

IDENTIFICACIÓN DE LAS VARIABLES QUE AFECTAN A LA FRACCIÓN
DESOVANTE DE LA POBLACIÓN BONAERENSE DE ANCHOÍTA (*Engraulis
anchoita*) MEDIANTE EL USO DE MODELOS LINEALES GENERALIZADOS*

por

EZEQUIEL LEONARDUZZI¹, EMILIANO DI MARCO y MARCELO PÁJARO

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP),
Paseo Victoria Ocampo N° 1, Escollera Norte, B7602HSA - Mar del Plata, Argentina

¹correo electrónico: eleonard@inidep.edu.ar

SUMMARY

Identification of the variables that affect the spawning fraction of Argentine anchovy (*Engraulis anchoita*) Northern stock using generalized linear models. The daily spawning females fraction (S) of Argentine anchovy (*Engraulis anchoita*) in relation to the year, length, proportion of females, temperature and salinity variables was studied using generalized linear models. Samples were collected during eleven research surveys carried out in the main spawning seasons and areas during 1993-2008. The aim of this work was to identify the factors that affect the spawning activity. No temporary differences were observed and an S 0.12 average value was estimated. The poor explanatory percentage of the models analyzed did not allow to clearly detect the variables that could affect S. Length and temperature were the only variables that related positively, which suggests that Argentine anchovy spawning activity might be related to the population females size composition that would be affected by the environment.

RESUMEN

Se estudió la fracción diaria de hembras desovantes (S) de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) en relación con las variables año, talla, proporción de hembras, temperatura y salinidad utilizando modelos lineales generalizados. Las muestras se obtuvieron durante once campañas de investigación que se realizaron en las principales épocas y áreas de desove entre 1993 y 2008. El objetivo del presente trabajo fue identificar los factores que afectan la actividad de desove. No se observaron diferencias temporales y se estimó un valor medio de S de 0,12. El bajo porcentaje de explicación de los modelos analizados no permitió detectar con claridad las variables que afectan a S. La talla y la temperatura fueron las únicas variables que se relacionaron positivamente, lo que sugiere que la actividad reproductiva de la anchoíta estaría relacionada con la composición de tallas de hembras de la población que se vería afectada por el medio ambiente.

Key words: *Engraulis anchoita*, reproduction, spawning frequency, spawning, pelagic fish, generalized linear models.
Palabras clave: *Engraulis anchoita*, reproducción, frecuencia reproductiva, desove, peces pelágicos, modelos lineales generalizados.

INTRODUCCIÓN

Engraulis anchoita, al igual que otros engráulidos, se caracteriza por ser un desovante múltiple con un sucesivo número de puestas a lo largo de la temporada reproductiva (Christiansen y Cousseau, 1985; Louge y Christiansen, 1992), la cual se extiende en el Mar Argentino entre los 34° S y 48° S (Ciechowski y Sánchez, 1986; Sánchez, 1995) durante un período de 10 a 11 meses. En el sector bonaerense, la puesta se inicia en el mes de septiembre para alcanzar su pico máximo en noviembre (Sánchez, 1995). Durante este período la extensión de la puesta llega a cubrir un área de 265.000 km², la cual corresponde a un cuarto de la plataforma argentina (Sánchez y Ciechowski, 1995). En noviembre la actividad reproductiva se expande hacia el sur involucrando en este caso a la población patagónica. Durante otoño e invierno se han observado hembras en reproducción en la zona bonaerense, lo cual se comprobó por la presencia de huevos en el plancton (Sánchez y Ciechowski, 1995).

Los peces con desoves fraccionados pueden presentar variaciones temporales tanto en la frecuencia del desove como en la fecundidad (Hunter y Leong, 1981; Alheit *et al.*, 1983; Motos, 1996). Generalmente, estas fluctuaciones se producen por variaciones en la disponibilidad de alimento del *stock* desovante, temperatura, tamaño de los huevos, tamaño del *stock* y composición de edades de la población (Hunter y Leong, 1981; Alheit *et al.*, 1983; Parrish *et al.*, 1986; Peterson *et al.*, 1992; Pawson *et al.*, 2000; Slotte *et al.*, 2000). Por esta razón, el análisis de las variaciones en los parámetros reproductivos puede ser una herramienta fundamental para interpretar las posibles fluctuaciones en el reclutamiento (Parrish *et al.*, 1986).

En el caso de la anchoíta, las variables fecundidad y fracción diaria de hembras desovantes (S) se utilizan para la estimación directa e instantánea

de la biomasa de adultos desovantes mediante la aplicación del Método de Producción Diaria de Huevos (MPDH). Una característica importante que se detectó durante la aplicación del MPDH en la anchoíta, fue la baja precisión que presentaron las variables producción diaria de huevos (Po) y S (Pájaro *et al.*, 2009). Esta baja precisión genera una mayor variabilidad de la estimación de la biomasa desovante. Por esta razón, es importante analizar los posibles factores que afectan a las mencionadas variables con el objetivo de minimizar dichas estimaciones.

En este trabajo se realiza un análisis de S mediante la aplicación de modelos lineales generalizados (GLM por sus siglas en inglés: *Generalized Linear Models*), los cuales son una extensión de los modelos lineales clásicos realizada por Nelder y Wedderburn (1972). Estos modelos permiten trabajar con variables de tipo continuas y discretas, pertenecientes a una familia de distribuciones más amplia que la distribución normal (por ejemplo la familia exponencial), sin la necesidad del supuesto de distribución normal, y permitiendo además que la relación entre el valor esperado (media) de la variable y la combinación lineal de los parámetros (parte sistemática del modelo) no sea siempre la identidad, sino cualquier función monótona. En el marco de los GLM podemos ajustar variables de conteo sin perder información con transformaciones matemáticas, evitando la rigidez de los supuestos de los modelos lineales clásicos. Comúnmente, un GLM, se utiliza como herramienta para considerar diversos factores que aportan a la variabilidad de un determinado índice.

En este trabajo se analizan distintas variables que pueden influir sobre S de la anchoíta, en el área bonaerense, mediante la aplicación de un GLM. Los objetivos particulares de este trabajo fueron:

- 1) identificar las variables explicativas y
- 2) analizar la capacidad de predicción del modelo final.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los datos utilizados se registraron durante 11 campañas de investigación, destinadas principalmente a la estimación de la biomasa del *stock* bonaerense (34° S-41° 30' S), mediante el método acústico y el MPDH. Dichas campañas se realizaron durante la primavera, época de mayor intensidad reproductiva, entre 1993 y 2008 (Tabla 1).

Los adultos de anchoíta se colectaron mediante una red de media agua operada durante diferentes horas del día o a la noche. La ubicación de los lances (Figura 1) se determinó a partir de la detección acústica de los cardúmenes cuya identidad convenía confirmar durante la navegación. La proporción de hembras maduras (R) y la talla media de esas hembras se determinó sobre una muestra de 150 ejemplares en cada lance de pesca. Para el estudio de S se colectaron aproximadamente entre 20 y 30 hembras al azar en cada lance de pesca las cuales se fijaron en formol al 10%. Los ovarios se disecaron y procesaron para la obtención de cortes histológicos (5 µm), extra- yéndose una porción de tejido (0,05 g), el cual fue deshidratado e incluido en parafina. Los cortes histológicos se colorearon mediante la técnica estándar de hematoxilina-eosina-floxina. A partir de esos cortes se determinó el estado de maduración de las hembras y la presencia de folículos post-ovulatorios.

Con el fin de estimar S en cada lance, se determinó la edad de los folículos postovulatorios y se estableció la proporción diaria de hembras desovantes, según la metodología propuesta por Hunter y Goldberg (1980) y Hunter y Macewicz (1980). Dado que no se conoce con exactitud la edad de los folículos en *E. anchoita*, S se estimó como el promedio de hembras con folículos post-ovulatorios de 1 y 2 días (FPO 1 y FPO 2 respectivamente) sobre el total de las hembras maduras (García *et al.*, 1992; Pérez *et al.*, 1992; Pájaro *et al.*, 1997). Para ello se tuvo

Tabla 1. Datos básicos correspondientes a las campañas de evaluación de anchoíta durante la época de puesta. S: promedio del número de hembras analizadas por lance para estimar la fracción diaria de desove; entre paréntesis se incluye la desviación estándar.

Table 1. Basic data corresponding to Argentine anchovy research surveys during the spawning season. S: Average number of females analyzed per trawl to estimate the daily spawning fraction; standard deviation in parenthesis.

Año	Fecha	Lances	S	CTD
1993	06-27/10	26	25 (4,4)	86
1994	05-28/10	19	28 (4,5)	90
1995	09-21/10	24	20 (5,4)	84
1996	13/10-02/11	26	18 (2,8)	95
1999	16/10-02/11	16	19 (1,8)	88
2001	06-31/10	16	25 (1,1)	63
2002	30/10-15/11	11	25 (0,6)	88
2003	24/10-08/11	25	25 (1,4)	85
2004	16/10-02/11	32	24 (1,9)	101
2006	29/10-15/11	18	29 (1,3)	88
2008	21/10-09/11	23	29 (1,9)	106

en cuenta el siguiente sistema de clasificación: FPO 1, son los folículos postovulatorios recientes que tienen menos de 24 h desde el momento de la ovulación y FPO 2, son los folículos que tienen entre 24 y 48 h desde las 22 h, horario considerado como el pico diario de desove de *E. anchoita* (Pájaro *et al.*, 2009). Los folículos postovulatorios sin evidencias de degradación que se encuentran en ovarios que todavía presentan ovocitos hidratados (comúnmente denominados FPO 0) se consideraron como FPO 1, folículos de menos de 24 h.

Se ubicaron regularmente estaciones oceanográficas a lo largo de las transectas acústicas, aproximadamente entre 10 y 20 millas distantes entre sí. En cada estación se obtuvieron perfiles continuos de temperatura y conductividad mediante un CTD Sea-Bird 19. El procesamiento posterior de los datos se efectuó por medio de las

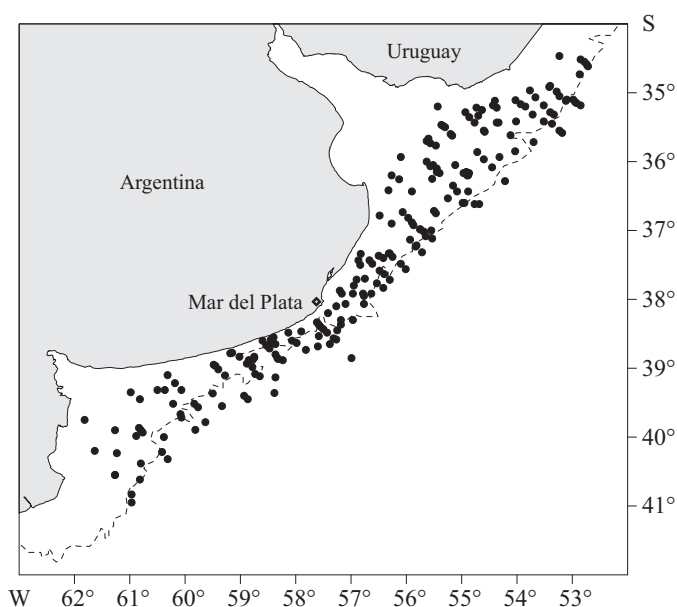


Figura 1. Ubicación de los lances de pesca utilizados para estimar la fracción diaria de hembras desovantes.
 Figure 1. Location of the fishing trawls used to estimate the daily spawning females fraction.

rutinas estándar *Seasoft*, obteniéndose valores de temperatura y salinidad con una resolución vertical de 1 db, estimándose las isotermas e isohalinas a 10 m de profundidad para cada campaña. Posteriormente se estimó la temperatura y la salinidad para cada lance de pesca y se crearon las siguientes categorías o clases de acuerdo con Martos *et al.* (2005):

- Temperatura (T):

T 1: $T < 12,5$ °C

T 2: $12,5 \leq T \leq 14$ °C

T 3: $T \geq 14$ °C

- Salinidad (S):

S 1: $S < 30$ (valores propios del Río de la Plata).

S 2: $30 \leq S < 33,5$ (propio del frente salino causado por el Río de la Plata).

S 3: $33,5 \leq S < 33,7$ (típicos del agua de plataforma).

S 4: $33,7 \leq S < 34$ (intermedios a máximos en plataforma).

S 5: $S \geq 34$ (máximos en plataforma y talud).

La relación entre las estimaciones de S ($n = 220$ lances de pesca) y las covariables año, talla media, proporción de sexos, temperatura y salinidad, se analizó mediante un GLM con una distribución de error binomial y una función de enlace logit (Crawley, 2007). Para definir la variable respuesta se codificó a S como éxito (promedio redondeado de hembras con FPO 1 y 2) o fracaso (número de hembras sin FPO) teniendo en cuenta el número de ejemplares muestreado en cada lance. La selección de los mejores modelos y la estimación de los parámetros se realizó mediante el proceso de la teoría de información y la inferencia de múltiples modelos (Burnham y Anderson, 2002). Esto significa que a partir de un conjunto de posibles modelos definidos *a priori*, se puede inferir la importancia de cada uno de ellos, e incluso estimar los parámetros teniendo en cuenta la importancia relativa de cada una de las variables que componían los modelos. Se utilizó el criterio de información de Akaike corregido por sobredispersión y por muestras pequeñas (QAICc) para la selección de

los modelos. La sobredispersión (\hat{c}), que corrige los errores estándares de los parámetros estimados, se calculó como:

sobredispersión (\hat{c}): $\Sigma(\text{residuales de Pearson})^2/\text{grados de libertad del modelo}$.

La comparación de los modelos se realizó mediante ΔQAICc , que es la diferencia entre el menor QAICc (el mejor modelo) y el QAICc de un modelo a evaluar. Los modelos con un $\Delta\text{QAICc} > 10$ podrían ser omitidos y no ser considerados, o al menos ellos fallan en explicar cualquier variación sustancial explicable en los datos; por el contrario los modelos con un $\Delta\text{QAICc} < 2$ serían los mejores en explicar la variabilidad de los datos (Burnham y Anderson, 2002). Se calcularon los pesos de Akaike para comparar la verosimilitud relativa de cada modelo en el total de modelos. Para determinar la importancia relativa de cada covariable en el conjunto de modelos se sumaron los pesos de Akaike de los modelos que incluyeron dicha variable. Esta suma representa un valor de verosimilitud del parámetro, y es una medida de la fuerza de la covariable para explicar la variación en la variable respuesta. Los parámetros del modelo promedio se calcularon como el promedio de los parámetros estimados en cada modelo candidato, ponderado por los pesos de Akaike asociados a dicho modelo. Para calcular los errores estándares y los intervalos de confianza (95%) se utilizó varianza incondicional (Burnham y Anderson, 2002). Los intervalos de confianza brindarían información adicional sobre el grado de efecto de cada covariable sobre la variable respuesta (los intervalos de confianza que incluyen al cero no tendrían influencia sobre la variable respuesta). Con el fin de contar con una medida del efecto de las covariables sobre la variación de la variable respuesta (variación explicada en los datos) y de la bondad de ajuste (capacidad para predecir adecuadamente los datos observados), se calculó un pseudo- R^2 (Zuur *et al.*, 2009) como:

$R^2: 1 - \text{desvianza residual} / \text{desvianza nula}$

donde:

desvianza residual: desvianza del modelo analizado;
desvianza nula: desvianza del modelo nulo (sólo el intercepto).

Se realizó un análisis de los residuos para verificar los supuestos del modelo (normalidad, homoscedasticidad, etc.) y detectar la presencia de valores atípicos.

Con el fin de evaluar de manera más precisa el efecto de la talla sobre S se procedió a estimar la fracción de hembras con FPO 1-2 sobre el total de hembras maduras separadas en rangos de tallas de 1 cm, independizándose del año y del lance de pesca.

Todos los datos se analizaron con el programa estadístico R usando el paquete MuMin 2.15.0 (R Development Core Team, 2012).

RESULTADOS

El análisis de los residuos indicó que el modelo utilizado cumplió con los supuestos básicos necesarios para aplicar un GLM (Figura 2). El nivel de ajuste de los residuos a una distribución normal fue bueno, indicando una explicación razonable de todos los datos de S. La ausencia de una tendencia en los residuos evidenció una varianza constante respecto a la media.

El modelo global permitió explicar la fracción diaria de hembras desovantes ($\chi^2_{18} = 46,43$; $p < 0,01$). El valor del parámetro de sobredispersión (\hat{c}) fue de 1,66, indicando la existencia de una leve sobredispersión en los datos, lo cual justificó el uso del criterio de información de Akaike corregido por sobredispersión (QAICc). Ninguno de los modelos con un $\Delta\text{QAICc} \leq 2$ tuvo un pseudo- R^2 mayor que 6,13%, lo cual indica poca mejora relativa del modelo que incluye variables

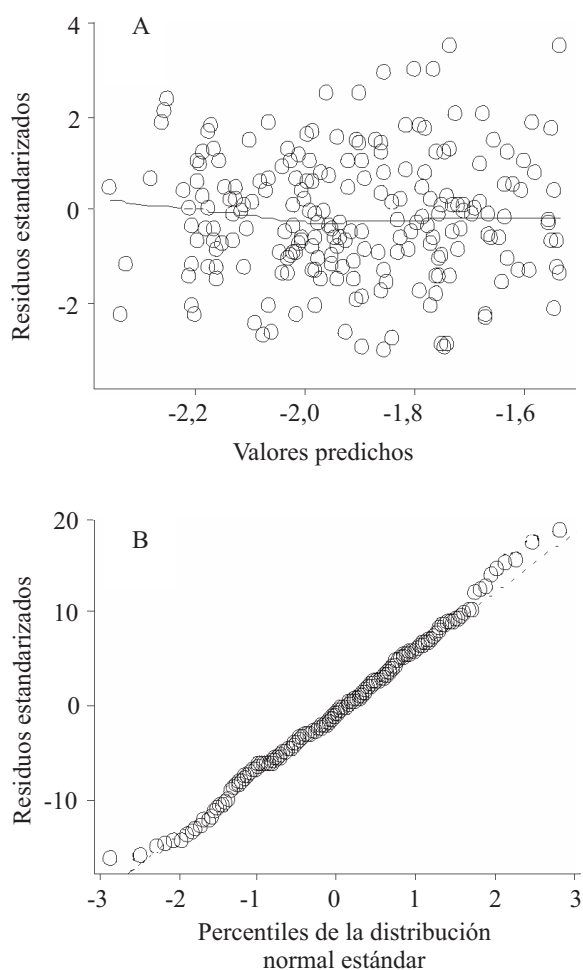


Figura 2. Distribución de los residuos estandarizados (A) y percentiles de la distribución normal estándar (B) del mejor modelo ajustado.

Figure 2. Standardized residuals distribution (A) and standard normal distribution percentiles (B) of the best fitted model.

explicativas, respecto del modelo sólo con el intercepto (Tabla 2). Los modelos que mejor describieron dicha variación incluyeron a las covariables talla media, temperatura y proporción de hembras maduras como variables explicativas. De estas variables, la talla media resultó ser la variable predictiva más importante dado que, por un lado, presentó un valor del parámetro de verosimilitud cercano a 1 y, por otro lado, el intervalo de confianza del parámetro estimado no incluyó al cero (Tabla 3). Dicha variable se relacionó positivamente con S, con lo cual se esperaba un

aumento de S con un incremento de la talla media. Por el contrario, las variables temperatura y R, si bien estuvieron presentes en los mejores modelos, no fueron muy relevantes, presentando valores bajos del parámetro de verosimilitud. La temperatura se relacionó positivamente con S, siendo el nivel 2 ($12,5^{\circ}\text{C} \leq T \leq 14^{\circ}\text{C}$) el que más afectó a S. El intervalo de confianza del parámetro de dicho nivel, a diferencia de los niveles 1 y 3, no incluyó al cero (Tabla 3). La proporción de hembras se relacionó de manera inversa con S, indicando que se esperaba encontrar mayor

Tabla 2. Modelos lineales generalizados utilizados para evaluar la variación de la fracción de hembras desovantes *versus* las covariables talla, proporción de hembras (R), temperatura (temp), salinidad (sal) y año. gL: grados de libertad para cada modelo, $\Delta QAICc$: delta del criterio de información de Akaike corregido por sobredispersión y por muestras pequeñas, w_i : peso de Akaike indicando la importancia relativa de cada modelo, R^2 : pseudo- R^2 .

Table 2: Generalized linear models used to assess the variation of spawning females fraction vs. length, proportion of females (R), temperature (temp), salinity (sal) and year covariables. gL: degree of freedom for each model, $\Delta QAICc$: delta of Akaike information criterion adjusted by overdispersion and by small sample size, w_i : Akaike weight indicating the relative importance of each model, R^2 : pseudo R-squared.

Modelo	gL	$\Delta QAICc$	w_i	R^2
Talla + temp*	4	0,0000	0,2880	0,059
Talla*	2	0,3078	0,2470	0,040
Talla + temp + R*	5	1,5451	0,1330	0,061
Talla + R*	3	1,5679	0,1310	0,044
Talla + sal + temp	8	3,5720	0,0483	
Talla + sal	6	3,8926	0,0411	
Talla + sal + R	7	4,4752	0,0307	
Talla + sal + temp + R	9	4,6537	0,0281	
Temp	3	5,8123	0,0157	
Temp + sal	7	6,4863	0,0112	
Temp + R	4	7,8970	0,0056	
Nulo	1	7,9022	0,0055	
Sal	5	7,9707	0,0054	
Sal + temp + R	8	8,4159	0,0043	
Sal + R	6	9,7132	0,0022	
R	2	9,9523	0,0020	
Talla + año	12	14,3649	0,0002	
Talla + temp + año	14	14,3918	0,0002	
Talla + R+ año	13	15,7958	0,0001	
Talla + temp + R + año	15	15,9138	0,0001	
Temp + año	13	17,6357	0,0000	
Talla + sal + año	16	18,6513	0,0000	
Talla + R + sal + año	17	19,3397	0,0000	
Talla + temp + sal + año	18	19,3659	0,0000	
Año	11	19,4402	0,0000	
Temp + R + año	14	19,7953	0,0000	
Global	19	20,2692	0,0000	
Temp + sal + año	17	20,3195	0,0000	
Sal + año	15	20,4234	0,0000	
R + año	12	21,6360	0,0000	
Temp + R + sal + año	18	22,0879	0,0000	
R + sal + año	16	22,1431	0,0000	

*Mejores modelos ($\Delta QAICc \leq 2$) en orden decreciente de importancia.

Tabla 3. Promedio de las estimaciones de los parámetros obtenidos a partir de los mejores modelos ($\Delta QAI Cc \leq 2$) que describen la variación en la fracción de hembras desovantes. El error estándar (EE) se calculó utilizando la variación incondicional. Σw_i : pesos de Akaike sumados (verosimilitud del parámetro) entre los modelos que incluyeron el parámetro, indicando la importancia de la variable de interés, R: proporción de hembras, IC: límite superior e inferior del intervalo de confianza (95%).

Table 3. Average of parameter estimates obtained from the best models ($\Delta QAI Cc \leq 2$) that describe the variation in the spawning females fraction. The standard error (EE) was calculated using the unconditional variance. Σw_i : Akaike weights added (parameter likelihood) among the models that included the parameter; indicating the importance of the variable of interest, R: proportion of females, IC: upper and lower limits of the confidence interval (95%).

Parámetro	Estimación	EE	Σw_i	IC inferior (5%)	IC superior (95%)
Intercepto	-2,2535	0,1741	-	-2,5946	-1,9123
Talla	0,0026	0,0009	1,0000	0,0009	0,0043
Temperatura 2	0,2890	0,1464	0,5266	0,0021	0,5759
Temperatura 3	0,1331	0,1562	0,5266	-0,1731	0,4393
R	-0,0010	0,0012	0,3309	-0,0032	0,0013

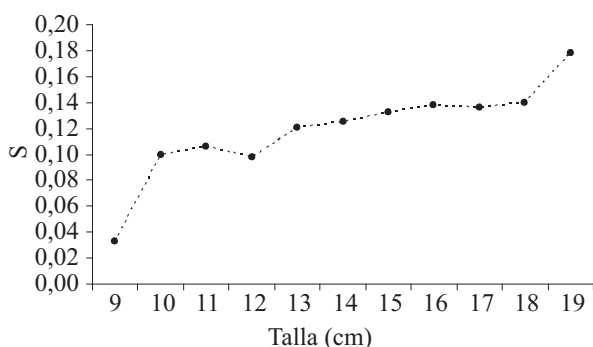


Figura 3. Relación entre la fracción diaria de hembras desovantes (S) y la talla.

Figure 3. Relation between the daily spawning females fraction (S) and length.

número de hembras en reproducción en lances con mayor proporción de machos. Sin embargo, el intervalo de confianza del parámetro asociado incluyó al cero (Tabla 3), mostrando un poder explicativo prácticamente nulo para esta variable. Las demás covariables (año y salinidad) no estuvieron relacionadas con S, lo cual se evidenció por los valores muy bajos de cada parámetro de verosimilitud asociado (Tabla 2), y además, porque el intervalo de confianza del parámetro estimado asociado a cada covariable incluyó al cero.

La relación entre S (estimada por rangos de longitud) y la longitud permitió observar con mayor claridad el efecto positivo de la longitud ($R^2 = 0,79$; $p < 0,01$; Figura 3).

DISCUSIÓN

De acuerdo con el resultado del análisis de los residuos, la distribución binomial, corregida por los efectos de la sobredispersión, sería adecuada para modelar la variabilidad de S a partir de las variables utilizadas en este estudio. La selección de los mejores modelos y la estimación de los parámetros realizada mediante el proceso de la teoría de información y la inferencia de múltiples modelos, explicaron pobremente la variabilidad total de S lo cual impide una determinación confiable y concluyente sobre la relación entre S y las covariables analizadas.

La relación positiva observada en este estudio entre la fracción desovante y la talla también ha sido analizada en otros engráulidos y peces teleósteos (Parrish *et al.*, 1986, Quintanilla y Pérez, 2000; Ganas *et al.*, 2003; Macchi *et al.*, 2004;

Claramunt *et al.*, 2007; Melhaut *et al.*, 2010). Aunque el porcentaje de explicación del modelo utilizado fue muy bajo, los resultados sugieren que S está positivamente relacionada con la composición de tallas de la población. Dicho resultado fue corroborado al relacionar S, estimada por clases de talla de 1 cm, con la talla. Esto estaría indicando que las hembras más grandes desovarían más veces en la temporada reproductiva o se recuperarían más rápido. Desde un punto de vista bioenergético, dicha relación estaría indicando que los peces más grandes destinarían mayor proporción de energía a la reproducción mientras que los más pequeños, al crecimiento (Lambert *et al.*, 2003). Con el fin de analizar mejor esta relación sería muy importante estudiar la frecuencia de puesta en función de la longitud de las hembras en experiencias de acuarios con ambientes controlados.

Se ha observado en otras especies un cambio en la proporción de sexos en los cardúmenes reproductivos, próximos al momento del desove, registrándose un aumento de la proporción de machos y revelando una segregación espacial de dichos cardúmenes (Hunter y Goldberg, 1980; Perea *et al.*, 2011). Si bien en este estudio R presentó una relación negativa con S, indicando un aumento en la fracción de desoves con mayor proporción de machos, no se pudo concluir estadísticamente que la proporción de sexos afectase a S. Estudios previos en *E. anchoita* (Pájaro *et al.*, 1997, 2011) han observado un comportamiento similar tanto para el *stock* bonaerense como para el patagónico.

En los peces pelágicos con desoves parciales, es factible observar variaciones interanuales tanto en la frecuencia de desoves como en la fecundidad. Se considera que las variaciones ambientales y espaciales pueden influir notablemente sobre los parámetros reproductivos (Somarakis *et al.*, 2002) afectando también el reclutamiento (Cole y McGlade, 1998). Debido a las diferencias ambientales existentes en el área de estudio es posible que los parámetros reproductivos puedan variar en la región, más aún cuando se ha obser-

vado que un aumento de la temperatura de 4 °C reduce la duración de los folículos postovulatorios (Fitzhugh y Hettler, 1995). En nuestro estudio, aunque con un bajo poder de explicación, se pudo determinar que la temperatura influyó sobre la frecuencia de puesta, siendo las zonas con temperaturas entre 12,5 y 14 °C donde se esperaría estimar los mayores valores de S. Claramunt *et al.* (2007), estudiando dos especies del mismo género, *E. encrasicolus* y *E. ringens*, observaron una relación inversa en *E. ringens*, probablemente debido al efecto del fenómeno de El Niño en 1997, y no detectaron ninguna relación en *E. encrasicolus*, aún con 10 °C de diferencia en las observaciones. Cabe mencionar que el uso de FPO 1 y 2 utilizados en este estudio, los cuales son estructuras que podrían tener hasta 48 h desde el momento de la puesta, no pueden ser utilizados para determinar con exactitud la posible relación entre la puesta y las variables ambientales.

Al igual que Pájaro *et al.* (2011), tampoco se observó ninguna variación interanual en las estimaciones de los valores de S. La gran amplitud de los intervalos de confianza de S, observado por Pájaro *et al.* (2011), podría enmascarar cualquier tipo de relación entre las variables estudiadas. Asimismo, Gantias *et al.* (2003), evaluando la frecuencia de desove de la sardina del mediterráneo (*Sardina pilchardus*), no observaron diferencias entre diferentes zonas y años estudiados producto de la gran variabilidad de S, evidenciando la gran dificultad que se tiene en estimar la frecuencia de puesta con mayor precisión.

El bajo porcentaje de explicación de los modelos hallado mediante el uso de GLM también se ha observado en la sardina *S. pilchardus* (Nunes *et al.*, 2011). El nivel de agregación de los datos y variables ambientales o biológicas no incorporadas en el modelo podrían ser factores que afectarían a S. Por otro lado, el porcentaje de explicación podría indicar que la relación entre las covariables y S sea no-lineal. Por lo tanto, el uso de modelos aditivos generalizados (GAM, por sus siglas en inglés: *Generalized Additive Models*)

podría ser una futura opción para explorar la relación entre las covariables y la variable respuesta.

Finalmente, cabe concluir que la fracción diaria de hembras desovantes se mantuvo constante a lo largo del tiempo con un promedio de 0,12 lo cual implicaría un desove cada 8 días aproximadamente. Esta constancia del valor de S podría ser explicada bajo la “hipótesis de biorritmo” (Hunter y Lo, 1997) la cual sugiere que S se mantendría constante siempre y cuando las condiciones ambientales permanezcan similares. De acuerdo con Ganas *et al.* (2003), estos resultados también avalan la ampliación propuesta por estos autores de esta hipótesis, la cual incluiría el efecto de la talla: la frecuencia de desove sería constante en hembras de igual talla, siempre y cuando las condiciones ambientales permanezcan constantes.

En la pesquería de anchoíta, la serie de S y otras variables reproductivas como la fecundidad y la talla de primera madurez, constituyen información básica para la estimación de los índices de abundancia del recurso. El presente trabajo presentó el primer análisis dirigido a identificar los posibles factores biológicos y ambientales que afectan a S con el propósito de minimizar la variabilidad en la estimación de la biomasa desovante. Para lograr un mejor conocimiento de su dinámica reproductiva es deseable continuar obteniendo dicha información y mejorar el conocimiento sobre la biología de la especie.

BIBLIOGRAFÍA

- ALHEIT, J., ALEGRE, B., ALARCON, V.H. & MACEWICZ, B.J. 1983. Batch fecundity and spawning frequency of various anchovy (Genus: *Engraulis*) populations from up-welling areas and their use for spawning biomass estimates. *FAO Fish. Rep.*, 291 (3): 977-985.
- BURNHAM, K.P. & ANDERSON, D.R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach Second Edition. Springer-Verlag, Nueva York, 488 pp.
- CHRISTIANSEN, H.E. & COUSSEAU, M.B. 1985. Aportes a la determinación de la frecuencia reproductiva de la anchoíta (*Engraulis anchoita*). *Physis (A)*, 43 (104): 7-17.
- CIECHOMSKI, J.D. DE & SÁNCHEZ, R.P. 1986. Problemática del estudio de huevos y larvas de anchoíta *Engraulis anchoita* en relación con la evaluación de sus efectivos pesqueros. Reseña de veinte años de investigación. *Publ. Com. Tec. Mix. Fr. Mar.*, 1 (1): 93-109.
- CLARAMUNT, G., SERRA, R., CASTRO, L.R. & CUBILLOS, L. 2007. Is the spawning frequency dependent on female size? Empirical evidence in *Sardinops sagax* and *Engraulis ringens* off northern Chile. *Fish. Res.*, 85: 248-257.
- COLE, J.F.T. & MCGLADE, J. 1998. Clupeoid population variability, the environment and satellite imagery in coastal upwellings systems. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 8: 445-471.
- CRAWLEY, M.J. 2007. The R book. Wiley, West Sussex, 877 pp.
- FITZHUGH, G.R. & HETTLER, W.F. 1995. Temperature influence on postovulatory follicle degeneration in Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. *Fish. Bull. U.S.*, 93 (3): 568-572.
- GANIAS, K., SOMARAKIS, S., MACHIAS, A. & THEODOROU, A.J. 2003. Evaluation of spawning frequency in a Mediterranean sardine population (*Sardina pilchardus sardina*). *Mar. Biol.*, 142: 1169-1179.
- GARCÍA, A., PÉREZ, N., LO, N.C.H., LAGO DE LANZOS, A. & SOLA, A. 1992. The eggs production method applied to the spawning biomass estimation of sardine, *Sardina pilchardus* (Walb.), on the north Atlantic Spanish coast. *Bol. Inst. Esp. Oceanog.*, 8 (1): 123-138.
- HUNTER, J.R. & GOLDBERG, S.R. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. U.S.*, 77: 641-652.
- HUNTER, J.R. & LEONG, R.J.H. 1981. The spawning energetic of females northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish Bull. U.S.*, 79 (2):

- 215-230.
- HUNTER, J.R. & LO, N.C.H. 1997. The daily egg production method of biomass estimation: some problems and potential improvements. *Ozeanografika*, 2: 41-69.
- HUNTER, J.R. & MACEWICZ, B.J. 1980. Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency, and temporal pattern of spawning for the northern anchovy, *Engraulis mordax*, during the 1979 spawning season. *CalCOFI Rep.*, 21: 139-149.
- LAMBERT, Y., YAGARINA, N.A., KRAUS, G., MARTEINSDOTTIR, G. & WRIGHT, P.J. 2003. Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fish. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 33: 115-159.
- LOUGE, E.B. & CHRISTIANSEN, H.E. 1992. Fecundidad de la anchoíta *Engraulis anchoita* Hubbs y Marini 1935 proveniente de la pesca costera marplatense en octubre de 1987. *Biol. Pesq.*, 21: 55-59.
- MACCHI, G.J., PÁJARO, M. & EHRlich, M. 2004. Seasonal egg production pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fish. Res.*, 67: 25-38.
- MARTOS, P., HANSEN, J.E., NEGRI, R.M. & MADIROLAS, A. 2005. Factores oceanográficos relacionados con la abundancia relativa de la anchoíta sobre la plataforma bonaerense (34° S-41° S) durante la primavera. *Rev. Invest. Desarr. Pesq.*, 17: 5-33.
- MEHAULT, S., DOMÍNGUEZ-PETIT, R., CERVIÑO, S. & SABORIDO-REY, F. 2010. Variability in total egg production and implications for management of the southern stock of European hake. *Fish. Res.*, 104: 11-122.
- MOTOS, L. 1996. Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). *Sci. Mar.*, 60 (2): 195-207.
- NELDER, J.A. & WEDDERBURN, R.W.M. 1972. Generalized linear models. *J. Royal Stat. Soc., Series A*, 135: 370-384.
- NUNES, C., SILVA, A., MARQUEZ, V. & GANIAS, K. 2011. Integrating fish size, condition and population demography in the estimation of Atlantic sardine annual fecundity. *Cienc. Mar.*, 37: 565-584.
- PÁJARO, M., MACCHI, G.J. & SÁNCHEZ, R.P. 1997. Fecundidad y frecuencia reproductiva de las poblaciones bonaerense y patagónica de anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*). *Rev. Invest. Desarr. Pesq.*, 11: 19-38.
- PÁJARO, M., LEONARDUZZI, E., HANSEN, J.E. & MACCHI, G. 2011. Análisis of the reproductive potencial of two stocks of *Engraulis anchoita* in the Argentine Sea. *Cienc. Mar.*, 37 (4 b): 603-618.
- PÁJARO, M., MACCHI, G.J., LEONARDUZZI, E. & HANSEN, J.E. 2009. Spawning biomass of Argentine anchovy (*Engraulis anchoita*) from 1996 to 2004 using the Daily Egg Production Method. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 89 (4): 829-837.
- PARRISH, R.H., MALLICOATE, D.L. & KLINGBELL, R.A. 1986. Age dependent fecundity, number of spawnings per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. U.S.*, 84 (3): 503-517.
- PAWSON, M.G., PICKETT, G.D. & WITTHAMES, P.R. 2000. The influence of temperature on the onset of first maturity in sea bass. *J. Fish Biol.*, 56: 319-327.
- PEREA, A., PEÑA, C., OLIVEROS-RAMOS, R., BUITRÓN, B. & MORI, J. 2011. Potencial egg production, recruitment, and closed fishing season of the Peruvian anchova (*Engraulis ringens*): Implication for fisheries management. *Cienc. Mar.*, 37: 585-601.
- PÉREZ, N., FIGUEIREDO, I. & LO, N.C.H. 1992. Bach fecundity of sardine, *Sardina pilchardus* (Walb.) off the atlantic Iberian coast. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr*, 8: 155-162.
- PETERSON, W.T., HUTCHINGS, L., HUGGETT, J.A. & LARGIER, J.L. 1992. Anchovy spawning in relation to the biomass and the replenishment rate of their copepod prey on the western Agulhas Bank. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 12: 487-500.

- QUINTANILLA, L.F. & PÉREZ, N. 2000. Spawning frequency of *Sardina pilchardus* (Walb) off the Spanish North Atlantic coast in 1997. *Fish. Res.*, 45: 73-79.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.r-project.org>.
- SÁNCHEZ, R.P. 1995. Patrones de distribución espacio temporal de los estadios embrionarios y larvales de *Engraulis anchoita* (Hubbs y Marini 1935) a micro y macroescala. Su relación con la supervivencia y el reclutamiento. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 630 pp.
- SÁNCHEZ, R.P. & CIECHOMSKI, J.D. DE. 1995. Spawning and nursery grounds of pelagic fish species in the sea-shelf off Argentina and adjacent areas. *Sci. Mar.*, 59 (3-4): 455-478.
- SLOTTE, A., JOHANNESSEN, A. & KJESBU, O.S. 2000. Effects of fish size on spawning time in Norwegian spring-spawning herring. *J. Fish Biol.*, 56: 295-310.
- SOMARAKIS, S., KOUTSIKOPOULOS, C., MACHIAS, A. & TSIMENIDES, N. 2002. Applying the daily egg production method (DEPM) to small stocks in highly heterogeneous seas. *Fish. Res.*, 55: 193-204.
- ZUUR, A.F., IENO, E.N., WALKER, N.J., SAVALIEV, A. & SMITH, G. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, Nueva York, 548 pp.

Recibido: 01-06-2012

Aceptado: 13-03-2013