993; Forselledo 2012; Francis *et al.* 2008; Oliveira *et al.* 2010), embriones con menor grado

de desarrollo (adelfotróficas) como en el tiburón *Carcharias taurus* (Gilmore et al. 1983) o a través de la formación de una pseudo-placenta (placentotróficas) como en los tiburones *Carcharhinus brachyurus*, *Prionace glauca*, *Sphyrna* spp. (Amorim 1992; Lessa & Silva 1992; Hazin et al. 1994; Chiaramonte 1996; Montealegre-Quijano et al. 2014).

La supervivencia y permanencia de los condriictios en el tiempo depende en gran medida de las modalidades y estrategias reproductivas de sus poblaciones (Carrier et al. 2004; Musick & Ellis 2005; Dulvy & Forrest 2010). El viviparismo como forma de desarrollo, y en particular para aquellas especies con extensos ciclos gestacionales, ofrece protección contra los depredadores durante un período de tiempo más largo respecto de la oviparidad (Hamlett et al. 2005; Awruch 2015). Esta modalidad resulta ventajosa en sitios con elevada diversidad y densidad de especies, y donde las condiciones ambientales determinan que la reproducción esté confinada a una época acotada del año (Wourms & Lombardi 1992). La evolución del viviparismo también ha permitido a los condriictios ocupar diversos nichos pelágicos (Wourms & Lombardi 1992). En las especies ovíparas, el prolongado período de tiempo que deben permanecer los embriones en las cápsulas sin la protección de la hembra determina un alto riesgo de depredación (~40%) (Cox & Koob 1993; Smith & Griffiths 1997; Lucifora & García 2004; Hoff 2009; Powter & Gladstone 2008). El oviparismo tiene otras ventajas como la mayor fecundidad con una potencial menor demanda energética (Klimley 1987; Lucifora & García 2004), que se maximizaría en ambientes de aguas profundas (García et al. 2008), y que probablemente explique por qué las rayas (Rajiformes), el grupo más di-

verso de peces cartilaginosos (Weigmann 2016), retienen este modo reproductivo. El uso de hábitat y la modalidad reproductiva también son características de historia de vida vinculadas directamente con el riesgo de colapso de las poblaciones frente al impacto pesquero o la perturbación del ambiente. Por ejemplo, en las especies que habitan en aguas profundas los riesgos son más elevados respecto de aquellas que habitan en aguas costeras, dado que presentan crecimiento más lento, mayor edad de madurez sexual y longevidad. De igual manera, las especies vivíparas matrotólicas presentan mayor riesgo respecto de las especies ovíparas producto de su mayor inversión energética en reproducción (García et al. 2008).

La reproducción asexual en elasmobranquios ha sido documentada a través de la ocasional producción de descendencia en ausencia de contribución genética de machos (Partenogénesis facultativa). La detección de los procesos de partenogénesis en elasmobranquios ha sido corroborada en ejemplares mantenidos en cautiverio (Chapman et al. 2007, 2008; Harmon et al. 2016; Dudgeon et al. 2017). Si bien en los últimos años se ha incrementado la evidencia de reproducción asexual en elasmobranquios, el grado de beneficio a nivel poblacional y la longevidad de la descendencia son desconocidos. Es probable que esta estrategia pueda ser una ventaja selectiva en hembras, que surja de un compromiso entre reducir la capacidad de dejar descendencia en la reproducción actual y evitar fallas reproductivas a nivel poblacional producto de la ausencia ocasional de machos (Awruch 2015; Dudgeon et al. 2017). Se ha propuesto que en especies que han sufrido procesos de drástico descenso de abundancias del tipo "cuello de botella", la partenogénesis haya sido

una estrategia que facilite atravesar las consecuencias de aislación durante estos procesos (Dudgeon *et al.* 2007). Si bien la partenogénesis facultativa ha sido comprobada en especies de tiburones como *S. tiburo* (Chapman *et al.* 2007) y *Carcharhinus limbatus* (Chapman *et al.* 2008), no hay antecedentes publicados referidos a estos procesos en aguas del ASO.

### 6.5. Características y parámetros reproductivos relevantes en la dinámica poblacional de condriictios

El tamaño al nacer, el número de embriones (fecundidad), la duración de los ciclos reproductivos, la madurez sexual, el patrón de crecimiento y la longevidad, son parámetros importantes en la dinámica poblacional de condriictios. Si bien existe una considerable variabilidad dentro de este grupo de especies, la mayoría se caracteriza por presentar una baja fecundidad, crecimiento lento, edad de madurez tardía y ciclos reproductivos complejos. Estas características, en su conjunto, resultan en una baja capacidad de resiliencia frente a estresores externos como la explotación pesquera (Hoenig & Gruber 1990; Stevens *et al.* 2000). La mayoría de las especies tienen una capacidad para dar a luz a individuos con tamaños relativamente grandes (entre 10 y 20% del tamaño de un adulto), lo que representa en una respuesta compensada por un pequeño número de individuos (Pratt & Casey 1990; Compagno 1990; Carrier *et al.* 2004; Musick & Ellis 2005).

#### 6.5.1. Madurez sexual

Uno de los aspectos centrales en la estimación de madurez sexual es la tipificación de los estadios reproductivos a través es-

calas de maduración sexual. Estas escalas son conceptualmente diferentes a las de osteictios, debido a las diferencias en la anatomía reproductiva, modalidades y estrategias reproductivas. Las escalas de maduración publicadas para condriictios (Brown Peterson *et al.* 2011; ICES 2012) consideran varios estadios reproductivos para cada órgano reproductivo, algunos validados a través de técnicas histológicas. No obstante, la identificación de algunos de estos criterios resulta de carácter subjetivo y requiere del análisis conjunto de los órganos reproductivos para su determinación. En el año 2012 el Consejo Internacional para la Exploración del Océano (ICES, en inglés) realizó un taller en el cual se discutieron y consensuaron criterios y escalas de madurez sexual estandarizadas (ICES 2012).

El análisis histofisiológico de órganos reproductivos representa una herramienta importante para validar observaciones macroscópicas, en la determinación de estadios y grado de madurez. Asimismo, los estudios macroscópicos e histológicos pueden ser complementados con estudios endocrinológicos (Sulikowsky *et al.* 2007; Gelslechter & Evans 2012; Awruch 2013, 2015; Awruch *et al.* 2008a, 2014, 2019; Elisio *et al.* 2019) o inclusive con la aplicación de instrumental de ultrasonografía (Whittamore *et al.* 2010; Wosnick *et al.* 2018, 2019), los cuales aportan información valiosa sin el sacrificio de los ejemplares.

En hembras, los criterios de madurez en general consideran el crecimiento y desarrollo de los ovarios, ductos deferentes, las glándulas oviductales y los úteros, junto con las particularidades propias de las modalidades reproductivas (por ejemplo, presencia de embriones o cápsulas en los úteros). La clasificación en etapas del desarrollo de los órganos reproductivos (ovarios y oviductos) puede estar asociada con

cierto grado de subjetividad. El análisis de la relación entre el tamaño del ejemplar y el desarrollo de los órganos reproductivos (expresado en peso o tamaño) permite asumir que el incremento abrupto en esta relación evidencia el proceso de madurez sexual.

En el caso de los machos, la presencia de espermatozoides maduros dentro del tracto reproductivo y el grado de calcificación y desarrollo de los claspers (mixoptergios) son los criterios más frecuentemente utilizados para determinar la madurez sexual (Walker 2020). No obstante, en algunos casos el grado de calcificación y rotación de los claspers puede conllevar cierto grado de subjetividad, en particular en ejemplares próximos a alcanzar la madurez. En un estudio reproductivo referido a los tiburones *Prionace glauca* y *Carcharhinus porosus* se determinó que, si bien los claspers de algunos individuos parecían indicar que habían alcanzado la madurez sexual, los mismos carecían de agregaciones de esperma (espermatóforos) y tenían un pequeño conducto deferente, siendo por lo tanto sexualmente inmaduros (Pratt 1979; Lessa 1986). En este sentido resulta recomendable determinar el grado de madurez sexual considerando en forma conjunta el desarrollo ontogenético de claspers y sifones (caracteres externos), ductos deferentes y testículos (caracteres internos), como fuera realizado en algunas especies como *Benthobatis krefti* (Martins & Gadig 2019) y *Urotrygon microphtalmum* (Santander-Neto *et al.* 2016). Otro carácter utilizado para definir el estado de madurez de los machos en las rayas (Orden Rajiformes), es la presencia y número de filas de espinas alares, dado que estas espinas son un carácter sexual dimórfico secundario y son utilizadas para sostener a las hembras en el momento de la cópula (Mabragaña *et al.* 2002; Oddone

*et al.* 2007; Colonello *et al.* 2012; Rangel *et al.* 2016). Al igual que en hembras, el análisis de la relación entre el tamaño de los ejemplares y el desarrollo de los órganos reproductivos (claspers, testículos) permite asumir que el incremento abrupto en esta relación evidencia el proceso de madurez sexual.

En especies con periodos de gestación superiores a un año, también resulta apropiado considerar la condición de maternidad. Esta condición puede ser utilizada para diferenciar las hembras que se encuentran en el último año/periodo de gestación (Walker 2020). A fin de definir las etapas o años que abarcan la gestación, resulta de utilidad realizar el seguimiento mensual o estacional del desarrollo y crecimiento de las distintas cohortes de embriones (Walker 2020). Estos análisis requieren de la colecta de información durante varios años con una resolución estacional precisa, o bien con la definición de criterios que permitan diferenciar etapas del desarrollo embrionario. Por ejemplo, en *Squalus acanthias*, se ha utilizado el punto de inflexión en la relación entre el desarrollo embrionario y el consumo del saco vitelino, a fin de diferenciar las hembras en condición de gestante y de maternidad (Colonello *et al.* 2016). La longitud media de gestación o maternidad, representan parámetros de suma importancia en los modelos demográficos o de dinámica poblacional, dado que permiten definir con mayor precisión la longitud a la cual las hembras empiezan a contribuir al reclutamiento de la población.

En los condriictios de amplia distribución geográfica es factible observar el incremento en determinados parámetros de historia de vida (e. g. longitud de nacimiento, longitud máxima, edad de maduración sexual, longevidad, fecundidad, longitud de maduración sexual) en

función de la latitud. En la región se han observado diferencias latitudinales en las estimaciones de longitud de maduración en los tiburones *Carcharhinus porosus* (Lessa 1986), *Mustelus schmitti* (Chiaramonte & Pettovello 2000), *Squatina guggenheim* (Colonello et al. 2007; Awruch et al. 2008b) y los batoideos *Atlantoraja cyclophora* (Oddone & Vooren 2005; Wehitt et al. 2019), *Rioraja agassizi* (Ponz Louro 1995; Oddone et al. 2007; Estalles et al. 2009) y *Zapteryx brevirostris* (Ponz Louro 1995; Abilhoa et al. 2007; Colonello et al. 2011), entre otros.

La edad de maduración sexual es otro parámetro de suma importancia en los estudios de dinámica poblacional, aunque reviste de mayor complejidad metodológica en su estimación. Cuando se conocen los parámetros de crecimiento, se puede estimar a través de la curva de crecimiento de von Bertalanffy u otros modelos de crecimiento (e. g. Gompertz, Logístico), obteniendo la edad para la LT50 estimada (Cailliet et al. 2006; Goldman et al. 2012). Idealmente, las claves de longitud-edad realizadas sobre la base de la lectura de anillos de crecimiento en vértebras, han permitido inferir la estructura etaria de la población en diversas especies de condriictios como por ejemplo *Galeorhinus galeus* (Ferreira & Vooren 1991), *Mustelus schmitti* (Hozbor et al. 2010; Molina et al. 2017), *Carcharhinus brachyurus* (Lucifora et al. 2009) y *Carcharhinus signatus* (Santana & Lessa 2004), entre otros. La edad de maduración y la longevidad (o en su defecto la edad máxima observada) proveen, junto al conocimiento de los ciclos reproductivos y la fecundidad anual, un estimador del número de temporadas reproductivas totales y fecundidad potencial máxima de la especie a lo largo de su ciclo vital.

### 6.5.2. Fecundidad

El número de folículos ováricos visibles macroscópicamente en el ovario, es un parámetro valioso para conocer el potencial reproductivo de los condriictios y su análisis requiere de considerar la modalidad reproductiva.

En condriictios ovíparos es probable que el comienzo y la dinámica de la vitelogénesis sean propias de cada especie y estén moldeadas por las condiciones ambientales del hábitat (fotoperiodo, temperatura, entre otros). A partir de estudios histológicos en algunas especies de Rajiformes se determinó que el vitelo comienza a acumularse cuando los oocitos son inferiores a 1 cm (Díaz Andrade et al. 2009; Wehitt 2013). Esto puede conducir a una subestimación del número de folículos vitelados, por ser dificultosa su identificación a simple vista.

Si bien se estima que la fecundidad de los condriictios ovíparos es superior a las especies vivíparas, estos valores no serían considerablemente tan elevados. Estudios en cautiverio con especies ovíparas han permitido disponer de un valor aproximado de la tasa de puesta y número de huevos depositados. Por ejemplo, en *Sympterygia bonapartii* y *S. acuta* se ha determinado una fecundidad entre 152 y 180 huevos y entre 71 y 84 huevos por temporada, respectivamente (Jañez & Sueiro 2009; Mabrugaña et al. 2015). No obstante, estos resultados deben ser considerados con precaución, dado que el comportamiento reproductivo y crecimiento de los condriictios en cautiverio puede ser afectado por las condiciones estables de los acuarios, el estrés, la alimentación o suplementos vitamínicos. También se han propuesto metodologías para estimar fecundidad en condriictios ovíparos a partir del número de folículos ováricos vitelogénicos en

hembras adultas (Holden 1975; Quiroz *et al.* 2007; Oddone & Capapé 2011). En *Rio-*raja agassizii** la fecundidad anual se estimó en 62 huevos por temporada (Oddone & Capapé 2011). Estos valores determinan el bajo potencial reproductivo de la especie. Como se mencionó anteriormente, la estimación de la fecundidad potencial en especies ovíparas debe considerar la tasa de depredación de huevos en el fondo marino, la cual puede alcanzar el 40% (Lucifora & García 2004). La estimación del número de cápsulas coriáceas y su tasa de depredación, son parámetros importantes para estimar la tasa de supervivencia en la utilización de modelos demográficos.

El grado de dimorfismo en la LT máxima y de madurez sexual es variable en los condriictios ovíparas (Braccini & Chiaramonte 2002; Oddone & Vooren 2005; San Martín *et al.* 2005; Ruocco *et al.* 2006; Oddone *et al.* 2008a, b; Paesch & Oddone 2008a; Pe-reyra 2017). El desarrollo secuencial de folículos ováricos y la capacidad de producir huevos a lo largo del año, sugieren que el tamaño corporal no es una restricción para la fecundidad de los condriictios ovíparas y puede estar relacionado con la variabilidad en el grado de dimorfismo sexual en la LT máxima y de madurez sexual de estas especies. Por otra parte, no hay evidencia que sugiera la correlación entre el tamaño de las hembras y el número y tamaño de las crías en estas especies (Ebert *et al.* 2008). Limitaciones metodológicas dificultan corroborar la relación entre el tamaño de las hembras y el número de cápsulas depositadas en el fondo marino o bien el tamaño de las crías al nacer. En tiburones ovíparas es frecuente que los machos alcancen una longitud total y de madurez sexual mayor respecto de las hembras (Cortés 2000; Ebert *et al.* 2006; Colonello *et al.* 2020). En el holocéfalo *Callorhynchus callorhynchus* la LT50 estimada en hembras

es superior a machos (Di Giácomo & Perrier 1994; Bernsaconi 2018).

En las especies vivíparas el número de embriones por camada, también representa un parámetro importante para estudiar el potencial reproductivo (Cortés 2004). En ocasiones, la determinación del número de embriones puede ser subestimada por la ocurrencia de abortos espontáneos por el estrés durante la captura, dado el avanzado estado del desarrollo embrionario o bien porque la última etapa hasta el momento del nacimiento ocurre muy próxima a la cloaca, como en los tiburones *Squatina gugenheim* y *S. occulta* (Sunye & Vooren 1997). Estos eventos dificultan estimar la fecundidad y tamaño al nacer. En algunas especies como *Pseudobatos horkelii* por su anatomía y características reproductivas particulares, se ha conseguido estimar estos parámetros con bajo nivel de incertidumbre (Lessa *et al.* 1986). En *Zapteryx brevirostis* el estrés asociado a la captura genera mecanismos fisiológicos que pueden desencadenar el aborto espontáneo hasta 48 horas después de ocurrido el descarte con vida de las hembras. Estos abortos generan alteraciones uterinas que podrían afectar futuras reproducciones y consecuentemente su fecundidad (Wosnick *et al.* 2019).

En elasmobranquios vivíparas el número de embriones por camada varía entre 2 (*Carcharias taurus*) y 300 (*Rhincodon typus*), registrándose variaciones y correlaciones asociadas a la modalidad reproductiva y el ambiente (Cortés 2000; Parsons *et al.* 2008). En términos generales, los nutrientes, la capacidad uterina (espacio físico) y los extensos períodos de gestación suelen ser factores determinantes que limitan la fecundidad y el tamaño máximo de las crías al nacer (Parsons *et al.* 2008). En este sentido, es común observar el dimorfismo sexual secundario en el tamaño

corporal, en aquellas las especies vivíparas que evidencian un aumento de la fecundidad en relación al tamaño corporal de las hembras. Este patrón se ha observado en especies lecitotróficas, como *Pseudobatos horkelii* (Lessa et al. 1986; Vooren et al. 2005a; Martins et al. 2018) y *Squatina guggenheim* (Vooren & Klippel 2005a; Colonello et al. 2007), histotróficas como *Myliobatis goodei* (Ruocco 2012; Araújo et al. 2016), *Aetobatus narinari* (Araújo et al. 2016; Araújo 2019) *Gymnura micrura* (Yokota et al. 2012) y *Mustelus schmitti* (Segura & Milessi 2009; Colautti et al. 2010). Por su parte, las especies vivíparas con modalidad reproductiva oofágica suelen producir crías de mayor tamaño en comparación a otras especies y presentar fecundidades bajas a intermedias de entre 2 a 18 embriones por camada (Gilmore 1993). Si bien no se observa una relación marcada entre la longitud máxima de las hembras y la fecundidad, en términos generales parecería existir un compromiso entre la fecundidad y la longitud máxima de nacimiento (Parsons et al. 2008). De forma similar a lo observado en especies lecitotróficas, las especies de tiburones vivíparas placentarias también suelen presentar una correlación positiva entre la longitud máxima de las hembras respecto de la fecundidad y longitud de nacimiento (Cortés 2000; Parsons et al. 2008). En algunas de estas especies incluso se ha evidenciado una relación positiva entre la longitud de las hembras y su fecundidad, sugiriendo que, en promedio, la fecundidad de las hembras se incrementa con la edad (e. g. *Carcharhinus brachyurus*, Mas et al. 2017; *C. porosus*, Lessa et al. 1999).

Es interesante destacar que en el caso del torpedo *Discopyge tschudi*, especie vivípara lecitotrófica, se ha registrado una correlación positiva entre la longitud de las hembras y la fecundidad, siendo la

longitud máxima y de madurez sexual de las hembras considerablemente inferior a la de machos (Estalles et al. 2011; Spath 2014; Doño et al. 2019). Este patrón de dimorfismo es completamente opuesto al torpedo *Narcine brasiliensis*, especie en la cual se ha observado que las hembras alcanzan un tamaño y peso corporal considerablemente mayor que los machos (Rolim et al. 2015). Curiosamente, aunque las hembras de ambas especies maduran a una LT similar (191 y 197 cm LT, respectivamente), la fecundidad de *D. tschudii* (2 a 15 embriones) es mayor respecto de *N. brasiliensis* (1 a 3 embriones) (Spath 2014; Martins & Gadig 2017; Doño et al. 2019).

### 6.5.3. Estacionalidad y ciclos reproductivos. Determinación de ciclos reproductivos

La determinación de los ciclos reproductivos de condrictios se realiza mayormente a partir de estudios macroscópicos, a través de las variaciones estacionales o mensuales en órganos reproductivos (testículos, ductos espermáticos, ovarios, oviductos, entre otros). En los últimos años se han desarrollado importantes avances para validar estos ciclos a partir de técnicas histológicas (Rêgo et al. 2015). Por otro lado, como se mencionó anteriormente, los estudios endócrinos representan una ventaja muy importante respecto de los estudios macroscópicos, dado que evitan el sacrificio de los ejemplares (Gelsleichter & Evans 2012; Awruch 2013; Awruch et al. 2008a, 2014; Wosnick 2018, 2019; Elisio et al. 2019).

Las especies vivíparas pueden presentar ciclos reproductivos continuos, en los cuales inmediatamente luego de que ocurre el nacimiento se produce el apareamiento y ovulación, o bien ciclos discontinuos, en los cuales la ovulación ocurre en forma distanciada en el tiempo de la parición. En

el primer caso, el desarrollo ovárico ocurre en forma paralela con la gestación, mientras que en el segundo puede ocurrir una pausa en el desarrollo de los folículos ováricos (Castro 2009). Se han registrado especies de elasmobranquios con ciclo continuo bianual (*Hypanus marianae*, Nunes et al. 2019), anual (*Mustelus schmitti*, Menni et al. 1986; Colautti et al. 2010; Elisio et al. 2019]) o bienal (*Squalus acanthias*, Colonello et al. 2016), como así también especies vivíparas discontinuas con ciclos bienales (*Carcharias Taurus*, Lucifora et al. 2002; *Notorynchus cepedianus*, Lucifora et al. 2005b; Awruch et al. 2014; *Heptranchias perlo*, Carvalho et al. 2020) o trienales (*Galeorhinus galeus*, Peres & Vooren 1991; Lucifora et al. 2004). En los tiburones del género *Squatina* esta pausa ha sido denominada vitelogénesis semi-retrasada y descripta como una interrupción del proceso de vitelogénesis hasta mediados de la gestación como en *Squatina guggenheim* (Colonello et al. 2007). Recientemente, la presencia de hembras en reposo del tiburón *Lamna nasus* ha sugerido que el ciclo reproductivo podría ser bienal en lugar de anual (Natanson et al. 2019). La delimitación precisa de los ciclos reproductivos tiene implicancias directas en los estudios de dinámica poblacional, manejo y conservación de las especies.

Algunas especies de tiburones como *Isogomphodon oxyrinchus* y *Carcharhinus porosus*, que habitan en bajas latitudes, tienen extensas temporadas de nacimiento (*protracted birth period*). Esta estrategia puede representar una adaptación al uso de recursos alimenticios por parte de los neonatos o juveniles durante un largo período de crecimiento, maximizando la supervivencia de los estadios tempranos de las especies. Por otro lado, a latitudes más altas con estaciones más definidas, es frecuente que los periodos de parición

se encuentren más definidos y acotados en el tiempo, de forma tal de aprovechar la época ambientalmente más favorable (Castro 2009).

Los ciclos reproductivos en hembras vivíparas pueden ser sincrónicos y estacionales o asincrónicos. En las especies sincrónicas, existe una temporada determinada en la cual ocurren los eventos reproductivos (*Pseudobatos horkelii*, Lessa et al. 1986), mientras que en las especies asincrónicas los eventos (e. g. nacimiento) pueden ocurrir a lo largo del año. Las especies asincrónicas pueden ser bianuales (*Hypanus marianae*, Nunes et al. 2019) o bienales (*Squalus acanthias*, Colonello et al. 2016). También puede ocurrir que ambos sean sincrónicos o asincrónicos. En el primer caso, el pico máximo de desarrollo ovárico ocurre conjuntamente con el pico en el desarrollo testicular (*Mustelus schmitti*, Elisio et al. 2019; *H. marianae*, Nunes et al. 2019), o bien ambos sexos tienen la capacidad de reproducirse a lo largo del año (Rajiformes, Oddone & Vooren 2005; San Martín et al. 2005; Oddone et al. 2007; Estalles et al. 2009; Oddone et al. 2007, 2008a; Colonello et al. 2012). En las especies asincrónicas el pico del desarrollo ovárico y ovulación se encuentra desfaseado del pico máximo de producción de espermatozoides en testículos (*Zapteryx brevirostris*, Colonello et al. 2011). Es probable que aquellas especies en las cuales las hembras pueden almacenar esperma durante largos periodos de tiempo la asincronía reproductiva entre sexos sea una estrategia reproductiva más frecuente.

Los condriccios ovíparos exhiben, dentro de una misma estrategia reproductiva, un amplio rango de adaptaciones morfológicas y fisiológicas. En el ASO estas estrategias se asocian básicamente con dos tipos de ciclos reproductivos: i) reproducción a lo largo de todo el año como *Bathyraja al-*

*bomaculata* (Ruocco *et al.* 2006), *Zearaja brevicaudata* (Colonello & Cortés 2014), *Atlantoraja cyclophora* (Oddone & Voooren 2005; Oddone *et al.* 2008a) o ii) ciclo anual parcialmente definido con uno o dos picos estacionales de actividad, como *Sympterygia bonapartii* (Mabragaña *et al.* 2002), *S. acuta* (Mabragaña *et al.* 2015), *Rioraja agassizi* (Oddone *et al.* 2007; Estalles *et al.* 2009), *Callorhynchus callorhynchus* (Di Giacomo & Perrier 1994; Chierichetti *et al.* 2017). La información disponible impide aseverar si especies ovíparas que habitan en esta región presentan ciclos anuales o bianuales. La estacionalidad y picos de mayor actividad se relacionan con las condiciones ambientales. En los ambientes costeros, determinadas señales físicas como temperatura y fotoperiodo pueden afectar directamente la actividad reproductiva de las rayas. A partir de estudios con rayas en cautiverio se determinó que la temperatura es un factor determinante del inicio y fin de la temporada reproductiva (Holden 1975), así como también sobre la tasa de puesta de huevos (Holden *et al.* 1971).

En especies ovíparas es común observar la falta de variación estacional en el peso de los testículos (Braccini & Chiaramonte 2002; San Martín *et al.* 2005; Oddone *et al.* 2008a; Colonello *et al.* 2012). La espermatogénesis es un proceso energéticamente costoso y podría limitar el éxito reproductivo de machos, dada la imposibilidad de producir cantidades ilimitadas de esperma. La producción continua de espermatozoides podría tener ventajas selectivas en aquellas especies nómadas con baja tasa de encuentros (Pratt & Tanaka 1994).

Es frecuente observar que, durante el apareamiento, varios machos puedan copular a una misma hembra (poliandria) generando un proceso de competencia para acceder a las hembras (DiBattista *et al.* 2008;

Pirog *et al.* 2019). Además, existe competencia post-cópula generada por el almacenamiento de esperma en las glándulas oviductales (Lessa *et al.* 1986; Pratt & Tanaka 1994; Hamlett *et al.* 2002). Esta competencia es muy importante y permitiría mantener la diversidad genética, a través de la potencial mezcla de espermatozoides dentro de la glándula oviducal, y puede ser un factor de flujo genético entre poblaciones (Daly-Engel *et al.* 2007). Por otra parte, los múltiples apareamientos también representan una inversión elevada en hembras, debido al nivel de agresividad que puede representar la estrategia de cópula (Carrier *et al.* 2004; Chapman *et al.* 2013). La segregación sexual puede representar una respuesta que permita minimizar los costos asociados a las múltiples cópulas y maximización de la capacidad de dejar descendencia de las hembras (Sims 2003; Griffiths *et al.* 2012). Los eventos de poliandria y la capacidad de almacenar esperma en hembras también pueden dar lugar a la ocurrencia de múltiple paternidad (Chevolot *et al.* 2007; Griffiths *et al.* 2012; Lyons *et al.* 2017).

### 6.5.4. Reproducción y productividad

El potencial reproductivo de una especie, entendido como la capacidad de descendencia que puede dejar una hembra a lo largo de su vida, está íntimamente relacionado con la edad de maduración, longevidad, duración del ciclo reproductivo, fecundidad y senescencia. Ejemplos contrastantes de la productividad en especies de tiburones son el caso de los tiburones *Carcharias taurus* y *Prionace glauca*. En el primer caso, las hembras maduran en torno a los 10 años (Goldamn *et al.* 2006), tienen una longevidad de 44 años (Passe-rotti *et al.* 2014), y dan a luz a tan solo dos crías cada dos años (Gilmore *et al.* 1983; Lucifora *et al.* 2002). Asumiendo que la

senescencia no tiene un efecto sobre la fecundidad, teóricamente una hembra de *C. taurus* daría lugar a 34 crías a lo largo de su vida. Por otro lado, las hembras de *P. glauca* alcanzan la madurez sexual 5 y 7 años, presentan una longevidad estimada de 27 años y dan a luz en promedio a 33 crías por año (Lessa *et al.* 2004; Montealegre-Quijano 2007; Mas 2015; Montealegre-Quijano *et al.* 2014). Nuevamente, asumiendo que la senescencia no tiene un efecto sobre la fecundidad, teóricamente una hembra de *P. glauca* daría lugar a 660 crías a lo largo de su vida.

Los análisis demográficos de tiburones demuestran que la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r$ ), parámetro que puede ser considerado a los fines de describir la productividad o resiliencia de las especies, tiene un fuerte vínculo con los parámetros reproductivos (Cortés 1998; Santana 2001). Se ha propuesto que especies de tiburones de pequeño y mediano tamaño, con edades de madurez menores a menores de 4 años, como los tiburones *Rhizoprionodon porosus* y *Carcharhinus acronotus*, tienden a ser más resilientes ( $r > 0.08$ ), mientras que aquellas especies que alcanzan la madurez luego de los 10 años son menos resilientes ( $r < 0.04$ ), como por ejemplo los tiburones *Squatina guggenheim* y *Squatina occulta* (Santana 2001). En el caso del tiburón *Isogomphodon oxyrinchus*, si bien las hembras alcanzan la madurez sexual a los 6.6 años, también presenta una baja capacidad de resiliencia ( $r < 0.039$ ), determinante de una baja capacidad de respuesta frente a la explotación pesquera (Lessa *et al.* 2016). En el tiburón *Mustelus schmitti*, una especie que alcanza la madurez entre 4 y 7 años (Hozbor *et al.* 2010; Molina *et al.* 2017), se estimó la tasa intrínseca de crecimiento poblacional en 0.175 cuando la población no fue sometida a explotación, lo que

produciría un crecimiento promedio en el número de individuos del 19.12% anual (Cortés 2007). Este patrón sugiere que *M. schmitti* podría soportar una mayor explotación en comparación con otras especies de tiburones. No obstante, este análisis también detectó signos de explotación comercial excesiva, expresados en la disminución de la LT50 con respecto a años anteriores (Cortés 2007).

### 6.5.5. Migraciones reproductivas

Los ciclos vitales de tiburones pueden involucrar grandes migraciones locales, regionales o incluso transoceánicas, que dificultan la delimitación y comprensión de los ciclos y eventos reproductivos (Grubbs 2010; Chapman *et al.* 2015). Por ejemplo, en el ASO estudios realizados con flotas palangreras entre los 20 y 45°S demuestran una mayor ocurrencia y CPUE de *L. nasus* durante los meses de invierno y primavera, observándose durante este periodo una estructura de longitudes bimodal compuesta por individuos juveniles y adultos (Forselledo 2012; Mas 2012; Soto & Montealegre-Quijano 2012). Al sur de 50°S se ha detectado la captura de este tiburón por parte de las flotas que operan en esa región durante los meses de verano y otoño. Estas capturas están conformadas por juveniles grandes, machos adultos y hembras adultas, las cuales pueden ser no gestantes, recientemente ovuladas, o gestantes; si bien las hembras gestantes presentan diversas etapas del desarrollo embrionario, no se detectan hembras con embriones a término. La estacionalidad y estructura de longitud observada en diversos estudios (Forselledo 2012; Mas 2012; Soto & Montealegre-Quijano 2012; Cortés & Waessle 2017; Cortés *et al.* 2017), indican que el patrón de distribución de *L. nasus* en el Atlántico Sudoccidental coincide con el observado para el Atlántico

Norte (Campana *et al.* 2010) y Pacífico Sur (Semba *et al.* 2013). Las áreas de cría parecieran localizarse en zonas templadas (en latitudes bajas) y las áreas de alimentación en zonas más frías (latitudes altas).

En otras especies, los rangos de distribución y usos de hábitat dependen de la ontogenia y se encuentran fuertemente vinculados al ciclo reproductivo. Muchas especies neríticas presentan marcadas segregaciones espaciales por clases de edad o longitud, migraciones estacionales y comportamientos filopátricos (Grubbs 2010; Chapman *et al.* 2015). En el ASO, en la costa de Rio Grande do Sul, *Pseudobatois horkelii* se agrega en áreas costeras entre diciembre y abril, cuando las temperaturas son elevadas (26°C), facilitando el crecimiento embrionario y posterior nacimiento de las crías (Lessa *et al.* 1986; Vooren *et al.* 2005a). Posteriormente ocurre el apareamiento y los individuos retornan a aguas profundas (> 50 m) para alimentarse. Los oocitos fecundados permanecen en diapausa hasta el verano siguiente, cuando las hembras se acercan a la costa. Este desplazamiento demuestra la existencia de filopatría en la especie.

El tiburón martillo *Sphyrna zygaena* es un claro ejemplo de segregaciones espaciales por clase de edad y migraciones estacionales vinculadas al ciclo reproductivo en el ASO. En esta especie, los neonatos y juveniles de pequeño tamaño pasan sus primeros años de vida en áreas costeras, donde las hembras adultas darían a luz entre primavera y verano (Doño 2008; Vooren *et al.* 2005b; Silveira *et al.* 2018a). Los juveniles de mayor tamaño de ambos sexos gradualmente se alejan de la costa hacia la plataforma externa y talud continental, mientras que los individuos adultos ocurren mayoritariamente sobre el talud

y aguas oceánicas (Amorim *et al.* 2011; Kotas *et al.* 2012; Mas 2012).

En tiburones demersales costeros del ASO se distinguen varios patrones en cuanto a los desplazamientos y migraciones reproductivas. Especies como *Galeorhinus galeus* realizan migraciones estacionales con fines reproductivos (Vooren 2007; Chiaramonte 2000; Lucifora *et al.* 2004). En el sur de Brasil las hembras adultas ocurren desde los meses de otoño a invierno, mientras que en los meses de primavera y verano no se registran la presencia de estos estadios. En los meses de primavera y verano se registran capturas de hembras adultas en Uruguay (Silveria *et al.* 2018a), provincia de Buenos Aires (Chiaramonte, 2000; Lucifora *et al.* 2004) y Patagonia Argentina (Irigoyen *et al.* 2015). La presencia de hembras con embriones a término en los meses de diciembre en Bahía Anegada (Provincia de Buenos Aires, 42°S) determina su importancia como área de nacimiento, aunque no se han detectado neonatos (Lucifora *et al.* 2004). En Patagonia (42°-43°41'S) se dispone del único registro de neonatos de *G. galeus* (Bovcon *et al.* 2018). Los juveniles y machos adultos permanecen en aguas costeras durante los meses de invierno (Lucifora *et al.* 2004).

En tiburones demersales más pequeños, como por ejemplo *Mustelus schmitti*, la amplia bibliografía evidencia la agregación de individuos adultos durante los meses de primavera (octubre a diciembre) en diversas áreas costeras (Massa *et al.* 2004a; Oddone *et al.* 2005; 2007; Colautti *et al.* 2010; Cortés *et al.* 2011; Massa 2013; Elisio *et al.* 2017; Silveira *et al.* 2018a, b). Esto sugiere la presencia de varias áreas de nacimiento, apareamiento y cría a lo largo de toda su área de distribución en el ASO.

La delimitación espacio temporal de las áreas de puesta en condriictios ovíparos

se determina generalmente a partir de la presencia de hembras con cápsulas coriáceas (Oddone & Vooren 2005) (*i. e.* huevos) en los úteros o bien por la presencia de cápsulas en el fondo marino, las cuales pueden obtenerse de muestreo directos (Mabragaña *et al.* 2012; Vazquez *et al.* 2017) y observaciones *in situ* utilizando cámaras submarinas (Salinas-de-León *et al.* 2018). De todas formas, la delimitación de áreas de puesta suele ser dificultada por procesos biológicos y limitaciones metodológicas. Los procesos biológicos se vinculan con el patrón de distribución desagregada, la capacidad de reproducirse a largo del año y la dinámica asociada a los procesos de formación de cápsulas; a partir de estudios en cautiverio se ha determinado que la formación y liberación de las cápsulas ocurre en un período de tiempo menor a 48 horas (Luer & Gilbert 1985; Ellis & Shackley 1995; Jañez & Sueiro 2009; Mabragaña *et al.* 2015).

Un concepto muy importante en cuanto al estudio de los patrones de agregación y los eventos reproductivos está relacionado con las áreas de nacimiento y cría, las cuales pueden coincidir o no espacialmente. Entre los factores propuestos para explicar la importancia de las áreas de cría se mencionan la protección frente a depredadores y por ende bajas tasas de mortalidad (Branstetter 1990), disponibilidad de alimento (Heupel *et al.* 2007). De acuerdo con Heupel *et al.* (2007) la definición de área de cría requiere que los tiburones sean más frecuentes en estas áreas con respecto a otras, tiendan a permanecer o retornar por periodos extensos de tiempo y que el área o hábitat sea utilizada en forma persistente a lo largo de los años. En el nordeste de Brasil se ha propuesto que especies de elasmobranchios vivíparos con rápido crecimiento, utilizan áreas costeras desprotegidas, como áreas de

cría primarias y secundarias, es decir desde que nacen hasta que alcanzan estadios juveniles previos a la maduración sexual (Yokota & Lessa 2006). Al sur de los 34°S, los hábitats utilizados como áreas de cría en aguas costeras carecen de una compleja estructuración, sin gran disponibilidad de refugios o restricciones para los depredadores. Por lo tanto, se ha propuesto que en especies de tiburones como *Mustelus schmitti* o *Squatina guggenheim*, la selección de las áreas como áreas de cría estarían más asociados con el aumento en la disponibilidad de alimentos o la selección de variables ambientales que permitan el rápido crecimiento, en lugar de sitios que brinden refugio frente a los depredadores (Cortés 2012).

## 6.6. Perspectivas

El SIBECORP representa un ámbito propicio para presentar y debatir trabajos relativos a ecología reproductiva de condriictios y pesquerías de las cuales forman parte. En su contexto, este tipo de Simposio permite abordar una mirada integral y comparada de las distintas modalidades y estrategias reproductivas de organismos con diferentes características bioecológicas, los cuales se hayan sujetos a diversidad de pesquerías y presiones pesqueras.

Considerando la susceptibilidad de las especies de condriictios a fuentes de mortalidad extrínseca, bajo un contexto de cambio climático, sobreexplotación y degradación ambiental, resulta de carácter fundamental continuar dirigiendo esfuerzo al estudio de la biología reproductiva de los condriictios para garantizar su conservación y la elaboración de estrategias y planes de manejo eficientes.

Si bien los estudios en biología reproductiva de condriictios se han vuelto más populares, aún son muchas las especies para

las cuales el conocimiento sobre sus parámetros reproductivos y particularidades de su ciclo reproductivo es fragmentario o prácticamente ausente. Esta realidad se acentúa especialmente en el caso de especies de aguas profundas (e. g. *Etmopterus*, *Apristurus*, *Centroscymnus*, *Hydrolagus*, *Bathyraja*, *Amblyraja*, etc.) debido

a las dificultades logísticas de acceder a muestras suficientes. Asimismo, se requiere continuar dedicando esfuerzos al desarrollo de estudios reproductivos que permitan obtener información sin el sacrificio de los ejemplares, utilizando equipamiento de ultrasonografía o bien a partir de estudios endocrinológicos.



### Box 6.1. Planes de Acción Nacionales (Brasil, Uruguay y Argentina) y Regionales (Uruguay-Argentina). Relevancia de los estudios reproductivos en las líneas de investigación propuestas

De acuerdo a los lineamientos establecidos en el Plan de Acción Internacional (PAI-Tiburón, FAO 1999), varios países han elaborado sus Planes de Acción Nacional (PAN-Tiburones) para la conservación y uso sustentable de los condriictios. Los tres países del ASO, Brasil (SBEEL 2005), Uruguay (Domingo *et al.* 2008) y Argentina (Consejo Federal Pesquero 2009), cuentan con Planes de Acción operativos y actualizados con posterioridad al año 2015.

El Plan Nacional para la Conservación de Elasmobranquios Marinos Amenazados (PAN-Tubarões de Brasil), aprobado en el año 2014, considera la Lista Nacional de Especies de Fauna Amenazadas (Peces e Invertebrados Acuáticos), e incluye 56 especies de elasmobranquios que representan el 31% del total de especies marinas del grupo en Brasil. El objetivo principal de este plan es mitigar las amenazas y promover la conservación de tiburones y rayas marinas en Brasil amenazados de extinción, intentando recuperar las especies y sus ambientes (MMA 2014b). Los 32 elasmobranquios continentales forman parte de los planes de acción de las cuencas hidrográficas brasileñas y por tanto fueron excluidos del PAN. Entre estos objetivos se establecen diversas acciones, tendientes a ampliar el conocimiento de la biología reproductiva, estructura etaria, dinámica poblacional de los elasmobranquios marinos amenazados de extinción de Brasil, sus ambientes y procesos ecológicos. El conjunto de estas acciones y planes revela la importancia y la urgencia de las medidas de conservación y manejo de estas especies. Además, Brasil cuenta con 59 unidades de conservación a lo largo de la costa y en el medio marino, favorables para la protección de especies de elasmobranquios.

El PAN-Condriictios de Uruguay, comenzó su proceso de elaboración por parte de la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA) del Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (MGAP) durante el 2005, culminando con su publicación en 2008 (Domingo *et al.* 2008). El objetivo de dicho Plan es garantizar la conservación y el manejo sustentable de las poblaciones de condriictios que ocurren en aguas uruguayas o que son capturadas por las pesquerías de Uruguay. Para esto se propusieron una serie de medidas de investigación, administración, manejo, prioridad para la conservación, educación y difusión. El PAN-Condriictios Uruguay fue posteriormente actualizado en 2015 (Forselledo & Domingo 2015).

El PAN-Tiburón de Argentina fue realizado a partir de talleres participativos convocando al Sector Académico, ONGs, Institutos de Investigación, Organismos Provinciales y Nacionales y la Cancillería Argentina. Se identificaron los aspectos institucionales, normativos, y los relacionados con los recursos humanos y la disponibilidad tanto de información biológica pesquera como estadística, que sirvieron de base para elaborar las acciones del Plan. El objetivo general del PAN, publicado en el año 2009 y actualizado en el año 2015, es garantizar, sobre una base participativa, la ley general de ambiente y los acuerdos internacionales vigentes, la conservación y el manejo sostenible de los condriictios en los ámbitos bajo jurisdicción de la República Argentina.

Más allá de las iniciativas individuales de los Planes de Acción de Uruguay y Argentina, considerando las características migratorias de muchas de las especies de tiburones, su amplia distribución que involucra distintas jurisdicciones y su condición de recursos pesqueros compartidos entre ambos países, en el año 2018 se implementó el Plan de Acción Regional para la conservación y pesca sustentable de los condriictios del Área del Tratado del Río de la Plata y su Frente Marítimo (PAR-Tiburón, CTMFM 2018). El objetivo del PAR-Tiburones es instituir un marco formal, conceptual y operativo, que permita profundizar el conocimiento científico sobre los peces cartilaginosos, a los fines de su conservación y explotación sustentable en el Tratado del Río de la Plata y su Frente Marítimo, siguiendo los lineamientos establecidos por el Código de Conducta para la Pesca Responsable de la FAO. El PAR establece 4 ejes fundamentales relacionados con el conocimiento científico, la administración de recursos, el fortalecimiento de capacidades y difusión de contenidos. Dentro de los lineamientos científicos, se establece la necesidad de implementar un *Plan de Investigación Conjunto* que incluye, entre sus líneas prioritarias, los estudios relativos a estimar madurez, fecundidad, fertilidad, número de puestas, caracterizar ciclos reproductivos a nivel macroscópico e histofisiológico, determinar áreas y épocas reproductivas (apareamiento, nacimiento y cría) en forma sistemática, determinando los aspectos ambientales relevantes y las posibles variaciones interanuales.

## Referencias

- Abilhoa, V.; H. Bornatowski & M. Oliveira Freitas. 2007. Some information on reproduction and embryonic development of the lesser guitarfish *Zapteryx brevirostris* in Southern Brazil. *Acta Adriática*, 48: 185-190.
- Acha, E. M.; H. W. Mianzan; R. A. Guerrero; M. Favero & J. Bava. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*, 44: 83-105. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.09.005>
- Amorim, A. F. 1992. Estudo da biologia, pesca e reprodução do cação azul, *Prionace glauca* L. 1758, capturado no sudeste e sul do Brasil. Tesis Doctoral, Universidad Estatal Paulista, Rio Claro, Sao Paulo, 176 pp.
- Amorim, A. F.; N. Della-Fina & N. Piva-Silva. 2011. Hammerheads sharks, *Sphyrna lewini* and *S. zygaena* caught by longliners off Southern Brazil, 2007-2008. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT*, 66: 2121-2133.
- Araújo, P. R. V. 2019. História de vida de *Aetobatus narinari* (Myliobatiformes) capturada pela pesca artesanal no litoral da Paraíba e Pernambuco, Brasil. Tesis Doctoral, Universidad Federal de Pernambuco (UFPE), 108 pp.
- Araújo, P. R. V.; M. C. Oddone & G. Velasco. 2016. Reproductive biology of the stingrays, *Myliobatis goodei* and *Myliobatis ridens* (Chondrichthyes: Myliobatidae), in southern Brazil. *Journal of Fish Biology*, 89: 1043-1067. <https://doi.org/10.1111/jfb.13015>
- Awruch, C. A. 2013. Reproductive endocrinology in chondrichthyans: The present and the future. *General and Comparative Endocrinology*, 192: 60-70. <https://doi.org/10.1016/j.yggen.2013.05.021>
- Awruch, C. A. 2015. Reproduction strategies. In: R. E Shadwick; A. P. Farrel; C. J. Brauner (Eds). *Physiology of elasmobranch fishes*, vol. 34, Academic Press, San Diego, 255-310.
- Awruch, C. A.; S. D. Frusher; N. W. Pankhurst & J. D. Stevens. 2008a. Non-lethal assessment of reproductive characteristics for management and conservation of sharks. *Marine Ecology Progress Series*, 355: 277-285. <https://doi.org/10.3354/meps07227>
- Awruch, C. A.; F. L. Nostro; G. M. Somoza & E. Di Giacomo. 2008b. Reproductive biology of the angular angel shark *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) off Patagonia (Argentina, southwestern Atlantic). *Ciencias Marinas*, 34: 17-28.
- Awruch, C. A.; S. M. Jones; M. G. Asorey & A. Barnett. 2014. Non-lethal assessment of the reproductive status of broadnose sevengill sharks (*Notorynchus cepedianus*) to determine the significance of habitat use in coastal areas. *Conservation Physiology*, 2: cou013. <https://doi.org/10.1093/conphys/cou013>
- Awruch, C. A.; G. M. Somoza & C. Baldock. 2019. Chondrichthyan research in South America: Endocrinology overview and research trends over 50 years (1967–2016) compared to the rest of the world. *General and Comparative Endocrinology*, 273: 118-133. <https://doi.org/10.1016/j.yggen.2018.06.005>
- Barreto, R.; F. Ferretti; J. M. Flemming; A. Amorim; H. Andrade; B. Worm & R. P. Lessa. 2016. Trends in the exploitation of South Atlantic shark populations. *Conservation Biology*, 30: 792–804. <https://doi.org/10.1111/cobi.12663>
- Bernasconi, F. 2018. Características de historia de vida del pez gallo *Callorhynchus callorhynchus*, el tiburón gatuzo *Mustelus schmitti* y la raya ojona *Atlantoraja cyclophora* en el Golfo San Matías, Patagonia Norte, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires, 238 pp.
- Bernasconi, J. F. & G. Navarro. 2014. Explotación mundial y estado de conservación de los condriictios. Informe GP, N° 11/2014, Área Gestión de Pesquerías-DNPP Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca de Argentina), 12 pp.

- Bovcon, N. D.; P. D. Cochia; X. Navoa; P. Ledesma; G. M. Caille & C. R. Baigun. 2018. First report on a pupping area of the tope shark *Galeorhinus galeus* (Carcharhiniiformes, Triakidae) in the south west Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 93: 1229-1232. <https://doi.org/10.1111/jfb.13781>
- Braccini, J. M. & G. E. Chiamonte. 2002. Reproductive biology of *Psammobatis extenta*. *Environmental Biology of Fishes*, 61: 282-288. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01752.x>
- Branstetter, S. 1990. Early life-history implications on selected Carcharhinoid & Lamnoid sharks of the North-west Atlantic. In: Pratt, H. L.; S. H. Gruber, S. H. & T. Taniuchi (Eds). *Elasmobranchs as living resources: Advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries*. NOAA Technical Report NMFS, N° 90: 17-28.
- Brown-Peterson, N. J.; D. M. Wyanski; F. Saborido-Rey; B. J. Macewicz & S. K. Lowerre-Barbieri. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries*, 3: 52-70. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555724>
- Cailliet, G. M.; W. D. Smith; H. F. Mollet & K. J. Goldman. 2006 Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes*, 77: 211-228. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5570-6\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5570-6_2)
- Caires, R. A. 2014. Biogeografia dos peixes marinhos do atlântico sul ocidental: padrões e processos. 2014. *Arquivos de Zoologia*, 45: 5-24. <https://doi.org/10.11606/issn.2176-7793.v45iespp5-24>
- Campana, S. E.; W. Joyce & M. Fowler. 2010. Subtropical pupping ground for a cold-water shark. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 67: 769-773. <https://doi.org/10.1139/F10-020>
- Carrier, J.; H. Pratt Jr. & J. Castro. 2004. Reproductive Biology of Elasmobranchs. In: Carrier, J. C.; J. L. Musick & M. R. Heithaus (Eds). *Biology of sharks and their relatives*, CRC Press LLC., Boca Raton, Florida, 269-286.
- Carvalho, A. P. C.; B. Rangel & A. F. Amorim. 2020. Insights into the reproductive biology of sharpnose sevengill shark (*Heptranchias perlo*) in the western South Atlantic. *Tópicos Multidisciplinares em Ciências Biológicas*, 2: 45-60.
- Castro, J. 2009. Observations of the reproductive cycles of some viviparous North American sharks. *Aqua International Journal of Ichthyology*, 15: 205-222.
- Chapman, D. D.; M. S. Shivji; E. Louis; J. Sommer; H. Fletcher & P. A. Prodöhl. 2007. Virgin birth in a hammer-head shark. *Biology Letters*, 3: 425-427. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0189>
- Chapman, D. D.; B. Firchau & M. S. Shivji. 2008. Parthenogenesis in a large bodied requiem shark, the black-tip *Carcharhinus limbatus*. *Journal of Fish Biology*, 73: 1473-1477. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02018.x>
- Chapman, D. D.; S. P. Wintner; D. L. Abercrombie; J. Ashe; A. M. Bernard; M. S. Shivji & K. A. Feldheim. 2013. The behavioural and genetic mating system of the sand tiger shark, *Carcharias taurus*, an intrauterine cannibal. *Biology Letters*, 9: 20130003. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0003>
- Chapman, D. D.; K. A. Feldheim; Y. P. Papastamatiou & R. E. Hueter. 2015. There and back again: A review of residency and return migrations in sharks, with implications for population structure and management. *Annual Review of Marine Science*, 7: 547-570. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015730>
- Chevolot, M.; J. R. Ellis; A. D. Rijnsdorp; W. T. Stam & J. L. Olsen. 2007. Multiple paternity analysis in the thornback ray *Raja clavata* L. *Journal of Heredity*, 98: 712-715. <https://doi.org/10.1093/jhered/esm077>
- Chiamonte, G. 1996. Placentación en la "bacota" *Carcharhinus brachyurus* (Chondrichthyes; Carcharhiniidae): tipificación, descripción macroscópica y otros aspectos reproductivos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" Extra (Nueva Serie)*, 143: 1-7.

- Chiaromonte, G. 2015. El cazón o tiburón vitamínico *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) (Pisces Elasmobranchii: Triakidae) en Argentina. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, 287pp.
- Chiaromonte, G. E. & A. D. Pettovello. 2000. The biology of *Mustelus schmitti* in southern Patagonia, Argentina. *Journal of Fish Biology*, 57: 930-942. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02202.x>
- Chierichetti, M. A.; L. B. Scenna; E. E. Di Giacomo; P. M. Ondarza; D. E. Figueroa & K. S. Miglioranza. 2017. Reproductive biology of the cockfish, *Callorhynchus callorhynchus* (Chondrichthyes: Callorhynchidae), in coastal waters of the northern Argentinean Sea. *Neotropical Ichthyology*, 15. <http://dx.doi.org/10.1590/1982-0224-20160137>
- Colautti, D.; C. Baigun; A. Lopez Cazorla; F. Llompарт; J. M. Molina; P. Suquele & S. Calvo. 2010. Population biology and fishery characteristics of the Smooth-hound *Mustelus schmitti* in Anegada Bay, Argentina. *Fisheries Research*, 106: 351-357. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.09.004>
- Colonello, J. H. & F. Cortés. 2014. Parámetros reproductivos de la raya *Dipturus chilensis* en el Atlántico Sudoccidental (34°-48°S). Informe Técnico de Investigación de INIDEP, N° 92, 19 pp.
- Colonello, J. H.; L. O. Lucifora & A. M. Massa. 2007. Reproduction of the angular angel shark (*Squatina guggenheim*): Geographic differences, reproductive cycle, and sexual dimorphism. *ICES Journal of Marine Science*, 6: 131-140. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl004>
- Colonello, J. C., M. L. García & R. C. Menni. 2011. Reproductive biology of the lesser guitarfish *Zapteryx brevirostris* from the south western Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, 78: 287-302. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02864.x>
- Colonello, J. C., M. L. García; C. A. Lasta & R. C. Menni. 2012. Reproductive biology of the spotback skate *Atlantoraja castelnaui* in the south west Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, 80: 2405-2419. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03288.x>
- Colonello, J. H.; F. Cortés & A. M. Massa. 2014. Species richness and reproductive modes of chondrichthyans in relation to temperature and fishing effort in the Southwestern Atlantic Shelf (34-54°S). *Fisheries Research*, 160: 8-17. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.04.015>
- Colonello, J. H., F. Cortés; M. Belleggia & A. M. Massa. 2016. Reproductive and population parameters of spiny dogfish *Squalus acanthias* in the south western Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, 88: 1758-1775. <https://doi.org/10.1111/jfb.12940>
- Colonello, J. H. & F. Cortés & M. Belleggia. 2020. Male-biased sexual size dimorphism in sharks: The narrow-mouth catshark *Schroederichthys bivius* as case study. *Hydrobiologia*, 847: 1873-1886. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04219-9>
- CTMFM. 2018. Plan de Acción Regional para la conservación y pesca sustentable de los condricios del área del Tratado del Río de la Plata y su Frente Marítimo. Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo, Publicación Ocasional, 144 + VI pp.
- Compagno, L. J. 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes*, 28: 33-75. <https://doi.org/10.1007/BF00751027>
- Consejo Federal Pesquero. 2009. Plan de Acción Nacional para la conservación y el manejo de condricios (Tiburones, Rayas y Quimeras) en la República Argentina. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Buenos Aires, 65 pp.
- Cortés, E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fisheries Research*, 39: 199-208.
- Cortés, E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. *Reviews in Fisheries Science*, 8: 299-344. <https://doi.org/10.1080/10408340308951115>
- Cortés, E. 2004. Life history patterns, demography, and population dynamics. In: Carrier, J. C.; J. A. Musick & M. R. Heithaus (Eds). *Biology of sharks and their relatives*, CRC Press, LLC., Boca Raton, Florida, 449-470.

- Cortés, F. 2007. Sustentabilidad de la explotación del gatuzo, *Mustelus schmitti*, en el ecosistema costero bonaerense (34-42°S). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, 37 pp.
- Cortés, F. 2012. Hábitats esenciales de condriictios (Chondrichthyes) costeros, y su relación con los procesos oceanográficos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 213 pp.
- Cortés, F. & J. A. Waessle. 2017. Hotspot for porbeagle shark (*Lamna nasus*) bycatch in the Southwestern Atlantic (51°S-57°S). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science, 74: 1100-1110. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0114>
- Cortés, F.; A. J. Jaureguizar; R. C. Menni & R. A. Guerrero. 2011. Ontogenetic habitat preferences of the narrownose smooth-hound shark, *Mustelus schmitti*, in two Southwestern Atlantic coastal areas. Hydrobiologia, 661: 445-456. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0559-2>
- Cortés, F.; J. A. Waessle; A. M. Massa & S. D. Hoyle. 2017. Aspects of porbeagle shark bycatch in the Argentinean surimi fleet operating in the Southwestern Atlantic Ocean (50-57°S) during 2006-2014. WCPFC Scientific Committee 13th regular session, WCPFC-SC13-SA-IP-14, 19 pp.
- Cox, D. L. & T. J. Koob. 1993. Predation on elasmobranch eggs. Environmental Biology of Fishes, 38: 117-125. <https://doi.org/10.1007/BF00842908>
- Daly-Engel, T. S.; R. D. Grubbs; B. W. Bowen & R. J. Toonen. 2007. Frequency of multiple paternity in an unexploited tropical population of sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 64: 198-204. <https://doi.org/10.1139/f07-005>
- Dent, F. & S. Clarke. 2015. State of the global market for shark products. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper, N° 590, Rome, 187 pp.
- Di Giacomio, E. E. & M. R. Perier. 1994. Reproductive biology of the cockfish *Callorhynchus callorhynchus* (Holocephali: Callorhynchidae) in Patagonian waters (Argentina). Fishery Bulletin, 92: 531-39.
- Díaz-Andrade, M. C.; E. Galíndez & S. Estecondo. 2009. The ovary of the bignose fanskate *Sympterygia acuta* Garman, 1877 (Chondrichthyes, Rajidae) in the Bahía Blanca estuary, Argentina: Morphology and reproductive features. Brazilian Journal of Biology, 69: 405-413. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000200025>
- Dibattista, J. D.; K. A. Feldheim; X. Thibert-Plante; S. H. Gruber & A. P. Hendry. 2008. A genetic assessment of polyandry and breeding-site fidelity in lemon sharks. Molecular Ecology, 17: 3337-3351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03833.x>
- Domingo, A.; R. Forselledo; P. Miller & C. Passadore. 2008. Plan de Acción Nacional para la conservación de condriictios en las pesquerías uruguayas, Dinara, Montevideo, 88pp.
- Doño, F. 2008. Identificación y caracterización de áreas de cría del tiburón martillo (*Sphyrna* spp) en las costas de Uruguay. Tesis de licenciatura, Universidad de la República de Uruguay (UDELAR), Montevideo, 34 pp.
- Doño, F.; I. Pereyra; F. Mas & S. Silveira. 2019. Biología reproductiva del torpedo, *Discopyge tschudii* (Torpediniformes: Narcinidae) en el Atlántico suroeste. Página 53 in Oñate-González, E. C. et al. (Eds) Memorias Primer Congreso Latinoamericano de Tiburones, Rayas y Quimeras - VIII Simposium Nacional de Tiburones y Rayas, SOMEPEC. Playa del Carmen, Quintana Roo, México. 216 pp.
- Dudgeon, C. L.; L. Coulton; R. Bone; J. R. Ovenden & S. Thomas. 2017. Switch from sexual to parthenogenetic reproduction in a zebra shark. Scientific Reports, 7: 40537. <https://doi.org/10.1038/srep40537>
- Dulvy, N. K. & R. E. Forrest. 2010. Life histories, population dynamics, and extinction risks in chondrichthyans. In: Carrier, J. C.; J. A. Musick & M. R. Heithaus (Eds). Sharks and their relatives II: Biodiversity, adaptive physiology, and conservation, CRC Press, Boca Raton, Florida, 635-676.
- Dulvy, N. K.; S. L. Fowler; J. A. Musick; R. D. Cavanagh; P. M. Kyne; L. R. Harrison; J. K. Carlson; L. N. K. Davidson; S. V. Fordham; M. P. Francis et al. 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. Elife, 3: e00590. <https://doi.org/10.7554/eLife.00590>

- Ebert, D. A.; L. J. Compagno & P. D. Cowley. 2006. Reproductive biology of catsharks (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) off the west coast of southern Africa. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1053-1065. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.04.016>
- Ebert, D. A.; W. D. Smith & G. M. Cailliet. 2008. Reproductive biology of two commercially exploited skates, *Raja binoculata* and *R. rhina*, in the western Gulf of Alaska. *Fisheries Research*, 94: 48-57. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.06.016>
- Elisio, M.; J. H. Colonello; F. Cortés; A. J. Jaureguizar; G. M. Somoza & G. J. Macchi. 2017. Aggregations and reproductive events of the narrownose smooth-hound shark (*Mustelus schmitti*) in relation to temperature and depth in coastal waters of the south-western Atlantic Ocean (38-42°S). *Marine and Freshwater Research*, 68: 732-742. <http://dx.doi.org/10.1071/MF15253>
- Elisio, C. A.; C. Awruch; A. M. Massa; G. J. Macchi & G. M. Somoza. 2019. Effects of temperature on the reproductive physiology of female elasmobranchs: The case of the narrownose smooth-hound shark (*Mustelus schmitti*). *General and Comparative Endocrinology*, 284: 113242. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2019.113242>
- Ellis, J. R. & S. E. Shackley. 1995. Observations on egg laying in the thornback ray. *Journal of Fish Biology*, 46: 903-904. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb01613.x>
- Estalles, M.; J. E. Perez Comesaña; L. L. Tamini & G. E. Chiamonte. 2009. Reproductive biology of the skate, *Rioraja agassizii* (Müller and Henle, 1841), off Puerto Quequén, Argentina. *Journal of Applied Ichthyology*, 25: 60–65. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01103.x>
- Estalles, M.; N. M. Collier; E. E. Di Giacomo & M. R. Perrier. 2011. Distribution and reproductive biology of the electric ray *Discopyge tschudii* Heckel, 1846 in San Matias Gulf, Northern Patagonia, Argentina. *Neotropical Ichthyology*, 9: 831–838. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252011005000051>
- FAO. 1999. Plan de Acción Internacional para reducir las capturas incidentales de aves marinas en la pesca con palangre. Plan de Acción Internacional para la conservación y ordenación de los tiburones. Plan de Acción Internacional para la ordenación de la capacidad pesquera. Roma, 31 pp.
- Ferreira, B. & C. M. Vooren. 1991. Age, growth, and structure of vertebra in the school shark *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) from southern Brazil. *Fishery Bulletin*, 89: 19-31.
- Figueiredo, J. L. 1981. Estudo das distribuições endêmicas de peixes da Província Zoogeográfica Marinha Argentina. Tese Doutoral, Universidade de São Paulo, 121 pp.
- Forselledo, R. 2012. Distribución, estructura poblacional y aspectos reproductivos del tiburón pinocho *Lamna nasus* (Bonaterre, 1788) en el Atlántico Sudoccidental. Tesis de Grado, Universidad de la República de Uruguay, Montevideo, 43 pp.
- Forselledo, R. & A. Domingo 2015. Plan de acción nacional para la conservación de condricios en las pesquerías uruguayas. In: Domingo, A.; R. Forselledo & S. Jiménez (Eds). Revisión de Planes de Acción Nacional para la Conservación de Aves Marinas y Condricios en las Pesquerías Uruguayas, MGAP-DI-NARA, Montevideo, 155–173.
- Francis, M. P.; L. J. Natanson & S. E. Campana. 2008. The biology and ecology of the porbeagle shark, *Lamna nasus*. In: Camhi M. D.; E. K. Pikitch & E. A. Babcock (Eds). *Sharks of the open ocean: Biology, fisheries and conservation*, Blackwell Publishing, Oxford, 105-113.
- Gadig, O. B. F.; M. A. Bezerra; R. D. Feitosa & M. A. A. Furtado-Neto. 2000. Ictiofauna marinha do estado do Ceará, Brasil: I. Elasmobranchii. *Arquivos de Ciências do Mar*, 33: 127-132.
- Galíndez, E. J.; M. C. Díaz Andrade; A. C. Moya & S. Estecondo. 2010. Morphological changes in the pregnant uterus of the smooth hound dogfish *Mustelus schmitti* Springer, 1939 (Gatuzo) (Chondrichthyes, Triakidae): Microscopic study and phylogenetic reproductive implications. *International Journal of Morphology*, 28: 1003-101. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022010000400004>

- García, V. B.; L. O. Lucifora & R. A. Myers. 2008. The importance of habitat and life history to extinction risk in sharks, skates, rays and chimaeras. *Proceedings of the Royal Society of London*, 275: 83-89. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1295>
- Gelsleichter, J. & A. N. Evans. 2012. Hormonal regulation of elasmobranch physiology. *In: Carrier, J. C.; J. A. Musick & M. R. Heithaus (Eds). Biology of sharks and their relatives*, CRC Press, Boca Raton, Florida, 313-348.
- Gianeti, M. D.; F. M. Santana; L. Yokota; J. E. Vasconcelos; J. F. Dias & R. P. Lessa. 2019. Age structure and multi-model growth estimation of longnose stingray *Hypanus guttatus* (Dasyatidae: Myliobatoidei) from north-east Brazil. *Journal of Fish Biology*, 94: 481-488. <https://doi.org/10.1111/jfb.13918>
- Gilmore, R. G. 1993. Reproductive biology of lamnoid sharks. *Environmental Biology of Fishes*, 38: 95-114. <https://doi.org/10.1007/BF00842907>
- Gilmore, R. G.; J. Q. Dodrill & P. A. Lindley. 1983. Reproduction and embryonic development of the sand tiger shark, *Odontaspis taurus* (Rafinesque). *Fisheries Bulletin*, 81: 201-225.
- Goldman, K. J.; G. M. Cailliet; A. H. Andrews & L. J. Natanson. 2012. Assessing the age and growth of chondrichthyan fishes. *In: Carrier, J. C.; J. A. Musick & M. R. Heithaus (Eds). Biology of sharks and their relatives*, CRC Press, Boca Raton, Florida, 423-452.
- Gomes, U. L.; C. N. Signori; O. B. F. Gadig & H. R. S. Santos. 2010. Guia para identificação de tubarões e raias do Rio de Janeiro, Technical Books Editora, Rio de Janeiro, 234 pp.
- Griffiths, A. M.; D. M. Jacoby; D. Casane; M. McHugh; D. P. Croft; M. J. Genner & D. W. Sims. 2012. First analysis of multiple paternity in an oviparous shark, the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula* L.). *Journal of Heredity*, 103:166-173. <https://doi.org/10.1093/jhered/esr112>
- Grubbs, R. D. 2010. Ontogenetic shifts in movements and habitat use. *In: Carrier, J. C.; J. A. Musick & M. R. Heithaus (Eds). Biology of Sharks and their Relatives*, CRC Press, Boca Raton, Florida, 319-350.
- Guerrero, R. A. & A. R. Piola. 1997. Masas de agua en la plataforma continental. *In: Boschi E. (Ed). El Mar argentino y sus recursos pesqueros. Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales*, tomo I, INIDEP, Mar del Plata, 107-119.
- Hamlett, W. C.; L. Fishelson; A. Baranes; C. K. Hysell & D. M. Sever. 2002. Ultrastructural analysis of sperm storage and morphology of the oviducal gland in the Oman shark, *Iago omanensis* (Triakidae). *Marine and Freshwater Research*, 53: 601-613. <https://doi.org/10.1071/MF01080>
- Hamlett, W. C.; G. Kormanik; M. Storrie; B. Stevens & T. I. Walker. 2005. Chondrichthyan parity, lecithotrophy and matotrophy. *In: Hamlett W. C. (Ed). Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes, sharks, batoid and chimaeras*, vol. 3, Enfield, NH: Science Publishers Incorporated, USA, 395-434.
- Harmon, T. S.; T. Y. Kamerman; A. L. Corwin & A. B. Sellas. 2016. Consecutive parthenogenetic births in a spotted eagle ray *Aetobatus narinari*. *Journal of Fish Biology*, 88: 741-745. <https://doi.org/10.1111/jfb.12819>
- Harshman, L. G. & A. J. Zera. 2006. The cost of the reproduction: The devil in the details. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 80-86. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.008>
- Hazin, F. H.; K. Kihara; K. Otsuka; C. E. Boeckman & E. C. Leal. 1994. Reproduction of the blue shark *Prionace glauca* in the south-western equatorial Atlantic Ocean. *Fisheries Science*, 60: 487-491. <https://doi.org/10.2331/fishsci.60.487>
- Heithaus, M. R.; A. Frid, J. J. Vaudo; B. Worm & A. J. Wirsing. 2010. Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. *In: Carrier, J. C. et al. (Eds). Sharks and their relatives II: Biodiversity, adaptive physiology, and conservation*, CRC Marine Biology Series, Boca Raton, Florida, 611-637.
- Heupel, M. R.; J.K. Carlson & C. A. Simpfendorfer. 2007. Shark nursery areas: Concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series*, 337: 287-297. <https://doi.org/10.3354/meps337287>

- Heupel, M. R.; D. M. Knip; C.A. Simpfendorfer & N. K. Dulvy. 2014. Sizing up the ecological role of sharks as predators. *Marine Ecology Progress Series*, 495: 291-298. <https://doi.org/10.3354/meps10597>
- Hoenig, J. & S. Gruber. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: Implications for fisheries management. NOAA Technical Report NMF5, N° 90, 16 pp.
- Hoff, G. R. 2009. Skate *Bathyraja* spp. egg predation in the eastern Bering Sea. *Journal of Fish Biology*, 74: 250-269. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02137.x>
- Holden, M. J. 1975. The fecundity of *Raja clavata* in British waters. *Journal du conseil pour l'Exploration de la Mer*, 36: 110-118. <https://doi.org/10.1093/icesjms/36.2.110>
- Hozbor, N. M.; M. Saez & A. M. Massa. 2010. Edad y crecimiento de *Mustelus schmitti* (gatuzo), en la región costera bonaerense y uruguaya. Informe Técnico de Investigación de INIDEP, N° 49, 15 pp.
- ICES. 2012. Report of the Workshop on Sexual Maturity Staging of Elasmobranchs (WKMSSEL), ICES CM 2012/ACOM:59, Lisboa, Portugal, 113 pp.
- Irigoyen, A.; C. Sibbald; M. Cuestas; F. Cristiani & G. Trobbiani. 2015. Seasonal patterns in Golfo Nuevo and migration on the Argentine shelf of school (Galeorhinus galeus [Linnaeus 1758]) and sevengill (*Notorynchus cepedianus* [Péron 1807]) sharks (Argentina). *Ecología Austral*, 25: 144-148.
- Jañez, J. A. & M. C. Sueiro. 2009. Oviposition rate of the fanshake *Sympterygia bonapartii* (Elasmobranchii, Rajidae) (Müller & Henle, 1841) held in captivity. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 4: 580-582.
- Klimley, A. P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environmental Biology of Fishes*, 18: 27-40. <https://doi.org/10.1007/BF00002325>
- Kotas, J. E.; M. Petrere Jr; R. A. dos Santos; A. Bustamante; C. F. Lin; A. A. da Silveira Menezes & E. L. V. Micheletti. 2012. The horizontal migration of hammerhead sharks along the southern Brazilian coast, based on their exploitation pattern and considerations about the impact of anchored gillnets activities on these species. *Revista CEPISUL-Biodiversidade e Conservação Marinha*, 3: 45-68.
- Lessa, R. P. 1986. Contribuição ao conhecimento da biologia de *Carcharhinus porosus* Ranzani, 1839 (Pisces, Chondrichthyes) das reentrâncias maranhenses. *Acta Amazonica*, 16: 73-86. <https://doi.org/10.1590/1809-43921986161086>
- Lessa, R. P. & T. Silva. 1992. Fecundity and reproductive cycle of *Sphyrna tiburo* (Pisces, Sphyrnidae) from northern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 52: 533-545.
- Lessa, R. P. & F. M. Santana. A idade de primeira maturação sexual em tubarões (Chondrichthyes, Selachii) e a relação com o manejo pesqueiro das espécies. Página 27 in Saborido-Rey et al. (Eds) *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías*. Vigo, España. 400 pp. <http://hdl.handle.net/10261/39081>
- Lessa, R. P.; C. M. Vooren & J. Lahaye. 1986. Desenvolvimento e ciclo sexual das fêmeas, migrações e fecundidade da viola *Rhinobatos horkelii* (Müller & Henle, 1841) do sul do Brasil. *Atlântica*, 8: 5-34
- Lessa, R. P.; V. Batista & Z. Almeida. 1999. Occurrence and biology of the daggernose shark *Isogomphodon oxyrinchus* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) off the Maranhao coast (Brazil). *Bulletin of Marine Science*, 64: 115-128.
- Lessa, R. V.; F. M. Santana & P. Duarte-Neto. 2006. A critical appraisal of marginal increment analysis for assessing temporal periodicity in band formation among tropical sharks. *Environmental Biology of Fishes*, 77: 309-315. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9111-7>
- Lessa, R. P.; V. S. Batista & F. M. Santana. 2016. Close to extinction? The collapse of the endemic daggernose shark (*Isogomphodon oxyrinchus*) off Brazil. *Global Ecology and Conservation*, 7: 70-81. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.04.003>

- Lucifora, L. O. & V. B. García. 2004. Gastropod predation on egg cases of skates (Chondrichthyes, Rajidae) in the southwestern Atlantic: Quantification and life history implications. *Marine Biology*, 145: 917-922. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1377-8>
- Lucifora, L. O.; R. C. Menni & A. H. Escalante. 2002. Reproductive ecology and abundance of the sand tiger shark, *Carcharias taurus*, from the southwestern Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 59, 553-561. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1183>
- Lucifora, L. O.; R. C. Menni & A. H. Escalante. 2004. Reproductive biology of the school shark, *Galeorhinus galeus*, off Argentina: Support for a single south western Atlantic population with synchronized migratory movements. *Environmental Biology of Fishes*, 71: 199-209. <https://doi.org/10.1007/s10641-004-0305-6>
- Lucifora, L. O.; R. C. Menni & A. H. Escalante. 2005a. Reproduction and seasonal occurrence of the copper shark, *Carcharhinus brachyurus*, from north Patagonia, Argentina. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 107-115. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.09.003>
- Lucifora, L. O.; R. C. Menni & A. H. Escalante. 2005b. Reproduction, abundance and feeding habits of the broadnose sevengill shark *Notorynchus cepedianus* in north Patagonia, Argentina. *Marine Ecology Progress Series*, 289: 237-244. <https://doi.org/10.3354/meps289237>
- Lucifora, L. O.; V. B. García; R. C. Menni; A. H. Escalante & N. M. Hozbor. 2009. Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. *Ecological Research*, 24: 109-118. <https://doi.org/10.1007/s11284-008-0487-z>
- Lucifora, L. O., V. B. García & B. Worm. 2011. Global diversity hotspots and conservation priorities for sharks. *PLoS ONE* 6: e19356. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019356>
- Luer, C. A. & P. W. Gilbert. 1985. Mating behavior, egg deposition, incubation period, and hatching in the clearnose skate, *Raja eglanteria*. *Environmental Biology of Fishes*, 13: 161-171. <https://doi.org/10.1007/BF00000926>
- Luer, C. A., O. E. Walsh; A. B. Bodine & J. T. Wyffels. 2007. Normal embryonic development in the clearnose skate, *Raja eglanteria*, with experimental observations on artificial insemination. *Environmental Biology of Fishes*, 80: 239-255.
- Lyons, K.; C. L. Chabot; C. G. Mull; C. N. Paterson Holder & C. Lowe. 2017. Who's My Daddy? Considerations for the influence of sexual selection on multiple paternity in elasmobranch mating systems. *Ecology and Evolution*, 7: 5603-5612. <https://doi.org/10.1002/ece3.3086>
- Mabragaña, E.; L. O. Lucifora & A. M. Massa. 2002. The reproductive ecology and abundance of *Sympterygia bonapavtii* endemic to the south west Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 60: 951-967. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02420.x>
- Mabragaña, E.; M. L. Corbo; S. M. Delpiani & J. M. Astarloa. 2012. Zonas de oviposición de condriictios del Mar Argentino, SB 2012.
- Mabragaña, E., L. O. Lucifora; M. D. L. Corbo & J. M. D. De Astarloa. 2015. Seasonal reproductive biology of the bignose fanskate *Sympterygia acuta* (Chondrichthyes, Rajidae). *Estuaries and Coasts*, 38: 1466-1476. <https://doi.org/11336/35289>
- Marceniuk, A. P.; R. B. Barthem; W. B. Wosiacki; A. G. C. Klautau, et al. 2019. Sharks and batoids (Subclass Elasmobranchii) caught in the industrial fisheries off the Brazilian North coast. *Revista Nordestina de Biologia*, 27: 120-142. <https://doi.org/10.22478/ufpb.2236-1480.2019v27n1.47112>
- Martins, M. F. & O. B. F. Gadig. 2019. Reproductive biology of the Brazilian blind electric ray *Benthobatis krefftii* (Chondrichthyes: Narcinidae). *Neotropical Ichthyology*, 17: e180093. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20180093>
- Martins, M. F.; A. F. Pasquino & O. B. F. Gadig. 2018. Reproductive biology of the Brazilian guitarfish, *Pseudobatos horkelii* (Müller & Henle, 1841) from southeastern Brazil, western South Atlantic. *Journal of Applied Ichthyology*, 34: 646-652. <https://doi.org/10.1111/jai.13652>

- Mas, F. 2012. Biodiversidad, abundancia relativa y estructura poblacional de los tiburones capturados por la flota de palangre pelágico en aguas uruguayas durante 1998-2009. Tesis de Licenciatura, Universidad de la República de Uruguay (UDELAR), Montevideo, 95 pp.
- Mas, F. 2015. Esclerocronología del tiburón azul (*Prionace glauca*) en el Atlántico sudoccidental. Tesis de Maestría, Universidad de la República de Uruguay (UDELAR), Montevideo, 90 pp.
- Mas, F.; R. Forselledo; M. Laporta; I. Pereyra; S. Silveira & A. Domingo. 2017. Aspectos reproductivos y demografía del tiburón cabeza chata *Carcharhinus brachyurus* (Clase: Chondrichthyes) en el atlántico sudoccidental. 18° Simposio Científico de la CTMFM, Tigre, Argentina.
- Mas, F.; R. Forselledo; A. Domingo; O. Pin; P. Troncoso; E. Errico; A. Marquez; S. Tanaka & S. Weigmann. 2020. New records and range extension of the Portuguese dogfish *Centroscymsus coelolepis* in the south western Atlantic Ocean, with comments on its morphology. *Journal of Fish Biology*, 96: 601-616. <https://doi.org/10.1111/jfb.14246>
- Massa, A. M.; L. O. Lucifora & N. M. Hozbor. 2004. Condrictios de la región costera bonaerense y uruguaya. In: Sánchez, R. P. & I. B. Bezzi (Eds). Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado del estado de explotación. El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, tomo 4, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, 85-89
- Massa, A. M.; C. A. Lasta & C. R. Carozza. 2004b. Estado actual y explotación del gatuzo *Mustelus schmitti*. In: Sánchez, R. P. & I. B. Bezzi (Eds). Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado del estado de explotación. El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, tomo 4, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, 67-83
- Menni, R. & M. F. W. Stehmann. 2000. Distribution, environment and biology of batoid fishes off Argentina, Uruguay and Brazil. A review. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Nueva Serie*, 2: 69-109.
- Menni, R. C.; K. G. Da Silva & A. R. Gosztonyi. 1986. Sobre la biología de los tiburones costeros de la Provincia de Buenos Aires. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, CCXIII: 3-26.
- Menni, R. C.; A. J. Jaureguizar; M. F. Stehmann & L. O. Lucifora. 2010. Marine biodiversity at the community level: Zoogeography of sharks, skates, rays and chimaeras in the southwestern Atlantic. *Biodiversity and Conservation*, 19: 775-796. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9734-z>
- MMA. 2014a. Portaria N° 125, de 04 de dezembro de 2014, "PAN Tubarões Brasil". Ministério do Meio Ambiente, Diário Oficial da União, Seção 1, N° 236, 120-121.
- MMA. 2014b. Portaria N° 445, de 17 de dezembro de 2014, "Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção - Peixes e Invertebrados Aquáticos". Ministério do Meio Ambiente, Diário Oficial da União, Seção 1, N° 245, p. 126.
- Molina, J. M.; G. E. Blasina & A. C. Lopez Cazorla. 2017. Age and growth of the highly exploited narrownose smooth-hound (*Mustelus schmitti*) (Pisces: Elasmobranchii). *Fishery Bulletin*, 115: 365-379. <https://doi.org/10.7755/FB.115.3.7>
- Montealegre-Quijano, S. 2007. Biología populacional do tubarão azul, *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) (Carcharhinidae), na região sudoeste do oceano Atlântico. Tesis Doctoral. Fundación de la Universidad Federal de Rio Grande, Brasil, 189 pp.
- Montealegre-Quijano, S.; A. T. Cardoso; R. Z. Silva; P. G. Kinas & C. M. Vooren. (2014). Sexual development, size at maturity, size at maternity and fecundity of the blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) in the Southwest Atlantic. *Fisheries Research*, 160: 8-32. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.03.003>
- Musick, J. & J. A. Ellis. 2005. Reproductive evolution of chondrichthyans. In: Hamlett, W. C. (Ed). Reproductive biology and phylogeny of chondrichthyes. sharks, batoid and chimaeras, vol. 3, Enfield, NH: Science Publishers Incorporated, USA, 45-79.

- Natanson, L. J.; B. M. Deacy; W. Joyce & J. Sulikowski. 2019. Presence of a resting population of female porbeagles (*Lamna nasus*), indicating a biennial reproductive cycle, in the western North Atlantic Ocean. Fishery Bulletin, 117: 70-77. <https://doi.org/10.7755/FB.117.1-2.8>
- Nakaya, K.; W. T. White & H. C. Ho. 2020. Discovery of a new mode of oviparous reproduction in sharks and its evolutionary implications. Scientific Reports, 10: 12280. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68923-1>
- Nelson, J. S.; T. C. Grande & M. V. Wilson. 2016. Fishes of the World, John Wiley & Sons, New York, 752 pp.
- Nunes, A. R. O. P.; G. Rincon; R. S. Sosa & J. Nunes. 2019. Reproductive biology of the stingray *Hypanus marianae*, an endemic species from Southwestern Tropical Atlantic Ocean. Revista Nordestina de Biologia, 27, 1.
- Oddone, M. C. & C. M. Vooren. 2005. Reproductive biology of *Atlantoraja cyclophora* (Regan 1903) (Elasmobranchii: Rajidae) off southern Brazil. ICES Journal of Marine Science, 62: 1095-1103. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.05.002>
- Oddone, M. C. & C. Capapé. 2011. Annual fecundity assessment for the Rio skate *Rioraja agassizi* (Chondrichthyes: Arhynchobatidae) endemic to a neotropical area (Southeastern Brazil). Brazilian Journal of Oceanography, 59: 277-279. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592011000300008>
- Oddone, M. C.; L. Paesch & W. Norbis. 2005. Reproductive biology and seasonal distribution of *Mustelus schmitti* (Elasmobranchii: Triakidae) in the Rio de la Plata oceanic front, south-western Atlantic. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 85: 1193-1198. <https://doi.org/10.1017/S0025315405012294>
- Oddone, M. C.; A. F. Amorim; P. L. Mancini; W. Norbis & G. Velasco. 2007. The reproductive biology and cycle of *Rioraja agassizi* (Müller and Henle, 1841) (Chondrichthyes: Rajidae) in southeastern Brazil, SW Atlantic Ocean. Scientia Marina, 71: 593-604. <https://doi.org/10.3989/scimar.2007.71n3593>
- Oddone, M. C.; W. Norbis; P. L. Mancini & A. F. Amorim. 2008a. Sexual development and reproductive cycle of the eyespot skate *Atlantoraja cyclophora* (Regan, 1903) (Chondrichthyes: Rajidae: Arhynchobatidae), in southeastern Brazil. Acta Adriatica: International Journal of Marine Sciences, 49: 73-87.
- Oddone, M. C.; A. F. Amorim & P. L. Mancini. 2008b. Reproductive biology of the spotback skate, *Atlantoraja castelnaui* (Ribeiro, 1907) (Chondrichthyes, Rajidae), in southeastern Brazilian waters Revista de Biología Marina y Oceanografía, 43: 327-334.
- Oliveira, P.; F. H. Hazin; F. Carvalho; M. Rego; R. Coelho; A. Piercy & G. Burgess. 2010. Reproductive biology of the crocodile shark *Pseudocarcharias kamoharai*. Journal of Fish Biology, 76: 1655-1670. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02606.x>
- Paesch, L. & M. C. Oddone. 2008a. Size at maturity and egg capsules of the softnose skates *Bathyraja brachyurops* (Fowler, 1910) and *Bathyraja macloviana* (Norman, 1937) (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic (37°00'-39°30'S). Journal of Applied Ichthyology, 25: 66-71. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01114.x>
- Paesch, L. & M. C. Oddone. 2008b. Change in size-at-maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* (Guichenot, 1848) (Elasmobranchii: Rajidae) in the SW Atlantic. Neotropical Ichthyology, 6: 223-230. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252008000200009>
- Parsons, G. R.; E. R. Hoffmayer; J. M. Hendon & W. V. Bet-Sayad. 2008. A review of shark reproductive ecology: life history and evolutionary implications. In: Rocha, M. J.; A. Arukwe & B. G. Kapoor (Eds). Fish Reproduction. Science Publishers, Enfield, USA, 435-514.
- Passerotti, M. S.; A. H. Andrews; J. K. Carlson; S. P. Wintner; K. J. Goldman & L. J. Natanson. 2014. Maximum age and missing time in the vertebrae of sand tiger shark (*Carcharias taurus*): Validated lifespan from bomb radiocarbon dating in the western North Atlantic and southwestern Indian Oceans. Marine and Freshwater Research, 65: 674-687. <https://doi.org/10.1071/MF13214>

- Peres, M. B. & C. M. Vooren. 1991. Sexual development, reproductive cycle, and fecundity of the school shark *Galeorhinus galeus* off southern Brazil. *Fishery Bulletin*, 89: 655– 667.
- Pereyra, M. I. 2017. Biología reproductiva y estructura poblacional de *Sympterygia acuta* y *S. bonapartii* (Chondrichthyes, Rajoidei) en la zona costera de Punta del Diablo (Rocha, Uruguay). Tesis de Maestría, Universidad de la República de Uruguay), Montevideo, 95 pp.
- Piola, A.; E. D. Palma; A. A. Bianchi; B. M. Castro; M. Dottori; R. A. Guerrero; M. Marrari; R. P. Matano; O. O. Möller Jr. & M. Saraceno. 2018. Physical oceanography of the SW Atlantic Shelf: A review. *In: Hoffmeyer, M. S.; M. E. Sabatini; F. P. Brandini; D. L. Calliari & N. H. Santinelli* (Eds). *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic*, Academic Press Springer, Cham, Switzerland, 37-56.
- Pirog, A.; H. Magalon; T. Poirout & S. Jaquemet. 2019. Reproductive biology, multiple paternity and polyandry of the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Journal of Fish Biology*, 95: 1195-1206. <https://doi.org/10.1111/jfb.14118>
- Ponz Louro, M. 1995. Estratégias e táticas reprodutivas de elasmobranquios no ecossistema de Ubatuba. Tesis de Maestría, Universidade de São Paulo, 95 pp.
- Powter, D. M. & W. Gladstone. 2008. Embryonic mortality and predation on egg capsules of the Port Jackson shark *Heterodontus portusjacksoni* (Meyer). *Journal of Fish Biology*, 72: 573-584. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01721.x>
- Pratt, Jr., H. L. 1979. Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. *Fishery Bulletin*, 77: 445-470.
- Pratt, Jr., H. L. & S. Tanaka. 1994. Sperm storage in male elasmobranchs: A description and survey. *Journal of Morphology*, 219: 297-308. <https://doi.org/10.1002/jmor.1052190309>
- Pratt, Jr., H. L. & J. G. Casey. 1990. Shark reproductive strategies as a limiting factor in directed fisheries, with a review of Holden's method of estimating growth-parameters. NOAA Technical Reports NMFS, N° 90: 97-109.
- Quiroz, J. C.; R. Wiff & R. Céspedes. 2007. Reproduction and population aspects of the yellownose skate, *Dipturus chilensis* (Pisces, Elasmobranchii: Rajidae), from southern Chile. *Journal of Apply Ichthyology*: 1–6. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00914.x>
- Rangel, B.S.; N. Wosnic; L. R. Magdanelo; A. F. De Amorim; J. R. Kfoury & R. E. G. Rici. 2016. Thorns and dermal denticles of skates *Atlantoraja cyclophora* and *A. castelnaui*: Microscopic features and functional implications. *Microscopy Research and Technique*, 79: 1133–1138. <https://doi.org/10.1002/jemt.22767>
- Rêgo, M. G.; J. Fitzpatrick; F. H. Hazin; M. L. G. Araújo; L. M. Silveira; P. G. Oliveira & J. Evêncio-Neto. 2015. Characterization of testicular morphology and spermatogenesis in the nurse sharks *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre, 1788). *Zoomorphology*, 134: 117-123. <https://doi.org/10.1007/s00435-014-0240-9>
- REVIZEE. 2006. Avaliação do potencial sustentável de Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva (REVIZEE). Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Qualidade Ambiental nos Assentamentos Humanos, Brasil, 303 pp.
- Rincon, G. & C. M. Vooren. 2006. Taxonomic and biological records of the South Atlantic marbled catshark, *Galeus mincaronei* Soto (Elasmobranchii: Scyliorhinidae) off the Southern Brazilian coast. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 1: 1-7.
- Rincon, G.; R. C. Mazzoleni; A. R. O. Palmeira & R. Lessa. 2017. Deep-water sharks, rays and chimaeras of Brazil. *In: Da Silva, L. F & De Luna, J. B* (Eds). *Chondrichthyes: Multidisciplinary approach*, [on-line], IntechOpen, London. <https://doi.org/10.5772/intechopen.69471>
- Rolim, F. A.; M. M. Rotundo & T. Vaske-Júnior. 2015. Notes on the reproductive biology of the Brazilian electric ray *Narcine brasiliensis* (Elasmobranchii: Narcinidae). *Journal of Fish Biology*, 89: 1105-11. <https://doi.org/10.1111/jfb.12778>

- Rosa, R. S.; P. Charvet-Almeida; C. Christie & D. Quijada. 2010. Biology of the South American potamotryhonid stingrays. *In*: Carrier, J. C.; J. A. Musick & M. R. Heithaus (Eds). Sharks and their relatives II. Biodiversity, adaptive physiology, and conservation, CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 241-281.
- Ruocco, N. L. 2012. Ecología y conservación de los chuchos (Chondrichthyes, Myliobatiformes) del ecosistema costero bonaerense y uruguayo. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 273 pp.
- Ruocco, N. L.; L. O. Lucifora; J. M. Díaz de Astarloa & O. Wöhler. 2006. Reproductive biology and abundance of the white-dotted skate, *Bathyraja albomaculata*, in the Southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 105-116. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.08.007>
- Sabadin, D. E.; L. O. Lucifora; S. A. Barbini; D. E. Figueroa & M. Kittlein. 2020. Towards regionalization of the chondrichthyan fauna of the Southwest Atlantic: A spatial framework for conservation planning. *ICES Journal of Marine Science*, 77: 1893–1905. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa064>
- Salinas-de-León, P.; B. Phillips; D. Ebert; M. Shivji; F. Cerutti-Pereyra; C. Ruck; C. R. Fisher & L. Marsh. 2018. Deep-sea hydrothermal vents as natural egg-case incubators at the Galapagos Rift. *Scientific Reports*, 8: 1788. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20046-4>
- Sánchez, R. P.; G. Navarro; E. Calvo & F. Del Castillo. 2011. La pesca y comercialización de condriccios en la Argentina. *In*: Wöhler, O. C.; P. Cedrola & M. B. Cosseau (Eds). Contribuciones sobre la biología, pesca y comercialización de tiburones en Argentina. Aportes para la elaboración del Plan de Acción Nacional, Consejo Federal Pesquero, Argentina, 151-184.
- San Martín, M. J., J. E. Perez & G. E. Chiaramonte. 2005. Reproductive biology of the south west Atlantic marbled sand skate *Psammobatis bergi* Marini, 1932 (Elasmobranchii, Rajidae). *Journal of Applied Ichthyology*, 21: 504-510. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00667.x>
- Santana, F. M. 2001. Taxas de crescimento populacional intrínsecas de tubarões: uma contribuição para o plano de manejo de elasmobrânquios no Brasil. Tesis de Maestría, Universidad Federal de Pernambuco, Recife, 68 pp.
- Santana, F. M., & R. P. Lessa. 2004. Age determination and growth of the night shark (*Carcharhinus signatus*) off the northeastern Brazilian coast. *Fishery Bulletin*, 102: 156-167.
- Santana, F. M.; P. Duarte-Neto & R. P. Lessa 2009. Demographic analysis of the night shark (*Carcharhinus signatus*, Poey, 1868) in the equatorial Southwestern Atlantic Ocean. *Fisheries Research*, 100: 210–214. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.07.009>
- Santana, F. M.; L. M. Feitosa & R. P. Lessa 2020. From plentiful to critically endangered: Demographic evidence of the artisanal fisheries impact on the smalltail shark (*Carcharhinus porosus*) from Northern Brazil. *PLoS ONE*, 15: e0236146. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236146>
- Santander-Neto, J.; M. L. G. Araújo & R. P. Lessa. 2016. Reproductive biology of *Urotrygon microphthalmum* (Batoidea: Urotrygonidae) from north-eastern Brazil, tropical west Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, 89: 1026–1042. <https://doi.org/10.1111/jfb.12951>
- SBEEL. 2005. Plano de Ação Nacional para a conservação e o manejo de estoques de peixes elasmobrânquios do Brasil. Sociedade Brasileira para o Estudo de Elasmobrânquios, Recife, 100 pp.
- Segura, A. M., & A. C. Milessi. 2009. Biological and reproductive characteristics of the Patagonian smoothhound *Mustelus schmitti* (Chondrichthyes, Triakidae) as documented from an artisanal fishery in Uruguay. *Journal of Applied Ichthyology*, 25: 78-82. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01250.x>
- Semba, Y.; K. Yokawa; H. Matsunaga & H. Shono. 2013. Distribution and trend in abundance of the porbeagle (*Lamna nasus*) in the southern hemisphere. *Marine and Freshwater Research*, 64: 518-529. <https://doi.org/10.1071/MF12272>
- Silveira, S.; M. Laporta; I. Pereyra; F. Mas; F. Doño; O. Santana & G. Fabiano. 2018a. Análisis de la captura de condriccios en la pesca artesanal oceánica de Uruguay, Atlántico Sudoccidental. *Frente Marítimo*, 25: 301-324.

- Silveira S.; M. Pérez; F. Mas; R. Forselledo; F. Cortés; M. Laporta; A. M. Massa & A. Domingo. 2018b. Programa conjunto de marcado-recaptura de gatuzo (*Mustelus schmitti*) en el área del tratado del río de la plata y su frente marítimo (Anexo I). Frente Marítimo, 25: 393-402.
- Sims, D. W. 2003. Tractable models for testing theories about natural strategies: foraging behaviour and habitat selection of free ranging sharks. *Journal of Fish Biology*, 63: 53-73. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2003.00207.x>
- Smith, C. & C. Griffiths. 1997. Shark and skate egg-cases cast up on two South African beaches and their rates of hatching success, or causes of death. *African Zoology*, 32. <https://doi.org/10.1080/02541858.1997.11448441>
- Soto, J. M. R. & S. Montealegre-Quijano. 2012. Elevación de Río Grande, una importante área de cría del tiburón sardinero *Lamna nasus* en el Atlántico Sur. SB 2012.
- Spath, M. C. 2014. Ecología reproductiva y hábitos alimentarios del torpedo chico *Discopyge tschudii* (Chondrichthyes, Narcinidae) en el Atlántico Sudoccidental. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 179 pp.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories, Oxford University Press, Oxford, 249 pp.
- Stevens, J. D.; R. Bonfil; N. K. Dulvy & P. A. Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 476-494. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0724>
- Stramma, L. & R. G. Peterson. 1990. The South Atlantic Current. *Journal of Physical Oceanography*, 20: 846-859. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1990\)020<0846:TSAC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1990)020<0846:TSAC>2.0.CO;2)
- Sunye, P. S. & C. M. Vooren. 1997. On cloacal gestation in angel sharks from southern Brazil. *Journal of Fish Biology*, 50: 86-94. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01341.x>
- Vazquez, D. M.; M. Belleggia; L. Schejter & E. Mabragaña. 2017. Avoiding being dragged away: Finding egg cases of *Schroederichthys bivius* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) associated with benthic invertebrates. *Journal of Fish Biology*, 92: 248-253. <https://doi.org/10.1111/jfb.13490>
- Vooren, C. M. 1997. Demersal Elasmobranchs. In: Seeliger, U.; C. Odebrecht, & J. P. Castello (Eds). Environment and biota of the Patos Lagoon estuary. Subtropical convergence environments: The coast and sea in the southwestern Atlantic, Springer-Verlag, Berlin, 141-146.
- Vooren, C. M. & S. Klippel 2005a. Biología e status de conservação dos cações-anjo *Squatina guggenheim*, *S. occulta* e *S. argentina*. In: Vooren C. M. & S. Klippel (Eds). Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil, Igaré, Porto Alegre, 57-82.
- Vooren, C. M. & S. Klippel. 2005b. Diretrizes para a conservação de espécies ameaçadas de elasmobrânquios. In: Vooren C. M. & S. Klippel (Eds). Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil, Igaré, Porto Alegre, 213-228.
- Vooren, C. M.; R. T. L. Lessa & S. Klippel 2005a. Biología e status de conservação da viola *Rhinobatos horkelii*. In: Vooren C. M. & S. Klippel (Eds). Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil, Igaré, Porto Alegre, 33-56.
- Vooren, C. M.; S. Klippel & A. B. Galina. 2005b. Biología e status conservação dos tubarão-martelo *Sphyrna lewini* e *S. zygaena*. In: Vooren C. M. & S. Klippel (Eds). Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil, Igaré, Porto Alegre, 97-112.
- Walker, T. I. 2020. Reproduction of chondrichthyans. In: Yoshida, M. & J. F. Asturiano F. (Eds). Reproduction in Aquatic Animals, Springer, Singapore, 193-223.
- Wehitt, A. 2013. Aspectos histológicos y citológicos del ovario de *Zearaja chilensis* (Guichenot, 1848). Tesina de Grado, Universidad Nacional del Centro, Bahía Blanca.
- Wehitt, A.; J. H. Colonello; G. J. Macchi & E. J. Galindez. 2018. Reproductive biology of the eyespot skate *Atlantoraja cyclophora* (Elasmobranchii: Arhynchobatidae) an endemic species of the Southwestern

Atlantic Ocean (34°S-42°S). *Neotropical Ichthyology*, 16: e170098. <http://dx.doi.org/10.1590/1982-0224-20170098>

- Weigmann, S. 2016. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of Fish Biology*, 88: 837-1037. <https://doi.org/10.1111/jfb.12874>
- Whittamore, J. M.; C. Bloomer; G. M. Hanna & I. D. McCarthy. 2010. Evaluating ultrasonography as a non-lethal method for the assessment of maturity in oviparous elasmobranchs. *Marine Biology*, 157: 2613-2624. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1523-4>
- Wosnick, N.; K. R. Adams & C. A. Freire. 2018. Ultrasonography as a promising methodology to indicate captured induced abortion in viviparous elasmobranchs. *Journal of Fish Biology*, 93: 1033-1037. <https://doi.org/10.1111/jfb.13746>
- Wosnick, N.; C. A. Awruch; K. R. Adams; S. M. M. Gutierre; H. Bornatowski; A. C. Prado & C. A. Freire. 2019. Impacts of fisheries on elasmobranch reproduction: High rates of abortion and subsequent maternal mortality in the shortnose guitarfish. *Animal Conservation*, 22: 198-206. <https://doi.org/10.1111/acv.12458>
- Wourms, J. P. 1981. Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes. *American Zoologist*, 21: 473-515. <https://doi.org/10.1093/icb/21.2.473>
- Wourms, J. P. & J. Lombardi. 1992. Reflections on the evolution of piscine viviparity. *American Zoologist*, 32: 276-293.
- Yokota, L. & R. T. L. Lessa. 2006. A nursery area for sharks and rays in Northeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 75: 349-360. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-0038-9>
- Yokota, L.; R. Goitein; M. D. Gianeti & R. P. Lessa. 2012. Reproductive biology of the smooth butterfly ray *Gymnura micrura*. *Journal of Fish Biology*, 81: 1315-1326. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03413.x>



# Capítulo 7



Efectos parentales y potencial reproductivo en organismos acuáticos

**DOMÍNGUEZ-PETIT, Rosario<sup>1</sup>, GARCÍA-FERNÁNDEZ, Cristina<sup>2</sup>, LEONARDUZZI, Ezequiel<sup>3</sup>, MACCHI, Gustavo<sup>3,4</sup>, RODRIGUES, Karina<sup>3,4</sup>.**

1. Instituto Español de Oceanografía (CSIC), Vigo, Galicia, España
2. Instituto de Investigaciones Marinas (IIM-CSIC), Vigo, Galicia- España
3. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.
4. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina

rosario.dominguez@ieo.es<sup>1</sup> ; cgarcia@iim.csic.es<sup>2</sup>; eleonard@inidep.edu.ar<sup>3</sup>; gmacchi@inidep.edu.ar<sup>3,4</sup>; krodriques@inidep.edu.ar<sup>3,4</sup>

### Citar como:

Domínguez-Petit, R.<sup>1</sup>, García-Fernández, C.<sup>2</sup>, Leonarduzzi, E.<sup>3</sup>, Macchi, G.<sup>3,4</sup>, Rodrigues, K.<sup>3,4</sup>. 'Efectos parentales y potencial reproductivo en organismos acuáticos'. *Ecología Reproductiva y Pesquerías en el Contexto Iberoamericano*. Red Iberoamericana de Investigación para el Uso Sostenible de los Recursos Pesqueros (RED INVIPESCA). 31 Diciembre de 2021. 175-215.

## 7.1. Introducción

### 7.1.1. El concepto de efectos parentales y potencial reproductivo

Durante el siglo XX, los estudios de dinámica poblaciones de peces se basaban en la asunción errónea de que todos los individuos de una población tienen la misma productividad (Venturelli *et al.*, 2009). En 1999, se acuñó el término Potencial Reproductivo para definir la capacidad de una población de producir descendencia viable que llegue a ser reclutada a la pesquería (Trippel, 1999). Dicha capacidad depende de las características parentales (longitud, edad, condición, etc.), por lo tanto, el Potencial Reproductivo de un stock no es proporcional a la biomasa de reproductores. Los parámetros que habitualmente se usan para medir el potencial reproductivo de una población son la fecundidad, el número de desoves, el tamaño y calidad de huevos y larvas y la época y duración de la estación reproductiva, entre otros. Sin embargo, como se ha mencionado anteriormente, el poten-

cial reproductivo está profundamente influido por lo que se conoce como efectos parentales.

Los efectos parentales hacen referencia a la influencia que el fenotipo y las condiciones ambientales en las que se desarrollan los individuos ejercen en el fenotipo de su descendencia, es decir, el fenotipo de un individuo no sólo estaría determinado por su propio genotipo (heredado de sus padres) y por el ambiente en el que se desarrolla, sino también por el fenotipo y experiencia ambiental de sus progenitores (Bernardo, 1996). Un ejemplo de efecto parental sería la influencia de la cantidad de alimento disponible para las hembras reproductoras en el tamaño de las larvas, que reflejaría cómo el ambiente que experimenta la madre (disponibilidad de presas) afecta a las características de la descendencia (tamaño) (Reznick *et al.*, 1996).

Hasta la fecha, en el estudio de los efectos parentales en organismos marinos ha predominado la investigación sobre los efectos maternos (derivados de las hembras), considerándose que el papel de los

machos se limitaba a la transmisión de genes, y por tanto, cualquier influencia paterna en la descendencia se derivarían exclusivamente a aspectos genotípicos (Shama *et al.*, 2014; von Siebenthal *et al.*, 2009). Sin embargo, cada vez hay más estudios que demuestran la existencia de efectos paternos en los organismos acuáticos, que van desde la influencia directa de los atributos paternos en la calidad de la descendencia (Carver, 2001; Rideout *et al.*, 2004), hasta la influencia del comportamiento de los padres (Stein & Bell, 2014) en la supervivencia de la prole, pasando por el impacto del ambiente en el éxito reproductivo de los machos (Beirão *et al.*, 2011; Blom *et al.*, 2019; López-Galindo *et al.*, 2019; Thomas *et al.*, 2015). Es más, se han reportado casos en los que los efectos paternos sólo se manifiestan en los descendientes machos (Wirtz-Oca *et al.*, 2013) o sólo en los descendientes hembras (Lehto & Tinghitella, 2020), o incluso llegan a saltarse una generación, afectando a los nietos en lugar de a los propios descendientes (Reznick, 1981).

Pero los efectos parentales pueden tener una dinámica mucho más compleja, con interacciones entre efectos maternos y paternos. En este sentido, (Siddique *et al.*, 2017) demostraron que las diferentes combinaciones familiares tienen un importante impacto en el desarrollo embrionario en peces. Por otro lado, en algunas especies de signátidos, como *Syngnathus fucus*, se ha comprobado que existe transferencia de nutrientes desde el padre a las crías durante el periodo de cuidado de las mismas y que dicha transferencia podría muy probablemente compensar deficiencias nutritivas de los huevos debidas a la falta de inversión materna (Ripley & Foran, 2009). Incluso se ha reportado que, en organismos marinos, el peso de los efectos maternos sobre los paternos en el fenotipo de la descendencia puede relacionarse con la estabilidad ambiental (Guillaume *et al.*, 2016). Por lo

tanto, el fenotipo de la progenie es el resultado, no sólo de la interacción de su propio genotipo con el ambiente que le rodea, sino también de un complejo entramado de relaciones entre el genotipo y el fenotipo de ambos progenitores.

Los efectos parentales no tienen por qué ser positivos o adaptativos; ejemplos de efectos negativos serían el caso de la transmisión de contaminantes durante el desarrollo embrionario que se ha observado en elasmobranchios placentarios (Lyons & Adams, 2015; Martins *et al.*, 2021) o la selección inadecuada del lugar (Billman *et al.*, 2008; Jones, 1981) o momento (Tillotson *et al.*, 2019) del desove.

Los efectos parentales pueden derivarse de: i) las características genéticas o fenotípicas de los progenitores, por ejemplo el caso en el que hembras más grandes producen crías más grandes, lo que se conoce como **herencia parental o efectos genéticos indirectos**, ii) ser el resultado del comportamiento de los progenitores, por ejemplo el impacto de los cuidados por parte de los progenitores en las características de la prole, lo que se conoce como **selección parental**, o iii) ser el fruto del ambiente que experimentan los progenitores, como el caso de la disponibilidad de alimento utilizado como ejemplo anteriormente, lo que se conoce como **efectos indirectos ambientales** (Bernardo, 1996; Mousseau & Fox, 1998 y referencias en él).

Por el momento en que se produce la influencia del fenotipo parental en el fenotipo de la descendencia, los efectos parentales pueden clasificarse en: i) **prezigóticos** (influencia en las características de los gametos y, por tanto, previos a la fertilización), ii) **postzigóticos prenatales** (influencia en el desarrollo embrionario, tanto en fetos como en huevos) o iii) **postzigóticos postnatales** (influencia sobre larvas y juveniles).

La existencia de efectos parentales tiene una gran influencia en la dinámica poblacional, de hecho, se han reportado casos en los que el efecto parental se propaga a través de varias generaciones (Fraz *et al.*, 2019). Pero además, pueden desempeñar un papel importante en la dinámica evolutiva de una población, puesto que la selección de ciertas características ya no estaría determinada exclusivamente por el genotipo y fenotipo de los individuos, sino también por el fenotipo de las generaciones precedentes, es decir, los efectos parentales pueden tener un impacto sustancial en la tasa y dirección del cambio genético en respuesta a la selección (Räsänen & Kruuk, 2007). Esta cuestión es de especial relevancia en el contexto de Cambio Global en el que se encuentra inmerso nuestro planeta ya que se ha demostrado que los efectos parentales intergeneracionales pueden potenciar las respuestas transgeneracionales rápidas a entornos nuevos y cambiantes (Lehto & Tinghitella, 2020), de hecho, se ha demostrado que la exposición de los padres a un determinado ambiente o estrés modifica el fenotipo de los hijos para adaptarlos a dicho ambiente, si las condiciones en la que vivieron y se reprodujeron los padres son diferentes a las que experimenta su descendencia, esta puede ver comprometida su supervivencia por incapacidad de adaptarse a nuevas condiciones (Jensen *et al.*, 2014; Stein & Bell, 2014).

Existen varios trabajos que revisan en profundidad los mecanismos e implicaciones de los efectos parentales en general (Bernardo, 1996; Mousseau & Fox, 1998) y en el caso particular de los peces (Green, 2008; Solemdal, 1997). En el caso de los efectos paternos, Curley *et al.* (2011) y Rando (2012) ofrecen una revisión de algunos de los mecanismos moleculares que subyacen tras dichos efectos en animales, mientras que Crean & Bonduriansky (2014) describen los diferentes tipos de efectos paternos y su interacción con los efectos maternos.

### 7.1.2. Influencia de la estrategia vital en los efectos parentales y el potencial reproductivo

El grado de impacto que los efectos parentales y el potencial reproductivo tienen en la dinámica de una población está influido por la forma en que los individuos experimentan y responden a los diferentes factores ambientales. Dicha respuesta está mediada en parte por los mecanismos fisiológicos propios de cada especie e individuo, que a su vez están íntimamente ligados a su estrategia vital (rango de estrategias entre la  $K$  y la  $r$ ), energética (crecimiento frente a reproducción, *capital e income breeders*, dimorfismo sexual, etc.) y reproductiva (tipo de fecundidad, desarrollo ovocítico, oviparidad frente a viviparidad, etc.), así como a su comportamiento (migraciones reproductivas, sistema de emparejamiento, cortejo, cuidado de la prole, etc.). Por tanto, el tipo de efectos parentales (herencia parental, selección parental y efectos indirectos ambientales) y el momento en el que ejercen su influencia (prezigóticos, postzigóticos prenatales o postzigóticos postnatales) tiene una íntima relación con las estrategias y tácticas vitales de cada población.

De acuerdo con la Teoría de Historia Vital o *Life-History Theory* (LHT) se define como estrategias  $K$  a las especies que invierten más en el cuidado de la prole que en el número, en contraposición a los estrategias  $r$ , existiendo un continuo de estrategias intermedias entre ambos extremos (Figueredo *et al.*, 2006). En general, se asume que las especies de ambientes fluctuantes e impredecibles tienden a una estrategia tipo  $r$ , y al tipo  $K$  cuando viven en ambientes estables (Pianka, 1970). En ese sentido, es esperable que los efectos parentales de tipo selección parental (resultado del comportamiento de los progenitores) y los de tipo postzigótico postnatal (que influye sobre larvas y juveniles) sean más comunes en el segundo tipo de

especie, por la especial inversión que hacen en el cuidado de la prole. Del mismo modo, en aquellas especies que presentan una estrategia del tipo *capital breeder* donde las reservas energéticas para la reproducción se acumulan con antelación al comienzo de la estación reproductiva, los efectos ambientales indirectos estarán desfasados con respecto al momento del desove, mientras que en especies *income breeders* que pueden modular el número y características de la prole en función de las condiciones existentes durante el mismo periodo de desove, la influencia de estos efectos será simultánea ya que la energía adquirida a través de la alimentación es usada en la reproducción de forma casi inmediata.

En el caso de las especies con fertilización interna, sistemas de cortejo o cuidado de la prole, la selección de la pareja tiene sin duda un tremendo impacto en las características de la descendencia, pudiendo estar influida dicha selección a su vez por el medioambiente. Un claro ejemplo de cómo el ambiente determina el éxito reproductivo de los individuos en este tipo de especies y, por tanto, las características de la descendencia, lo constituye el gobio común (*Pomatoschistus microps*), una especie en el que el macho utiliza los ruidos emitidos por la vejiga para atraer a la hembra. Cuando los machos de esta especie forman los nidos en zonas de alta contaminación acústica, se ha comprobado que disminuye su probabilidad de emparejarse exitosamente, ya que las hembras evalúan la idoneidad de los machos en base a los sonidos que emiten (Blom *et al.*, 2019). De este modo, machos con las mismas características (tamaño, capacidad vocal, etc.) tendrían menor éxito reproductivo en zonas ruidosas. De forma análoga, en insectos parásitos se ha comprobado que el fenotipo de la descendencia está determinado en gran medida por la elección del hospedador (Mousseau &

Fox, 1998 y referencias en él) y al mismo tiempo el propio parásito influye en los efectos parentales del hospedador sobre sus crías, lo que podría tener profundas implicaciones en la co-evolución de parásitos y hospedadores y en los procesos de especiación simpátrica. Es esperable que en los organismos marinos suceda algo similar, aunque no se han encontrado estudios al respecto.

Teniendo en consideración la dinámica reproductiva a nivel poblacional y el hecho de que la descendencia suele estar adaptada a las condiciones ambientales a las que se exponen sus progenitores (Jensen *et al.*, 2014; Stein & Bell, 2014), aquellas especies que tienen una estación reproductiva sincronizada durante un periodo relativamente corto de tiempo, generalmente asociada a unas condiciones ambientales más estables, serán menos resilientes a cambios externos que las que tienen una estación reproductiva prolongada o varios picos de desove anuales, ya que su progenie tendrá una menor capacidad de adaptación y, por tanto, se reducirá la tasa de supervivencia si el ambiente cambia.

Estos son apenas unos pocos ejemplos de cómo la estrategia vital de las especies influye en la forma en que los efectos parentales modulan el potencial reproductivo de las poblaciones. En el contexto iberoamericano, el grueso de los trabajos realizados se centran en el estudio de los efectos maternos, por lo que las siguientes secciones se enfocan principalmente a estos efectos; no obstante, cada vez son más las investigaciones que destacan la importancia de los efectos paternos y su interacción con los maternos, además de la existencia de dinámicas complejas relacionadas con la estrategia vital. El estudio de los efectos parentales es un campo de trabajo en clara expansión que debería desarrollarse más en los países iberoamericanos.

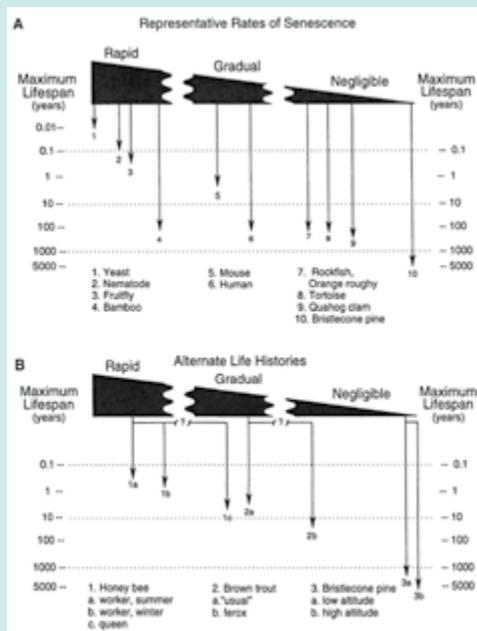
### BOX 7.1: Senescencia reproductiva

Se entiende por senescencia reproductiva el proceso de deterioro fisiológico por el cual el potencial reproductivo de un individuo disminuye al aumentar la edad. Si bien la senescencia es común en la mayoría de mamíferos, en peces y crustáceos se ha considerado tradicionalmente como un fenómeno raro o insignificante (Finch, 1998; Gnanalingam & Butler, 2018). El hecho de que el crecimiento de los peces sea indeterminado y que la mayoría de estudios realizados sobre poblaciones salvajes indique que la fecundidad aumenta potencialmente con la longitud de las hembras y la edad ha sido uno de los motivos que ha llevado a concluir que los peces no sufren un proceso de envejecimiento que afecte a su capacidad reproductiva. No obstante, existen estudios actuales que demuestran la existencia de un descenso de la inversión reproductiva con la edad y un aumento del número de individuos adultos no reproductivos (Benoit *et al.*, 2018). Es probable que el fenómeno de senescencia reproductiva haya quedado enmascarado en las especies marinas comercialmente explotadas por el efecto que la pesca tiene sobre la estructura de edad de la población. En ese contexto, se entiende que la pesca intensiva no permite que los individuos de una población lleguen a ser lo suficientemente viejos como para manifestar síntomas de senescencia reproductiva, lo que podría llevarnos a la asunción errónea de que este fenómeno no se produce en las especies con crecimiento indeterminado como los peces y los invertebrados marinos.

Por otro lado, puede ocurrir que los parámetros que habitualmente se utilizan para medir la senescencia reproductiva (fecundidad, número de desoves, duración de la estación reproductiva, tamaño del huevo, etc.) no sean los más adecuados. En ese sentido, recientes estudios llevados a cabo con la cochinilla *Armadillidium vulgare*, invertebrado que también presenta crecimiento indeterminado, demuestran que si bien las hembras más grandes efectivamente producen mayor número de descendientes y de mayor tamaño, estos tienen una menor tasa de supervivencia y un menor éxito reproductivo que los descendientes de hembras más jóvenes (Depeux *et al.*, 2020), lo que sugiere que la senescencia reproductiva podría tener un carácter transgeneracional, aspecto que no ha sido estudiado nunca en organismos marinos y que sin duda merecen la atención de la comunidad científica.

Al igual que los efectos maternos, el proceso y las tasas de senescencia están íntimamente relacionados no sólo con la estrategia vital de las

diferentes especies, sino también con las características (fisiológicas y ambientales) concretas de los distintos morfotipos, estadios de vida o rangos de distribución que puede presentar una misma especie (Figura B1).



**Figura B1.** A) Longevidad y tasa de senescencia de diversas especies. Senescencia rápida: 1. *Saccharomyces cerevisiae*, 2. *Caenorhabditis elegans*, 3. *Drosophila melanogaster*, 4. *Phyllostachys spp.*; senescencia gradual: 5. *Mus musculus*, 6. *Homo sapiens* y senescencia insignificante: 7. *Sebastes aleutianus* y *Hoplostethus atlanticus*, 8. *Geochelone gigantea*, 9. *Artica islandica* y 10. *Pinus longaeva*. B) Longevidad y tasa de senescencia de los distintos morfotipos de tres especies. Senescencia rápida: 1. *Apis mellifica*, a. obrera de verano, b. obrera de invierno, senescencia gradual: 1c. *Apis mellifica* reina, 2. *Salmo trutta*, a. morfotipo normal, b. morfotipo gigante y senescencia insignificante: 3. *Pinus longaeva*, a. latitudes altas y b. latitudes bajas. El (?) indica incertidumbre en cuanto a la clasificación para la tasa de senescencia (figura de Finch, 1998).

### 7.2. Variabilidad temporal y geográfica de los efectos parentales y el potencial reproductivo

#### 7.2.1. Variabilidad temporal

##### 7.2.1.1. Variabilidad intra-anual

Como ya se ha mencionado, la influencia parental no deriva exclusivamente de la genética de los organismos sino también de las características o fenotipo de los padres. Estas características (edad, longitud, condición, comportamiento reproductivo) que pueden afectar el crecimiento y el tamaño de la descendencia, la supervivencia y, eventualmente, la dinámica de la población, pueden variar tanto espacial como temporalmente. Los factores ambientales y los efectos parentales coexisten y modulan las etapas tempranas de la vida de los organismos acuáticos y, por lo tanto, son clave en términos de variabilidad del reclutamiento (Cury & Roy, 1989; Lasker, 1981; Saborido-Rey, 2016; Trippel *et al.*, 1997).

Las fluctuaciones estacionales de temperatura y productividad, características de ambientes de alta latitud influyen en la disponibilidad y calidad de los alimentos tanto para peces adultos como juveniles (Beamish & Bouillon, 1995; Potts & Wootton, 1989). En consecuencia, la acumulación de reservas energéticas (condición) puede mostrar variaciones temporales en relación con los ciclos de producción del medio ambiente (Dygert, 1990). Por el contrario, en bajas latitudes la estacionalidad en la productividad del ecosistema marino es menos significativa, hay disponibilidad del alimento la mayor parte del

año, por lo que los períodos reproductivos suelen ser más extensos. Por otra parte, las diferencias temporales observadas en la condición, también pueden estar influenciadas por los movimientos migratorios y cambios fisiológicos relacionados con el cortejo y desove (Huss, 1998; Lawson *et al.*, 1998; Saadettin *et al.*, 1998). Estos cambios en el estado nutricional o fisiológico de las hembras reproductoras se han asociado con la intensidad de atresia (número de ovocitos en reabsorción), que aumenta al disminuir la condición de las hembras (Freire *et al.*, 2015; Macchi *et al.*, 2004), lo que podría repercutir sobre el potencial reproductivo.

La variación intra-anual de las reservas que los organismos destinan para su reproducción es de suma importancia dado que se ha registrado en muchas especies de peces que una pobre condición nutricional, especialmente durante la fase previa al desove, puede generar una reducción del potencial reproductivo, ya sea retrasando la madurez sexual, afectando el tamaño de los ovarios, la fecundidad, la calidad de los huevos y la supervivencia larval, o provocando directamente la omisión del desove (Lambert & Dutil, 2000; Lloret *et al.*, 2013; Rideout *et al.*, 2005; Rideout & Rose, 2006). El efecto parental finalmente se vería reflejado en la descendencia, ya que varios autores (Blaxter & Hempel, 1963). Knutsen & Tilseth (1985), han propuesto que el tamaño de los huevos influye en la supervivencia larval afectando al tamaño de la larva, tasas de crecimiento y actividad metabólica. Huevos más grandes suelen tener mayores reservas energéticas para el desarrollo y crecimiento embrionario (Hempel, 1979) y, en general, producen larvas más grandes que son capaces de evadir a los predadores en forma más efectiva (Miller *et al.*, 1988), sobrevivir

más tiempo sin alimentarse, así como comer presas de mayor rango de tamaño (Hunter, 1981).

En sitios donde las condiciones ambientales son difícilmente predecibles, una respuesta adaptativa podría consistir en tener un periodo de desove más o menos prolongado (mayor ventana de oportunidad), reduciéndose el efecto de eventos puntuales de mortalidad elevada (Cushing, 1972; Mertz & Myers, 1994). En muchas especies estas diferencias en la duración o inicio del ciclo reproductivo dependen del tamaño de los individuos, presentando estaciones reproductivas más extensas los ejemplares más grandes (Lambert, 1987; Pedersen, 1984), de manera que tienen más oportunidades para desovar en momentos ambientalmente favorables, aumentando la supervivencia de los primeros estadios de vida (Berkeley *et al.*, 2004a). Algunos ejemplos de este tipo de estrategia se observan en la merluza argentina (Macchi *et al.*, 2004), en la faneca de Galicia *Trisopterus luscus* (Alonso-Fernández & Saborido-Rey, 2011) y en la sardina común, *Strangomera bentincki* (Cubillos *et al.*, 2012).

En la merluza europea (*M. merluccius*), que presenta tres picos de desove anuales en aguas atlánticas de la Península Ibérica, se observó que el reclutamiento y desarrollo de los ovocitos a lo largo del año reproductivo sigue complejas dinámicas estacionales, en consonancia con ciertas variables ambientales, ya sea afloramientos de aguas profundas, temperatura o fotoperiodo (Serrat *et al.*, 2018). Al analizar la variabilidad de los efectos maternos sobre el desarrollo de huevos y larvas en los tres picos de desove anual (invierno-primavera, verano y otoño) de la especie en esa zona, se observó que se producen más huevos y de mejor calidad (mayor diámetro y peso seco) en invier-

no-primavera que en los otros desoves (García-Fernández *et al.*, 2020). En cuanto a las larvas, las tasas de crecimiento fueron similares en los tres momentos, aunque las nacidas en verano tenían más desarrolladas las partes anteriores del cuerpo que las de invierno-primavera a la misma edad, lo cual también podría asociarse con mayores probabilidades de supervivencia (García-Fernández *et al.*, 2020). Estos autores sugieren que las diferencias temporales estarían influidas por los atributos maternos, las condiciones ambientales o una combinación de ambos; y que podrían impactar en la supervivencia larval y, por lo tanto, en el reclutamiento anual de la población.

La frecuencia reproductiva de los organismos también está influida por los efectos parentales y puede mostrar variaciones tanto intra- como inter-anales. Por ejemplo, en la merluza argentina de la región norpatagónica, se ha registrado que hacia el final del período reproductivo la proporción de hembras grandes y de mayor edad en desove es mayor, coincidiendo con un aumento de la frecuencia de puesta; sin embargo, la fecundidad parcial y la calidad de los ovocitos son menores (Macchi *et al.*, 2018). Estos autores sugieren que la disminución de la fecundidad parcial y calidad de los huevos podría deberse al agotamiento de las reservas energéticas durante el final del periodo reproductivo, mientras que la frecuencia de puesta estaría influenciada en forma positiva por la temperatura más alta registrada hacia el final del verano.

En algunos peces pelágicos la reproducción conlleva una alta demanda energética asociada (Perea *et al.*, 2012; Roque *et al.*, 2009), que puede verse afectada por los ciclos anuales de producción, especialmente en ambientes muy cambiantes. Por ejemplo, en el túnido *Katsuwonus pe-*

*lamis*, se ha reportado que a mejor condición (mayor concentración de lípidos y proteínas en gónadas e hígado) de las hembras desovantes mayor fecundidad (Grande *et al.*, 2012). También en *E. anchoita* se ha observado que la fecundidad parcial se relaciona positivamente con el factor de condición de Fulton, mientras que las diferencias en los parámetros (intercepto y pendiente) de las regresiones entre la fecundidad parcial y la longitud y peso total, podrían ser consecuencia de variaciones en la temperatura y la disponibilidad de alimento en la temporada reproductiva (Leonarduzzi *et al.*, 2015). En este sentido, se ha observado que durante eventos con escasa abundancia de copépodos (principal alimento de los adultos durante la estación reproductiva) y baja temperatura superficial del mar, la fecundidad relativa media fue muy baja y hubo una alta proporción de ovocitos maduros atrésicos, es decir, la escasez de alimento podría inducir una finalización temprana del desove (Pájaro *et al.*, 2011), así como una menor cantidad y calidad de los huevos y larvas producidos, y por tanto, una merma del potencial reproductivo.

En algunos clupeiformes, se ha registrado una disminución del tamaño de los huevos a medida que transcurre la temporada reproductiva, que se relaciona no solo con las variaciones de las reservas energéticas maternas, sino también con cambios estacionales en la estructura de edad de la población desovante y/o cambios en la temperatura que afectan a la ovogénesis (Blaxter & Hunter, 1982; Chambers & Trippel, 1997). Como ya se ha mencionado, el tamaño de los huevos repercute en el tamaño larval, por lo que en esas especies las larvas que eclosionan al principio de la temporada de desove tendrán mayor tamaño y mayor tasa de supervi-

vencia (Llanos-Rivera & Castro, 2004). En el caso de la anchoveta *E. ringens*, se ha observado que a medida que los nuevos reclutas comienzan a desovar -hacia el final de la temporada reproductiva se producen cambios en la estructura de edad de la población desovante (Cubillos *et al.*, 1999; Cubillos *et al.*, 2001), lo que da lugar a una disminución del tamaño medio de los huevos, repercutiendo en las tasas de crecimiento de las cohortes anuales (lenta al principio, rápida al final del periodo reproductivo) (Cubillos *et al.*, 2001).

En algunos condrictios matrotróficos como *Mustelus schmitti* (Quesada, 2018), *Carcharhinus plumbeus* (Cliff *et al.*, 1988), *M. asterias* (Farrell *et al.*, 2010), *C. brevipinna* (Allen & Cliff, 2000), *C. obscurus* (Hussey *et al.*, 2009) o *Rhizoprionodon lalandii* (Corso *et al.*, 2015), también se han reportado variaciones estacionales en la condición nutricional materna, estimadas mediante el índice hepatosomático (IHS), y asociadas a la transferencia energética desde el hígado a los embriones en desarrollo. Es esperable que las hembras con mayores reservas hepáticas produzcan embriones y juveniles de mayor tamaño y, por tanto, con mayores probabilidades de supervivencia.

Como ya se ha comentado en la introducción, los efectos parentales no siempre son positivos y, además, pueden ser inducidos por el hombre, mediante selección de ciertos rasgos o comportamientos que puede afectar la diversidad y, a la larga, la resiliencia de las poblaciones. Por ejemplo, en el río Cedar (EEUU) se inició un programa de cría en cautividad de salmón rojo (*Oncorhynchus nerka*) para la repoblación de poblaciones silvestres. Estos salmones eran alimentados con una dieta enriquecida y tenían tendencia a comenzar el periodo de desove antes que las poblaciones salvajes. La liberación de

estos individuos al medio natural explica el adelanto de entre 1 y 3 semanas del comienzo de desove que se ha observado desde la década de 1990 hasta la actualidad. Esta reproducción temprana dio lugar a una menor tasa de supervivencia de los juveniles, reduciendo el éxito reproductivo de la población (Tillotson *et al.*, 2019). Por tanto, los cambios fenológicos (momento del retorno estacional al agua dulce y del desove) inducidos artificialmente son probablemente la causa de la reducción de la productividad de la población de salmón rojo del río Cedar. En este sentido, la pesca es también un mecanismo de selección de los atributos parentales, ya que, en muchos casos, suele dirigirse a determinadas fracciones de la población (individuos grandes, juveniles, en migración reproductiva, machos, etc.).

### 7.2.1.2. Variabilidad inter-anual

Además de las variaciones estacionales, los efectos maternos pueden diferir entre años afectando la productividad y calidad de los huevos. Estas diferencias temporales se pueden deber a efectos denso-dependientes o denso-independientes (ambientales).

Los factores denso-dependientes más estudiados en peces son aquellos relacionados con el crecimiento y la condición, a mayor abundancia de individuos existe una mayor competencia intraespecífica (menor alimento disponible) que provoca una menor tasa de crecimiento y/o peor condición de los individuos, con los consiguientes efectos en la longitud y edad de madurez, en el crecimiento y en el potencial reproductivo. Sin embargo, existen otros mecanismos denso-dependientes que regulan los efectos parentales, aunque han sido menos estudiados. En algunas especies que forman agregaciones reproductivas, como los erizos de

mar del género *Strongylocentotus spp.*, se ha comprobado que la tasa de fertilización de los huevos disminuye al aumentar la distancia entre individuos o cuando la abundancia de reproductores (especialmente machos) cae, debido principalmente a la dilución del esperma en el medio acuático (Levitan *et al.*, 1992; Pennington, 1985). En el caso de especies con mecanismos sociales de control de la reproducción como el pez damisela *Pomacentrus amboinensis* que forma parejas reproductivas, se ha comprobado que el aumento del número de hembras en la zona de reproducción, aún cuando no tengan acceso a la pareja reproductora, inducen interacciones agresivas en las hembras desovantes que aumentan los niveles de cortisol (la hormona del estrés), provocando una reducción del tamaño de las larvas producidas por dichas hembras. En ese sentido, las parejas que se reproducen de forma aislada producirían larvas más grandes que contribuirían más al reclutamiento de la población (McCormick, 2006). Por tanto, las variaciones anuales en la abundancia de las cohortes y el nivel de reclutamiento tienen claros efectos sobre el potencial reproductivo, más allá de los asociados al crecimiento y la condición de los reproductores.

Con respecto la variación inter-anual del potencial reproductivo debida a factores denso-independientes, los peces pelágicos son el grupo más estudiado, especialmente las especies de vida corta, donde la influencia ambiental es mucho más evidente. Por ejemplo, en el sistema de surgencia de Humboldt frente a Perú, se comprobó que la intensidad de los desoves y el factor de condición de la sardina *Sardinops sagax* disminuyeron durante el desarrollo de eventos cálidos extraordinarios como El Niño 82-83 y 97-98; mientras que durante eventos fríos como La

Niña, el desove fue intenso (Franco *et al.*, 2018). Además, dichos autores mencionan que frente a la intensidad de los eventos ocurridos, la sardina adelantó la maduración gonadal y el desove de ejemplares de pequeña talla. De forma análoga, en la anchoveta *E. ringens*, también se ha observado que el éxito reproductivo es mayor en los años considerados normales y fríos, en los que se registra una mayor intensidad del desove y un aumento del reclutamiento; por ejemplo, en el periodo 1986–2008 hubo una relación inversa entre las anomalías de la temperatura superficial del mar y el índice gonadosomático (IGS) (Bouchon *et al.*, 2010), mientras que entre 2002 y 2013, los cambios interanuales de la clorofila satelital y el factor de condición de Fulton (K) serían los posibles causales de los cambios detectados en la actividad reproductiva (Leiva *et al.*, 2018). Los efectos de las variaciones ambientales pueden ser muy pronunciados en zonas particulares como las lagunas costeras, por ser ecosistemas particularmente cambiantes. Tal es el caso de la Laguna de Rocha (Uruguay) que durante el período 2010-2011, como consecuencia del fenómeno de La Niña, mostró un drástico aumento en la salinidad debido a un descenso de las precipitaciones sobre la cuenca y un prolongado periodo sin comunicación con el mar. Estas condiciones generaron en *Brevortia aurea* una fuerte disminución de la condición nutricional de los individuos, una interrupción del desove o *skipped spawning* durante el otoño y una maduración tardía en primavera (Rodríguez *et al.*, 2018). Es importante detectar estos cambios en la condición de los individuos reproductores a lo largo de los años en las poblaciones explotadas, dado que una tendencia decreciente puede preceder o coincidir con fuertes disminuciones en el tamaño de las poblaciones. Por ejemplo,

*Sardinella brasiliensis* está sujeta a altas variaciones interanuales en abundancia, lo que ha llevado a la pesquería a un carácter multiespecífico, con la sardina-placa (*Opisthonema oglinum*), el pámpano (*Chloroscombrus chrysurus*) y la caballa (*Scomber japonicus*) como principales especies alternativas (no objetivo). La participación de estas especies en los desembarques aumenta en momentos de baja densidad de *S. brasiliensis*. El análisis del factor de condición de las especies no objetivo, entre 1998 y 2015, reflejó que los valores mínimos de esta variable se asociaron con períodos de intrusiones débiles del agua central del Atlántico sur y con condiciones de alimentación desfavorables. En 2009 esto causó una ligera disminución en los desembarques del año siguiente, cuando la pesquería colapsó (Schwingel *et al.*, 2015). Una posible explicación sería que la peor condición de las hembras diera lugar a una menor fecundidad o calidad de la descendencia, lo que provocaría altas mortalidades en los estadios de vida tempranos.

Estas variaciones ambientales son capaces de cambiar la demografía y atributos de una población, con importantes consecuencias en el reclutamiento. Los efectos maternos pueden compensar estos impactos, siendo su papel especialmente relevante en situaciones de estrés ambiental, como el provocado por el cambio climático. Por ejemplo, se ha registrado que el aumento de la temperatura del agua puede tener efectos contrarios sobre el momento de desove y en los efectos maternos. En este sentido, el aumento de temperatura ha provocado en *Odontesthes bonariensis* y *Gadus morhua* un adelanto del desove, con baja fertilidad (Miranda *et al.*, 2013; Tveiten, 2008), en *Thymalusthy mallus* una baja supervivencia de los huevos (Lahnsteiner

& Kletzl, 2012), mientras que en otras, dicho aumento ha dado lugar a un retraso del desove e inhibición de la ovulación como en *Salvelinus alpinus* (Gillet *et al.*, 2011; Gillet, 1991; Jobling *et al.*, 1995), o se ha asociado con una disminución de la cantidad y calidad de huevos (Brown *et al.*, 2006) como en *Hippoglossus hippoglossus*, o a una baja supervivencia embrionaria, como en *Anarhichas lupus* (Tveiten & Johnsen, 2001). Los cambios de temperatura también pueden afectar la proporción de sexos en peces por la regulación que esta ejerce en la expresión y actividad de ciertas hormonas y enzimas que controlan la determinación sexual, de manera que un aumento en la temperatura del mar produciría una tendencia hacia la masculinización en especies gonocóricas (Guiguen *et al.*, 2010), una transición prematura de hembra a macho en especies hermafroditas proterogínicas, o una inhibición de la transición a hembra en especies hermafroditas protándricas, incluso en presencia del contexto social apropiado (Pankhurst & Munday, 2011).

La pesca también puede ejercer presión selectiva sobre ciertas características parentales (ver sección 7.4), por lo que cambios en el esfuerzo pesquero o en las regulaciones pesqueras (cuotas, características del aparejo, vedas espacio-temporales, tallas mínimas, etc.) podrían inducir variaciones interanuales en los efectos parentales y el potencial reproductivo.

### 7.2.2. Variabilidad geográfica

Se cree que las diferencias geográficas observadas en los patrones reproductivos están vinculadas a condiciones ambientales variables, lo que a su vez se considera una fuerte evidencia de la evolución intraespecífica del ciclo de vida de los peces marinos (Olney & McBride, 2003). En

sintonía con la regla de Bergmann (descrita para especies homeotérmicas), que indica un aumento del tamaño corporal hacia altas latitudes, los organismos ectotérmicos que habitan a temperaturas relativamente más bajas (propias de altas latitudes) típicamente maduran más tarde y con tamaños más grandes en comparación con los conespecíficos que habitan a temperaturas más altas (Atkinson, 1994; Sibly & Atkinson, 1994). La magnitud y la dirección de esta variación es predicha por la regla de temperatura-tamaño o *Temperature-Size Rule* (TSR), por la cual las menores temperaturas dan como resultado una tasa de crecimiento inicial más baja y una maduración retrasada con un tamaño corporal más grande (Atkinson, 1994). Fernández-Torres *et al.* (2018) concluyeron que los peces marinos siguen claramente dicho patrón, con las especies más grandes en regiones templadas y frías. Ellos observaron una respuesta diferencial del tamaño corporal al medio ambiente, relacionada con la temperatura, la salinidad y el impacto humano. Por lo tanto, la estrategia reproductiva de los organismos con una amplia distribución geográfica, podría variar a lo largo de un gradiente latitudinal, y entender este proceso permitiría comprender mejor la dinámica de las diferentes poblaciones y su capacidad de adaptación a ambientes cambiantes.

Por lo antes mencionado, es esperable que las temperaturas más bajas y las estaciones reproductivas más cortas, propias de altas latitudes, den lugar a una producción anual menor que en latitudes más bajas. Sin embargo, dentro de un marco teórico de compensación, los organismos que habitan altas latitudes podrían desarrollar respuestas compensatorias para estos efectos climáticos, como por ejemplo tener tasas de produc-

ción de huevos más altas (Kokita, 2004). La tasa de producción de huevos puede aumentarse consumiendo y/o asimilando más energía o variando la forma en cómo la energía asimilada se distribuye entre crecimiento, reproducción y metabolismo (Billerbeck *et al.*, 2000; Present & Conover, 1992).

Este efecto latitudinal se ve claramente en la anchoíta argentina, donde las poblaciones bonaerense (33° - 41° S) y patagónica (41° - 47° S) tienen áreas de reproducción y cría bien definidas (Hansen, 1994), con temperaturas medias superficiales de 16 °C y 12,4 °C respectivamente (Hoffman *et al.*, 1997). En este caso, la anchoíta del sector bonaerense presenta una menor longitud de primera madurez ( $L_{50}$ ) (100 mm LT) que la del sector patagónico (120 mm LT) (Pájaro *et al.*, 2011), lo que traducido en edades indica que la anchoíta de la población bonaerense llega a la madurez sexual durante el primer año de vida y la patagónica lo hace en el segundo (Hansen, 2004; Hansen *et al.*, 1984). Esta estrategia le permitiría al efectivo patagónico invertir más energía en el crecimiento y así alcanzar un tamaño mayor en el momento de la reproducción, lo que a su vez aumenta el potencial reproductivo de dicho stock (Pitcher & Hart, 1982). En *Engraulis japonicus* las diferencias en la  $L_{50}$  de dos poblaciones se atribuyeron a la disponibilidad de alimento y su efecto en la tasa de crecimiento (Funamoto *et al.*, 2004). Estas diferencias latitudinales en la madurez también se ha observado en algunos invertebrados como el langostino (*Pleoticus muelleri*), de la familia Solenoceridae, cuyas hembras presenta una  $L_{50}$  menor en el sector costero bonaerense que en el sector patagónico, con valores estimados de 18,4 mm (Fernández *et al.*, 2017) y de 31 mm (Fernández *et al.*, 2012; Fernán-

dez *et al.*, 2014) respectivamente. Esta situación se atribuiría a las condiciones de hábitat relacionadas con la latitud, tales como temperatura del agua, disponibilidad de nutrientes y producción primaria (Casthilo *et al.*, 2007). La variación latitudinal de los efectos parentales se relaciona también con la calidad de los huevos. En la costa chilena, se ha reportado un gradiente en el tamaño de los huevos de *E. ringens*, siendo más grandes en la zona sur (37°S) que en el norte (21°S) (Llanos-Rivera & Castro, 2004). Los estudios sobre la fecundidad parcial de la especie en esas dos áreas de desove sugieren que hay una producción de ovocitos más grandes en la subpoblación del sur, expuesta a condiciones ambientales más adversas, a expensas de una reducción en la fecundidad (Brochier *et al.*, 2009; Castro *et al.*, 2009; Leal *et al.*, 2009), probablemente para mantener la calidad y viabilidad de la descendencia y garantizar el éxito reproductivo. En algunos invertebrados como la centolla (*Lithodes santolla*) también se registran diferencias geográficas en la fecundidad, siendo significativamente mayor en altas latitudes, para el mismo rango de longitudes (Militelli *et al.*, 2019, 2020), aunque el diámetro de los huevos es menor, posiblemente compensando los altos valores de fecundidad (Militelli *et al.*, 2020).

En los condricios, también las características biológicas como el tamaño y la edad máximos, el tamaño y la edad de madurez, la tasa de crecimiento o la fecundidad se encuentran directamente afectadas por las condiciones ambientales presentes en diferentes latitudes (Lombardi-Carlson *et al.*, 2003; Taniuchi *et al.*, 1993; Yamaguchi *et al.*, 2000), aumentando el tamaño corporal con la latitud (Frisk & Miller, 2006; Lombardi-Carlson *et al.*, 2003; Parsons, 1993), lo que a

su vez influye en los parámetros del ciclo de vida de una gran cantidad de especies de este grupo (Cortés, 2000).

En algunos cangrejos braquiuros se han reportado diferencias latitudinales en el tamaño de los embriones, siendo más grandes en altas latitudes, probablemente relacionado con la mayor cantidad de vitelo depositado en el huevo (Wear, 1974). En los invertebrados marinos que habitan bajas latitudes, con temperaturas más altas y menor concentración de oxígeno disuelto (Chapelle & Peck, 1999; Pörtner, 2002), se ha observado que las hembras son más pequeñas que en latitudes altas, debido a un mayor coste energético, asociado a la necesidad de ventilar activamente los huevos para proporcionar suficiente oxígeno a los embriones y mantenerlos a una temperatura óptima; este mayor coste metabólico, derivado del cuidado de la prole, se traduce en una disminución de la energía disponible para la reproducción que a su vez se refleja en un menor número de huevos (Brante *et al.*, 2003). Por otro lado, la alta frecuencia de ventilación activa también produce pérdidas mecánicas de embriones, disminuyendo el potencial reproductivo de dichas hembras en función de la latitud (Brante *et al.*, 2003; Kuris, 1991).

También, se debe tener en cuenta el efecto latitudinal sobre la condición nutricional materna, dado que la misma puede cambiar en función del ambiente, la disponibilidad de presas o el comportamiento, tanto reproductivo como alimentario (Hidalgo, 2008; Rätz & Lloret, 2003). Lloret *et al.* (2013) proponen que la condición podría usarse como un indicador de la calidad de los hábitats de los organismos marinos, contribuyendo así a la identificación de sus ambientes óptimos, al diseño de áreas marinas protegidas o a

la protección de áreas o épocas de especial relevancia para la productividad de la población. En la merluza europea del noroeste del Mediterráneo, la variación espacial de la condición ha sido asociada a las variaciones en la productividad del sistema, las cuales cambian tanto geográfica como batimétricamente (Hidalgo, 2008; Lloret, 2002). En la merluza peruana *Merluccius gayi peruanus*, la actividad reproductiva disminuye con la profundidad (Buitrón *et al.*, 2009; Perea *et al.*, 2009); lo cual estuvo altamente correlacionado con los valores de oxígeno y temperatura del agua, favoreciendo la incubación exitosa de los huevos en zonas más oxigenadas, aumentando de esta manera la sobrevivencia larval (Perea *et al.*, 2009). En la sardina ibérica (*Sardina pilchardus*) se demostró que la composición en la dieta variaba estacional y geográficamente, y estas diferencias se reflejan en el contenido de lípidos de los peces, lo que tendría un fuerte impacto en el éxito reproductivo de la especie (Garrido *et al.*, 2008). Otro ejemplo de a variación latitudinal en el potencial reproductivo lo tenemos en la merluza común *M. hubbsi* de Argentina que presenta dos stocks principales (denominados norte y sur) que muestran diferencias estacionales en la reproducción, a pesar de que los desoves ocurren bajo condiciones ambientales similares (profundidad y temperatura) (Macchi *et al.*, 2010; Rodrigues & Macchi, 2010). Las hembras en desove del norte son más pequeñas, menos abundantes en número y presentan una frecuencia reproductiva más baja que las del sur. Como consecuencia, la producción total de huevos durante el mes de mayor actividad reproductiva es en promedio entre 1 y 2 órdenes de magnitud inferior en el norte. No se registran diferencias en la fecundidad parcial y relativa, pero el peso seco de los ovocitos entre 2009 y 2012 fue mayor en

el grupo norte, pudiendo deberse a variaciones en la condición de las hembras (Rodrigues *et al.*, 2015). Por otra parte, en el efectivo sur, cuya principal área de desove se localiza en aguas costeras (50 m a 80 m de profundidad), en coincidencia con un frente térmico de fondo, se observó una expansión del desove hacia aguas más profundas (próximos a la isobata de 100 m) a partir de 2005 (Macchi *et al.*, 2010). Los estudios realizados permitieron registrar diferencias en el potencial reproductivo de estos grupos desovantes, con menores fecundidades relativas y valores de peso seco ovocitario más bajos en los reproductores de la región externa (Macchi *et al.*, 2010). Las determinaciones bioquímicas realizadas en los ovarios de estos grupos desovantes, sugieren que los huevos producidos por las hembras del sector externo serían de menor calidad, y por lo tanto podrían dar origen a larvas más pequeñas, con menor probabilidad de supervivencia (Leonarduzzi, 2018). En el caso de la merluza europea de la región de Galicia, también se ha observado que los factores ambientales y la respuesta fisiológica de los peces a estas variables, podrían afectar la fecundidad en diferentes áreas de reproducción (Korta *et al.*, 2010).

En la anchoveta (*Engraulis ringens*), a partir del análisis latitudinal del IGS, se determinó que la duración de la temporada reproductiva disminuye con el aumento de la latitud, apoyando la hipótesis de que la variabilidad en el proceso reproductivo es modulada probablemente por factores ambientales que podrían estar determinando el inicio, pico y término del proceso reproductivo en un ambiente que se caracteriza por ser marcadamente estacional (Cahuin-Villanueva *et al.*, 2015). Adicionalmente, el volumen de los ovocitos hidratados no se relaciona con

el tamaño de la hembra, por lo que las diferencias entre las zonas serían el reflejo de diferentes tácticas en función del ambiente para maximizar la supervivencia de los primeros estadios. Esto último se ve corroborado por la detección de un aumento significativo en el tamaño de los ovocitos en el año 2007 (año frío con evento de La Niña, media 14 °C), en comparación a un año normal (ENSO neutro, media 16 °C). Por otra parte, (Castro *et al.*, 2015), registraron diferencias en la densidad de los huevos de la anchoveta entre localidades, meses y fases del desarrollo embrionario. Según estos autores, si bien los cambios en distribución vertical de los huevos son influenciados por la densidad del agua de mar en las distintas localidades, las variaciones en la composición bioquímica del huevo relacionadas con la condición materna también afectarían a su densidad y distribución. Por el contrario, en esta misma especie se ha observado que el tiempo total transcurrido hasta la eclosión no presenta diferencias entre zonas, es decir, aunque los huevos tengan distintos tamaños dependiendo del área de reproducción, todos eclosionan a la misma edad (Claramunt *et al.*, 2009).

Como ya se mencionó, la variabilidad del proceso reproductivo es modulada tanto por factores ambientales como por los atributos parentales; en escenarios de cambio climático, pequeñas variaciones ambientales pueden dar lugar a cambios importantes, tanto en rasgos reproductivos como biológicos, principalmente producto de las concentraciones de nutrientes y la disponibilidad y calidad de alimento que el ambiente permita sostener (Canales *et al.*, 2018), pero también de los cambios fisiológicos ligados a la temperatura, pH y disponibilidad de oxígeno (Pankhurst & Munday, 2011; Elisio *et al.*, 2012; Thomas & Rahman, 2015; Miranda

*et al.*, 2013). Por ejemplo, se ha registrado que pequeños aumentos de temperatura pueden aumentar drásticamente la mortalidad de huevos, especialmente en especies tropicales (Gagliano *et al.*, 2007), o incluso llegar a la inhibición completa de la reproducción. Este último efecto será más marcado en especies que están limitadas en su capacidad para cambiar de distribución geográfica (Pankhurst & Munday, 2011) o que ya se encuentran en sus límites de tolerancia. En los últimos años, se han publicado numerosos trabajos que muestran cambios en la distribución de especies marinas asociados al aumento de la temperatura del mar tanto en el hemisferio norte (Baudron *et al.*, 2020; Perry, 2005) como en el sur (Last *et al.*, 2011), así como en especies de agua dulce de ambos hemisferios (Bond *et al.*, 2011; Comte & Grenouillet, 2015), lo que sin duda tendrá un impacto en su potencial reproductivo, dadas las características de los nuevos hábitats y comunidades de los que pasarán a formar parte, y que determinarán, entre otras cosas, la disponibilidad de alimento, el tipo de relaciones interespecíficas o el grado de estrés.

### 7.3. Influencia de los efectos parentales y el potencial reproductivo en el reclutamiento

Como hemos visto hasta ahora, los efectos parentales y el potencial reproductivo son elementos clave en el proceso de reclutamiento en una población. En las primeras fases larvarias se produce un proceso de alta mortalidad (más del 99% de la descendencia muere) causado por efectos ambientales del hábitat en el que las hembras desovan. La supervivencia en este periodo es selectiva y está principal-

mente influenciada por los efectos maternos (Chambers & Trippel, 1997; Green, 2008; Saborido-Rey, 2016), de manera que el número de supervivientes viene determinado en gran medida por la calidad de huevos y larvas liberados (McCormick, 2006). Así, el tamaño de la clase anual de una población (reclutamiento) y su variabilidad se determinan en la fase larvaria (Leggett & Deblois, 1994; Chambers & Trippel, 1997). Por ello, es considerada una fase con alto potencial para la regulación de una población (Andree *et al.*, 2015), ya que pequeñas diferencias en la mortalidad larvaria pueden generar grandes diferencias en el éxito de la clase anual y por tanto, en el reclutamiento.

Existen evidencias que revelan una relación alométrica entre el tamaño de la hembra y su rendimiento reproductivo, es decir, que las hembras más grandes producen mucha más descendencia que hembras más pequeñas (Calder, 1984; Marshall *et al.*, 2010). Este hecho se ha demostrado en numerosas especies de peces marinos, como en gallineta (*Sebastes mentella*, (Vergara & Saborido-Rey, 2009), pez palo (*Percophis brasiliensis*, (Rodrigues, 2009), mero (*Acanthistius patchonicus*, (Lopez *et al.*, 2015), salmón de mar (*Pseudoperca semifasciata*, (Lopez *et al.*, 2018), merluza argentina (*Merluccius hubbsi*, Macchi, 2009), merluza europea (*M. merluccius*, (García-Fernández *et al.*, 2020); en peces de agua dulce como *Brycon guatemalensis* (Hernandez-Portocarrero & Saborido-Rey, 2009), bagre del torrente (*Hatcheria macraei*, (Chiarello-Sosa *et al.*, 2012); moluscos como en pulpito tehuelche (*Octopus tehuelchus*, (Pontones *et al.*, 2018) o crustáceos como en centolla (*Lithodes santolla*, (Firpo *et al.*, 2012; Militelli *et al.*, 2020). También se ha evidenciado que los huevos liberados por individuos más grandes presen-

tan mayor variación en cuanto a su flotabilidad, lo que representa una ventaja frente a ambientes variables, ya que da lugar a una mayor distribución horizontal y vertical, de manera que los huevos tienen más oportunidades de encontrar condiciones favorables para la supervivencia (Kjesbu *et al.*, 1992; Chambers & Trippel, 1997). Asimismo, una de las hipótesis más aceptadas en el estudio de los efectos maternos sugiere que las hembras más grandes son las que producen descendencia de mayor calidad (la hipótesis de la más grande es mejor o *the-bigger-is-better* en inglés), desovando más huevos y de mayor tamaño que darán lugar a larvas más grandes (Green, 2008; Barneche *et al.*, 2018). Muchos de los factores que influyen en el comportamiento y fisiología larvaria están asociados a su tamaño (Hunter, 1981), por ejemplo, se ha demostrado que las larvas más grandes suelen tener sacos vitelinos más grandes y ricos en energía (Pitman, 1979; Andree *et al.*, 2015). Cuando estas larvas eclosionan, comienzan a alimentarse activamente antes y con mayor tamaño, exhibiendo un mayor éxito de predación y una mayor resistencia a la inanición. Esto además se asocia a tasas más altas de actividad natatoria y de crecimiento (Blaxter & Hempel, 1963; Marteinsdottir & Steinarsson, 1998; Berkeley *et al.*, 2004a), por lo que también tienen más capacidad de evitar a los depredadores (Pitman, 1979). Consecuentemente, las larvas que crecen rápido y son más grandes tienen una mayor supervivencia tanto en su fase larvaria (Bergenius *et al.*, 2002; Wilson & Meekan, 2002) como juvenil (Searcy & Sponaugle, 2001; McCormick & Hoey, 2004), lo que mejoraría el reclutamiento a la fase explotada del recurso. Sin embargo, esta teoría presenta excepciones, ya que existen evidencias que muestran que larvas más grandes pueden ser más vulnerables

a la depredación selectiva por tamaño (Kjesbu *et al.*, 1996). En relación con los machos, no existen muchos trabajos que relacionen los efectos paternos directamente con el reclutamiento, aunque sí se ha comprobado la influencia de los atributos paternos en el éxito reproductivo. Por ejemplo, se ha comprobado que en el bacalao atlántico (*Gadus morhua*) la longitud de los machos reproductores afecta al éxito de la fertilización (Bekkevold, 2006) y a la supervivencia de los embriones y larvas (Trippel *et al.*, 2005). En especies en las que el macho se encarga del cuidado de la prole, se ha reportado una clara relación entre los atributos paternos y el crecimiento y supervivencia de las larvas (Divino & Tonn, 2008; Green & McCormick, 2005; Hosoya *et al.*, 2014). Más aún, en algunas especies de agua dulce se ha demostrado que los efectos paternos en las fases embrionarias pueden superar a los maternos (Siddique *et al.*, 2017). Aún siendo escasas, las investigaciones realizadas sobre el potencial reproductivo de los machos y su influencia en la aptitud de la descendencia indican que el impacto de los efectos paternos en el reclutamiento es mayor de lo que se ha considerado hasta ahora.

Además de la longitud, la edad y la condición de las hembras también afectan al rendimiento de la descendencia (Nikolskii, 1962; Gall, 1974; Marteinsdottir & Steinarsson, 1998; Green, 2008). La variación interanual de la condición en las hembras reproductoras produce cambios en la fecundidad en numerosas especies (Koslow *et al.*, 1995; Kjesbu *et al.*, 1998; Ma *et al.*, 1998), así como la omisión del desove cuando las hembras presentan una baja condición (Rideout *et al.*, 2005, 2006). En dos especies de merluza se ha comprobado como la condición materna (reflejada en el IHS) afecta a la calidad de

los huevos (Rodrigues *et al.*, 2018; García-Fernández *et al.*, 2020). En ese sentido, existen investigaciones que demuestran la importancia de la condición de los machos en el éxito reproductivo de la población (Trippel & Neil, 2005). En cuanto a la edad, en algunas especies se ha comprobado que las hembras más jóvenes que desovan por primera vez (primíparas) tienen un menor éxito reproductivo que aquellas que ya han desovado en anteriores estaciones reproductivas (multíparas), afectando al reclutamiento final (Solemdal *et al.*, 1995; Saborido-Rey & Junquera, 1999; Cochrane, 2016). La edad de las hembras también puede afectar al crecimiento y resistencia a la inanición de las larvas, como se ha observado en el pez roca negro (*Sebastes melanops*) (Berkeley *et al.*, 2004a). Además, se ha comprobado en algunas especies que la edad de las progenitoras determina la fenología reproductiva (Kjesbu *et al.*, 1990; Chambers & Waiwood, 1996; Macchi *et al.*, 2004), es decir, que la estructura del stock parental también influye en el momento y duración de la estación reproductiva (Wright & Trippel, 2009; Alonso-Fernández & Saborido-Rey, 2011; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2011; Saborido-Rey *et al.*, 2011). Un periodo de desove más o menos prolongado, sobre todo en ambientes muy variables, reduce el impacto de eventos puntuales de mortalidad elevada de huevos y larvas (Cushing, 1972; Mertz & Myers, 1994; Alonso-Fernández & Saborido-Rey, 2011). A ese respecto, las especies que son desovantes múltiples tendrían mayor éxito reproductivo y de reclutamiento en ambientes estocásticos que las especies que desovan en un único evento (Lambert, 1990; Chambers & Trippel, 1997), ya que aumentan las posibilidades de encontrar condiciones favorables para la supervivencia de la descendencia y disminuye la competencia intraespecífica en

los primeros estadios de vida (Cushing, 1990; Leggett & Deblois, 1994; Mertz & Myers, 1994). Se puede decir que cambios en la demografía de las poblaciones y condiciones ambientales pueden afectar a la coincidencia entre el evento reproductivo y las condiciones óptimas para la supervivencia de la descendencia (Wright & Trippel, 2009; Alonso-Fernández & Saborido-Rey, 2011) y, en consecuencia, producir grandes efectos en el proceso de reclutamiento del stock.

Otro aspecto importante que influye en la supervivencia larvaria es la localización de las áreas de desove, que se ve influida por la estructura demográfica del stock (Begg & Marteinsdottir, 2002; Macchi *et al.*, 2005; Lowerre-Barbieri *et al.*, 2009), debido a que el lugar de desove actúa como hábitat para el desarrollo larvario (Blanchfield & Ridgway, 2005). La localización donde se produce el desove es un factor vital ya que puede contribuir al éxito del reclutamiento a través de las interacciones con los factores ambientales (Marshall, 2016). Los patrones espaciales de desove también presentan variaciones dependiendo del tamaño y la edad de los reproductores dentro de la zona principal de reproducción, siendo las hembras más grandes las que ubican los lugares óptimos para el desove (Marteinsdottir *et al.*, 2000; Paris *et al.*, 2005; Álvarez-Colombo *et al.*, 2011). El efecto de la edad en la localización de la zona de reproducción queda claramente establecido en la Hipótesis del Arrastre o *Entrainment hypothesis* desarrollada por Petitgas *et al.* (2006) en base a observaciones en peces migradores, según la cual, las hembras múltiples (de mayor edad) son las responsables de mantener las rutas migratorias a las áreas de reproducción. En estas especies los individuos suelen poner siempre en el área donde pusieron por primera vez, de

manera que, tras mezclarse los individuos adultos con los juveniles en las áreas de alimentación, los adultos multíparos, en la siguiente estación reproductiva, “arrastran” a los individuos que se reproducen por primera vez hacia las zonas donde ya han desovado exitosamente. Una vez que estos primíparos hayan puesto en un área concreta, siempre volverán al mismo sitio. Este comportamiento hace que cambios en la estructura etaria de la población o en las condiciones ambientales del área de reproducción impacten en el éxito del reclutamiento. En el caso de la platija del Mar del Norte, la sobreexplotación esquilmo de tal manera a los individuos de mayor tamaño y más experimentados, que las rutas migratorias reproductivas llegaron a cambiar, por no haber individuos que supieran guiar al resto a las zonas de reproducción tradicionales de la población.

Queda claro, pues, que el lugar y momento en el que deciden desovar los reproductores es fundamental para el éxito reproductivo del stock (Ljungström *et al.*, 2019); por tanto, es importante mantener los individuos grandes y de mayor edad para aumentar la productividad y resiliencia de las poblaciones.

Es difícil cuantificar el impacto directo de los efectos parentales sobre el reclutamiento anual ya que existe gran incertidumbre asociada a la fase larvaria, en la que la mortalidad por causas ambientales es muy alta; sin embargo se ha demostrado que el reclutamiento está positivamente correlacionado con la proporción de hembras más viejas en especies como el bacalao atlántico (Martensdottir & Thorarinsson, 1998; Vallin & Nisling, 2000), el arenque noruego (*Clupea harengus*) (Lambert, 1990), o especies dulceacuícolas, como *Sander vitreus*, presente en Norteamérica (Shaw *et*

*al.*, 2018). Poblaciones de estas especies con baja diversidad de longitudes/edades tienden a ser más propensas a experimentar desajustes entre el desove y las condiciones ambientales óptimas, influyendo en la producción de la población y conduciendo a un bajo reclutamiento. Este problema es especialmente relevante en especies de vida corta, ya que la biomasa reproductora está constituida por un pequeño número de clases de edad.

En el ámbito iberoamericano se han realizado pocos estudios enfocados directamente al análisis de la influencia del potencial reproductivo en el reclutamiento de un stock; la mayor parte de los estudios existentes se centran en la influencia de factores ambientales o, como mucho, discuten sobre los potenciales impactos de los efectos maternos en el reclutamiento, pero no analizan específicamente las relaciones entre estas variables. De los pocos casos de estudio existentes, dos de ellos concluyen que la estructura de tallas de las hembras reproductoras tiene una clara influencia en el reclutamiento (Domínguez-Petit *et al.*, 2015; Macchi *et al.*, 2021). Por tanto, esta es una línea de investigación que debería desarrollarse en profundidad, utilizando las valiosas series históricas que muchas instituciones iberoamericanas de investigación pesquera poseen, así como aplicando metodologías que permitan reconstruir dichas series (archivos históricos, esclerocronología, conocimiento tradicional, etc.).

### 7.4. Impacto de la pesca en el potencial reproductivo

El concepto de resiliencia reproductiva se define como la capacidad de una población de mantener su éxito reproductivo

en el tiempo, independientemente de las perturbaciones que puedan generarse en el ecosistema, incluyendo la actividad pesquera (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2017). Como es sabido, justamente uno de los objetivos centrales de la evaluación y gestión de pesquerías, es establecer medidas de manejo que permitan la conservación del potencial reproductivo de las poblaciones, con el fin de generar una explotación sostenible (Marshall *et al.*, 1998). Tal como fuera mencionado en distintas secciones de este libro, y en particular en el presente capítulo, entre los factores que determinan del potencial reproductivo de las especies se encuentran las características del stock parental, ya sea por su estructura de edades/longitudes, condición, diversidad genética, comportamiento, etc., que influyen en el número y calidad de los huevos producidos (Trippel, 1999), en las tasas de fertilización y en la supervivencia de la prole. Se ha mencionado el efecto positivo que generan las hembras de mayor longitud/edad en la producción de huevos, dado que en estos ejemplares la calidad de los ovocitos es superior a la de los reproductores más jóvenes (Berkeley *et al.*, 2004b), incrementando las posibilidades de supervivencia larval. En algunas poblaciones también se ha evidenciado que las hembras más grandes presentan periodos reproductivos más extensos (Nissling *et al.*, 1998; Trippel, 1998) y frecuencias de puesta más altas (Macchi *et al.*, 2018), lo cual incrementa el número de eventos de desove en la temporada reproductiva.

Por tal razón, la remoción de los individuos de mayor longitud/edad en la población, generada por la actividad pesquera, puede conducir a un efecto negativo sobre el potencial reproductivo de los stocks, dado que al disminuir la proporción de grandes reproductores se

vería afectada la producción de huevos, tanto en número como en calidad, lo que disminuiría las tasas de supervivencia larval. En el caso de aquellas especies que además evidencian relaciones positivas entre la longitud de los desovantes y la frecuencia de puesta, también se vería afectada la cantidad de eventos de desove exitosos en la población, dado que disminuirían las posibilidades de solapamiento con condiciones de supervivencia adecuadas para las larvas. Por ejemplo, Cubillos *et al.* (2014) analizaron mediante simulación los efectos de los cambios demográficos generados por la pesca selectiva en la sardina común (*Strangomera bentincki*), que es un pez pelágico pequeño que habita las regiones del centro y sur de Chile. Estos autores observaron que la actividad pesquera generaba la remoción de los individuos con tasas de crecimiento más altas en la población, lo cual producía el truncamiento de la estructura de edades. Este cambio derivó en una alteración del ciclo reproductivo, lo cual pudo ser comprobado al comparar dos periodos reproductivos, 1993-1999 y 2000-2010, observándose un retraso del pico de desove durante el último período. En el caso de esta población de sardina, se considera también que los cambios inducidos por la pesca pueden incrementar la sensibilidad de la población ante la variabilidad climática, generando un desacople con los ciclos de productividad planctónica (Cubillos *et al.*, 2014).

En la merluza común, *Merluccius hubbsi*, la diferencia en los valores de productividad observada entre los stocks Bonaerense y Patagónico del Atlántico Sudoccidental se encuentra asociada principalmente a la estructura poblacional, caracterizada por la presencia de ejemplares de menor longitud en la población Bonaerense, que ha sido mayormente explotada por

distintas flotas comerciales (Rodrigues *et al.*, 2015). La sobre explotación de los individuos de mayor longitud/edad lleva a los stocks a depender en gran medida de las clases de edad más jóvenes, generando procesos de juvenescencia. Esto puede derivar en que las hembras se reproduzcan a menor longitud, afectando el potencial reproductivo, tal como se ha observado en el stock de merluza europea de las Baleares (Hidalgo, 2009). Esta población del Mar Mediterráneo se ha visto afectada por la disminución en abundancia de los grandes reproductores, y además por un incremento de la sensibilidad hacia los cambios ambientales, produciendo un efecto sinérgico que incide en el reclutamiento del stock. En la pesca recreativa, también se ha planteado que la explotación puede desencadenar cambios en la historia de vida y en la fisiología de las especies. Por ejemplo, en *Serranus scriba* se han registrado variaciones en el crecimiento y potencial reproductivo asociados a la presión de pesca (Alos *et al.*, 2009). En este caso, también se sugiere la existencia de un grupo de individuos más vulnerable a la pesca recreativa, caracterizado por una tasa de crecimiento más elevada y mayor potencial reproductivo, lo que afectaría la capacidad de renovación poblacional, e inclusive se plantea que esta alteración además podría tener implicaciones evolutivas.

Otro parámetro reproductivo de importancia para la evaluación de stocks que puede verse afectado por la actividad pesquera es la longitud/edad de maduración. El motivo principal está relacionado también con los efectos generados por la pesca selectiva sobre las tasas de crecimiento individual, y por procesos denso-dependientes a nivel poblacional, que pueden generar una disminución de la edad de maduración (Pérez-Rodríguez

*et al.*, 2013; Trippel, 1995). Incluso se ha planteado que la remoción selectiva de los individuos por clase de tamaños también podría inducir cambios evolutivos en estos parámetros reproductivos (Dieckmann & Heino, 2007; Heino *et al.*, 2002; Rijnsdorp, 1993). En algunas pesquerías de la región Iberoamericana se han encontrado evidencias de cambios en la longitud/edad de maduración tras analizar extensos periodos de muestreo. Por ejemplo, en la población de *Macrodon atriculata* del sur de Brasil se observó un decrecimiento significativo de ambos parámetros en los últimos 50 años (Cardoso & Haimovici, 2014). Los autores sugieren que la presión de pesca podría haber generado una mayor remoción de los ejemplares que maduran a longitudes mayores, y que la bajada en la densidad de peces puede haber favorecido la madurez a una edad más temprana. En definitiva, este proceso lleva a que el potencial reproductivo se vea afectado, dado que la producción de huevos por reproductores más jóvenes puede traer aparejado un descenso en la fecundidad poblacional y en las tasas de supervivencia larval.

En especies que presentan dimorfismo sexual con la longitud, la actividad pesquera puede producir cambios en la relación de sexos, lo cual puede afectar el comportamiento reproductivo, y además generar variaciones en algunos parámetros poblacionales. Tal es el caso del grupo de las merluzas, donde las hembras se caracterizan en general por alcanzar mayores longitudes que los machos. Por ejemplo en *Merluccius merluccius*, se sugiere que los cambios en la proporción de sexos por clase de talla pueden llegar a afectar las tasas de crecimiento (Cerviño, 2014). Este fenómeno generado por la pesca es particularmente sensible en el caso de las especies hermafroditas, dado la comple-

jididad que presentan en cuanto a su ciclo de vida y comportamiento reproductivo. La magnitud de este efecto sobre la proporción de los sexos podría depender del tipo de factor, social o genético, que prevalece en el control del cambio de sexo de las especies (Brulé, 2009). Estas alteraciones en el comportamiento reproductivo han sido reportadas en varias especies hermafroditas protogínicas de meros (Serranidae; Epinephelinae) del Golfo de México y Mar Caribe, cuyos stocks son considerados en sobre explotación (Brulé, 2009). En algunos invertebrados comerciales que presentan dimorfismo sexual asociado a la longitud, la pesca también puede afectar la relación de sexos a nivel poblacional, y esto tener consecuencias en el potencial reproductivo; tal es el caso de la centolla (*Lithodes santolla*), cuya pesquería en Argentina se basa en la explotación selectiva de los machos con longitudes mayores a 110 mm de largo de caparazón, con el fin de proteger a las hembras que son las que portan los huevos fecundados (Firpo *et al.*, 2016). Sin embargo, a pesar de prohibir la comercialización de las hembras ovígeras, durante los últimos años se ha registrado una disminución significativa en la fecundidad de esta especie, principalmente en la región central de Patagonia (Firpo *et al.*, 2017; Militelli *et al.*, 2019). Estos autores sugieren que la disminución en la proporción de huevos fecundados podría deberse justamente a la pesca selectiva de los machos más grandes, lo cual generaría tasas de fertilización más bajas en la población, debido probablemente a una disminución de la cantidad o calidad del esperma. Otra hipótesis sugiere que la captura y posterior devolución al mar de las hembras con huevos podría ocasionar la pérdida de una parte de los mismos, debido al estrés generado durante este proceso (Di Salvatore *et al.*, 2019).

Finalmente cabe mencionar que los cambios generados por la pesca excesiva en los diferentes rasgos reproductivos de las poblaciones, que inciden en su potencial de renovación, son mucho más marcados en especies particularmente vulnerables a la explotación, como los elasmobranquios. Esto se debe a las complejas estrategias reproductivas que caracterizan este grupo de peces, que incluyen largos periodos de maduración, crecimiento lento y bajas fecundidades, entre otros aspectos, los cuales han sido ampliamente desarrollados en el Capítulo 6 de este libro.

### 7.5. Estudios sobre efectos parentales y potencial reproductivo en el contexto iberoamericano. Perspectivas de futuro

Tal como hemos visto en las secciones anteriores, son numerosos los estudios de potencial reproductivo y efectos parentales desarrollados en diferentes especies marinas y dulceacuícolas en Iberoamérica. El grueso de los trabajos se centra en los efectos maternos y en aquellas especies que tienen mayor valor comercial, que son principalmente especies demersales como las merluzas (*Merluccius spp.*) o pequeños pelágicos como la anchoveta en Perú y Chile, la anchoíta en Argentina o las sardinias del Pacífico (*Sardinops sagax*) y la ibérica (*Sardina pilchardus*). Sin embargo, existen muy pocos trabajos sobre potencial reproductivo y efectos parentales en crustáceos, cefalópodos, elasmobranquios y especies de aguas continentales, algunas de las cuáles son de gran importancia, por volumen de capturas e impacto socio-económico,

por ser el sostén principal de importantes pesquerías industriales, es el caso de los calamares (*Loligo spp.*), las potas (*Illex spp.*) o los crustáceos decápodos (langostinos, gambas y camarones); por ser la base de pesquerías artesanales de las que dependen pequeñas comunidades pesqueras, como el caso de los bivalvos o los peces de aguas continentales; o por ser especies vulnerables o con un papel clave en los ecosistemas, como es el caso de los elasmobranquios.

La mayor parte de los trabajos desarrollados en ecosistemas iberoamericanos sobre potencial reproductivo y efectos parentales de especies marinas y dulceacuícolas se ha centrado en la parte materna, analizando la influencia de la longitud, edad y condición (índices somáticos y composición bioquímica) de las hembras en la producción de huevos y su calidad (diámetro, peso seco, composición y densidad), así como en la selección del área de reproducción y la duración y frecuencia de los eventos reproductivos, incluido el fenómeno de omisión del desove que se ha observado en algunas especies. Existen también algunos trabajos sobre efectos maternos en larvas (*Merluccius merluccius*- (García-Fernández et al., 2020); *Sebastes mentella*- (Vergara & Saborido-Rey, 2009); *Lithodes santolla*- (Hernández-Moresino et al., 2014), aunque son escasos. Y, si bien se ha teorizado mucho sobre el impacto que estos efectos maternos pueden tener en el reclutamiento a la pesquería en base al estudio de la variación temporal y geográfica de los atributos maternos o de las características de huevos y larvas, apenas existen trabajos que relacionen directamente el reclutamiento con dichos atributos (Domínguez-Petit et al., 2015; Macchi et al., 2021) en aguas iberoamericanas. Por otro lado, la mayor parte de

trabajos hacen referencia a efectos del tipo herencia parental (ej: influencia de la longitud o edad de la madre en las características de la descendencia) y efectos ambientales indirectos (ej: impacto de la condición materna), tanto prezigóticos (en ovocitos) como postzigóticos prenatales (desarrollo embrionario), así como unos pocos estudios sobre efectos postzigóticos postnatales (larvas y juveniles); pero se han estudiado muy poco o nada los del tipo selección parental, asociados al comportamiento y experiencia de los progenitores. Del mismo modo, no se conoce ningún estudio en el ámbito iberoamericano sobre el impacto transgeneracional del potencial reproductivo y los efectos parentales, es decir, como afectan los atributos, comportamiento y ambiente de los progenitores no sólo a sus hijos sino también a los descendientes de éstos, a pesar de que dichos efectos transgeneracionales ya han sido reportados en peces de otras regiones (ej: *Gasterosteus aculeatus* – (Schade et al., 2014); *Oryzias melastigma* - (Wang et al., 2016); o *Cyprinodon variegatus* – (Jasperse et al., 2019). Asimismo, la mayoría de estudios sobre potencial reproductivo se centran en la influencia de los efectos maternos, sin tener en cuenta el impacto de los atributos paternos. En ese sentido, si bien es cierto que el impacto de la hembra sobre su descendencia puede ser mayor que el de los machos, se ha demostrado que éstos también juegan un papel relevante en el desarrollo de la progenie (Trippel, 2003; Wang et al., 2016), de hecho, cada vez son más los estudios que destacan la importancia de los efectos paternos (ver sección 7.1) y la interacción entre efectos maternos y paternos, pudiendo ser de especial importancia en ambientes con condiciones cambiantes. Por otro lado, es esperable que los efectos paternos sean especialmente determinantes en el

caso de especies en las que los machos se encargan del cuidado de la prole, de la selección del área de reproducción y la construcción de los nidos o exista un comportamiento social y territorial muy marcado, entre otros casos.

Por último, y en relación con este concepto trasgeneracional del potencial reproductivo, es fundamental ir un paso más allá para analizar la resiliencia reproductiva de las especies pesqueras, especialmente en el contexto del Cambio Climático. Esto supone analizar los factores que garantizan el éxito reproductivo a largo plazo bajo diferentes escenarios climáticos y regímenes de explotación. La resiliencia reproductiva de un stock está determinada por las características del sistema reproductor-recluta de la población y el contexto ambiental y ecológico en

el que se desarrolla dicha población. Los atributos del sistema reproductor-recluta se clasifican en tres grupos en función de la variabilidad dentro de la población: i) rasgos fijos (no varían entre poblaciones), ii) rasgos variables (propios de cada población) y iii) rasgos comportamentales que son el resultado de interacciones complejas entre genotipo y fenotipo pero con un patrón común en cada población. El éxito reproductivo se produce a escala individual y da lugar a bucles de retroalimentación tanto dependientes de la densidad como de la aptitud, que actúan para mantener el éxito reproductivo de la población a lo largo del tiempo y determinan la resiliencia reproductiva de dicha población a las perturbaciones externas (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2017) (Figura 7.1).



**Figura 7.1.** Diagrama de los bucles de retroalimentación denso-dependientes y ligados a la aptitud o *fitness* que afectan a nivel individual y determinan los rasgos del sistema reproductor-recluta (fijos, comportamentales y variables), y que actúan para mantener el éxito reproductivo de la población a lo largo del tiempo, determinando la resiliencia del stock a las perturbaciones externas. Adaptado de (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2017).

En resumen, si bien se ha avanzado mucho en el estudio de la ecología reproductiva, el potencial reproductivo y los efectos maternos en especies de interés pesquero en Iberoamérica, aún queda mucho camino por recorrer. En primer lugar, es necesario realizar más estudios sobre potencial reproductivo de invertebrados (crustáceos y cefalópodos), elasmobranquios y especies de aguas continentales. En segundo lugar, y para todas las familias (incluidos teleósteos), hay que investigar otros aspectos de los efectos parentales que no han sido tratados en profundidad hasta la fecha, como son los efectos parentales postzigóticos postnatales, la selección parental, los efectos paternos y el impacto transgeneracional del potencial reproductivo. Por último, es necesario analizar el sistema reproductor-recluta en un contexto más amplio, incorporando la perspectiva espacial y temporal a diferentes escalas que se adecúen al ciclo vital del individuo, de la población y de la especie, así como la influencia del ambiente y la presión evolutiva en dicho sistema reproductor-recluta. En este contexto, será necesario desarrollar nuevas herramientas para el monitoreo y observación de las poblaciones y ecosistemas en toda su dimensión, así como aplicar métodos procedentes de otras áreas de investigación. En paralelo, debe trabajarse en la construcción e implementación de modelos integrales que

permitan entender los múltiples procesos que determinan el potencial reproductivo y los efectos parentales y sus complejas interrelaciones a diferentes escalas de organización ecológica (del individuo al ecosistema).

El fin último de la investigación sobre potencial reproductivo y efectos parentales debería ser la evaluación de la resiliencia reproductiva de las poblaciones explotadas, mediante modelos holísticos que permitan predecir sus variaciones bajo diferentes escenarios ambientales. De esta manera se podrán manejar las poblaciones para conservar su resiliencia reproductiva, garantizando una explotación sostenible de las mismas, bajo principios de conservación, justicia social y equidad, para cumplir así con los Objetivos para el Desarrollo Sostenible marcados por la Organización de Naciones Unidas (ONU). Esto requerirá en el futuro la formación de equipos de investigación multidisciplinarios que abarquen todos estos aspectos socio-ecológicos, desde la biología molecular hasta la sociología. Para ello, es esencial fomentar y fortalecer la cooperación entre los diferentes países de la región iberoamericana, y en ese sentido, la Red INVIPESCA (<http://invipesca.cetmar.org>) se postula como un elemento clave para la coordinación de estrategias de investigación colaborativa en el contexto de Iberoamérica.

## Referencias

- Allen, B. R. & Cliff, G. (2000). Sharks caught in the protective gill nets off Kwazulu-Natal, South Africa. 9. The spinner shark *Carcharhinus brevipinna* (Müller and Henle). African Journal of Marine Science, 22, 199–215. Retrieved from <https://www.ajol.info/index.php/ajms/article/view/67624>
- Alonso-Fernández, A. & Saborido-Rey, F. (2011). Maternal influence on the variation of the reproductive cycle of *Trisopterus luscus* (Gadidae). Ciencias Marinas, 37(4B), 619–632.
- Alos, J., Palmer, M., Saborido-Rey, F. & Alonso-Fernández, A. (2009). Efectos ecológicos y evolutivos en la biología reproductiva de poblaciones explotados por la pesca: Un tema controvertido para las pesquerías marinas recreativas. SB2009. In F. Saborido-Rey, G. J. Macchi & H. Murua (Eds.), Actas del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 400). Vigo. Spain: DigitalCSIC.
- Álvarez-Colombo G, Dato C, Macchi G, Palma E, Machinandiaarena L, Christiansen HE, Betti P, Derisio C, Martos P, Castro-Machado F, Brown D, Ehrlich M, Mianzan H, Acha M. 2011. Distribución y comportamiento de las larvas de la merluza argentina: Evidencias de un mecanismo biofísico de autorreclutamiento en aguas de la plataforma continental norte de la Patagonia. Ciencias Marinas. 37: 633–657
- Andree, S. R., Feiner, Z. S., Bledsoe, J. W., Cragun, A. M. & Höök, T. O. (2015). Ontogenetic variability of maternal effects in an iteroparous fish. Ecology of Freshwater Fish, 24(3), 384–396. <https://doi.org/10.1111/eff.12153>
- Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? Advances in Ecological Research, 25.
- Barneche, D. R., Ross Robertson, D., White, C. R. & Marshall, D. J. (2018). Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. Science, 360(6389), 642–645. <https://doi.org/10.1126/science.aao6868>
- Baudron, A. R., Brunel, T., Blanchet, M., Hidalgo, M., Chust, G., Brown, E.J., Kleisner, K.M., Millar, C., Mackenzie, B.R., Nikoloudakis, N., Fernandes, J.A. & Fernandes, P.G. (2020). Changing fish distributions challenge the effective management of European fisheries. Ecography, ecog.04864. <https://doi.org/10.1111/ecog.04864>
- Beamish, R.J., & Bouillon, D.R. (1995). Marine fish production trends off the Pacific coast of Canada and the United States, p. 585-591. In R.J. Beamish (ed) Climate Change and Northern Fish Populations. Canadian Special Publication on Fisheries and Aquatic Science, 121. Retrieved from <https://ci.nii.ac.jp/naid/10020371835>
- Begg, G. A. & Marteinsdottir, G. (2002). Environmental and stock effects on spawning origins and recruitment of cod *Gadus morhua*. Marine Ecology Progress Series, 229, 263–277. <https://doi.org/10.3354/meps229263>
- Beirão, J., Soares, F., Herráez, M. P., Dinis, M. T. & Cabrita, E. (2011). Changes in *Solea senegalensis* sperm quality throughout the year. Animal Reproduction Science, 126(1–2), 122–129. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2011.04.009>
- Bekkevold, D. (2006). Male size composition affects male reproductive variance in Atlantic cod *Gadus morhua* L. spawning aggregations. Journal of Fish Biology, 69(3), 945–950. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01140.x>
- Benoît, H., Swain, D., Hutchings, J., Knox, D., Doniol-Valcroze, T. & Bourne, C. (2018). Evidence for reproductive senescence in a broadly distributed harvested marine fish. Marine Ecology Progress Series, 592, 207–224. <https://doi.org/10.3354/meps12532>
- Bergenius, M. A. J., Meekan, M. G., Robertson, R. D. & McCormick, M. I. (2002). Larval growth predicts the recruitment success of a coral reef fish. Oecologia, 131(4), 521–525. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0918-4>

- Berkeley, S. A., Chapman, C. & Sogard, S. M. (2004a). Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology*, 85(5), 1258–1264. <https://doi.org/10.1890/03-0706>
- Berkeley, S. A., Hixon, M. A., Larson, R. J. & Love, M. S. (2004b). Fisheries Sustainability via Protection of Age Structure and Spatial Distribution of Fish Populations. *Fisheries*, 29(8), 23–32. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2004\)29\[23:FSVPOA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2004)29[23:FSVPOA]2.0.CO;2)
- Bernardo, J. (1996). Maternal effects in animal ecology. *American Zoologist*, 36, 83–105. Retrieved from <http://icb.oxfordjournals.org/content/36/2/83.short>
- Billerbeck, J. M., Schultz, E. T. & Conover, D. O. (2000). Adaptive variation in energy acquisition and allocation among latitudinal populations of the Atlantic silverside. *Oecologia*, 122(2), 210–219. <https://doi.org/10.1007/PL00008848>
- Billman, E. J., Wagner, E. J. & Arndt, R. E. (2008). Reproductive Ecology and Spawning Substrate Preference of the Northern Leatherside Chub. *North American Journal of Aquaculture*, 70(3), 273–280. <https://doi.org/10.1577/a07-044.1>
- Blanchfield, P. J. & Ridgway, M. S. (2005). The relative influence of breeding competition and habitat quality on female reproductive success in lacustrine brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(12), 2694–2705. <https://doi.org/10.1139/f05-176>
- Blaxter, J. H. S. & Hempel, G. (1963). The influence of egg size on Herring Larvae (*Clupea harengus* L.). *Journal Du Conseil - Conseil International Pour l'Exploration de La Mer*, 28(2), 211–240. <https://doi.org/10.1093/icesjms/28.2.211>
- Blaxter, J. H. S. & Hunter, J. R. (1982). The Biology of the Clupeoid Fishes. *Advances in Marine Biology*, 20(C), 1–223. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60140-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60140-6)
- Blom, E. L., Kvarnemo, C., Dekhla, I., Schödl, S., Andersson, M. H., Svensson, O. & Amorim, M. C. P. (2019). Continuous but not intermittent noise has a negative impact on mating success in a marine fish with paternal care. *Scientific Reports*, 9(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41786-x>
- Bond, N., Thomson, J., Reich, P. & Stein, J. (2011). Using species distribution models to infer potential climate change-induced range shifts of freshwater fish in south-eastern Australia. *Marine and Freshwater Research*, 62(9), 1043. <https://doi.org/10.1071/MF10286>
- Bouchon, C. M., Mori Ponce, J., Peña Tercero, C., Espinoza, P., Hutchings, L., Buitrón Díaz, B., Perea de la Matta, A., Goicochea Vigo, C. & Messie, M. (2010). Biología de la anchoveta peruana, *Engraulis ringens* Jenyns. *Boletín Del Instituto Del Mar Del Perú*, 25(1–2), 23–30. Retrieved from <http://bibliomarpe.imarpe.gob.pe/handle/123456789/1099>
- Brante, A., Fernández, M., Eckerle, L., Mark, F., Pörtner, H. & Arntz, W. (2003). Reproductive investment in the crab *Cancer setosus* along a latitudinal cline: egg production, embryo losses and embryo ventilation. *Marine Ecology Progress Series*, 251, 221–232. <https://doi.org/10.3354/meps251221>
- Brochier, T., Colas, F., Lett, C., Echevin, V., Cubillos, L. A., Tam, J., Chlaida, M., Mullon, C. & Fréon, P. (2009). Small pelagic fish reproductive strategies in upwelling systems: A natal homing evolutionary model to study environmental constraints. *Progress in Oceanography*, 83(1–4), 261–269. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.044>
- Brown, N. P., Shields, R. J. & Bromage, N. R. (2006). The influence of water temperature on spawning patterns and egg quality in the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, 261(3), 993–1002. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.08.025>
- Brulé, T. (2009). El hermafroditismo en los peces y su implicación en la vulnerabilidad de las especies a la pesca. SB2009. In F. Saborido-Rey, G. J. Macchi & H. Murua (Eds.), *Actas del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías* (p. 400). Vigo. Spain: DigitalCSIC.
- Buitrón, B., Barriga, E. R., Palacios, J. L. & Oliveros-Ramos, R. (2009). Estructura y dinámica de cardúmenes desovantes de merluza (*Merluccius gayi peruanus*) frente a la costa norte de Perú. SB2009. In F. Saborido-Rey, G. J. Macchi & H. Murua (Eds.), *Actas del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías* (p. 400). Vigo. Spain: DigitalCSIC.

- rido-Rey, G. J. Macchi & H. Murua (Eds.), Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 400). Vigo. Spain: DigitalCSIC.
- Cahuin-Villanueva, S., Cubillos, L., Bouchon, M. & Claramunt, G. (2015). Variación latitudinal del proceso reproductivo de anchoveta (*Engraulis ringens*) en el sistema de la corriente de Humboldt. SB2015. In Actas del III Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 237). Porto de Galinhas.
- Calder, W. (1984). Size, function, and life history. (Harvard University Press, Ed.). Massachusetts, USA.
- Canales, C. M., Adasme, N. A., Cubillos, L., Cuevas, M. J. & Sánchez, N. E. (2018). Variaciones en rasgos reproductivos de pequeños pelágicos conducidos por variables ambientales: el caso de *E. ringens* en Chile. SB2018. In Actas del IV Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 76). Iquique.
- Cardoso, L. G. & Haimovici, M. (2014). Long term changes in the sexual maturity and in the reproductive biomass of the southern king weakfish *Macrodon atricauda* (Günther, 1880) in southern Brazil. Fisheries Research, 160, 120–128. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2014.05.012>
- Carver, A. M. (2001). Selective Fishing Pressure on Large Male Blue Crabs Negatively Affect Small Size, Sex Ratio, and Population Reproductive Potential in the Upper Chesapeake Bay. North Carolina State University.
- Castilho, A.L., Gavio, M. A., Costa, R., Boschi, E. E., Bauer, R. T. & Frandozo, A. (2007). Latitudinal variation in population structure and reproductive pattern of the endemic south American shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeoidea). Journal of Crustacean Biology, 27 (4): 548-552.
- Castro, L. R., Claramunt, G., Espinoza, R., Krautz, C., Moreno, P. & Soto, S. (2015). Cambios en la distribución vertical de huevos de peces en zonas de características oceanográficas contrastantes: ¿efecto ambiental o maternal? In Actas del III Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 237). Porto de Galinhas.
- Castro, L. R., Claramunt, G., Krautz, M., Llanos-Rivera, A. & Moreno, P. (2009). Egg trait variation in anchoveta *Engraulis ringens*: a maternal response to changing environmental conditions in contrasting spawning habitats. Marine Ecology Progress Series, 381, 237–248. <https://doi.org/10.3354/meps07922>
- Cerviño, S. (2014). Estimating growth from sex ratio-at-length data in species with sexual size dimorphism. Fisheries Research, 160, 112–119. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.11.010>
- Chambers, R. C. & Trippel, E. A. (1997). Early Life History and Recruitment in Fish Populations (First). London: Chapman & Hall/CRC. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-1439-1>
- Chambers, R. C. & Waiwood, K. G. (1996). Maternal and seasonal differences in egg size and spawning characteristics of captive Atlantic cod, *Gadus morhua*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 53(1996), 1986–2003. <https://doi.org/10.1139/f96-141>
- Chapelle, G. & Peck, L. S. (1999). Polar gigantism dictated by oxygen availability. Nature, 398(6732), 114–115. <https://doi.org/10.1038/20099>
- Chiarello-Sosa, J. M., Espinós, N. A., Battini, M. A. & Barriga, J. P. (2012). Fecundidad y descripción del desarrollo de gametas y gónadas del bagre del torrente, *Hatcheria macraei* (Girard, 1855), en el río Pichileufu. In Actas del II Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Mar del Plata.
- Claramunt, G., Castro, L., Cubillos, L. & Braun, M. (2009). Producción de huevos en *Engraulis ringens* de la zona Norte y Sur de Chile: un análisis comparativo. In F. Saborido-Rey, G. Macchi & H. Murua (Eds.), Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 400). Vigo. Spain: DigitalCSIC.
- Cliff, G., Dudley, S. F. & Davis, B. (1988). Sharks caught in the protective gill nets off natal, South Africa. 1. the sandbar shark *Carcharhinus plumbeus* (nardo). South African Journal of Marine Science, 7(1), 255–265. <https://doi.org/10.2989/025776188784379035>

- Cochrane, K. L. (2016). Incorporation of Reproductive Biology and Recruitment Considerations into Management and Forms of Advice. In T. Jakobsen, M. J. Fogarty, B. A. Megrey & E. Moksness (Eds.), *Fish Reproductive Biology: Implications for Assessment and Management* (pp. 367–482). New Delhi: John Wiley & Sons.
- Comte, L. & Grenouillet, G. (2015). Distribution shifts of freshwater fish under a variable climate: comparing climatic, bioclimatic and biotic velocities. *Diversity and Distributions*, 21(9), 1014–1026. <https://doi.org/10.1111/ddi.12346>
- Corosso, J. T., Fazzano Gadig, O. B. & Dos Santos Motta, F. (2015). Análise da condição do cação-frango (*Rhizoprionodon lalandii*) na costa centro-sul de São Paulo: Evidências de investimento materno para o início da vida pós-natal. In III Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 237). Porto de Galinhas.
- Cortés, E. (2000). Life History Patterns and Correlations in Sharks. *Reviews in Fisheries Science*, 8(4), 299–344. <https://doi.org/10.1080/10408340308951115>
- Crean, A. J. & Bonduriansky, R. (2014). What is a paternal effect? *Trends in Ecology and Evolution*. Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.07.009>
- Cubillos, L. A., Canales, M., Bucarey, D., Rojas, A. & Alarcón, R. (1999). Reproductive period and mean size at first maturity for *Strangomera bentincki* and *Engraulis ringens* from 1993 to 1997, off central-southern Chile. *Investigación Marina*, 27, 73–85.
- Cubillos, L. A., Claramunt, G. & Castro, L. (2012). Efectos demograficos de la pesca sobre el ciclo y potencial reproductivo de sardina común (*Strangomera bentincki*). In II Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 38). Mar del Plata.
- Cubillos, L. A., Arcos, D. F., Bucarey, D. A. & Canales, M. T. (2001). Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37°S, 73°W): A consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquatic Living Resources*, 14(2), 115–124. [https://doi.org/10.1016/S0990-7440\(01\)01112-3](https://doi.org/10.1016/S0990-7440(01)01112-3)
- Cubillos, L. A., Claramunt, G. & Castro, L. R. (2014). Simulation of fishery-induced changes on the reproductive cycle of common sardine, *Strangomera bentincki*, off central southern Chile. *Fisheries Research*, 160, 103–111. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.12.003>
- Curley, J. P., Mashoodh, R. & Champagne, F. A. (2011, March 1). Epigenetics and the origins of paternal effects. *Hormones and Behavior*. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2010.06.018>
- Cury, P. & Roy, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(4), 670–680. <https://doi.org/10.1139/f89-086>
- Cushing, D. H. (1972). The production cycle and the numbers of marine fish. *Symposia of the Zoological Society of London*, 29, 213–232.
- Cushing, D. H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26, 249–293. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60202-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60202-3)
- Depeux, C., Lemaître, J., Moreau, J., Dechaume Moncharmont, F., Laverre, T., Pauhac, H., Gaillard, J.M. & Beltran-Bech, S. (2020). Reproductive senescence and parental effects in an indeterminate grower. *Journal of Evolutionary Biology*, 33(9), jeb.13667. <https://doi.org/10.1111/jeb.13667>
- Di Salvatore, P., Gowland-Sainz, M., Florentin, O. & Lovrich, G. A. (2019). Effects of fishery practices on fecundity of two lithodid crab species of commercial interest in Southern South America. *Fisheries Research*, 211, 275–281. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.11.024>
- Dieckmann, U. & Heino, M. (2007). Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations. *Marine Ecology Progress Series*, 335, 253–269. <https://doi.org/10.3354/meps335253>
- Divino, J. N. & Tonn, W. M. (2008). Importance of Nest and Paternal Characteristics for Hatching Success in Fathead Minnow. *Copeia*, 2008(4), 920–930. <https://doi.org/10.1643/CE-06-245>

- Domínguez-Petit, R., Saborido-Rey, F., Sainza, M., Cerviño, S. & Villegas, D. (2015). Impacto de la variabilidad temporal del potencial reproductivo en el reclutamiento de la merluza europea en Galicia. In Actas del III Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 400). Porto de Galinhas.
- Dygert, P. H. (1990). Seasonal Changes in Energy Content and Proximate Composition Associated with Somatic Growth and Reproduction in a Representative Age-Class of Female English Sole. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119(5), 791–801. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1990\)119<0791:SCIE-CA>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1990)119<0791:SCIE-CA>2.3.CO;2)
- Elisio, M., Chalde, T. & Miranda, L. (2012). Effects of short periods of warm water fluctuations on reproductive endocrine axis of the pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) spawning. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*. 163. 47-55. 10.1016/j.cbpa.2012.05.178.
- Farrell, E. D., Mariani, S. & Clarke, M. W. (2010). Reproductive biology of the starry smooth-hound shark *Mustelus asterias*: geographic variation and implications for sustainable exploitation. *Journal of Fish Biology*, 77(7), 1505–1525. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02771.x>
- Fernández-Torres, F., Martínez, P. A. & Olalla-Tárraga, M. A. (2018). Shallow water ray-finned marine fishes follow Bergmann's rule. *Basic and Applied Ecology*, 33, 99–110. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.09.002>
- Fernández, M., Hernández, D. & Macchi, G. J. (2012). Dinámica reproductiva del langostino *Pleoticus muelleri* (Spence Bate, 1888) (Crustacea, Decapoda, Solenoceridae) del litoral patagónico, Argentina. SB2012. In II Simposio Iberoamericano de Biología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Mar del Plata.
- Fernández, M., Militelli, M. I., Molinari, G. & Cozzolino, E. (2017). Análisis de la actividad reproductiva del langostino *Pleoticus muelleri* de la zona costera de Mar del Plata y adyacencias. Resultados de las Campañas de Investigación Agosto 2015-Enero 2016.
- Fernández, M., Hernández, D. & Macchi, G. J. (2014). Variación espacio-temporal del estado reproductivo de los machos de langostino *Pleoticus muelleri* (Spence Bate, 1888) (Crustacea, Decapoda, Solenoceridae) en el litoral patagónico, Argentina. *Marine and Fishery Sciences (MAFIS)*, 24(0), 37–57. Retrieved from <https://ojs.inidep.edu.ar/index.php/mafis/article/view/80>
- Figueredo, A. J., Vásquez, G., Brumbach, B. H., Schneider, S. M. R., Sefcek, J. A., Tal, I.R., Hill, D., Wenner, C.J. & Jacobs, W.J. (2006). Consilience and Life History Theory: From genes to brain to reproductive strategy. *Developmental Review*, 26(2), 243–275. <https://doi.org/10.1016/j.dr.2006.02.002>
- Finch, C. E. (1998). Variations in Senescence and Longevity Include the Possibility of Negligible Senescence. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 53A(4), B235–B239. <https://doi.org/10.1093/gerona/53A.4.B235>
- Firpo, C., Wyngaard, J. & Iorio, M. I. (2012). Estimación de parámetros reproductivos para el inicio de un plan de monitoreo de la fecundidad de la centolla *Lithodes santolla*, en el sector patagónico central, Argentina. SB2012. In Actas del II Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 93). Mar del Plata.
- Firpo, C., Wyngaard, J. & Mango, C. M. V. (2016). Análisis preliminar de la temporada de pesca de centolla. Inf. Téc. Of. INIDEP N° 17/2016.
- Firpo, C., Wyngaard, J., Mauna, C., Mango, V. & Lértora, P. (2017). Estructura poblacional y condición reproductiva de las hembras de centolla (*Lithodes santolla*) en el sector patagónico central, temporada de pesca 2015-2016. Inf. Inv. INIDEP N° 21/2017.
- Franco, M. T., Cárdenas, G. S. & Cubillos, L. A. (2018). Estrategia reproductiva de la sardina *Sardinops sagax* en el sistema de surgencias de Humboldt frente a Perú. SB2018. In IV Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Iquique.
- Fraz, S., Lee, A. H., Pollard, S., Srinivasan, K., Vermani, A., David, E. & Wilson, J. Y. (2019). Paternal Exposure to Carbamazepine Impacts Zebrafish Offspring Reproduction over Multiple Generations. *Environmental Science and Technology*, 53(21), 12734–12743. <https://doi.org/10.1021/acs.est.9b03393>

- Freire Fernandes, C. A., Vasconcelos De Oliveira, P. G., Alves Bezerra, N. P., Vieira Hazin, F. H. & Pires Ferreira Travassos, P. E. (2015). Omissão de lotes de ovócitos na desova da baúna de fogo *Lutjanus alexandrei* Moura & Lindeman, 2007. SB2015. In III Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 237). Porto de Galinhas.
- Frisk, M. G. & Miller, T. J. (2006). Age, growth, and latitudinal patterns of two Rajidae species in the north-western Atlantic: Little skate (*Leucoraja erinacea*) and winter skate (*Leucoraja ocellata*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 63(5), 1078–1091. <https://doi.org/10.1139/F06-005>
- Funamoto, T., Aoki, I. & Wada, Y. (2004). Reproductive characteristics of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, in two bays of Japan. Fisheries Research, 70(1), 71–81. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.06.017>
- Gagliano, M., McCormick, M. I. & Meekan, M. G. (2007). Temperature-induced shifts in selective pressure at a critical developmental transition. Oecologia, 152(2), 219–225. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0647-1>
- Gall, G. A. E. (1974). Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth in rainbow trout. California Fish and Game Journal, 60, 26–35.
- García-Fernández, C., Domínguez-Petit, R., Aldanondo, N. & Saborido-Rey, F. (2020). Seasonal variability of maternal effects in European hake *Merluccius merluccius*. Marine Ecology Progress Series, 650, 125–140. <https://doi.org/10.3354/meps13420>
- Garrido, S., Rosa, R., Ben-Hamadou, R., Cunha, M. E., Chícharo, M. A. & Van Der Lingen, C. D. (2008). Spatio-temporal variability in fatty acid trophic biomarkers in stomach contents and muscle of Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) and its relationship with spawning. Marine Biology, 154(6), 1053–1065. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-0999-7>
- Gillet, C., Breton, B., Mikolajczyk, T., Bodinier, P. & Fostier, A. (2011). Disruption of the secretion and action of 17,20-dihydroxy-4-pregnen-3-one in response to a rise in temperature in the Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. Consequences on oocyte maturation and ovulation. General and Comparative Endocrinology, 172(3), 392–399. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2011.04.002>
- Gillet, C. (1991). Egg production in an Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) brood stock: effects of temperature on the timing of spawning and the quality of eggs. Aquatic Living Resources, 4(2), 109–116. <https://doi.org/10.1051/alr:1991010>
- Gnanalingam, G. & Butler, M. J. (2018). An examination of reproductive senescence and parental effects in the Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*. In Bulletin of Marine Science, 94, 675–697. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science. <https://doi.org/10.5343/bms.2017.1118>
- Grande, M., Murua, H., Dodin, N., Zudaire, I. & Pernet, F. (2012). Distribución energética durante el ciclo reproductivo del skipjack, *Katsuwonus pelamis*, y su relación con el potencial reproductivo. SB2012. In II Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 42). Mar del Plata: INIDEP.
- Green, B. S. (2008). Chapter 1 Maternal Effects in Fish Populations. Advances in Marine Biology. Academic Press. 1-105. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)00001-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)00001-1)
- Green, B. S. & McCormick, M. I. (2005). Maternal and paternal effects determine size, growth and performance in larvae of a tropical reef fish. Marine Ecology Progress Series, 289, 263–272. <https://doi.org/10.3354/meps289263>
- Guiguen, Y., Fostier, A., Piferrer, F. & Chang, C. F. (2010). Ovarian aromatase and estrogens: A pivotal role for gonadal sex differentiation and sex change in fish. General and Comparative Endocrinology, 165(3), 352–366. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.03.002>
- Guillaume, A. S., Monro, K. & Marshall, D. J. (2016). Transgenerational plasticity and environmental stress: do paternal effects act as a conduit or a buffer? Functional Ecology, 30(7), 1175–1184. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12604>

- Hansen, J. (1994). Diferencias entre parámetros vitales de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta argentina.
- Hansen, J. E. (2004). Anchoíta (*Engraulis anchoíta*). In E. E. Boschi (Ed.), El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. (pp. 101–115). Mar del Plata: INIDEP.
- Hansen, J. E., Cousseau, M. B. & Gru, D. L. (1984). Características poblacionales de la anchoíta (*Engraulis anchoíta*) del Mar Argentino. Parte I. El largo medio al primer año de vida, crecimiento y mortalidad. Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero, 4, 21–48. Retrieved from <http://10.0.64.26/xmlui/handle/inidep/220>
- Heino, M., Dieckmann, U. & Godø, O. R. (2002). Measuring probabilistic reaction norms for age and size at maturation. Evolution, 56(4), 669. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2002\)056\[0669:MPRNFA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2002)056[0669:MPRNFA]2.0.CO;2)
- Hempel, G. (1979). Early life history of marine fish: the egg stage. University of Washington DC: Washington Sea Grant Program, Seattle. 70 pp.
- Hernandez-Portocarrero, A. & Saborido-Rey, F. (2009). Estrategia reproductiva de las hembras de *Brycon guatemalensis* en el Lago de Nicaragua y su importancia en la gestión pesquera. SB2009. In F. Saborido-Rey, G. J. Macchi & H. Murua (Eds.), Actas del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 400). Vigo. Spain: DigitalCSIC.
- Hernández Moresino, R. D., Gonçalves, R. J. & Helbling, E. W. (2014). Direct and indirect acquisition of photo-protective compounds in crab larvae of coastal Patagonia (Argentina). Journal of Plankton Research, 36(3), 877–882. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu010>
- Hidalgo, M. (2008). Seasonal and short spatial patterns in European hake (*Merluccius merluccius*, L) recruitment process at the Balearic Islands (western Mediterranean): the role of environment on distribution and condition. Journal of Marine Biology Association, 367–384.
- Hidalgo, M. (2009). Implicaciones de procesos de juvenescencia en stocks de merluza del Atlántico y el Mediterráneo. SB2009. In F. Saborido-Rey, G. J. Macchi & H. Murua (Eds.), Actas del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 400). Vigo. Spain: DigitalCSIC.
- Hoffman, J. A. J., Núñez, M. N. & Piccolo, M. C. (1997). Características climáticas del Océano Atlántico sudoccidental. In E. E. Boschi (Ed.), El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros (pp. 163–193). Mar del Plata: INIDEP.
- Hosoya, S., Mizuno, N., Kikuchi, K. & Kurokura, H. (2014). Rearing *Takifugu rubripes* larvae in communal tanks: paternal genetic contribution to survivability. Fisheries Science, 80(5), 1037–1043. <https://doi.org/10.1007/s12562-014-0795-x>
- Hunter, J. (1981). Feeding Ecology and Predation of Marine Fish Larvae. In R. Lasker (Ed.), Marine fish larvae: morphology ecology and relation to fisheries (pp. 33–77). Washington Sea Grant Program, Seattle.
- Huss, H. (1998). El pescado fresco: su calidad y cambios de su calidad. Roma.
- Hussey, N., Cocks, D., Dudley, S., McCarthy, I. & Wintner, S. (2009). The condition conundrum: application of multiple condition indices to the dusky shark *Carcharhinus obscurus*. Marine Ecology Progress Series, 380, 199–212. <https://doi.org/10.3354/meps07918>
- Jasperse, L., Levin, M., Rogers, K., Perkins, C., Bosker, T., Griffitt, R. J., Sepúlveda, M.S. & De Guise, S. (2019). Transgenerational effects of polycyclic aromatic hydrocarbon exposure on sheepshead minnows (*Cyprinodon variegatus*). Environmental Toxicology and Chemistry, 38(3), 638–649. <https://doi.org/10.1002/etc.4340>
- Jensen, N., Allen, R. M. & Marshall, D. J. (2014). Adaptive maternal and paternal effects: gamete plasticity in response to parental stress. Functional Ecology, 28(3), 724–733. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12195>
- Jobling, M., Johnsen, H. K., Pettersen, G. W. & Henderson, R. J. (1995). Effect of temperature on reproductive development in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). Journal of Thermal Biology, 20(1–2), 157–165.

- Jones, G. P. (1981). Spawning-site choice by female *Pseudolabrus celidotus* (Pisces: Labridae) and its influence on the mating system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8(2), 129–142. <https://doi.org/10.1007/BF00300825>
- Kjesbu, O. S., Krivit, H., Sundby, S., & Solemdal, P. (1992). Buoyancy variations in eggs of cod in relation to chorion thickness and egg size theory and observations. *Journal of Fish Biology*, 41, 581–599.
- Kjesbu, O. S., Solemdal, P., Bratland, P., & Fonn, M. (1996). Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(3), 610–620. <https://doi.org/10.1139/cjfas-53-3-610>
- Kjesbu, O. S., Witthames, P. R., Solemdal, P., & Walker, M. G. (1990). Ovulatory Rhythm and a Method to Determine the Stage of Spawning in Atlantic Cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(6), 1185–1193. <https://doi.org/10.1139/f90-138>
- Knutsen, G. M. & Tilseth, S. (1985). Growth, Development, and Feeding Success of Atlantic Cod Larvae *Gadus morhua* Related to Egg Size. *Transactions of the American Fisheries Society*, 114, 507–511. [https://afspubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1577/1548-8659\(1985\)114%3C507:GDAFSO%3E2.0.CO;2](https://afspubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1577/1548-8659(1985)114%3C507:GDAFSO%3E2.0.CO;2)
- Kokita, T. (2004). Latitudinal compensation in female reproductive rate of a geographically widespread reef fish. *Environmental Biology of Fishes*, 71(3), 213–224. <https://doi.org/10.1007/s10641-003-0304-z>
- Korta, M., Domínguez-Petit, R., Murua, H. & Saborido-Rey, F. (2010). Regional variability in reproductive traits of European hake *Merluccius merluccius* L. populations. *Fisheries Research*, 104(1–3), 64–72. <https://doi.org/doi:10.1016/j.fishres.2009.03.007>
- Koslow, J. A., Bell, J., Virtue, P. & Smith, D. C. (1995). Fecundity and its variability in orange roughy: effects of population density, condition, egg size, and senescence. *Journal of Fish Biology*, 47(6), 1063–1080. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb06030.x>
- Kuris, A. M. (1991). A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. In F. R. Schram (Ed.), *Crustacean Issues: Crustacean Egg Production*. Rotterdam: Balkema. Vol. 7: 117–141.
- Lahnsteiner, F. & Kletzl, M. (2012). The effect of Water Temperature on Gamete Maturation and Gamete Quality in the European Grayling (*Thymalus thymallus*) Based on Experimental Data and on Data from Wild Populations. *Fish Physiology and Biochemistry*, 38(2), 455–467. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9526-8>
- Lambert, T. C. (1987). Duration and intensity of spawning in herring *Clupea harengus* as related to the age structure of the mature population. *Marine Ecology Progress Series*, 39, 209–220. <https://doi.org/10.3354/meps039209>
- Lambert, T. C. (1990). The effect of population structure on recruitment in herring. *ICES Journal of Marine Science*, 47(2), 249–255. <https://doi.org/10.1093/icesjms/47.2.249>
- Lambert, Y. & Dutil, J. D. (2000). Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(4), 815–825. <https://doi.org/10.1139/f00-022>
- Lasker, R. (1981). The role of a stable ocean in larval fish survival and subsequent recruitment. In R. Lasker (Ed.), *Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fisheries* (pp. 79–87). Seattle: Washington Sea Grant Program.
- Last, P. R., White, W. T., Gledhill, D. C., Hobday, A. J., Brown, R., Edgar, G. J. & Pecl, G. (2011). Long-term shifts in abundance and distribution of a temperate fish fauna: a response to climate change and fishing practices. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 58–72. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00575.x>
- Lawson, J. W., Magalhães, A. M. & Miller, E. H. (1998). Important prey species of marine vertebrate predators in the northwest Atlantic: Proximate composition and energy density. *Marine Ecology Progress Series*, 164, 13–20. <https://doi.org/10.3354/meps164013>

- Leal, E. M., Castro, L. R. & Claramunt, G. (2009). Variabilidad en el tamaño de ovocitos y fecundidad parcial de anchoveta (*Engraulis ringens*). *Scientia Marina*, 73(1), 59–66. <https://doi.org/10.3989/scimar.2009.73n1059>
- Leggett, W. C. & DeBlois, E. (1994). Recruitment in marine fishes: Is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Netherlands Journal of Sea Research*, 32(2), 119–134. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(94\)90036-1](https://doi.org/10.1016/0077-7579(94)90036-1)
- Lehto, W. R. & Tinghitella, R. M. (2020). Predator induced maternal and paternal effects independently alter sexual selection. *Evolution*, 74(2), 404–418. <https://doi.org/10.1111/evo.13906>
- Leiva, F., Hormazabal, S. & Valencia, L. (2018). Estrategia reproductiva de anchoveta (*Engraulis ringens*) en la zona norte de Chile en términos de almacenamiento y uso de energía. SB2018. In IV Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 76). Iquique.
- Leonarduzzi, E., Pájaro, M. & Macchi, G. J. (2015). Variación temporal de la fecundidad y frecuencia reproductiva en la población bonaerense de anchoíta argentina *Engraulis anchoíta*. SB2015. In III Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 237). Porto de Galinhas.
- Leonarduzzi, E. (2018). Bioenergética y condición nutricional de la merluza común, *Merluccius hubbsi*, del efectivo patagónico y sus implicancias en el potencial reproductivo de la especie. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata. Mar del Plata, Argentina. 197 pp.
- Levitán, D. R., Sewell, M. A. & Chia, F. S. (1992). How Distribution and Abundance Influence Fertilization Success in the Sea Urchin *Strongylocentrotus Franciscanus*. *Ecology*, 73(1), 248–254. <https://doi.org/10.2307/1938736>
- Ljungström, G., Francis, T. B., Mangel, M. & Jørgensen, C. (2019). Parent-offspring conflict over reproductive timing: ecological dynamics far away and at other times may explain spawning variability in Pacific herring. *ICES Journal of Marine Science*, 76(2), 559–572. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy106>
- Llanos-Rivera, A. & Castro, L. R. (2004). Latitudinal and seasonal egg-size variation of the anchoveta (*Engraulis ringens*) off the Chilean coast - Aquatic Commons. *Fishery Bulletin*, 102(1), 207–212. Retrieved from <http://aquaticcommons.org/15042/>
- Lloret, J. (2002). Effects of large-scale habitat variability on condition of demersal exploited fish in the north-western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 59(6), 1215–1227. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1294>
- Lloret, J., Shulman, G. & Love, R. M. (2013). Condition and Health Indicators of Exploited Marine Fishes. Condition and Health Indicators of Exploited Marine Fishes. Oxford: John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9781118752777>
- Lombardi-Carlson, L. A., Cortés, E., Parsons, G. R. & Manire, C. A. (2003). Latitudinal variation in life-history traits of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo*, (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) from the eastern Gulf of Mexico. *Marine and Freshwater Research*, 54(7), 875–883. <https://doi.org/10.1071/MF03023>
- López-Galindo, L., Galindo-Sánchez, C., Olivares, A., Avila-Poveda, O. H., Díaz, F., Juárez, O.E., Lafarga, F., Pantoja-Pérez, J., Caamal-Monsreal, C. & Rosas, C. (2019). Reproductive performance of *Octopus maya* males conditioned by thermal stress. *Ecological Indicators*, 96, 437–447. <https://doi.org/10.1016/j.ecoind.2018.09.036>
- López, S., Militelli, M. I. & Riestra, C. (2015). Actividad reproductiva del mero (*Acanthistius patachonicus*) en aguas costeras del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). SB2015. In Actas del III Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 400). Porto de Galinhas.
- López, S., Militelli, M. I. & Macchi, G. J. (2018). Actividad reproductiva del salmón de mar (*Pseudoperca semifasciata*) en aguas costeras del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). SB2018. In Actas del IV Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 76). Iquique.

- Lowerre-Barbieri, S. K., DeCelles, G., Pepin, P., Catalán, I. A., Muhling, B., Erisman, Cadrin, S.X., Alós, J., Ospina-Alvarez, A., Stachura, M.M., Tringali, M.D., Burnsed, S.W. & Paris, C. B. (2017). Reproductive resilience: a paradigm shift in understanding spawner-recruit systems in exploited marine fish. *Fish and Fisheries*, 18(2), 285–312. <https://doi.org/10.1111/faf.12180>
- Lowerre-Barbieri, S. K., Ganias, K., Saborido-Rey, F., Murua, H. & Hunter, J. R. (2011). Reproductive Timing in Marine Fishes: Variability, Temporal Scales, and Methods. *Marine and Coastal Fisheries*, 3(1), 71–91. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.556932>
- Lowerre-Barbieri, S. K., Henderson, N., Llopiz, J., Walters, S., Bickford, J. & Muller, R. (2009). Defining a spawning population (spotted seatrout *Cynoscion nebulosus*) over temporal, spatial, and demographic scales. *Marine Ecology Progress Series*, 394, 231–245. <https://doi.org/10.3354/meps08262>
- Lyons, K. & Adams, D. H. (2015). Maternal offloading of organochlorine contaminants in the yolk-sac placental scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*). *Ecotoxicology*, 24(3), 553–562. <https://doi.org/10.1007/s10646-014-1403-7>
- Ma, Y., Kjesbu, O. S. & Jorgensen, T. (1998). Effects of ration on the maturation and fecundity in captive Atlantic herring (*Clupea harengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(4), 900–908. <https://doi.org/10.1139/f97-305>
- Macchi, G. J. 2009. Fecundidad parcial y talla de primera maduración del stock bonaerense de merluza común, *Merluccius hubbsi*, en aguas de la Zona Común de Pesca Argentino-Uruguaya. SB 2009. In F. Saborido-Rey, G. J. Macchi & H. Murua (Eds.), *Actas del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías* (p. 400). Vigo, Spain: DigitalCSIC.
- Macchi, G. J., Pájaro, M. & Ehrlich, M. (2004). Seasonal egg production pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fisheries Research*, 67(1), 25–38. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2003.08.006>
- Macchi, G. J., Martos, P., Reta, R. & Dato, C. (2010). Offshore spawning of the Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) Patagonian stock. *Pan. Am. J. Aquat. Sci.*, 1917(1033), 22–35. Retrieved from [http://www.panamjas.org/pdf\\_artigos/PANAMJAS\\_5\(1\)\\_22-35.pdf](http://www.panamjas.org/pdf_artigos/PANAMJAS_5(1)_22-35.pdf)
- Macchi, G. J., Diaz, M. V., Leonarduzzi, E., Ehrlich, M., Machinandarena, L., Cadaveira, M. & Militelli, M. I. (2021). Temperature, maternal effects and density-dependent processes during early life stages of Argentine hake as relevant recruitment drivers. *Fisheries Research*, 238, 105898. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.105898>
- Macchi, G. J., Rodrigues, K., Leonarduzzi, E. & Diaz, M. V. (2018). Is the spawning frequency of Argentine hake, *Merluccius hubbsi*, affected by maternal attributes or physical variables? *Fisheries Research*, 204, 147–155. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.02.011>
- Macchi, G. J., Pájaro, M. & Madirolas, A. (2005). Can a change in the spawning pattern of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) affect its recruitment? *Fishery Bulletin*, 103, 445–452.
- Marshall, C. T. (2016). Implementing Information on Stock Reproductive Potential in Fisheries Management: The Motivation, Challenges and Opportunities. In Tore Jakobsen, M. J. Fogarty, B. A. Megrey & E. Moksness (Eds.), *Fish Reproductive Biology: Implications for Assessment and Management* (pp. 438–464). Chichester: John Wiley & Sons.
- Marshall, C. T., Kjesbu, O. S., Yaragina, N. A, Solemdal, P. & Ulltang, Ø. (1998). Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(7), 1766–1783. <https://doi.org/10.1139/f98-062>
- Marshall, D. J., Heppell, S. S., Munch, S. B. & Warner, R. R. (2010). The relationship between maternal phenotype and offspring quality: Do older mothers really produce the best offspring? *Ecology*, 91(10), 2862–2873. <https://doi.org/10.1890/09-0156.1>
- Marteinsdottir, G. & Steinarsson, A. (1998). Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *Journal of Fish Biology*, 52(6), 1241–1258. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00969.x>

- Marteinsdottir, G., & Thorarinnsson, K. (1998). Improving the stock-recruitment relationship in Icelandic cod (*Gadus morhua*) by including age diversity of spawners. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(6), 1372-1377. <https://doi.org/10.1139/f98-035>
- Marteinsdottir, G., Gudmundsdottir, A., Thorsteinnsson, V. & Stefansson, G. (2000). Spatial variation in abundance, size composition and viable egg production of spawning cod (*Gadus morhua* L.) in Icelandic waters. *ICES Journal of Marine Science*, 57(4), 824-830. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0568>
- Martins, M. F., Costa, P. G. & Bianchini, A. (2021). Maternal transfer of polycyclic aromatic hydrocarbons in an endangered elasmobranch, the Brazilian guitarfish. *Chemosphere*, 263, 128275. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128275>
- McCormick, M. I. (2006). Mothers matter: Crowding leads to stressed mothers and smaller offspring in marine fish. *Ecology*, 87(5), 1104-1109. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1104:MMCLTS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1104:MMCLTS]2.0.CO;2)
- McCormick, M. I. & Hoey, A. S. (2004). Larval growth history determines juvenile growth and survival in a tropical marine fish. *Oikos*, 106(2), 225-242. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13131.x>
- Mertz, G. & Myers, R. A. (1994). Match/mismatch predictions of spawning duration versus recruitment variability. *Fisheries Oceanography*, 3(4), 236-245. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.1994.tb00101.x>
- Militelli, M. I., Firpo, C., Mauna, A. C., Rodrigues, K. A. & Macchi, G. J. (2020). Reproductive potential of southern king crab (*Lithodes santolla*) in South Patagonian Sector (south 48°S), a new fishery area. *Fisheries Research*, 229, 105595. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105595>
- Militelli, M. I., Firpo, C., Rodrigues, K. A. & Macchi, G. J. (2019). Egg production and validation of clutch fullness indices scale of southern king crab, *Lithodes santolla*, in the Central Patagonian Sector, Argentina (44°-48°S). *Fisheries Research*, 211, 40-45. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.10.028>
- Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A. & Marschall, E. A. (1988). Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45(9), 1657-1670. <https://doi.org/10.1139/f88-197>
- Miranda, L. A., Chalde, T., Elisio, M. & Strüssmann, C. A. (2013). Effects of global warming on fish reproductive endocrine axis, with special emphasis in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *General and Comparative Endocrinology*. Academic Press Inc. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.02.034>
- Mousseau, T. A. & Fox, C. W. (1998, October 1). The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution*. Elsevier Current Trends. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01472-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01472-4)
- Nikolskii, G. V. (1962). On some adaptations to the regulation of population density in fish species with different types of stock structure. In E. Le Cren & M. Holdgate (Eds.), *The Exploitation of Natural Animal Populations* (pp. 265-282). Oxford: Blackwell.
- Nissling, A., Larsson, R., Vallin, L. & Frohnlund, K. (1998). Assessment of egg and larval viability in cod, *Gadus morhua*: Methods and results from an experimental study. *Fisheries Research*, 38(2), 169-186. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00121-0](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00121-0)
- Olney, J. E. & McBride, R. S. (2003). Intraspecific variation in batch fecundity of American shad: Revisiting the paradigm of reciprocal latitudinal trends in reproductive traits. *American Fisheries Society Symposium*, 2003(35), 185-192.
- Pájaro, M., Leonarduzzi, E., Hansen, J. E. & Macchi, G. J. (2011). Análisis del potencial reproductivo de dos poblaciones de *Engraulis anchoita* en el Mar Argentino. *Ciencias Marinas*, 37(4 B), 603-618. <https://doi.org/10.7773/cm.v37i4B.1771>
- Pankhurst, N. W. & Munday, P. L. (2011). Effects of climate change on fish reproduction and early life history stages. *Marine and Freshwater Research*, 62(9), 1015-1026. <https://doi.org/10.1071/MF10269>
- Paris, C. B., Cowen, R. K., Claro, R., & Lindeman, K. C. (2005). Larval transport pathways from Cuban snapper (*Lutjanidae*) spawning aggregations based on biophysical modeling. *Marine Ecology Progress Series*, 296, 93-106. <https://doi.org/10.3354/meps296093>

- Parsons, G. R. (1993). Geographic variation in reproduction between two populations of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo* (pp. 25–35). Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3450-9\\_3](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3450-9_3)
- Pedersen, T. (1984). Variation in peak spawning of Arcto Norwegian cod (*Gadus morhua* L.) during the time period 1929-1982 based on indices estimated from fishery statistics. In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (Editors), The Propagation of Cod *Gadus morhua*. FIGdevigen rapportser., 1, 1984: 301-316.
- Pennington, J. T. (1985). The ecology of fertilization of echinoid eggs: the consequences of sperm dilution, adult aggregation, and synchronous spawning. *Biological Bulletin*, 169(2), 417–430. <https://doi.org/10.2307/1541492>
- Perea, A., Buitrón, B. & C.P., E. (2009). Dinámica del factor de condición y contenido graso de anchoveta peruana relacionado con el índice gonadosomático, 1961 al 2009. SB2009. In F. Saborido-Rey, G. J. Macchi & H. Murua (Eds.), *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías* (p. 400). Vigo. Spain: DigitalCSIC.
- Perea, A., Buitrón, B., Roque, C., Mori, J. & Sánchez, J. (2012). Dinámica del factor de condición y contenido graso de anchoveta peruana relacionado con el índice gonadosomático, 1961 al 2009. SB2012. In G. J. Macchi, F. Saborido-Rey, H. Murua, P. de Tarso Chavez, A. Perea & G. Claramunt (Eds.), *II Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías* (p. 27). Mar del Plata: INIDEP.
- Pérez-Rodríguez, A., Morgan, J., Koen-Alonso, M. & Saborido-Rey, F. (2013). Disentangling genetic change from phenotypic response in reproductive parameters of Flemish Cap cod *Gadus morhua*. *Fisheries Research*, 138, 62–70. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.09.004>
- Perry, A. L. (2005). Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science*, 308(5730), 1912–1915. <https://doi.org/10.1126/science.1111322>
- Petitgas, P., Reid, D., Planque, B., Nogueira, E., O’Hea, B. & Cotano, U. (2006). The entrainment hypothesis: an explanation for the persistence and innovation in spawning migrations and life cycle spatial patterns.
- Pianka, E. R. (1970). On r- and K-Selection. *The American Naturalist*, 104(940), 592–597. <https://doi.org/10.1086/282697>
- Pitcher, T. J. & Hart, P. J. (1982). *Fisheries Ecology*. London: Croom Helm Ud.
- Pitman, R. (1979). Effects of Female Age and Egg Size on Growth and Mortality in Rainbow Trout. *The Progressive Fish Culturist*, 41(4), 202–204. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1979\)41](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1979)41)
- Pontones, J., Van der Molen, S., Scavarda, A., Crespi-Abril, A. C. & Ortiz, N. (2018). Estacionalidad del desove y fecundidad de *Octopus tewelchus* en áreas de pesca localizadas en el extremo sur de su distribución. SB2018. In *Actas del IV Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías* (p. 76). Iquique.
- Pörtner, H. O. (2002). Environmental and functional limits to muscular exercise and body size in marine invertebrate athletes. In *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology* (Vol. 133, pp. 303–321). Elsevier Inc. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00162-9](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00162-9)
- Potts, G. & Wootton, R. (1989). *Fish reproduction: Strategies and tactics* (Third). London: Academic Press Limited.
- Present, T. M. C. & Conover, D. O. (1992). Physiological Basis of Latitudinal Growth Differences in *Menidia menidia*: Variation in Consumption or Efficiency? *Functional Ecology*, 6, 23–31. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/2389767?seq=1>
- Quesada, C. G. (2018). Dinámica energética reproductiva en el gatuzo (*Mustelus schmitti*). Implicancias sobre la variación anual en el rendimiento de carne. Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Rando, O. J. (2012). Daddy issues: Paternal effects on phenotype. *Cell*. Cell Press. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2012.10.020>

- Räsänen, K. & Kruuk, L. E. B. (2007). Maternal effects and evolution at ecological time-scales. *Functional Ecology*, 21(3), 408–421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01246.x>
- Rätz, H. J. & Lloret, J. (2003). Variation in fish condition between Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks, the effect on their productivity and management implications. *Fisheries Research*, 60(2–3), 369–380. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(02\)00132-7](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(02)00132-7)
- Reznick, D. (1981). “Grandfather Effects”: The Genetics of Interpopulation Differences in Offspring Size in the Mosquito Fish. *Evolution*, 35(5), 941. <https://doi.org/10.2307/2407865>
- Reznick, D., Callahan, H. & Llauredo, R. (1996). Maternal Effects on Offspring Quality in Poeciliid Fishes. *American Zoologist*, 36(2), 147–156. <https://doi.org/10.1093/icb/36.2.147>
- Rideout, R. M., Morgan, M. J. & Lilly, G. R. (2006). Variation in the frequency of skipped spawning in Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland and Labrador. *ICES Journal of Marine Science*, 63(6), 1101–1110. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.04.014>
- Rideout, R. M., Rose, G. A. & Burton, M. P. M. (2005). Skipped spawning in female iteroparous fishes. *Fish and Fisheries*, 6(1), 50–72. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2005.00174.x>
- Rideout, R.M. & Rose, G. A., (2006). Suppression of reproduction in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Marine Ecology Progress Series*, 320, 267–277. <https://doi.org/10.3354/meps320267>
- Rideout, R. M., Trippel, E. & Litvak, M. (2004). Relationship between sperm density, spermatocrit, sperm motility and spawning date in wild and cultured haddock. *Journal of Fish Biology*, 65, 319–332. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00451.x>
- Rijnsdorp, A. D. (1993). Fisheries as a large-scale experiment on life-history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Oecologia*, 96(3), 391–401. <https://doi.org/10.1007/BF00317510>
- Ripley, J. L. & Foran, C. M. (2009). Direct evidence for embryonic uptake of paternally-derived nutrients in two pipefishes (Syngnathidae: Syngnathus spp.). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 179(3), 325–333. <https://doi.org/10.1007/s00360-008-0316-2>
- Rodrigues, K. A. (2009). Parámetros reproductivos y distribución de hembras en desove de *Percophis brasiliensis*, en aguas costeras de la provincia de Buenos Aires, Argentina. SB2009. In F. Saborido-Rey, G. J. Macchi & H. Murua (Eds.), *Actas del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías* (p. 400). Vigo, Spain: DigitalCSIC.
- Rodrigues, K. A., Leonarduzzi, E., Macchi, G. J. & Militelli, M. I. (2018). Maternal condition, fecundity and oocyte quality of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) from the Northern stock. *Fisheries Research*, 197, 105–112. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.09.005>
- Rodrigues, K. A. & Macchi, G.J. (2010). Spawning and reproductive potential of the Northern stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fisheries Research*, 106(3), 560–566. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.09.011>
- Rodrigues, K. A., Macchi, G. J. & Militelli, M. I. (2015). Comparative study of spawning pattern and reproductive potential of the Northern and Southern stocks of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Journal of Sea Research*, 102, 22–32. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.04.002>
- Rodríguez, C., Norbis, W. & Vizziano, D. (2018). Efectos de los cambios ambientales en la estrategia reproductiva de la lacha (*Brevoortia aurea*) en una laguna costera de Uruguay. SB2018. In IV Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 76). Iquique.
- Roque, C., Perea, A., Mori, J., Espinoza, C., Buitron, B. & Sánchez, J. (2009). Relación entre los ciclos estacionales de contenido graso y parámetros reproductivos de anchoveta peruana *Engraulis ringens*. SB2009. In F. Saborido-Rey, G. J. Macchi, H. Murua, A. Perea, R. Domínguez-Petit, P. de Tarso Chavez & A. Gonzalez-Garces (Eds.), *Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías* (pp. 282–284). Vigo: DigitalCSIC. Retrieved from <http://hdl.handle.net/10261/39081>

- Saadettin, G., Dincer, B., Alemdag, N., Colak, A. & Tufekci, M. (1998). Proximate composition and selected mineral content of commercially important fish species from the black sea - Güner - 1998 - Journal of the Science of Food and Agriculture - Wiley Online Library. Journal of the Science of Food and Agriculture, 78, 337–342. Retrieved from [https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/\(SICI\)1097-0010\(199811\)78:3%3C337::AID-JSFA122%3E3.0.CO;2-A](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/(SICI)1097-0010(199811)78:3%3C337::AID-JSFA122%3E3.0.CO;2-A)
- Saborido-Rey, F. (2016). Fish Reproduction. In J. Cochran, H. Bokuniewicz & P. Yager (Eds.), Encyclopedia of ocean sciences (3rd ed., pp. 232–245). Cambridge: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.09708-6>
- 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. Northw. Atl. Fish. Sci, 25, 83–90. Retrieved from [http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Spawning+Biomass+Variation+in+Atlantic+Cod+\(+Gadus+morhua+\)+in+Flemish+Cap+in+Relation+to+Changes+in+Growth+and+Maturation#0](http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Spawning+Biomass+Variation+in+Atlantic+Cod+(+Gadus+morhua+)+in+Flemish+Cap+in+Relation+to+Changes+in+Growth+and+Maturation#0)
- Saborido-Rey, F., Murua, H. & Macchi, G. J. (2011). I Simposio iberoamericano de ecología reproductiva, reclutamiento y pesquerías. Ciencias Marinas, 37(4 B). <https://doi.org/10.261/39081>
- Schade, F. M., Clemmesen, C. & Mathias Wegner, K. (2014). Within- and transgenerational effects of ocean acidification on life history of marine three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). Marine Biology, 161(7), 1667–1676. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2450-6>
- Schwingel, P. R., Petermann, A. & Schroeder, R. (2015). Diagnóstico das espécies não-alvo capturadas na pesca de cerco da sardinha-verdadeira *Sardinella brasiliensis* no sudeste-sul brasileiro. SB2015. In III Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 237). Porto de Galinhas.
- Searcy, S. P. & Sponaugle, S. U. (2001). Selective mortality during the larval-juvenile transition in two coral reef fishes. Ecology, 82(9), 2452–2470. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2452:SMDTLJ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2452:SMDTLJ]2.0.CO;2)
- Serrat, A., Saborido-Rey, F., Garcia-Fernandez, C., Lloret, J., Thorsen, A., Muñoz, M. & Kjesbu, O. S. (2018). Dinámicas temporales del desarrollo ovocitario temprano y señales ambientales conexas en la merluza europea (*Merluccius merluccius*). SB2018. In IV Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías (p. 76). Iquique.
- Shama, L. N. S., Strobel, A., Mark, F. C. & Wegner, K. M. (2014). Transgenerational plasticity in marine sticklebacks: Maternal effects mediate impacts of a warming ocean. Functional Ecology, 28(6), 1482–1493. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12280>
- Shaw, S. L., Sass, G. G. & VanDeHey, J. A. (2018). Maternal effects better predict walleye recruitment in Escanaba Lake, Wisconsin, 1957–2015: Implications for regulations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 75(12), 2320–2331. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0318>
- Sibly, R. M. & Atkinson, D. (1994). How Rearing Temperature Affects Optimal Adult Size in Ectotherms. Functional Ecology, 8(4), 486. <https://doi.org/10.2307/2390073>
- Siddique, M. A. M., Linhart, O., Krejszeff, S., arski, D., Pitcher, T. E., Politis, S. N. & Butts, I. A. E. (2017). Paternal identity impacts embryonic development for two species of freshwater fish. General and Comparative Endocrinology, 245, 30–35. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2016.07.004>
- Solemdal, P. (1997). Maternal effects—a link between the past and the future. Journal of Sea Research, 37, 213–227. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1385110197000294>
- Solemdal, P., Kjesbu, O. S. & Fonn, M. (1995). Egg mortality in recruit- and repeat-spawning cod- an experimental study. ICES CM 1995/G:35.
- Stein, L. R. & Bell, A. M. (2014). Paternal programming in sticklebacks. Animal Behaviour, 95, 165–171. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.07.010>

- Taniuchi, T., Tachikawa, H. & Shimizu, M. (1993). Geographical variations in reproductive parameters of shortspine spurdog (*Squalus mitsukurii*) in the north Pacific. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59, 45–51. Retrieved from <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=JP9506253>
- Thomas, P., Rahman, M. S., Picha, M. E. & Tan, W. (2015). Impaired gamete production and viability in Atlantic croaker collected throughout the 20,000 km<sup>2</sup> hypoxic region in the northern Gulf of Mexico. *Marine Pollution Bulletin*, 101(1), 182–192. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.11.001>
- Tillotson, M. D., Barnett, H. K., Bhuthimethee, M., Koehler, M. E. & Quinn, T. P. (2019). Artificial selection on reproductive timing in hatchery salmon drives a phenological shift and potential maladaptation to climate change. *Evolutionary Applications*, 12(7), 1344–1359. <https://doi.org/10.1111/eva.12730>
- Trippel, E.A. (1999). Estimation of stock reproductive potential: history and challenges for Canadian Atlantic gadoid stock assessments. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 25(1), 61–81. Retrieved from <http://journal.nafo.int/j25/trippel.pdf>
- Trippel, E.A. (2003). Estimation of male reproductive success of marine fishes. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 33, 81–113. Retrieved from [http://journal.nafo.int/J33/trippel.pdf?origin=publication\\_detail](http://journal.nafo.int/J33/trippel.pdf?origin=publication_detail)
- Trippel, E.A. (1995). Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *BioScience*, 45(11), 759–771. <https://doi.org/10.2307/1312628>
- Trippel, E.A., Kraus, G. & Köster, F. (2005). Maternal and paternal influences on early life history traits and processes of Baltic cod *Gadus morhua*. *Marine Ecology Progress Series*, 303, 259–267. <https://doi.org/10.3354/meps303259>
- Trippel, E.A. (1998). Egg Size and Viability and Seasonal Offspring Production of Young Atlantic Cod. *Transactions of the American Fisheries Society*, 127(3), 339–359. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1998\)127<0339:esavas>2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1998)127<0339:esavas>2.0.co;2)
- Trippel, E.A., Kjesbu, O. S. & Solemdal, P. (1997). Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In *Early Life History and Recruitment in Fish Populations* (pp. 31–62). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-1439-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-009-1439-1_2)
- Trippel, E.A. & Neil, S. R. (2005). Maternal and seasonal differences in egg sizes and spawning activity of northwest Atlantic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in relation to body size and condition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(11), 2097–2110. <https://doi.org/10.1139/f04-125>
- Tveiten, H. (2008). Temperature influence on reproductive development and gamete quality in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Cybiurn*, 32, 195.
- Tveiten, H. & Johnsen, H. K. (2001). Thermal influences on temporal changes in plasma testosterone and oestradiol-17beta concentrations during gonadal recrudescence in female common wolffish. *Journal of Fish Biology*, 59(1), 175–178. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02348.x>
- Vallin, L. & Nissling, A. (2000). Maternal effects on egg size and egg buoyancy of Baltic cod, *Gadus morhua*. *Fisheries Research*, 49(1), 21–37. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(00\)00194-6](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00194-6)
- Venturelli, P. A., Shuter, B. J. & Murphy, C. A. (2009). Evidence for harvest-induced maternal influences on the reproductive rates of fish populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1658), 919–924. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1507>
- Vergara, A. R. & Saborido-Rey, F. (2009). Estrategias parentales en la gallineta, *Sebastes mentella* Travin 1951. SB2009. In F. Saborido-Rey, G. J. Macchi & H. Murua (Eds.), *Actas del I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías* (p. 400). Vigo. Spain: DigitalCSIC.
- von Siebenthal, B. A., Jacob, A. & Wedekind, C. (2009). Tolerance of whitefish embryos to *Pseudomonas fluorescens* linked to genetic and maternal effects, and reduced by previous exposure. *Fish and Shellfish Immunology*, 26(3), 531–535. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2009.02.008>

- Wang, S. Y., Lau, K., Lai, K. P., Zhang, J. W., Tse, A. C. K., Li, J.W., Tong, Y., Chan, T.F., Wong, C.K., Chiu, J.M., Au, D.W., Wong, A.S., Kong, R.Y. & Wu, R.S. (2016). Hypoxia causes transgenerational impairments in reproduction of fish. *Nature Communications*, 7(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms12114>
- Wear, R. G. (1974). Incubation in british decapod crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 54(3), 745–762. <https://doi.org/10.1017/S0025315400022918>
- Wilson, D. & Meekan, M. (2002). Growth-related advantages for survival to the point of replenishment in the coral reef fish *Stegastes partitus* (Pomacentridae). *Marine Ecology Progress Series*, 231, 247–260. <https://doi.org/10.3354/meps231247>
- Wirtz-Oca a, S., Schütz, D., Pachler, G. & Taborsky, M. (2013). Paternal inheritance of growth in fish pursuing alternative reproductive tactics. *Ecology and Evolution*, 3(6), 1614–1625. <https://doi.org/10.1002/ece3.570>
- Wright, P. J. & Trippel, E. A. (2009). Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: Consequences for reproductive success. *Fish and Fisheries*, 10(3), 283–304. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00322.x>
- Yamaguchi, A., Taniuchi, T. & Shimizu, M. (2000). Geographic variations in reproductive parameters of the starspotted dogfish, *Mustelus manazo*, from five localities in Japan and in Taiwan. *Environmental Biology of Fishes*, 57(2), 221–233. <https://doi.org/10.1023/A:1007558324902>.



**ECOLOGÍA REPRODUCTIVA Y PESQUERÍAS  
EN EL CONTEXTO IBEROAMERICANO**



