

Capítulo 1



Introducción

SABORIDO-REY, Fran¹ & MACCHI, Gustavo J.^{2,3}

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.es¹; gmacchi@inidep.edu.ar^{2,3}

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).

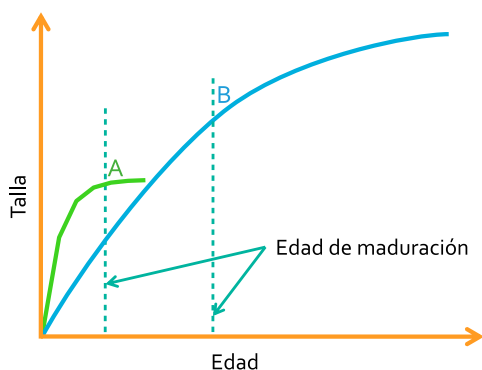


Figura 1.1. Mecanismos de compensación (trade-off) entre crecimiento y maduración

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.

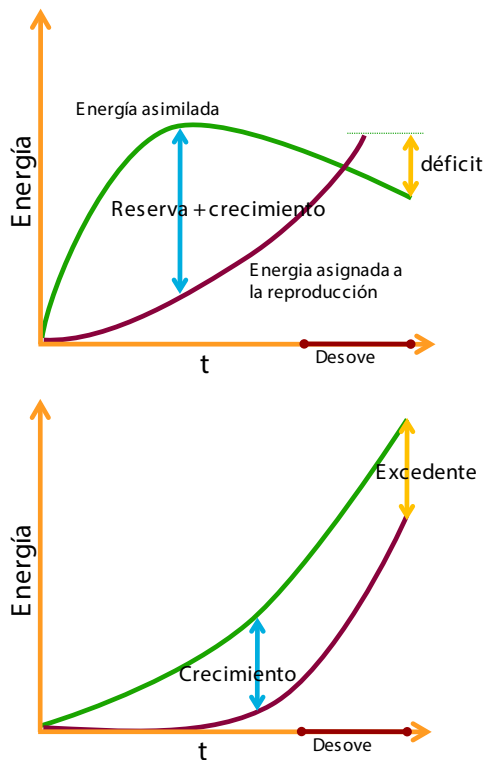


Figura 1.2. Dinámica temporal entre la energía asimilada y la energía asignada a la reproducción, y en función de la época de desove. Se muestran aquí solo dos tipos de compensación para ilustrar el mecanismo (ver Figura 1.4 para el resto de modalidades)

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).

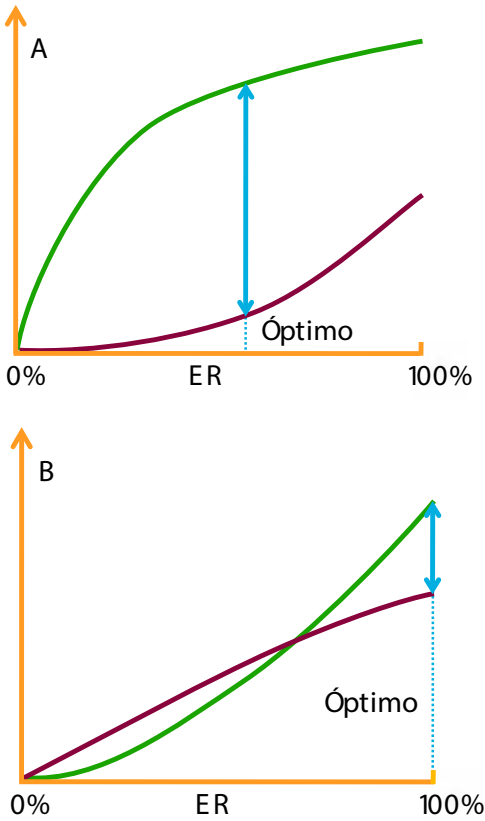


Figura 1.3. Optimización del esfuerzo reproductivo (ER), en función de la energía invertida en reproducción (rojo) y el beneficio de dicha inversión en términos de supervivencia de la prole hasta alcanzar la madurez sexual (verde). A: especie iterópara. B: especie semélpara

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.

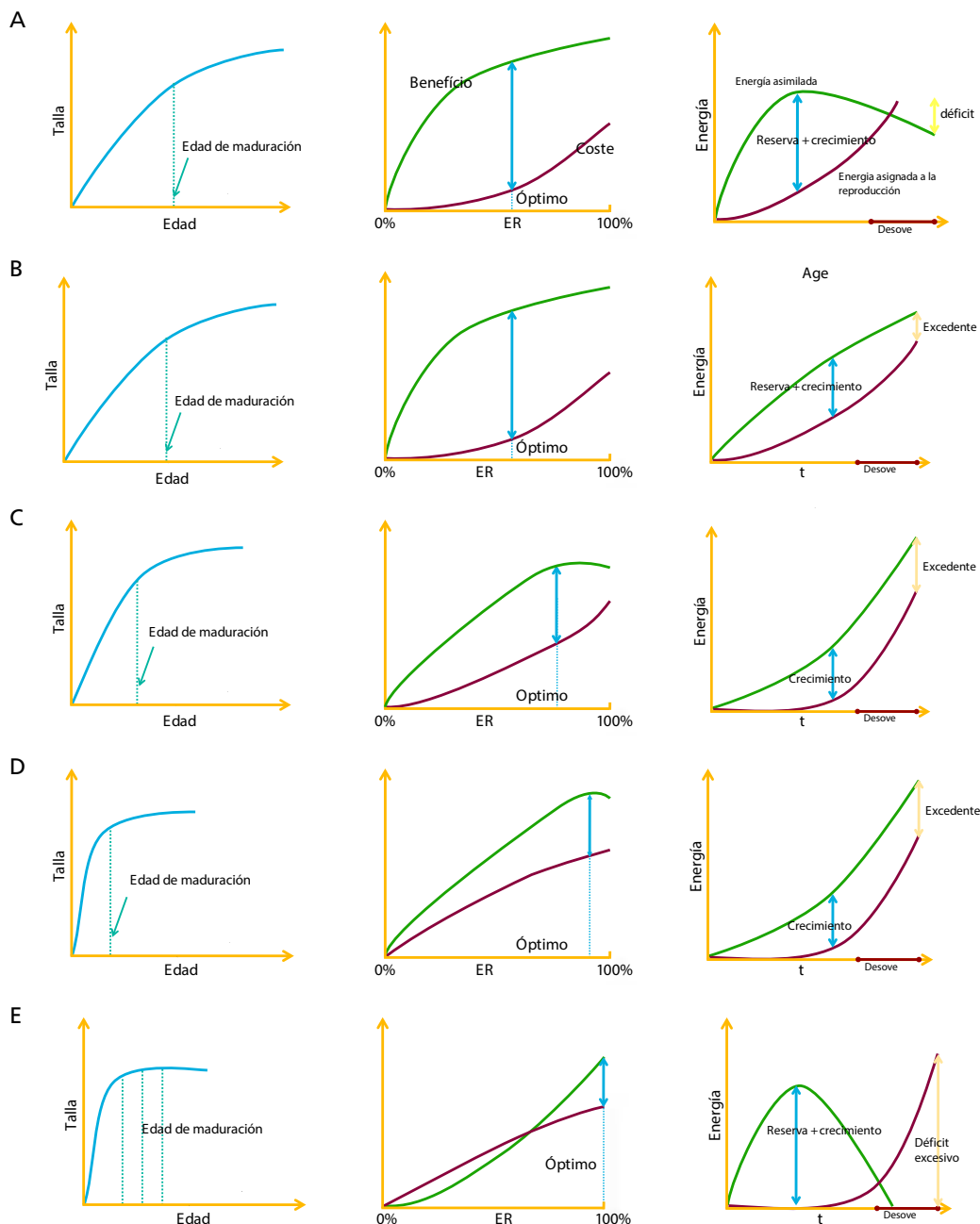


Figura 1.4. Resumen de las cinco estrategias propuestas (A-E) relacionando el uso de la energía y las normas de asignación energética entre crecimiento y reproducción. A. Esquema temporal de la edad de maduración respecto a la trayectoria de crecimiento. B. Valor reproductivo en términos de beneficio 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 multíparas 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. *Quarterly 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. Ganius; 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.
- 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>