INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin — Boletin

Vol. 18, No. 6

(Completing the Volume) (Completando el Volumen)

GROWTH OF YELLOWFIN TUNA, THUNNUS ALBACARES, IN THE EASTERN PACIFIC OCEAN BASED ON OTOLITH INCREMENTS

CRECIMIENTO DEL ATUN ALETA AMARILLA, THUNNUS ALBACARES, EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL, BASADA EN LOS INCREMENTOS DE LOS OTOLITOS

> by — por A. Wild

La Jolla, California 1986

CONTENTS — INDICE

ENGLISH VERSION – VERSION EN INGLES

	Page
ABSTRACT	423
INTRODUCTION	423
METHODS AND MATERIALS	425
Sampling and data collection	425
Otolith preparation and increment replication	426
Counting procedure	426
Curve fitting procedure: non-transformed data	
RESULTS	
Repeatability of counts and confidence limits	429
Growth equations	429
Growth differences by years and sexes	430
Additional relationships	432
Back-calculated birth months	432
Age prediction	432
Comparison of vellowfin tuna growth curves and rates	433
DISCUSSION	434
ACKNOWLEDGEMENTS	439
FIGURES – FIGURAS	440
TABLES – TABLAS	447

VERSION EN ESPAÑOL – SPANISH VERSION

	Página
EXTRACTO	461
INTRODUCCION	461
METODOS Y MATERIALES	463
Muestreo y recolección de datos	463
Preparación de otolitos y réplica de los incrementos	464
Método de contaje	464
Método del ajuste a la curva: datos no transformados	465
RESULTADOS	467
Repetibilidad de contaje y los límites de confianza	467
Ecuaciones de crecimiento	467
Diferencias en el crecimiento por año y sexo	469
Otras relaciones	470
Retrocálculo de la edad	471
Pronóstico de la edad	471
Comparación de los indices de las curvas	
de crecimiento del aleta amarilla	472
DISCUSION	473
RECONOCIMIENTO	478
REFERENCES – REFERENCIAS	479

GROWTH OF YELLOWFIN TUNA, *THUNNUS ALBACARES*, IN THE EASTERN PACIFIC OCEAN BASED ON OTOLITH INCREMENTS

by

A. Wild

ABSTRACT

The growth of yellowfin tuna in the eastern Pacific is described in terms of several measurements taken from the fish and their otoliths (sagittae). Equations are also developed to predict age from the readily available dimensions of fork length and head length. The data for all of these relationships were obtained from a sample of 196 fish collected during 1977 through 1979 from purse seiners fishing north of the equator and east of 137°W. The fork-length range of the sample was 30-170 cm.

The number of increments on a sagitta of each fish was used as a direct estimate of its age in days. The correspondence between increments and days has been validated for yellowfin in the length range of 40-110 cm. Circumstantial evidence indicates that the relationship also applies in the intervals of 0-40 cm and 110-170 cm. This circumstancial evidence was derived from: 1) literature on validated increments during early growth for other species, 2) knowledge that structures assumed to be daily increments on yellowfin otoliths have subsequently been validated in the corresponding zone on bluefin otoliths, and 3) a comparison of the growth curve based on increments to others obtained from length-frequency modal analysis. Based on this information the age estimates over the entire size range of sampled fish are believed to be accurate.

In addition to the general growth and age-predictive relationships, the major conclusions of the study are that:

- 1) Sexually dimorphic growth exists in terms of fork length, fish weight and the length of the otolith counting path for the entire data set. Examination of the data for 1977 and 1979 also revealed that the fork-length growth of each sex differed within years.
- 2) For combined sexes there were significant differences among the fork-length growth curves for yellowfin sampled in different years.
- 3) Yellowfin caught inshore (within 275 miles of the coast) were heavier than those caught offshore for fork lengths between 30 and 110 cm. The situation was reversed for lengths greater than 110 cm.
- 4) Back-calculated spawning months were distributed uniformly throughout the year in 1974 and 1977, but in 1975-1976 and 1978 spawning activity was apparently concentrated in the latter half of the year.

INTRODUCTION

The problem of estimating the absolute age of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, has persisted for nearly five decades. One contributing factor was the earlier belief that the growth marks on their vertebrae (Aikawa and Kato, 1938) and scales (Nose *et al.*, 1957) occur annually. After studying the growth of the marginal increment on the scales of western Pacific yellowfin, however,

Yabuta *et al.* (1960) reported that the first annulus represented a year and successive marks were usually formed during March-April and September-October. Yang *et al.* (1969) supported this interpretation and noted the similarity in growth between western and central Pacific (Moore, 1951) yellowfin. Atlantic yellowfin were also found to deposit scale marks on a predominantly semiannual basis (Yang *et al.*, 1969), but the issue of whether their first annulus corresponded to the first or second mark on western Pacific scales could not be resolved without some knowledge of absolute age. In a critical re-examination of the scale method of age determination, Suzuki (1974) concluded that its potential development may have been hindered by the uncertain periodicity of mark formation and by the additional difficulty of estimating the age of fish larger than 100 cm.

Other reasons for the persistence of the problem are the sources of bias that can affect the age estimates derived from size-frequency modal analyses. Prior to the mid 1960's, for example, yellowfin larger than approximately 100 cm were relatively scarce in the eastern Pacific fishery. Whether this was due to the emigration of larger fish to other areas, their higher mortality rate or their lower vulnerability to capture, the effect of these variables would be to underestimate the size at age of older fish by depressing the growth curve. The suspicion that their analyses would be affected by gear selectivity also led Hennemuth (1961) and Davidoff (1963) to reject modal sizes of less than 70 cm.

While the spawning season in the eastern Pacific may extend over several months and include peak periods of activity, it is also subject to annual variation (Orange, 1961; Knudsen, 1977). Under these conditions it is difficult to be sure that the observed growth is the result of sampling the same group of fish over time. Because of annual variation in spawning the difference between the actual and assumed distributions can also affect the date (Moore, 1951; Le Guen and Sakagawa, 1973) or size at age (Hennemuth, 1961; Davidoff, 1963; Díaz, 1963; Wankowski, 1981) that is chosen to anchor a modal growth curve to the time axis.

Estimates of the size at age of yellowfin derived from scales and modal analysis have gradually converged (Suzuki, 1971), but both procedures would benefit from an accurate method of age determination. Pannella's (1971, 1974) discovery that increments can be deposited daily on the otoliths (sagittae) of both temperate and tropical species may provide a solution to this problem. To evaluate this ageing method for yellowfin, two complementary pieces of information are required. Firstly, the relationship between increments and time must be established throughout the counting path on the sagitta, *i.e.*, from the primordium, or point of original growth, to the last increment deposited on a maximal growth axis (Pannella, 1974; Wild and Foreman, 1980; Ralston and Miyamoto, 1983). Secondly, the relationships between size measurements and the total number of increments must be determined to form preliminary growth curves. Depending on the outcome of the first experiment, the results can be used to adjust the growth curves, if necessary.

Wild and Foreman (1980) fulfilled part of the first requirement by means of a tetracycline-injection, mark-recapture experiment. Their results indicate that

GROWTH OF YELLOWFIN TUNA

in a region of the eastern Pacific yellowfin deposit daily increments during growth in the length interval of 40-110 cm. Similar experiments can be used to determine the deposition rate in fish larger than 110 cm, and the Inter-American Tropical Tuna Commission staff has already begun to gather information for this purpose (Anon., 1982: 27). At the opposite extreme, it may be difficult to determine the deposition rate in small fish. Yellowfin less than 40 cm are not taken regularly in any eastern Pacific fishery, and larvae have not been reared successfully beyond 8.5 mm or 20 days (Harada *et al.*, 1971). Given these restrictions, the analyses that follow are based on the assumption that daily increments are also deposited in the growth intervals adjacent to the validated range, *i.e.*, from 0-40 cm and from 110-170 cm. The circumstantial evidence that supports this assumption is discussed.

The primary objective of this paper is to fulfill the second requirement of describing the growth of yellowfin based on the total number of sagitta increments. The size variables include several measurements of fish and otoliths that are represented in the sample fork-length range of 30-170 cm. In addition, the fork-length growth rate of the sample is compared to previous estimates, the increment counts are used to backcalculate the monthly spawning distribution of the sample, and equations are developed to predict age from certain size measurements. The differences in growth among capture years and between sexes and inshore-offshore areas are also explored.

METHODS AND MATERIALS

Sampling and data collection

During 1977 through 1979, the landings of 16 purse seiners were sampled opportunistically at San Diego, California, canneries to obtain 15 yellowfin in each 10-cm interval in the length range of 30-170 cm. The fish were caught at different locations, but collectively they were confined to north of the equator and east of 137°W (Table 1). Because of otolith breakage, obstructions on the counting path of large otoliths and scarcity of large yellowfin in the 160-170 cm length interval the final sample size included 196 fish.

Several variables were recorded for each fish (Table 2). Fork length (FL; tip of upper jaw to fork of tail), predorsal length (PDL; tip of upper jaw to anterior insertion of the first dorsal fin) and head length (HL; tip of upper jaw to maximum radius of the opercle) were measured with calipers to the nearest millimeter. Fish weight (WT) was obtained by means of a platform scale and measurements to the nearest ounce were converted to hundredths of a kilogram. Sex was also determined wherever possible. In the laboratory the sagittae from each fish were cleansed of adhering tissue with commercial bleach, rinsed in distilled water and dried at 60°C for 24 hr before recording their mean weight (OWT) to the nearest tenth of a milligram. The postrostrum lengths (PRL; length of the intended counting path from the sagitta primordium to the posterior tip) were also measured for each otolith pair on magnified images (45X), and their mean length was recorded to a hundredth of a millimeter. Previous experience (Wild and Foreman,

WILD

1980) showed that the numbers of increments on the left or right sagitta were not significantly different, so the otolith that offered the least obstructed counting path was selected for further treatment and final analysis.

Otolith preparation and increment replication

The increments that lie immediately below (30-100 μ m) the distal surface of the yellowfin sagitta were exposed by a two-stage etching process. Initially, the proximal side of the postrostrum tip was protected from increment loss by adhesion of a short strip of cellulose acetate. The whole otolith was then immersed in 0.5–1.0N HCl for a brief interval (≤ 5 sec) and immediately rinsed in separate vials of distilled water, bleach and distilled water. The progress of etching was monitored by immersing the otolith in water and inspecting the surface at 125-188X. These steps were repeated until further etching would begin to destroy the exposed increments. During the second etching stage the protective strip was removed and portions of the otolith with obscure or underexposed increments were re-etched with 3.5–5.0N HCl on a fine brush.

Prior to replicating the etched surface, the otolith was rinsed in acetone, forced-air dried, sprayed lightly with a silicone release agent (Cortland Dry Fly Spray) and immediately redried. A strip of cellulose acetate, partially dissolved in acetone, was then quickly deposited on the incremental path, removed when dry, inverted and placed under a cover slip. Subsequently, all increment counts were obtained microscopically (480-864X) from the replicas.

Counting procedure

During acid etching and exposure to bleach, the discontinuous-zone component (Mugiya *et al.*, 1981; Watabe *et al.*, 1982) of each bipartite increment was replaced by a shallow groove (Fig. 1). On the replica the grooves corresponded to ridges. Compared to the second component, or the incremental zone, the ridges were more easily identified because of their consistent, narrow width and sharply-defined edges. In this study only the discontinuous zones were counted and, in what follows, they are synonymous with the word increments.

The appearance and configuration of increments on the otoliths of different fish were not identical. Imperfections in the etching and replicating techniques introduced further variation in the clarity and definition of increments. To recognize how these conditions affected the visual expression of the increments, and to develop consistent interpretive skills, 40 replicas were chosen at random and studied in detail. Criteria to identify subdaily (Taubert and Coble, 1977; Brothers, 1978) and false increments were also developed. If by comparison to adjacent, sharply-defined ridges an increment had diffuse edges, was lower in height or merged with another increment it was rejected as subdaily. Discontinuous zones that formed a broad plateau, rather than a thin ridge, throughout their visible extent and had no discernible edges were judged to be false increments and also rejected.

The variable appearance of increments among the 40 replicas also affected the method of counting. Experience indicated that counting speed and consistency of interpretation improved if each replica was divided into sections of approximately 200-400 increments, and the counts within one section were completed before moving on to the next. Easily recognizable landmarks on the replica were used as sectional boundaries. Within each section the first and possibly the second count were not recorded, but were used to gain familiarity. Thereafter, each section was counted between 3 and 13 times depending on the degree of difficulty. The overall mean count for the whole replica was equal to the sum of means of each section. The variance of the overall mean count was also equal to the sum of the independent variances of the means of each section (Wonnacott and Wonnacott, 1977).

The criteria and counting method described above were applied to the randomized sample of 196 items. Following this, 20 replicas were selected at random and recounted to test for repeatability.

The increment counts that appear in this report were obtained from a second reading of the same sample. The small variability associated with a plot of fork length *versus* the first counts (Anon., 1982: 234) prompted a re-examination of the results. Several months were allowed to elapse before recounting. In the intervening period, the study on the 40 replicas mentioned earlier indicated that the original criteria used to judge subdaily and false increments were ambiguous. The criteria were simplified as discussed above and adhered to in preparing the new counts.

Curve fitting procedures: non-transformed data

The nonlinear, weighted, least-squares regression program BMDPAR (Dixon, 1983) was used to fit a variety of growth models directly to the measurement data (Table 2). The assumption that each increment represented a day in the nonvalidated length intervals of 0-40 cm and 110-170 cm was adopted as a working hypothesis to convert the overall mean increment counts (I) into estimates of time and age, *i.e.*, t (yr) = I/365. Repeated trials indicated that the growth of each measurement variable could be fitted by one or more of the following equations:

$$Y_t = Y_{\infty} [1 - (1 - m)e^{-K(t - t_*)}]^{1/(1 - m)} \quad (m \neq 1 \text{ or } 0)$$
(1)

$$Y_t = Y_{\infty} \exp[-e^{-K(t-t_*)}]$$
⁽²⁾

$$Y_t = Y_{\infty}(1 - e^{-K(t - t_0)}) \tag{3}$$

$$Y_t = at^b \tag{4}$$

where $Y_t = a$ size measurement, such as FL, at time t; $Y_{\infty} =$ the asymptotic size; m = a shape parameter that is related to the ratio Y_t/Y_{∞} at the inflection point t_* ; K, a and b = growth equation parameters; and $t_0 =$ the *t*-axis intercept in the absence of an inflection point. Equation (1) represents a family of curves (Richards, 1959) of which (2) and (3) are specially derived cases, respectively, for the Gompertz (Ricker, 1979; m = 1) and von Bertalanffy (1938; m = 0) models. The logistic curve (m = 2) is included as a special case of equation (1), and equation (4) is a simple power function.

If the growth of a measurement variable was adequately described by either

a three- or four-parameter model, the latter was chosen only if its residual sum of squares (RSS) was significantly less than that of the three-parameter model. The test was made according to an approximate F-ratio statistic (Draper and Smith, 1966; Schnute, 1981), *viz.*:

$$F_{.05(1, n-4)} = \frac{(RSS_3 - RSS_4)/1}{RSS_4/(n-4)}$$

where 1 and (n-4) are the degrees of freedom (df) and the subscripts refer to the number of parameters.

In all of the growth curves the variances of the size measurements increased with the age of the fish. During the curve fitting procedure, this heterogeneity was taken into account by weighting the regression residuals by the reciprocal of the Y_t variance (Draper and Smith, 1966). For this purpose it was necessary to first develop an equation to express the variance of Y_t as a function of t. The piecewise linear-regression algorithms of Ertel and Fowlkes (1976) and Tishler and Zang (1981) could not be used because they were developed for curves having homogeneous variances. Instead, the problem was dealt with in a practical and reproducible manner. Starting with the youngest fish on an enlarged plot of Y_t versus t, the t-axis was divided into intervals such that each interval corresponded to a linear segment of the growth curve. The number of data points in the segments was recorded. The lengths of the segments varied, but the variance of Y_t within each one was approximately homogeneous. Following the linear regression of Y_t on t for each segment, the standard deviation (SD) of the distribution of residuals from the different segments yielded a series of (t, SD) coordinates. An equation to describe the standard deviation of Y_t as a function of \overline{t} was then obtained from a curve fitted through these coordinates. The square of the equation, or the variance of Y_t , was further smoothed by substituting t for t before calculating the regression weights. The information needed to calculate the variance equation for each growth curve is included in the *Results* section.

To predict age from a morphometric measurement, the t versus Y_t data (Table 2) were fitted directly to equations (1) to (4) solved for t, *i.e.*:

<i>t</i> =	$t_* - (1/K) \ln[(1 - \{Y_t/Y_\infty\}^{1-m})/(1-m)]$	$(m \neq 1 \text{ or } 0)$ (5)
t =	$t_* - (1/K) \ln(\ln[Y_{\infty}/Y_t])$	(6)
t =	$t_0 - (1/K) \ln(1 - Y_t/Y_\infty)$	(7)
<i>t</i> =	$a'(Y_t)^{b'}$	(8)

The weights applied to each residual were calculated by the method described earlier, but they were based on the variance of the y-axis variable, t.

RESULTS

Repeatability of counts and confidence limits

The initial and repeated mean counts on each of the 20 replicas (Table 3) are matched-pair estimates. The result of applying the Wilcoxon rank-sum test to their differences was not significant ($T_{.05(19)} = 60.5$), and therefore the counts are repeatable.

For large sample sizes it is too time consuming to estimate age by preparing two or more mean counts, as in the example above. Confidence limits should be based on the more practical method that was used in this study, namely, a single mean count (I). In the scatter plot of standard errors (SE) *versus* I (Fig. 2), the 95-percent confidence limits calculated from the most extreme SE values, 6.9 and 0.3, are ± 19.2 increments (n = 5) and ± 1.4 increments (n = 3), respectively. This wide SE range is due to both the small values of n and the effect of replica quality, or legibility, on the magnitude of SE, rather than the significant correlation between SE and I (r_{.05(194)} = 0.34*). On most of the replicas different sections were not counted the same number of times, but each one was counted at least three times. Based on this minimal figure and the mean SE (3.0), the average confidence limits for a single mean count are approximately ± 12.9 increments.

Growth equations

The relationships between various measurements and age (Figs. 3a-f) represent composite growth curves because they include all males, females and small yellowfin of indeterminate sex for the three sampling years. Each curve shows a gradual increase in variance up to t = 2.75 yr, a rather abrupt increase in the *t* interval of 2.75-3.50 yr and a smaller, but increasing, variance thereafter. These changes, which are due to differences in growth between sexes and among capture years, are dealt with later under separate headings. To obtain a general description of growth based on the composite data, however, the change in variance of each size measurement was smoothed by the procedure mentioned earlier in the section entitled *Curve-fitting procedures: non-transformed data*. The information needed to calculate the specific variance equations is given below.

The data points used in the linear regression of Y_t on t, for each segment in each of the growth curves, can be readily identified in Table 2. The rows of data are numbered consecutively from 1 to 196, and the increment counts are arranged in ascending order for this purpose. The row numbers, or cut-points, that represent the last data point to be included in each segment of each growth curve are shown in Table 4a. For example, the FL growth curve was divided into six linear segments that are represented in the first line of Table 4a by the cut-point sequence 43, 99, 134, [150], 172, [196]. The first number means that the first 43 rows of t (= I/365) and FL values from Table 2 are included in the first segment. The second segment, identified by cut-point 99, therefore includes the (t, FL) coordinates from rows 44 to 99. The third segment includes the FL growth data in rows 100 to 134, *etc.* Following the linear regression of FL on t in each of these segments, the SD of the distribution of residuals yielded six (\bar{t} , SD) coordinates. Not all of these coordinates, however, were used to develop the final equation for the variance (V) in FL. The segments associated with the bracketed cut-points were omitted from the calculations of V(FL_t) for the following reasons. The abrupt increase in the SD of the segment associated with cut-point [150] is uncharacteristic of the trend represented by adjacent segments. The increase was due largely to four outlying males in the t interval from 2.80 to 3.02 yr (Fig. 3a). Of the 24 fish represented by cut-point [196], the last 13 data points (Fig. 3a) represent captures from five different vessels during 1979. The reduced SD for this last segment may therefore not be representative of all capture years, and it is contrary to the expectation of an increase in V(FL_t) with age. Based on the final, smoothed equation for the variance in FL (Table 4a), the predicted values of V(FL_t) for large fish were unaffected by these omissions, and the estimates for small yellowfin were closer to their actual values. Similar omissions or adjustments to the segments of the remaining Y_t variables are also indicated in Table 4a.

The errors associated with the x-axis variable, t, in the growth curves violate a basic assumption of regression analysis. To determine whether these errors affected the choice of model or its parameter values, certain precautions were taken. Initially the choice of which equation (1 to 4) to use as a descriptive growth model was narrowed by setting the weights (w_t) of the residuals equal to $1/V(Y_t)$ in each nonlinear regression. Thereafter, the values of w_t were adjusted iteratively by incorporating the variances of the increment counts (V(I): Table 2) as V(t) in the equation by Christian and Tucker (1984), *i.e.*,

$$w_t = 1/[V(Y_t) + (\partial f/\partial t)^2 V(t)],$$

where $\partial f/\partial t$ is the partial derivative of the selected model evaluated at t and V(t) = V(I)/365². Repeated trials indicated that, relative to V(Y_t), the values of V(t) had a negligible effect on the final growth-equation parameters and their asymptotic errors (Table 5a). All weights were therefore restricted to $1/V(Y_t)$, and the values of V(I) appear in Table 2 only for the sake of completeness.

Growth differences by years and sexes

The sources of variability in yellowfin growth were explored by stratifying the data in Table 2 according to several different schemes. Within each scheme, a growth curve was fitted to each stratum by means of the weighted nonlinear regression program BMDPAR (Dixon, 1983). In all of the cases reported here the model which fitted the stratified data best was equation (2). Unfortunately, this model cannot be linearized by the usual transformations, and it is difficult to test statistically for differences in growth among strata. The test method that was applied in this situation is described below and in general terms. The details for each stratification scheme appear in subsequent paragraphs.

The composite FL sample was stratified into capture years by means of the information in Table 1. The data used to develop the growth equations for combined sexes in each year (Table 6) were then refitted to the logarithmic transformation of equation (2), for the FL variable, *i.e.*,

$$\ln FL_{t,x} = \ln FL_{\infty,x} - e^{(Kt_*)_x} e^{K_x t}, \qquad (9)$$

where x identified the stratifying variable, such as the last digit in the sampling years 1977, 1978 and 1979. At this stage in the analysis it is only necessary to solve for the different values of the parameter K_x . The nonlinear program BMDPAR (Dixon, 1983) is used for this purpose, but weighting is unnecessary because of the transformation.

In an analogous situation, Allen (1976) proposed a reduction of equation (9) to the linear, two-parameter model,

$$\ln FL_{t,x} = a_x - b_x (r)^t \tag{10}$$

where a_x is the scale parameter $\ln \operatorname{FL}_{\infty,x}$; b_x is the "growth rate" parameter $-\exp(Kt_*)_x$; \overline{r} is the average value of $\exp(-K)_x$ derived by means of equation (9) for x = 7.9, and $(\overline{r})^t$ is the "age" variable. The a_x and b_x parameters in equation (10) can now be estimated directly by the linear regression of $\ln \operatorname{FL}_{t,x}$ on $(\overline{r})^t$. Covariance analysis can then be used to test the null hypothesis $b_7 = b_8 = b_9$ provided that \overline{r} is assumed to be a population parameter and, more importantly, that the individual regressions of $\ln \operatorname{FL}_{t,x}$ on $(\overline{r})^t$ do not deviate from linearity. Since K appears as an unknown quantity in parameter b, and as a known quantity in \overline{r} , the covariance test is approximate. However, a significant result according to this test would also be significant in a more powerful test in which the variables did not share the common element K. On the other hand, there is a greater risk in committing a type-II error if the result of the approximate test is not significant. For this reason, only the significant tests are reported here.

The application of equation (9) to the FL data for combined sexes in each sampling year provides the individual values of r_x , *i.e.*, $r_7 = 0.571$, $r_8 = 0.587$, $r_9 = 0.568$ and their mean value, $\bar{r} = 0.575$. In the subsequent linear regressions of ln FL_{t,x} on "age" $(\bar{r})^t$ by means of equation (10) the distribution of $((\bar{r})^t$, ln FL_{t,x}) coordinates about the regression lines do not deviate from linearity. Covariance analysis indicates that the "growth rates" (b_x) are significantly different (F_{.05(2, 190)} = 5.6^{*}) among capture years. Specifically, only the *a posteriori* comparison of *b*'s in 1977 and 1978 is significant (F_{.05(2, 114)} = 3.6^{*}).

Table 2 includes 103 males and 59 females in the FL ranges of 52.3-167.6 cm and 50.2-142.5 cm respectively. Females larger than 143 cm are rarely caught in the purse-seine fishery (Anon., 1983: 43-44), and this fact is also demonstrated by the present sample despite its small size. For combined years, growth in FL for males (m) and for females (f) is also described by equation (9) and yields the values $r_m = 0.543$ and $r_f = 0.548$, or $\bar{r} = 0.545$. By means of equation (10) the regression of $\ln FL_{t,x}$ on $(\bar{r})^t$ for each sex is linear, and covariance analysis shows that their "growth rates" are significantly different (F_{.05(1, 158)} = 29.7^{*}). The relationship between male and female growth is shown in Fig. 4.

Sexually dimorphic growth is not confined to the FL dimension. Analyses similar to that described above indicate that, for combined years, significant differences exist in growth between sexes for WT ($F_{.05(1, 158)} = 19.7^*$) and PRL ($F_{.05(1, 158)} = 15.2^*$). The small sample size in 1978 prevented a comparison of the male and female FL growth curves, but their differences in 1977 ($F_{.05(1, 76)} = 12.8^*$)

and 1979 ($F_{.05(1, 63)} = 10.3^*$) were both significant. To appreciate the differences in size (FL, WT and PRL) at age between sexes for combined years, predictive equations (Table 7) were developed using the weighted nonlinear regression program BMDPAR (Dixon, 1983). The sizes at age (Table 8) show a consistent trend in that young females are initially larger than males of the same age, the growth curves cross one another at the underlined sizes, and thereafter males are larger than females.

Additional relationships

The logarithmic form of the allometry equation, *i.e.*,

$$\ln WT = a + b \ln FL, \tag{11}$$

adequately describes the relationship between these two variables for the composite sample and for the individual male and female subsamples. The regression coefficients, b, for males and females are not different (F_{.05(1, 158)} = 0.2), but the descriptive equations for the composite and pooled-sex data (Table 9) differ in that the former includes fish of indeterminate sex. By stratifying the composite sample into inshore and offshore regions (Table 1) and applying equation (11), the slopes of the length-weight relationships (Table 9) for the two regions differ significantly (F_{.05(1, 192)} = 12.4^{*}). For a given FL below 110 cm, inshore yellowfin are heavier than those offshore, but beyond 110 cm the situation is reversed. Regardless of how the regional subsamples are stratified, however, the length-weight relationships cannot be compared to that developed by Chatwin (1959) for inshore yellowfin because of dissimilar population variances.

During the unloading process at canneries the caudal peduncle is frequently damaged and the FL of the fish cannot be measured accurately. In this situation, useful estimates of FL can be prepared from the equations (Table 9) based on the PDL and PRL measurements.

Back-calculated birth months

Capture dates are known to within 4–13 days for 74 fish caught in 1977 and for 63 fish in 1979 (Tables 1 and 2). The months and years in which they were spawned were estimated by subtracting the increment count for each fish from the mean of its capture-date range. The frequency distribution at the top of Fig. 5 is the result of the vertical summation of all the frequencies in the lower part of the diagram. Too few fish were spawned in 1973 and 1979 to indicate a spawning pattern, but 1974 through 1978 contain spawning periods that extend over several months as well as peaks of activity. Specifically, chi-square analyses indicates that the hypothesis of a uniform distribution in 1974 and 1977 cannot be rejected. In 1975-76 and 1978, however, the distributions were significantly skewed to the left and indicate that the bulk of the fish were spawned during the latter half of the year.

Age prediction

If the data on yellowfin landings are to be examined by means of cohort analysis, some method must be available to decompose the data into its age composition. Values of t predicted from any of the morphometric measurements can be used for this purpose. However, dimensions that are readily obtained in the field and which lead to the most precise estimates of t are preferable.

To identify the measurements that meet these criteria, equations (5)-(8) were applied to the composite data to select the best fitting model for the individual nonlinear regressions of t on FL, PDL, HL, WT, OWT and PRL. In each case, the weights were estimated by the linear-segment technique discussed in the section entitled *Curve fitting procedures: non-transformed data*, but they were expressed by the inverse of the variance of the y-axis variable, t, rather than $1/V(Y_t)$. These weights were not the same for each regression, and the meansquare errors (MSE) could not be compared to determine which dimension offered the most reliable estimate of age (\hat{t}) . Each MSE was therefore recalculated without weighting, with the following results:

Dimension	$MSE = \Sigma (t - \hat{t})^2/df$	df	Equation
\mathbf{FL}	0.0179	193	6
HL	0.0206	192	5
WT	0.0227	193	6
PDL	0.0244	192	5
OWT	0.0336	194	8
PRL	0.0379	194	8

An F-ratio test of these MSE values indicates that the ages predicted by either FL or HL are equally precise ($F_{.05(192, 193)} = 1.15$) and their MSEs are significantly less than the unexplained variances of the other dimensions. Both variables are also easily measurable in the field. The V(*t*) relationships that apply to the predictive (*t*) equations based on FL and HL appear in Tables 4b and 5b, respectively.

Comparison of yellowfin tuna growth curves and rates

The growth of yellowfin in the central Pacific (Moore, 1951), eastern Pacific (Hennemuth, 1961; Davidoff, 1963) and eastern Atlantic (Le Guen and Sakagawa, 1973; Fonteneau, 1980; Bard, 1984) has been estimated by fitting the data from length-frequency modal analysis to the von Bertalanffy (1938) model. Experience gained from this study suggests that this model (equation 3) is not likely to fit the data, or describe the growth of yellowfin, as well as equations (1) or (2). To test this hypothesis, the modal data of Le Guen and Sakagawa (1973), and with certain adjustments (see below) the data of Moore (1951), Hennemuth (1961) and Davidoff (1963), were refitted to equations (1)-(3).

The 28 modes that were interpolated and inserted by Moore (1951: Appendix Table H) into his original data base were removed, and lengths in June were assigned a multiple of 12 months to correspond to his estimate of the peak spawning period. Hennemuth's (1961: Table 4) and Davidoff's (1963: Table 6) assumption that a 70-cm yellowfin is 20 months old was retained. Based on Hennemuth's suggestion, all modal lengths were increased by 1 cm to estimate

absolute, rather than relative age. Modes less than 70 cm were also excluded because both investigators suspected that the values were affected by fishing selectivity.

Following these adjustments, the average values of the modal lengths from Moore (1951), Hennemuth (1961), Davidoff (1963) and Le Guen and Sakagawa (1973) were refitted to equations (1)-(3). Since each average represented a different number (n) of modes collected over several years, each average was weighted by n in the regressions. Hennemuth's (1961) and Davidoff's (1963) growth curves terminate so abruptly at an asymptotic plateau that equation (1), with the parameter FL_{∞} fixed, is the only model with sufficient flexibility to pass through the data points. Fitting all data sets by equations (1) or (2) also led to a substantial or significant reduction in residuals compared to (3). The new parameter estimates appear in Table 10a.

The importance of the comparative growth curves (Fig. 6) will become apparent when the circumstantial evidence supporting daily increment deposition is discussed. At present, however, the differences among sizes at age predicted by the modal curves are not all reliable; they depend on the accuracy of the assumed age at recruitment (Le Guen and Sakagawa, 1973), birth month (Moore, 1951) or size at age (Hennemuth, 1961; Davidoff, 1963) that was chosen to anchor a particular curve to the time axis. Because of this uncertainty, it is more appropriate to compare growth rates (Table 10b, i and ii) over linearized portions of each curve and to introduce additional rates obtained by modal analysis (Anon., 1974: 29-30) for the eastern Pacific, and by otolith increments (Uchiyama and Struhsaker, 1981) for the central Pacific. The growth rates of yellowfin caught inshore (3.36 ± 0.10 cm/mo) and offshore (3.19 ± 0.04 cm/mo) are not significantly different ($F_{.05(1, 138)}$ = 2.8). The pooled rate of 3.21 ± 0.04 cm/mo (Table 10b, i) is therefore representative of all fish aged in the present study by the incremental method and in the FL range of 40-135 cm.

DISCUSSION

The conversion of increments into estimates of time and age depends on the assumption that each increment is equivalent to one day (d). For eastern Pacific yellowfin this assumption has been validated by a tetracycline injection experiment for growth in the FL interval of 40-110 cm (Wild and Foreman, 1980). Based on the predictive equation between t and FL (Table 5b) this length interval corresponds approximately to the interval between the 270th and 930th increment on the otolith. The rates at which increments are deposited during growth from 0-40 cm (0-270 increments) and beyond 110 cm (< 930 increments) are unknown. Nevertheless, the following circumstantial evidence suggests that in these intervals the ratio of increments to days is also 1:1.

The first increment counted on each of the 196 replicas corresponded to the first discontinuous zone surrounding the primordium (Fig. 1). In each case, the region that was most difficult to interpret occurred approximately between the 20th and 170th increment. Otolith growth accelerates toward the rostrum and

postrostrum during this period and one or more subdailys (Taubert and Coble, 1977; Brothers, 1978) frequently appear between clearly defined increments. The criteria used to identify and reject these subdaily increments were described earlier in the *Materials and Methods* section. Apart from changes in scale, this region of difficult interpretation also exists in the same relative position on the sagittae of skipjack (Katsuwonus pelamis), albacore (Thunnus alalunga) and northern bluefin (T. thynnus). By means of a tetracycline injection experiment on small northern bluefin (15-28 cm), it is now known that increments are deposited daily in the difficult counting zone (Anon., 1983: 51-53). The criteria used to identify the subdaily increments in this region were developed independently, but they are identical to those initially defined and applied to the vellowfin otoliths in this study. The results from the bluefin experiment imply that the yellowfin increments were interpreted correctly and that each increment also represents a day. Although few studies (see Campana and Neilson, 1985) have explored the rate of increment deposition in adults, the decline from the daily rate in the larval and juvenile stages has been shown to occur only in the direction of increasing age (Pannella, 1971; Brothers et al., 1976; Ralston and Miyamoto, 1983). Since it is known that yellowfin deposit daily increments during growth from 40-110 cm, it is therefore unlikely that some other rate would apply to the previous larval and early-juvenile growth period.

For yellowfin larger than 110 cm, the FL growth curve derived from increments (Fig. 6) approaches an asymptote more gradually than previous curves based on modal analysis for the eastern Pacific. Two interpretations of this result are possible. The first is that large yellowfin fail to deposit an increment each day and the counts progressively underestimate absolute age. This argument, however, conflicts with the observed increment pattern. The otoliths did not exhibit the pronounced growth checks or discontinuities (Pannella, 1980) that are characteristic of interrupted deposition. Whenever increment spacing began to diminish at the leading edge of the otolith, the continuity of deposition was maintained by new growth to the left or right of the original path. This growth was also accompanied by an expansion in the distance between the compressed increments (see, for example, Wild and Foreman, 1980: Plate 3a). Based on these observations, it seems unlikely that the increment record was incomplete or that the numbers of increments were underestimated because of poor definition.

The second, and more convincing, explanation for the elevated growth curve is that the present sample included a greater proportion of large yellowfin than those obtained from catches during the 1950's and early 1960's. For example, when Davidoff (1963) and Hennemuth (1961) carried out their studies on modal sizes, baitboats and purse seiners fished near shore for tunas, and approximately 90 percent of the yellowfin catch was less than 100 cm FL. The offshore expansion of the fishery that began during the mid 1960's (Joseph and Greenough, 1979) was accompanied by an appreciable increase in the proportion of large fish in the catch (Cole, 1980: Figures 6 and 7). In the eastern Atlantic the traditional coastal fishery that supplied Le Guen and Sakagawa's (1973) modal data also encountered a greater proportion of large yellowfin after a westward expansion in 1975-76 (Anon., 1977: 76). Although Hennemuth's (1961) and Davidoff's (1963) data bases included yellowfin as large as 158 cm and 172 cm, respectively, their occurrence was so rare that they were either ignored or combined with fish of a smaller modal size. As a result, the maximum modal sizes used by these investigators did not exceed 148-149 cm. Their data were also weighted toward the younger age groups because of the effect of natural mortality on the size distribution of the exploited population. The combined influence of mortality and modal grouping would be to depress the growth curve for large fish. In the present sample, however, the distribution of fish about the entire growth curve (Fig. 3a) was essentially uniform. By ageing each fish by the incremental method, the contribution of individuals to the growth curve was fully retained and not diminished by any averaging technique. For all of these reasons it is realistic to expect the incremental growth curve for large fish to lie above the modal curves (Fig. 6). There is evidence, then, to support the idea that increments continue to form daily in vellowfin greater than 110 cm. Over the entire sample range of 30-170 cm the estimates of age are therefore believed to be accurate.

Stratifying the data (Table 2) by year, sex and inshore-offshore areas exposed some known and unknown sources of variability in the growth and interdimensional relationships of vellowfin tuna. For example, significant differences in FL growth between the fish sampled in 1977 and 1978 for combined sexes and areas confirmed the existence of annual variation. Similar results were reported by Hennemuth (1961) and Davidoff (1963) for length-frequency samples collected in different years in the eastern Pacific and by Le Guen and Sakagawa (1973) for the eastern Atlantic. For combined sexes and sampling years the inshoreoffshore length-weight relationships were also significantly different in the present study. For a given FL between 30 and 110 cm inshore vellowfin were significantly heavier than those caught offshore, but the situation was reversed for lengths greater than 110 cm. This result suggests that there may be size-related changes in the diet of yellowfin that are associated with feeding opportunities in the two areas. Information on this subject is contained in feeding studies carried out for the inshore (Alverson, 1963) and offshore (Anon., 1982: 43-49) regions, but the topic is not pursued further here.

One source of growth variation that merits special attention is sexual dimorphism. For yellowfin in the eastern Pacific this is new information, and it contrasts with Davidoff's (1963) statement that the sexes grow indistinguishably up to 130 cm FL. The ability to detect this difference in the composite sample and in the individual subsamples for 1977 and 1979 is a result of estimating the age of each fish by the incremental method. Moreover, the sexual differences in growth are not confined to FL alone (Table 8). At about one year of age females are also larger than males in terms of fish weight (WT) and length of the otolith counting path (PRL). As age increases, female growth rates begin to diminish relative to males, their respective growth curves intersect, and thereafter males are consistently larger than females of the same age for the three dimensions.

Yellowfin in the central Pacific (Murphy and Shomura, 1972) and eastern Atlantic (Bard, 1984), bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Shomura and Keala, 1963) and albacore (Otsu and Sumida, 1968) have all been suspected of sexually dimorphic growth, but the differences have not been supported by values of absolute age. Skillman's growth curves (in Uchiyama and Struhsaker, 1981) for male skipjack and for combined males and females do not demonstrate sexual dimorphism explicitly, but they intersect in a manner similar to that just described for eastern Pacific yellowfin. In all of these cases, the suspicion that the sexes grow differently should be examined more closely. The observed variability in previous growth studies would probably be reduced if the data derived from tagging results, modal analysis and incremental ageing could be stratified by sex.

It is not understood why female yellowfin generally begin to disappear from the fishery in the length interval of 130-140 cm (Anon., 1983: 43-44). Hermaphroditism has not been reported to occur in yellowfin, so it is unlikely that female yellowfin are sexually transformed as they get older. There is also no accumulation of older females in the present sample or more extensive studies of sex composition (Anon., 1983: 43-44) to indicate that their growth rate has been appreciably reduced. In fact, the estimated growth rate of females (2.0 cm/mo) is only slightly less than that of males (2.4 cm/mo) at a length of 140 cm. If the disappearance of females is due to emigration or a rapid decrease in vulnerability it is unusual that an accumulation of older females has not been detected by the combined efforts of the surface and longline fleets. It seems reasonable then, that the decline in the number of females is due to a relative increase in their natural mortality rate. If this assumption is correct, the estimated age of 3.5 yr for the largest female in the sample (142.5 cm) may represent the practical, upper limit for female longevity in the eastern Pacific.

For the eastern Pacific, the linearized growth rate $(3.21 \pm 0.04 \text{ cm/mo})$ for the pooled, incremental data (Table 10b, i) is based on an equal number of fish in each 10-cm FL interval along the growth curve (Fig. 3a), and therefore it is not influenced by mortality. The linearized rates derived from the modal data of Hennemuth (1961), Davidoff (1963) and Anon. (1974: 29-30) reflect the size structure in the fished population and are weighted toward the younger age groups. If this weighting is removed, Hennemuth's rate declines from 3.54 to 3.28 cm/mo and Davidoff's value falls from 3.34 to 3.17 cm/mo. These adjusted rates are now comparable to the incremental value of 3.21 cm/mo and it is unlikely that any of the rates in Table 10b, i are different.

The frequencies of back-calculated birth months (Fig. 5, upper panel) demonstrate that annual spawning patterns can vary from uniform to skewed distributions from one year to the next. These types of distributions have also been identified through gonad maturation studies in the eastern Pacific (Orange, 1961; Knudsen, 1977), but the seasonal patterns associated with particular inshore and offshore areas were more consistent. Similar regional connections cannot be established in this study because the locations in which the fish were spawned are unknown.

Variation in spawning time may introduce an error into estimates of age if the same birth month is assigned to yellowfin samples collected in different years.

WILD

The risk of committing such an error is reduced if it is known that for the area being studied the spawning periods are relatively short and there is little variation in timing from year to year. Modal analysis is particularly sensitive to this risk as well as to the uncertainty that the same group of fish is being sampled over time. Regressive modes are tangible evidence of this uncertainty, but there is no way to detect excessively progressive modes that lead to inflated estimate of the growth rate. The growth curve (Fig. 6) derived from Moore's (1951) data for central Pacific yellowfin may be an example of such an indeterminate error, but the evidence is not clear.

Yellowfin and skipjack co-habit central Pacific waters, and since the growth rate of skipjack based on increments (Uchiyama and Struhsaker, 1981) is more rapid in the central than in the eastern Pacific, the relationship for yellowfin may be similar. The growth rate of central Pacific yellowfin estimated from Moore's (1951) modal data (Table 10b, ii) supports this view, but it is contradicted by the lower rate prepared from Uchiyama and Struhsaker's (1981) incremental data. This interpretation may be influenced by the small number of modes (9) and fish (7), respectively, that were used to estimate these linearized growth rates as well as the realistic expectation of rate differences among sampling years. For these reasons a comparison of the growth rates in the eastern and central Pacific may be inappropriate at this time. Excluding the slow-growth interval (35-65 cm, FL) described by Fonteneau (1980), it appears that the growth rate in the eastern Atlantic (Table 10b, ii) derived from Le Guen and Sakagawa's (1973) data is similar to the present results for the eastern Pacific.

The most recent summaries of tagging data (Anon., 1983: 31-32; 1984: 29-32) indicate that the growth rate of yellowfin may be affected by several interacting variables. The tagging area, the amount of time before recapture and the length at tagging may all have an influence on the estimated growth rate. The variance of the growth rates of groups of fish tagged at similar lengths may also be affected by these temporal and spatial components. It would be misleading to try to represent all of these conditions by a single growth rate, as in Table 10b. On the other hand, the data used in this study and in the modal analyses cannot be stratified on the same basis as the tagging data. Consequently, the growth rates in Table 10b cannot be compared directly to those derived from tagging experiments.

The composite growth curves (Figs. 3a-f) and descriptive equations (Table 5a) incorporate all sources of variation, and they are indicative of the growth experience of the sampled fish prior to their capture during 1977-79. The growth of the length (FL, HL and PDL) and weight (WT) dimensions are best described by inflective models, such as equations (1) or (2). Over a limited range of FL growth, this feature may explain the apparent linear growth detected in earlier studies. The growth equations derived from the length-frequency data for all oceanic regions (Table 10a) also include inflection points once the constraint of fitting the data to the von Bertalanffy (1938) model is removed.

438

GROWTH OF YELLOWFIN TUNA

ACKNOWLEDGEMENTS

The task of sampling and data collection could not have been accomplished without the assistance of T. J. Foreman. His efforts, and those of P. K. Tomlinson, whose suggestions were invariably helpful during the analysis, are sincerely appreciated. I also wish to thank the Commission's Director, J. Joseph, for his support and encouragement throughout the project. An earlier draft of this manuscript was reviewed externally by R.J. Beamish, S.E. Campana and E.D. Prince, and internally by several members of the Commission's staff. I am grateful to all of these people for their helpful comments and suggestions. WILD



FIGURE 1. Scanning electron micrograph of the increments surrounding the primordium of a yellowfin sagitta. The bipartite components of each increment are identified by a discontinuous zone (d) and an incremental zone (i). Scale bar: $10 \ \mu m$.

FIGURA 1. Micrografía electrónica exploratoria de los incrementos adyacentes al primordium de la sagita del aleta amarilla. Se identifican los componentes bífidos de cada incremento por una zona discontinuada (d) y una zona incremental (i). Medida de la escala: 10 μ m.



FIGURA 2. Diagrama de dispersión del contaje promedio de los incrementos y sus errores normales.



FIGURE 3. Growth relationships for: a) fork length, b) predorsal length, c) head length, d) fish weight, e) otolith weight and f) postrostrum length, based on composite data.

FIGURA 3. Relación (basada en los datos mixtos) entre la edad y las medidas siguientes: a) longitud horquilla, b) longitud predorsal, c) longitud de la cabeza, d) peso bruto de los peces, e) peso del otolito y f) longitud postrostrum.







FIGURA 4. Crecimiento sexualmente dimórfico de la longitud horquilla de los años combinados de muestreo.



FIGURE 5. Frequency distributions and back-calculated birth years and months for 137 yellowfin.



445



FIGURA 6. Curvas derivadas del crecimiento basadas en la longitud horquilla, comparadas con los resultados del estudio actual.

TABLE 1. Supplementary information on the sample of yellowfin caught north of the equator and east of 137° W. Legend: I = inshore; less than 275 miles from coastline; O = offshore; U = unknown, but north of 0° and east of 137° W.

TABLA 1. Información suplementaria referente a la muestra de aleta amarilla capturada al norte del ecuador y al este de los 137°W. Clave explicatoria: I = cerca a la costa; menos de 275 millas de la costa; O = mar afuera; U = desconocida, pero al norte de los 0° y al este de los 137°W.

Capture year	Vessel code	Number of fish	Fork length range (cm)	Capture date range	Capture location
Año de captura	Código del barco	Número de peces	Amplitud longitud horquilla (cm)	Fecha de captura intervalo	Localidad de captura
1977	2	3	107-117	Jan. 12-Mar. 22	0
	3	11	65-99	Jan. 26-Apr. 6	Ι
	4	7	57-78	Feb. 3-Apr. 7	Ι
	5	12	99-122	Apr. 3-21	Ι
	6	13	61-73	Apr. 25-30	Ι
	7	18	81-118	Jun. 5-12	0
	8	27	30-148	May 20-Jun. 1	0
	9	4	132-142	Jun. 1-3	0
	10	6	88-115	unknown desconocida	Ι
1978	12	17	74-152	unknown desconocida	U
1979	15	19	53-150	Jun. 7-16	0
	16	12	101-163	Aug. 3-9	0
	17	21	40-58	Aug. 28-Sep. 4	0
	18	11	112-154	Jun. 7-15	0
	19	6	118-168	Jun. 5-Aug. 29	0
	20	9	134-160	Aug. 4-10 and Oct. 8-12	0

TABLE 2. Mean increment counts and measurement data. Legend: VC = vessel code; No. = fish identification number within a vessel; I = mean increment count; FL, PDL, and HL = fork, predorsal and head lengths; WT = fish weight; Sex: 0 = indeterminate, 1 = males, 2 = females; OWT = otolith weight; PRL = postrostrum length; V(I) = variance of I.

TABLA 2. Datos de las medidas y del contaje promedio de los incrementos. Claves explicatorias: VC = código del barco; No. = número de identificación de los peces en el barco; I = contaje promedio de los incrementos; FL, PDL y HL = longitud de horquilla, predorsal y de la cabeza; WT = peso del pez; Sexo: O = indeterminado, 1 = machos, 2 = hembras; OWT = peso del otolito, PRL = longitud postrostrum; V(I) = variación de I.

Row	vc	No.	I	FL cm	PDL mm	HL mm	WT kg	Sex	OWT mg/10	PRL mm x 100	V(I)
Fila	vc	No.	I	FL cm	PDL mm	HL mm	WT kg	Sexo	OWT mg/10	PRL mm x 100	V(I)
1	8	22	166	30.2	102	89	0.43	0	49	243	1.3
2	8	20	210	38.3	126	111	0.91	0	75	301	0.5
3	8	12	225	38.6	128	113	1.05	0	81	300	8.5
4	8	14	230	36.7	117	105	0.91	0	66	300	1.6
5	8	11	234	38.9	121	114	1.05	0	89	314	9.0
6	8	27	240	41.0	139	124	1.22	0	94	324	0.2
7	8	28	241	35.8	126	109	0.85	0	70	294	4.0
8	17	22	246	39.5	131	113	1.08	0	71	300	4.2
9	8	26	250	38.4	129	115	1.02	0	75	324	0.2
10	8	16	258	38.4	128	113	1.16	0	75	308	19.7
11	8	23	258	37.7	127	113	0.99	0	83	317	14.8
12	17	24	258	40.1	133	118	1.22	0	86	343	12.2
13	8	13	258	40.3	134	120	1.25	0	87	325	11.0
14	8	29	259	42.1	144	126	1.36	0	96	320	9.0
15	8	18	261	36.8	119	108	0.82	0	71	291	2.5
16	8	17	262	37.5	125	112	0.88	0	74	320	2.1
17	8	25	266	37.7	121	115	1.02	0	86	313	2.2
18	8	19	266	39.3	132	114	1.13	0	94	327	2.5
19	8	21	277	37.8	125	112	0.88	0	72	298	5.9
20	17	18	287	43.4	146	128	1.70	0	104	353	4.8
21	8	24	302	41.2	136	125	1.22	0	97	327	9.2
22	17	19	313	44.7	151	132	1.62	0	116	368	5.1
23	17	17	323	46.6	163	144	2.38	0	134	382	15.9
24	8	10	325	41.4	141	129	1.39	0	101	328	0.5
25	17	21	329	44.6	153	137	1.76	0	117	380	1.2
26	17	20	332	46.4	158	136	2.01	0	116	384	9.2
27	17	23	347	47.8	159	142	2.10	0	124	396	3.0
28	17	14	354	47.8	162	143	2.15	0	128	392	3.2
29	17	13	360	47.3	161	141	1.96	0	130	377	2.0
30	17	9	363	52.1	172	153	2.84	0	136	411	1.4
31	17	12	388	48.4	165	143	2.21	1	129	365	3.7
32	15	11	396	53.6	180	164	2.84	1	151	390	6.2
33	17	3	396	50.2	166	150	2.69	2	150	414	1.2
34	17	4	406	54.3	174	161	3.32	2	149	419	16.4
35	17	8	406	55.4	179	155	3.14	0	132	403	8.6

TABLA 2. (Continuación)

Row	vc	No.	I	FL cm	PDL mm	HL mm	WT kg	Sex	OWT mg/10	PRL mm x 100	V(I)
Fila	vc	No.	I	FL cm	PDL mm	HL mm	WT kg	Sexo	OWT mg/10	PRL mm x 100	V(I)
36	17	5	409	53.7	183	159	3.29	2	170	438	12.8
37	17	2	414	57.9	195	172	4.11	2	180	432	18.0
38	17	10	422	52.4	176	158	2.84	1	148	439	10.9
39	8	6	423	57.2	189	171	3.68	0	168	442	1.8
40	17	6	432	52.3	175	153	2.92	1	156	419	10.0
41	17	1	436	54.4	184	165	3.40	0	164	412	12.4
42	15	2	440	58.0	199	180	3.77	1	172	465	6.8
43	15	7	440	52.8	169	158	2.84	1	152	412	6.2
44	17	7	453	57.4	191	169	3.86	1	182	458	3.2
45	4	10	453	56.7	187	159	3.63	0	168	417	0.4
46	3	8	458	65.1	208	188	5.78	2	192	454	24.4
47	6	11	470	61.4	204	182	5.16	1	197	440	3.2
48	6	10	489	62.9	204	189	5.56	1	203	454	3.7
49	4	5	489	60.9	198	177	4.88	1	198	442	1.0
50	6	2	490	63.1	202	187	5.64	1	212	443	0.5
51	6	1	497	65.0	203	192	6.04	2	196	459	2.3
52	4	4	497	62.8	198	171	4.82	2	192	453	9.3
53	6	6	498	61.9	200	184	5.56	1	214	452	9.4
54	6	9	500	66.1	210	193	5.98	2	210	482	23.0
55	6	5	511	64.2	209	192	5.50	1	206	457	3.4
56	4	11	517	61.2	199	175	4.85	1	236	459	8.5
57	4	6	536	67.4	219	195	6.72	1	232	508	1.8
58	3	13	539	70.5	218	200	6.89	2	222	461	4.4
59	6	14	544	70.4	221	202	6.92	1	238	468	1.7
60	3	11	550	73.4	228	210	7.65	2	249	525	20.2
61	6	13	552	63.0	204	186	5.30	1	189	442	2.6
62	6	3	568	73.3	231	211	8.02	2	263	514	0.2
63	6	15	577	69.5	216	200	6.41	1	249	478	29.6
64	4	1	583	72.0	237	203	7.68	1	227	473	1.8
65	3	1	586	74.9	231	217	8.65	2	256	482	3.4
66	6	12	587	73.3	234	215	8.51	1	254	491	4.0
67	3	4	598	72.5	230	212	7.46	1	250	526	9.2
68	7	12	602	82.2	251	227	11.91	1	290	503	18.5
69	3	5	625	78.2	252	223	9.41	1	248	516	5.2
70	15	6	626	83.5	254	241	13.32	2	322	568	14.8
71	6	4	627	69.7	219	201	7.57	1	243	487	4.8
72	3	6	628	70.9	218	208	6.95	1	242	511	9.2
73	12	5	628	73.6	246	219	8.11	1	254	485	12.4
74	12	14	636	76.8	240	224	8.42	2	299	564	14.8
75	3	3	636	82.3	253	232	11.43	2	302	552	16.8
76	7	18	639	81.0	261	232	11.11	1	248	478	42.3

450

TABLA 2. (Continuación)

Row	VC	No.	I	FL cm	PDL mm	HL mm	WT kg	Sex	OWT mg/10	PRL mm x 100	V(I)
Fila	vc	No.	I	FL cm	PDL mm	HL mm	WT kg	Sexo	OWT mg/10	PRL mm x 100	V(I)
77	15	4	640	81.2	253	229	10.91	1	262	538	0.5
78	12	15	644	78.5	240	220	9.00	1	295	563	19.6
79	15	10	660	83.0	259	237	12.70	1	302	554	1.2
80	15	12	664	85.4	265	244	13.44	1	276	560	3.2
81	4	2	667	77.7	243	211	9.30	1	284	536	7.4
82	12	6	674	84.2	249	237	10.77	2	319	522	13.4
83	12	18	680	77.0	245	221	9.16	1	283	534	1.3
84	15	8	688	84.6	264	241	13.35	1	293	530	4.2
85	10	9	699	94.4	284	248	16.39	2	363	557	0.8
86	7	13	700	86.4	263	247	15.11	1	322	563	5.8
87	12	7	703	86.8	271	246	12.84	2	326	567	6.7
88	12	17	707	87.6	273	250	12.25	2	358	584	19.0
89	7	11	708	91.5	275	250	15.68	1	312	557	14.8
90	7	21	716	91.0	278	253	15.14	1	265	542	21.3
91	7	5	722	91.0	272	249	15.14	1	304	565	28.4
92	7	22	724	94.4	272	254	16.10	2	351	561	3.5
93	15	9	733	87.1	269	246	15.48	1	325	555	25.0
94	12	22	736	90.1	280	255	13.86	2	318	556	4.0
95	10	11	738	88.2	285	262	15.48	1	338	590	2.8
96	3	12	741	89.2	276	259	14.20	2	376	606	10.0
97	7	8	767	91.5	274	245	15.65	2	338	598	18.0
98	7	9	775	94.1	287	257	16.90	1	341	577	25.5
99	7	7	776	92.7	276	260	15.59	1	327	560	16.4
100	10	1	805	99.0	286	271	20.72	1	387	609	30.3
101	5	13	814	98.7	297	268	19.36	1	370	587	0.1
102	3	14	828	98.6	290	278	18.45	2	414	648	6.5
103	5	6	842	103.0	306	269	21.15	2	410	602	13.2
104	3	2	842	98.8	303	291	19.22	1	408	602	3.4
105	8	8	846	96.1	289	266	18.68	2	367	611	3.2
106	16	3	848	101.0	306	281	21.63	2	396	611	21.6
107	12	8	850	92.1	282	260	15.19	2	364	601	2.8
108	5	1	852	103.0	300	291	20.81	2	471	637	22.1
109	5	5	862	104.4	314	287	21.80	1	434	633	6.2
110	7	14	870	107.0	327	299	28.04	2	468	676	33.4
111	12	24	878	104.0	309	284	21.40	2	379	588	11.2
112	2	4	894	106.9	319	283	23.70	2	500	643	20.1
113	12	16	896	114.6	327	315	27.30	1	470	662	19.4
114	10	12	901	113.3	333	303	30.16	1	483	672	20.1
115	10	8	904	109.5	320	297	26.17	2	452	626	16.6
116	5	7	924	107.7	342	313	31.27	2	492	666	3.2
117	16	2	936	109.9	324	297	26.76	1	422	623	15.6

TABLA 2. (Continuación)

Row	vc	No.	Ι	FL cm	PDL mm	HL mm	WT kg	Sex	OWT mg/10	PRL mm x 100	V(I)
Fila	vc	No.	Ι	FL cm	PDL mm	HL mm	WT kg	Sexo	OWT mg/10	PRL mm x 100	V(I)
118	16	1	946	115.0	334	317	30.70	2	531	697	2.2
119	2	13	947	115.2	332	300	29.31	2	507	667	10.2
120	7	16	950	109.5	312	303	27.56	1	443	604	22.9
121	15	13	951	111.0	328	294	28.83	2	506	707	1.8
122	10	10	952	115.4	339	304	30.96	2	492	643	1.4
123	7	3	953	106.6	342	312	31.86	2	528	643	8.0
124	5	12	960	109.0	349	314	32.60	1	468	661	9.6
125	2	5	964	117.2	342	309	33.79	1	523	652	10.2
126	18	11	964	112.2	330	300	31.55	2	439	668	10.1
127	5	8	977	121.0	344	304	31.86	2	448	693	24.6
128	7	19	984	118.3	329	306	31.13	2	456	666	1.2
129	5	10	984	120.3	349	307	34.39	1	483	630	10.8
130	5	15	991	118.4	331	300	33.79	1	523	679	20.9
131	18	5	993	116.0	335	307	31.86	1	492	681	12.0
132	5	9	1000	122.2	355	323	36.17	1	493	653	6.8
133	7	10	1004	109.4	327	310	27.02	1	539	667	4.2
134	19	5	1008	118.3	352	312	33.54	2	492	696	21.3
135	5	11	1022	108.3	334	311	32.43	2	506	672	6.8
136	7	6	1025	111.5	328	296	26.59	2	443	655	23.4
137	16	12	1039	133.2	386	345	44.79	1	579	711	24.9
138	15	1	1039	124.4	370	337	42.21	2	600	704	2.8
139	15	17	1042	127.4	363	344	43.83	2	651	671	10.5
140	18	3	1044	134.1	372	363	59.53	1	720	781	17.8
141	12	12	1053	125.0	360	330	39.28	1	538	686	2.3
142	12	13	1055	121.5	361	332	39.18	2	541	660	47.9
143	16	9	1056	133.7	380	349	50.40	-	574	722	0.5
144	7	1	1066	114 7	339	310	31.98	2	633	749	0.5
145	15	15	1074	123.3	359	331	43.01	-	610	735	10.8
146	5	2	1082	119.3	349	311	33 34	1	550	703	3.4
147	8	5	1088	194.4	366	344	38 36	1	656	750	24.6
148	8	4	1092	124.6	366	331	43.91	1	616	730	0.4
140	19	2	1096	124.0	396	378	57 72	1	690	771	9.7
150	7	2	1102	191.4	344	331	35 32	1	650	756	14.8
151	15	5	1102	121.4	393	357	54 74	1	679	754	12.0
159	18	6	1119	128.0	386	352	48.95	. 9	582	731	13.9
152	15	19	1196	120.0	386	354	59.92	1	595	738	10.2
154	10	10	1140	195.9	200	360	50 EQ	1	504	609	940.2 g 0
104	9	10	1140	100.4	960	244	00.08 AE 67	1	577	604	9.Z 9.0
150	10	10	1140	126.0	006	044 965	40.07	4	011	074	4.Z
152	20	1	1153	134.Z	382	505	01.01 00.17	1	020 570	093 (90	21.5
157	8	2	1164	120.8	335	314	33.17	z	572	638	9.0
158	16	8	1178	131.0	357	348	42.33	2	712	777	

TABLA 2. (Continuación)

Row	vc	No.	Ι	FL cm	PDL mm	HL mm	WT kg	Sex	OWT mg/10	PRL mm x 100	V(I)
Fila	vc	No.	I	FL cm	PDL mm	HL mm	WT kg	Sexo	OWT mg/10	PRL mm x 100	V(I)
159	8	3	1192	123.1	362	331	38.58	2	573	642	15.1
160	15	16	1197	133.3	371	359	55.45	1	661	741	38.1
161	16	5	1207	139.2	394	362	59.93	2	656	750	28.8
162	9	11	1209	131.5	357	337	41.87	2	644	764	3.1
163	16	11	1214	139.7	399	369	52.56	1	622	743	5.4
164	19	8	1240	142.0	390	365	50.15	1	692	739	8.0
165	12	20	1246	146.3	404	377	61.66	1	810	792	14.5
166	18	4	1265	147.1	414	392	72.60	1	892	868	9.3
167	9	14	1273	142.5	390	367	59.93	2	852	777	6.0
168	18	8	1277	142.1	410	383	62.42	2	846	812	3.5
169	9	12	1283	139.8	400	369	53.89	2	682	811	7.5
170	15	14	1285	143.1	434	384	69.48	1	889	774	24.1
171	12	1	1291	151.5	412	386	68.46	1	830	765	15.4
172	16	4	1300	143.9	402	362	58.26	1	625	730	20.2
173	16	7	1334	142.8	400	369	57.12	1	784	807	24.7
174	18	12	1338	146.3	425	389	68.21	1	848	810	28.0
175	12	10	1339	151.3	422	393	75.01	1	1028	878	8.3
176	8	9	1357	143.6	408	386	66.03	1	820	788	16.3
177	15	20	1361	149.7	420	391	73.79	1	822	833	17.6
178	18	7	1379	147.2	412	383	72.32	1	925	800	13.7
179	20	5	1380	151.2	431	409	76.57	1	918	839	8.1
180	12	2	1385	149.7	417	382	66.88	1	950	868	6.8
181	20	8	1385	154.0	444	405	81.08	1	1006	841	21.8
182	8	1	1408	147.7	409	380	67.61	1	932	810	0.8
183	20	4	1418	150.5	420	402	73.11	1	1087	852	2.0
184	16	6	1431	147.1	410	384	65.88	1	818	826	7.5
185	20	7	1431	158.5	439	414	89.13	1	1124	855	26.7
186	18	9	1433	154.3	438	396	80.94	1	880	838	9.3
187	20	9	1457	159.7	423	409	86.81	1	906	858	9.2
188	18	1	1459	153.4	424	411	81.90	1	824	863	4.6
189	19	4	1491	165.3	475	418	89.19	1	1000	866	27.2
190	20	2	1532	155.5	431	400	79.80	1	1116	911	11.4
191	20	11	1561	157.9	436	407	85.39	1	1177	888	22.8
192	15	3	1628	167.9	469	440	104.98	1	1267	910	17.8
193	19	6	1659	167.6	454	432	97.64	1	1222	897	10.3
194	20	3	1662	159.2	447	432	92.11	1	1143	963	38.1
195	16	10	1713	163.3	450	419	85.28	1	1202	875	6.3
196	19	7	1738	162.1	463	432	86.30	1	1070	868	34.2

452

TABLE 3. Differences between the first and second mean increment counts on 20 randomly-selected replicas.

Item Item	First Primer	Second Segundo	Difference Diferencia	Item Item	First Primer	Second Segundo	Difference Diferencia
1	964	950	+14	11	660	672	-12
2	1285	1295	-10	12	388	396	- 8
3	977	985	- 8	13	1361	1354	+ 7
4	266	263	+ 3	14	960	953	+ 7
5	699	700	- 1	15	947	952	- 5
6	363	377	-14	16	951	967	-16
7	536	514	+ 22	17	936	921	+15
8	1738	1726	+12	18	708	698	+10
9	550	557	- 7	19	767	754	+13
10	489	486	+ 3	20	1659	1689	- 30

TABLA 3. Diferencias entre el primer y segundo contaje promedio del incremento en 20 réplicas seleccionadas aleatoriamente.

TABLE 4. Linear segment cut-points used to develop smoothed equations for the variance (V) of: a) morphometric measurements (Y_t) versus time (t), and: b) t versus selected Y_t . Legend: FL, PDL and HL = fork, predorsal and head lengths; WT = fish weight; OWT = otolith weight; PRL = postrostrum length; t = increments/365. The variance of first 20 data points for the regression of WT on t was set equal to 0.023 to avoid negative and near-zero values. The cut-points in brackets were omitted from the variance calculations.

TABLA 4. Puntos divisorios de los segmentos lineales, usados para formular ecuaciones suavizadas de la variación (V) de: a) medidas morfométricas (Y_t) versus tiempo (t), y: b) t versus Y_t seleccionadas. Claves explicatorias: FL, PDL y HL = longitud horquilla, predorsal y de la cabeza; WT = peso del pez; OWT = peso del otolito; PRL = longitud postrostrum; t = incrementos/365. La variación de los primeros 20 puntos de referencia de la regresión WT sobre t se fijó igual a 0.023 para evitar valores negativos o próximos a 0. Se omitieron los puntos divisorios entre paréntesis de los cálculos de la variación.

a) Dependent variable Y_t Cut-point sequence a) Variable dependiente Y_t Secuencia de los puntos divisorios								$V(Y_t)$	
FL (cm)	43	99	134	[150]	172	[196]			$(1.15 + 1.22t)^2$
PDL (mm)	29	68	99	134	[163]	186	196		$(5.59 + 2.14t)^2$
HL (mm)	29	68	99	134	[163]	186	[196]		$(2.95 + 4.36t - 0.59t^2)^2$
WT (kg)	[18]	43	84	109	138	[168]	186	196	$(-0.86 + 1.08t + 0.20t^2)^2$
OWT (mg/10)	33	57	99	138	172	196			$(4.37 + 6.02t^2)^2$
PRL (mm x 100)	39	68	109	152	[172]	196			$(14.\ 67\ +\ 4.01t)^2$
b) Dependent variable b) Variable dependiente				Cut-poi Secuencia de la	int sequence os puntos diviso	rios			V (<i>t</i>)
t	26	45	75	100	123	160	186	196	(.0333 exp (.0118 FL)) ²
t	39	73	111	147	168	196			(.0316 exp (.0048 HL)) ²

TABLE 5. Parameter and asymptotic standard error estimates for: a) growth equations for size measurements (Y_t) , and b) predicting age (t) from Y_t . The equations apply to the composite data. The applicable t range for (a) is 0.455 to 4.762 yr unless noted otherwise. Legend: FL, PDL and HL = fork, predorsal and head lengths; WT = fish weight; OWT = otolith weight; PRL = postrostrum length; t = increments/365.

TABLA 5. Estimaciones de los parámetros y del error normal asintótico para: a) las ecuaciones de crecimiento de las medidas de talla (Y_t) y b) el pronóstico de la edad (t) según Y_t . Se aplican las ecuaciones a los datos mixtos. El intervalo aplicable del t de (a) es de 0.455 a 4.762 anual a no ser que se indique lo contrario. Claves explicatorias: FL, PDL y HL = longitud horquilla, predorsal y de la cabeza; WT = peso del pez; OWT = peso del otolito; PRL = longitud del postrostrum; t = incrementos/365.

a) Dense lant	D		Para	meters			Standard e	errors (±)	
variable Y_t	Equation (see text)	Y_{∞}	K	t_* or t_0	m	Υ _∞	K	$t_* \text{ or } t_0$	m
a)	D		Pará	metros			Errores no	rmales (±)	
dependiente	Ecuación (véase texto)	Y_{∞}	K	t * 0 t ₀	m	Y _∞	K	$t * o t_0$	m
FL (cm)	(1)	188.2	.724	1.825	1.434	8.34	.1019	.0731	.2233
	alternate(2)**	208.2	.529	1.684		5.02	.0162	.0516	
PDL (mm)	(2)	532.2	.575	1.290		10.47	.0186	.0374	
HL (mm)	(2)	502.8	.571	1.370		8.90	.0164	.0351	
WT (kg)	(2)	178.4	.555	3.638		12.08	.0172	.1083	
PRL (mm x 100)	(3)	1396.	.202	- 0.594		93.2	.0230	.0623	
OWT (mg/10)	(4)		a = 132.5	, b = 1.383			a, 1.51;	b, .0146	
b)			Para	meters			Standard o	errors (±)	
Independent variable and applicable size range	Equation (see text)	Y _∞	K	t.		Y _∞	K	<i>t</i> .	m
b)	_		Pará	metros			Errores no	rmales (\pm)	
Variable independiente e intervalo de talla	Ecuación (véase texto)	Υ _∞	K	<i>t</i> *	m	Y _∞	K	<i>t</i> *	m
FL (30.2-167.9 cm)	(6)	211.7	.521	1.726		4.96	.0154	.0515	
HL (89440. mm)	(5)	580.6	.381	1.080	.555	51.38	.0918	.2454	.2280

** Applicable t range = .455-3.910 yr.

** Intervalo aplicable del t = .455-3.910 anual

455

TABLE 6. Parameters and asymptotic standard errors for growth in fork length (cm) for combined sexes in different sampling years.

TABLA 6. Parámetros y errores asintóticos normales usados en el cálculo del crecimiento en la longitud horquilla (cm) de los sexos combinados en diferentes años de muestreo.

	- ·	Equation (2) parameters			Standa	rd erro			
Year	Sample size	Y_{∞}	Y_{∞} K t_*		Y_{∞}	K	<i>t</i> *	(yr) interval	
	m ~ 1		Ecuación (2) parámetros		Errores normales		les (±)	Intervalo t	
Año	la muestra	Y_{∞}	K	<i>t</i> *	Y_{∞}	K	<i>t</i> *	aplicable	
1977	101	192.4	0.564	1.535	8.55	0.0288	0.0872	0.455 - 3.858	
1978	17	214.9	0.557	1.799	38.09	0.1618	0.3091	1.720 - 3.794	
1979	78	194.3	0.596	1.526	4.24	0.0233	0.0461	0.674-4.762	

TABLE 7. Parameters and asymptotic standard errors for male (m) and female (f) yellowfin growth in fork length (FL, cm), fish weight (WT, kg) and postrostrum length (PRL, mm x 100) for combined sampling years.

TABLA 7. Parámetros y errores normales asintóticos usados en el cálculo del crecimiento en la longitud horquilla (FL, cm), peso de los peces (WT, kg) y longitud del postrostrum (PRL, mm x 100) de atunes aleta amarilla machos (m) y hembras (f), referentes a los años combinados de muestreo.

		1	Equation (2) parameters			d erro		
Predicted size	Sex	Y_{∞}	K	<i>t</i> *	Y_{∞}	K	<i>t</i> *	Applicable <i>t</i> (yr) interval
T _11]	Ecuación (2) parámetros)	Errores	norma	es (±)	Intervalo t
Talla pro- nosticada	Sexo	Y_{∞}	K	<i>t</i> *	Y_{∞}	K	<i>t</i> *	(anual) aplicable
FL	m	194.7	0.617	1.585	5.41	0.0306	0.0474	1.06-4.76
	f	184.2	0.591	1.427	13.26	0.0654	0.1227	1.08-3.51
WT	m	151.5	0.636	3.308	12.95	0.0365	0.1399	1.06-4.76
	f	161.0	0.536	3.617	46.15	0.0736	0.4599	1.08-3.51
PRL	m	1183.	0.406	1.268	72.0	0.0431	0.1388	1.06-4.76
	f	973.	0.510	0.734	106.8	0.1169	0.1572	1.08-3.51

TABLE 8. Sizes at age of male (m) and female (f) yellowfin tuna predicted by the equations in Table 7. The growth curves cross one another at the underlined sizes. Legend: FL = fork length, cm; WT = fish weight, kg; PRL = postrostrum length, mm x 100.

TABLA 8. Tallas de atún aleta amarilla correspondientes a la edad de machos (m) y hembras (f), pronosticadas por las ecuaciones en la Tabla 7. Las curvas de crecimiento se cruzan la una a la otra en las tallas subrayadas. Clave explicatoria: FL = longitud horquilla, cm; WT = peso de los peces, kg; PRL = longitud del postrostrum, mm x 100.

Measurement	Sex	Age t (yr) - Edad t (anual)							
Medida	Sexo	1.08	1.50	1.89	2.12	2.50	2.62	3.00	3.51
\mathbf{FL}	m	49.7	67.9	85.0	$\underline{94.9}$	110.2	114.8	128.2	143.5
	\mathbf{f}	54.0	70.7	86.1	94.9	108.4	112.4	124.2	137.6
WT	m	2.5	6.5	12.9	18.1	28.5	32.2	44.9	62.9
	\mathbf{f}	3.3	7.2	12.9	17.3	26.1	29.2	40.0	55.8
\mathbf{PRL}	m	402	476	544	583	646	664	722	792
	\mathbf{f}	421	495	559	595	649	664	711	764

TABLE 9. Additional relationships for length and weight, and to predict fork length (FL) from predorsal length (PDL) and postrostrum length (PRL). In equations (2) and (1), t* is replaced by PDL* or PRL*, respectively.

TABLA 9. Otras relaciones de la longitud y el peso, y para pronosticar la longitud horquilla (FL) según la longitud predorsal (PDL) y la longitud del postrostrum (PRL). En las ecuaciones (2) y (1), t* es reemplazada respectivamente por PDL* o PRL*.

Data type Sample		Dependent	Independent	Equation		Parameters		Applicable		
	size	variable	variable			a		b	range	
Tipo de datos	Tamaño de la muestra	Variable dependiente	Variable independiente	Ecuación	Parámetros a		$(\pm EN)$	<i>b</i>	aplicable	
Composite Mixtos	196	ln WT (kg)	ln FL (cm)	(11)	-11.1	86 (.0549)	3.086	(.0122)	FL (30.2-167.9)	
Pooled sexes Agrupación d	162 e sexos	ln WT	ln FL	(11)	- 10.9	21 (.0816)	3.030	(.0176)	FL (48.4-167.9)	
Inshore Cerca a la co	56 sta	ln WT	ln FL	(11)	-10.5	538 (.1997)	2.947	(.0445)	FL (56.8-123.0)	
Offshore Mar afuera	140	ln WT	ln FL	(11)	-11.2	249 (.0523)	3.098	(.0116)	FL (30.2-167.9)	
					Y_{∞}	K	PDL* or PRL*	m		
Composite	196	FL	PDL (mm)	(2)	319.5	3.5 x 10 ⁻³	342.4		102-475 (PDL)	
MIXLOS					(11.97)	$(0.99 \ge 10^{-4})$	(10.79)			
Composite	196	FL	PRL (mm x 100)	(1)	170.3	8.97 x 10^{-3}	619.7	3.477	244-964 (PRL)	
MIXLOS					(7.84)	$(1.62 \ x \ 10^{-3})$	(9.46)	(0.5617)		

TABLE 10. a) Parameter estimates for yellowfin growth equations for fork length (FL). b) Comparative growth rates for: (i) selected areas in the eastern Pacific and (ii) larger oceanic regions. Legend: f = fixed.

TABLA 10. a) Estimaciones de los parámetros de las ecuaciones de crecimiento del aleta amarilla de la longitud horquilla (FL). b) Indices comparativos de crecimiento de: (i) zonas seleccionadas en el Pacífico oriental e (ii) regiones oceánicas más extensas. Clave explicatoria: f = determinada.

a) Equation		Paramo	eters			Standard	errors (±)		FL range	Source and areas
	FL_{∞}	K	<i>t</i> *	m	FL_{∞}	K	<i>t</i> *	m	(cm)	
a) Ecuación		Parámo	etros			Errores n	ormales (±)		Intervalo FL	Origen y zonas
	FL_{∞}	K	<i>t</i> *	m	FL_{∞}	K	<i>t</i> *	m	(cm)	
(2)	172.7	0.857	1.308		3.36	.0536	.0397		47-168	Moore (1951); cent. Pac. Pac. central
(1)	148.0(f)	1.720	2.000	2.903	-	.2117	.1286	.6458	70-148	Hennemuth (1961); east. Pac.; Areas 1-4, 8 Pac. oriental; Zonas
(1)	149.0(f)	1.888	2.294	4.111	_	.1875	.0939	.5839	72-149	Davidoff (1963); east. Pac.; Areas 1-4, 8 Pac. oriental; Zonas
(2)	176.9	0.733	1.590		5.48	.0706	.0493		62-165	Le Guen and Sakagawa (1973); east. Atl. Atl. oriental
(1)	188.2	0.724	1.825	1.434	8.34	.1019	.0731	.2233	30-170	Present study; east. Pac.; N of 0° lat. Estudio actual; Pac. or.; N de 0° lat.

TABLE 10. (continued.)

TABLA 10. (continuación.)

b)	Method	Growth rate cm/mo, ±SE	n	FL range (cm)	Source and areas
	Método	Indice de crecimiento cm/mes, ±EN	n	Intervalo FL (cm)	Origen y zonas
(i) Ea	astern Pacific – Pacífico	oriental			
	FL modes modas	$3.54 \pm .054$	138 modes modas	70-135	Hennemuth (1961); Areas 1–4, 8 Zonas
	FL modes modas	$3.34 \pm .024$	285 modes modas	69-134	Davidoff (1963); Areas 1–4, 8 Zonas
	FL modes modas	3.59	132 modes modas	49-136	Anonymous (1974); Areas 1–4, 8 Zonas
	Increments Incrementos	$3.36 \pm .098$	38 fish , peces	57-122	Present study; inshore, N of 0° lat. Estudio actual; cerca a la costa
	Increments Incrementos	$3.19 \pm .045$	81 fish peces	40-135	Present study; offshore, N of 0° lat. Estudio actual; fuera de la costa
	Increments Incrementos	$3.21 \pm .038$	144 fish peces	40-135	Present study; pooled data, N of 0° lat. Estudio actual; agrupación de datos
(ii) O	ceanic regions – Regione	es oceánicas			
	FL modes modas	$3.92 \pm .178$	9 modes modas	47-130	Moore (1951); cent. Pac. Pac. central
Estin Estin	nated from (a) above nada según (a) supra	3.28	_	62-135	Le Guen and Sakagawa (1973); east. Atl. Atl. oriental
	Increments Incrementos	$2.98 \pm .143$	7 fish peces	52-93	Uchiyama and Struhsaker (1981); cent. Pac. Pac. central
	Increments Incrementos	$3.21 \pm .038$	144 fish peces	40-135	Present study; pooled data; east. Pac. Estudio actual; agrupación de datos; Pac. oriental

CRECIMIENTO DEL ATUN ALETA AMARILLA, THUNNUS ALBACARES, EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL, BASADO EN LOS INCREMENTOS DE LOS OTOLITOS

por

A. Wild

EXTRACTO

El crecimiento del atún aleta amarilla en el Pacífico oriental se describe en términos de varias medidas obtenidas de peces y otolitos (sagita). Se formularon también ecuaciones para pronosticar la edad, según las dimensiones fácilmente disponibles de la longitud horquilla y longitud de la cabeza. Los datos de todas estas relaciones fueron obtenidos mediante una muestra de 196 peces recolectados desde 1977 hasta 1979, en barcos cerqueros que estaban pescando al norte de la línea ecuatorial y al este de los 137°W. El intervalo de la longitud horquilla de la muestra fue de 30-170 cm.

Se empleó el número de incrementos en la sagita de cada pez como un estimado directo de la edad en días. Se ha comprobado la relación entre los incrementos y los días en el intervalo de longitud de 40-110 cm del aleta amarilla. La evidencia circunstancial indica que se aplica también la relación a los intervalos de 0-40 cm y 110-170 cm. Esta evidencia circunstancial se dedujo: 1) de las publicaciones sobre incrementos comprobados de otras especies durante el primer crecimiento, 2) del conocimiento que las estructuras que se supone son incrementos diarios en los otolitos del aleta amarilla han sido comprobadas luego en la parte correspondiente de otolitos del aleta azul y 3) por una comparación de la curva de crecimiento, basada en incrementos relacionados a otras curvas obtenidas según el análisis modal frecuencia-talla. Se cree, basados en esta información, que las estimaciones de la edad sobre toda la amplitud de talla de los peces muestreados, es acertada.

Además de la relación del crecimiento general y del pronóstico de la edad, las principales conclusiones de este estudio son:

1) En toda la serie de datos existe el crecimiento sexualmente dimórfico en términos de longitud horquilla, peso del pez y longitud del plano de conteo del otolito. El examen de los datos de 1977 y 1979, revelan también que el crecimiento longitud horquilla de cada sexo es diferente en los años.

2) En los sexos combinados hubo diferencias significativas entre las curvas de crecimiento longitud horquilla del aleta amarilla muestreado en diferentes años.

3) El aleta amarilla capturado cerca a la costa (en las primeras 275 millas) fue más pesado que el capturado en las aguas mar afuera, correspondiente a la longitud horquilla entre 30 y 110 cm. La situación fue inversa para tallas de más de 110 cm.

4) En 1974 y 1977, los meses retrocalculados del desove se distribuyeron uniformemente durante el año, pero en 1975-1976 y 1978, la actividad del desove se concentró aparentemente en el último semestre del año.

INTRODUCCION

El problema al estimar la edad absoluta del atún aleta amarilla, *Thunnus albacares*, ha persistido durante casi cinco décadas. Un factor contribuyente fue que en el pasado se creía que las marcas de crecimiento en las vértebras (Aikawa y Kato, 1938) y las escamas (Nose *et al.*, 1957) aparecían anualmente. Sin embargo,

después de estudiar el crecimiento del incremento marginal en las escamas del aleta amarilla del Pacífico occidental, Yabuta *et al.*, (1960) indicaron que el primer anillo representaba un año y que las marcas subsiguientes se formaban comúnmente durante marzo-abril y septiembre-octubre. Yang *et al.*, (1969) apoyaron esta interpretación y observaron la similitud del crecimiento entre el aleta amarilla del Pacífico central y occidental (Moore, 1951). Se encontró también que se formaban marcas en las escamas del aleta amarilla del Atlántico predominantemente con base semianual (Yang *et al.*, 1969), pero sin tener algún conocimiento de la edad absoluta, no fue posible resolver el caso de sí el primer anillo correspondía a la primera o segunda marca en las escamas provenientes del Pacífico occidental. Al volver a examinar críticamente el método de las escamas usado para determinar la edad, Suzuki (1974) concluyó que su utilización potencial puede haber sido impedida por la periodicidad dudosa de la formación de las marcas y por la dificultad de estimar la edad de los peces que miden más de 100 cm.

Otras razones por las que persiste el problema son los orígenes del sesgo que pueden afectar los estimados de la edad derivados de los análisis modales frecuencia-talla. Por ejemplo, antes de mediados de los años sesenta, eran relativamente escasos los aleta amarilla que midieran más de 100 cm en la pesca del Pacífico oriental. Ya sea que esta situación se debiera al desplazamiento de los peces más grandes a otras zonas, al índice más elevado de mortalidad o a la menor vulnerabilidad a la captura, el efecto de estas variables sería subestimar la talla con relación a la edad de los peces más viejos al reducir la altura de la curva de crecimiento. La sospecha de que los análisis fueran afectados por la selectividad de las artes, hizo que Hennemuth (1961) y Davidoff (1963) rechazaran las tallas modales de menos de 70 cm.

Aunque la temporada de desove en el Pacífico oriental puede prolongarse durante varios meses e incluir períodos máximos de actividad, se encuentra también sujeta a la variación anual (Orange, 1961; Knudsen, 1977). Bajo estas condiciones, es difícil confirmar si el crecimiento observado es el resultado del muestreo del mismo grupo de peces sobre el tiempo. A causa de la variación anual en el desove, la diferencia entre la distribución supuesta y actual puede también afectar la fecha (Moore, 1951; Le Guen y Sakagawa, 1973) o la talla referente a la edad (Hennemuth, 1961; Davidoff, 1963; Díaz, 1963; Wankowski, 1981) que se ha escogido para fijar una curva modal del crecimiento al eje del tiempo.

Se han convergido gradualmente los estimados de la talla referentes a la edad del aleta amarilla, derivados según las escamas y el análisis modal (Suzuki, 1971), pero ambos procedimientos se beneficiarían mediante un método preciso de la determinación de la edad. El descubrimiento de Pannella (1971, 1974) de que los incrementos pueden formarse diariamente en los otolitos (sagita) tanto de especies de aguas templadas como tropicales, puede suministrar una solución a este problema. Para evaluar este método de la comprobación de la edad del aleta amarilla, se necesitan dos razones complementarias de información. Primero, se debe establecer la relación entre el tiempo y los incrementos a lo largo del plano de conteo en la sagita, es decir, desde el primordium, o punto original del crecimiento, hasta el último incremento depositado en un eje máximo de crecimiento (Pannella, 1974; Wild y Foreman, 1980; Ralston y Miyamoto, 1983). Segundo, debe determinarse la relación entre las medidas de talla y el número total de incrementos para formar las curvas preliminares de crecimiento. Si el desenlace del primer experimento lo permite se podría, si es necesario, usar los resultados para ajustar las curvas de crecimiento.

Wild y Foreman (1980) cumplieron parte del primer requisito mediante el experimento de inyecciones de tetraciclina para marcar peces y recapturarlos. Sus resultados indicaron, que en una región del Pacífico oriental, se formaban diariamente incrementos durante el crecimiento del aleta amarilla con un intervalo de talla de 40-110 cm. Pueden emplearse experimentos similares para determinar el índice de formación en peces que miden más de 110 cm, y los biólogos de la Comisión Interamericana del Atún Tropical ya empezaron a obtener datos con este objetivo (Anón., 1982: 121). Puede por el contrario, que sea difícil determinar el índice de formación en los peces pequeños. En ninguna pesquería del Pacífico oriental se captura regularmente aleta amarilla de menos de 40 cm y no se ha tenido éxito en la crianza de larvas de más de 8.5 mm o sea que tengan 20 días (Harada *et al*, 1971). A causa de estas restricciones, los próximos análisis se basan en la suposición de que los incrementos diarios se forman también en los intervalos de crecimiento cercanos a los intervalos comprobados, es decir, de 0-40 cm y de 110-170 cm. Se discute la evidencia circunstancial que apoya esta suposición.

El objetivo principal de este estudio es llenar el segundo requisito al describir el crecimiento del aleta amarilla basado en el número total de los incrementos en la sagita. Las variables de talla incluyen varias medidas de los otolitos y peces que se encuentran representados en la muestra longitud horquilla en el intervalo de 30-170 cm. Además, se compara el índice de crecimiento longitud horquilla de la muestra con los estimados anteriores, el contaje de los incrementos se emplea para retrocalcular la distribución mensual del desove de la muestra, y se formularon ecuaciones para pronosticar la edad basada en ciertas medidas de talla. Se estudian las diferencias del crecimiento entre los años de captura y entre los sexos y también en las zonas de bajura y de altura.

METODOS Y MATERIALES

Muestreo y recolección de datos

Desde 1977 hasta 1979, se muestrearon oportunísticamente en San Diego (California) los descargues de 16 cerqueros, obteniendo en las enlatadoras 15 atunes aleta amarilla en cada intervalo de 10 cm entre los límites de talla de 30-170 cm. Los peces fueron capturados en diferentes localidades, pero colectivamente estuvieron confinados al norte del ecuador y al este de los 137°W (Tabla 1). A causa del rompimiento de los otolitos, obstrucciones en el plano de contaje de otolitos grandes y a la escasez de atunes aleta amarilla grandes en el intervalo de talla de 160-170 cm, la muestra final incluyó 196 peces.

Se anotaron varias variables en cada pez (Tabla 2). La longitud horquilla (FL; extremo de la mandíbula superior a la horquilla de la cola), longitud predorsal (PDL;

extremo de la mandíbula superior a la inserción delantera de la primera aleta dorsal) y longitud de la cabeza (HL; extremo de la mandíbula superior al radio máximo del opérculo) fue medida con calibradores al milímetro más cercano. Se obtuvo el peso del pez mediante una escala de plataforma y las medidas a la onza más cercana se convirtieron a centésimos de un kilogramo. Cuantas veces fue posible se determinó también el sexo. En el laboratorio se limpiaron las sagitas de cada pez del tejido adherente con un blanqueamiento comercial, se enjuagaron en agua destilada y se secaron a 60°C durante 24 hr antes de anotar su peso medio (OWT) al décimo más cercano de un miligramo. Se midieron también para cada par de otolitos las longitudes del postrostrum (PRL: longitud del plano provectada de conteo desde el primordium de la sagita al borde posterior) en imágenes amplificadas (45X), anotándose la longitud media a un centésimo de un milímetro. La experiencia anterior (Wild y Foreman, 1980) indicó que el número de incrementos en la sagita izquierda o derecha, no era significativamente diferente, así que se escogió el otolito que ofrecía menos obstrucción en el plano de conteo, para procesarlo más y finalizar el análisis.

Preparación de otolitos y réplica de los incrementos

Los incrementos que se encuentran directamente debajo $(30-100\mu m)$ de la superficie distal de la sagita del aleta amarilla fueron sometidos a un proceso de grabado en dos etapas. Inicialmente, se protegió el lado proximal del extremo del postrostrum para no perder incrementos al adherirle una banda corta de acetato de celulosa. Luego se sumergió todo el otolito en 0.5-1.0N HCl durante un breve intervalo (≤ 5 seg) y se enjuagó inmediatamente en probetas separadas de agua destilada, blanqueamiento y agua destilada. Se controló el progreso del grabado al sumergir el otolito en el agua y al inspeccionar la superficie a 125-188X. Se repitieron estas etapas hasta que el grabado empezaba a destruir los incrementos expuestos. Durante la segunda etapa de grabado se quitó la banda protectiva y se volvieron a grabar partes del otolito con incrementos oscuros o expuestos insuficientemente con una brocha fina embebida en una solución de 3.5-5.0N HCl.

Antes de hacer la réplica de la superficie grabada, se enjuagó el otolito en acetona, se secó con aire comprimido, se roció ligeramente con un compuesto pulverizador de silicona (Cortland Dry Fly Spray) y se volvió a secar inmediatamente. Se colocó luego rápidamente una banda de acetato de celulosa, parcialmente disuelta en acetona, en el plano incremental, quitándola cuando estuviera seca, volteándola y colocándola en un cubreobjetos. Luego, se realizaron todos los contajes de los incrementos examinando las réplicas microscópicamente (480-864X).

Método de contaje

Durante el grabado con el ácido y la exposición al blanqueamiento, el componente de la zona descontinuada (Mugiya *et al.*, 1981; Watabe *et al.*, 1982) de cada incremento bífido fue reemplazado por una estría poco profunda (Fig. 1). En la réplica las estrías correspondían a los rebordes. Comparados con el segundo componente o zona incremental, los rebordes se identificaron más fácilmente debido al ancho reducido y uniforme, y a los bordes fuertemente definidos. En

este estudio sólo se contaron las zonas descontinuadas, las que de ahora en adelante serán sinónimas con la palabra incrementos.

La apariencia y configuración de los incrementos en los otolitos no fue idéntica en los diferentes peces. Las imperfecciones en la técnica del grabado y de las réplicas, hizo que hubiera más variación en la claridad y definición de los incrementos. Con el fin de reconocer cómo estas condiciones afectaban la exposición visual de los incrementos y para adquirir una experiencia interpretativa constante, se escogieron 40 réplicas aleatorias y se estudiaron detalladamente. Se formuló también un criterio para identificar los incrementos subdiarios (Taubert y Coble, 1977; Brothers, 1978) y falsos. Si al comparar los rebordes adyacentes fuertemente definidos un incremento tenía bordes difusos, de poca altura o se fusionaba con otro incremento, se rechazaba como subdiario. Las zonas descontinuadas que formaban un altiplano ancho, en lugar de un reborde delgado a través de todo el plano visible y no tenían bordes discernibles, se juzgaron como incrementos falsos y fueron también rechazados.

La apariencia variable de los incrementos entre las 40 réplicas afectó también el método de contaje. La experiencia indicó que la velocidad del conteo y la constancia de la interpretación mejoraba si se dividía cada réplica en secciones de unos 200-400 incrementos y si se terminaba el contaje en una sección antes de pasar a la próxima. Se usaron bordes destacados fácilmente reconocibles en la réplica como límites seccionales. No se anotó el primer contaje en cada sección y posiblemente tampoco el segundo, pero se emplearon para adquirir familiaridad. De ahí en adelante, cada sección se contó entre 3 y 13 veces, según el grado de dificultad. El promedio del contaje de toda la réplica fue igual a la suma de los promedios de cada sección. La variación del promedio total de conteo fue también igual a la suma de las variaciones independientes de los promedios de cada sección (Wonnacott y Wonnacott, 1977).

Se aplicaron las normas y los métodos de contaje descritos anteriormente a la muestra aleatorizada de 196 réplicas. Después de ésto se seleccionaron aleatoriamente 20 de éstas y se volvieron a contar para probar la repetibilidad.

El contaje de los incrementos que aparece en este informe fue obtenido de una segunda lectura de la misma muestra. La pequeña variabilidad asociada con un diagrama longitud horquilla *versus* el primer contaje (Anón., 1982: 234) hizo que se volvieran a reexaminar los resultados. Se permitió que pasaran varios meses antes del recuento. Durante el período intermedio, el estudio de las 40 réplicas mencionado anteriormente indicó que las normas originales usadas para juzgar los incrementos subdiarios y falsos eran imprecisas. Se simplificaron las normas como se discutió anteriormente y se siguieron éstas al preparar los nuevos contajes.

Método del ajustamiento de los datos a la curva: datos sin transformar

Se empleó el programa BMDPAR (Dixon, 1983) de la regresión de los mínimos cuadrados, ponderados, no lineales, para ajustar directamente una variedad de modelos del crecimiento a los datos de las medidas (Tabla 2). Se adoptó la suposición de que cada incremento representaba un día en los intervalos de longitud no comprobados de 0-40 cm y 110-170 cm como una hipótesis de trabajo para convertir

WILD

el promedio de todos los contajes de los incrementos (I) en estimaciones de tiempo y edad, es decir, t (año) = I/365. Las pruebas repetidas indicaron que el crecimiento de cada medida variable podría ajustarse por una o más de las ecuaciones siguientes:

$$Y_t = Y_{\infty} [1 - (1 - m)e^{-K(t - t_*)}]^{1/(1 - m)} \quad (m \neq 1 \text{ or } 0)$$
(1)

$$Y_t = Y_{\infty} \exp[-e^{-K(t-t_*)}]$$
 (2)

$$Y_t = Y_{\infty}(1 - e^{-K(t - t_0)})$$
(3)

$$Y_t = at^b \tag{4}$$

donde Y_t = una medida de talla, como FL, en la época t; Y_{∞} = la talla asintótica; m = el contorno de un parámetro que se relaciona a la razón Y_t/Y_{∞} al punto de inflexión t_* ; K, a y b = parámetros de la ecuación del crecimiento; y t_0 = la intersección del eje-t en la ausencia de un punto de inflexión. La ecuación (1) representa una familia de curvas (Richards, 1959) de las que (2) y (3) son respectivamente casos especialmente derivados, de los modelos de Gompertz (Ricker, 1979; m = 1) y von Bertalanffy (1938; m = 0). La curva logística (m = 2) se incluye como un caso especial de la ecuación (1), y la ecuación (4) es una función sencilla de potencia.

Si el crecimiento de una medida variable fue descrito adecuadamente ya sea por un modelo de tres o cuatro parámetros, se escogería el último sólo si la suma residual de los cuadrados (RSS) fue significativamente inferior a la del modelo de tres parámetros. La prueba se hizo de acuerdo a una estadística aproximada de la razón-F (Draper y Smith, 1966; Schnute, 1981), es decir:

$$F_{.05(1, n-4)} = \frac{(RSS_3 - RSS_4)/1}{RSS_4/(n-4)}$$

donde 1 y (n-4) son los grados de libertad (gl) y los subíndices se refieren al número de parámetros.

En todas las curvas de crecimiento las variaciones de las medidas de talla aumentaron con la edad del pez. Durante el procedimiento del ajustamiento de la curva, se tomó en cuenta esta heterogeneidad al ponderar los residuos de regresión por la reciprocidad de la variación Y_t (Draper y Smith, 1966). Con este fin, fue necesario formular primero una ecuación para expresar la variación de Y_t como una función de t. No se pudieron usar los algoritmos de la regresión lineal por segmentos ("piecewise") de Ertel y Fowlkes (1976) y Tishler y Zang (1981) porque se habían formulado para curvas que tuvieran variaciones homogéneas. En cambio, se trató el problema de una manera práctica y reproducible. Comenzando con los peces más jóvenes en un gráfico ampliado de Y_t versus t, el eje-t fue dividido en intervalos, de tal manera, que cada intervalo correspondiera a un segmento lineal de la curva de crecimiento. Se anotó el número de los datos de referencia en los segmentos. Las longitudes de los segmentos variaron, pero la variación de Y_t en cada uno fue aproximadamente homogénea. Siguiendo la regresión lineal de Y_t sobre t de cada segmento, la desviación normal (DN) de la distribución de los residuos de los diferentes segmentos produjo una serie de coordenadas (\bar{t} , DN). Se obtuvo luego una ecuación para describir la desviación normal de Y_t como una función de \bar{t} de una curva ajustada a través de estas coordenadas. El cuadrado de la ecuación o la variación de Y_t , se suavizó aún más al substituir t por \bar{t} antes de calcular los pesos de regresión. En la sección de los *Resultados* se incluye la información necesaria para calcular la ecuación de la variación de cada curva de crecimiento.

Para pronosticar la edad según una medida morfométrica, los datos de t versus Y_t (Tabla 2) se ajustaron directamente a las ecuaciones de (1) a (4) solucionadas para t, es decir:

$t = t_* - (1/K) \ln[(1 - \{Y_t/Y_\infty\}^{1-m})/(1-m)]$	$(m \neq 1 \text{ or } 0)$ (5)
$t = t_* - (1/K) \ln(\ln[Y_{\infty}/Y_t])$	(6)
$t = t_0 - (1/K) \ln(1 - Y_t/Y_\infty)$	(7)
$t = a' (Y_t)^{b'}$	(8)

Se calcularon los pesos aplicados a cada residuo por el método descrito anteriormente, pero se basaron en la variación de la variable t del eje-y.

RESULTADOS

Repetibilidad de los contajes y de los límites de confianza

El promedio de los contajes iniciales y repetidos de cada una de las 20 réplicas (Tabla 3) produce estimaciones pares comparables. El resultado al aplicar la prueba suma-rango de Wilcoxon a las diferencias no fue significativo ($T_{.05(19)} = 60.5$) y, por consiguiente, los contajes son repetibles.

Se gasta demasiado tiempo en estimar la edad de las muestras de gran talla al preparar dos o más contajes promedios, como en el ejemplo anterior. Los límites de confianza deben basarse en el método más práctico usado en este estudio, es decir, un solo conteo medio (I). En el gráfico de dispersión de los errores normales (EN) versus I (Fig. 2), los límites de confianza del 95 por ciento calculados según los valores de los EN más extremos, 6.9 y 0.3, son respectivamente ± 19.2 incrementos (n = 5) y ± 1.4 incrementos (n = 3). Esta escala amplia de los EN se debe tanto a los pequeños valores de n como al efecto de la calidad de la réplica o legibilidad sobre la magnitud de los EN, en lugar de las correlación significativa entre los EN y los I (r_{.05(194)} = 0.34^{*}). En la mayoría de las réplicas no se contaron las diferentes secciones el mismo número de veces, pero se contó cada una por lo menos tres veces. Basados en esta cifra mínima y la media de los EN (3.0), los límites promedios de confianza de un solo contaje medio son aproximadamente ± 12.9 incrementos.

Ecuaciones de crecimiento

Las relaciones entre las varias medidas y la edad (Figs. 3a-f) representan las curvas de crecimiento mixtas porque incluyen todos los machos, hembras y pequeños aleta amarilla de sexo indeterminado de los tres años de muestreo. Cada curva presenta un aumento gradual en la variación hasta de t = 2.75 anual, un

incremento más bien abrupto en el intervalo de t de 2.75-3.50 anual y luego, una variación más pequeña pero ascendente. Estos cambios, que se deben a las diferencias en crecimiento entre los sexos y entre los años de captura, se presentan más tarde bajo diferentes encabezamientos. Sin embargo, para obtener una descripción general del crecimiento basada en los datos mixtos, el cambio en variación de cada medida de talla fue suavizado por el procedimiento mencionado anteriormente en la sección titulada *Métodos del ajustamiento de los datos a la curva: datos sin transformar*. Más adelante se da la información necesaria para calcular las ecuaciones específicas de la variación.

Los puntos de referencia usados en la regresión lineal de Y_t sobre t, para cada segmento en cada una de las curvas de crecimiento, pueden identificarse fácilmente en la Tabla 2. Las filas de datos han sido numeradas consecutivamente de 1 a 196 y el contaje de los incrementos ha sido arreglado en orden ascendente con este fin. Los números de las filas o puntos divisorios, que representan los últimos datos de referencia que se han de incluir en cada segmento de cada curva de crecimiento se presentan en la Tabla 4a. Por ejemplo, se dividieron las curvas de crecimiento longitud horquilla (FL) en seis segmentos lineales que están representados en la primera línea de la Tabla 4a por la secuencia de los puntos divisorios 43, 99, 134, [150], 172, [196]. El primer número significa que las primeras 43 filas de t (= I/365) y los valores de FL de la Tabla 2 se incluyen en el primer segmento. El segundo segmento, identificado por el punto divisorio 99, incluye, por consiguiente, las coordenadas (t, FL) de las columnas 44 a 99. El tercer segmento incluve los datos de crecimiento de FL en las columnas 100 a 134, etc. Siguiendo la regresión lineal de FL sobre t en cada uno de estos segmentos, la DN de la distribución de los residuos produjo seis (t. DN) coordenadas. Sin embargo. no se emplearon todas estas coordenadas para formular la ecuación final de la variación (V) en FL. Se omitieron los segmentos asociados con los puntos divisorios entre corchetes de los cálculos de V (FL_t) por las siguientes razones. El aumento abrupto en las DN del segmento asociado con el punto divisorio [150] no es característico de la tendencia representada por los segmentos adyacentes. El aumento se debió en gran parte a cuatro machos fuera del intervalo t de 2.80 a 3.02 años (Fig. 3a). De los 24 peces representados por el punto divisorio [196], los últimos 13 puntos de referencia (Fig. 3a) representan capturas de cinco barcos diferentes durante 1979. La DN reducida de este último segmento puede, por consiguiente, que no represente todos los años de captura y además es contraria al aumento esperado en la $V(FL_t)$ con la edad. Basados en la ecuación final suavizada de la variación de FL (Tabla 4a), los valores pronosticados de $V(FL_t)$ de los peces grandes, no fueron afectados por estas omisiones y las estimaciones de los aleta amarilla pequeños estuvieron más próximas a su valor actual. En la Tabla 4a se indican también omisiones similares o ajustes de los segmentos de las variables restantes Y_t .

Los errores asociados con la variable t del eje-x, en las curvas de crecimiento violaron una suposición básica del análisis de regresión. Se tomaron ciertas precauciones para determinar si estos errores afectaron la selección del modelo o los valores de sus parámetros. Inicialmente, se redujo la selección referente a

cuál ecuación (1 a 4) usar como modelo descriptivo del crecimiento al fijar los pesos (w_t) de los residuos era igual a $1/V(Y_t)$ en cada regresión no lineal. Se ajustaron luego los valores de w_t iterativamente al incorporar las variaciones del contaje de los incrementos (V(I): Tabla 2) como V(t) en la ecuación de Christian y Tucker (1984), es decir,

$$w_t = 1/[V(Y_t) + (\partial f/\partial t)^2 V(t)],$$

donde, $\partial f/\partial t$ es el derivativo parcial del modelo seleccionado evaluado a t y V(t) = V(I)/365². La repetición de las pruebas indicó que, con relación a V(Y_t), los valores de V(t) tuvieron un efecto insignificante en los parámetros de la ecuación final del crecimiento y sus errores asintóticos (Tabla 5a). Así que se limitaron todos los pesos a $1/V(Y_t)$, apareciendo los valores de V(I) en la Tabla 2, solo por razón de integración.

Diferencias del crecimiento por año y sexo

Se exploró el origen de variabilidad del crecimiento del aleta amarilla al estratificar los datos en la Tabla 2 de acuerdo a varios esquemas diferentes. Se ajustó en cada esquema una curva de crecimiento a cada estrato mediante el programa ponderado no lineal de regresión BMDPAR (Dixon, 1983). En todos los casos aquí informados el modelo que mejor se ajustó a los datos estratificados fue la ecuación (2). Desafortunadamente, no se puede linealizar este modelo mediante las transformaciones usuales y es difícil comprobar estadísticamente que hay diferencias en el crecimiento entre los estratos. El método de prueba que se aplicó en este caso se describe más adelante y en términos generales. Los detalles de cada esquema de estratificación aparecen en los párrafos siguientes.

La muestra mixta FL fue estratificada en años de captura mediante la información en la Tabla 1. Los datos usados para formular las ecuaciones de crecimiento de la combinación de sexos en cada año (Tabla 6) fueron luego reajustados con referencia a la transformación logarítmica de la ecuación (2) de la variable FL, es decir,

$$\ln FL_{t,x} = \ln FL_{\infty,x} - e^{(Kt_*)_x} e^{K_x t}, \qquad (9)$$

donde x identifica la variable estratificadora, tal como el último dígito en los años muestreados 1977, 1978 y 1979. En esta etapa del análisis es necesario solamente resolver los diferentes valores del parámetro K_x . Se emplea con este objetivo el programa no lineal BMDPAR (Dixon, 1983), pero la ponderación no es necesaria, debido a la transformación.

En un caso análogo, Allen (1976) propuso una reducción de la ecuación (9) con referencia al modelo lineal de dos parámetros,

$$\ln FL_{t,x} = a_x - b_x (r)^t \tag{10}$$

en la que a_x es el parámetro de escala ln $\operatorname{FL}_{\infty,x}$; b_x es el parámetro del "índice de crecimiento" $-\exp(Kt_*)_x$; \bar{r} es el promedio del valor de $\exp(-K)_x$ derivado mediante la ecuación (9) para x = 7-9, y $(\bar{r})^t$ es la variable de la "edad". Los parámetros a_x y b_x en la ecuación (10) pueden estimarse ahora directamente por la regresión lineal de ln $\operatorname{FL}_{t,x}$ en $(\bar{r})^t$. Puede usarse luego el análisis de covariación para probar la hipótesis de nulidad b₇ = b₈ = b₉ siempre que se suponga que \bar{r} es un parámetro de la población y, aún más importante, que las regresiones individuales de ln $\operatorname{FL}_{t,x}$ en $(\bar{r})^t$ no se desvíen de la linealidad. Como K aparece como una cantidad desconocida en el parámetro b y como una cantidad conocida en \bar{r} , la prueba de covariación es aproximada. Sin embargo, un resultado significativo de acuerdo a esta prueba sería también significativo en una prueba más potente en la que las variables no compartieran el elemento común de K. Por otra parte, existe un mayor riesgo que se cometa un error tipo-II si el resultado de la prueba aproximada no es significativo. Por esta razón, se informan aquí solo las pruebas significativas.

La aplicación de la ecuación (9) a los datos de FL de los sexos combinados en cada año de muestreo provee los valores individuales de r_x , es decir, $r_7 = 0.571$, $r_8 = 0.587$, $r_9 = 0.568$ y su valor medio, $\bar{r} = 0.575$. En las regresiones lineales siguientes de ln FL_{t,x} en la "edad" $(\bar{r})^t$ mediante la ecuación (10), la distribución de las coordenadas $((r)^t$, ln FL_{t,x}) próximas a las líneas de regresión no se desvían de la linealidad. El análisis de covariación indica que los "índices de crecimiento" (b_x) son significativamente diferentes $(F_{.05(2, 190)} = 5.6^*)$ entre los años de captura. Específicamente, solo la comparación *a posteriori* de *b*'s en 1977 y 1978 es significativa $(F_{.05(2, 114)} = 3.6^*)$.

La Tabla 2 incluye 103 machos y 59 hembras en los intervalos respectivos de talla (FL) de 52.3-167.6 cm y 50.2-142.5 cm. Rara vez se capturan hembras de más de 143 cm en la pesca con redes de cerco (Anón., 1983: 140-141), y este hecho es también demostrado por la muestra actual a pesar de su pequeña magnitud. En los años combinados, el crecimiento de FL de los machos (m) y de las hembras (f), es descrito también por la ecuación (9) y produce los valores de $r_m = 0.543$ y $r_f = 0.548$, o $\bar{r} = 0.545$. Por medio de la ecuación (10) la regresión de ln FL_{t,x} en $(\bar{r})^t$ de cada sexo es lineal y el análisis de covariación indica que los "índices de crecimiento" son significativamente diferentes (F_{.05} (1, 158) = 29.7^{*}). En la Figura 4 se indica la relación entre el crecimiento de machos y hembras.

El crecimiento sexualmente dimórfico no se limita a la dimensión FL. Los análisis similares a los anteriormente descritos, indican que en los años combinados, existen diferencias significativas entre los sexos en el crecimiento WT ($F_{.05(1, 158)} = 19.7^*$) y PRL ($F_{.05(1, 158)} = 15.2^*$). La muestra pequeña en 1978, previno una comparación de las curvas de crecimiento FL de machos y hembras, pero sus diferencias en 1977 ($F_{.05(1, 76)} = 12.8^*$) y 1979 ($F_{.05(1, 63)} = 10.3^*$) fueron ambas significativas. Para apreciar las diferencias en tamaño (FL, WT y PRL) referente a la edad entre los sexos en años combinados, se formularon ecuaciones pronosticadoras (Tabla 7) usando el programa ponderado de la regresión no lineal BMDPAR (Dixon, 1983). Las tallas referentes a la edad (Tabla 8) indican una tendencia constante en que la hembras jóvenes son inicialmente más grandes que los machos de la misma edad, las curvas de crecimiento se cruzan una con otra en las tallas subrayadas y de ahí en adelante los machos son más grandes que las hembras.

Otras relaciones

La forma logarítmica de la ecuación alométrica, es decir,

$$\ln WT = a + b \ln FL, \tag{11}$$

describe adecuadamente la relación entre estas dos variables de la muestra mixta y para las submuestras individuales de macho y hembra. Los coeficientes de regresión, *b*, de machos y hembras no son diferentes ($F_{.05(1, 158)} = 0.2$), pero las ecuaciones descriptivas de los datos del sexo, mixto y agrupado (Tabla 9) son diferentes en que las primeras incluyen peces de sexo indeterminado. Al estratificar la muestra mixta en regiones cercanas a la costa y fuera de la costa (Tabla 1) y al aplicar la ecuación (11), los gradientes de la relación peso-longitud (Tabla 9) de las dos regiones, son significativamente diferentes ($F_{.05(1, 192)} = 12.4^*$). Para una FL determinada de menos de 110 cm, los aleta amarilla de cerca a la costa son más pesados que aquellos fuera de la costa, pero al sobrepasar los 110 cm el caso es lo contrario. Sin embargo, sin considerar cómo se estratifican las submuestras regionales, la relación peso-longitud no puede compararse a la formulada por Chatwin (1959) de los aleta amarilla cercanos a la costa, debido a las diferentes variaciones de la población.

Durante el proceso de descargue en las enlatadoras, frecuentemente se estropea el pedúnculo caudal y la FL de los peces no puede medirse con precisión. En este caso, se pueden preparar estimaciones útiles de FL según las ecuaciones (Tabla 9) basadas en las medidas PDL y PRL.

Retrocálculo de los meses de nacimiento

Se conocen las fechas de captura en el espacio de 4 a 13 días de 74 peces capturados en 1977 y 63 peces capturados en 1979 (Tablas 1 y 2). Se estimaron los meses y los años en que fueron desovados al substraer el contaje del incremento de cada pez de la media del intervalo fecha-captura. La frecuencia de distribución en la parte superior de la Fig. 5 es el resultado de la adición vertical de todas las frecuencias en la parte inferior del diagrama. En 1973 y 1979 fueron desovados muy pocos peces, para indicar un patrón de desove, pero se incluyen períodos de desove desde 1974 hasta 1978, que se prolongan durante varios meses como también máximos de actividad. Específicamente, los análisis del ji-cuadrado indican que no se puede rechazar la hipótesis de una distribución uniforme en 1974 y 1977. Sin embargo, en 1975-76 y 1978, las distribuciones fueron significativamente asimétricas hacia la izquierda e indicaron que la masa de peces fue desovada durante el último semestre del año.

Pronóstico de la edad

Si los datos de los descargues de aleta amarilla han de examinarse por medio del análisis de las cohortes, se debe disponer de algún método para desintegrar los datos de acuerdo a la estructura de la edad. Se pueden usar con este fin los valores de t pronosticados según cualquier medida morfométrica. Sin embargo, son preferibles las dimensiones que son fáciles de obtener en el campo y que conducen a estimaciones más exactas.

Con el fin de identificar las medidas que cumplen con estas normas, se aplicaron las ecuaciones (5)-(8) a los datos mixtos para seleccionar el modelo óptimo de ajuste para las regresiones individuales no lineales de t en FL, PDL, HL, WT, OWT

WILD

y PRL. En cada caso, se estimó el peso por la técnica del segmento lineal discutido en la sección titulada *Métodos del ajustamiento de los datos a la curva: datos sin transformar*, pero fueron expresados por el inverso de la variación de la variable t (eje-y), en lugar de $1/V(Y_t)$. Estos pesos no fueron iguales en cada regresión y los errores de los mínimos cuadrados (MSE) no pudieron compararse para determinar cuál dimensión ofrecía la estimación más confiable de la edad (\hat{t}). Por consiguiente, se volvió a calcular cada MSE sin ponderarlo, con los siguientes resultados:

Dimensión	$MSE = \Sigma (t - \hat{t})^2/df$	df	Equación
FL	0.0179	193	6
HL	0.0206	192	5
WT	0.0227	193	6
PDL	0.0244	192	5
OWT	0.0336	194	8
\mathbf{PRL}	0.0379	194	8

Una prueba de la razón-F de estos valores MSE indicó que las edades pronosticadas ya sea por FL o HL eran igualmente precisas ($F_{.05(192, 193)} = 1.15$) y sus MSE son significativamente inferiores a las variaciones inexplicables de las otras dimensiones. Ambas variables pueden también medirse fácilmente en el campo. Las relaciones V(t) que se aplican a las ecuaciones que pronosticaron (t), basadas en las medidas de FL y HL aparecen respectivamente en las Tablas 4b y 5b.

Comparación de los índices y de las curvas de crecimiento del atún aleta amarilla

El crecimiento del aleta amarilla en el Pacífico central (Moore, 1951), Pacífico oriental (Hennemuth, 1961; Davidoff, 1963) y el Atlántico oriental (Le Guen y Sakagawa, 1973; Fonteneau, 1980; Bard, 1984) ha sido estimado al ajustar los datos del análisis modal frecuencia-talla al modelo de von Bertalanffy (1938). La experiencia ganada en este estudio indica que este modelo (ecuación 3) no se ajusta probablemente a los datos, o describe el crecimiento del aleta amarilla tan bien como las ecuaciones (1) o (2). Para comprobar esta hipótesis, los datos modales de Le Guen y Sakagawa (1973) y con algunos ajustes (véase más adelante) los datos de Moore (1951), Hennemuth (1961) y Davidoff (1963), fueron reajustados a las ecuaciones de (1) a (3).

Se eliminaron las 28 modas que fueron interpoladas e insertadas por Moore (1951: Appendix Table H) en su base original de datos y las longitudes en junio fueron asignadas a un múltiplo de 12 meses para que correspondieran a la estimación del período máximo de desove. Se retuvo la suposición de Hennemuth (1961: Tabla 4) y Davidoff (1963: Tabla 6) de que los aleta amarilla de 70 cm tienen 20 meses de edad. Basados en la recomendación de Hennemuth, se aumentaron por un cm todas las longitudes modales para estimar la edad absoluta en lugar de la edad relativa. Las modas de menos de 70 cm fueron también excluídas, ya

472

que ambos investigadores sospecharon que los valores se encontraban afectados por la selectividad de pesca.

Después de realizar estos ajustes, se volvieron a reajustar los valores promedios de las longitudes modales de Moore (1951), Hennemuth (1961), Davidoff (1963) y le Guen y Sakagawa (1973), a las ecuaciones (1)-(3). Como cada promedio representaba un número (n) diferente de modas obtenidas durante varios años, cada promedio fue ponderado por n en las regresiones. Las curvas de crecimiento de Hennemuth (1961) y Davidoff (1963), terminaban tan abruptamente a un nivel asintótico que la ecuación (1) con el parámetro determinado de FL_{∞} es el único modelo con suficiente flexibilidad para pasar a través de los datos de referencia. El ajustamiento de todas las series de datos mediante las ecuaciones (1) o (2) resultó también en una reducción substancial o significativa de los residuos en comparación a (3). Las nuevas estimaciones de los parámetros aparecen en la Tabla 10a.

La importancia de las curvas comparativas de crecimiento (Fig. 6) serán aparentes cuando se examine la evidencia circunstancial que apoya el depósito diario de los incrementos. Actualmente, sin embargo, no son confiables todas las diferencias entre las tallas correspondientes a la edad pronosticadas por las curvas modales; depende de la exactitud de la edad supuesta en el reclutamiento (Le Guen v Sakagawa, 1973), mes de nacimiento (Moore, 1951) o talla a la edad (Hennemuth, 1961; Davidoff, 1963) escogidas para fijar una curva particular al eje del tiempo. Debido a esta incertidumbre, es más apropiado comparar los índices de crecimiento (Tabla 10b, i e ii) sobre porciones linealizadas de cada curva e introducir otros índices obtenidos por el análisis modal (Anón., 1974: 84-85) para el Pacífico oriental y por los incrementos de los otolitos (Uchiyama y Struhsaker, 1981) para el Pacífico central. Los índices de crecimiento del aleta amarilla capturado cerca a la costa $(3.36 \pm 0.10 \text{ cm/mes})$ y fuera de la costa $(3.19 \pm 0.04 \text{ cm/mes})$ no son significativamente diferentes ($F_{.05(1, 138)} = 2.8$). El índice agrupado de 3.21 ± 0.04 cm/mes (Tabla 10b, i) es, por consiguiente, representativo de todos los peces a los que se les ha comprobado la edad en este estudio por el método incremental y en el intervalo de FL de 40-135 cm.

DISCUSION

La conversión de los incrementos en estimaciones del tiempo y la edad, depende de la suposición de que cada incremento equivale a un día (d). Con referencia al aleta amarilla del Pacífico oriental, se ha comprobado esta suposición por el experimento de inyecciones de tetraciclina para el crecimiento en el intervalo FL de 40-110 cm (Wild y Foreman, 1980). Basados en la ecuación pronosticadora entre t y FL (Tabla 5b) este intervalo de longitud corresponde aproximadamente al intervalo entre los incrementos No. 270 y No. 930 en el otolito. No se conocen los índices de depósito de los incrementos durante el crecimiento de 0-40 cm (0-270 incrementos) y pasando los 110 cm (<930 incrementos). No obstante, la siguiente evidencia circunstancial indica que en estos intervalos la razón de los incrementos con referencia a los días es también 1:1.

El primer incremento contado en cada una de las 196 réplicas correspondió

a la primera zona descontinuada alrededor del primordium (Fig. 1). En cada caso, la parte más difícil de interpretar se localizaba aproximadamente entre el 20avo y 170avo incremento. El crecimiento del otolito se acelera hacia el rostrum y postrostrum durante este período y aparecen frecuentemente uno o más incrementos subdiarios (Taubert y Coble, 1977; Brothers, 1978) entre los incrementos claramente definidos. El criterio usado para identificar y rechazar estos incrementos subdiarios fue descrito anteriormente en la sección de Métodos *y Materiales*. Aparte de los cambios en escala, existe también esta región de difícil interpretación en la misma posición relativa de la sagita del barrilete (Katsuwonus pelamis), albacora (Thunnus alalunga) y el atún aleta azul del norte (T. thynnus). Se conoce por los experimentos de inyecciones de tetraciclina en pequeños aleta azules norteños (15-28 cm), que los incrementos se depositan diariamente en el área difícil de contaje (Anón., 1983: 149-151). Las normas usadas para identificar en esta parte los incrementos subdiarios se obtuvieron independientemente, pero son idénticas a las definidas y aplicadas inicialmente a los otolitos del aleta amarilla en este estudio. Los resultados del experimento del aleta azul, implican que los incrementos del aleta amarilla fueron interpretados correctamente y que cada incremento representa también un día. Aunque muy pocos estudios (véase Campana y Neilson, 1985) han explorado el índice de depósito de los incrementos en los adultos, se ha indicado que el índice de la reducción diaria en las etapas larvales y juveniles, ocurre sólo al incrementarse la edad (Pannella, 1971; Brothers et al., 1976; Ralston y Miyamoto, 1983). Como se conoce que diariamente se forman incrementos en el aleta amarilla durante el crecimiento de 40-110 cm, no es probable, por consiguiente, que se aplique algún otro índice al período anterior del crecimiento temprano larval y juvenil.

En cuanto al aleta amarilla de más de 110 cm, la curva de crecimiento FL derivada de los incrementos (Fig. 6) se aproxima más gradualmente a una asíntota que las curvas anteriores basadas en el análisis modal del Pacífico oriental. Se pueden dar dos interpretaciones acerca de este resultado. La primera es que no se forman diariamente incrementos en los aleta amarilla grandes y que los cálculos subestiman progresivamente la edad absoluta. Sin embargo, este argumento se opone al patrón observado de los incrementos. Los otolitos no exhibieron marcas de crecimiento anómalo o discontinuidad (Pannella, 1980) que son características de la formación interrumpida. Cuantas veces empieza a disminuir el espacio de los incrementos en el borde principal del otolito, se mantiene la continuidad del depósito mediante el crecimiento a la derecha o izquierda del plano original. Este crecimiento fue también acompañado por una expansión en la distancia entre los incrementos estrechos (véase, por ejemplo, Wild y Foreman, 1980: lámina 3a). Basados en estas observaciones, no parece probable que el registro de los incrementos estuviera incompleto o que se hubiera subestimado el número de los incrementos debido a una definición insuficiente.

La segunda explicación y la más convincente de la curva elevada de crecimiento es que la muestra actual incluía una proporción mayor de atunes aleta amarilla grandes que la obtenida en las capturas de los años cincuenta o comienzos de los sesenta. Por ejemplo, cuando Davidoff (1963) y Hennemuth (1961) realizaron los

estudios sobre las tallas modales, los barcos cerqueros y de carnada pescaban atunes cerca a la costa y aproximadamente el 90 por ciento de la captura de aleta amarilla medía menos de 100 cm en FL. La expansión de la pesca mar afuera que se inició a mediados de la década de 1960 (Joseph y Greenough, 1979) estuvo acompañada por un aumento apreciable en la proporción de peces grandes en la captura (Cole, 1980: Figuras 6 y 7). En el Atlántico oriental la pesca tradicional costera que suministró los datos modales a Le Guen y Sakagawa (1973), encontró una proporción mayor de peces grandes después de la expansión hacia el oeste en 1975-76 (Anón., 1977: 76). Aunque la base de datos de Hennemuth (1961) y Davidoff (1963) incluía respectivamente atunes aleta amarilla tan grandes como de 158 cm y 172 cm, su aparición era tan poco común que se ignoraban o combinaban con peces de una talla modal más pequeña. Como resultado, las tallas modales máximas usadas por estos investigadores no excedían 148-149 cm. Sus datos fueron también ponderados hacia los grupos de edad más jóvenes a causa del efecto de la mortalidad natural en la distribución de talla de la población explotada. La influencia combinada de la mortalidad y del agrupamiento modal sería disminuir la curva de crecimiento de los peces grandes. Sin embargo, en la muestra actual, la distribución de los peces en casi toda la curva de crecimiento (Fig. 3a) fue esencialmente uniforme. Al comprobar la edad de cada pez por el método incremental, se retuvo totalmente la contribución de los individuos a la curva de crecimiento y no fue disminuída por ninguna técnica del cálculo del promedio. Por todas estas razones es realístico esperar que la curva incremental de crecimiento de los peces grandes sea superior a las curvas modales (Fig. 6). Así que hay evidencia para apoyar la idea de que los incrementos continúan formándose diariamente en atunes aleta amarilla que miden más de 110 cm. Se cree, por consiguiente, que son acertadas las estimaciones de la edad en toda la amplitud de la muestra de 30-170 cm.

La estratificación de los datos (Tabla 2) por año, sexo y zonas de bajura y altura, expusieron algunas fuentes de variabilidad conocidas y desconocidas en el crecimiento y la relación interdimensional del atún aleta amarilla. Por ejemplo, las diferencias significativas en el crecimiento FL entre los peces muestreados en 1977 y 1978, en las zonas y sexos combinados, confirmaron la existencia de la variación anual. Hennemuth (1961) y Davidoff (1963) informaron resultados similares en muestras de frecuencia-talla recolectadas en diferentes años en el Pacífico oriental, y Le Guen y Sakagawa (1973) en el Atlántico oriental. Las relaciones frecuencia-talla de los sexos combinados y los años de muestreo cerca y fuera de la costa, fueron también significativamente diferentes en este estudio. Los aleta amarilla costeros de una FL dada entre 30 y 110 cm fueron significativamente más pesados que los capturados mar afuera, pero la situación fue contraria para tallas de más de 110 cm. Este resultado indica que pueden haber cambios con relación a la talla en la dieta del aleta amarilla, asociados con la oportunidad del alimento en las dos zonas. La información sobre este tema se incluye en los estudios de la alimentación llevados a cabo para las regiones costeras (Alverson, 1963) y fuera de la costa (Anón., 1982: 138-145) pero no se continúa aquí con este tema.

WILD

Una fuente de variación en el crecimiento, que merece una atención especial es el dimorfismo sexual. Esta es una nueva información para el aleta amarilla del Pacífico oriental y contrasta con la declaración de Davidoff (1963) de que los sexos crecen imperceptiblemente hasta los 130 cm de FL. La habilidad de descubrir esta diferencia en la muestra mixta y en las submuestras individuales de 1977 y 1979, es el resultado de estimar la edad de cada pez por el método incremental. Además, las diferencias sexuales en el crecimiento no se limitan solamente a FL (Tabla 8). Cuando tienen cerca de un año de edad las hembras son también más grandes que los machos en términos del peso (WT) y longitud del plano de contaje de los otolitos (PRL). A medida que aumenta la edad, el índice de crecimiento de las hembras empieza a disminuir con relación a los machos, sus respectivas curvas de crecimiento se cruzan y de ahí en adelante los machos son constantemente más grandes que las hembras de la misma edad en las tres dimensiones.

Se ha sospechado que el aleta amarilla del Pacífico central (Murphy y Shomura, 1972), y del Atlántico oriental (Bard, 1984), el patudo *Thunnus obesus* (Shomura y Keala, 1963) y el albacora (Otsu y Sumida, 1968), tienen un crecimiento sexualmente dimórfico, pero las diferencias no han sido apoyadas por los valores de la edad absoluta. Las curvas de crecimiento de Skillman (en Uchiyama y Struhsaker, 1981) del barrilete macho y de la mezcla de machos y hembras, no demuestran explícitamente dimorfismo sexual, pero se cruzan de una manera similar a la que se acaba de describir para el aleta amarilla del Pacífico oriental. En todos estos casos, se debe examinar más de cerca la sospecha de que los sexos crecen diferentemente. Probablemente se podría reducir la variabilidad observada en los estudios anteriores del crecimiento, si fuera posible estratificar los datos derivados del marcado, por sexo, análisis modal y comprobación de la edad según los incrementos.

No se conoce porqué las hembras de aleta amarilla empiezan generalmente a desaparecer de la pesca en el intervalo de talla de 130-140 cm (Anón., 1983: 140-141). No se ha informado que ocurra hermafroditismo en el aleta amarilla, así que no es probable que las hembras de esta especie se transformen sexualmente a medida que crecen. Tampoco hay acumulación de hembras más viejas en la muestra actual o en otros estudios más extensos sobre la composición del sexo (Anón., 1983: 140-141), que indiquen que el índice de crecimiento se ha reducido apreciablemente. En realidad, el índice estimado de crecimiento de las hembras (2.0 cm/mes) es sólo algo inferior que el de los machos (2.4 cm/mes) a una talla de 140 cm. Si la desaparición de hembras se debe a la emigración o a una rápida reducción en la vulnerabilidad, es inusitado que la flota cerquera y palangrera en sus faenas no haya descubierto una acumulación de hembras más viejas. Parece entonces razonable, que la reducción en el número de hembras se debe a un aumento relativo en su índice de mortalidad natural. Si esta suposición es correcta, la edad estimada de 3.5 años de la hembra más grande de la muestra (142.5 cm) puede representar el límite máximo práctico de la longevidad de las hembras en el Pacífico oriental.

En el Pacífico oriental, el índice de crecimiento linealizado $(3.21 \pm 0.04 \text{ cm/mes})$ de los datos incrementales agrupados (Tabla 10b,i) se basa en un número igual

476

de peces en cada intervalo FL de 10 cm a lo largo de la curva de crecimiento (Fig. 3a) y, por consiguiente, no está influenciado por la mortalidad. Los índices linealizados derivados según los datos modales de Hennemuth (1961), Davidoff (1963) y Anón. (1974: 84-85) reflejan la estructura de talla de la población pescada y son ponderados hacia los grupos más jóvenes de edad. Si se elimina esta ponderación, el índice de Hennemuth se reduce de 3.54 a 3.28 cm/mes y los valores de Davidoff descienden de 3.34 a 3.17 cm/mes. Estos índices ajustados pueden compararse ahora al valor incremental de 3.21 cm/mes y no es probable que ninguno de los índices en la Tabla 10b, i sean diferentes.

La frecuencia de los meses retrocalculados de nacimiento (Fig. 5, recuadro superior) indica que los patrones de desove anual pueden variar de distribuciones uniformes a anómalas de un año a otro. Estos tipos de distribuciones han sido también identificados mediante los estudios en el Pacífico oriental de la maduración de las gónadas (Orange, 1961; Knudsen, 1977), pero las pautas estacionales asociadas con zonas particulares de bajura y altura fueron más consistentes. En este estudio no se pueden establecer conexiones similares regionales, porque no se conocen las localidades en las que los peces fueron desovados.

La variación en el tiempo de desove puede presentar un error en las estimaciones de la edad si se asigna el mismo mes de nacimiento a las muestras recolectadas de aleta amarilla en diferentes años. El riesgo de cometer tal error se reduce si se conoce que los períodos de desove de la zona que se está estudiando son relativamente breves y hay poca variación en la ocurrencia de un año a otro. El análisis modal es especialmente sensible a este riesgo, como también a la incertidumbre de que se está muestreando el mismo grupo de peces sobre el tiempo. Las modas regresivas son una evidencia tangible de esta incertidumbre, pero no hay manera de descubrir modas excesivamente progresivas que puedan conducir a estimaciones inflacionarias del índice de crecimiento. La curva de crecimiento (Fig. 6) derivada según los datos de Moore (1951) del aleta amarilla del Pacífico central, puede ser un ejemplo de tal error indeterminado, pero no hay una evidencia explícita.

El aleta amarilla y el barrilete cohabitan las aguas del Pacífico central y como el índice de crecimiento del barrilete basado en los incrementos (Uchiyama y Struhsaker, 1981) es más rápido en el Pacífico central que en el oriental, puede que la relación del aleta amarilla sea similar. El índice de crecimiento del aleta amarilla del Pacífico central, estimado según los datos modales (Tabla 10b, ii) de Moore (1951) apoyan este punto de vista, pero es contradecido por el índice inferior preparado por los datos incrementales de Uchiyama y Struhsaker (1981). Esta interpretación puede estar influenciada respectivamente por el pequeño número de modas (9) y peces (7), empleados para estimar estos índices linealizados del crecimiento como también por la expectativa realística de diferencias en los índices entre los años de muestreo. Puede que por estas razones, no sea actualmente apropiado hacer una comparación de los índices de crecimiento en el Pacífico central y oriental. Al excluir el intervalo del crecimiento lento (35-65 cm, FL) descrito por Fonteneau (1980) parece que el índice de crecimiento en el Atlántico oriental (Tabla 10b, ii) derivado de los datos de Le Guen y Sakagawa (1973), es similar a los resultados del estudio actual del Pacífico oriental.

Los sumarios más recientes de los datos de marcado (Anón., 1983: 127; 1984: 120-123) indicaron que el índice de crecimiento del aleta amarilla puede ser afectado por varias variables interactivas. La zona de marcado, el lapso de tiempo antes de la recaptura y la talla en el momento del marcado, pueden todos influenciar el índice estimado de crecimiento. La variación de los índices de crecimiento de los grupos de peces marcados, de talla similar, puede también afectarse por estos componentes temporales y espaciales. Sería engañoso tratar de representar todas estas condiciones mediante un solo índice de crecimiento, como en la Tabla 10b. Por otra parte, no pueden estratificarse los datos usados en este estudio y los análisis modales bajo la misma base como son los datos del marcado. Por consiguiente, los índices de crecimiento en la Tabla 10b no pueden compararse directamente con aquellos derivados de los experimentos de marcado.

Las curvas mixtas de crecimiento (Figs. 3a-f) y las ecuaciones descriptivas (Tabla 5a) incorporaron todas las fuentes de variación, y son indicativas de la experiencia de crecimiento de los peces muestreados, antes de su captura durante 1977-79. Las medidas de crecimiento de la longitud (FL, HL y PDL) y del peso (WT) son descritas mejor por los modelos de inflexión, tales como las ecuaciones (1) o (2). Este hecho puede explicar (sobre un intervalo limitado del crecimiento FL) el crecimiento derivadas según los datos frecuencia-talla de todas las regiones oceánicas (Tabla 10a) incluyen también puntos de inflexión una vez que se elimina la restricción del ajustamiento de los datos al modelo de von Bertalanffy (1938).

RECONOCIMIENTO

La labor del muestreo y de la recolección de datos no se hubiera logrado sin la ayuda de T. J. Foreman. Agradezco sinceramente su trabajo y los consejos de P. K. Tomlinson durante el análisis, siendo siempre de una ayuda beneficiosa. Deseo agradecer también al Director de la Comisión, J. Joseph, por su apoyo e incentivo durante el proyecto. Un borrador anterior de este manuscrito fue examinado externamente por R.J. Beamish, S.E. Campana y E.D. Prince, e internamente por varios colegas de la Comisión. Les agradezco a todas estas personas por sus consejos y comentarios útiles.

GROWTH OF YELLOWFIN TUNA

REFERENCES — REFERENCIAS

- Aikawa, H. and M. Kato. 1938. Age determination of fish-I (in Japanese with English summary). Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 7(2): 79-88. English translation In W. G. Campen, 1950, U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish., 21: 22 pp.
- Allen, R.L. 1976. Method for comparing fish growth curves. N.Z. J. Mar. Freshwater Res., 10(4): 687-92.
- Alverson, F.G. 1963. The food of yellowfin and skipjack tunas in the eastern tropical Pacific. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 7(5): 293-396.
- Anonymous. 1974. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Annual Rep. for 1973: 150 pp.
- Anonymous. 1977. Report for biennial period, 1976-77. Part 1 (1976). Int. Comm. Conserv. Atl. Tunas: 223 pp.
- Anonymous. 1982. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Annual Rep. for 1981: 303 pp.
- Anonymous. 1983. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Annual Rep. for 1982: 294 pp.
- Anonymous. 1984. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Annual Rep. for 1983: 272 pp.
- Bard, F.X. 1984. Aspects de la croissance de l'albacore est Atlantique (*Thunnus albacares*) a partir des marquages. Int. Comm. Conserv. Atl. Tunas, Coll. Vol. Sci. Pap., 21: 108-114.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. Hum. Biol., 10(2): 181-213.
- Brothers, E.B., C.P. Mathews and R. Lasker. 1976. Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 74(1): 1–8.
- Brothers, E.B. 1978. Exogenous factors and the formation of daily and subdaily growth increments in fish otoliths. Am. Zool., 18(3): 631.
- Campana, S.E. and J.D. Neilson. 1985. Microstructure of fish otoliths. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42(5): 1014-1032.
- Chatwin, B.M. 1959. The relationship between length and weight of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) and skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) from the eastern tropical Pacific Ocean. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 3(7): 305-352.
- Christian, S.D. and E.E. Tucker. 1984. Least squares analysis with the microcomputer. Part five. General least squares with variable weighting. Am. Lab., 16(2): 18-32.

- Cole, J.S. 1980. Synopsis of biological data on yellowfin tuna, *Thunnus albacares* (Bonnaterre, 1788) in the Pacific Ocean. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Spec. Rep., 2: 71-150.
- Davidoff, E.B. 1963. Size and year class composition of catch, age and growth of yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean, 1951-1961. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 8(4): 199-251.
- Díaz, E.L. 1963. An increment technique for estimating growth parameters of tropical tunas, as applied to yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 8(7): 381-416.
- Dixon, W.J. (chief ed.). 1983. BMDP statistical software. University of California Press, Berkeley: 693 pp.
- Draper, N.R. and H. Smith. 1966. Applied regression analysis. J. Wiley and Sons, New York: 407 pp.
- Ertel, J.E. and E.B. Fowlkes. 1976. Some algorithms for linear spline and piecewise multiple linear regression. J. Am. Stat. Assoc., 71(355): 640-648.
- Fonteneau, A. 1980. La croissance de l'albacore de l'Atlantique est. Int. Comm. Conserv. Atl. Tunas, Coll. Vol. Sci. Pap., 9: 152-168.
- Harada, T., K. Mizuno, O. Murata, S. Miyashita and H. Hurutani. 1971. On the artificial fertilization and rearing of larvae in yellowfin tuna (in Japanese with English abstract). Mem. Fac. Agric. Kinki Univ. 4: 145-153.
- Hennemuth, R.C. 1961. Size and year class composition of catch, age and growth of yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 5(1): 1–112.
- Joseph J. and J.W. Greenough. 1979. International management of tuna, porpoise and billfish: biological, legal and political aspects. Univ. Wash. Press, Seattle and London: 253 pp.
- Knudsen, P.F. 1977. Spawning of yellowfin tuna and the discrimination of subpopulations. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 17(2): 117-169.
- Le Guen, J.C. and G.T. Sakagawa. 1973. Apparent growth of yellowfin tuna from the eastern Atlantic Ocean. U.S. Nat. Mar. Fish. Ser., Fish. Bull., 71(1): 175-187.
- Moore, H.L. 1951. Estimation of age and growth of yellowfin tuna (Neothunnus macropterus) in Hawaiian waters by size frequencies. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 52(65): 132-149.
- Mugiya, Y., N. Watabe, J. Yamada, J.M. Dean, D.G. Dunkelberger and M. Shimizu. 1981. Diurnal rhythm in otolith formation in the goldfish, *Carassius auratus*. Comp. Biochem. Physiol., 68A(4): 659-662.
- Murphy, G.I. and R.S. Shomura. 1972. Pre-exploitation abundance of tunas in the equatorial central Pacific. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 70(3): 875-910.

480

- Nose, Y., H. Kawatsu, and Y. Hiyama. 1957. Age and growth of Pacific tunas by scale reading (in Japanese with English summary). *In* Suisan Gaku Shusei, Tokyo Univ. Press: 701-716.
- Orange, C.J. 1961. Spawning of yellowfin tuna and skipjack in the eastern tropical Pacific, as inferred from studies of gonad development. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 5(6): 459-546.
- Otsu, T. and R.F. Sumida. 1968. Distribution, apparent abundance, and size composition of albacore (*Thunnus alalunga*) taken in the longline fishery based in American Samoa, 1954-65. U.S. Bur. Comm. Fish., Fish. Bull., 67(1): 47-69.
- Pannella, G. 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. Sci., 173(4002): 1124-1127.
- Pannella, G. 1974. Otolith growth patterns: an aid in age determination in temperate and tropical fishes. In T.B. Bagenal (ed.). The ageing of fish. Proc. Int. Symp. on the Ageing of Fish. Unwin Bros., Ltd., Surrey, England: 28-39.
- Pannella, G. 1980. Growth patterns in fish sagittae. In D.C. Rhoads and R.A. Lutz (eds.). Skeletal growth of aquatic organisms. Plenum Press, New York: 519-560.
- Ralston, S. and G.T. Miyamoto. 1983. Analyzing the width of daily otolith increments to age the Hawaiian snapper, *Pristipomoides filamentosus*. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 81(3): 523-535.
- Richards, F.J. 1959. A flexible growth function for empirical use. J. Exper. Botany, 10(29): 290-300.
- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. In W.S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett (eds.) Fish physiology. Academic Press, New York: 786 pp.
- Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38(9): 1128-1140.
- Shomura, R.S. and B.A. Keala. 1963. Growth and sexual dimorphism in growth of bigeye tuna (*Thunnus obesus*): a preliminary report. FAO Fish. Rep., 6(3): 1409-1417.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 1969. Biometry. W.H. Freeman and Co., San Francisco: 776 pp.
- Suzuki, Z. 1971. Comparison of growth parameters estimated for the yellowfin tuna in the Pacific Ocean (in Japanese with English synopsis). Bull. Far Seas Fish. Res. Lab. (Shimizu), 5: 89-105.
- Suzuki, Z. 1974. Re-examination of scale reading method of yellowfin tuna taken in the western and central Pacific Ocean. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab. (Shimizu), 10: 157-177.
- Taubert, B.D. and D.W. Coble. 1977. Daily rings in otoliths of three species of Lepomis and Tilapia mossambica. J. Fish. Res. Board Can., 34(3): 332-340.
- Tishler, A. and I. Zang. 1981. A new maximum likelihood algorithm for piecewise regression. J. Am. Stat. Assoc., 76(376): 980-987.

- Uchiyama, J.H. and P. Struhsaker. 1981. Age and growth of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, and yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, as indicated by daily growth increments of sagittae. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 79(1): 151-162.
- Wankowski, J.W.J. 1981. Estimated growth of surface-schooling skipjack tuna, Katsuwonus pelamis, and yellowfin tuna, Thunnus albacares, from the Papua New Guinea region. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 79(3): 517-545.
- Watabe, N., K. Tanaka, J. Yamada and J.M. Dean. 1982. Scanning electron microscope observations of the organic matrix in the otolith of the teleost fish *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus) and *Tilapia nilotica* (Linnaeus). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 58(1): 127-134.
- Wild, A. and T.J. Foreman. 1980. The relationship between otolith increments and time for yellowfin and skipjack tunas marked with tetracycline. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 17(7): 507-560.
- Wonnacott, T.H. and R.J. Wonnacott. 1977. Introductory statistics. Third edition. J. Wiley and Sons, New York: 650 pp.
- Yabuta, Y., M. Yukinawa and Y. Warashina. 1960. Growth and age of yellowfin tuna II. Age determination (scale method) (in Japanese with English summary). Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab., 12: 63-74.
- Yang, R., Y. Nose and Y. Hiyama. 1969. A comparative study on the growth of yellowfin tunas from the Atlantic and Pacific Oceans. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab. (Shimizu), 2: 1-21.