

The Inter-American Tropical Tuna Commission operates under the authority and direction of a convention originally entered into by Costa Rica and the United States. The convention, which came into force in 1950, is open to adherence by other governments whose nationals fish for tropical tunas in the eastern Pacific Ocean. Under this provision Panama adhered in 1953, Ecuador in 1961, Mexico in 1964, Canada in 1968, Japan in 1970, France and Nicaragua in 1973, Vanuatu in 1990, and Venezuela in 1991. Ecuador withdrew from the Commission in 1968, Mexico in 1978, and Canada in 1984.

The IATTC's responsibilities are met with two programs, the Tuna-Billfish Program and the Tuna-Dolphin Program. The principal responsibilities of the Tuna-Billfish Program are (1) to study the biology of the tunas and related species of the eastern Pacific Ocean to estimate the effects that fishing and natural factors have on their abundance and (2) to recommend appropriate conservation measures so that the stocks of fish can be maintained at levels which will afford maximum sustainable catches. The principal responsibilities of the Tuna-Dolphin Program are (1) to monitor the abundance of dolphins and their mortality incidental to fishing through the collection of data aboard tuna purse seiners fishing in the eastern Pacific Ocean, (2) to analyze these data and make appropriate recommendations for the conservation of dolphins, (3) to study the causes of mortality of dolphins during fishing operations and encourage fishermen to adopt the techniques of fishing which minimize these mortalities, and (4) to study the effects of different modes of fishing on the various fish and other animals of the pelagic ecosystem.

The Commissioners serving at the time of publication are:

COSTA RICA
Jaime Basadre Oreamuno
Alvaro Moreno Gomez
Luis Paris Chaverri

FRANCE
Philippe Peronne

JAPAN
Minoru Morimoto
Yasuo Takase
Yamato Ueda

NICARAGUA
Sergio Martinez Casco

La Comisión Interamericana del Atún Tropical funciona bajo la autoridad y dirección de un convenio establecido originalmente por Costa Rica y los Estados Unidos. El convenio, vigente desde 1950, está abierto a la afiliación de otros gobiernos cuyos ciudadanos pescan atunes en el Océano Pacífico oriental. Bajo esta estipulación, Panamá se afilió en 1953, Ecuador en 1961, México en 1964, Canadá en 1968, Japón en 1970, Francia y Nicaragua en 1973, Vanuatu en 1990, y Venezuela en 1991. Ecuador se retiró de la Comisión en 1968, México en 1978, y Canadá en 1984.

La CIAT cumple sus obligaciones mediante dos programas, el Programa Atún-Picudo y el Programa Atún-Delfín. Las responsabilidades principales del primero son (1) estudiar la biología de los atunes y especies afines en el Océano Pacífico oriental para estimar las consecuencias de la pesca y los factores naturales sobre su abundancia y (2) recomendar las medidas de conservación apropiadas para que los stocks de peces puedan mantenerse a niveles que permitan capturas máximas sostenibles. Las responsabilidades principales del segundo son (1) controlar la abundancia de los delfines y su mortalidad incidental a la pesca, mediante la toma de datos a bordo de embarcaciones atuneras de cerco que pescan en el Océano Pacífico oriental, (2) analizar esos datos y hacer recomendaciones adecuadas para la conservación de los delfines, (3) estudiar las causas de la mortalidad de delfines durante las faenas de pesca e instar a los pescadores a adoptar aquellas técnicas de pesca que minimicen esa mortalidad, y (4) estudiar los efectos de los distintos modos de pesca sobre las poblaciones de peces y otros animales del ecosistema pelágico.

Los Comisionados actuales son:

PANAMA
José Donoso
Ricardo A. Martáns
Armando Martínez Valdés
José A. Troyano

UNITED STATES OF AMERICA
Barbara H. Britten
M. Austin Forman
James T. McCarthy
Michael F. Tillman

VANUATU
Julian Ala

VENEZUELA
Hugo Alsina Lagos
Roberto Ortisi
Jean-François Pulvenis
Miriam R. de De Venanzi

Director
James Joseph

Headquarters and Main Laboratory—Oficina y Laboratorio Principal
Scripps Institution of Oceanography
La Jolla, California 92037-1508, U.S.A.

Price per copy—\$2.00—Precio del ejemplar

**INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL**

Bulletin—Boletín

Vol. 21, No. 3

**DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF LARVAL SCOMBRIDAE
IN RELATION TO THE PHYSICAL ENVIRONMENT
IN THE NORTHWESTERN PANAMA BIGHT**

**DISTRIBUCION Y ABUNDANCIA DE ESCOMBRIDOS LARVALES
EN RELACION AL AMBIENTE FISICO EN EL
NOROESTE DEL RECODO DE PANAMA**

by—por

Robert R. Lauth and Robert J. Olson

La Jolla, California

1996

CONTENTS—INDICE

ENGLISH VERSION—VERSION EN INGLES

	Page
ABSTRACT	127
INTRODUCTION.....	127
MATERIALS AND METHODS	128
RESULTS	130
Environmental and CTDO data	130
Biological data.....	131
DISCUSSION.....	132
Reproductive output.....	133
Larval growth and survival.....	134
Emigration and small-scale sampling	135
Other sampling considerations.....	135
Regional spawning behavior	136
ACKNOWLEDGEMENTS	137

FIGURES	138
---------------	-----

TABLES.....	147
-------------	-----

VERSION EN ESPAÑOL—SPANISH VERSION

	Página
RESUMEN	149
INTRODUCCION.....	149
MATERIALES Y METODOS	150
RESULTADOS.....	152
Datos ambientales y de CTDO.....	152
Datos biológicos	153
DISCUSSION.....	155
Producción reproductora.....	155
Crecimiento y supervivencia de larvas.....	156
Emigración y muestreo a pequeña escala	158
Otras consideraciones para el muestreo	159
Comportamiento de desove regional	159
RECONOCIMIENTOS	161

LITERATURE CITED—BIBLIOGRAFIA CITADA.....	162
---	-----

DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF LARVAL SCOMBRIDAE
IN RELATION TO THE PHYSICAL ENVIRONMENT
IN THE NORTHWESTERN PANAMA BIGHT

by

Robert R. Lauth¹ and Robert J. Olson

ABSTRACT

The first phase of a program to study the ichthyoplankton and oceanography in the northwestern Panama Bight was conducted during August 1989-September 1990. Program objectives were 1) to describe the spatial and temporal patterns of distribution and abundance of the scombrid larvae, and 2) to examine the relationships between the distribution and abundance of scombrid larvae, the local physical environment, and secondary production. CTDO (conductivity, temperature, depth, and oxygen) casts to 100 m, standardized oblique bongo-net tows to 50 m, and weather and sea-state observations were made monthly at 14 stations along 3 transects extending seaward from Punta Mala, Achotines Bay, and Morro Puercos, Panama. "Nightlight" sampling for late-larval and early-juvenile scombrids was conducted periodically near Los Frailes Islands, and the data allowed comparisons of temporal trends with the larval data.

The vertical temperature and salinity profiles revealed wind-driven coastal upwelling, shoaling of the thermocline, and weakening of the halocline, from January through March.

The occurrence of larvae and early juveniles in the samples indicates that *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus* spawn year-round in the study area. *Scomberomorus sierra* occurred in the samples during all months except those of the late upwelling period and early non-upwelling period. Increased abundances of the larvae of those taxa and the occurrence of *Sarda orientalis* larvae coincided with increased secondary production. Significantly greater plankton displacement volumes and monthly mean abundances of *Auxis* spp. occurred during the upwelling period than during the non-upwelling period at all three transects. Plankton volumes and abundances of *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus* larvae were significantly greater at the Punta Mala transect, nearest the Gulf of Panama, than at the two westerly transects. No significant spatial pattern was detected in the distribution and abundance of *Scomberomorus sierra* larvae. Our observations suggest that *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus* larvae originate inside the Gulf of Panama and are advected to the southern Azuero Peninsula by the Colombia Current.

INTRODUCTION

Despite the global importance of tuna fisheries (Joseph *et al.* 1988, Bayliff 1994), little is known about the early life histories of tunas and other tropical scombrids. Mutually supportive field and laboratory research on the early life stages of tunas is regarded as an important step toward understanding tuna recruitment (Joseph and Wild 1984). However, it is logistically difficult to design adequate field studies of tropical scombrid early life history because their populations are wide ranging (Collette and Nauen 1983) and the larvae have patchy distributions (Davis *et al.* 1990b). In August 1989, a small-scale ichthyoplankton and oceanographic sampling program was initiated at the Inter-American Tropical Tuna Commission's Achotines Laboratory, Panama. Our approach was to sample repetitively over a small spatial scale for an entire year. This strategy was feasible because the proximity of the Achotines Laboratory to scombrid spawning grounds permits access by a small boat at relatively low cost. Knowledge obtained from small-scale field studies, complemented by biological research of tropical larval and early-juvenile

¹ Present address: Alaska Fisheries Science Center, U.S. National Marine Fisheries Service, 7600 Sand Point Way N.E., Bin C15700, Seattle, WA 98115-0070, U.S.A.

scombrids conducted in the laboratory (*e.g.* Olson and Scholey 1990, Margulies 1993, Wexler 1993), are useful for gaining insight into the processes and mechanisms governing recruitment of tuna populations over broader scales.

Little is known about the annual variability in the distribution and abundance of scombrid larvae in relation to season and the pelagic environment. Previous quantitative larval surveys of scombrids in the eastern Pacific Ocean (EPO) have been based largely on sampling regimes encompassing broad temporal and spatial scales (*e.g.* Matsumoto 1958, Klawe 1963, Ahlstrom 1971, Nishikawa *et al.* 1985, Olvera *et al.* 1990), which were probably inadequate for detecting subtle and fine-scale seasonal changes in abundance (Davis *et al.* 1990b). Late-larval (postflexion) and early-juvenile scombrids (> 8 mm) have been captured routinely by "nightlighting" since 1983 in a small nearshore area off the southeastern Azuero Peninsula (Olson and Scholey 1990), but this sampling method has not provided data suitable for estimating seasonal variability in abundance.

Two dominant seasons governed by the movement of the doldrum wedge and its associated Intertropical Convergence Zone (ITCZ) (Wooster 1959, Forsbergh 1969) influence the oceanic and neritic environment over much of the EPO off Central America. The dry season is strongest typically from January through March, when the ITCZ is farthest south. During this period, strong northeast trade winds blow persistently across the Isthmus of Panama, directing surface waters away from shore and causing vertical mixing, coastal upwelling, and increased plankton production (Forsbergh 1969). During the wet season, June through November, the ITCZ and doldrums are in the north, accompanied by heavy rains and light, variable southwest winds. The wet season is characterized by an absence of upwelling and decreased plankton production (Forsbergh 1969). During the months between these two periods, the seasons are in transition (Wooster 1959).

This paper summarizes the first year of field sampling, which was designed as a pilot study. The specific objectives of the study were 1) to describe the spatial and temporal patterns of distribution and abundance of scombrid larvae in the northwestern Panama Bight, and 2) to examine the relationships between the distribution and abundance of scombrid larvae, the local physical environment, and secondary production. The results are discussed in a broader context to provide a conceptual framework for designing subsequent studies of the physical and biological processes that influence the distribution, abundance, and biology of tropical scombrid larvae.

MATERIALS AND METHODS

A plan was developed for regular sampling at 14 stations along 3 transects extending 26 to 36 km seaward from Punta Mala, Achotines Bay, and Morro Puercos (Figure 1) (Owen 1988). The stations were located above the continental shelf (< 100-m depth), shelf break (180- to 200-m depth), continental slope (550- to 600-m depth), and abyss (> 2000-m depth). We attempted to sample at each station during every month, but bad weather and boat problems resulted in the failure to sample at some stations during some months. Of the 14 months of the study, sampling was carried out during 10 months at the Punta Mala transect, 13 months at the Achotines transect, and 9 months at the Morro Puercos transect. For the first three months, sampling occurred only on the Achotines transect.

Sampling was conducted from a 25-ft Boston Whaler outfitted with a mast, boom, and hydraulic winch. At each station, a CTDO (conductivity, temperature, depth, and oxygen) cast to 100 m was made with a Sea-Bird SBE 9 CTD with a dissolved oxygen sensor and internal RAM data storage. Hydrocasts with 1.8-L Niskin bottles were made periodically to verify and adjust the CTDO data. Water samples from the hydrocasts were analyzed for salinity with an AGE Instruments 2100 salinometer, and dissolved oxygen content by a micro-Winkler procedure. Wind

direction, wind speed, and sea-state observations were recorded at each station. Rainfall was recorded daily at the Achotines Laboratory.

The CTDO data were edited and averaged by 1-m depth intervals (*e.g.* temperature at 1 m = average temperature at 0.5 to 1.5 m (R.W. Owen, Inter-American Tropical Tuna Commission, unpubl. data)). The temperature, salinity, and oxygen data in the 5-m depth bin were pooled for all stations and averaged by month to characterize the mixed layer. The 5-m depth was chosen to avoid biasing by the sea surface and the thermocline, halocline, and oxycline. Mixed-layer depth (MLD), the depth of the wind-mixed, isothermal or homogeneous layer near the ocean surface, was defined, following convention (Fiedler 1992), as the depth at which the temperature is 0.5°C less than the surface temperature (or the 1-m depth if the surface temperature was unreliable). Certain conditions present in this study, such as sharp current boundaries, transient seasonal thermoclines, and close proximity to the continental shelf, can make determination of MLD ambiguous. In such cases, a simple definition of MLD, such as the one used here, is problematic (Laevastu and Hayes 1981), but it probably represents the depth range over which scombrid larvae are likely to be found.

Plankton tows were made at each station during daylight hours with a bongo frame and nets having 71-cm mouth diameters. Each net had an open-area:mouth ratio of 6:1 and mesh apertures of 335-mm, and was equipped with calibrated flowmeters. At each sampling station, two replicate double-oblique tows were made from the surface to 50 m following standard methods (Smith and Richardson 1977). This depth was chosen because previous studies have shown that scombrid larvae inhabit primarily the mixed layer (Strasburg 1960, Klawe 1963, Davis *et al.* 1990a). The bongo frame was allowed to descend at 50 m/min, left at 50 m for 30 sec, then retrieved at 20 m/min. At the shelf stations located over water depths less than 50 m, the same descent and ascent rates were used, but maximum depths were less. A meter wheel and inclinometer were used to monitor the depth of the net. The boat speed was adjusted to maintain a 45° wire angle.

The plankton samples were fixed immediately in 5% buffered formalin. The length of time the samples remained in the fixative before being sorted was random. Plankton displacement volumes were measured to the nearest 1 mL. Scombrid larvae were sorted from the plankton using a dissecting microscope, identified to the lowest taxonomic level possible following characters described by Matsumoto (1958 and 1959), Fritzsche (1978), Collette *et al.* (1984), and Nishikawa and Rimmer (1987), and measured to the nearest 0.5 mm standard length (SL). Specimens of the genera *Thunnus* and *Auxis* were not identified to species because it was not possible to distinguish species using external characters (Uchida 1981, Graves *et al.* 1989, Richards *et al.* 1990).

Larval numbers and plankton volumes were standardized as the value under 10 m² of sea surface, following the procedures of Smith and Richardson (1977). Data for the two replicate samples were averaged. When the contents of both sides of the bongo net from any tow were sorted, the data were pooled and treated as one of the replicates.

Parametric analysis of variance, using a general linear model procedure, was performed on rank-transformed data (Conover 1980) to determine if the plankton volumes and scombrid abundances differed among the upwelling and non-upwelling periods, transects (along-shore), and depths (cross-shelf). The data were ranked because they were heteroscedastic, not normally distributed, and were composed of a large proportion of zero observations. Mean ranks were assigned to tied values in each temporal and spatial stratum. Non-significant factors and interactions were removed in a stepwise fashion and the analysis repeated until only the significant factors remained. The data corresponding to the transitional months, December and May, were omitted for the analysis of the effect of upwelling versus non-upwelling periods. A significance level of 0.05 was used.

The log-likelihood ratio for contingency tables (Zar 1984) was used to compare the sizes of larvae collected during the upwelling and non-upwelling periods and between transects.

Nightlight sampling for late-larval and early-juvenile scombrids was conducted in the vicinity of Los Frailes Islands (Figure 1) (Olson and Scholey 1990). Specimens were attracted to a bright underwater light (24 V DC, 300 W) at night, and collected using 0.5 mm-mesh dipnets. To corroborate the temporal trends in the bongo net data, the numbers of late-larval and early-juvenile scombrids caught per nightlighting trip were averaged by month for the period of March 3, 1986, to September 24, 1991. Further analysis of catch per unit of effort was not warranted because sampling effort was not standardized.

RESULTS

Environmental and CTDO data

The environmental and CTDO data indicate distinct meteorological and hydrographic regimes associated with the dry and wet seasons in the northwestern Panama Bight (Figures 2 and 3). The timing of the dry season and upwelling period is variable from year to year, and its definition depends on the region and spatial scale of interest. For this analysis, we defined the upwelling period as January to March, the non-upwelling period as June to November, and the months in between as transition periods.

The environmental data demonstrate the occurrence of wind-driven coastal upwelling during 1990 (Figure 2). The winds were generally weaker and more variable in both direction and speed during the non-upwelling period than during the upwelling period. During the upwelling period, the winds blew primarily from the north and averaged 4 to 5 m/s when conditions were favorable for sampling. Accompanying the persistent northerly winds was a decrease in precipitation typical of the dry season. Water temperatures were higher and less variable during the non-upwelling period than during the upwelling period. For example, the monthly mean water temperatures at a depth of 5 m ranged from 27.3 to 28.5° C during the non-upwelling period and decreased to 23.4 to 27.0° C during the upwelling period. The salinity decreased during the non-upwelling period due to high precipitation and reduced evaporation. Monthly mean salinities at 5 m ranged from 28.64 to 33.48 o/oo during the non-upwelling period and from 30.78 to 34.15 o/oo during the upwelling period. Mean oxygen concentrations at 5 m remained relatively constant throughout the year, ranging from 4.20 to 5.11 mL/L. The MLD was variable and poorly defined on occasion, ranging widely in every month except December. The shallowest MLD was 1.0 m in May and September 1990 and the deepest was 35.0 m in December 1989. Monthly mean MLDs varied between 9.8 and 14.7 m from January to March, and between 10.1 and 32.2 m during the other months.

We made a total of 222 CTDO casts. The vertical structure of the environment during the upwelling and non-upwelling periods was different. The temperature and salinity profiles from the shelf break stations (PSB, ASB, and MSB) on each transect for January through March 1990 (Figure 3) clearly reveal shoaling of the thermocline associated with upwelling and weakening of the halocline as the upwelling period progressed. The casts made late in the upwelling period contrast markedly with most of those made in the non-upwelling period. Vertical profiles from other stations, both on and off the shelf, showed a similar seasonal pattern.

We observed that the ocean conditions at the Punta Mala transect were particularly dynamic relative to those at the other two transects. Stronger currents, more erratic surface waves, changes in water color, and accumulation of flotsam and foam in bands on the sea surface were observed more often in the vicinity of the Punta Mala transect than the other transects.

Biological data

We made a total of 272 bongo tows, which yielded 534 valid samples. Mean volumes of water filtered were 106 m³ (range 48 to 133 m³) for the shelf, and 123 m³ (range 100 to 154 m³) for the shelf break, slope, and abyss stations. Both sides of the bongo net were sorted for 191 tows and one side for the remaining 81 tows. Forty-nine percent (225) of the 463 samples that were sorted contained scombrid larvae. Five taxa were collected: frigate and/or bullet tuna (*Auxis thazard* and/or *A. rochei*), black skipjack tuna (*Euthynnus lineatus*), yellowfin and/or bigeye tuna (*Thunnus albacares* and/or *T. obesus*), sierra (*Scomberomorus sierra*), and striped bonito (*Sarda orientalis*). Catches totaled 6428 *Auxis* spp., 234 *Euthynnus lineatus*, 29 *Scomberomorus sierra*, 11 *Sarda orientalis*, and 2 *Thunnus* spp.

The standardized larval-abundance data were non-normal, and contained a high proportion of tows with no scombrid larvae, especially during the non-upwelling period (Figure 4). The data were grouped by transect and averaged by month to examine patterns of temporal and spatial variability (Figures 5 to 7). The standard deviation estimates were variable and the replicates were too few to calculate typical standard error distributions (Table 1).

Auxis spp. was the most abundant scombrid larva, occurring in 41% of the samples and at some station(s) during every month in which there was sampling effort (Figures 5 to 7). Monthly mean abundances by transect-month stratum ranged from 0 to 1749 larvae under 10 m² of sea surface. The greatest abundances of *Auxis* spp. occurred at the Punta Mala transect, where as many as 4465 larvae under 10 m² were found at one station. The second most abundant taxon was *Euthynnus lineatus*, occurring in 17% of the samples and at some station(s) during every month in which there was sampling effort, except May. Monthly mean abundances by transect-month stratum ranged from 0 to 28 larvae under 10 m². The bongo tow with the greatest abundance of *E. lineatus* occurred on the Punta Mala transect, and contained 47 larvae under 10 m². *Scomberomorus sierra* larvae occurred in 4% of the samples, predominately from the two westerly transects (Figures 6 and 7). *S. sierra* larvae were absent from the collections made during the March to July period, although no samples were taken during April. *Sarda orientalis* and *Thunnus* spp. larvae occurred in only 1.5% and 0.5% of the samples, respectively. *Sarda orientalis* were collected only in March on the Punta Mala transect, only in January on the Morro Puercos transect, and not at all on the Achotines transect. *Thunnus* spp. were collected only during July on both the Punta Mala and Achotines transects.

Monthly mean abundances were greatest and most variable for all scombrids except *Thunnus* spp. during the upwelling period, and in some cases, during the transition month of December (Figures 5 to 7). Similar temporal patterns occurred at all three transects for *Auxis* spp., *Euthynnus lineatus*, and *Scomberomorus sierra*. Minor secondary modes of larval abundance of *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus* occurred at the Punta Mala transect during August and September 1990.

Plankton displacement volumes, grouped by transect and averaged by month, exhibited a similar pattern of temporal variability and high, variable variance estimates (Table 1). Plankton volumes during the upwelling period were generally 1 to 3 times greater than during the non-upwelling period on all three transects (Figures 5 to 7). The monthly mean volumes ranged from 71 to 694 mL under 10 m² of sea surface.

The statistical analysis (Table 2) indicated significant differences related to the upwelling versus non-upwelling period for monthly mean plankton displacement volumes ($P < 0.0001$) and monthly mean abundances of *Auxis* spp. ($P < 0.0001$). Plankton volumes and *Auxis* spp. abundance were significantly greater during the upwelling period than during the non-upwelling

period at all three transects. Significant differences among transects, *i.e.* along-shore differences, were found for plankton volumes ($P = 0.0107$), *Auxis* spp. abundance ($P = 0.0050$), and *Euthynnus lineatus* abundance ($P < 0.0001$) (Table 2). Plankton volumes and larval abundances increased from west to east, *i.e.* the greatest values occurred at the Punta Mala transect. The greatest variety of species was collected at the Punta Mala transect. All five scombrid taxa were collected only at the Punta Mala transect, and four taxa were collected at the Achotines and Morro Puercos transects. The greatest catches of *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus* at any single station were made on the Punta Mala transect. Insufficient numbers of *Sarda orientalis* and *Thunnus* spp. were caught to make statistical comparisons.

There was no apparent trend in larval abundance and plankton volumes with distance from shore or water depth. The statistical analysis supports the conclusion of no cross-shelf differences. Depth was not a significant factor in the ANOVA model (Table 2).

The average numbers of late-larval and early-juvenile scombrids in nightlight collections during March 3, 1986, to September 24, 1991, show temporal trends similar to those found in the bongo net data (Table 3). *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus* were caught during every month of the year by nightlighting. *Auxis* spp. were also caught in every month except April (no effort) by bongo net, and *Euthynnus lineatus* in every month except April and May. *Scomberomorus sierra* were caught during every month except June by nightlighting, and March to July by bongo net. Early stages of *Sarda orientalis* were found during the upwelling period and transition months of April and May by both sampling methods. The occurrence of *Thunnus* spp. did not show distinct temporal trends. *Thunnus* spp. were captured during June through October and December through February by nightlighting, but only during July by bongo net.

Size compositions of the scombrids, except *Thunnus* spp., caught by bongo net are presented by upwelling and non-upwelling periods (Figure 8) and, for *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus*, by transect (Figure 9). Median lengths were significantly different between the upwelling and non-upwelling periods for *Auxis* spp. ($G = 166.6$, $P < 0.001$) (Zar 1984), but not for *Euthynnus lineatus* ($G = 0.5$, $0.50 < P < 0.25$). There were greater percentages of small *Auxis* spp. (< 3.0 mm) during the non-upwelling period than during the upwelling period. A second mode of larger (5.0 mm) *Auxis* spp. was present during the upwelling period, but not during the non-upwelling period. *Euthynnus lineatus* larvae were significantly larger than *Auxis* spp. larvae during both the upwelling ($G = 46.6$, $P < 0.001$) and non-upwelling periods ($G = 58.0$, $P < 0.001$). Sample sizes for *Scomberomorus sierra*, *Sarda orientalis*, and *Thunnus* spp. were too small for comparable tests.

Significant differences in median lengths of larvae at the three transects were apparent for *Auxis* spp. ($G = 39.9$, $P < 0.001$) and *Euthynnus lineatus* ($G = 23.9$, $P < 0.001$). Greater proportions of *Auxis* spp. below median size were caught at the Achotines transect than at the other two transects. A larger mode of 5.0-mm *Auxis* spp. occurred only at the Punta Mala transect. For *Euthynnus lineatus*, the larvae collected at the Achotines transect included greater percentages above the median length than those at the other two transects, and included an apparent mode at 4.5 to 5.0 mm.

DISCUSSION

Seasonal wind-driven coastal upwelling associated with elevated nutrient levels and plankton production in the Gulf of Panama is well documented (Fleming 1940, Schaefer *et al.* 1958, Wooster 1959, Forsbergh 1963 and 1969, Smayda 1966). The data presented in this paper also demonstrate an association between upwelling and increased secondary production, based upon plankton displacement volumes, during the dry season in the northwestern Panama Bight.

Elevated abundances of *Auxis* spp., *Euthynnus lineatus*, *Scomberomorus sierra*, and *Sarda orientalis* larvae were evident in the upwelling period in the northwestern Panama Bight. These apparent increases relative to larval abundance in the non-upwelling period are likely due to: 1) increased reproductive output of spawners, 2) changes in larval survival and/or larval growth rates, and/or 3) movements of fish into our restricted sampling area (i.e. limitations of small-scale sampling). We discuss alternative mechanisms and processes that could influence the distribution and abundance patterns observed in this study. Firm conclusions regarding causal factors cannot be drawn from a general habitat study, but the discussion is meant to help conceptualize avenues of further study.

Reproductive output

Tropical scombrids spawn serially over protracted periods (Orange 1961, Joseph 1963, Klawe 1966, Hunter *et al.* 1986, Schaefer 1987), but it is possible that some increase reproductive output during certain periods. Our data suggest that *Auxis* spp., *Euthynnus lineatus*, and *Scomberomorus sierra* spawn during every month of the year, with peaks during or just before the upwelling period. Klawe (1963) presented evidence from larval surveys that *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus* spawned throughout the year in most of the tropical waters of the EPO, with possible peaks during the upwelling period off Central America. Histological analysis of the ovaries of adult *E. lineatus* taken from the Gulf of Panama showed spawning activity during 8 months of the year, with peak spawning in November through March (Schaefer 1987), corroborating our results. Klawe (1966) concluded that *Scomberomorus sierra* spawned "perhaps from December through April" in the lower latitudes of the EPO based on collections of larvae and juveniles, and on observations made by Eckles (1949) and Clemens (1956). Analysis of the ovaries of *Thunnus albacares* from the EPO by Orange (1961) indicated that spawning occurred in the region of our study during every month except November, but that the principal spawning period was December through March, with a peak during January and February.

Studies of other fishes have demonstrated that increased reproductive output by the adults results from energy surplus when food resources are abundant (Wootton 1979). Adult scombrids in the northwestern Panama Bight may respond to increased food production during the upwelling period by increasing reproductive output. A similar mechanism may occur during brief periods of upwelling, "El Veranito de San Juan" in Panama (Bennett 1966) for example, in the non-upwelling period.

Increased reproductive output by adults at certain times of the year may be related to the potential benefits to the offspring. Adults may increase batch fecundities so that the larvae and juveniles, rather than the spawners, would be the primary beneficiaries of the productive season. The spawning season of the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*), for example, in the Gulf of Panama is correlated with the upwelling period, but spawning begins before the upwelling period begins (Smayda 1966). Spawning time and duration in fishes are often synchronized with zooplankton production cycles, resulting in improved probability of larval survival (Nikolsky 1963, Cushing 1982).

Some of the tropical scombrids in the northwestern Panama Bight may have evolved a reproductive strategy that combines the benefits of the "bet-hedging" and "all-at-once" strategies, described by Lambert and Ware (1984) as two extremes on a continuum of reproductive strategies. The "bet-hedging" strategy involves the release of multiple batches of eggs over an extensive area during a protracted spawning season. This pattern, characteristic of many fishes that inhabit lower latitudes (Qasim 1955), is considered adaptive in situations where prey availability is relatively unpredictable; the risk of recruitment failure is spread across many independent

spawning bouts. In contrast, the "all-at-once" reproductive strategy is characterized by maximum production of larvae during a short period of time in synchrony with their planktonic prey (Lambert and Ware 1984, Sherman *et al.* 1984). This pattern is typical of fishes that inhabit higher latitudes (Qasim 1955) and, as noted above, is also characteristic of the anchoveta in the Gulf of Panama. During the non-upwelling period off the southern Azuero Peninsula, the spawning characteristics of *Auxis* spp., *Euthynnus lineatus*, and *Scomberomorus sierra* reflect the "bet-hedging" strategy. Early stages of these taxa were present year-round (Figures 5 to 7, Table 3), and monthly mean larval abundances were less in the non-upwelling period than in the upwelling period. Plankton volumes during the non-upwelling period were also, on average, relatively low and fairly constant. Although this does not suggest unpredictable prey availability, conditions especially conducive to larval survival and growth, such as El Veranito de San Juan described above, can occur episodically during the non-upwelling period. Smayda (1966: 366) noted that "a slight resurgence of northerly winds during July and/or August may induce mixing or even cause a slight upwelling" in the Gulf of Panama. In contrast, during the upwelling period, greater plankton volumes coincided with increased larval abundances of *Auxis* spp., *Euthynnus lineatus*, and *Scomberomorus sierra*. While results of previous studies in the EPO emphasized the "bet-hedging" nature of tropical scombrids (Margulies 1993) or the seasonal synchrony of gonadal development and peak plankton abundance (Schaefer 1987), our results can be interpreted to suggest some aspects of both strategies in the northwestern Panama Bight.

Larval growth and survival

Many complex mechanisms and processes involving larval growth and mortality can affect larval abundance, independent of reproductive output. Conclusions regarding these relationships in the northwestern Panama Bight are not supported by this study. Nevertheless, a brief discussion of some aspects of larval growth and mortality in relation to the environment is useful for reviewing their potential to affect larval abundance and for developing hypotheses for future field and laboratory studies.

Greater larval survival during the upwelling period may be due to greater food availability as evidenced by the increased larval abundance, increased plankton volumes, and the presence of a mode of large (5-mm) *Auxis* spp. that was not present during the non-upwelling period (Figure 8). Two major factors contributing to larval mortality in marine fishes are starvation and predation (Hunter 1981, Hewitt *et al.* 1985, Theilacker 1986, Bailey and Houde 1989). Margulies (1993) showed by histological analysis that the incidences of malnourishment and starvation in wild-caught, first-feeding (preflexion) *Auxis* spp., *Euthynnus lineatus*, and *Scomberomorus sierra* larvae were high during the non-upwelling period off the southern Azuero Peninsula. In contrast, late-larval (postflexion) and early-juvenile scombrids showed no signs of severe malnourishment. No specimens of either stage were obtained during the upwelling period for comparison, but Margulies's data suggest that starvation may account for a large part of the reduced larval abundance observed during the non-upwelling period. Higher predation rates on larvae in poor condition can also explain the reduction in larval abundance.

Survival in marine fish larvae also depends on feeding success, which can vary with prey size, prey type, and fine-scale prey aggregations (Lasker 1975 and 1981, Hunter 1981, Owen 1989, Frank and Leggett 1986, Young and Davis 1990), factors yet to be addressed in our study area. In the upwelling period, fine-scale prey aggregations may be disrupted by turbulent mixing and transport (Bakun and Parrish 1982). Rothschild and Osborn (1988) argued that small-scale turbulence may increase contact rates between predator and prey. Research in other upwelling regimes has shown that recruitment success of pelagic marine species increases with upwelling

intensity when wind speed is low to moderate (5 to 6 m/s), but decreases when wind speeds are greater (Cury and Roy 1989, Bakun *et al.* 1991, Roy *et al.* 1992).

Seasonal changes in the temperature and food supply may also have an effect on larval abundance. Tropical scombrid larvae and early juveniles grow rapidly (Jenkins and Davis 1990, DeVries *et al.* 1990, Olson and Scholey 1990, Wexler 1993, Lang *et al.* 1994), and probably have high energy demands, as do larger tunas (Olson and Boggs 1986, Boggs and Kitchell 1991). Temperature and food supply can influence growth of larval marine fishes, altering the window of time that larvae are vulnerable to predation. For example, abundant planktonic food resources and higher temperatures can promote increased growth rates in fish larvae, leading to reduced larval stage duration, decreased exposure to predation, and increased recruitment (Houde 1987). Effects of temperature can also affect predators and prey by changing their rates of metabolism, swimming speeds, food demand, escape response, etc. (Bailey and Houde 1989). Wexler (1993), however, found that growth rates of late-larval and early-juvenile *Euthynnus lineatus* did not differ significantly during the dry (upwelling) and rainy (non-upwelling) season in the northwestern Panama Bight. Lower water temperatures during the upwelling period (Figure 2) may offset any potential increases in growth rate related to food availability. Alternatively, elevated larval abundance may be in part due to greater availability of larvae resulting from prolonged larval stage duration caused by lower water temperatures during the upwelling period. The size differences of larvae among transects and between *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus* (Figure 9) may also be due to variable growth or survival rates.

Emigration and small-scale sampling

Because our sampling was conducted over a small spatial scale, we recognize alternative interpretations of the results. Peak abundances of larval scombrids during the upwelling period could be explained by emigration of sexually-mature adults, or by larvae being transported into the study area by surface currents. It is more likely, however, that physical and biological mechanisms would act to reduce the apparent abundance and survival of larvae nearshore during the upwelling period. Northerly winds can cause strong offshore currents (Wooster 1959, Forsbergh 1969), possibly advecting larvae to unfavorable nursery areas (Parrish *et al.* 1981, Bakun and Parrish 1982). For example, Theilacker (1986) found lower starvation rates of first-feeding jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) larvae nearshore where food was more abundant than offshore.

There were benefits, however, of employing a small-scale sampling design. Coincidental increases in zooplankton volumes and larval abundance have not been found during previous larval surveys of scombrids (Strasburg 1960, Nakamura and Matsumoto 1966, Klawe *et al.* 1970), perhaps because they were conducted over broad temporal and spatial scales (Davis *et al.* 1990b, Leis *et al.* 1991). On a smaller scale, Ware (1977) found that peak spawning of *Scomber scombrus* coincided with the maximum abundance of the summer plankton in a temperate region. Elevated abundances of larval scombrids, particularly tunas, have also been related to high productivity near islands and reefs (Miller 1979, Leis *et al.* 1991, Boehlert and Mundy 1991), in a river front (DeVries *et al.* 1990, Grimes and Finucane 1991, Grimes and Lang 1992, Lang *et al.* 1994) and in major current boundaries (Richards *et al.* 1989). Many processes important to recruitment may occur at small scales (Fortier and Leggett 1985, Houde and Lovdal 1985) and may require fine-scale sampling to detect and evaluate them.

Other sampling considerations

Other factors that may have affected our estimates of larval abundance include escapement and extrusion of larvae through net meshes (Smith 1981), net avoidance (Clutter and

Anraku 1968), and differences in vertical distribution patterns of larvae (Smith and Richardson 1977). Escapement and extrusion, although likely a problem with the smallest scombrid larvae, probably did not vary much over the course of this study because the same net and towing speeds were used throughout. Net avoidance, on the other hand, was probably variable among sampling trips and seasons because physical disturbances caused by the net and the larvae's ability to detect and avoid the net can change with the prevailing physical and biological environment (Clutter and Anraku 1968, Smith *et al.* 1968). For example, time of day, light intensity, water clarity, plankton production, net clogging, water temperature, larval condition, and larval metabolic rates can affect net avoidance rates of larvae.

Vertical distribution patterns can be ecologically important to marine fishes during their early life history (Hunter and Sanchez 1976, de Lafontaine and Gascon 1989, Olla and Davis 1990, Batty 1994, Kendall *et al.* 1994) and temporal and interspecific variation in these patterns can affect abundance estimates (Davis *et al.* 1990a). Other than evidence by Klawe (1963) that *Thunnus albacares* and *Auxis* spp. occurred only above the thermocline and that there were diel differences in *Auxis* spp. catch rates for surface and oblique tows, little is known about the vertical distribution of scombrid larvae in the EPO. Studies from other areas have shown temporal and interspecific differences in the vertical distribution for various tropical scombrid larvae (Wade 1951, Matsumoto 1958, Strasburg 1960, Davis *et al.* 1990a, Boehlert and Mundy 1991). In the northwestern Panama Bight, conditions such as seasonal changes in mixed-layer depth and plankton production, and diel changes in light and prey distribution, may induce larvae to change their vertical distribution, thus affecting abundance estimates. It is surprising that so few *Scomberomorus sierra* larvae were captured by bongo net, given that late-larval and early-juvenile *S. sierra* have been the third most common taxon in the nightlighting samples (Table 3). Grimes *et al.* (1990 and 1991) collected substantial numbers of king and Spanish mackerel (*S. cavalla* and *S. maculatus*) larvae using a Tucker trawl and neuston net, which sample at discrete depths and at the surface, respectively. If larvae of *S. sierra* or other tropical scombrids occur at discrete depths, our oblique bongo tows may not have sampled them adequately.

Regional spawning behavior

Repetitive, small-scale sampling over long duration provided information to develop a conceptual model of scombrid spawning behavior in the region. Of the three transects, the Punta Mala transect appeared to be associated with the most dynamic physical and biological conditions. Physical features visible on the sea surface were more common at the Punta Mala transect than at the other transects. The Punta Mala transect is close to the Gulf of Panama, in the northern segment of the Panama Bight (Figure 1). There is a predominant cyclonic gyre in the surface waters of the Panama Bight (Wooster 1959), and its western boundary has a southward set along the Azuero Peninsula. During the non-upwelling period, however, when the Colombia Current is under the influence of the southeast trade winds, the surface flow is generally weaker and appears to round Punta Mala and set more to the west. The Punta Mala transect was associated with the greatest scombrid larval abundances and species richness and plankton displacement volumes. The catches of *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus* at the Punta Mala transect are among the highest reported for tunas anywhere in the world (Davis *et al.* 1990b, Leis *et al.* 1991). These factors suggest that the Gulf of Panama may be a major spawning area for *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus*. Many of the larvae we collected may have been advected into our study area by surface currents coming from the Gulf. If so, the larvae were most abundant at the Punta Mala transect because of its proximity to the spawning grounds in the Gulf. Klawe (1963) reported the occurrence of early stages of *Auxis* spp. and *E. lineatus*, but not *Thunnus* spp., in the Gulf of

Panama. *Auxis* spp. (Harada *et al.* 1973a and 1973b) and *Euthynnus lineatus* (Margulies, Inter-American Tropical Tuna Commission, pers. comm.) hatch at similar sizes, but few newly-hatched *E. lineatus* were collected. One possible explanation for the notable absence of small (2.0- to 2.5-mm) *E. lineatus* larvae is that they were spawned further from our study area.

Lack of any significant spatial pattern in the distribution and abundance of *Scomberomorus sierra* larvae suggests that their spawning may be more ubiquitous in the region. More *S. sierra* larvae were collected at the westerly transects, however, suggesting spawning in near-coastal waters. Other studies have suggested that coastal areas and islands may be important nursery areas for the genus *Scomberomorus* (Klawe 1966, Jenkins *et al.* 1985).

We suspect that *Thunnus* spp. spawn primarily outside and west of our study area in the Panama Bight and surrounding region. No larval or early-juvenile *Thunnus* spp. were collected in the Gulf of Panama during Klawe's (1963) study. We did not catch *Thunnus* spp. larvae during the months identified by Orange (1961) as the principal spawning period of yellowfin tuna in our study area. Only two *Thunnus* spp. larvae were caught by bongo net, but were among the largest (8 mm) of all the scombrid larvae caught by that method. Two-hundred eighty-seven *Thunnus* spp. were caught by nightlighting in a relatively advanced stage of development. *Thunnus* spp. were also caught by nightlighting nearshore off Costa Rica during Klawe's (1963) study. *Thunnus* spp. larvae from offshore may be introduced into our sampling area via episodic extensions of the North Equatorial Counter Current (NECC) into coastal waters. The strong northeast trade winds weaken the NECC (Wyrcki 1974) during the upwelling period, which may explain the paucity of *Thunnus* spp. in our samples during December to May. Conversely, the presence of *Thunnus* spp. larvae in the coastal area during part of the non-upwelling period (Table 3) may be explained by abatement or cessation of the northeast tradewinds, resulting in a stronger NECC (Wyrcki 1974).

More knowledge of the local circulation and short-term variability of the environment near the Azuero Peninsula is needed to interpret the distribution and abundance patterns of scombrid larvae and to elucidate spawning areas. The region is highly energetic by comparison with other eastern boundary regions of the Pacific Ocean. A combination of large- and small-scale sampling could provide more conclusive results. Future research efforts will focus on the effect of the physical environment and prey assemblages on the day-night patterns of vertical distribution, age and growth, nutritional condition, and trophic interactions of scombrid larvae.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the entire staff of the IATTC's Achatines Laboratory, especially V. Scholey and J. Budria, and T. Foreman, A. Purmalis, and J. Pérez for logistics support. Special thanks go to I. Díaz, A. García, D. Domínguez, and K. Herrera for processing and sorting ichthyoplankton samples, and to A. Cano, L. Samaniego, and D. Soliz, who were principal crew of the *Achatines III* during the first year of field sampling. Others who assisted in field sampling were T. Foreman, D. Margulies, R. Owen, E. Espinoza, D. Ballesteros, and Y. Ballesteros. Panama's Ministerio de Comercio e Industria and Departamento de Recursos Marinos has provided continued support of the Achatines Laboratory. We are grateful to S. Syrjala for his guidance on analysis of variance, to W. Bayliff, C. Grimes, E. Houde, D. Margulies, R. Owen, and P. Smith for their helpful comments on the manuscript, and to N. Webb for the Spanish translation.

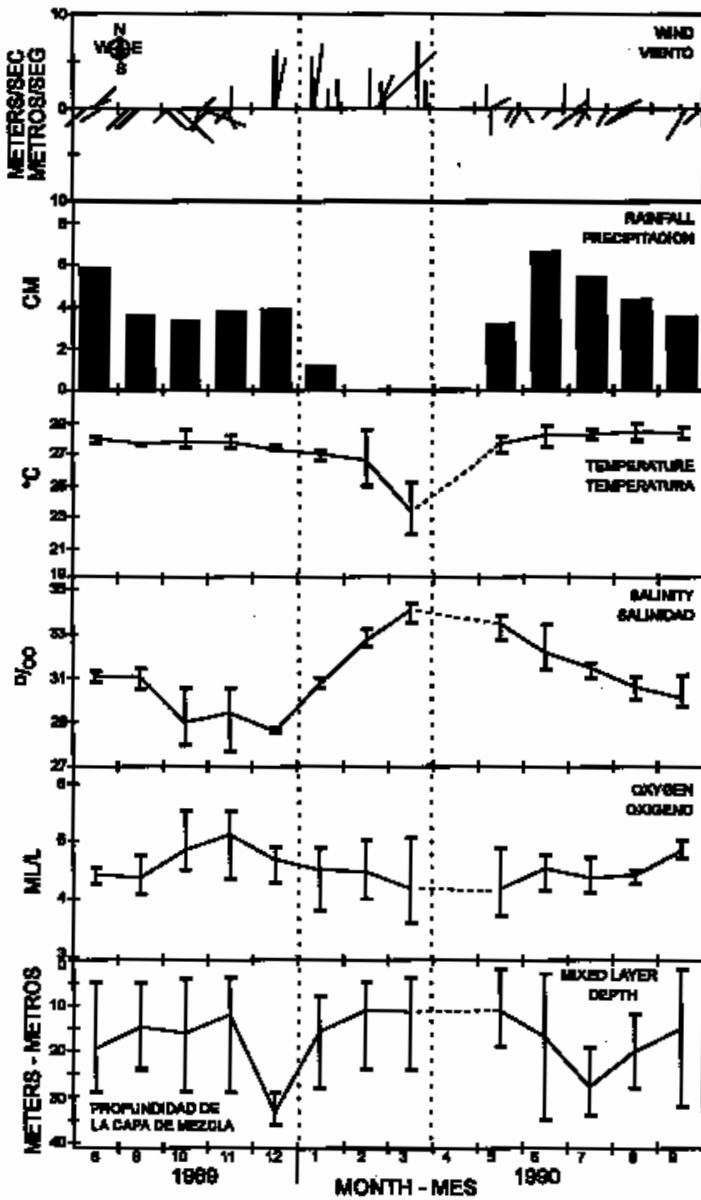


FIGURE 2. Environmental data collected off the southeastern Azuero Peninsula. The connected points and bars represent monthly means and ranges for all stations pooled. Temperature, salinity, and oxygen values correspond to a depth of 5 m. The wind data are representative daily values and the rainfall data are monthly totals. The area between the broken lines designates the upwelling period.

FIGURA 2. Datos ambientales tomados frente a la punta sureste de la Península de Azuero. Los puntos conectados y las barras representan monthly promedios y rangos de todas las estaciones agrupadas. Los valores de temperatura, salinidad, y oxígeno corresponden a una profundidad de 5 m. Los datos de vientos son valores diarios representativos y los de precipitación son totales mensuales. El área entre las líneas de trazos denota el periodo de afloramiento.

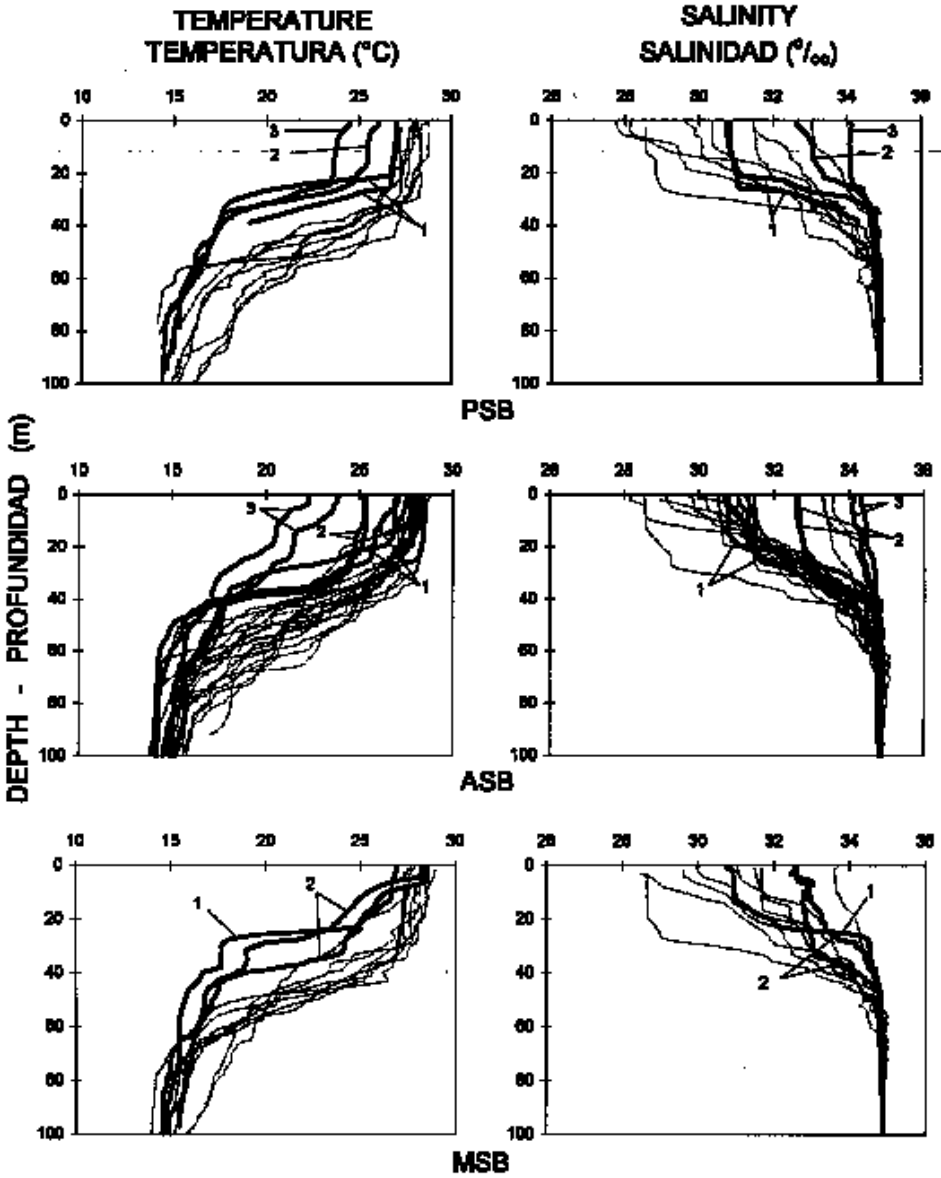


FIGURE 3. Vertical temperature and salinity profiles from the shelf-break stations on each transect (see Figure 1). The solid lines are from CTDO casts during the upwelling period and the broken lines are from casts during the non-upwelling period. (1 = January, 2 = February, and 3 = March).

FIGURA 3. Perfiles verticales de temperatura y salinidad de las estaciones en el borde de la plataforma en cada transecto (ver Figura 1). Las rayas sólidas provienen de lanzes de CTDO durante el periodo con afloramiento y las de trazos de lanzes del periodo sin. (1 = enero, 2 = febrero, y 3 = marzo).

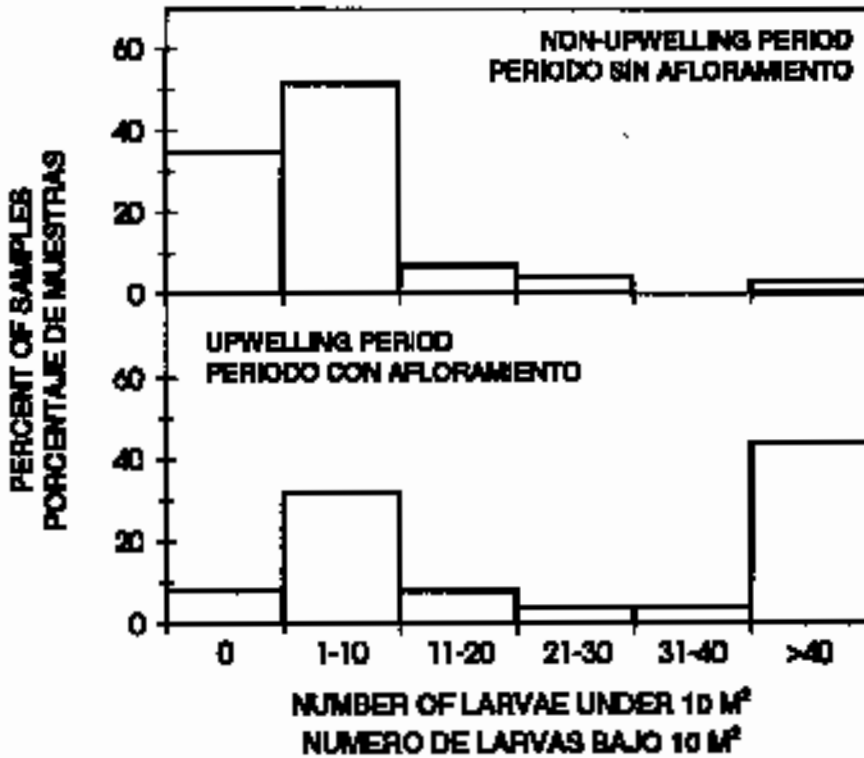


FIGURE 4. Distributions of the standardized larval abundance data for all scombrid taxa collected by bongo net during the non-upwelling (months 6-11) and upwelling (months 1-3) periods.
 FIGURA 4. Distribuciones de los datos estandarizados de abundancia de larvas de todos los grupos taxonómicos de escómbridos capturados con red de bongo durante los períodos sin afloramiento (meses 6-11) y con afloramiento (meses 1-3).

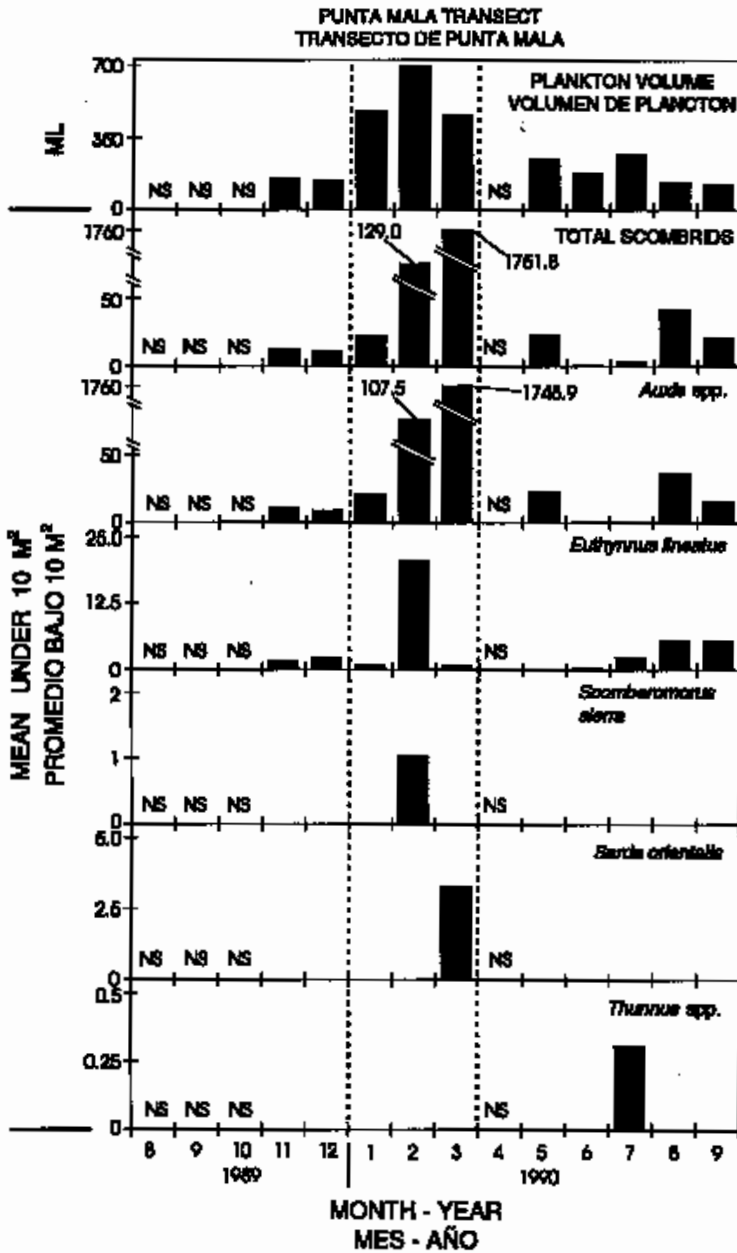


FIGURE 5. Monthly mean abundance (numbers under 10 m²) of scombrid larvae and plankton displacement volumes (mL under 10 m²) from bongo-net tows at all stations on the Punta Mala transect. The area between the broken lines designates the upwelling period. "NS" denotes that no samples were taken during that month.

FIGURA 5. Abundancia media mensual (número bajo 10 m²) de larvas de escómbrido y volúmenes de desplazamiento de plancton (mL bajo 10 m²) de arrastres con red de bongo en todas las estaciones en el transecto de Punta Mala. El área entre las líneas de trazos denota el periodo de afloramiento. "NS" significa que no se tomaron muestras en ese mes.

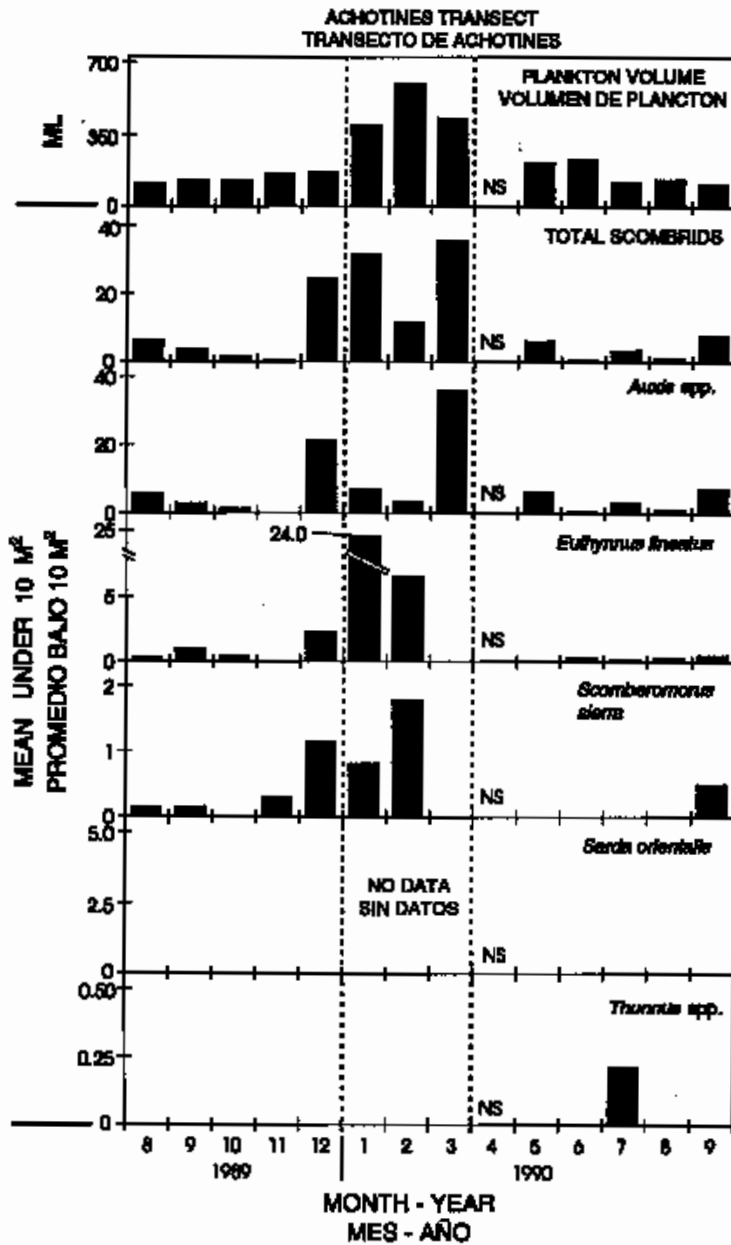


FIGURE 6. Monthly mean abundance (numbers under 10 m²) of scombrid larvae and plankton displacement volumes (mL under 10 m²) from bongo-net tows at all stations on the Achotines transect. The area between the broken lines designates the upwelling period. "NS" denotes that no samples were taken during that month.

FIGURA 6. Abundancia media mensual (número bajo 10 m²) de larvas de escómbrido y volúmenes de desplazamiento de plancton (mL bajo 10 m²) de arrastres con red de bongo en todas las estaciones en el transecto de Achotines. El área entre las líneas de trazos denota el periodo de afloramiento. "NS" significa que no se tomaron muestras en ese mes.

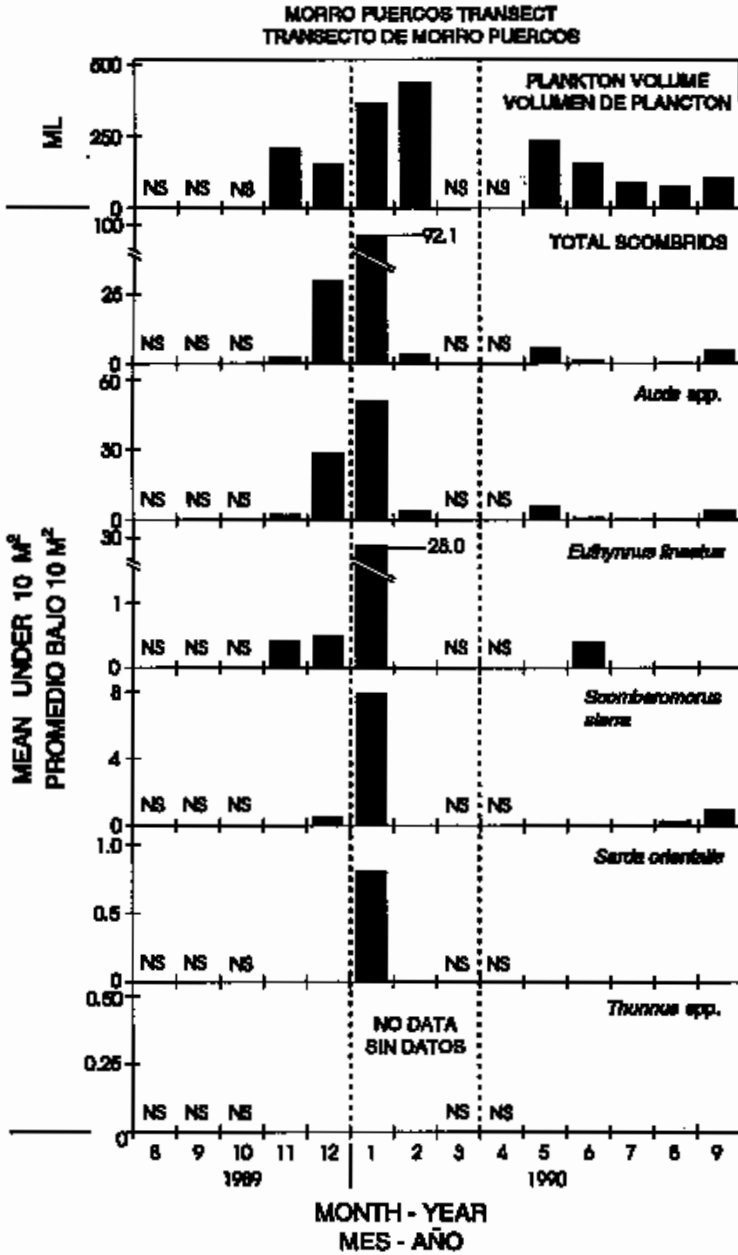


FIGURE 7. Monthly mean abundance (numbers under 10 m²) of scombrid larvae and plankton displacement volumes (mL under 10 m²) from bongo-net tows at all stations on the Morro Puercos transect. The area between the broken lines designates the upwelling period. "NS" denotes that no samples were taken during that month.

FIGURA 7. Abundancia media mensual (número bajo 10 m²) de larvas de escómbrido y volúmenes de desplazamiento de plancton (mL bajo 10 m²) de arrastres con red de bongo en todas las estaciones en el transecto de Morro Puercos. El área entre las líneas de trazos denota el periodo de afloramiento. "NS" significa que no se tomaron muestras en ese mes.

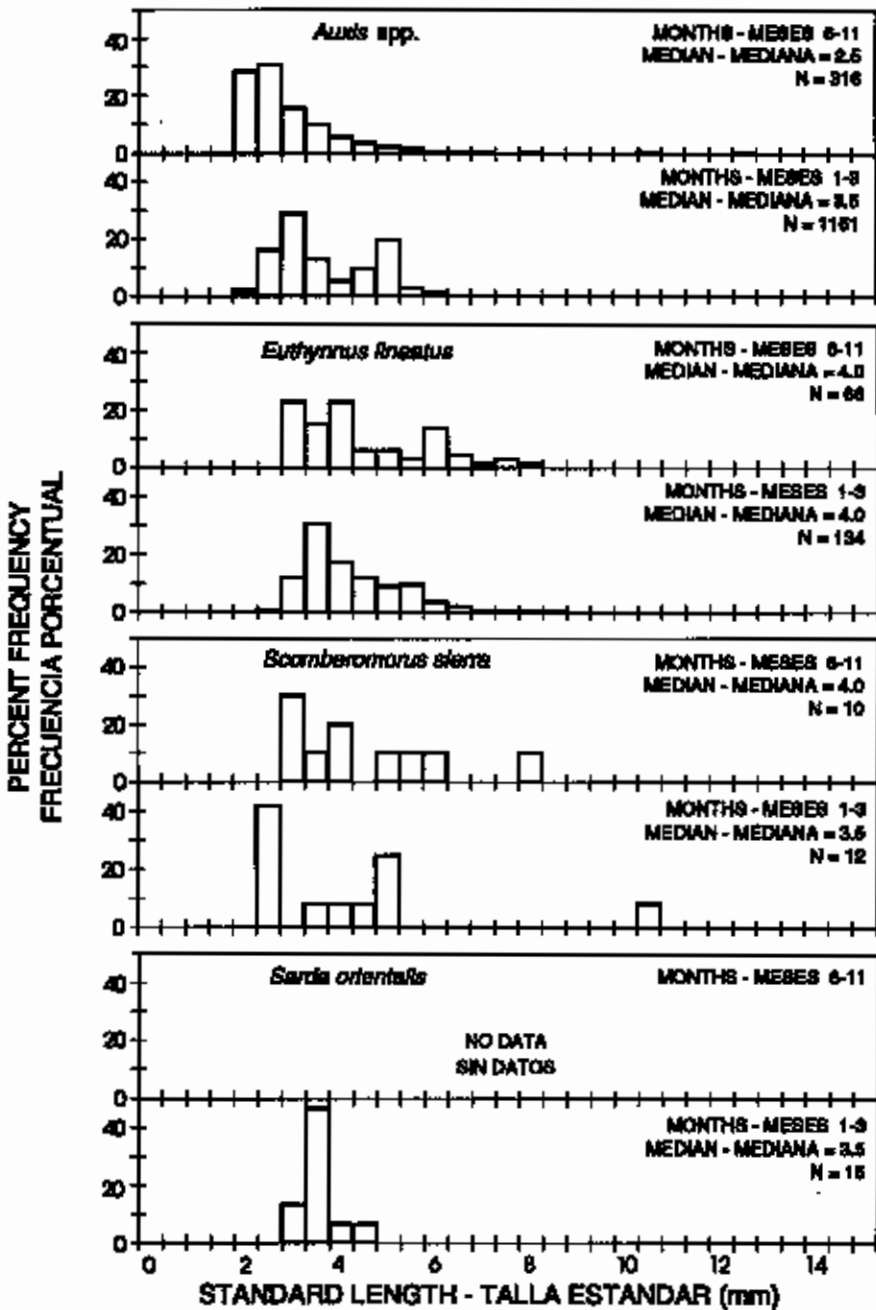


FIGURE 8. Length-frequency distributions by non-upwelling (months 6-11) and upwelling (months 1-3) period for all scombrid taxa, except *Thunnus* spp., caught by bongo net.

FIGURA 8. Distribuciones de frecuencia de talla correspondientes a los periodos sin afloramiento (meses 6-11) y con afloramiento (meses 1-3) para todos los grupos taxonómicos de escómbridos, excepto *Thunnus* spp., capturados con red de bongo.

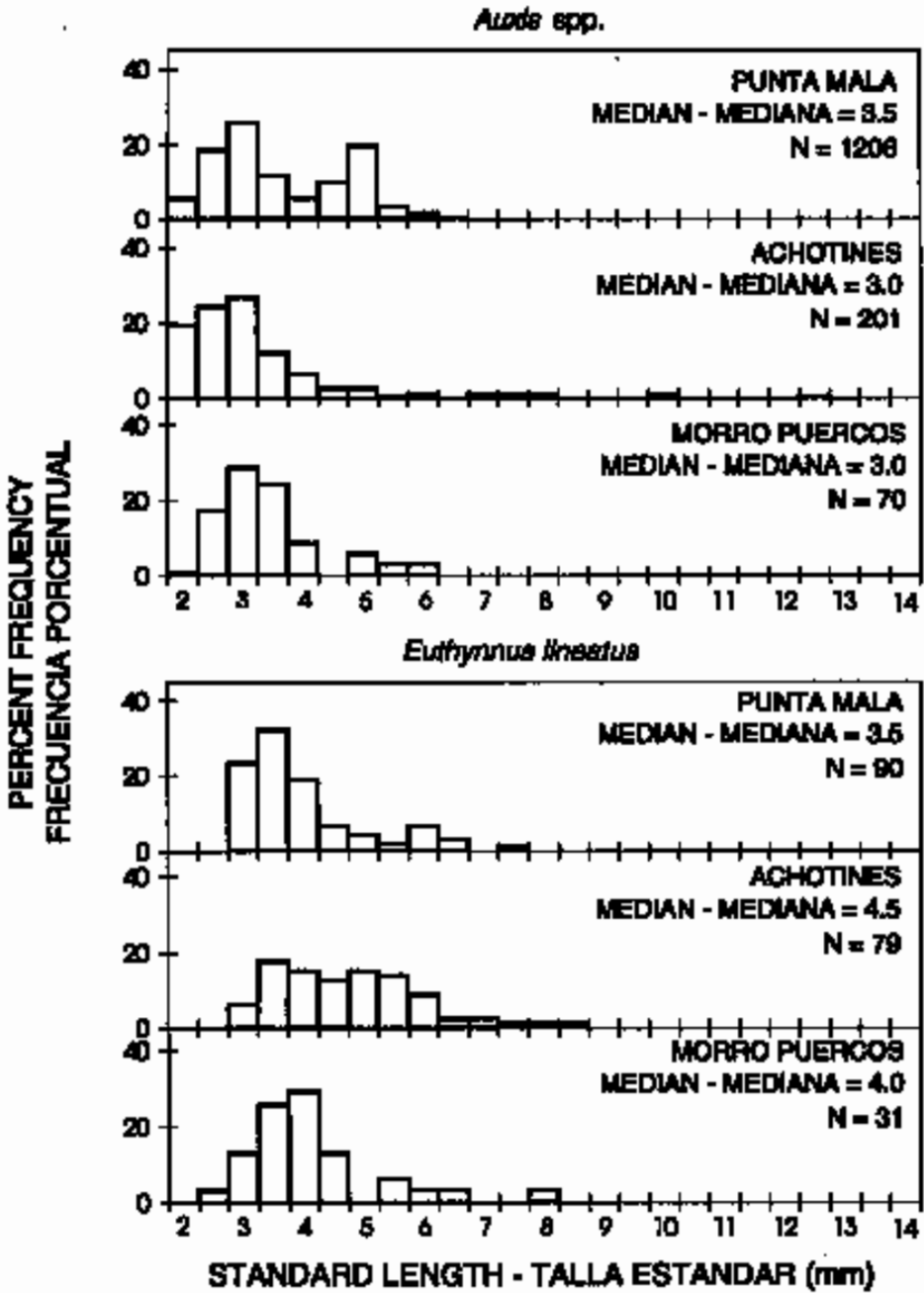


FIGURE 9. Length-frequency distributions by transect for *Auxis* spp. and *Euthynnus lineatus* larvae caught by bongo net.

FIGURA 9. Distribuciones de frecuencia de talla por transecto correspondientes a larvas de *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus* capturadas con red de bongo.

TABLE 1. Monthly mean and standard deviation (sd) of plankton volumes and numbers of scombrid larvae under 10 m² of sea surface by transect (n = total number of replicates).
 TABLA 1. Promedio y desviación estándar (sd) mensuales de los volúmenes de plancton y números de escómbridos larvales bajo 10m² de superficie del mar por transecto (n = número total de réplicas).

Month and year	n	Plankton volume		Total scombrids		Axiis spp.		Euthynnus lineatus		Scomboromorus sierra		Sarda orientalis		Thunnus spp.	
		mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd
Mes y año	n	Volumen de plancton		Total escómbridos		Axiis spp.		Euthynnus lineatus		Scomboromorus sierra		Sarda orientalis		Thunnus spp.	
		promedio	sd	promedio	sd	promedio	sd	promedio	sd	promedio	sd	promedio	sd	promedio	sd
Punta Mala transect															
Transecto de Punta Mala															
Nov 89	2	145.3	24.0	11.6	14.9	10.0	12.5	1.7	2.3	0	0	0	0	0	0
Dec 89	2	140.8	42.4	10.7	4.6	8.4	2.8	2.3	1.8	0	0	0	0	0	0
Jan 90	3	474.5	86.3	21.7	19.8	20.8	20.6	0.8	1.4	0	0	0	0	0	0
Feb 90	4	694.1	308.7	129.0	64.0	107.5	68.7	20.5	18.6	1.0	1.3	0	0	0	0
Mar 90	4	455.2	169.4	1731.8	1938.0	1,748.9	1937.2	0.7	1.3	0	0	3.3	12.1	0	0
May 90	4	239.1	73.9	22.5	26.9	22.5	26.9	0	0	0	0	0	0	0	0
Jun 90	4	175.5	51.4	0.6	1.1	0.3	0.5	0.3	0.5	0	0	0	0	0	0
Jul 90	4	296.2	79.4	2.6	1.7	0	0	2.3	1.3	0	0	0	0	0.3	0.4
Aug 90	4	131.9	56.2	41.3	75.7	35.9	67.9	5.4	7.9	0	0	0	0	0	0
Sep 90	4	118.2	30.8	20.4	21.6	15.1	15.6	5.3	6.4	0	0	0	0	0	0
Achofines transect															
Transecto de Achofines															
Aug 89	11	102.6	35.6	5.9	7.7	5.6	7.9	0.2	0.4	0.1	0.4	0	0	0	0
Sep 89	5	125.3	37.1	3.6	3.1	2.6	2.7	0.9	2.0	0.1	0.3	0	0	0	0
Oct 89	6	125.0	47.3	1.5	0.6	1.1	0.8	0.4	0.6	0	0	0	0	0	0
Nov 89	4	157.5	43.6	0.3	0.5	0	0	0	0	0.3	0.5	0	0	0	0
Dec 89	3	162.1	20.9	24.5	20.9	21.1	22.0	2.2	0.3	1.1	1.9	0	0	0	0
Jan 90	3	394.4	97.9	31.5	23.8	6.7	7.7	24.0	18.8	0.8	1.4	0	0	0	0
Feb 90	4	594.8	292.1	11.4	14.8	3.2	3.7	6.5	9.8	1.8	2.3	0	0	0	0
Mar 90	5	426.3	238.9	35.6	51.4	35.6	51.4	0	0	0	0	0	0	0	0
May 90	4	212.0	18.6	6.0	5.6	6.0	5.6	0	0	0	0	0	0	0	0
Jun 90	4	229.4	42.8	0.5	0.5	0.2	0.4	0.2	0.4	0	0	0	0	0	0
Jul 90	5	118.8	24.7	3.3	6.9	3.1	6.8	0.1	0.3	0	0	0	0	0.5	0.2
Aug 90	4	128.1	22.3	1.1	1.2	0.8	1.0	0.3	0.5	0	0	0	0	0	0
Sep 90	4	109.0	26.4	7.8	12.6	6.9	13.2	0.4	0.5	0.5	0.6	0	0	0	0
Morro Pueros transect															
Transecto de Morro Pueros															
Nov 89	3	206.6	9.9	2.3	2.0	1.9	1.7	0.4	0.7	0	0	0	0	0	0
Dec 89	2	148.8	20.8	29.8	10.9	27.9	11.0	0.5	0.7	0.5	0.7	0	0	0	0
Jan 90	2	365.4	76.4	92.1	26.3	50.7	25.9	28.0	3.2	7.8	4.2	0.8	1.1	0	0
Feb 90	4	434.8	296.8	3.3	2.6	3.3	2.6	0	0	0	0	0	0	0	0
May 90	4	230.8	40.6	5.3	6.6	5.3	6.6	0	0	0	0	0	0	0	0
Jun 90	4	151.8	27.7	1.0	0.7	0.6	0.7	0.4	0.8	0	0	0	0	0	0
Jul 90	4	86.5	16.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aug 90	4	70.7	12.2	0.2	0.4	0	0	0	0	0.2	0.4	0	0	0	0
Sep 90	4	103.2	38.0	4.4	6.6	3.5	7.1	0	0	0.9	1.2	0	0	0	0

TABLE 2. Analysis of variance table for factors found to be significant when testing standardized larval abundance and plankton volume data.

TABLA 2. Tabla de análisis de varianza para factores que resultaron ser significativos al comprobar datos estandarizados de abundancia de larvas y volúmenes de plancton.

Source	Degrees of freedom	Sum of squares	Mean square	F value	Probability
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Valor F	Probabilidad
<i>Auxis</i> spp.					
Period—Periodo	1	24,587.11	24,587.11	35.37	0.0001
Transect—Transecto	2	7,801.41	3,900.70	5.61	0.0050
Residual error—Error residual	95	66,034.01	695.09		
<i>Euthynnus lineatus</i>					
Transect—Transecto	2	17,084.12	8,541.56	11.49	0.0001
Residual error—Error residual	96	71,346.96	743.20		
Plankton volume—Volumen de plancton					
Period—Periodo	1	60,820.10	60,820.10	110.28	0.0001
Transect—Transecto	2	5,249.75	2,624.88	4.76	0.0107
Residual error—Error residual	95	52,395.41	551.53		

TABLE 3. Average numbers of late-larval and early-juvenile scombrids caught per nightlighting trip during 277 trips made between March 3, 1986, and September 24, 1991. The months are arranged to facilitate comparison with Figures 5-7. The area between the two broken lines designates the upwelling period of 1990.

TABLA 3. Cantidad media de escómbridos larvales tardíos y juveniles tempranos capturados por salida de muestreo nocturno en 277 salidas realizadas entre el 3 de marzo de 1986 y el 24 de septiembre de 1991. La secuencia de los meses es para facilitar la comparación con las Figuras 5 a 7. El área entre las líneas de trazos señala el periodo de afloramiento de 1990.

Taxon	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul
Grupo taxonómico	(n=30)	(n=22)	(n=24)	(n=35)	(n=22)	(n=10)	(n=7)	(n=15)	(n=23)	(n=18)	(n=30)	(n=31)
<i>Auxis</i> spp.	4.6	3.2	4.4	2.4	5.4	4.9	2.7	2.4	14.4	11.7	0.8	24.3
<i>Euthynnus lineatus</i>	27.3	3.1	10.2	20.7	11.0	16.6	2.4	0.2	11.0	2.7	2.9	26.2
<i>Scomberomorus sierra</i>	0.1	0.4	24.6	10.1	9.4	6.4	0.3	0.2	0.5	0.1	0	1.5
<i>Thunnus</i> spp.	0.1	6.5	0.4	0.1	0.1	0.3	0.1	0	0	0	3.3	0.6
<i>Sarda orientalis</i>	0	0	0	0	0	0.1	0.9	0.2	0.3	0.1	0	0

DISTRIBUCION Y ABUNDANCIA DE ESCOMBRIDOS LARVALES
EN RELACION AL AMBIENTE FISICO EN EL
NOROESTE DEL RECODO DE PANAMA

por

Robert R. Lauth¹ y Robert J. Olson

RESUMEN

La primera fase de un programa para estudiar el ictioplancton y la oceanografía en el Recodo de Panamá noroccidental fue llevada a cabo entre agosto de 1989 y septiembre de 1990. Los objetivos del programa eran 1) describir la distribución y abundancia espacial y temporal de los escómbridos larvales, y 2) examinar las relaciones entre la distribución y abundancia de los escómbridos larvales, el ambiente físico local, y la producción secundaria. Se efectuaron mensualmente lances de CTDO (conductividad, temperatura, profundidad, y oxígeno) a 100 m, arrastres oblicuos estandarizados con red de bongo a 50 m, y observaciones meteorológicas y del estado del mar en 14 estaciones en 3 transectos que se extienden mar afuera desde Punta Mala, la Bahía de Achotines, y Morro Puercos (Panamá). Se realizaron periódicamente cerca de las Islas Los Frailes muestreos nocturnos con luz submarina para capturar escómbridos larvales tardíos y juveniles tempranos, y los datos resultantes permitieron comparaciones de tendencias temporales con los datos de las larvas.

Los perfiles verticales de temperatura y salinidad indicaron afloramiento costero impulsado por el viento, ascenso de la termoclina, y debilitamiento de la haloclina, de enero a marzo.

La ocurrencia de larvas y juveniles tempranos en las muestras indica que *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus* desovan durante todo el año en el área del estudio. *Scomberomorus sierra* ocurrió en las muestras en todos los meses excepto aquellos de fines del periodo de afloramiento y principios del periodo sin afloramiento. Incrementos en la abundancia de las larvas de estos grupos taxonómicos y la ocurrencia de larvas de *Sarda orientalis* coincidieron con aumentos en la producción secundaria. Ocurrieron volúmenes de desplazamiento de plancton y abundancias mensuales medias de *Auxis* spp. significativamente mayores durante el periodo de afloramiento que durante aquel sin afloramiento en todos los tres transectos. Los volúmenes de plancton y las abundancias de larvas de *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus* fueron significativamente mayores en el transecto de Punta Mala, el más cercano al Golfo de Panamá, que en los dos más occidentales. No se detectó ningún patrón espacial significativo en la distribución y abundancia de las larvas de *Scomberomorus sierra*. Nuestras observaciones sugieren que las larvas de *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus* originan en el Golfo de Panamá y son transportadas al sur de la Península de Azuero por la Corriente de Colombia.

INTRODUCCION

Pese a la importancia global de las pesquerías atuneras (Joseph *et al.*, 1988; Bayliff, 1994), se sabe poco acerca del ciclo vital temprano de los atunes y otros escómbridos tropicales. Se considera a las investigaciones mutuas de campo y de laboratorio de las etapas tempranas de vida de los atunes como paso importante hacia la comprensión del reclutamiento de los atunes (Joseph y Wild, 1984). Sin embargo, es logísticamente difícil diseñar estudios de campo adecuados del ciclo vital temprano de los escómbridos tropicales, puesto que las poblaciones cubren áreas muy extensas (Collette y Nauen, 1983) y las larvas están irregularmente distribuidas (Davis *et al.*, 1990b). En agosto de 1989 se inició un programa a pequeña escala de muestreo oceanográfico y de ictioplancton en el Laboratorio de Achotines de la Comisión Interamericana del Atún Tropical, en Panamá. El plan era de muestrear repetidamente sobre una escala espacial limitada durante un año entero. Esta estrategia era factible debido a la proximidad del Laboratorio de Achotines a

¹ Dirección actual: Alaska Fisheries Science Center, U.S. National Marine Fisheries Service, 7600 Sand Point Way N.E., Bin C15700, Seattle, WA 98115-0070, EE.UU.

zonas de desove de los escómbridos, permitiendo acceso a las mismas con un barco pequeño a costo relativamente bajo. Los conocimientos obtenidos de estudios de campo a pequeña escala, complementados por la investigación biológica de escómbridos tropicales larvales y juveniles tempranos realizada en el laboratorio (por ejemplo, Olson y Scholey, 1990; Margulies, 1993; Wexler, 1993), son útiles para mejorar la comprensión de los procesos y mecanismos que rigen el reclutamiento de las poblaciones de atunes a escala más amplia.

Se sabe poco acerca de la variabilidad anual en la distribución y abundancia de las larvas de escómbridos en relación a la temporada y el ambiente pelágico. Estudios cuantitativos previos de escómbridos larvales en el Océano Pacífico oriental (OPO) se han basado principalmente en regímenes de muestreo que cubren escalas temporales y espaciales muy amplias (por ejemplo, Matsumoto, 1958; Klawe, 1963; Ahlstrom, 1971; Nishikawa *et al.*, 1985; Olvera *et al.*, 1990), inadecuadas probablemente para detectar cambios estacionales sutiles y a escala fina en la abundancia (Davis *et al.*, 1990b). Escómbridos larvales tardíos (en postflexión) y juveniles tempranos (> 8 mm) han sido capturados rutinariamente con "luz nocturna" desde 1983 en un área cerca del litoral frente al sureste de la Península de Azuero (Olson y Scholey, 1990), pero este método de muestreo no ha producido datos adecuados para la estimación de la variabilidad estacional en la abundancia.

Dos estaciones dominantes gobernadas por el movimiento de los vientos de la zona de las calmas ecuatoriales y de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) asociada (Wooster, 1959; Forsbergh, 1969) influyen sobre el ambiente oceánico y nerítico en gran parte del OPO frente a Centroamérica. La temporada de sequía alcanza su fuerza máxima típicamente entre enero y marzo, cuando la ZCIT alcanza su punto más sureño. Durante este periodo soplan vientos alisios fuertes del noreste persistentemente a través del Istmo de Panamá, alejando las aguas de superficie de la costa y causando mezcla vertical, afloramiento costero, y un aumento en la producción de plancton (Forsbergh, 1969). Durante la temporada de lluvias, de junio a noviembre, la ZCIT y la zona de las calmas tropicales están en el norte, acompañados por lluvias fuertes y vientos del suroeste ligeros y variables. La temporada de lluvias es caracterizada por una ausencia de afloramiento y una producción de plancton reducida (Forsbergh, 1969). Durante los meses entre estos dos periodos, las temporadas están en transición (Wooster, 1959).

En este trabajo se resume el primer año del muestreo de campo, ideado como estudio piloto. Los objetivos específicos del estudio eran 1) describir las pautas espaciales y temporales de la distribución y abundancia de las larvas de escómbridos en el Recodo de Panamá noroccidental, y 2) examinar las relaciones entre la distribución y abundancia de larvas de escómbridos, el ambiente físico local, y la producción secundaria. Se comentan los resultados en un contexto más amplio a fin de bosquejar un marco conceptual para el diseño de estudios subsecuentes de los procesos físicos y biológicos que afectan la distribución, abundancia, y biología de las larvas de escómbridos tropicales.

MATERIALES Y METODOS

Se desarrolló un plan para un muestreo periódico en 14 estaciones en 3 transectos que se extienden de 26 a 36 km mar afuera desde Punta Mala, la Bahía de Achotines, y Morro Puercos (Figura 1) (Owen, 1988). Las estaciones estaban situadas sobre la plataforma continental (profundidad < 100 m), el borde superior del talud continental (profundidad 180 a 200 m), el talud continental (profundidad 550 a 600 m), y la zona abisal (profundidad > 2000 m). Se procuró muestrear en cada estación durante cada mes, pero el mal tiempo y problemas con el barco lo impidieron en algunas estaciones durante algunos meses. En los 14 meses del estudio se realizaron muestreos durante 10 meses en el transecto de Punta Mala, 13 meses en el de Achotines, y 9 meses en el de Morro Puercos. En los tres primeros meses se efectuó el muestreo en el transecto de Achotines solamente.

El muestreo fue llevado a cabo desde una nave tipo Boston Whaler, de 25 pies (8 m), dotada con mástil, tangón, y polea hidráulica. En cada estación se realizó un lance de CTDO (conductividad, temperatura, profundidad, y oxígeno) a 100 m, con un aparejo Sea-Bird SBE 9 con un sensor de oxígeno disuelto y almacenamiento interno RAM de datos. Periódicamente se tomaron muestras de agua con frascos de Niskin de 1,8 L para verificar y ajustar los datos de CTDO. Se analizaron estas muestras para determinar la salinidad, usando un salinómetro modelo 2100 de AGE Instruments, y la cantidad de oxígeno disuelto, usando un proceso Winkler a pequeña escala. En cada estación se determinó la dirección y velocidad del viento, y se tomaron observaciones del estado del mar. La precipitación fue registrada a diario en el Laboratorio de Achotines.

Los datos de CTDO fueron editados y promediados por intervalos de profundidad de 1 m (por ejemplo, temperatura a 1 m = temperatura promedio entre 0,5 y 1,5m (R.W. Owen, Comisión Interamericana del Atún Tropical, datos inéditos)). Los datos de temperatura, salinidad, y oxígeno en el intervalo de profundidad de 5 m fueron agrupados para todas las estaciones y promediados por mes para caracterizar la capa de mezcla. Se seleccionó la profundidad de 5 m para evitar sesgos ocasionados por la superficie del mar y la termoclina, haloclina, y oxiclina. Se definió la profundidad de la capa de mezcla (PCM) (la capa mezclada por el viento, isotérmica, u homogénea en la superficie del océano) de acuerdo a la convención (Fiedler, 1992), como la profundidad a la cual la temperatura es 0,5°C inferior a la temperatura superficial (o a 1 m de profundidad si la superficial no era confiable). Ciertas condiciones presentes en este estudio, tales como límites de corrientes bien marcados, termoclinas estacionales transitorias, y proximidad cercana a la plataforma continental, pueden hacer ambigua la determinación de la PCM. En tales casos, una definición sencilla de la PCM, tal como la que aquí se usa, es problemática (Laevastu y Hayes, 1981), pero probablemente representa la gama de profundidades en la cual es probable que se encuentren escómbridos larvales.

Se realizaron arrastres de plancton de día en cada estación con un marco y redes de bongo con una boca de 71 cm de diámetro. Cada red tenía una proporción de área abierta:boca de 6:1 y la malla de 335 mm, y llevaba un caudalímetro calibrado. En cada estación de muestreo se efectuaron dos arrastres oblicuos dobles replicados desde la superficie hasta 50 m, siguiendo métodos estándar (Smith y Richardson, 1977). Se seleccionó esta profundidad porque estudios previos demostraron que los escómbridos larvales habitan primordialmente la capa de mezcla (Strasburg, 1960; Klawe, 1963; Davis *et al.*, 1990a). Se permitió al marco de bongo descender a 50 m/min y permanecer a 50 m durante 30 segundos, y después fue cobrado a 20 m/min. En las estaciones sobre la plataforma situadas en aguas de menos de 50 m de profundidad se usaron las mismas velocidades de descenso y ascenso, pero las profundidades máximas fueron menores. Se usaron una rueda de medir y un inclinómetro para controlar la profundidad de la red. Se ajustó la velocidad del barco para mantener un ángulo de 45° en el cable.

Las muestras de plancton fueron fijadas inmediatamente en formol neutro al 5%. La duración del periodo que permanecieron en el fijador antes de ser clasificadas fue aleatoria. Se midió el volumen de desplazamiento del plancton al mL más cercano. Los escómbridos larvales fueron separados del plancton usando un microscopio de disección, identificados al nivel taxonómico más bajo posible, usando las características descritas por Matsumoto (1958 y 1959), Fritzsche (1978), Collette *et al.* (1984), y Nishikawa y Rimmer (1987), y medidos al 0,5 mm de talla estándar más cercano. No fue identificada la especie de los especímenes de género *Thunnus* y *Auxis*, puesto que fue imposible distinguir las especies a partir de características externas (Uchida, 1981; Graves *et al.*, 1989; Richards *et al.*, 1990).

Se estandarizaron los números de larvas y los volúmenes de plancton como el valor bajo 10 m² de superficie del mar, de acuerdo a los procedimientos de Smith y Richardson (1977). Se pro-

mediaron los datos de las dos muestras replicadas. Para todos los arrastres de los cuales se clasificó la captura de ambos lados de la red de bongo, los datos fueron agrupados y tratados como una de las réplicas.

Se llevó a cabo un análisis de varianza paramétrico, usando un modelo lineal general, con los datos transformados a rangos (Conover, 1980) a fin de determinar si los volúmenes de plancton y las abundancias de los escómbridos variaban entre los periodos con y sin afloramiento, transectos (por la costa), y profundidades (a través de la plataforma). Se transformaron los datos a rangos porque los datos originales eran heteroescedásticos, no estaban distribuidos normalmente, y estaban compuestos de una gran proporción de observaciones nulas. En cada estrato temporal y espacial, se asignaron rangos promedio a las observaciones con valores idénticos. Los factores e interacciones no significativos se eliminaron secuencialmente, y se repitió el análisis hasta que quedaron solamente los factores significativos. Para la comparación de los periodos con y sin afloramiento, se omitieron los datos correspondientes a los meses de transición, diciembre y mayo. Se usó un nivel de significación de 0,05.

Para comparar los tamaños de las larvas obtenidas durante periodos con y sin afloramiento y entre transectos se usó la prueba de la razón del logaritmo de la verosimilitud para tablas de contingencia (Zar, 1984).

Se realizó muestreo con luz nocturna de escómbridos larvales tardíos y juveniles tempranos alrededor de las Islas Los Frailes (Figura 1) (Olson y Scholey, 1990). Los peces fueron atraídos a una luz brillante (24V DC, 300W) suspendida bajo la superficie del agua de noche, y capturados con salabres de 0,5 mm de luz de malla. Para corroborar las tendencias temporales en los datos de red de bongo, se promedió por mes el número de escómbridos larvales tardíos y juveniles tempranos capturados en cada salida nocturna para el periodo del 3 de marzo de 1986 al 24 de septiembre de 1991. No se justificaba un análisis más detallado de la captura por unidad de esfuerzo, ya que el esfuerzo de muestreo no fue estandarizado.

RESULTADOS

Datos ambientales y de CTDO

Los datos ambientales y de CTDO indican regímenes meteorológicos e hidrográficos marcadamente diferentes asociados con las temporadas de sequía y de lluvia en el Recodo de Panamá noroccidental (Figuras 2 y 3). (Se define el Recodo de Panamá como "esa parte del Océano Pacífico oriental tropical entre el Istmo de Panamá (aproximadamente latitud 9°N) en el norte y Punta Santa Elena (aproximadamente latitud 2°S) en el sur y que se extiende hacia el oeste desde el litoral de Panamá, Colombia, y Ecuador hasta aproximadamente 81°W" (Wooster, 1959).) El comienzo y duración de la temporada de sequía y el periodo de afloramiento varían de año a año, y su definición depende de la región y la escala espacial de interés. Para este análisis, se definió el periodo de afloramiento como enero a marzo, el periodo sin afloramiento como junio a noviembre, y los meses entre los dos como periodos de transición.

Los datos ambientales demuestran la ocurrencia de afloramiento costero impulsado por el viento durante 1990 (Figura 2). Los vientos fueron generalmente menos fuertes y más variables en dirección y velocidad durante el periodo sin afloramiento que durante aquel con. Durante el periodo de afloramiento, los vientos soplaron principalmente del norte y en promedio a 4 a 5 m/s cuando las condiciones eran favorables para el muestreo. Acompañó a estos vientos persistentes del norte una reducción en la precipitación típica de la temporada de sequía. Las temperaturas del agua fueron más altas y menos variables durante el periodo sin afloramiento que durante aquel con. Por ejemplo, las temperaturas medias mensuales del agua a una profundidad de 5 m

variaron de 27,3 a 28,5°C durante el periodo sin afloramiento y descendieron a 23,4 a 27,0°C durante el periodo de afloramiento. La salinidad se redujo durante el periodo sin afloramiento debido a la precipitación elevada y la evaporación reducida. La salinidad media mensual a 5 m varió de 28,64 a 33,48 o/oo durante el periodo sin afloramiento y de 30,78 a 34,15 o/oo durante el periodo de afloramiento. Las concentraciones medias de oxígeno a 5 m permanecieron relativamente constantes durante el año, variando de 4,20 a 5,11 mL/L. La PCM fue variable y mal definida en ocasiones, variando mucho en todos los meses excepto diciembre. La PCM mínima fue 1,0 m en mayo y septiembre de 1990 y la máxima 35,0 m en diciembre de 1989. Las PCM medias mensuales variaron entre 9,8 y 14,7 m de enero a marzo, y entre 10,1 y 32,2 m durante los demás meses.

En total se realizaron 222 lances de CTDO. La estructura vertical del ambiente durante los periodos con y sin afloramiento fue diferente. Los perfiles de temperatura y salinidad en las estaciones del borde superior del talud (PSB, ASB, y MSB) en cada transecto desde enero hasta marzo de 1990 (Figura 3) indican claramente un ascenso de la termoclina asociado con afloramiento y debilitamiento de la haloclina mientras avanza el periodo de afloramiento. Los lances realizados hacia fines del periodo de afloramiento se contrastan marcadamente con la mayoría de los que se efectuaron en el periodo sin afloramiento. Los perfiles verticales de otras estaciones, encima y más allá de la plataforma, presentaron una pauta estacional similar.

Se observó que las condiciones oceánicas en el transecto de Punta Mala eran particularmente dinámicas comparadas con aquellas en los dos otros transectos. Se observaron con mayor frecuencia corrientes más fuertes, olas superficiales más erráticas, cambios en el color del agua, y acumulación de restos flotantes y espuma en bandas en la superficie cerca del transecto de Punta Mala que en los demás transectos.

Datos biológicos

Se efectuaron en total 272 arrastres de bongo, produciendo 534 muestras válidas. El volumen medio de agua filtrada fue 106 m³ (rango 48 a 133 m³) en las estaciones de la plataforma continental, y 123 m³ (rango 100 a 154 m³) en las del borde superior del talud, el talud y la zona abisal. En 191 arrastres se clasificó el contenido de ambos lados de la red de bongo, y en los 81 restantes el de un lado. El 49% (225) de las 463 muestras clasificadas contenía escómbridos larvales. Fueron colectados cinco grupos taxonómicos: melvas (*Auxis thazard* y/o *A. rochei*), atún barrilete negro (*Euthynnus lineatus*), atún aleta amarilla y/o patudo (*Thunnus albacares* y/o *T. obesus*), sierra (*Scomberomorus sierra*), y bonito listado (*Sarda orientalis*). En total fueron capturados 6428 *Auxis* spp., 234 *Euthynnus lineatus*, 29 *Scomberomorus sierra*, 11 *Sarda orientalis*, y 2 *Thunnus* spp.

Los datos estandarizados de abundancia larval no eran normales, y contenían una alta proporción de arrastres sin larvas de escómbrido, especialmente durante el periodo sin afloramiento (Figura 4). Los datos fueron agrupados por transecto y promediados por mes a fin de examinar las pautas de variabilidad temporal y espacial (Figuras 5 a 7). Las estimaciones de la desviación estándar fueron variables y el número de réplicas insuficiente para permitir calcular distribuciones típicas de errores estándar (Tabla 1).

Auxis spp. fue la larva de escómbrido más abundante, ocurriendo en el 41% de las muestras y en alguna estación o estaciones durante cada mes con esfuerzo de muestreo (Figuras 5 a 7). La abundancia media mensual por estrato de transecto-mes varió de 0 a 1749 larvas bajo 10 m² de superficie del mar. La mayor abundancia de *Auxis* spp. ocurrió en el transecto de Punta Mala, donde se encontraron hasta 4465 larvas bajo 10 m² en una estación. El grupo taxonómico de segunda importancia en abundancia fue *Euthynnus lineatus*, ocurriendo en el 17% de las

muestras y en alguna estación o estaciones durante cada mes con esfuerzo de muestreo excepto mayo. La abundancia media mensual por estrato de transecto-mes varió de 0 a 28 larvas bajo 10 m². El arrastre de bongo con mayor abundancia de *E. lineatus* ocurrió en el transecto de Punta Mala, y contuvo 47 larvas bajo 10 m². Larvas de *Scomberomorus sierra* ocurrieron en el 4% de las muestras, predominantemente de los dos transectos más al oeste (Figuras 6 y 7). Carecieron de larvas de *S. sierra* las colecciones realizadas en el periodo de marzo a julio, pero no se tomaron muestras en abril. Larvas de *Sarda orientalis* y *Thunnus* spp. ocurrieron en solamente el 1,5% y 0,5% de las muestras, respectivamente. *Sarda orientalis* fue capturado solamente en marzo en el transecto de Punta Mala, solamente en enero en el transecto de Morro Puercos, y nunca en el transecto de Achotines. Fueron colectados *Thunnus* spp. solamente en julio en los transectos de Punta Mala y Achotines.

La abundancia media mensual fue máxima y más variable para todos los escómbridos excepto *Thunnus* spp. durante el periodo de afloramiento, y en algunos casos, durante el mes de transición de diciembre (Figuras 5 a 7). Ocurrieron pautas temporales similares en los tres transectos para *Auxis* spp., *Euthynnus lineatus*, y *Scomberomorus sierra*. Ocurrieron modas secundarias menores de abundancia larval de *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus* en el transecto de Punta Mala durante agosto y septiembre de 1990.

Los volúmenes de desplazamiento de plancton, agrupados por transecto y promediados por mes, presentaron una pauta similar de variabilidad temporal y estimaciones de varianza altas y variables (Tabla 1). Los volúmenes de plancton durante el periodo de afloramiento fueron generalmente de 1 a 3 veces mayores que durante el periodo sin afloramiento en los tres transectos (Figuras 5 a 7). Los volúmenes medios mensuales variaron de 71 a 694 mL bajo 10 m² de superficie del mar.

El análisis estadístico (Tabla 2) indicó diferencias significativas relacionadas al periodo de afloramiento contra aquel sin para los volúmenes medios mensuales de desplazamiento de plancton ($P < 0,0001$) y abundancias medias mensuales de *Auxis* spp. ($P < 0,0001$). Los volúmenes de plancton y la abundancia de *Auxis* spp. fueron significativamente mayores durante el periodo de afloramiento que durante el periodo sin afloramiento en todos los transectos. Se descubrieron diferencias significativas entre transectos, es decir, diferencias a lo largo de la costa, para volúmenes de plancton ($P = 0,0107$), abundancia de *Auxis* spp. ($P = 0,0050$), y abundancia de *Euthynnus lineatus* ($P < 0,0001$) (Tabla 2). Los volúmenes de plancton y la abundancia de las larvas aumentaron de oeste a este, es decir, los valores más elevados ocurrieron en el transecto de Punta Mala. En el transecto de Punta Mala se capturó la mayor variedad de especies: fue el único en el cual se tomaron los cinco grupos taxonómicos de escómbridos, en los transectos de Achotines y Morro Puercos se tomaron cuatro. Las mayores capturas de *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus* en cualquier estación individual fueron realizadas en el transecto de Punta Mala. El número de *Sarda orientalis* y *Thunnus* spp. capturado fue insuficiente para permitir comparaciones estadísticas.

No había ninguna tendencia aparente en la abundancia larval ni en los volúmenes de plancton con distancia de la costa ni profundidad del agua. El análisis estadístico respalda la conclusión de ninguna diferencia a través de la plataforma continental. La profundidad no fue un factor significativo en el modelo de ANOVA (Tabla 2).

El número medio de escómbridos larvales tardíos y juveniles tempranos en las capturas realizadas con luz nocturna entre el 3 de marzo de 1986 y el 24 de septiembre de 1991 demuestra tendencias temporales similares a aquellas en los datos de red de bongo (Tabla 3). Fueron capturados *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus* durante cada mes del año con luz nocturna. *Auxis* spp. fueron asimismo capturados en cada mes excepto abril (sin esfuerzo) con red de bongo, y

Euthynnus lineatus en cada mes excepto abril y mayo. *Scomberomorus sierra* fueron capturados durante cada mes excepto junio con luz nocturna, y de marzo a julio con red de bongo. Se capturaron etapas tempranas de *Sarda orientalis* durante el periodo de afloramiento y los meses de transición de abril y mayo con ambos métodos de muestreo. La ocurrencia de *Thunnus* spp. no demostró tendencias temporales marcadas. Fueron capturados *Thunnus* spp. desde junio hasta octubre y desde diciembre hasta febrero con luz nocturna, pero solamente en julio con red de bongo.

Se presentan las composiciones de talla de los escómbridos, excepto *Thunnus* spp., capturados con red de bongo por periodos con y sin afloramiento (Figura 8) y, para *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus*, por transecto (Figura 9). La talla mediana fue significativamente diferente entre los dos periodos para *Auxis* spp. ($G = 166,6, P < 0,001$) (Zar, 1984), pero no para *Euthynnus lineatus* ($G = 0,5, 0,50 < P < 0,25$). Habían porcentajes mayores de *Auxis* spp. pequeños ($< 3,0$ mm) durante el periodo sin afloramiento que durante aquel con. Una segunda moda de *Auxis* spp. mayores (5,0 mm) estuvo presente durante el periodo de afloramiento, pero no durante el otro. Las larvas de *Euthynnus lineatus* fueron significativamente mayores que las de *Auxis* spp. durante el periodo de afloramiento ($G = 46,6, P < 0,001$) y el periodo sin afloramiento ($G = 58,0, P < 0,001$). El tamaño de las muestras de *Scomberomorus sierra*, *Sarda orientalis*, y *Thunnus* spp. fue demasiado pequeño para pruebas comparables.

Eran aparentes diferencias significativas en la talla mediana de las larvas en los tres transectos para *Auxis* spp. ($G = 39,9, P < 0,001$) y *Euthynnus lineatus* ($G = 23,9, P < 0,001$). Fueron capturadas mayores proporciones de *Auxis* spp. de talla inferior a la mediana en el transecto de Achotines que en cualquiera de los otros dos. Una moda mayor de *Auxis* spp. de 5,0 mm ocurrió solamente en el transecto de Punta Mala. En el caso de *Euthynnus lineatus*, las larvas tomadas en el transecto de Achotines incluyeron mayores porcentajes de más de la talla mediana que aquellas de los dos otros transectos, e incluyeron una moda aparente a los 4,5 a 5,0 mm.

DISCUSION

Está bien documentado el afloramiento costero estacional impulsado por el viento asociado con niveles de nutrientes y producción de plancton elevados en el Golfo de Panamá (Fleming, 1940; Schaefer, *et al.* 1958; Wooster, 1959; Forsbergh, 1963 y 1969; Smayda, 1966). Los datos presentados en este trabajo también demuestran una asociación entre el afloramiento y aumentos en la producción secundaria, basada en los volúmenes de desplazamiento de plancton, durante la temporada de sequía en el Recodo de Panamá noroccidental.

Fueron evidentes abundancias elevadas de larvas de *Auxis* spp., *Euthynnus lineatus*, *Scomberomorus sierra*, y *Sarda orientalis* en el periodo de afloramiento en el Recodo de Panamá noroccidental. Estos aumentos aparentes con respecto a la abundancia larval en el periodo sin afloramiento se deben probablemente a: 1) un aumento en la producción de los peces reproductores, 2) cambios en las tasas de supervivencia larval y/o crecimiento larval y/o 3) desplazamientos de peces a nuestra área de muestreo limitada (en otras palabras, limitaciones del muestreo a pequeña escala). Se comentan mecanismos y procesos alternativos que podrían influir sobre las pautas de distribución y abundancia observadas en este estudio. No es posible formar de un estudio general del hábitat conclusiones firmes acerca de los factores causales; la discusión es más bien para ayudar a conceptualizar avenidas futuras de estudio.

Producción reproductora

Los escómbridos tropicales desovan en serie durante periodos extendidos (Orange, 1961; Joseph, 1963; Klawe, 1966; Hunter *et al.*, 1986; Schaefer, 1987), pero es posible que algunos aumenten su producción reproductora durante ciertos periodos. Nuestros datos sugieren que

Auxis spp., *Euthynnus lineatus*, y *Scomberomorus sierra* desovan durante cada mes del año, con picos durante o justo antes del periodo de afloramiento. Klawe (1963) presentó evidencia de análisis de larvas de que *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus* desovan durante todo el año en la mayor parte de las aguas tropicales del OPO, con picos posibles durante el periodo de afloramiento frente a Centroamérica. Análisis histológicos de los ovarios de *E. lineatus* adultos tomados del Golfo de Panamá señalan actividad de desove durante 8 meses del año, con una máxima entre noviembre y marzo (Schaefer, 1987), corroborando nuestros resultados. Basándose en colecciones de larvas y juveniles y en observaciones realizadas por Eckles (1949) y Clemens (1956), Klawe (1966) concluyó que *Scomberomorus sierra* desovaba "quizá de diciembre a abril" en las latitudes más bajas del OPO. Un análisis de los ovarios de *Thunnus albacares* del OPO por Orange (1961) indicó que el desove ocurrió en la región de nuestro estudio durante cada mes excepto noviembre, pero que el periodo principal de desove era de diciembre a marzo, con una máxima en enero y febrero.

Estudios de otros peces han demostrado que un aumento de la producción reproductora por los adultos resulta de un excedente de energía cuando abunda el alimento (Wootton, 1979). Es posible que los escómbridos adultos en el Recodo de Panamá noroccidental reaccionen ante un aumento en la producción de alimento durante el periodo de afloramiento con un aumento de la producción reproductora. Es posible que ocurra un mecanismo similar durante periodos breves de afloramiento, "El Veranito de San Juan" en Panamá (Bennett 1966) por ejemplo, en el periodo sin afloramiento.

Una producción reproductora incrementada en los adultos en ciertos momentos del año podría estar relacionado con los beneficios potenciales para la cría. Es posible que los adultos aumenten la fecundidad por camada para que las larvas y juveniles, y no los reproductores, sean los beneficiarios principales de la temporada productiva. La temporada de desove de la anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*), por ejemplo, en el Golfo de Panamá está correlacionada con el periodo de afloramiento, pero el desove comienza antes de comenzar dicho periodo (Smayda, 1966). El momento y duración del desove en los peces están a menudo sincronizados con los ciclos de producción de zooplancton, resultando en una mayor probabilidad de supervivencia de las larvas (Nikolsky, 1963; Cushing, 1982).

Algunos de los escómbridos tropicales en el Recodo de Panamá noroccidental podrían haber desarrollado una estrategia reproductora que combina los beneficios de las estrategias de "apuestas compensatorias" ("*bet-hedging*") y "todo a la vez" ("*all-at-once*") descritas por Lambert y Ware (1984) como los dos extremos en un continuo de estrategias reproductoras. La estrategia de "apuestas compensatorias" implica soltar camadas múltiples de huevos en un área extendida durante una temporada de desove prolongada. Esta pauta, característica de muchos peces que habitan las latitudes más bajas (Qasim, 1955), es considerada adaptiva en situaciones donde la disponibilidad de presas es relativamente incierta; se extiende el riesgo de fracaso del reclutamiento sobre muchas ocasiones independientes de desove. Por contraste, la estrategia reproductora de "todo a la vez" es caracterizada por una producción máxima de larvas durante un periodo corto en sincronía con su presa planctónica (Lambert y Ware, 1984; Sherman *et al.*, 1984). Esta pauta es típica de peces que habitan las latitudes más altas (Qasim, 1955) y, tal como se nota arriba, es también característica de la anchoveta en el Golfo de Panamá. Durante el periodo sin afloramiento frente al sur de la Península de Azuero, las características de desove de *Auxis* spp., *Euthynnus lineatus*, y *Scomberomorus sierra* reflejan la estrategia de "apuestas compensatorias." Etapas tempranas de estos grupos taxonómicos estuvieron presentes durante todo el año (Figuras 5 a 7, Tabla 3), y la abundancia larval media mensual fue menor en el periodo sin afloramiento que en aquel con. Los volúmenes de plancton durante el periodo sin afloramiento fueron también,

en promedio, relativamente bajos y bastante constantes. Aunque esto no sugiere una disponibilidad incierta de presas, condiciones especialmente propicias para la supervivencia y crecimiento larvales, tales como el Veranito de San Juan arriba mencionado, pueden ocurrir episódicamente durante el periodo sin afloramiento. Smayda (1966: 366) notó que "un leve resurgimiento de vientos del norte durante julio y/o agosto puede inducir mezcla o hasta causar un leve afloramiento" en el Golfo de Panamá. Por contraste, durante el periodo de afloramiento, volúmenes mayores de plancton coincidieron con abundancias incrementadas de larvas de *Auxis* spp., *Euthynnus lineatus*, y *Scomberomorus sierra*. Los resultados de estudios previos en el OPO recalcaron la tendencia hacia "apuestas compensatorias" de los escómbridos tropicales (Margulies, 1993) o la sincronía estacional del desarrollo de las gónadas y la abundancia máxima de plancton (Schaefer, 1987), pero nuestros resultados pueden ser interpretados para indicar algunos aspectos de ambas estrategias en el Recodo de Panamá noroccidental.

Crecimiento y supervivencia de larvas

Muchos mecanismos y procesos complejos vinculados al crecimiento y mortalidad de las larvas pueden afectar la abundancia de las mismas, independientemente de la producción reproductora. Conclusiones acerca de estas relaciones en el Recodo de Panamá noroccidental no se ven respaldadas por este estudio. No obstante, una discusión breve de algunos aspectos del crecimiento y mortalidad de las larvas en relación al ambiente es útil para considerar su potencial para afectar la abundancia larval y para desarrollar hipótesis para estudios futuros de campo y de laboratorio.

La mayor supervivencia larval durante el periodo de afloramiento podría ser debida a la mayor disponibilidad de alimento, señalada por los aumentos en la abundancia larval y en los volúmenes de plancton y por la presencia de una moda de *Auxis* spp. grandes (5 mm) ausente en el periodo sin afloramiento (Figura 8). Dos factores principales contribuyentes a la mortalidad larval en peces marinos son la inanición y la predación (Hunter, 1981; Hewitt *et al.*, 1985; Theilacker, 1986; Bailey y Houde, 1989). Margulies (1993) demostró mediante un análisis histológico que la incidencia de desnutrición e inanición en larvas de *Auxis* spp., *Euthynnus lineatus*, y *Scomberomorus sierra* capturados en el mar y en primera etapa de alimentación (en preflexión) fue elevada durante el periodo sin afloramiento frente al sur de la Península de Azuero. Por contraste, escómbridos larvales tardíos (en postflexión) y juveniles tempranos no presentaron indicios de desnutrición severa. No se obtuvieron especímenes de ninguna de las etapas durante el periodo de afloramiento para fines de comparación, pero los datos de Margulies sugieren que la inanición podría ser responsable de gran parte de la abundancia reducida de larvas observada durante el periodo sin afloramiento. Tasas mayores de predación sobre larvas en mala condición pueden también explicar la reducción en la abundancia larval.

La supervivencia de las larvas de peces marinos depende también del éxito de la alimentación, que puede variar con el tamaño de la presa, el tipo de presa, y las agregaciones de presa a escala fina (Lasker, 1975 y 1981; Hunter, 1981; Owen, 1989; Frank y Leggett, 1986; Young y Davis, 1990), factores todavía no contemplados en nuestra área de estudio. En el periodo de afloramiento, las agregaciones de presas a escala fina pueden ser perturbadas por la mezcla turbulenta y el transporte (Bakun y Parrish, 1982). Rothschild y Osborn (1988) sostuvieron que la turbulencia a pequeña escala podría aumentar las tasas de contacto entre predador y presa. Investigaciones en otros regímenes de afloramiento han demostrado que el éxito del reclutamiento de especies marinas pelágicas aumenta con la intensidad del afloramiento cuando la velocidad del viento es baja o moderada (5 a 6 m/s), pero disminuye cuando es mayor (Cury y Roy, 1989; Bakun *et al.*, 1991; Roy *et al.*, 1992).

Cambios estacionales en la temperatura y el suministro de alimento podrían también ejercer un efecto sobre la abundancia larval. Las larvas y juveniles tempranos de los escómbridos tropicales crecen rápidamente (Jenkins y Davis, 1990; DeVries *et al.*, 1990; Olson y Scholey, 1990; Wexler, 1993; Lang *et al.*, 1994), y tienen probablemente una alta demanda de energía, al igual que los atunes grandes (Olson y Boggs, 1986; Boggs y Kitchell, 1991). La temperatura y el suministro de alimento pueden afectar el crecimiento de peces marinos larvales, cambiando el periodo durante el cual son vulnerables a la predación. Por ejemplo, recursos abundantes de alimento planctónico y temperaturas elevadas pueden fomentar tasas de crecimiento aumentadas en los peces larvales, llevando a reducciones en la duración de la etapa larval y la exposición a la predación, y a un reclutamiento incrementado (Houde, 1987). Los efectos de la temperatura pueden también afectar a los predadores y las presas al cambiar su tasa metabólica, velocidad de natación, demanda de alimento, reacciones de escape, etcétera (Bailey y Houde, 1989). Sin embargo, Wexler (1993) descubrió que las tasas de crecimiento de *Euthynnus lineatus* larvales tardíos y juveniles tempranos no eran significativamente diferentes entre las temporadas de sequía (afloramiento) y de lluvias (sin afloramiento) en el Recodo de Panamá noroccidental. Temperaturas más bajas del agua durante el periodo de afloramiento (Figura 2) podrían contrarrestar cualquier aumento potencial en la tasa de crecimiento relacionada a la disponibilidad de alimento. Alternativamente, una abundancia elevada de larvas podría resultar en parte de una mayor disponibilidad de larvas debida a una prolongación de la etapa larval causada por temperaturas más bajas del agua durante el periodo de afloramiento. Las diferencias en el tamaño de las larvas entre transectos y entre *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus* (Figura 9) podrían también ser debidas a tasas de crecimiento o supervivencia variables.

Emigración y muestreo a pequeña escala

Puesto que nuestro muestreo fue llevado a cabo en una escala espacial pequeña, reconocemos interpretaciones alternativas de los resultados. Las abundancias máximas de los escómbridos larvales durante el periodo de afloramiento podrían ser explicadas por emigración de adultos sexualmente maduros, o por el transporte de larvas al área de estudio por corrientes superficiales. Sin embargo, es más probable que mecanismos físicos y biológicos actuarían para reducir la abundancia aparente y supervivencia de larvas cerca de la costa durante el periodo de afloramiento. Vientos del norte pueden causar corrientes fuertes hacia alta mar (Wooster, 1959; Forsbergh, 1969), transportando posiblemente a las larvas a áreas desfavorables para la cría (Parrish *et al.*, 1981; Bakun y Parrish, 1982). Por ejemplo, Theilacker (1986) descubrió tasas de inanición más bajas en larvas de jureles *Trachurus symmetricus* en primera etapa de alimentación cerca de la costa donde abundaba más el alimento que en alta mar.

No obstante, usar un diseño de muestreo a pequeña escala conlleva ventajas. Aumentos coincidentes en los volúmenes de zooplancton y la abundancia larval no fueron descubiertos en estudios anteriores de escómbridos larvales (Strasburg, 1960; Nakamura y Matsumoto, 1966; Klawe *et al.*, 1970), quizá a raíz de ser realizados en escalas temporales y espaciales amplias (Davis *et al.*, 1990b; Leis *et al.*, 1991). A escala menor, Ware (1977) descubrió que el desove máximo de *Scomber scombrus* coincidía con la abundancia máxima de plancton veraniego en una región templada. Abundancias elevadas de escómbridos larvales, particularmente atunes, han sido también vinculados con productividad alta cerca de islas y arrecifes (Miller, 1979; Leis *et al.*, 1991; Boehlert y Mundy, 1991), en un frente fluvial (DeVries *et al.*, 1990; Grimes y Finucane, 1991; Grimes y Lang, 1992; Lang *et al.*, 1994) y en los límites de corrientes mayores (Richards *et al.*, 1989). Muchos procesos importantes para el reclutamiento podrían ocurrir a escala pequeña (Fortier y Leggett, 1985; Houde y Lovdal, 1985) y quizá requieran un muestreo a escala fina para detectarlos y evaluarlos.

Otras consideraciones para el muestreo

Otros factores que quizá afectaron nuestras estimaciones de abundancia larval incluyen el escape y extrusión de larvas a través de la malla de las redes (Smith, 1981), evitación de la red (Clutter y Anraku, 1968), y diferencias en las pautas de distribución vertical de las larvas (Smith y Richardson, 1977). Es poco probable que el escape y extrusión, aunque probablemente un problema con los escómbridos larvales más pequeños, hayan variado mucho en el transcurso de este estudio, ya que se usaron la misma red y velocidad de arrastre durante todo el estudio. Por otra parte, la evitación de la red fue probablemente variable entre los viajes y temporadas de muestreo, ya que las perturbaciones físicas causadas por la red y la capacidad de las larvas de detectar y evitar la red pueden cambiar con el ambiente físico y biológico vigente (Clutter y Anraku, 1968; Smith *et al.*, 1968). Por ejemplo, la hora del día, intensidad de la luz, claridad del agua, producción de plancton, obstrucción de la red, temperatura del agua, condición de las larvas, y las tasas metabólicas de las mismas pueden afectar las tasas de evitación de las larvas.

Las pautas de distribución vertical pueden ser ecológicamente importantes para los peces marinos durante su ciclo vital temprano (Hunter y Sanchez, 1976; de Lafontaine y Gascon, 1989; Olla y Davis, 1990; Batty, 1994; Kendall *et al.*, 1994) y las variaciones temporal e interespecifica en estas pautas pueden afectar las estimaciones de la abundancia (Davis *et al.*, 1990a). Aparte de la evidencia de Klawe (1963) que *Thunnus albacares* y *Auxis* spp. ocurrían solamente por encima de la termoclina y que la hora del día afectaba las tasas de captura de *Auxis* spp. con arrastres superficiales y oblicuos, se sabe poco sobre la distribución vertical de escómbridos larvales en el OPO. Estudios de otras áreas han demostrado diferencias temporales e interespecificas en la distribución vertical para las larvas de varios escómbridos tropicales (Wade, 1951; Matsumoto, 1958; Strasburg, 1960; Davis *et al.*, 1990a; Boehlert y Mundy, 1991). En el Recodo de Panamá noroccidental, condiciones tales como cambios estacionales en la profundidad de la capa de mezcla y producción de plancton, y cambios en el transcurso del día en la luz y la distribución de las presas, podrían inducir a las larvas a cambiar su distribución vertical, afectando así las estimaciones de la abundancia. Es sorprendente que se capturaran tan pocas larvas de *Scomberomorus sierra* con la red de bongo, dado que *S. sierra* larvales tardíos y juveniles tempranos forman el tercer grupo taxonómico en frecuencia en las muestras capturadas de noche con luz submarina (Tabla 3). Grimes *et al.* (1990 y 1991) capturaron cantidades sustanciales de larvas de las caballas *S. cavalla* y *S. maculatus* usando una red de arrastre de Tucker y una red de neuston, que capturan muestras a profundidades discretas y en la superficie, respectivamente. Si las larvas de *S. sierra* u otros escómbridos tropicales ocurren a profundidades discretas, es posible que nuestros arrastres oblicuos con red de bongo no las hayan muestreado adecuadamente.

Comportamiento de desove regional

El muestreo repetitivo a pequeña escala y de larga duración produjo información útil para la elaboración de un modelo conceptual del comportamiento de desove de los escómbridos en la región. De los tres transectos, el de Punta Mala parecía estar asociado con las condiciones físicas y biológicas más dinámicas. Características físicas visibles en la superficie del mar fueron más comunes en ese transecto que en los demás. El transecto de Punta Mala está cerca del Golfo de Panamá, en la sección norte del Recodo de Panamá (Figura 1). Existe un giro ciclónico predominante en las aguas superficiales del Recodo de Panamá (Wooster, 1959), y su límite occidental fluye al sur por el litoral de la Península de Azuero. Durante el periodo sin afloramiento, empero, cuando la Corriente de Colombia está bajo la influencia de los vientos alisios del sureste, el flujo superficial es generalmente menos fuerte y parece doblar Punta Mala y dirigirse más hacia el

oeste. El transecto de Punta Mala estuvo asociado con las mayores abundancias y variedad de especies de escómbridos larvales y los mayores volúmenes de desplazamiento de plancton. Las capturas de *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus* en dicho transecto figuran entre las más altas reportadas para atunes en cualquier parte del mundo (Davis *et al.*, 1990b; Leis *et al.*, 1991). Estos factores sugieren que el Golfo de Panamá podría ser un área importante de desove para *Auxis* spp. y *Euthynnus lineatus*. Muchas de las larvas capturadas podrían haber sido transportadas a nuestra área de estudio por corrientes superficiales provenientes del Golfo, en cual caso serían más abundantes en el transecto de Punta Mala debido a su proximidad a las áreas de desove en el Golfo. Klawe (1963) reportó la ocurrencia de etapas tempranas de *Auxis* spp. y *E. lineatus*, pero no de *Thunnus* spp., en el Golfo de Panamá. *Auxis* spp. (Harada *et al.*, 1973a y 1973b) y *Euthynnus lineatus* (Margulies, Comisión Interamericana del Atún Tropical, com. pers.) se crían a tallas similares, pero fueron capturados pocos *E. lineatus* recién criados. Una explicación posible de la ausencia marcada de larvas de *E. lineatus* pequeñas (2,0 a 2,5 mm) es que fueron desovadas más lejos de nuestra área de estudio.

La falta de una pauta espacial significativa en la distribución y abundancia de larvas de *Scomberomorus sierra* sugiere que su desove podría ser más ubicuo en la región. Sin embargo, se capturaron más larvas de *S. sierra* en los transectos occidentales, indicando desove en aguas cercanas a la costa. Otros estudios han sugerido que las áreas costeras e islas podrían ser áreas de cría importantes para el género *Scomberomorus* (Klawe, 1966; Jenkins *et al.*, 1985).

Sospechamos que los *Thunnus* spp. desovan primordialmente afuera y al oeste de nuestra área de estudio en el Recodo de Panamá y la región circundante. No fueron capturados *Thunnus* spp. larvales ni juveniles tempranos en el Golfo de Panamá durante el estudio de Klawe (1963). Nosotros no capturamos larvas de *Thunnus* spp. durante los meses identificados por Orange (1961) como el periodo principal de desove del atún aleta amarilla en nuestra área de estudio. Fueron capturados solamente dos larvas de *Thunnus* spp. con red de bongo, pero figuraron entre las más grandes (8 mm) de todos los escómbridos larvales capturados con ese método. Fueron capturados de noche con luz submarina 287 *Thunnus* spp. en etapas de desarrollo relativamente avanzadas. Fueron también capturados con el mismo método *Thunnus* spp. cerca del litoral de Costa Rica durante el estudio de Klawe (1963). Es posible que larvas de *Thunnus* spp. provenientes de alta mar sean introducidas en nuestra área de muestreo por medio de extensiones episódicas de la Contracorriente Ecuatorial del Norte a aguas costeras. Los vientos alisios fuertes del noreste reducen la fuerza de esta corriente (Wyrтки, 1974) durante el periodo de afloramiento, fenómeno que explique quizá la escasez de *Thunnus* spp. en nuestras muestras entre diciembre y mayo. Por otro lado, la presencia de larvas de *Thunnus* spp. en el área costera durante parte del periodo sin afloramiento (Tabla 3) podría ser explicada por una reducción o cese de esos mismos vientos, resultando en mayor fuerza de esa corriente (Wyrтки, 1974).

Es menester lograr mayores conocimientos de la circulación local y variabilidad a corto plazo del ambiente cerca de la Península de Azuero para poder interpretar las pautas de distribución y abundancia de escómbridos larvales y dilucidar las áreas de desove. La región es altamente energética en comparación con otras regiones costeras del Océano Pacífico oriental. Una combinación de muestreos a escalas pequeña y grande proporcionaría probablemente resultados más decisivos. La investigación futura se enfocará en el efecto del ambiente físico y las agregaciones de presas sobre las pautas día-noche de distribución vertical, edad y crecimiento, condición nutritiva, e interacciones tróficas de los escómbridos larvales.

RECONOCIMENTOS

Deseamos agradecer a todo el personal del Laboratorio de Ahotines de la CIAT, especialmente V. Scholey y J. Budria, y T. Foreman, A. Purmalis, y J. Pérez por el apoyo logístico. Merecen un reconocimiento especial I. Díaz, A. García, D. Domínguez, y K. Herrera por haber procesado y clasificado las muestras de ictioplancton, y A. Cano, L. Samaniego, y D. Soliz, tripulantes principales del *Ahotines III* durante el primer año de muestreo de campo. Otros que ayudaron en ese muestreo fueron T. Foreman, D. Margulies, R. Owen, E. Espinoza, D. Ballesteros, e Y. Ballesteros. El Ministerio de Comercio e Industria y Departamento de Recursos Marinos de la República de Panamá proporcionaron apoyo continuo al Laboratorio de Ahotines. Agradecemos a S. Syrjala su asesoramiento sobre los análisis de varianza, a W. Bayliff, C. Grimes, E. Houde, D. Margulies, R. Owen, y P. Smith sus valiosos comentarios sobre el manuscrito, y a N. Webb la traducción al castellano.

LITERATURE CITED—BIBLIOGRAFIA CITADA

- Ahlstrom, E.H. 1971. Kinds and abundance of fish larvae in the eastern tropical Pacific, based on collections made on EASTROPAC I. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 69 (1): 3-77.
- Bailey, K.M., and E.D. Houde. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.*, 25: 1-83.
- Bakun, A., and R.H. Parrish. 1982. Turbulence, transport, and pelagic fish in the California and Peru Current systems. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 23: 99-112.
- Bakun, A., C. Roy, and P. Cury. 1991. The comparative approach: latitude-dependence and effects of wind forcing on reproductive success. ICES Council Meeting Papers H:45: 12 pp.
- Batty, R.S. 1994. The effect of temperature on the vertical distribution of larval herring (*Clupea harengus* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 177 (2): 269-276.
- Bayliff, W.H. (editor). 1994. Annual report of the Inter-American Tropical Tuna Commission 1993: 316 pp.
- Bennett, E.B. 1966. Influence of the Azores High on sea level pressure and wind, and on precipitation, in the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 12 (1): 1-23.
- Boehlert, G.W., and B.C. Mundy. 1991. Vertical and onshore-offshore distribution of tuna larvae (Pisces, Scombridae) off Oahu, Hawaii. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Adm. Rep., H-91-11: 40 pp.
- Boggs, C.H., and J.F. Kitchell. 1991. Tuna metabolic rates estimated from energy losses during starvation. *Physiol. Zool.*, 64 (2): 502-524.
- Clemens, H.B. 1956. Rearing larval scombroid fishes in shipboard aquaria. *Calif. Fish Game*, 42 (1): 69-79.
- Clutter, R.I., and M. Anraku. 1968. Avoidance of samplers. *In* Tranter, T.J. (editor), *Zooplankton Sampling*. UNESCO Monogr. Oceanogr. Methodol., 2: 57-76.
- Collette, B.B., and C.E. Nauen. 1983. FAO species catalogue. Vol. 2. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos, and related species known to date. *FAO Fish. Synop.* 125, Vol. 2: 137 pp.
- Collette, B.B., T. Potthoff, W.J. Richards, S. Ueyanagi, J.L. Russo, and Y. Nishikawa. 1984. Scombroidei: development and relationships. *In* Moser, H.G., W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, Jr., and S.L. Richardson (editors), *Ontogeny and Systematics of Fishes*. *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ. No. 1*, Allen Press, Lawrence: 561-620.
- Conover, W.J. 1980. *Practical Nonparametric Statistics*, 2nd ed. John Wiley & Sons, New York: 493 pp.
- Cury, P., and C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46 (4): 670-680.
- Cushing, D.H. 1982. *Climate and Fisheries*. Academic Press, New York: 373 pp.
- Davis, T.L.O., G.P. Jenkins, and J.W. Young. 1990a. Diel patterns of vertical distribution in larvae of southern bluefin *Thunnus maccoyii*, and other tuna in the East Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59 (1): 63-74.

- Davis, T.L.O., G.P. Jenkins, and J.W. Young. 1990b. Patterns of horizontal distribution of the larvae of southern bluefin (*Thunnus maccoyii*) and other tuna in the Indian Ocean. *J. Plankton Res.*, 12 (6): 1295-1314.
- de Lafontaine, Y., and D. Gascon. 1989. Ontogenetic variation in the vertical distribution of eggs and larvae of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). *Rapp. Proc. Verb. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 191: 137-145.
- DeVries, D.A., C.B. Grimes, K.L. Lang, and D.B. White. 1990. Age and growth of king and Spanish mackerel larvae and juveniles from the Gulf of Mexico and U.S. South Atlantic Bight. *Environ. Biol. Fishes*, 29 (2): 135-143.
- Eckles, H.H. 1949. Observations on juvenile oceanic skipjack (*Katsuwonus pelamis*) from Hawaiian waters and sierra mackerel (*Scomberomorus sierra*) from the eastern Pacific. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 51 (48): 243-250.
- Fiedler, P.C. 1992. Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. *U.S. Nat. Oceanic Atmos. Adm., Tech. Rep. Nat. Mar. Fish. Serv.*, 109: 65 pp.
- Fleming, R.H. 1940. A contribution to the oceanography of the Central American region. *Proc. Pacific Sci. Congr.*, 3: 167-175.
- Forsbergh, E.D. 1963. Some relationships of meteorological, hydrographic, and biological variables in the Gulf of Panama. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 7 (1): 1-109.
- Forsbergh, E.D. 1969. On the climatology, oceanography and fisheries of the Panama Bight. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 14 (2): 45-385.
- Fortier, L., and W.C. Leggett. 1985. A drift study of larval fish survival. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25 (3): 245-257.
- Frank, K.T., and W.C. Leggett. 1986. Effect of prey abundance and size on the growth and survival of larval fish: an experimental study employing large volume enclosures. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34 (1): 11-22.
- Fritzsche, R.A. 1978. Development of fishes of the mid-Atlantic Bight. Vol. 5, Chaetodontidae through Ophidiidae. *U.S. Fish Wildl. Serv., OBS-78/12*: 61-167.
- Graves, J.E., M.A. Simovich, and K.M. Schaefer. 1989. Electrophoretic identification of early juvenile yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull.*, 86 (4): 835-838.
- Grimes, C.B., D.A. DeVries, and K.L. Lang. 1991. Distribution, growth and mortality of three species of scombrid larvae around the Mississippi River discharge plume. *Proc. 42nd Ann. Tuna Conf.*: 12.
- Grimes, C.B., and J.H. Finucane. 1991. Spatial distribution and abundance of larval and juvenile fish, chlorophyll and macrozooplankton around the Mississippi River discharge plume, and the role of the plume in fish recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 75 (2): 109-119.
- Grimes, C.B., J.H. Finucane, L.A. Collins, and D.A. DeVries. 1990. Young king mackerel, *Scomberomorus cavalla*, in the Gulf of Mexico, a summary of the distribution and occurrence of larvae and juveniles, and spawning dates for Mexican juveniles. *Bull. Mar. Sci.*, 46 (3): 640-654.

- Grimes, C.B., and K.L. Lang. 1992. Distribution, abundance, growth, mortality, and spawning dates of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, larvae around the Mississippi River discharge plume. Inter. Comm. Cons. Atlan. Tunas, Coll. Vol. Sci. Pap., 38: 177-194.
- Harada, T., O. Murata, and H. Furutani. 1973a. On the artificial fertilization and rearing of larvae in marusoda, *Auxis tapeinosoma*. Kinki Univ. Fac. Agric. Bull., 6: 113-116.
- Harada, T., O. Murata, and S. Miyashita. 1973b. On the artificial fertilization and rearing of larvae in hirasoda, *Auxis thazard*. Kinki Univ. Fac. Agric. Bull., 7: 109-112.
- Hewitt, R.P., G.H. Theilacker, and N.C.H. Lo. 1985. Causes of mortality in young jack mackerel. Mar. Ecol. Progr. Ser., 26 (1 and 2): 1-10.
- Houde, E.D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. In Hoyt, R.D. (editor), 10th Annual Larval Fish Conference. Amer. Fish. Soc., Symp., 2. Bethesda: 17-29.
- Houde, E.D., and J.D.A. Lovdal. 1985. Patterns of variability in ichthyoplankton occurrence and abundance in Biscayne Bay, Florida. Estuar. Coast. Shelf Sci., 20 (1): 79-103.
- Hunter, J.R. 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In Lasker, R. (editor), Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology, and Relation to Fisheries. Univ. Wash. Press, Seattle: 33-77.
- Hunter, J.R., B.J. Macewicz, and J.R. Sibert. 1986. The spawning frequency of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, from the South Pacific. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 84 (4): 895-903.
- Hunter, J.R., and C. Sanchez. 1976. Diel changes in swim bladder inflation of the larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 74 (4): 847-855.
- Jenkins, G.P., N.E. Milward, and R.F. Hartwick. 1985. Occurrence of larvae of Spanish mackerels, genus *Scomberomorus* (Teleostei: Scombridae), in shelf waters of the Great Barrier Reef. Austr. J. Mar. Freshw. Res., 36 (4): 635-640.
- Jenkins, G.P., and T.L.O. Davis. 1990. Age, growth rate, and growth trajectory determined from otolith microstructure of southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii* larvae. Mar. Ecol. Progr. Ser., 63 (1): 93-104.
- Joseph, J. 1963. Fecundity of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) from the eastern Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 7 (4): 255-292.
- Joseph, J., W. Klawe, and P. Murphy. 1988. Tuna and Billfish—Fish Without a Country, 4th Ed. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., La Jolla: 69 pp.
- Joseph, J., and A. Wild. (editors). 1984. Considerations for tuna research to the year 2000. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., La Jolla: 25 pp.
- Kendall, A.W., Jr., L.S. Incze, P.B. Ortner, S.R. Cummings, and P.K. Brown. 1994. The vertical distribution of eggs and larvae of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in Shelikof Strait, Gulf of Alaska. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 92 (3): 540-554.
- Klawe, W.L. 1963. Observations on the spawning of four species of tuna (*Neothunnus macropterus*, *Katsuwonus pelamis*, *Auxis thazard* and *Euthynnus lineatus*) in the eastern Pacific Ocean, based on the distribution of their larvae and juveniles. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 6 (9): 447-540.

- Klawe, W.L. 1966. Notes on occurrence of young and spawning of *Scomberomorus sierra* in the eastern Pacific Ocean. *Pac. Sci.*, 10 (4): 445-451.
- Klawe, W.L., J.J. Pella, and W.S. Leet. 1970. The distribution, abundance and ecology of larval tunas from the entrance to the Gulf of California. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 14 (4): 505-544.
- Laevastu, T., and M.L. Hayes. 1981. *Fisheries Oceanography and Ecology*. Fishing News Books, Farnham, Surrey, England: 199 pp.
- Lang, K.L., C.B. Grimes, and R.F. Shaw. 1994. Variations in the age and growth of yellowfin tuna larvae, *Thunnus albacares*, collected about the Mississippi River plume. *Environ. Biol. Fishes*, 39 (3): 259-270.
- Lambert, T.C., and D.M. Ware. 1984. Reproductive strategies of demersal and pelagic spawning fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41 (11): 1565-1569.
- Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull.*, 73 (3): 453-462.
- Lasker, R. 1981. The role of a stable ocean in larval fish survival and subsequent recruitment. In Lasker, R. (editor), *Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology, and Relation to Fisheries*. Univ. Wash. Press, Seattle: 79-87.
- Leis, J.M., T. Trnski, M. Harmelin-Vivien, J.-P. Renon, V. Dufour, M.K. El Moudni, and R. Galzin. 1991. High concentrations of tuna larvae (Pisces: Scombridae) in near-reef waters of French Polynesia (Society and Tuamotu Islands). *Bull. Mar. Sci.*, 48 (1): 150-158.
- Margulies, D.M. 1993. Assessment of the nutritional condition of larval and early juvenile tuna and Spanish mackerel (Pisces: Scombridae) in the Panamá Bight. *Mar. Biol.*, 115 (2): 317-330.
- Matsumoto, W.M. 1958. Description of larvae of four species of tuna and their distribution in central Pacific waters. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 58 (128): 31-72.
- Matsumoto, W.M. 1959. Description of *Euthynnus* and *Auxis* larvae from the Pacific and Atlantic Oceans and adjacent seas. *Dana Rept.*, 50: 34 pp.
- Miller, J.M. 1979. Nearshore abundance of tuna (Pisces: Scombridae) larvae in the Hawaiian Islands. *Bull. Mar. Sci.*, 29 (1): 19-26.
- Nakamura, E.L., and W.M. Matsumoto. 1966. Distribution of larval tunas in Marquesan waters. *U.S. Fish. Wild. Serv., Fish. Bull.*, 66 (1): 1-12.
- Nikolsky, G.V. 1963. *The Ecology of Fishes*. Academic Press, New York: 352 pp.
- Nishikawa, Y., M. Honma, S. Ueyanagi, and S. Kikawa. 1985. Average distribution of larvae of oceanic species of scombroid fishes, 1956-1981. *Far Seas Fish. Res. Lab., S Ser.*, 12: 99 pp.
- Nishikawa, Y., and D.W. Rimmer. 1987. Identification of larval tunas, billfishes and other scombroid fishes (suborder Scombroidei): an illustrated guide. *Aust. CSIRO Mar. Lab. Rep.*, 186: 1-20.
- Olla, B.L. and M.W. Davis. 1990. Effects of physical factors on the vertical distribution of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* under controlled laboratory conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 63 (2 and 3): 105-112.

- Olson, R.J., and C.H. Boggs. 1986. Apex predation by yellowfin tuna (*Thunnus albacares*): independent estimates from gastric evacuation and stomach contents, bioenergetics, and cesium concentrations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43 (9): 1760-1775.
- Olson, R.J., and V.P. Scholey. 1990. Captive tunas in a tropical marine research laboratory: growth of late-larval and early-juvenile black skipjack *Euthynnus lineatus*. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull.*, 88 (4): 821-828.
- Olvera-L., R.M., J.A. García-B., J.L. Cerecedo-E., and R. Sánchez-R. 1990. Distribución y abundancia de las larvas de melva *Auxis thazard* y barrilete negro *Euthynnus lineatus* (PISCES, Scombridae) y biomasa reproductora de la melva *A. thazard* en el Pacífico Oriental Mexicano. *Mexico Inst. Nal. de la Pesca, Ciencia Pesquera*, 7: 59-80.
- Orange, C.J. 1961. Spawning of yellowfin tuna and skipjack in the eastern tropical Pacific, as inferred from studies of gonad development. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 5 (6): 457-526.
- Owen, R.W. 1988. Pilot program to define characteristics of pre-recruit tuna habitats near Achotines Laboratory, Panama. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Unpublished Rep.* 16 pp.
- Owen, R.W. 1989. Microscale and finescale variations of small plankton in coastal and pelagic environments. *J. Mar. Res.* 47 (1): 197-240.
- Parrish, R.H., C.S. Nelson, and A. Bakun. 1981. Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current. *Biol. Oceanogr.*, 1 (2): 175-203.
- Qasim, S.Z. 1955. Time and duration of the spawning season in some marine teleosts in relation to their distribution. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 21 (2): 144-155.
- Richards, W.J., T. Leming, M.F. McGowan, J.T. Lamkin, and S. Kelly-Fraga. 1989. Distribution of fish larvae in relation to hydrographic features of the Loop Current boundary in the Gulf of Mexico. *Rapp. Proc. Verb. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer*, 191: 169-176.
- Richards, W.J., T. Pothoff, and J. Kim. 1990. Problems identifying tuna larvae species (Pisces: Scombridae: *Thunnus*) from the Gulf of Mexico. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull.*, 88 (3): 607-609.
- Rothschild, B.J., and T.R. Osborn. 1988. Small-scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.*, 10 (3): 465-474.
- Roy, C., P. Cury, and S. Kifani. 1992. Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 12: 135-146.
- Schaefer, K.M. 1987. Reproductive biology of black skipjack, *Euthynnus lineatus*, an eastern Pacific tuna. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 19 (2): 165-260.
- Schaefer, M.B., Y.M. Bishop, and G.V. Howard. 1958. Some aspects of upwelling in the Gulf of Panama. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 3 (2): 77-132.
- Sherman, K., W. Smith, W. Morse, M. Berman, J. Green, and L. Ejsymont. 1984. Spawning strategies of fishes in relation to circulation, phytoplankton production, and pulses in zooplankton off the northeastern United States. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 18 (1): 1-19.
- Smayda, T.J. 1966. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 11 (5): 353-612.

- Smith, P.E. 1981. Fisheries on coastal pelagic schooling fish. In Lasker, R. (editor), Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology, and Relation to Fisheries. Univ. Wash. Press, Seattle: 1-21.
- Smith, P.E., R.C. Counts, and R.I. Clutter. 1968. Change in filtering efficiency of plankton nets due to clogging under tow. J. Cons. Int. Explor. Mer, 32 (2): 232-248.
- Smith, P.E., and S.L. Richardson. 1977. Standard techniques for pelagic fish egg and larva surveys. FAO Fish. Tech. Paper, 175: 100 pp.
- Strasburg, D.W. 1960. Estimates of larval tuna abundance in the central Pacific. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 60 (167): 231-255.
- Theilacker, G.H. 1986. Starvation-induced mortality of young sea-caught jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, determined with histological and morphological methods. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 84 (1): 1-17.
- Uchida, R.N. 1981. Synopsis of biological data on frigate tuna, *Auxis thazard*, and bullet tuna, *Auxis rochei*. U.S. Dept. Commer., Nat. Oceanic Atmos. Adm., Tech. Rep. NMFS Circ., 436: 63 pp.
- Wade, C.B. 1951. Larvae of tuna and tuna-like fishes from Philippine waters. U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull., 51 (57): 445-485.
- Ware, D.M. 1977. Spawning time and egg size of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, in relation to the plankton. J. Fish. Res. Board Can., 34 (12): 2308-2315.
- Wexler, J.B. 1993. Validation of daily growth increments and estimation of growth rates of larval and early-juvenile black skipjack, *Euthynnus lineatus*, using otoliths. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 20 (7): 399-440.
- Wooster, W.S. 1959. Oceanographic observations in the Panama Bight, "Askoy" Expedition, 1941. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 118 (3): 115-151.
- Wootton, R.J. 1979. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. In Miller, P.J. (editor), Fish Phenology: Anabolic Adaptiveness in Teleosts. Symp. Zool. Soc. Lond. 44. Academic Press, London: 133-159.
- Wyrтки, K. 1974. Equatorial currents in the Pacific 1950 to 1970 and their relations to the trade winds. J. Phys. Oceanogr., 4 (3): 372-380.
- Young, J.W., and T.L.O. Davis. 1990. Feeding ecology of larvae of southern bluefin, albacore and skipjack tunas (Pisces: Scombridae) in the eastern Indian Ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser., 61 (1): 17-29.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs: 718 pp.

An important part of the work of the Inter-American Tropical Tuna Commission is the prompt publication and wide distribution of its research results. The Commission publishes its results in its Bulletin and Special Report series. The Bulletins contain reports of original research carried out by members of its staff and other scientists. These are reviewed by scientists of other organizations before being accepted for publication. They are issued on an irregular basis, and the volumes are closed when they reach about 500 to 600 pages. The Special Reports contain material other than original scientific research, which is nevertheless of interest to a wide segment of the scientific community.

The Commission also publishes Annual Reports and Quarterly Reports, which include policy actions of the Commission, information on the fishery, and reviews of the year's or quarter's work carried out by the staff. The Annual Reports also contain financial statements and a roster of the IATTC staff.

The Bulletins, Special Reports, and Annual Reports are distributed on an exchange basis to a selected list of governmental organizations, libraries, laboratories, and universities. A nominal cost is set for individuals desiring the publications. Remittances must be in advance, payable in U.S. funds to the order of the Inter-American Tropical Tuna Commission. The distribution of the Quarterly Reports is much more restricted than those of the Bulletins, Special Reports, and Annual Reports, but these may also be purchased. Requests for these publications, as well as a list of all publications, may be directed to the editor.

Some recent publications in the Bulletin series are:

Vol. 20, No. 9 — \$2.00

Growth and age composition of northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, caught in the eastern Pacific Ocean, as estimated from length-frequency data, with comments on trans-Pacific migrations by William H. Bayliff, 1993

Crecimiento y composición por edad del atún aleta azul del norte, *Thunnus thynnus*, capturado en el Océano Pacífico oriental, estimados a partir de datos de frecuencia de talla, con comentarios sobre migraciones transpacíficas por William H. Bayliff, 1993

Vol. 21, No. 1 — \$2.00

An evaluation of length-frequency sampling procedures and subsequent data analysis for purse seine-caught yellowfin tuna in the eastern Pacific Ocean by A. Wild, 1994

Una evaluación de los procedimientos de muestreo de frecuencia de talla y del análisis subsecuente de los datos de atún aleta amarilla capturado con red de cerco en el Océano pacífico oriental por A. Wild, 1994

Vol. 21, No. 2 — \$2.00

Estimates of age and growth, and an assessment of ageing techniques, for northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Pacific Ocean by Terry Foreman, 1996

Estimaciones de la edad y crecimiento, y una evaluación de las técnicas de determinar la edad, del atún aleta azul del norte, *Thunnus thynnus*, en el Océano Pacífico por Terry Foreman, 1996

Editor—Redactor
William H. Bayliff

Inter-American Tropical Tuna Commission
Comisión Interamericana del Atún Tropical
Scripps Institution of Oceanography
La Jolla, California 92037-1508, U.S.A.

Price per copy—\$2.00—Precio del ejemplar

La pronta publicación y amplia distribución de los resultados de investigación forman un aspecto importante de las labores de la Comisión, la cual publica los resultados en su serie de Boletines e Informes Especiales. Los Boletines incluyen informes sobre la investigación original emprendida por los miembros del personal y otros científicos; son revisados por científicos de otras organizaciones antes de ser aceptados para la publicación. Se concluye cada volumen al llegar a unas 500 o 600 páginas, y se publican a intervalos irregulares. Los Informes Especiales contienen material aparte de investigación científica original, que es sin embargo de interés para una gran parte de la comunidad científica.

La Comisión publica también Informes Anuales e Informes Trimestrales; éstos incluyen información sobre las labores de la Comisión, la pesquería, y las investigaciones realizadas en el año o trimestre correspondiente. Los Informes Anuales incluyen también un resumen financiero y una lista del personal de la CIAT.

Los Boletines, Informes Especiales, e Informes Anuales se envían a base de intercambio a entidades gubernamentales, bibliotecas, laboratorios, y universidades seleccionadas. Se ha fijado un costo nominal para individuos que desean estas publicaciones. Se debe pagar por adelantado en moneda de los EE.UU., remitido a la Comisión Interamericana del Atún Tropical. La repartición de los Informes Trimestrales es más limitada que la de los Boletines, Informes Especiales, e Informes Anuales, pero también se pueden comprar. Se deben dirigir al Redactor los pedidos tanto de estas publicaciones como de la lista de las mismas.

Las publicaciones recientes en la serie de Boletines son: