

Reproductive biology of black hakes (*Merluccius polli* and *M. senegalensis*) off Mauritania

Biología reproductiva de las merluzas negras (*Merluccius polli* y *M. senegalensis*) en aguas de Mauritania

L. Fernández-Peralta*, F. Salmerón, J. Rey, M.A. Puerto, R. García-Cancela

Instituto Español de Oceanografía, Centro Oceanográfico de Málaga, Puerto Pesquero s/n, 29640 Fuengirola (Málaga), Spain.

* Corresponding author. E-mail: lourdes.fernandez@ma.ieo.es

ABSTRACT. Black hake, *Merluccius polli* and *M. senegalensis*, are demersal species that inhabit the continental shelf and upper slope off Morocco, Mauritania, and Senegal, and are targeted by Spanish trawlers and bottom longliners. *Merluccius senegalensis* generally occurs at shallower depths than *M. polli*, although both species share a wide bathymetric range. Due to their external resemblance and overlapping occurrence at certain depths, both species are mixed in catches and are commonly marketed as *Merluccius* spp. From 2003 to 2009 biological samplings were performed in Mauritanian waters for numerous specimens of *M. polli* and *M. senegalensis* during 15 commercial fishing trips, seven experimental longline surveys, and three trawl surveys carried out within the black hake depth range and mainly during their reproductive periods. Data sets for 1334 fishing stations were thus gathered. The georeferenced macroscopic analysis of the female-assigned maturity stages was combined with the monthly evolution of the gonadosomatic index and with the time series of roe landings from 1984 to 2006 to determine the potential spawning areas, depths, and seasons for both species, showing an intense spawning period from November to February. Size at first maturity was estimated for both species in separate spawning periods and was higher for *M. polli* females (44 cm) than for *M. senegalensis* females (39 cm). Sex ratios were also determined by length classes (1 cm) for the experimental survey data and were analyzed according to fishing gear and latitude. The results showed a general predominance of females throughout the depths explored, both for *M. polli* (1:1.7) and *M. senegalensis* (1:1.5). Histological samples of ovaries and spawning progression data were jointly analyzed and indicated an apparent spawning delay for the deeper hake, *M. polli* (October), in comparison with the shallower hake, *M. senegalensis* (September).

Key words: reproductive biology, *Merluccius senegalensis*, *Merluccius polli*, size at first maturity, sex ratio.

RESUMEN. Las merluzas negras, *Merluccius polli* y *M. senegalensis*, son especies demersales que se distribuyen en la plataforma y talud continental de Marruecos, Mauritania y Senegal, donde son capturadas por las flotas pesqueras españolas de arrastre y palangre de fondo. Su distribución depende de la profundidad, siendo *M. senegalensis* una especie costera y *M. polli* una profunda. Debido a su gran parecido externo y su solapamiento a ciertas profundidades son desembarcadas mezcladas, registrándose estadísticamente como *Merluccius* spp. Entre 2003 y 2009 se llevaron a cabo muestreos biológicos de un gran número de ejemplares de *M. polli* y *M. senegalensis* en aguas de Mauritania, como parte de actividades científicas realizadas preferentemente en periodos reproductivos (15 mareas comerciales en arrastreros, 7 campañas experimentales en palangreros y 3 campañas oceanográficas de arrastre). Se muestrearon 1334 estaciones de pesca en los caladeros de ambas especies. Mediante el análisis georeferenciado de los estados gonadales de visu y de la evolución de los índices gonadosomáticos (IGS) de las hembras, así como de la serie temporal de las descargas de huevas (ovarios) entre 1984 y 2006, se determinaron las posibles zonas, profundidades y épocas de puesta de ambas especies, comprobando que ésta es intensa en las dos especies de noviembre a febrero. Se calculó por sexos y total de ejemplares de las dos especies, la talla de primera madurez (L_{50}) en distintos momentos reproductivos, destacando la mayor L_{50} de las hembras de la especie profunda (44 cm) con respecto a la costera (39 cm). También se analizó la proporción de sexos por rangos de talla de 1 cm en las campañas, por arte de pesca y latitudinalmente, observando una predominancia general de hembras en las profundidades prospectadas, tanto en *M. polli* (1:1.7) como en *M. senegalensis* (1:1.5). Por último, el procesado de ovarios de las dos especies mediante técnicas histológicas de rutina, junto con los datos analizados sobre la época de reproducción, ha mostrado un aparente retraso en la puesta de la especie de aguas profundas, *M. polli* (octubre), con respecto a la especie costera, *M. senegalensis* (septiembre).

Palabras claves: biología reproductiva, *Merluccius senegalensis*, *Merluccius polli*, talla de primera madurez, proporción de sexos.

INTRODUCTION

The Senegalese hake, *Merluccius senegalensis* Cadenat, 1950, and the Benguela hake, *Merluccius polli* Cadenat, 1950, also called black hakes, have overlapping distribution areas off northwestern Africa along some 13° of latitude, between 12° N and 25° N. They also overlap with the

INTRODUCCIÓN

La merluza senegalesa, *Merluccius senegalensis* Cadenat, 1950, y la merluza de Benguela, *Merluccius polli* Cadenat, 1950, también denominadas merluzas negras, son dos especies que solapan su área de distribución en el noroeste africano a lo largo de unos 13° de latitud, entre 12° N y 25° N.

European hake, *Merluccius merluccius*, between 20° N and 25° N. This is the only case worldwide of three hake species occurring at the same depths (Fernández *et al.* 2008). Black hake have sustained Spanish trawl fisheries for over 50 years and, more recently, longline fisheries, which operate in Saharan, Mauritanian, and Senegalese waters through community agreements. Black hake have also been targeted by fleets of other nationalities, the historical data series available showing large fluctuations in landings (100,000 t in the 1970s; Meiners *et al.* 2010), but Spanish fleets are the only ones currently targeting these species; in 2008 they landed 8300 t, more than 80% from Mauritanian waters (Fernandez-Peralta *et al.* 2011). The maximum recorded landing over the past 30 years was 22,600 t in 1993. Yields of trawlers operating off Mauritania have exceeded 3000 kg per day of hake, and from 20 to 40 t are landed in Cádiz (southern Spain) per trip, the duration of which has been reduced in recent years to about seven days of fishing. More detailed and recent descriptions of these fisheries can be found in Ramos and Fernández (1992, 1994, 1995), Ramos *et al.* (1998), Diop *et al.* (2004), and Fernández *et al.* (2004).

These species have a similar appearance and are the only ones of the genus that have a very dark external coloration. *Merluccius senegalensis* is unique to northwest Africa, distributed between 33° N and 12° N latitude, while *M. polli* has a much broader distribution. The Mauritanian population is found in the north, between 25° N and 10° N latitude (Inada 1981, Lloris *et al.* 2003). The northernmost distribution cited for *M. polli* is 25° N, recorded during a campaign (MAROC 0611) conducted in Saharan waters in 2006 (Fernandez-Peralta *et al.* 2011). South of 10° N to the Gulf of Guinea it is captured in small numbers (Ramos *et al.* 1991), but in the Southern Hemisphere, the Angolan population is of commercial interest; 18°30' S is its southernmost distribution limit.

These species show bathymetric differences, since *M. polli* inhabits deep waters (to 1000 m) and *M. senegalensis* more coastal waters (to 600 m). The maximum overlap of the two species occurs between 300 and 350 m, though the size distribution differs (Fernandez-Peralta *et al.* 2011). As a result of their external resemblance and overlapping distribution, they are commonly marketed together as *Merluccius* spp. and are evaluated as a single stock. The deficient fisheries statistics of this shared stock and the lack of biological data have hampered the management of this resource, which thus far has been assessed by dynamic production methods.

Despite the economical and social importance of these species, information on their biology is scarce. In fact, this is the first comparative study of the reproductive biology of *M. polli* and *M. senegalensis*. It aims to provide a set of basic reproductive parameters to be used in stock assessment and contribute to a better understanding of the biology of these species. Our findings have direct application in the management of this fishery and may enable the development of alternative evaluation methods.

Se superponen también con la merluza europea, *Merluccius merluccius*, entre 20° N y 25° N, lo que supone el único caso en el mundo de distribución de tres especies de merluza en los mismos fondos (Fernández *et al.* 2008). Las merluzas negras sustentan desde hace más de 50 años pesquerías explotadas por barcos arrastreros españoles, y más recientemente por palangreros, que las pescan al fresco en aguas de Sahara, Mauritania y Senegal mediante acuerdos comunitarios. Han sido explotadas también por flotas de otras nacionalidades presentando grandes oscilaciones (100,000 t en los años setenta) en la serie histórica de datos que se dispone (Meiners *et al.* 2010). En la actualidad, las flotas españolas son las únicas que dirigen su esfuerzo a estas especies, con una captura de 8300 t en 2008, de las que más del 80% correspondieron a aguas mauritanas (Fernandez-Peralta *et al.* 2011). En los últimos 30 años se alcanzó un máximo de 22,600 t en 1993. Los rendimientos de los arrastreros en aguas de Mauritania han superado los 3000 kg diarios de merluza, descargando en Cádiz (sur de España), entre 20 y 40 t por marea, cuya duración se ha reducido en los últimos años a unos siete días de pesca. Se pueden encontrar descripciones más detalladas y recientes de estas pesquerías en los trabajos de Ramos y Fernández (1992, 1994, 1995), Ramos *et al.* (1998), Diop *et al.* (2004), y Fernández *et al.* (2004).

Estas dos especies de merluza tienen una apariencia muy similar y son las únicas del género que presentan una coloración externa muy oscura. *Merluccius senegalensis* es exclusiva del noroeste africano, y se distribuye entre 33° N y 12° N. Por su parte, *M. polli* presenta un área de distribución mucho más amplia. En el norte, entre las latitudes 25° N y 10° N, se encuentra en concentraciones pesqueras la llamada población mauritana (Inada 1981, Lloris *et al.* 2003). La latitud 25° N es la situación más septentrional citada para esta especie y fue registrada en una campaña (MAROC 0611) realizada en aguas saharianas en 2006 (Fernandez-Peralta *et al.* 2011). Al sur de 10° N hasta el golfo de Guinea esta especie se captura muy rara vez (Ramos *et al.* 1991), pero en el hemisferio sur la denominada población angoleña, cuyo límite de distribución meridional es 18°30' S, vuelve a tener un interés comercial.

Batimétricamente existen diferencias muy importantes entre *M. polli* y *M. senegalensis* ya que la primera alcanza aguas profundas (hasta 1000 m), mientras que la segunda presenta una distribución más costera (hasta 600 m), con el máximo solapamiento entre ambas especies entre los 300 y 350 m de profundidad, aunque con distribuciones de tallas diferentes (Fernandez-Peralta *et al.* 2011). Esta distribución y su gran parecido externo provoca que en las descargas se registren de forma conjunta como *Merluccius* spp. y que su evaluación se lleve a cabo como si se tratara de un solo stock. Las deficiencias en las estadísticas pesqueras, al tratarse de un stock compartido, y la ausencia de datos biológicos, han dificultado la gestión de este recurso, el cual hasta el momento ha sido evaluado mediante métodos de producción dinámicos.

MATERIAL AND METHODS

The study area comprises all the coast of Mauritania, from Senegal River (16°00' N) to the Cape Blanc peninsula (20°46' N) (fig. 1).

Data were obtained aboard Spanish bottom trawlers during 15 commercial fishing trips carried out between 2003 and 2007 (BOUMAU campaigns), covering a bathymetric range of 100–1000 m. Data were also obtained during seven experimental surveys (PALMAU campaigns) conducted on board longliners in 2003 and 2004, by systematic sampling of 15 transects, with five stations per transect, covering the area between 100 and 1000 m. For some calculations we used data from three oceanographic bottom-trawl surveys (Lofoten nets) conducted primarily to determine and assess the demersal resources of the ocean floor off Mauritania. These surveys were conducted from mid-November to mid-December in 2007, 2008, and 2009 (MAURIT campaigns 0711, 0811, and 0911), by random sampling from the shelf (80 m) to the deep slope (1860 m); the methodology used in these surveys is described in Ramos *et al.* (2010). The campaigns used for

A pesar de la importancia económica y social de estas especies, la información sobre su biología es muy escasa. De hecho, éste es el primer análisis comparativo de *M. polli* y *M. senegalensis* a nivel reproductivo. El objetivo de este estudio es, por tanto, proporcionar una serie de parámetros básicos para la gestión del stock desde el punto de vista reproductivo y avanzar en el conocimiento global de la biología de estas especies. Los resultados aquí obtenidos tienen una aplicación directa en la gestión de la pesquería y podrían posibilitar el desarrollo de modelos de evaluación alternativos a los métodos de producción.

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de este estudio comprendió toda la costa de Mauritania, desde el río Senegal (16°00' N) hasta la península de cabo Blanco (20°46' N) (fig. 1).

Una parte de los datos se obtuvieron a bordo de buques españoles merluceros de arrastre de fondo, a lo largo de 15 mareas comerciales realizadas entre 2003 y 2007, cuyo acrónimo de serie es BOUMAU. El intervalo batimétrico estuvo comprendido aproximadamente entre los 100 y 1000 m. También se utilizó la información de siete campañas experimentales en buques palangreros, cuyo acrónimo de serie es PALMAU. Dichas campañas fueron realizadas con palangre durante 2003 y 2004, mediante un muestreo sistemático con 15 radiales y cinco estaciones por radial cubriendo toda el área entre los 100 y 1000 m. Para ciertos cálculos se emplearon los datos de tres campañas oceanográficas de arrastre de fondo (Lofoten) cuyo objetivo principal fue la prospección y evaluación de los recursos demersales existentes en los fondos mauritanos. Las campañas fueron realizadas entre mediados de noviembre y de diciembre entre 2007 y 2009 (campañas MAURIT 0711, 0811 y 0911), utilizando un muestreo aleatorio desde la plataforma continental (80 m) hasta el talud profundo (1860 m). La metodología empleada en dichas campañas ha sido descrita por Ramos *et al.* (2010). En la tabla 1 se muestran las mareas y campañas utilizadas para cada análisis. Se contabilizó un total de 1334 estaciones de pesca georeferenciadas en las que se muestrearon aproximadamente más de 10,000 ejemplares de *M. polli* y alrededor de 2500 de *M. senegalensis*. De cada ejemplar se determinó la longitud total (mm), el peso total y eviscerado (± 1 g), y, siempre que fue posible, el sexo, el estado de madurez sexual, según una clave *de visu* de cuatro estados validada histológicamente para la merluza europea por Lucio *et al.* (2000): 1, inactivo; 2, maduración; 3, puesta, y 4, postpuesta. Se determinó el peso de las gónadas (± 0.1 g) y se conservaron ovarios de ambas especies en distintos estados de desarrollo en formol neutralizado al 4%.

Época y zonas de puesta

Para el estudio del periodo reproductivo se realizó un análisis de la serie temporal de las descargas mensuales de

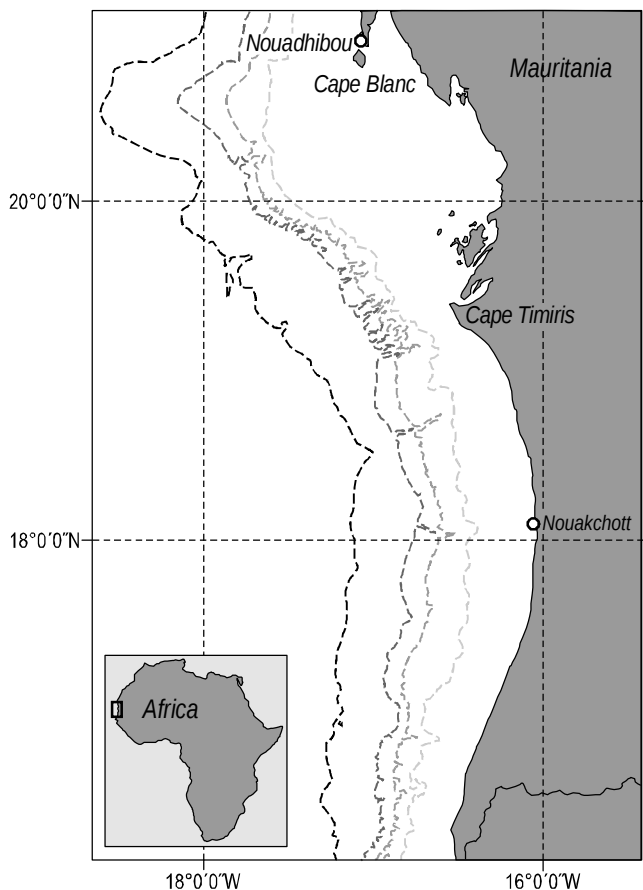


Figure 1. Map of the study area (taken from Sanz *et al.* unpublished).

Figura 1. Localización del área de estudio (Sanz *et al.* inédito).

Table 1. Summary of the data set collected during commercial trawler trips (BOUMAU), experimental longline surveys (PALMAU), and research trawl surveys (MAURIT) carried out off Mauritania between 2003 and 2009. The numerical sampling code corresponds to the year followed by the month (yymm). GSI, gonadosomatic index; L_{50} , size at first maturity.

Table 1. Resumen de los datos recolectados en las mareas comerciales en arrastreros (BOUMAU), las campañas experimentales en palangeros (PALMAU) y las campañas oceanográficas de arrastre (MAURIT) llevadas a cabo en aguas de Mauritania entre 2003 y 2009, que han sido empleados en este trabajo. El identificador numérico en cada marea o campaña corresponde al año de ejecución seguido del mes (aamm). GSI, índice gonadosomático; L_{50} , talla de primera madurez.

Campaign	Spawning period		Spawning areas and depths			Sex ratio		L ₅₀	No. stations	Mean depth
	GSI	Mature stages	Maturity stages	Mature/depth	Spawning females	Size class	Latitude			
BOUMAU										
0303	X								51	559
0306	X								70	331
0311	X		X	X	X		X	X	48	722
0312	X		X	X	X		X	X	45	729
0404	X								57	556
0406	X								66	254
0502					X		X		63	385
0508	X								*	*
0510		X						X	61	607
0511					X		X	X	49	630
0512					X		X	X	46	594
0602					X		X	X	52	535
0605	X								64	429
0701					X		X		52	591
0702					X		X	X	40	613
PALMAU										
0311	X		X	X	X		X	X	86	265
0312	X		X	X	X		X	X	42	271
0401	X		X	X	X		X	X	38	231
0402	X		X	X	X		X	X	46	218
0403	X								44	510
0406	X								45	263
0409	X	X							41	269
MAURIT										
0711		X						X	79	1145
0811		X					X	X	99	566
0911		X					X	X	50	496

* Samples purchased from commercial boats.

each analysis are shown in table 1. Approximately 10,000 specimens of *M. polli* and 2500 specimens of *M. senegalensis* from a total of 1334 georeferenced fishing stations were sampled. For each specimen we recorded the total length (mm), and total and gutted weight (± 1 g). Whenever possible, we determined the sex and stage of sexual maturity according to a four-phase key histologically validated for the European hake by Lucio *et al.* (2000): 1, inactive; 2, maturing; 3, spawning; and 4, post-spawning. Gonadal weight (± 0.1 g) was determined, and ovaries of both species in different stages of development were preserved in 4% neutralized formol.

Spawning season and areas

To study the reproductive period, we analyzed the time series of ovary (roe) landings of both species between 1984 and 2006, from the entire distribution area (Sahara, Mauritania, and Senegal). Roe are commercialized separately as of a certain size and their weights are recorded at the fish market. The analysis was performed using the public domain X-12 ARIMA (Autoregressive Integrated Moving Average) software (US Census Bureau 2009) in order to statistically determine the existence of seasonality in the time series and the goodness of fit.

The annual cycle of the female gonadosomatic index (GSI) was also estimated. We used pooled 2003 and 2004 data of the BOUMAU and PALMAU campaigns and, occasionally, data from other years (BOUMAU 0508 and BOUMAU 0605, table 1). The data had to be pooled because of the logistical problems involved in the surveys and weightings on a monthly basis (foreign waters, shortage of vessels, vessel habitability, sea conditions). The GSI (gonad weight/gutted weight $\times 10^2$) was estimated for a total of 1325 specimens of *M. polli* and 295 specimens of *M. senegalensis*.

To determine the onset of spawning, we calculated the percentage of maturity stages for both species in September 2004 (PALMAU 0409) and October 2005 (BOUMAU 0510), examining 662 specimens of *M. polli* and 327 specimens of *M. senegalensis* in the first month, and 1211 and 135, respectively, in the second. We also calculated the percentage of mature specimens (stages 2 and 3) in all the MAURIT campaigns (table 1), from a total of 1872 and 554 specimens of *M. polli* and *M. senegalensis*, respectively.

To characterize potential spawning areas, the percentage and mean depths of maturity stages were represented by degree of latitude, during the 2003–2004 reproductive period, for males and females of both species. A total of 4544 specimens of *M. polli* and 1687 specimens of *M. senegalensis* from the BOUMAU and PALMAU campaigns were used. A georeferenced analysis of the relative frequency of spawning (stage 3) females was also performed, using data for November to February (when spawning is more intense) from all the campaigns conducted between 2003 and 2007 (table 1). Data

ovarios (denominados comúnmente *huevas*) de ambas especies entre 1984 y 2006 y procedentes de toda el área de distribución (Sahara, Mauritania y Senegal). Las *huevas* se comercializan por separado a partir de cierto tamaño y sus pesos se registran en la lonja. Para el análisis se utilizó el software de código abierto X-12 ARIMA (Autoregressive Integrated Moving Average), con la finalidad de determinar estadísticamente la existencia de estacionalidad en esta serie temporal y la calidad del posible ajuste (US Census Bureau 2009).

Se estimó también el índice gonadosomático (IGS) de las hembras en un ciclo anual. Se utilizaron los datos agrupados de 2003 y 2004 de mareas de observación en arrastreros (BOUMAU) y de campañas experimentales de palangre (PALMAU) y, eventualmente, los procedentes de experiencias de otros años (BOUMAU 0508 y BOUMAU 0605, tabla 1). Hubo que utilizar estos datos agrupados debido a las dificultades logísticas de realizar los embarques y los muestreos, y también de pesar, con una periodicidad mensual (aguas extranjeras, falta de embarcaciones, habitabilidad de los buques, estado de la mar). Se pudo estimar el IGS (peso gónada/peso eviscerado $\times 10^2$) en un total de 1325 ejemplares de *M. polli* y 295 de *M. senegalensis*.

Con el fin de precisar el comienzo del desove se calcularon los porcentajes de los estados de madurez de las dos especies en septiembre de 2004 (PALMAU 0409) y octubre de 2005 (BOUMAU 0510), examinando en el primer mes 662 ejemplares de *M. polli* y 327 de *M. senegalensis*, y en el segundo 1211 y 135, respectivamente. Igualmente se estimaron los porcentajes de ejemplares maduros (estados 2 y 3) a lo largo de las campañas oceanográficas MAURIT (tabla 1), de un total de 1872 ejemplares de *M. polli* y 554 de *M. senegalensis*.

Para caracterizar posibles áreas de puesta se representaron por grado de latitud, durante el periodo de reproducción 2003–2004, los porcentajes de los estados de madurez por sexos de ambas especies, así como las profundidades medias de dichos estados. Se utilizaron un total de 4544 ejemplares de *M. polli* y 1687 de *M. senegalensis* procedentes de experiencias BOUMAU y PALMAU. También se realizó un análisis georeferenciado de la frecuencia relativa de hembras en puesta (estado 3) en el que se emplearon todas las mareas y campañas efectuadas entre 2003 y 2007, de noviembre a febrero cuando el estado reproductivo es más intenso (tabla 1). Se recurrió a la agrupación de toda esta información en el tiempo debido a la escasez de hembras maduras en las capturas. Se inspeccionaron visualmente un total de 8816 hembras de *M. polli* y 1908 de *M. senegalensis*, de las cuales sólo 497 y 251, respectivamente, mostraron un estado de clara hidratación ovocítica.

Parámetros biológicos

Se escogió un *bootstrap* no paramétrico para el cálculo de la incertidumbre de la proporción de sexos y la talla de

were pooled due to a lack of mature females in the catches. A total of 8816 *M. polli* and 1908 *M. senegalensis* females were visually examined, of which only 497 and 251, respectively, clearly showed oocyte hydration.

Biological parameters

A nonparametric bootstrap approach was chosen to calculate the uncertainty of the sex ratio and size at first maturity, using an automatic routine in the R environment called INBIO (Sampedro *et al.* 2005). The statistics adopted were the median and coefficient of variation (%).

The sex ratio (*R*, males:females) was calculated per 1-cm size class for the specimens collected in the MAURIT campaigns. This parameter was compared with that obtained for the specimens collected by commercial trawlers (BOUMAU) and longliners (PALMAU) in the 2003–2004 spawning period; 4566 specimens of *M. polli* and 1752 specimens of *M. senegalensis* were sexed. Moreover, we analyzed the latitudinal variation of *R* obtained for the trawlers and the longline campaigns conducted from November to February between 2003 and 2007 (table 1). For this last analysis, 10,837 specimens of *M. polli* and 2685 specimens of *M. senegalensis* were sexed. The male:female ratios were compared to a balanced sex ratio (1:1) using a χ^2 test.

Maturity ogives and size at first maturity (L_{50}) were estimated for two reproductive periods: 2003–2004 and 2005–2006. For the former, a total of 4553 and 1687 specimens of *M. polli* and *M. senegalensis*, respectively, collected during the BOUMAU and PALMAU campaigns were used. For the latter, 4335 specimens of *M. polli* and 629 of *M. senegalensis* collected exclusively during the BOUMAU campaigns were used (table 1). The L_{50} was also calculated with pooled data from the three MAURIT campaigns, 2007–2009 period (table 1), using 1890 specimens of *M. polli* and 586 of *M. senegalensis*.

We used a generalized linear model (GLM) with binomial errors and logistic regression as link function, and the maximum log-likelihood function. The fitted logistic function was:

$$P = 1 / (1 + e^{a + bTL}) \quad (1)$$

where *P* is the proportion of mature fish per total length (TL, cm), and *a* and *b* are the coefficients of the logistic curve, intercept and slope, respectively.

The GLM was used to analyze the influence of species, sex, and season on the proportion of mature individuals by size (maturity ogive).

Histology of ovaries

We processed 14 ovaries of *M. polli* and 16 of *M. senegalensis*, collected in November and December 2003. Similar-sized specimens from very proximal collection sites

primera madurez, mediante una rutina automatizada en entorno R denominada INBIO (Sampedro *et al.* 2005). Se adoptaron como estadísticos la mediana y el coeficiente de variación (%).

Se calculó la proporción de sexos (*R*, machos:hembras) por intervalo de talla de 1 cm con los ejemplares mencionados de las campañas oceanográficas MAURIT. También se comparó dicho parámetro con el obtenido con los artes comerciales de arrastre (BOUMAU) y palangre (PALMAU) en el periodo de puesta 2003–2004, determinando el sexo en 4566 ejemplares de *M. polli* y 1752 de *M. senegalensis*. Por último, se analizaron las *R* por grado de latitud obtenidas en los arrastreros y en las campañas de palangre realizadas de noviembre a febrero entre 2003 y 2007 (tabla 1). Para este último análisis, se determinó el sexo de 10,837 ejemplares de *M. polli* y 2685 de *M. senegalensis*. Las proporciones macho:hembra fueron comparadas con una relación de sexos equilibrada (1:1) mediante un test de χ^2 .

Se estimaron las ojivas de madurez y las tallas de primera maduración (L_{50}) durante dos periodos reproductivos distintos, 2003–2004 y 2005–2006. En el primer periodo los datos se recolectaron en experiencias BOUMAU y PALMAU utilizando un total de 4553 ejemplares de *M. polli* y 1687 de *M. senegalensis*. En el siguiente periodo los ejemplares procedían exclusivamente de los embarques en arrastreros, BOUMAU (tabla 1), muestreándose 4335 ejemplares de la merluza de agua profunda y 629 de la costera. Por último, se calculó también la L_{50} con los datos agrupados de las tres campañas de investigación MAURIT, periodo 2007–2009 (tabla 1), en las que se emplearon 1890 especímenes de *M. polli* y 586 de *M. senegalensis*.

Se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) con errores binomiales con la regresión logística como función de conexión. El ajuste fue de log-máxima verosimilitud. La función logística ajustada fue:

$$P = 1 / (1 + e^{a + bLT}) \quad (1)$$

donde *P* es la proporción de peces maduros por longitud total (LT, cm), y *a* y *b* son los coeficientes de la curva logística, intercepto y pendiente, respectivamente.

Se analizó mediante GLM la influencia en la proporción de individuos maduros por talla (ojiva de madurez) de los factores especie, sexo y periodo de estudio.

Histología de ovarios

Se procesaron 14 ovarios de *M. polli* y 16 de *M. senegalensis*, recolectados en noviembre y diciembre de 2003. Se escogieron ejemplares de tamaños similares de fechas y zonas muy próximas, con la finalidad de comparar cualitativamente, mediante métodos histológicos, los estados de madurez de las dos especies al inicio de la puesta más intensa. A pesar del gran número de muestreos realizados, apenas se capturaron juntas las dos especies en estado de

and dates were selected in order to qualitatively compare, using histological methods, the maturity stages of both species at the onset of the intense spawning period. Despite the numerous trips made, very few specimens of both species in advanced stage of maturity were caught together and their completely simultaneous comparison was not possible.

A standard histological technique was used, consisting of dehydration in ethanol and n-butanol series and embedding in paraffin at 60 °C. The 10- μ m sections were stained with Mallory trichomic. Structures and reproductive activity were identified according to oocyte development as described by Murua (2006), using a Leica photo-microscope and Image-Pro Plus Version 6.0 software. The two largest perpendicular oocyte diameters were measured with the ImageJ 1.36b program (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>) in three specimens of each species (450 in *M. senegalensis* and 717 in *M. polli*), and the average was calculated. The gonads used for the measurements were in the final maturation stage except for one from *M. polli* in the early migration stage. We determined the diameter frequencies in four main stages of oocyte development: primary growth, cortical alveoli, vitellogenesis, and maturation (Murua 2006).

RESULTS

Spawning season and areas

The monthly time series of the roe landings showed significant seasonality (at 0.1% level), explaining a high percentage of the variability. The results indicate the occurrence of a well-defined winter spawning season between November and February, with peak spawning activity in December and January, as shown by the graphic representation of the monthly seasonal component estimated using a theoretical mean of zero (fig. 2). The X-12 ARIMA routine selected a 3×3 moving average as the best estimate of the seasonal factor.

The GSI curve was unimodal, showing a longer reproductive season from September to March (fig. 3). The more coastal species, *M. senegalensis*, had higher index values at the beginning of this period than *M. polli*, which inhabits deeper waters, whereas the latter had higher values at the end.

The percentage of maturity stages by sex of both species confirmed a spawning delay for *M. polli* compared with *M. senegalensis* in September and October (fig. 4). We observed *M. senegalensis* females with hydrated oocytes and in the post-spawning stage, but almost none in the spawning stage, as well as a larger proportion of immature *M. polli* females. Males of both species seem to spawn earlier, though *M. senegalensis* again showed higher percentages for the spawning and post-spawning stages. In the MAURIT campaigns conducted during the first part of the spawning period, *M. polli* (deeper species) also appeared less sexually mature than *M. senegalensis* (shallower species), except in the 0911 campaign (fig. 5).

madurez avanzada, lo que imposibilitó compararlas con total simultaneidad.

Se utilizó una técnica histológica estándar, mediante deshidratación en series de etanol y n-butanol, e inclusión en parafina a 60 °C. Las secciones de 10 μ m fueron teñidas con tricómico de Mallory. Se identificaron las estructuras y la actividad reproductora según el proceso de desarrollo ovocítico descrito por Murua (2006). Se empleó un fotomicroscopio Leyca y el analizador de imagen Image-Pro Plus V. 6.0 (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>). Por último, se midieron los dos diámetros perpendiculares mayores de los ovocitos mediante el programa ImageJ 1.36b (2009) en tres ejemplares de cada especie (450 en *M. senegalensis* y 717 en *M. polli*), y se calculó su promedio. Las gónadas empleadas en las mediciones estaban en estado de maduración final a excepción de un ejemplar en migración temprana de *M. polli*. Se obtuvieron las frecuencias de diámetros en cuatro etapas principales del desarrollo ovocitario: crecimiento primario, alveolo cortical, vitelogénico y maduración (Murua 2006).

RESULTADOS

Época y zonas de puesta

La serie temporal mensual de los desembarcos de *huevas* mostró una estacionalidad significativa (al nivel de 0.1%) que explica un alto porcentaje de la variabilidad de la serie. Los resultados indicarían la existencia de una época de puesta invernal muy definida entre noviembre y febrero, con un pico en los meses de diciembre y enero, tal y como se observa en la representación gráfica del componente estacional por mes estimado en la serie sobre una media teórica de cero (fig. 2). La rutina X-12 ARIMA seleccionó una media móvil 3×3 como la mejor estimación del factor estacional.

La curva del IGS fue unimodal, mostrando una estación reproductiva en ambas especies aún más amplia entre septiembre y marzo (fig. 3). La especie costera, *M. senegalensis*, mostró mayores valores del índice al inicio de dicho periodo que la especie de profundidad, *M. polli*, mientras que ésta presentó un mayor índice en los últimos meses.

Los porcentajes de los estados de madurez por sexos de ambas especies confirmaron un estado algo más retrasado de *M. polli* con respecto a *M. senegalensis* en los meses de septiembre y octubre (fig. 4). Se observaron tanto hembras con ovocitos hidratados como en postpuesta de la merluza senegalesa, pero casi ninguna en puesta y una mayor proporción de inmaduras de la merluza de Benguela. Los machos aparecen adelantados en la puesta en las dos especies aunque de nuevo *M. senegalensis* presentó porcentajes más elevados en puesta y postpuesta. También en las campañas oceanográficas realizadas en la primera fase de la puesta, la merluza de profundidad apareció menos desarrollada sexualmente que la costera, a excepción de la campaña MAURIT 0911 (fig. 5).

En el periodo reproductivo 2003–2004 se localizaron los ejemplares maduros y en puesta (estados 2 y 3) de ambos

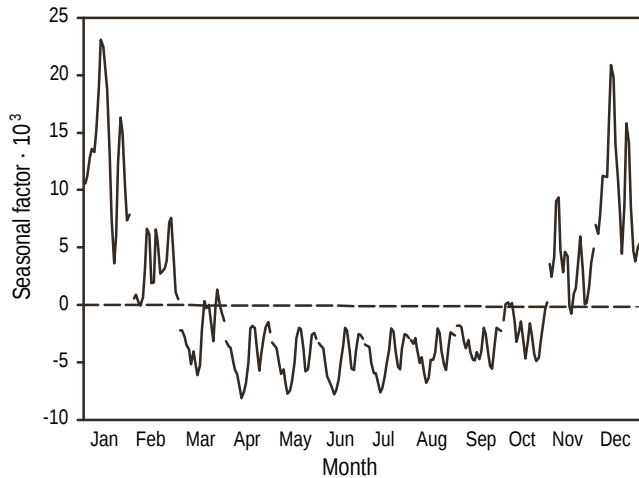


Figure 2. Seasonal variation of monthly female gonad (roe) landings (1984 to 2006). Analysis performed using the X-12 ARIMA routine.

Figura 2. Componente estacional por mes de la serie temporal de las descargas de gónadas de hembras (*huevas*) entre 1984 y 2006 según la rutina X-12 ARIMA.

During the 2003–2004 reproductive period, maturing and spawning individuals (stages 2 and 3) of both sexes were found between 16°N and 18°N in the case of *M. polli*, and further north, between 18°N and 19°N, in the case of *M. senegalensis* (fig. 6). Note that a high percentage of mature males and females (stage 3) of both species was found around 18°N.

Figure 7 shows the clear bathymetric segregation shown by these hakes. Maturing and spawning males and females (stages 2 and 3) of *M. polli* were distributed between 566 and 653 m mean depth, whereas those of *M. senegalensis* were found between 274 and 316 m. Males of both species occurred at lower depths than females in the first two stages, deeper in the post-spawning stage, and at similar depths during the spawning stage.

The georeferenced analysis of the proportion of females with hydrated oocytes during the spawning months showed a higher concentration of *M. polli* from 19°N (corresponding to the latitude of Cape Timiris, 19°21'N) southwards, at a depth between 300 and 800 m. A significant proportion was also caught between 16°N and 17°N, but at lesser depths (300–500 m). Spawning *M. senegalensis* females occurred throughout the study area, including between 19°N and 20°N, and at depths between 100 and 500 m (fig. 8).

Sex ratio

The sex ratio (*R*, males:females) per 1-cm size class obtained for the MAURIT campaigns, conducted during the spawning season, significantly favored females in the case of both species. Overall *R* was 1:1.7 (χ^2 , $n = 58$, $P < 0.001$) for *M. polli* and 1:1.5 (χ^2 , $n = 55$, $P < 0.001$) for *M. senegalensis*. The coefficients of variation (%) of these estimates were

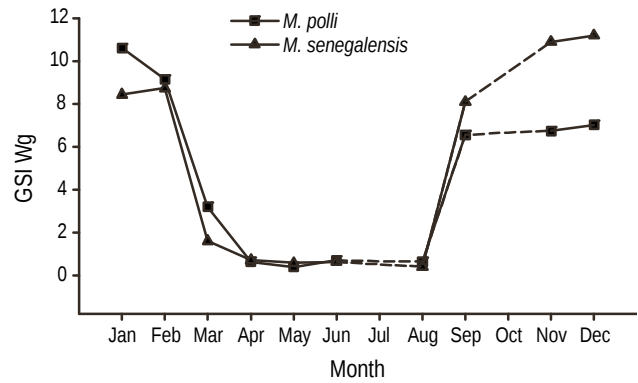


Figure 3. Annual progression of the gonadosomatic index (GSI) calculated for female *Merluccius polli* and *M. senegalensis* with gutted weight.

Figura 3. Evolución del índice gonadosomático (con el peso eviscerado) de las hembras de las dos especies de merluza negra en un ciclo anual.

sexos de *M. polli* entre 16°N y 18°N y, más al norte, entre 18°N y 19°N en el caso de *M. senegalensis* (fig. 6). Hay que destacar que se observó un porcentaje elevado de ejemplares maduros (estado 3) de las dos especies y en los dos sexos alrededor de 18°N.

La figura 7 muestra la clara segregación batimétrica que presentaron estas merluzas. Los machos y las hembras en maduración y en puesta (estados 2 y 3) de la especie de profundidad se distribuyeron entre 566 y 653 m en promedio, mientras que los de la especie costera se localizaron entre 274 m y 316 m. Los machos de ambas especies se encuentran a menor profundidad que las hembras en los dos estadios iniciales, a mayor profundidad en la postpuesta, y a una profundidad muy próxima en estado de puesta.

El análisis georeferenciado de la proporción de hembras con ovocitos hidratados durante los meses de puesta mostró una mayor concentración de *M. polli* desde la latitud de cabo Timiris (19°21'N), hacia el sur y a una profundidad entre 300 y 800 m; éstas también se capturaron en proporciones importantes entre 16°N y 17°N, pero a menor profundidad (300–500 m). Las hembras en puesta de *M. senegalensis* se localizaron en toda el área de estudio, también al norte entre 19°N y 20°N, y en fondos comprendidos entre 100 y 500 m (fig. 8).

Proporción de sexos

La proporción de sexos (*R*, machos:hembras) por rangos de talla de 1 cm obtenida de las campañas MAURIT, realizadas en época de puesta, estuvo significativamente a favor de las hembras en las dos especies. En *M. polli* la *R* global fue de 1:1.7 (χ^2 , $n = 58$, $P < 0.001$) y en *M. senegalensis* de 1:1.5 (χ^2 , $n = 55$, $P < 0.001$). Los coeficientes de variación (%) de estas estimaciones fueron algo mayores en la especie costera (2.9)

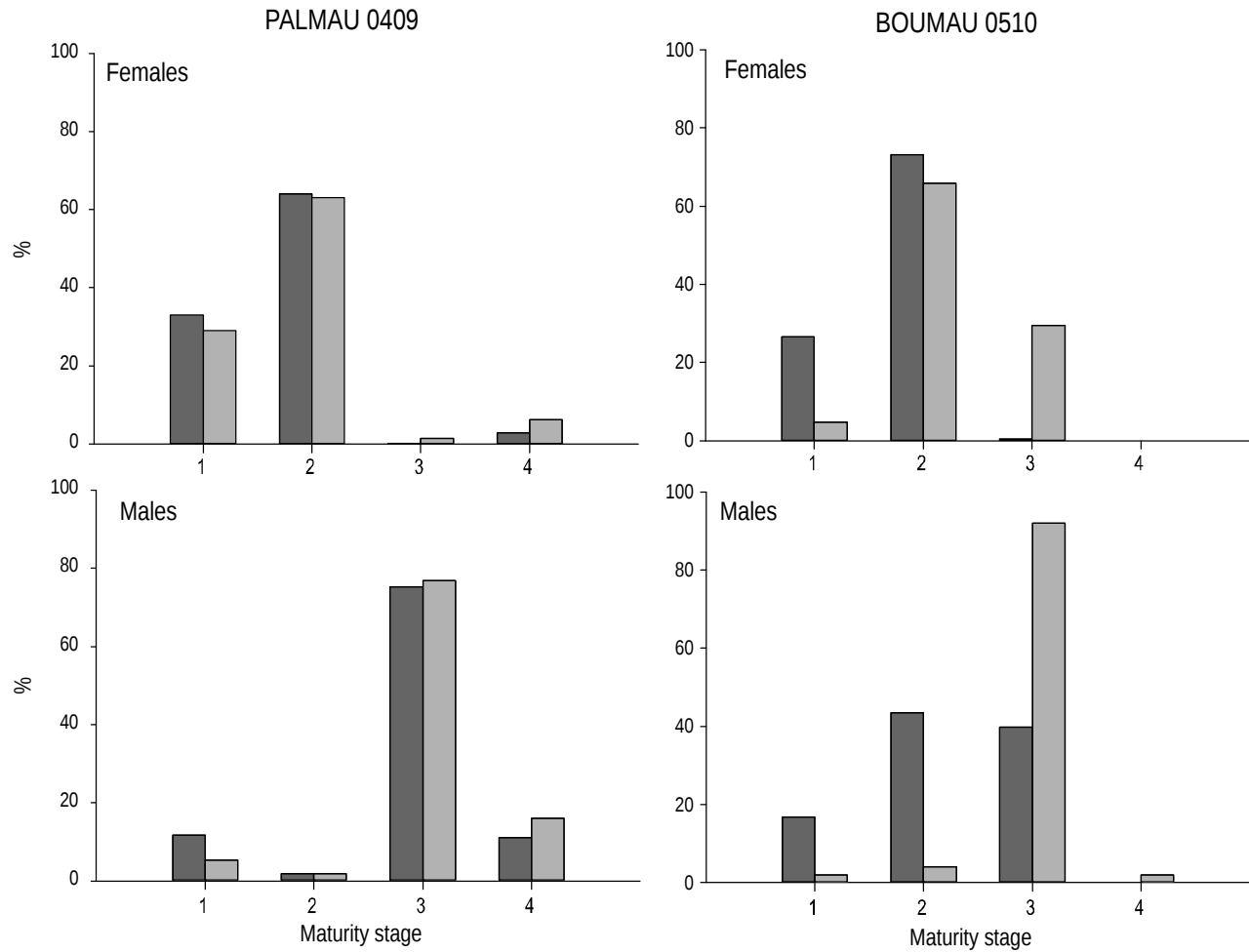


Figure 4. Percentage of male and female maturity stages (*Merluccius polli*: dark grey bar, *M. senegalensis*: pale grey bar) in September (PALMAU 0409) and October (BOUMAU 0510).

Figura 4. Porcentajes de los estados de madurez de machos y hembras de las dos especies de merluza negra (*M. polli*: barra oscura, *M. senegalensis*: barra clara) en los meses de septiembre (PALMAU 0409) y octubre (BOUMAU 0510).

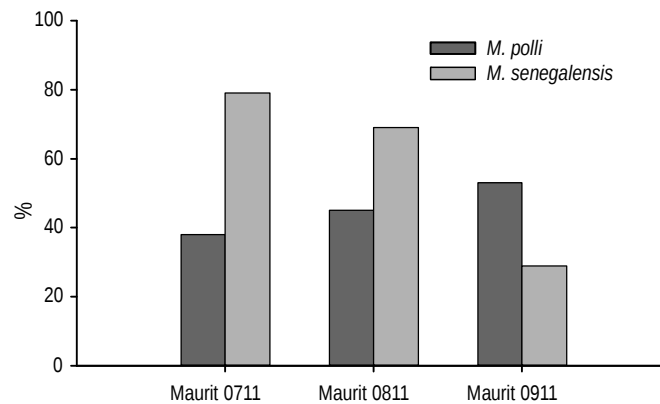


Figure 5. Percentage of mature individuals (stages 2 and 3) of both black hake species. Data from the MAURIT 0711, 0811, and 0911 research surveys.

Figura 5. Porcentajes de los ejemplares maduros (estados 2 y 3) de las dos especies de merluza negra en las campañas de investigación pesquera, MAURIT 0711, 0811 y 0911.

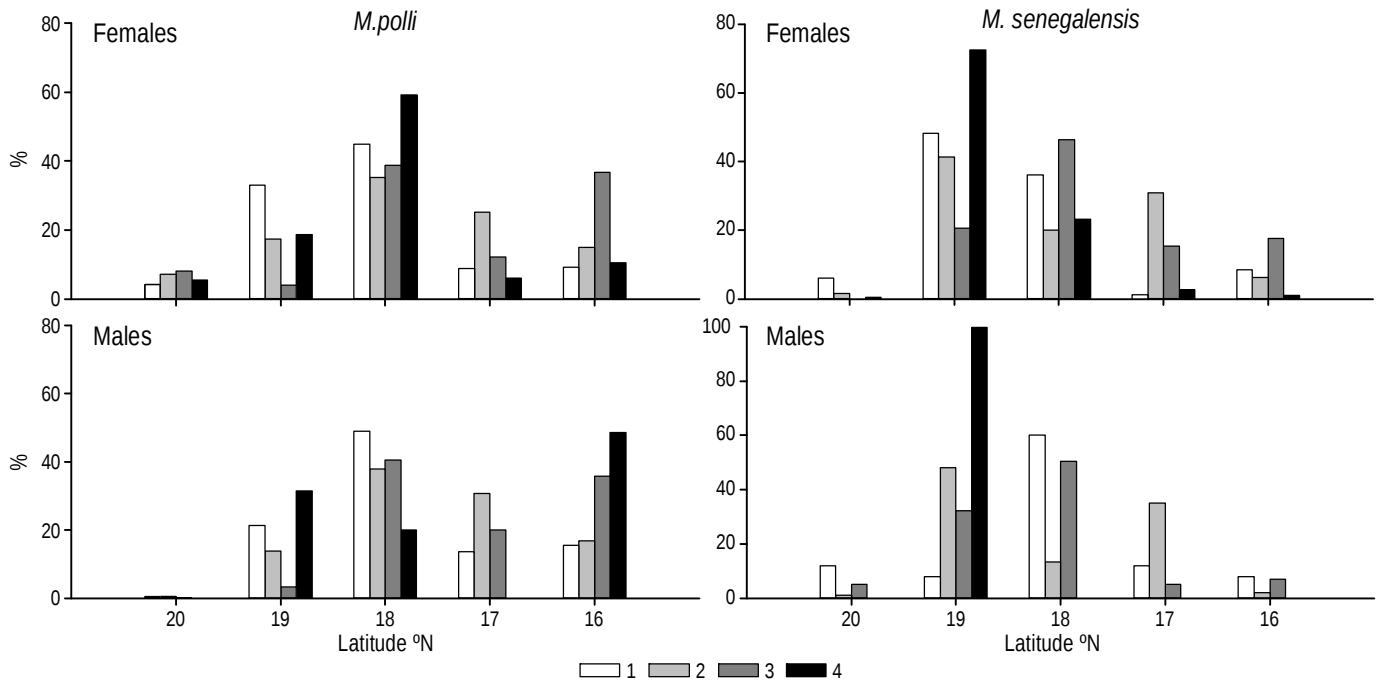


Figure 6. Latitudinal variation of the maturity stages (1–4) for both black hake species and sexes during the 2003–2004 spawning season.
Figura 6. Porcentajes de los estados de madurez por grado de latitud por especie y sexo en el periodo reproductivo 2003–2004.

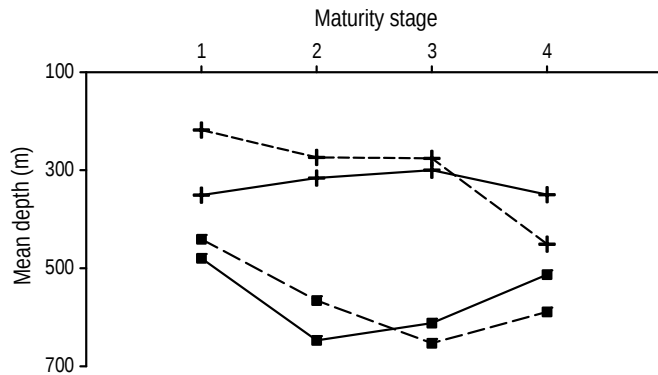


Figure 7. Bathymetric variation of the maturity stages by species (*Merluccius polli*: ■, *M. senegalensis*: +) and sex (males: dashed line, females: straight line) during the 2003–2004 spawning period.

Figura 7. Distribución batimétrica de los estados de madurez por especie (*M. polli*: ■, *M. senegalensis*: +) y sexo (machos: línea discontinua, hembras: línea continua) en el periodo reproductivo 2003–2004.

higher for *M. senegalensis* (2.9), the shallower hake, than for *M. polli* (1.8), the deeper hake. By size classes, *M. polli* females dominated as of 43 cm TL and *M. senegalensis* females as of 49 cm TL. Prior to these sizes, *R* was more balanced with an approximate overall ratio of 1:1 (fig. 9). The smallest specimens of *M. polli* measured 12 cm TL and those of *M. senegalensis*, 22 cm TL, except for a female that measured 16 cm TL. Specimens of both sexes of *M. senegalensis* had larger sizes (82.9 and 67.7 cm TL for females and males,

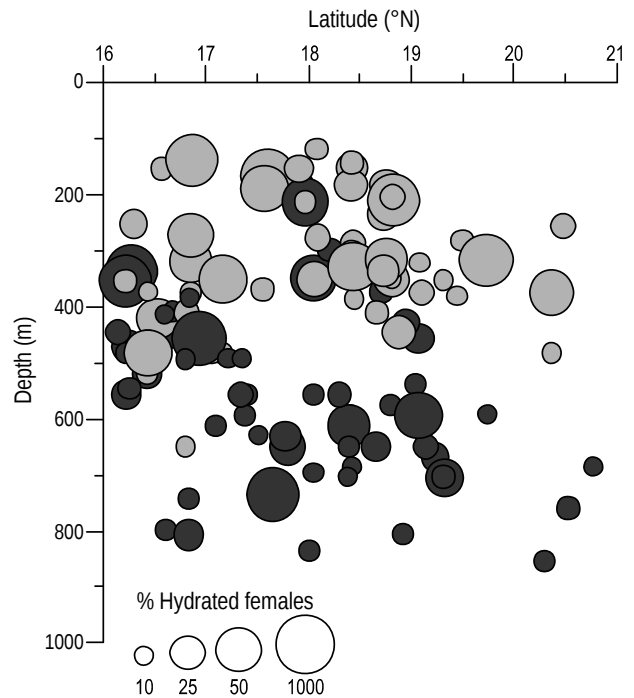


Figure 8. Distribution of females with hydrated oocytes (*M. polli*: dark, *M. senegalensis*: pale) by latitude and depth (monthly aggregated data for November–February from 2003 to 2007).

Figura 8. Distribución de las hembras con ovocitos hidratados de las dos especies (*M. senegalensis*: claro, *M. polli*: oscuro) por grado de latitud y en profundidad. Datos agregados de los meses de noviembre a febrero entre 2003 y 2007.

respectively) than *M. polli* (71.1 and 58.5 cm TL, respectively).

Analysis of *R* according to fishing gear revealed a much higher percentage of females caught by longliners (1:5.0 for *M. polli* and 1:3.6 for *M. senegalensis*) (χ^2 , $P < 0.001$) than by commercial trawlers (1:1.9 and 1:1.6, respectively) (χ^2 , $P < 0.001$).

During the spawning months of 2003 to 2007, females were significantly more numerous than males throughout the study area: 1:4.0 for *M. polli* and 1:2.5 for *M. senegalensis* (χ^2 , $P < 0.001$). By latitude, some increase in the percentage of males was observed between 16° N and 17° N for *M. polli* (1:2.0) and between 18° N and 19° N for *M. senegalensis* (1:1.5) (fig. 10).

Size at first maturity

The size at first maturity of both species (by sex and pooled sexes) and the parameters of the logistic function for the different time periods considered are shown in table 2, except in the case of male *M. senegalensis* from 2005–2006, because of the small number of specimens caught. In all cases, L_{50} was clearly higher for females than for males.

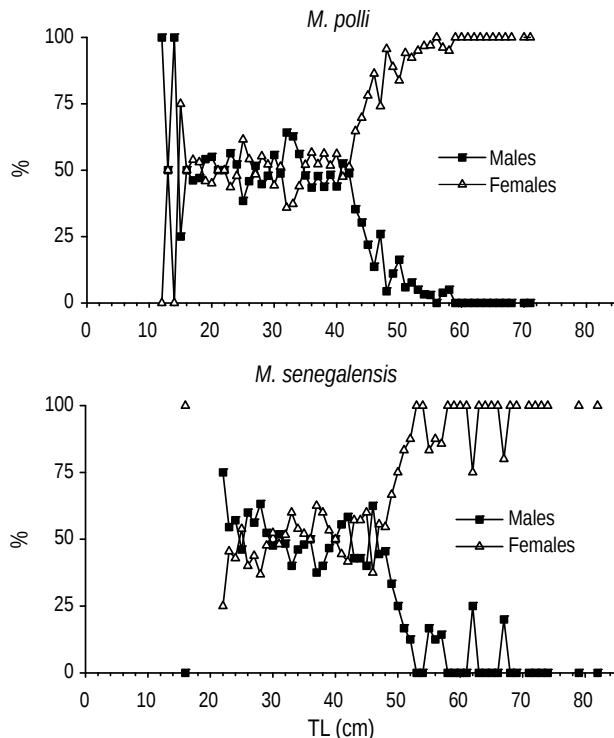


Figure 9. Percentage of sexes by size (TL) for both black hake species. Data from the MAURIT 0711, 0811, and 0911 research surveys.

Figura 9. Proporciones sexuales por talla de ambas especies durante las campañas de investigación pesquera MAURIT 0711, 0811 y 0911.

que en la de profundidad (1.8). Por clases de talla las hembras dominaron a partir de 43 cm de LT en *M. polli* y de 49 cm en *M. senegalensis*. Hasta esas tallas la *R* fue más equilibrada con una proporción global aproximada de 1:1 (fig. 9). Se capturaron ejemplares de *M. polli* desde los 12 cm de LT, y de *M. senegalensis* desde los 22 cm, a excepción de una hembra de 16 cm. Las tallas máximas en ambos sexos fueron mayores en la merluza costera (82.9 cm de LT en hembras y 67.7 cm en machos) que en la merluza de profundidad (71.1 y 58.5 cm LT, respectivamente).

Al analizar estas *Rs* por arte de pesca se observó un porcentaje mucho mayor de hembras en el palangre (1:5.0 en *M. polli* y 1:3.6 en *M. senegalensis*) (χ^2 , $P < 0.001$) frente al arrastre comercial (1:1.9 y 1:1.6) (χ^2 , $P < 0.001$).

Durante los meses de puesta entre 2003 y 2007 las hembras fueron significativamente mucho más numerosas que los machos en toda la zona de estudio: 1:4.0 en *M. polli* y 1:2.5 en *M. senegalensis* (χ^2 , $P < 0.001$). Por grado de latitud se observó tan sólo cierto incremento en el porcentaje de machos entre 16° N y 17° N en *M. polli* (1:2.0), y entre 18° N y 19° N en *M. senegalensis* (1:1.5) (fig. 10).

Talla de primera madurez

Las tallas de primera madurez de las dos especies, por sexos y total de ejemplares y los parámetros de la función logística en los distintos periodos de tiempo considerados se recogen en la tabla 2, a excepción de los machos de *M. senegalensis* del periodo 2005–2006, dado el escaso número de ejemplares capturados. En todos los cálculos se observó claramente una mayor L_{50} de las hembras con respecto a los machos.

Los coeficientes de variación obtenidos en los ajustes fueron siempre más bajos para *M. polli*, la especie de profundidad, que está mejor representada en los muestreos, que para la costera *M. senegalensis*. También fueron menores en las hembras que en los machos, excepto en las campañas oceanográficas, donde hubo una mejor representación de los machos en las tallas menores.

En la estación reproductiva 2003–2004 se mostraron diferencias evidentes entre las dos especies, con una mayor L_{50} para *M. polli* (41.7 cm LT) que para *M. senegalensis* (37.1 cm LT) (tabla 2). El gran número de ejemplares examinados de las dos especies en este periodo confiere robustez a los resultados. Sin embargo, en el segundo periodo, 2005–2006 se obtuvo una L_{50} muy similar (42.2 cm LT en *M. polli* y 42.8 cm LT en *M. senegalensis*), aunque estos resultados deben ser tomados con precaución en la especie costera debido a la desviación en los parámetros de los machos.

Desde un punto de vista estadístico, todos los factores analizados influyen en las ojivas de madurez obtenidas, que son significativamente distintas. La talla y el sexo explicarían mediante GLM más del 92% de la variabilidad de los parámetros estimados.

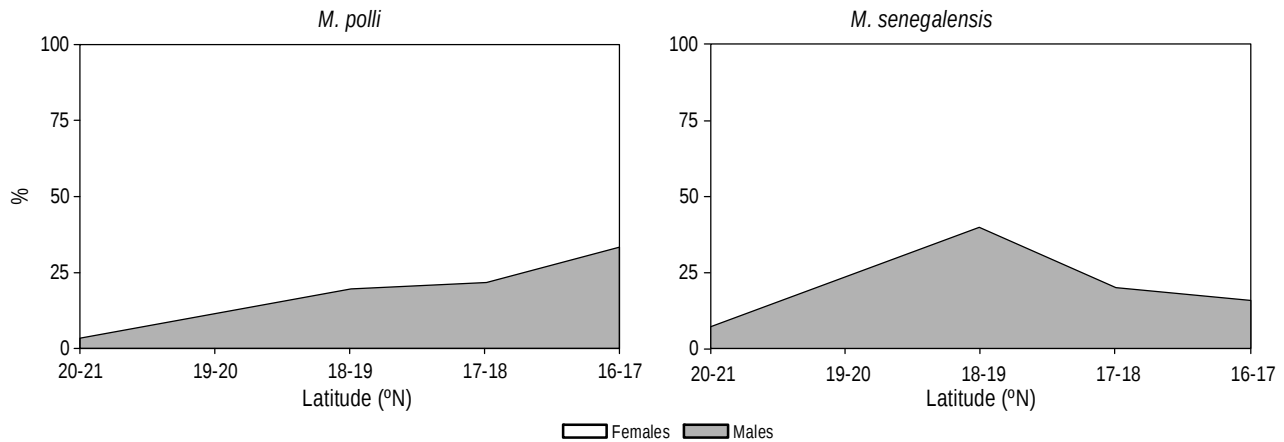


Figure 10. Percentage of sexes by latitude for both black hake species (monthly aggregated data for November–February from 2003 to 2007).
Figura 10. Proporciones sexuales por grado de latitud de ambas especies. Datos agregados de los meses de noviembre a febrero entre 2003 y 2007.

Table 2. Number of individuals (N), size at first maturity (L_{50}), parameters of the logistic function (a and b), and coefficients of variation (CV, %) estimated for *Merluccius polli* and *M. senegalensis* by sex and pooled sexes in two spawning periods (2003–2004 and 2005–2006) and the trawl surveys (MAURIT) conducted in 2007, 2008, and 2009.

Tabla 2. Número de ejemplares (N), talla de primera madurez (L_{50}), parámetros de la función logística (a y b) y coeficientes de variación (CV, %) estimados en ambas especies por sexos y total de ejemplares en los dos periodos de puesta, 2003–2004 y 2005–2006, y en las campañas oceanográficas de arrastre realizadas entre 2007 y 2009.

Parameter	<i>M. polli</i>			<i>M. senegalensis</i>		
	Males	Females	Total	Males	Females	Total
2003–2004						
N	1161	3392	4553	385	1302	1687
L_{50}	37.9	44.4	41.7	33.5	39.3	35.7
a	−20.051	−19.727	−15.231	−11.322	−12.682	−9.623
b	0.5294	0.4443	0.3649	0.3381	0.3229	0.2695
CV L_{50}	0.7	0.4	0.4	2.1	1.8	1.4
CV a	7.3	4.1	3.5	18.2	12.1	8.5
CV b	7.0	4.0	3.4	17.1	10.7	7.6
2005–2006						
N	694	3637	4335		558	629
L_{50}	36.2	44.7	42.2	—	43.6	42.8
a	−16.060	−20.398	−13.252	—	−19.420	−19.426
b	0.4340	0.4536	0.3086	—	0.4454	0.4535
CV L_{50}	0.7	0.3	0.4	—	0.7	0.7
CV a	10.8	3.7	3.2	—	12.4	12.2
CV b	10.6	3.6	3.0	—	12.6	12.3
2007–2009 surveys						
N	694	1161	1890	224	362	586
L_{50}	29.5	44.2	37.1	29.6	39.7	35.1
a	−11.980	−15.498	−6.215	−10.350	−22.093	−8.599
b	0.4055	0.3457	0.1660	0.3493	0.5569	0.2452
CV L_{50}	1.1	0.7	1.0	2.1	1.2	1.4
CV a	9.5	10.2	4.2	15.5	15.4	8.2
CV b	9.0	9.9	4.1	14.9	15.6	7.9

The coefficients of variation obtained were always lower for *M. polli* (deeper species), which is better represented in the samples than *M. senegalensis*. They were also lower for females than for males, except in the campaigns where smaller-sized males were better represented.

In the 2003–2004 reproductive period, differences were observed between species, the L_{50} of *M. polli* (41.7 cm TL) being higher than that of *M. senegalensis* (37.1 cm TL) (table 2). The number of specimens of both species examined was high during this period, giving robustness to the results. In the 2005–2006 period, however, the L_{50} values were very similar (42.2 cm TL for *M. polli* and 42.8 cm TL for *M. senegalensis*), though these results must be taken with caution in the case of the coastal species because of the deviation in male parameters.

From a statistical viewpoint, all the factors analyzed influence the maturity ogives obtained, which are significantly different. Size and sex (GLM) explained more than 92% of the variability of the estimated parameters.

Histology of ovaries

In *M. senegalensis* we identified four gonads in the advanced vitellogenic stage, three in the early migration stage, and nine mature gonads with hydrated oocytes, compared with only two in this stage in *M. polli*. In *M. polli* we identified the only gonad in the early vitellogenic stage, eight in the advanced vitellogenic stage, and three in the early migration stage. All observations revealed the coexistence of oocytes at different stages of development. Qualitatively, very few atresic oocytes were observed in both hakes, while a large number of postovulatory follicles (POFs) in various degrees of degeneration were observed in *M. senegalensis* but none in *M. polli*. The size-frequency distribution of oocyte diameter is shown in figure 11 for each species. As can be seen, in both cases the diameter frequency of the different stages of oocyte development overlap, especially the previtellogenic (primary growth and cortical alveoli) and vitellogenic phases, resulting in a continuous distribution. The distribution of oocytes in the maturation stage is slightly distanced, though not discontinuous, from the following sets of developing oocytes, showing better defined modes.

DISCUSSION

The spawning season of both species in Mauritanian waters occurred from September to March, as has also been documented for *M. senegalensis* (Sobrino *et al.* 1990). Sexual activity initiates in September and intense spawning occurs between November and February. This period coincides with the hydrological seasons of the region: warm-cool season, in November and December, and beginning of the cold season, which extends from January to May (Anonymous 2002). It seems likely that the spawning periods of each species overlap, thus lengthening the reproductive

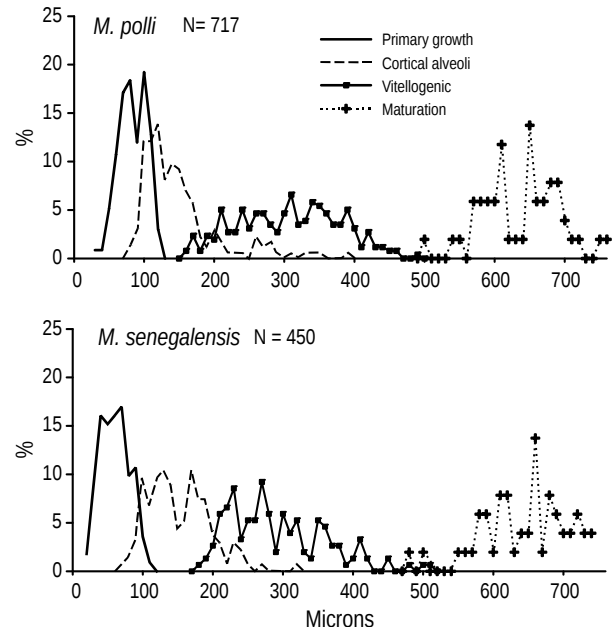


Figure 11. Oocyte diameter frequency distribution in three individuals of each species, *Merluccius polli* and *M. senegalensis*.

Figura 11. Distribución de frecuencias de diámetros de los ovocitos en tres ejemplares de cada especie, *M. polli* y *M. senegalensis*.

Histología de ovarios

En *M. senegalensis* se identificaron cuatro gónadas en vitelogenia avanzada, tres en migración temprana y nueve en maduración final con ovocitos hidratados, contra sólo dos en este estado en *M. polli*. Igualmente, en *M. polli* se reconoció la única gónada en vitelogenia temprana, además de ocho en vitelogenia avanzada y tres en migración temprana. En todas las observaciones realizadas coexisten ovocitos en distintas fases de desarrollo. Cualitativamente también se observaron muy pocos ovocitos atresicos en ambas merluzas, y un gran número de folículos postovulatorios (POFs) en distintos grados de degeneración en *M. senegalensis*, pero ninguno en *M. polli*. Por último, las frecuencias de tallas de diámetro de los ovocitos de cada especie se muestran en la figura 11. En ambas especies se observó que las distribuciones de frecuencias de diámetro de los distintos estados de desarrollo ovocitario se solapan, sobre todo el previtelogénico (crecimiento primario y alveolo cortical) y el vitelogénico, dando lugar a una distribución continua. La distribución de los ovocitos en maduración se presenta un poco más distanciada de las siguientes tandas de ovocitos en desarrollo, aunque sin discontinuidad, mostrando unas modas más definidas.

DISCUSIÓN

La época de puesta para ambas especies en aguas de Mauritania se desarrolla entre septiembre y marzo, periodo citado también para la merluza senegalesa (Sobrino *et al.*

period. The results obtained from the GSI, as well as those derived from other analyses, indicate that the coastal species, *M. senegalensis*, initiates spawning earlier than the deep-water species, *M. polli*, which remains more active at the end of the period. In the PALMAU 0403 campaign (March), *M. polli* females in advanced maturation or spawning stages were captured, but none of the specimens of *M. senegalensis* showed those stages. It is logical to assume that spawning of these two species may not occur simultaneously given the different hydrological environments in which they live and reproduce. The observation that males spawn earlier than females has been made for these and other hakes and for other teleosts (Maurin 1954, Dautre 1960, Pájaro *et al.* 2005, Mouine *et al.* 2007).

The breeding grounds are located in the central and southern parts of the study area, removed from the permanent upwelling zone off Cape Blanc. In the central part, to the south of Cape Timiris, significant winter upwelling occurs (Mittelstaedt 1991), where large assemblages of *M. senegalensis* breeders are found; *M. polli* breeders are found slightly further south and are not as numerous. In the southern part, in a vast area receiving Senegal River mud deposits (16°00' N), large concentrations of mature females of both species are found even at similar depths (300–500 m). This is consistent with the reproductive migration undertaken by black hake in winter to more southern Mauritanian and Senegalese waters (Bourdine 1986, Caverivière *et al.* 1986, Wysokinski 1986), and with the cooling of Mauritanian waters by the descent of the cold Canary Current (Zenk *et al.* 1991, Anonymous 2002).

Despite the large number of females examined, only very few had hydrated oocytes, which hampers the characterization of the spawning areas (Christiansen and Cousseau 1971). A similar observation has been made for other hake, also in reproductive stages, and different hypothesis have been proposed to explain this fact, including inaccessibility to fishing gear or food (Botha 1986, Punt and Leslie 1991, Louge 1996). Other factors such as the speed of the hydration process and oocyte expulsion (Sarano 1984, Murua 2006), as well as fishing stress may also have an effect. The few females found with hydrated oocytes should thus be considered indicators of spawning areas.

A detailed spatial analysis of these spawning females revealed large concentrations of both species associated with large canyon heads in the central (18°42' N to 18°02' N) and southern (16°50' N to 16°30' N) parts of the study area, *M. polli* occurring at deeper depths and along canyon edges, areas less accessible to trawl gear. Only 6% of the *M. polli* females captured had hydrated oocytes in comparison with 13% of *M. senegalensis* females. It is difficult to establish spawning depth based solely on the bathymetric distribution of the mature females caught. They could be moving to shelf areas to spawn (Hickling 1930, Belloc 1935), which may also be inaccessible to certain fishing gear. In the case of black hake, spawning females were caught in very deep waters,

1990). La actividad sexual comienza en septiembre y la puesta es intensa entre noviembre y febrero. Este periodo coincide con las estaciones hidrológicas del área: la cálida-fría, que se produce en los meses de noviembre y diciembre, y comienzos de la fría, que comprende de enero a mayo (Anonymous 2002). Parece probable que se produzca un solapamiento de los periodos de puesta de cada especie, lo que alargaría la etapa reproductiva de la mezcla. Los resultados obtenidos con el IGS, así como los derivados de otros análisis, apuntan a un adelanto de la especie costera, *M. senegalensis*, con respecto a la de aguas profundas, *M. polli*, que continúa más activa al final del periodo. En la campaña PALMAU 0403, realizada en marzo, se capturaron hembras de *M. polli* en avanzado estado de maduración o en puesta, pero no se pescó ninguna de *M. senegalensis* en esos estados. Parece lógico pensar que puedan producirse desfases en la puesta de las dos especies y que ésta no sea totalmente simultánea, dado los diferentes entornos hidrológicos en los que viven y se reproducen. El adelanto de los machos con respecto a las hembras es un hecho constatado en estas y otras merluzas, y en otros teleósteos (Maurin 1954, Dautre 1960, Pájaro *et al.* 2005, Mouine *et al.* 2007).

Las zonas de reproducción se encuentran en el centro y el sur del área de estudio, evitando el afloramiento permanente de cabo Blanco. En la zona central, al sur de cabo Timiris, se producen importantes afloramientos invernales (Mittelstaedt 1991) en donde se encuentran los reproductores de *M. senegalensis* en agregaciones importantes, y los de *M. polli*, algo más meridionales y en menor proporción. En el sur, en una amplia zona de fangos ligada a los aportes del río Senegal (16°00' N), se localizan importantes concentraciones de hembras maduras de las dos especies incluso a profundidades similares entre 300 y 500 m. Este hecho concuerda con la migración reproductiva que realizan las merluzas negras durante el invierno hacia zonas más meridionales de Mauritania y aguas de Senegal (Bourdine 1986, Caverivière *et al.* 1986, Wysokinski 1986), y que coincide con el enfriamiento de las aguas mauritanas por el descenso de la corriente fría de Canarias (Zenk *et al.* 1991, Anonymous 2002).

A pesar del gran número de hembras examinadas la proporción con ovocitos hidratados fue muy baja, lo que dificulta la caracterización de las áreas de puesta (Christiansen y Cousseau 1971). Este hecho ha sido constatado en otras merluzas, también en etapas reproductivas, y se han planteado distintas hipótesis para su explicación como la inaccesibilidad a los artes de pesca o la alimentación (Botha 1986, Punt y Leslie 1991, Louge 1996). También podrían influir otros factores como la rapidez del proceso de hidratación y emisión de los ovocitos (Sarano 1984, Murua 2006), y el propio estrés de la pesca. Las pocas hembras con ovocitos hidratados presentes en las capturas deben ser consideradas, por tanto, como indicadores de zonas de puesta.

En un análisis espacial detallado de estas hembras en puesta se han observado importantes concentraciones de las

especialmente de *M. polli*. Mientras no se puede afirmar con certeza absoluta, es factible que estas especies desovan a mayores profundidades que otras especies del género, como *M. hubbsi*, hallado a 50 m (Sabatini 2004, Pájaro *et al.* 2005), o *M. merluccius*, cuyos desovadores alcanzan hasta 150 m o el borde del talud (Pérez y Pereiro 1985, Álvarez *et al.* 2004). Las merluzas muestran una distribución batimétrica similar a la de las merluzas negras y desovan a grandes profundidades, la especie *M. paradoxus*, llegando a 500 m y la especie costera, *M. capensis*, ligeramente más allá de 300 m (Botha 1985, Osborne *et al.* 2000).

No obstante, la fuerte diferencia batimétrica observada entre ambas merluzas sin duda indica que *M. polli* desova a mayores profundidades (300–500 m o más) que *M. senegalensis* (100–400 m o menos) y que, aunque desovan en áreas proximales y a profundidades similares, no se encuentran juntas en el momento de desovar.

Los lugares de reproducción coinciden con los reportados por otros autores (Maurin 1954, García 1982, Wysokinski 1986), aunque sus estudios no exploraron las profundidades analizadas aquí. Es también probable que el área de desova se extienda a las aguas senegalesas (García 1982, Ramos y Fernández 1995, Lloris *et al.* 2003).

La alta proporción de hembras halladas en este estudio puede estar relacionada con las migraciones, como se ha observado por otros autores en esta y otras áreas (Botha 1986, Caverivière *et al.* 1986, Bezzi *et al.* 1995, Tingley *et al.* 1995). Las diferentes vidas medias y tasas de crecimiento y mortalidad de cada sexo también pueden tener un efecto (Lucio *et al.* 2000, Piñeiro y Sainza 2003). El *R* estimado para las campañas MAURIT (Lofoten) fue similar al estimado para las campañas BOUMAU (comerciales) para las mismas fechas en 2003. En ambos casos, las muestras no se tomaron a profundidades menores de 100–80 m, donde un gran número de machos de ambas especies, especialmente la merluza costera, probablemente ocurre. La pesca se realiza a grandes profundidades para capturar ejemplares grandes, que son normalmente hembras, y esto también ha introducido un sesgo en la información proporcionada por la pesca.

La alta selectividad de las linternas para hembras puede estar relacionada con el tamaño del anzuelo y/o con el comportamiento competitivo y prolongado de los machos durante la temporada de desova (Maurin 1954, Doutre 1960, Wysokinski 1986, Pájaro *et al.* 2005, Groison 2010), lo que puede afectar su comportamiento. En cualquier caso, este hallazgo no puede ser debido a los sitios de pesca, ya que el muestreo sistemático se realizó con este equipo.

La más realista proporción de sexos para la temporada de desova se obtuvo en las linternas (MAURIT), ya que la especie costera, *M. senegalensis*, fue mejor representada en algunas clases de tamaño que en las linternas comerciales (BOUMAU). Es importante señalar que estudios previos han hallado una alta proporción de hembras de estas especies (Maurin 1954, Postel 1955, Wysokinski 1986), a pesar de muestrear a profundidades menores de 600–800 m. Doutre (1960) reportó ratios de 1:1.8 y 1:3.6 para *M. polli* y *M. senegalensis*, respectivamente, mientras que los ratios para *M. senegalensis* varían de 1:1.3 a 1:1.5 (Cervantes y Goñi 1986, Sobrino *et al.* 1990).

Las especies asociadas a las cabeceras de grandes cañones en el centro (18°42' N a 18°02' N) y sur (16°50' N a 16°30' N) del área de estudio, donde *M. polli* se localiza a mayor profundidad y en los bordes de los cañones, que son zonas más complicadas y menos accesibles para las artes de arrastre; en efecto, se capturó tan sólo 6% de hembras con ovocitos hidratados de esta especie frente a 13% de *M. senegalensis*. Es difícil establecer la profundidad de desova en base sólo a la batimetría de las hembras maduras capturadas. Estas podrían estar dirigiéndose hacia la desova a zonas de la plataforma (Hickling 1930, Belloc 1935) que sean también inaccesibles para ciertas artes de pesca. En el caso de las merluzas negras, las hembras en plena desova se capturaron además en aguas muy profundas, sobre todo las de *M. polli*. Es factible que estas especies realicen la desova a mayor profundidad que otras especies del género como *M. hubbsi*, citada a 50 m (Sabatini 2004, Pájaro *et al.* 2005), o *M. merluccius* cuyos reproductores se localizan hasta 150 m o en el borde de la plataforma (Pérez y Pereiro 1985, Álvarez *et al.* 2004); aunque esto no es posible precisarlo con exactitud. En las merluzas del Cabo, de comportamiento batimétrico similar a las merluzas negras, se ha descrito la desova a gran profundidad, alcanzando la especie de fondo *M. paradoxus* los 500 m y la especie costera *M. capensis* algo más de 300 m (Botha 1985, Osborne *et al.* 2000).

Pero la fuerte diferencia batimétrica existente entre ambas merluzas negras sin duda implica que la profundidad de desova debe ser mayor en *M. polli* (entre 300 y 500 m o incluso más) que en *M. senegalensis* (entre 100 y 400 m o menos) y que, aunque estén en zonas y profundidades próximas, no se encuentran juntas en el momento del desova.

Las zonas reproductivas coinciden en gran medida con las descritas por otros autores (Maurin 1954, García 1982, Wysokinski 1986), aunque sus estudios no alcanzaron las profundidades de prospección analizadas en este trabajo. Es muy probable además que la zona de desova se amplíe hasta las aguas senegalesas (García 1982, Ramos y Fernández 1995, Lloris *et al.* 2003).

La elevada proporción de hembras encontrada en este estudio puede estar relacionada con las migraciones que se producen para la desova, tal y como han encontrado otros autores en esta y otras áreas (Botha 1986, Caverivière *et al.* 1986, Bezzi *et al.* 1995, Tingley *et al.* 1995). También debe influir, sin duda, la distinta tasa de crecimiento, mortalidad y longevidad de cada sexo (Lucio *et al.* 2000, Piñeiro y Sainza 2003). El *R* estimado en las campañas oceanográficas con el arte de arrastre Lofoten fue en general muy similar al estimado en los arrastreros comerciales en las mismas fechas en 2003. En ninguno de estos casos se prospectó a menos de 100–80 m, donde debe localizarse una gran parte de los machos de ambas especies, sobre todo de la merluza costera. Los buques de arrastre faenan a grandes profundidades en la búsqueda de ejemplares de mayor tamaño que son normalmente hembras, lo que ha producido también un sesgo en la información proporcionada por la propia actividad pesquera.

The slight latitudinal increases in the proportion of males detected for both species, given the bias mentioned, may be considered indicators of the most important breeding grounds of each species (Di Giacomo and Perier 1992, Pájaro *et al.* 2005). These increases coincided with the spawning areas detected in this study, which for *M. polli* are in the southern part of the study area (16°–17° N) and for *M. senegalensis* in the central part (18°–19° N). An analysis of the bathymetry layers would show more clearly the increase in males at shallower depths.

Males of both species mature at smaller sizes than females, as observed for other hake (Punt and Leslie 1991, Ruiz and Fondacaro 1997, Cerna and Oyarzún 1998, Piñeiro and Sainza 2003, Simonazzi 2003, Pájaro *et al.* 2005) and other gadoid and teleost fishes. These differences between males and females are likely related to their differential growth and maturation, especially after a certain size (Aguayo and Ojeda 1987, Botha 1971, Piñeiro and Sainza 2003).

Our most interesting findings, however, were the differences observed between both species. In the 2003–2004 spawning period and in the oceanographic campaigns conducted between 2007 and 2009, *M. senegalensis* males and females matured at smaller sizes than those of *M. polli*. This same bathymetric and reproductive behavior has been reported for Cape hake, the coastal species, *M. capensis*, normally having a smaller L_{50} than that of the deeper species, *M. paradoxus* (Botha 1985, 1986; Punt and Leslie 1991; Payne and Punt 1995). The results obtained for the 2003–2004 spawning period can be considered conclusive because of the broad bathymetric and temporal spectrum covered and the optimum goodness of fit. In the 2005–2006 spawning period, unreliable results were obtained for *M. senegalensis* since it was caught at great depth and the smaller male size classes (key for determining the transition from immature to mature) were under-sampled. This bias in the sample may have caused the overestimation of the L_{50} of this species in this period. In the MAURIT surveys, very similar parameters to those of the 2003–2004 period were obtained for females of both species, thus corroborating these results; however, for the males of both species captured in these campaigns, we calculated a very different L_{50} (lower but similar to each other) than in the two previous periods (table 2). During the MAURIT 0811 and 0911 campaigns, fishing was conducted from 80 m depth, and large catches were made of specimens less than 30 cm in size of both species, most of which were males; this may have produced an underestimation of the L_{50} . In fact, the low L_{50} estimates for males (around 29.5 cm) are similar, or even higher, than those obtained in other studies that fished normally at shallow depths (Caverivière *et al.* 1986, Wysokinski 1986).

The L_{50} values obtained for *M. polli* females were similar in the different estimations made (table 2), enabling us to confirm a L_{50} of around 44 cm. For *M. senegalensis* females we established a size of 39 cm, taking into account the

El palangre mostró en este estudio una mayor selectividad por las hembras, que podría explicarse por el tamaño del anzuelo y/o por el comportamiento competitivo y prolongado de los machos en la época de puesta (Maurin 1954, Doutre 1960, Wysokinski 1986, Pájaro *et al.* 2005, Groison 2010) hecho que podría afectar a su comportamiento alimentario. En ningún caso este dato podría deberse a un sesgo motivado por los lugares de calamento, puesto que se realizó un muestreo sistemático con este aparejo.

La proporción de sexos más realista en la época reproductiva es la obtenida en las campañas oceanográficas (MAURIT) con el arte de arrastre, ya que la especie costera estuvo mejor representada en algunas clases de talla que en las capturas de los arrastreros comerciales (BOUMAU). Hay que destacar que en trabajos anteriores con estas especies se encontró una gran proporción de hembras (Maurin 1954, Postel 1955, Wysokinski 1986) a pesar de haberse prospectado desde muy poca profundidad hasta 600–800 m. Doutre (1960) obtuvo para *M. polli* y *M. senegalensis* unas Rs de 1:1.8 y 1:3.6, respectivamente, mientras que en la merluza senegalesa éstas han oscilado entre 1:1.3 y 1:1.5 (Cervantes y Goñi 1986, Sobrino *et al.* 1990).

Los ligeros incrementos en la proporción de machos detectados por latitud en las dos especies, dado el sesgo comentado, podrían ser considerados indicadores de las zonas reproductivas (Di Giacomo y Perier 1992, Pájaro *et al.* 2005) que coinciden además con las áreas de puesta detectadas en este trabajo, que estarían en el sur para *M. polli* (16°–17° N) y en la zona central para *M. senegalensis* (18°–19° N). Un análisis por estrato batimétrico mostraría seguramente con mayor claridad el incremento de los machos a menor profundidad.

Los machos de las dos especies maduran a tallas menores que las hembras al igual que ocurre en otras merluzas (Punt y Leslie 1991, Ruiz y Fondacaro 1997, Cerna y Oyarzún 1998, Piñeiro y Sainza 2003, Simonazzi 2003, Pájaro *et al.* 2005) y en otros gádidos y peces teleósteos. Estas diferencias entre ambos sexos deben estar relacionadas probablemente con un crecimiento y una maduración diferencial entre machos y hembras, sobre todo a partir de cierto tamaño (Aguayo y Ojeda 1987, Botha 1971, Piñeiro y Sainza 2003).

Pero lo más destacable han sido las diferencias observadas entre las dos especies. En la época de puesta 2003–2004 y en las campañas oceanográficas realizadas entre 2007 y 2009, los machos y las hembras de *M. senegalensis* maduraron a tallas inferiores que *M. polli*. Este mismo comportamiento batimétrico y reproductivo ha sido constatado en las merluzas del Cabo, en las que la especie costera *M. capensis* ha mostrado una L_{50} normalmente menor que la de la merluza de profundidad *M. paradoxus* (Botha 1985, 1986; Punt y Leslie 1991; Payne y Punt 1995). Los resultados obtenidos en el periodo 2003–2004 se pueden considerar concluyentes debido al amplio espectro batimétrico y temporal cubierto y a la bondad óptima de los ajustes. En la etapa reproductiva 2005–2006 se obtuvieron resultados poco

estimation obtained during the surveys. The variability observed in the case of males prevents us from being certain, but if the estimate obtained for the 2003–2004 period is considered valid, the L_{50} of *M. polli* should be about 36–38 cm and that of *M. senegalensis*, 33.5 cm.

Very little information is available in this respect. There are only a few studies on *M. senegalensis*, the most accessible species (Maurin 1954, Postel 1955, Bourdine 1986, Sobrino and Cervantes 1989, Sobrino *et al.* 1990), and very few on *M. polli* or both species together (Doutre 1960, Boukatine 1986, Caverivière *et al.* 1986, Wysokinski 1986, López-Abellán and Ariz-Tellería 1993), but none of them compared reproductive parameters in Mauritanian waters and the surveys were conducted at lower depth, rarely reaching 800 m. In Senegalese waters (Caverivière *et al.* 1986), female *M. polli* mature at larger sizes (35–39 cm) than female *M. senegalensis* (30–34 cm), but not males, which are smaller in size. In this study, *M. senegalensis* always had larger sizes than *M. polli*, and the maximum lengths recorded for both species were larger than those reported by other authors (Doutre 1960, Inada 1981, Cervantes and Goñi 1986, Wysokinski 1986, Sobrino and Cervantes 1989, Sobrino *et al.* 1990, Lloris *et al.* 2003).

In the case of *M. polli*, the constancy of L_{50} over the different periods could indicate population stability, from both a density-dependent and environmental point of view (Cardinale and Modin 1999, Armstrong *et al.* 2004, Domínguez-Petit *et al.* 2008). On the one hand, the biomasses estimated in the last decade, of which more than 85% correspond to this species given the preferred bathymetric range of the fishing gear (Fernández-Peralta, pers. comm.), have not only not decreased but the stock does not show signs of overexploitation in the assessment conducted in 2010 (Fernández-Peralta *et al.* 2008). On the other hand, the abundance of black hake is negatively correlated with the North Atlantic Oscillation Index, which explains 40–50% of the variability (Meiners *et al.* 2010). Over the past 10 years, this climate proxy has shown a strong negative trend that, according to this study, favors an increase in their biomass and, therefore, a maintenance, or even an increase, of L_{50} .

Our preliminary histological analysis has provided important qualitative information on both species, despite the few ovaries examined. The presence of a large number of POFs and the higher percentage of hydrated gonads in *M. senegalensis* clearly indicate that this species initiated intense spawning activity between early November and December. The 14 *M. polli* females examined were prespawners since none of the ovaries had POFs and only two were hydrated. These results support the hypothesis that both species do not spawn simultaneously, the coastal hake spawning earlier than the deep-water hake.

The continuous oocyte size-frequency distribution suggests asynchronous oocyte development that typifies partial spawners (Tyler and Sumpter 1996) with indeterminate fecundity (Hunter *et al.* 1992). This shows the phylogenetic

fiabiles para *M. senegalensis* ya que se pescó a gran profundidad, sin obtener muestras suficientes de las clases de tallas menores de los machos, claves en la transición de inmaduros a maduros. Este sesgo en la muestra puede ser la causa de una sobrestimación de L_{50} de esta especie en este periodo. Con las campañas oceanográficas se obtuvieron parámetros muy similares a los del periodo 2003–2004 para las hembras de las dos especies, lo que corroboraría estos resultados. Sin embargo, para los machos de ambas especies capturados en las campañas se han calculado unas L_{50} muy distintas a los dos periodos anteriores, demasiado bajas y parecidas entre sí (tabla 2). Durante las campañas MAURIT 0811 y 0911 se pescó tan sólo desde 80 m, obteniendo grandes capturas de las dos especies de ejemplares por debajo de los 30 cm, en su mayoría machos, lo que ha podido provocar una subestimación de su L_{50} . De hecho, estas bajas L_{50} de los machos (alrededor de 29.5 cm) son parecidas, o incluso más altas, a las estimadas por otros autores cuyos estudios prospectaron normalmente a poca profundidad (Caverivière *et al.* 1986, Wysokinski 1986).

La L_{50} de las hembras de *M. polli* presentó valores muy parecidos en los distintos cálculos realizados (tabla 2), lo que permitiría confirmar una L_{50} alrededor de los 44 cm. Para las hembras de *M. senegalensis* podríamos establecer una talla de 39 cm teniendo en cuenta también la estimación realizada en las campañas. La variabilidad observada en el caso de los machos nos impide ser totalmente rotundos, no obstante, si adoptamos como válida la estimación realizada en el periodo 2003–2004 se puede considerar que *M. polli* debe presentar una talla de primera madurez alrededor de 36–38 cm y *M. senegalensis* una de 33.5 cm.

Hay muy poca información al respecto: unos cuantos trabajos sobre *M. senegalensis*, la especie más accesible (Maurin 1954, Postel 1955, Bourdine 1986, Sobrino y Cervantes 1989, Sobrino *et al.* 1990), y muy pocos de *M. polli* o de las dos especies juntas (Doutre 1960, Boukatine 1986, Caverivière *et al.* 1986, Wysokinski 1986, López-Abellán y Ariz-Tellería 1993), pero en ninguno se compararon sus parámetros reproductivos en aguas de Mauritania, y se prospectó siempre a menor profundidad, y sólo eventualmente a 800 m. En aguas de Senegal (Caverivière *et al.* 1986), las hembras de *M. polli* maduraron a tallas superiores (35–39 cm) que las de *M. senegalensis* (30–34 cm), no así los machos, que fueron de menor talla. En este estudio *M. senegalensis* presentó siempre mayores tamaños que *M. polli*, y las longitudes máximas encontradas en ambas especies fueron algo mayores a las citadas por otros autores (Doutre 1960, Inada 1981, Cervantes y Goñi 1986, Wysokinski 1986, Sobrino y Cervantes 1989, Sobrino *et al.* 1990, Lloris *et al.* 2003).

En el caso de *M. polli* la constancia de la L_{50} a lo largo de los distintos periodos podría indicar una estabilidad en la población, tanto desde un punto de vista denso-dependiente como medioambiental (Cardinale y Modin 1999, Armstrong *et al.* 2004, Domínguez-Petit *et al.* 2008). Por un lado, las

proximity of these species, of tropical affinity, with the European hake, *M. merluccius* (Ho 1990, Roldán *et al.* 1999), whose indeterminate fecundity, typical of cold-temperate marine environments (Perea de la Matta *et al.* 1997), has been widely studied.

In this study we have addressed a set of reliable parameters that can be used to undertake new assessments, as is done for other important stocks worldwide, which usually assume static values to estimate spawning biomass based on macroscopic criteria. The next step is to validate, using microscopic techniques, the results obtained in order to properly use visual proxies in the future.

The general differences observed between both species (bathymetric, ontogenetic, and reproductive variation; non-simultaneous spawning; L_{50}) are associated with the different ecological niches they occupy; however, their affinities (overlapping spawning season, proximal spawning areas, sex ratio, higher L_{50} and L_{max} values for females, partial spawners, and indeterminate fecundity) and the scant proportion of *M. senegalensis* in the landings validate the joint evaluation of these species as *Merluccius* spp., currently performed using dynamic production models, as is done for other mixed hake stocks (Aguayo-Hernández 1995, Bezzi *et al.* 1995, Payne and Punt 1995, Tingley *et al.* 1995). More accurate knowledge of the fecundity and growth of these species is required to be able to definitely decide the most appropriate and valid stock assessment methods.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank all those people who contributed to the data acquisition: the shipowners who contributed their boats, the crews and captains who always showed a positive disposition to scientific work on board, the observers and colleagues who participated in the surveys, and in particular C Presas Navarro who provided valuable assistance on board. We also thank D Macías and MJ Gómez (Málaga Oceanographic Center) for sharing their expertise during the histological analysis.

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

- Aguayo M, Ojeda V. 1987. Estudio de la edad y crecimiento de la merluza común (*Merluccius gayi gayi* Guichenot 1648) (Gadiformes, Merlucciidae). Invest. Pesq. Chile 34: 99–112.
- Aguayo-Hernández M. 1995. Biology and fisheries of Chilean hakes (*M. gayi* and *M. australis*). In: Alheit J, Pitcher T (eds.), Hake: Biology, Fisheries and Markets. Chapman & Hall, London, pp. 305–337.
- Álvarez P, Fives J, Motos L, Santos M. 2004. Distribution and abundance of European hake, *Merluccius merluccius* (L.), eggs and larvae in the Northeast Atlantic waters in 1995 and 1998 in relation to hydrographic conditions. J. Plank. Res. 26: 811–826.
- Anonymous. 2002. Étude pour le plan d'aménagement des ressources halieutiques en République Islamique de Mauritanie. Rapport final AJCI-MPEM-IMROP, 738 pp. (mimeo).
- biomassas estimadas en la última década, de las que más de un 85% corresponden a esta especie dado el rango batimétrico preferente de la pesca de arrastre (Fernández-Peralta, com. per.), no sólo no han disminuido sino que el stock no presentó signos de sobreexplotación en la evaluación realizada en 2010 (Fernandez-Peralta *et al.* 2008). Por otra parte, la abundancia de las merluzas negras está correlacionada negativamente con el índice NAO (Oscilación del Atlántico Norte), que explica un 40–50% de la variabilidad de la misma (Meiners *et al.* 2010). En los últimos 10 años este proxy climático mostró una fuerte tendencia negativa que, según este estudio, favorecería un incremento de la biomasa y, por tanto, un mantenimiento de la talla de primera madurez, o incluso su repunte.
- El estudio histológico preliminar realizado en este trabajo ha proporcionado importante información cualitativa sobre ambas especies, a pesar de los pocos ovarios examinados. Por un lado, la elevada presencia de POFs y el mayor porcentaje de gónadas en estado de hidratación de *M. senegalensis* serían indicativos claros de que esta especie comenzó intensamente la puesta entre principios de noviembre y diciembre. Sin embargo, las 14 hembras examinadas de *M. polli* eran prereproductoras ya que no tenían POFs en ninguno de los ovarios analizados y tan sólo dos de ellas se encontraban en estado de hidratación. Estos resultados apoyarían la hipótesis del desfase en la puesta de ambas especies, mostrando un adelanto de la merluza costera con respecto a la de aguas profundas.
- Las frecuencias continuas de diámetro de los ovocitos sugieren un desarrollo ovocítico asincrónico que tipifica a los reproductores parciales (Tyler y Sumpter 1996) con una fecundidad indeterminada (Hunter *et al.* 1992) mostrando la proximidad filogenética de estas especies, de afinidades más tropicales, con la merluza europea *M. merluccius* (Ho 1990, Roldán *et al.* 1999), cuya fecundidad indeterminada, propia de ambientes marinos fríos-templados (Perea de la Matta *et al.* 1997), ha sido ampliamente estudiada.
- En este trabajo se ha buscado la aproximación a un juego de parámetros fiables con los que iniciar nuevas vías de evaluación, tal y como se realiza en múltiples e importantes pesquerías del mundo en las que normalmente se suponen valores estáticos para el cálculo de la biomasa reproductora, a partir de criterios macroscópicos. El siguiente paso será validar con técnicas microscópicas los resultados obtenidos, para poder utilizar los proxies visuales de forma adecuada en un futuro.
- Las diferencias generales observadas entre ambas especies (distribución batimétrica ontogénica y reproductiva, zonas de puesta no simultáneas, talla de primera madurez, desfase en la puesta) están asociadas sin duda a los distintos nichos ecológicos que ocupan. Pero las afinidades existentes (época de puesta solapada, zonas de puesta próximas, proporción de sexos, L_{50} y L_{max} mayores en las hembras, desovadores parciales y fecundidad indeterminada) y la escasa proporción de *M. senegalensis* en las descargas, permitirían

- Armstrong MJ, Gerritsen HD, Allen M, McCurdy WJ, Peel AD. 2004. Variability in maturity and growth in the Iris Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 98–112.
- Belloc G. 1935. Etude monographique du merlu *Merluccius merluccius* L., 3ème partie. *Rev. Trav. Off. Pêches Marit.* 8: 145–202.
- Bezzi SI, Verazay GA, Dato CV. 1995. Biology and fisheries of Argentine hakes (*M. hubbsi* and *M. australis*). In: Alheit J, Pitcher T (eds.), *Hake: Biology, Fisheries and Markets*. Chapman & Hall, London, pp. 239–267.
- Botha L. 1971. Growth and otolith morphology of the Cape hakes *Merluccius capensis* Cast. and *M. paradoxus* Franca. *Invest. Rep. Div. Sea Fish. S. Afr.* 97: 1–32.
- Botha L. 1985. Occurrence and distribution of Cape hakes *Merluccius capensis* Cast. and *M. paradoxus* Franca in the Cape of Good Hope area. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 3: 179–190.
- Botha L. 1986. Reproduction, sex ratio and rate of natural mortality of Cape hakes *Merluccius capensis* Cast. and *M. paradoxus* Franca in the Cape of Good Hope area. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 4: 23–35.
- Boukatine P. 1986. Les ressources biologiques du talus continental mauritanien. *FAO, COPACE/PACE Sér.* 86/37: 147–170.
- Bourdine J. 1986. Quelques aspects biologiques des stocks de merlus dans la division statistique du Sahara littoral (34.1.3) en 1979–1982. *FAO, COPACE/PACE Sér.* 86/33: 121–138.
- Cardinale M, Modin J. 1999. Changes in size-at-maturity of Baltic cod (*Gadus morhua*) during a period of large variations in stock size and environmental conditions. *Fish. Res.* 41: 285–295.
- Caverivière A, Thiam A, Thiam D, López-Abellán JL. 1986. Rapport de synthèse des quatres campagnes conjointes hispano-sénégalaises de chalutages sur les stocks profonds du Senegal (1982–1984). *Arch. Cent. Rech. Oceanogr. Dakar-Thiaroye* 151: 233 pp.
- Cerna JF, Oyarzún C. 1998. Talla de primera madurez sexual y fecundidad parcial de la merluza común (*Merluccius gayi*, Guichenot 1848) del área de la pesquería industrial de la zona de Talcahuano, Chile. *Invest. Mar. (Valparaíso)* 26: 31–40.
- Cervantes A, Goñi R. 1986. Composición por tallas de la captura española de merluza senegalesa (*Merluccius senegalensis* Cadenat 1950) y merluza negra (*Merluccius cadenati* Doutre, 1960) en el área de CECAF, año 1982. *FAO, COPACE/PACE Sér.* 86/33: 232–239.
- Christiansen HE, Cousseau MB. 1971. La reproducción en la merluza y su relación con otros aspectos biológicos de la especie. *Bol. Inst. Biol. Mar. (Mar de Plata, Argentina)* 20: 42–73.
- Di Giacomo EE, Perier, MR. 1992. Abundancia, estructura poblacional y zona de desove de la merluza (*Merluccius hubbsi*) en el Golfo San Matías, Argentina. *Frente Marít.* 2(A): 47–52.
- Diop M, Sobrino I, Fernández L, García T, Ramos A. 2004. Evolution des prises accessoires des pêcheries spécialisées crevette et merluttère dans les eaux mauritaniennes de 1950 à nos jours. In: Chavance P, Ba M, Gascuel D, Vakily JM, Pauly D (eds.), *Rapports de recherche halieutique ACP-UE* 15: 139–152.
- Domínguez-Petit R, Korta M, Saborido-Rey F, Murua H, Sainza M, Piñeiro C. 2008. Changes in size at maturity of European hake Atlantic populations in relation with stock structure and environmental regimes. *J. Mar. Syst.* 71: 260–278.
- Doutre MP. 1960. Les merlus du Senegal. Mise en évidence d'une nouvelle espèce. *Rev. Trav. Inst. Scient. Tech. Pêche* 24: 513–536.
- Fernández L, Salmerón F, Ramos A. 2004. Changes in elasmobranchs and other incidental species in the Spanish deep-water black hake trawl fishery off Mauritania (1992–2001). *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 35: 1–7.
- establecer como válida la evaluación conjunta de las dos especies como *Merluccius* spp. realizadas hasta ahora con modelos de producción dinámicos, al igual que se realiza en otros stocks del mundo de merluzas mezcladas (Aguayo-Hernández 1995, Bezzi *et al.* 1995, Payne y Punt 1995, Tingley *et al.* 1995). Mientras tanto se debe avanzar en el conocimiento preciso de la fecundidad y el crecimiento de estas especies, lo que permitirá decidir definitivamente las vías de evaluación más apropiadas y válidas para su pesquería.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro máximo agradecimiento a todas aquellas personas que han contribuido a la obtención de los datos que sustentan este estudio. A los armadores, que han colaborado ofreciendo sus barcos, las propias tripulaciones y patrones, que en todo momento han mostrado una disposición positiva al trabajo científico a bordo. A los observadores y a todos los compañeros que han embarcado en las campañas, y en especial a C Presas Navarro, por su profesionalidad y buen hacer a bordo. Por último, a D Macías y MJ Gómez del Centro Oceanográfico de Málaga, por su inestimable y experimentada ayuda en la parte histológica.

- Fernández L, Ramos A, Meiners C and Diop M. 2006. Occurrence and distribution of Black hakes *Merluccius senegalensis* Cadenat 1950 and *Merluccius polli* Cadenat 1950 off Mauritania. 11th International Deep-Sea Biology Symposium, 9–14 July 2006, Southampton, UK, pp. 111.
- Fernández L, Meiners C, Ramos A, Hernández C, Presas C, Faraj A, Bouzouma M. 2008. North-west African hakes: A comparison with other hake's stocks of the EBUS. Eastern Boundary Upwelling Ecosystems Symposium, 2–6 June 2008, Las Palmas de Gran Canaria, Spain, p. 51.
- Fernández-Peralta L, Rey J, Puerto MA. 2011. Demersal fish (hake, other finfish and elasmobranchs) stocks exploited by the European fleet under Fisheries Partnership Agreements signed with Morocco, Mauritania and Guinea-Bissau. Report to the Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries (STECF). Scientific Advice for Fisheries Partnership Agreements. 18–22 July 2011. Copenhagen (Denmark), 130 pp.
- García S. 1982. Distribution, migration and spawning of the main fish resources in the northern CECAF area. *FAO, CECAF/ECAF Sér.* 82/25: 9 pp., 11 maps.
- Groison AL. 2010. Male reproductive biology of European hake *Merluccius merluccius*. PhD thesis, University of Bergen, Norway.
- Hickling CF. 1930. The natural history of the hake. Part III: Seasonal changes in the condition of the hake. *Fish. Invest., Ser. II*, 12: 1–78.
- Ho J-S. 1990. Phylogeny and biogeography of hakes (*Merluccius*; Teleostei): A cladistic analysis. *Fish. Bull.* 88: 95–104.
- Hunter JR, Macewicz BJ, Lo NC, Kimbrel CA. 1992. Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fish. Bull.* 90: 101–118.
- Inada T. 1981. Studies on the merlucciid fishes. *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.* 18: 1–172.

- Lloris D, Matallanas J, Oliver P. 2003. Merluzas del mundo (familia Merlucciidae). Catálogo comentado e ilustrado de las merluzas conocidas. Catálogo de Especies para los Fines de la Pesca, No. 2, FAO, Rome, 57 pp.
- López-Abellán LJ, Ariz-Tellería J. 1993. Aspectos generales de la distribución y biología de las especies del género *Merluccius* Rafinesque, 1810, en aguas de Senegal y Gambia (16°00' N-12°25' N). Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 9: 101–121.
- Louge EB. 1996. Variaciones espacio-temporales del fenómeno reproductivo de la merluza *Merluccius hubbsi* Marini, 1993 durante su concentración invernal en la zona común de pesca argentino-uruguaya. Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 11: 123–139.
- Lucio P, Murua H, Santurtún M. 2000. Growth and reproduction of hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay during the period 1996–1997. Ozeanografika 3: 325–354.
- Maurin C. 1954. Les merlus du Maroc et leur pêche. Bull. Inst. Pêches Marit. Maroc 2: 7–65.
- Meiners C, Fernández L, Salmerón F, Ramos A. 2010. Climate variability and fisheries of black hakes (*M. polli* and *M. senegalensis*) in NW Africa: A first approach. J. Mar. Syst. 80: 243–247.
- Mittelstaedt E. 1991. The ocean boundary along the northwest African coast. Circulation and oceanographic properties at the sea surface. Prog. Oceanogr. 26: 307–355.
- Mouine N, Francour P, Ktari M-H, Chakroun-Marzouk N. 2007. The reproductive biology of *Diplodus sargus sargus* in the Gulf of Tunis (central Mediterranean). Sci. Mar. (Barc.) 71: 461–469.
- Murua H. 2006. Reproductive fundamentals for the estimation of egg production of the European hake, *Merluccius merluccius*, in the Bay of Biscay. PhD thesis, Department of Zoology and Animal Cell Biology, Basque Country University. 158 pp.
- Osborne RF, Melo YC, Hofmeyr MD. 2000. Spawning dynamics of Cape hakes, *Merluccius capensis* and *M. paradoxus*. Proceedings of the 6th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish, Bergen, Norway, July 1999, p. 113.
- Pájaro M, Macchi GJ, Martos P. 2005. Reproductive pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). Fish. Res. 72: 97–108.
- Payne IL, Punt AE. 1995. Biology and fisheries of South African Cape hakes (*M. capensis* and *M. paradoxus*). In: Alheit J, Pitcher T (eds.), Hake: Biology, Fisheries and Markets. Chapman & Hall, London, pp. 15–47.
- Perea de la Matta A, Buitrón B, Mecklenburg E, Rodríguez A. 1997. Estado reproductivo de la merluza *Merluccius gayi peruanus* durante el crucero de evaluación BIC Humboldt 9705–06. Inf. Inst. Mar Perú, 128: 39–46.
- Pérez N, Pereiro FJ. 1985. Aspectos de la reproducción de la merluza europea (*Merluccius merluccius* L.) de la plataforma gallega y cantábrica. Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 2: 39–47.
- Piñeiro C, Sainza M. 2003. Age estimation, growth and maturity of the European hake, *Merluccius merluccius* (Linnaeus 1758) from Iberian Atlantic waters. ICES J. Mar. Sci. 60: 1086–1102.
- Postel E. 1955. Le merlu noir (*Merluccius senegalensis* Cadenat). Rapp. et Proc. Verb. Cons. Int. Explor. Mer 137: 49–52.
- Punt AE, Leslie RW. 1991. Estimates of some biological parameters for the Cape hakes off the South African west coast. S. Afr. J. Mar. Sci. 10: 271–284.
- Ramos A, Fernández L. 1992. La pesquería española de arrastre de merluzas negras en aguas mauritanas: Análisis de la serie histórica de datos. Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr. 118: 67 pp.
- Ramos A, Fernández L. 1994. Las pesquerías de merluzas en los caladeros de África noroccidental: Datos de base del año 1991. Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr. 153: 132 pp.
- Ramos A, Fernández L. 1995. Biology and fisheries of Northwest African hakes (*M. merluccius*, *M. senegalensis* and *M. polli*). In: Alheit J, Pitcher T (eds.), Hake: Biology, Fisheries and Markets. Chapman & Hall, London, pp. 89–124.
- Ramos A, Sobrino I, Fernández L, González JF. 1991. The “Guinea 90” Survey. FAO CEEAF/EEAF Ser. 91/52, 295 pp., 8 maps.
- Ramos A, Fernández L, González R. 1998. The black hake fishery in the Mauritanian EEZ: Analysis of the possible application of a 30 cm minimum. Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr. 173, 40 pp.
- Ramos A, Alcalá C, Fernández F, Fernández-Peralta L, González-Porto M, López V, Moya JA, Pascual P, Presas C, Puerto MA, Ramil F, Salmerón F, Sanz JL, Rey J, Viscasillas L, Abed JO, Baye SO, Ciré BA, Mohamed BO, Samba AO, Vally YO. 2010. Informe de resultados de la campaña ‘Maurit-0911’. Inf. Int. IEO-IMROP, 161 pp.
- Roldán MI, García-Marín JL, Utter FM, Pla C. 1999. Genetic relationships among *Merluccius* species. Heredity 83: 79–86.
- Ruiz AE, Fondacaro RR. 1997. Talla de primera madurez de merluza (*Merluccius hubbsi*) en el área de Isla Escondida, Patagonia (diciembre 1989-enero 1994). Naturalia Patagónica, Cienc. Biol. 5: 29–38.
- Sabatini ME. 2004. Características ambientales, reproducción y alimentación de la merluza (*Merluccius hubbsi*) y la anchoíta (*Engraulis anchoita*) en su hábitat reproductivo patagónico. Síntesis y perspectivas. Rev. Invest. Desarr. Pesq. 16: 5–25.
- Sampedro MP, Trujillo V, Sainza M. 2005. INBIO: Software para estimación de incertidumbre de parámetros biológicos. Documento Interno del Instituto Español de Oceanografía, 21 pp.
- Sarano F. 1984. Ovarian cycle of the hake *Merluccius merluccius* as a partial spawner fish. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit. Nantes 48: 65–76.
- Simonazzi M. 2003. Relación largo-peso y largo-edad de primera madurez sexual de la merluza. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero Inf. Téc. 51: 11–26.
- Sobrino I, Cervantes A. 1989. Obtención de los parámetros de la ecuación de crecimiento de la merluza senegalesa (*Merluccius senegalensis* Cadenat 1980) a partir de las distribuciones de tallas de la captura en aguas mauritanas durante 1983. Documento Interno del Instituto Español de Oceanografía (mimeo).
- Sobrino I, Cervantes A, Ramos A. 1990. Contribución al conocimiento de los parámetros biológicos de la merluza senegalesa (*Merluccius senegalensis* Cadenat 1950) del área COPACO. FAO, COPACE/PACE Sér. 90/51: 139–154.
- Tingley GA, Purchase LV, Bravington MV, Holden SJ. 1995. Biology and fisheries of hakes (*M. hubbsi* and *M. australis*). In: Alheit J, Pitcher T (eds.), Hake: Biology, Fisheries and Markets. Chapman & Hall, London, pp. 269–303.
- Tyler CR, Sumpter JP. 1996. Oocyte growth and development in teleosts. Rev. Fish Biol. Fish. 6: 287–318.
- US Census Bureau. 2009. X-12-ARIMA Reference Manual. Version 0.3. Washington, DC, 247 pp. (<http://www.census.gov/ts/x12a/v03/x12adocV03.pdf>).
- Wysokinski A. 1986. Evaluation des stocks de merlus dans les divisions statistiques 34.1.3 et 34.3.1 du COPACE, basée sur des données polonaises (1966–1975). FAO, COPACE/PACE Sér. 86/33: 72–120.
- Zenk W, Klein B, Schroeder M. 1991. Cape Verde Frontal Zone. Deep-Sea Res. 38: 505–530.

Received July 2010;
accepted September 2011.