

COMISIÓN INTERAMERICANA DEL ATÚN TROPICAL

COMITÉ CIENTÍFICO ASESOR

15ª REUNIÓN

La Jolla, California, EE. UU.

10-14 de junio de 2024

DOCUMENTO SAC-15 INF-P

SÍNTESIS DE LAS INVESTIGACIONES EN EL LABORATORIO DE ACHOTINES

Daniel Margulies, Yole Buchalla, Susana Cusatti, Vernon P. Scholey y Jeanne B. Wexler

ÍNDICE

1. Introducción.....	1
2. Investigación del ciclo vital temprano de los atunes.....	1
3. El Laboratorio de Achotines y el programa de la CIAT del ciclo vital temprano	2
4. Investigación del atún aleta amarilla.....	3
5. Vínculos prometedores entre la investigación de la vida temprana del aleta amarilla y la evaluación de poblaciones	5
6. Consideraciones sobre futuras investigaciones en el Laboratorio de Achotines	9
Referencias	9

1. INTRODUCCIÓN

Las etapas de huevo, larval, y juvenil de los peces marinos son caracterizadas por tasas altas de mortalidad y crecimiento. La mayoría de los peces marinos, particularmente las especies pelágicas, son muy fecundos, producen huevos y larvas pequeños, y se alimentan y crecen en ecosistemas acuáticos complejos. La identificación de los factores ambientales o biológicos más importantes en el control de la supervivencia durante las etapas tempranas de vida de los peces marinos es una herramienta potencialmente potente en la evaluación de las poblaciones.

Ya que las tasas vitales (mortalidad y crecimiento) durante las etapas tempranas de vida de los peces marinos son altas y variables, cambios pequeños en esas tasas pueden ejercer efectos importantes sobre las propiedades de los supervivientes y el reclutamiento potencial (Houde 1989). Comprender y predecir los factores que más afectan la supervivencia antes del reclutamiento son objetivos clave de los programas de investigación pesquera.

2. INVESTIGACIÓN DEL CICLO VITAL TEMPRANO DE LOS ATUNES

La Convención de Antigua estipula que la Comisión desempeñará las siguientes funciones, dando prioridad a los atunes y especies afines:

“promover, llevar a cabo y coordinar investigaciones científicas sobre la abundancia, biología y biometría en el Área de la Convención de las poblaciones de peces abarcadas por esta Convención y, según sea necesario, de las especies asociadas o dependientes, y sobre los efectos de los factores naturales y de las actividades humanas sobre las existencias de esas poblaciones y especies;”

Aunque décadas de investigación han producido información considerable sobre las poblaciones de atunes adultos, se sabe relativamente poco acerca de las etapas del ciclo vital temprano y los factores que

afectan la supervivencia antes del reclutamiento. Los atunes constituyen una de las poblaciones de peces marinos de mayor valor comercial del mundo (FAO 2014), y la variabilidad del reclutamiento es uno de los factores más importantes que afectan las fluctuaciones de las poblaciones (CIAT 2004).

Las poblaciones de atunes son caracterizadas por fluctuaciones de orden de magnitud del reclutamiento, pero los conocimientos de los mecanismos subyacentes que controlan la variabilidad del reclutamiento siguen pobres. El atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) es reclutado a la pesquería de superficie en el Océano Pacífico oriental (OPO) a una talla de 30 cm y una edad de 6 meses, aproximadamente (Aires-da-Silva y Maunder 2012). El reclutamiento del aleta amarilla en el OPO ha fluctuado por un factor de 3.2 durante los últimos 30 años (Minte-Vera *et al.* 2014). El aleta amarilla es muy fecundo (fecundidad por camada > 1.000.000 ovocitos por hembra) y desova casi a diario durante sus períodos reproductivamente activos (Schaefer 2001). Las etapas tempranas de vida de la especie son caracterizadas por tasas de mortalidad y metabólicas elevadas y crecimiento exponencial (Margulies *et al.* 2007a, Wexler *et al.* 2007). Este patrón de reproducción y ciclo vital temprano tiene un potencial fuerte para la regulación del reclutamiento durante las etapas larval o juvenil temprana, cuando el número inicial en una cohorte es grande y las tasas vitales (mortalidad y crecimiento) son altas (Houde 1987, Margulies *et al.* 2001). La mayoría de los atunes muestran patrones similares de potencial de reproducción elevado y etapas de vida antes del reclutamiento caracterizadas por crecimiento rápido y mortalidad elevada (Davis *et al.* 1991, Tanaka *et al.* 1996, Margulies *et al.* 2007a).

Antes de los años 1980, habían sido emprendidos pocos estudios para examinar los mecanismos que controlan la supervivencia de los atunes antes del reclutamiento o para estimar sus tasas vitales durante las etapas tempranas de la vida. Estas consideraciones llevaron al establecimiento por la CIAT de un laboratorio de investigación en la Bahía de Achotines en la República de Panamá, con el propósito de estudiar el ciclo vital temprano de los atunes y especies afines (escómbridos).

3. EL LABORATORIO DE ACHOTINES Y EL PROGRAMA DE LA CIAT DEL CICLO VITAL TEMPRANO

El Laboratorio de Achotines está situado en la punta sur de la Península de Azuero en la Provincia de Los Santos, República de Panamá (Figura 1), en la porción noroeste del Golfo de Panamá. La plataforma continental es bastante estrecha en este lugar: el contorno de profundidad de 200 metros se encuentra a solamente 6 a 10 km del litoral. Esto brinda a los científicos del laboratorio un fácil acceso a aguas oceánicas donde ocurre desove de atunes en todos los meses del año. La temperatura superficial del mar fluctúa entre 21° y 29°C.

El programa de investigación del ciclo vital temprano abarca estudios de laboratorio y de campo de los escómbridos tropicales, con la finalidad de obtener un mayor conocimiento de los procesos de reclutamiento y de los factores que lo afectan. Investigaciones anteriores del reclutamiento de los peces de otros tipos sugieren que factores abióticos, tales como temperatura, luz, patrones de corrientes, y condiciones de viento, y biológicos, tales como alimentación, crecimiento, y depredación, pueden afectar el reclutamiento (Houde 1997). Ya que la supervivencia de los peces antes del reclutamiento es controlada probablemente por una combinación de estos factores, el programa de investigación de la CIAT toma en cuenta la interacción entre el sistema biológico y el ambiente físico (Lauth y Olson 1996, Owen 1997).

La investigación de los escómbridos tropicales en el Laboratorio de Achotines ha consistido en dos fases distintas. La primera fue dirigida predominantemente a los escómbridos tropicales costeros, principalmente el barrilete negro (*Euthynnus lineatus*), las melvas (*Auxis* spp.), sierras/carite (*Scomberomorus sierra*), y el bonito (*Sarda orientalis*), durante el período de 1984 a 1995. A partir de 1996, el enfoque de la investigación cambió a la biología reproductora y el ciclo vital temprano del atún aleta amarilla, utilizando huevos puestos por aletas amarillas reproductores cautivos.

Se está llevando a cabo un proyecto adicional durante 2022-2024 para desarrollar un plan a largo plazo

para fortalecer las investigaciones en el Laboratorio de Achotines. Los objetivos del plan son diversificar y fortalecer las investigaciones realizadas en el laboratorio como apoyo a una amplia variedad de actividades de investigación en el marco del Plan Científico Estratégico. También se están desarrollando nuevas fuentes de financiamiento para apoyar la mejora de la infraestructura (ver el Informe de actividades del personal, Proyecto U.1.a.)

El Laboratorio de Achotines también apoya periódicamente las investigaciones de otros científicos de la CIAT para estudios de métodos de reducción de captura incidental, así como estudios de comportamiento, alimentación, y marcado de atunes. Por ejemplo, durante 2021-2022, el Laboratorio de Achotines apoyó un estudio realizado por científicos de la *International Seafood Sustainability Foundation* (ISSF) para distinguir acústicamente el atún aleta amarilla entre el aleta amarilla, el patudo y el barrilete antes de realizar lances cerqueros sobre plantados. El estudio proporcionará nueva tecnología para minimizar la captura de aleta amarilla de talla reducida en las capturas con red de cerco sobre plantados (ver el Informe de actividades del personal, Proyecto M.1.c.).

En el presente informe, se resumen las investigaciones de la biología reproductora y el ciclo vital temprano del atún aleta amarilla realizadas en el Laboratorio de Achotines. Se resumen asimismo los resultados más importantes de la investigación, y se presentan breves síntesis de las cuatro áreas de investigación muy prometedoras para establecer un vínculo con la investigación en materia de evaluación de poblaciones.

4. INVESTIGACIÓN DEL ATÚN ALETA AMARILLA

4.1. Investigaciones de la biología reproductora y el ciclo vital temprano del atún aleta amarilla

Desde 1996 hasta el presente, la CIAT ha realizado investigaciones de la biología reproductora en cautiverio y del ciclo vital temprano del atún aleta amarilla (Margulies *et al.* 2016). El objetivo de las investigaciones es desarrollar conocimientos más completos de los procesos de mortalidad diaria que ocurren durante las etapas de vida antes del reclutamiento (etapas larval y juvenil temprano) y cómo la mortalidad es afectada por factores ambientales y biológicos clave. La meta final del programa experimental sobre el ciclo vital temprano es la contribución de nuevos conocimientos de la variabilidad del reclutamiento. La capacidad de pronosticar el reclutamiento del aleta amarilla, antes de la edad de ingreso a la pesquería (seis meses), sería una herramienta poderosa para la evaluación de poblaciones.

La investigación del aleta amarilla en el Laboratorio de Achotines se ha enfocado en aspectos importantes del crecimiento adulto, dinámica de desove, genética de los desovadores, desarrollo en las primeras etapas de vida, dinámica de crecimiento de larvas y juveniles tempranos (en el laboratorio e *in situ*), y los efectos de importantes factores físicos sobre la supervivencia y crecimiento de los pre-reclutas. Se resumen los resultados de esta investigación en una [serie de publicaciones](#), disponibles en el portal de internet de la CIAT. Fondos para apoyar la investigación y las mejoras de la infraestructura necesarias para realizar investigaciones del aleta amarilla en el Laboratorio de Achotines fueron proporcionados por la CIAT, la *Overseas Fishery Cooperation Foundation* (OFCF) de Japón, la *Japan International Cooperation Agency* (JICA), la *Japan Science and Technology Agency* (JST), la Unión Europea, la *International Seafood Sustainability Foundation* (ISSF), y la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA) de EE. UU.

4.2. Resultados de investigación clave de los estudios del atún aleta amarilla

Los estudios de la biología reproductora y el ciclo vital temprano del atún aleta amarilla realizados desde 1996 en el Laboratorio de Achotines han contribuido de forma significativa a los conocimientos de la biología del aleta amarilla y los factores que afectan la supervivencia antes del reclutamiento. Los resultados clave del programa de investigación del aleta amarilla son los siguientes.

1. Se estableció una población desovadora de aleta amarilla, que representa la primera ocasión en todo el mundo de desove sostenido de aleta amarilla en instalaciones terrestres. En octubre de 2021 se

alcanzó un hito de 25 años de desove sostenido de aletas amarillas en el Laboratorio de Achotines. La dinámica del desove, el crecimiento, la genética, fisiología, y ciclo vital temprano del aleta amarilla fueron estudiados durante múltiples años. En 2024, el Grupo de Evaluación de Poblaciones de la CIAT está utilizando las estimaciones históricas de supervivencia y crecimiento de los aletas amarillos reproductores para refinar los análisis actualizados sobre los modelos del ciclo vital del aleta amarilla (Proyecto H.1.b).

2. Se elaboraron métodos para la captura, traslado y cría del aleta amarilla. Una dieta de 50% calamar y 50% peces, como machuelos o anchoveta, parece brindar una nutrición adecuada para los aletas amarillos reproductores y sostiene un desove casi continuo. Las estimaciones del crecimiento en talla de los peces cautivos disminuyeron a medida que aumentó la talla de los peces, y variaron de 18 a 37 cm año⁻¹ durante 1996-2001 y de 11 a 62 cm año⁻¹ durante 1999-2014. Se estimó el crecimiento en peso en 11 a 26 kg año⁻¹ durante 1996-2001 y 4 a 36 kg año⁻¹ durante 1999-2014, y estas estimaciones asimismo disminuyen a medida que aumenta el peso de los peces. El ambiente estable de los tanques en tierra parece fomentar buena salud y desove sostenido en el aleta amarilla (Wexler *et al.* 2003).
3. Se describieron los patrones de desove del aleta amarilla en relación con factores físicos y biológicos. Los peces reproductores siguieron desovando mientras recibieron raciones diarias adecuadas de alimento y la temperatura del agua fue >23.3° C. La temperatura del agua parece ser el principal factor exógeno que controla la ocurrencia y hora del desove del aleta amarilla. Los comportamientos de cortejo y desove son ritualizados, y el aleta amarilla parece poseer la capacidad de ajustar los tiempos y los procesos finales de maduración del desove con base en cambios diminutos de la temperatura del agua (Margulies *et al.* 2007b).
4. Se estimó la edad de primer desove de las aletas amarillas hembras en cautiverio en entre 1.3 y 2.8 años, con un promedio ligeramente inferior a los 2.0 años. Durante períodos de tiempo cortos (<1 mes), las hembras desovadoras incrementaron su producción de huevos entre 30 y 234% en reacción a aumentos a corto plazo de la ración diaria de entre 9 y 33%. La capacidad de incrementar la producción de huevos en reacción a una mayor abundancia de alimento posee significado adaptativo, y permitiría al aleta amarilla aprovechar recursos alimenticios distribuidos irregularmente y aumentos periódicos de producción en el océano (Margulies *et al.* 2007b).
5. Se realizó un seguimiento genético de los aletas amarillos reproductores mediante una comparación de la variación del ADN mitocondrial de las hembras desovadoras con aquella de sus huevos y larvas. Se ha completado un análisis genético actualizado de las hembras reproductoras de Achotines y en abril de 2023 se publicó un manuscrito (Cusatti *et al.* 2022). Estos análisis identificaron hembras desovadoras individuales y brindaron estimaciones de la periodicidad de su desove. Hembras individuales son capaces de desovar a diario durante períodos extendidos, siempre que permanezcan en la gama adecuada de temperatura del agua (>23.3°C) y tengan suficiente alimento.
6. La temperatura del agua está relacionada de forma inversa y significativa con el tamaño de los huevos, la duración de la etapa de huevo, el tamaño de las larvas en el momento de eclosión, y la duración de la etapa larval de saco vitelino del aleta amarilla. En promedio, los huevos fertilizados del aleta amarilla tienen un diámetro de 1.0 mm y un peso seco de 43 µg. Las larvas eclosionadas miden en promedio 2.5 mm TE y pesan 30 µg, y las larvas en primera alimentación 3.3 mm TE y 22 µg. El potencial de crecimiento desde la etapa de larva temprana al tamaño de reclutamiento (30 cm, 6 meses de edad) es muy alto, cercano a 10⁶ a 10⁷ veces (Margulies *et al.* 2007b).
7. Se realizaron pruebas en el Laboratorio de Achotines para investigar la factibilidad de desarrollar aparatos para reducir la captura incidental, tales como rejillas clasificadoras y cortinas de burbujas, que permitirían a los peces pequeños escapar de la red de cerco, pero retendrían a los peces grandes. Los resultados de las pruebas indican que los aletas amarillos nadan a través de las rejillas clasificadoras, y

se muestran reacios a pasar por las cortinas de burbujas. Otros proyectos de investigación relacionados con los estudios de reducción de captura incidental de la CIAT han sido apoyados por el Laboratorio de Achotines. Un proyecto fue financiado por la Unión Europea y consistió en un estudio de viabilidad del uso de materiales biodegradables para [construir plantados](#) (SAC-11-11). Se obtuvieron datos preliminares sobre la durabilidad de materiales biodegradables para construir plantados. Esta investigación continuará durante 2024-2025, y se probarán prototipos de materiales biodegradables durante 18 meses en un conjunto desplegado desde una jaula marina anclada frente a la costa del Laboratorio de Achotines (Proyecto M.5.d). El otro proyecto, financiado por la *International Seafood Sustainability Foundation* (ISSF), consistió en estudios por los Dres. Gala Moreno y Guillermo Boyra de las propiedades acústicas del aleta amarilla como forma de distinguir entre especies en la pesquería de cerco. Los datos preliminares fueron prometedores para determinar las relaciones entre la fuerza del blanco y el tamaño de los peces y las respuestas de frecuencia del aleta amarilla. La ISSF completó la segunda fase de investigaciones acústicas, descrita previamente, en mayo-junio de 2022 y una publicación está en preparación.

5. VÍNCULOS PROMETEDORES ENTRE LA INVESTIGACIÓN DE LA VIDA TEMPRANA DEL ALETA AMARILLA Y LA EVALUACIÓN DE POBLACIONES

5.1. Crecimiento del aleta amarilla larval y juvenil en el laboratorio e *in situ*

La variabilidad en la tasa instantánea de mortalidad o las tasas específicas de crecimiento pueden generar cambios importantes en la abundancia de la población en etapas definidas. La variabilidad del crecimiento por sí sola tiene el potencial de afectar la duración de las etapas y la mortalidad acumulativa durante las etapas larval y juvenil de vida de los peces marinos (Houde 1989). El Grupo de Ciclo Vital Temprano ha enfocado la mayor parte de sus esfuerzos experimentales con el aleta amarilla en investigaciones de la dinámica de crecimiento durante las etapas larval y juvenil temprana.

Desde 1997, se ha estudiado el crecimiento en el laboratorio de las larvas y juveniles de aleta amarilla criados de huevos de los aletas amarillos reproductores cautivos. Se han investigado los efectos de la disponibilidad de alimento, la temperatura del agua, y otros factores físicos sobre la supervivencia y crecimiento de las larvas y juveniles de aleta amarilla hasta 118 días después de la [eclosión](#). El crecimiento de las larvas tempranas (las dos primeras semanas) es exponencial en talla y peso ($<0,35$ mm día⁻¹ de talla y 20 a 35% de peso del cuerpo día⁻¹), pero el crecimiento aumenta significativamente durante las etapas larval tardía y juvenil temprana ($>0,6$ mm día⁻¹ y aprox. 20-50% de peso de cuerpo día⁻¹) (Figuras 2 y 3). Las larvas se vuelven piscívoras alrededor de los 6.5 mm TE, y cuándo comienza la piscivoría probablemente determina, en parte, el potencial de crecimiento del individuo. Las cohortes de laboratorio que son piscívoros tempranos (aprox. 6.0-7.0 mm TE) crecen más rápidamente, y los individuos que siguen zooplanctófagos crecen más lentamente y/o son comidos por los otros. El crecimiento temprano de los juveniles entre 18 y 118 días después de la eclosión es rápido y no lineal, entre 1.0 y 3.8 mm/día en talla (Figura 3). Este crecimiento es caracterizado por al menos dos escalones de crecimiento exponencial (Figura 4); entre 0.5 y 2 meses de edad, la tasa específica de crecimiento diario en talla es 3.5 veces mayor que entre los 2 y 4 meses de edad. Continúa el análisis del crecimiento juvenil temprano entre los 0.5 y 6 meses de edad, y se está ampliando durante 2024 con la añadidura de más datos de crecimiento juvenil temprano. En 2015, por primera vez en el mundo, se trasladaron aletas amarillas juveniles tempranos a una jaula marina frente al Laboratorio de Achotines, donde siguieron creciendo. Este éxito en la cría de juveniles de aleta amarilla brinda la oportunidad de estudiar experimentalmente, por primera vez, la dinámica de crecimiento y alimentación de todas las etapas de vida pre-reclutamiento (de 0 a 6 meses de edad) del aleta amarilla. Debido a las restricciones de viaje impuestas por el COVID-19, los estudios adicionales sobre el crecimiento de juveniles tempranos se retrasaron durante 2020-2021, pero se reanudaron en 2022-2023 y continuarán a mediados de 2024.

La regulación del crecimiento que depende de la densidad ha sido identificada como un factor potencialmente importante en el control de la supervivencia antes del reclutamiento (Shepherd y Cushing 1980, Rothschild 1986). En el caso del aleta amarilla, una mortalidad que depende de la densidad podría debilitar cualquier relación entre la producción de huevos y un reclutamiento consistente con la evaluación de la CIAT de la población de aleta amarilla (Minte-Vera *et al.* 2014). Es posible que la tasa relativa de crecimiento o una dependencia de la densidad en el éxito de alimentación y crecimiento durante la etapa larval pueda contribuir a variaciones en la supervivencia del aleta amarilla antes del reclutamiento. Un crecimiento más rápido acortaría el período de mayor vulnerabilidad a mortalidad diaria por depredación. Un índice de crecimiento larval o juvenil, quizá estimado por trimestre en el Golfo de Panamá, podría resultar útil como índice de la [fuerza del reclutamiento](#) (Proyecto G.3.a) (Margulies *et al.* 2007a). Este tipo de programa de muestreo para estimar el crecimiento juvenil *in situ* podría ser desarrollado en el Laboratorio de Achotines mediante un muestreo trimestral o estacional de juveniles capturados de noche y la determinación de la edad de los mismos. Hemos realizado análisis similares del crecimiento *in situ* durante ciertos años en el Golfo de Panamá, y descubrimos cierta correspondencia local entre altas tasas de crecimiento de larvas y las estimaciones de reclutamiento (Wexler *et al.* 2007). Nuestros resultados experimentales indicaron un comienzo temprano en el aleta amarilla de crecimiento sustancial dependiente de la densidad durante las primeras 3 semanas después de la eclosión. Incrementos de 2 a 4 veces en la densidad larval han resultado en déficits de crecimiento de hasta 56% durante las etapas larvales. También se observaron indicios indirectos fuertes de crecimiento dependiente de la densidad en cohortes larvales durante ciertos años en el Golfo de Panamá (Wexler *et al.* 2007). Nuestros resultados experimentales sugieren que la dependencia de densidad en el crecimiento persiste durante las etapas juveniles tempranas del aleta amarilla. Hasta efectos sutiles de densidad sobre el crecimiento durante la etapa pre-recluta relativamente larga (5 meses) podrían ejercer un efecto de “afinamiento” sobre el reclutamiento y la biomasa media de una cohorte (Margulies *et al.* 2016). Esta asociación será estudiada experimentalmente en el Laboratorio de Achotines durante 2024 (Proyecto G.3.a).

5.2. Efectos de turbulencia inducida por el viento sobre la supervivencia de aletas amarillas larvales

El éxito de alimentación de las larvas de peces marinos puede ser afectado por los niveles de turbulencia a microescala inducida por el viento en el ambiente de alimentación (Rothschild y Osborn 1988, Cury y Roy 1989). Es posible que la probabilidad de encontrar presas y de éxito de alimentación de las larvas aumente con incrementos de la turbulencia a microescala inducida por el viento hasta un nivel asintótico de viento y turbulencia y luego disminuye a niveles mayores de turbulencia (MacKenzie *et al.* 1994). Nuestros estudios de alimentación de larvas de aleta amarilla en Japón en 1992 indicaron un fuerte potencial de influencia de turbulencia a microescala sobre el éxito de alimentación de las larvas de aleta amarilla. Se ampliaron estas investigaciones durante 1997-2000 en una serie de experimentos de laboratorio en el Laboratorio de Achotines, en los que se examinó la supervivencia de las larvas de aleta amarilla durante la primera semana de alimentación bajo condiciones de microturbulencia variable. La turbulencia en los tanques experimentales fue medida como la velocidad horizontal media de un objeto de capacidad neutra de flotación en la superficie. En 1999 y 2000, estas velocidades fueron calibradas con velocidades medidas a profundidad con un medidor de corrientes microacústico. Margulies *et al.* (2016) resumieron los patrones de supervivencia en respuesta a microturbulencia experimental, y Kimura *et al.* (2004) presentaron resultados preliminares.

Nuestro análisis de los datos de 1997-2000 indica que la supervivencia durante la primera semana de alimentación es hasta 2.7 veces mayor con niveles intermedios de microturbulencia (aproximadamente $7.4 \times 10^{-9} \text{m}^2 \text{s}^{-3}$ a $2.25 \times 10^{-8} \text{m}^2 \text{s}^{-3}$ como tasa de disipación de energía) que con niveles bajos o altos (Figura 5). Usando un modelo de la capa de separación que equipara los niveles de microturbulencia en la capa de mezcla con la velocidad del viento, se hicieron estimaciones de la velocidad del viento óptima para la supervivencia de las

larvas de aleta amarilla, basadas en profundidades de 5-20 m para la concentración máxima de larvas (estimada a partir de datos en la literatura de estudios de larvas en el mar). Las estimaciones de la velocidad óptima del viento oscilan entre 2.0 y 4.5 m sec⁻¹. Estas estimaciones son las primeras reportadas para las etapas tempranas de vida del atún aleta amarilla, y unas de las primeras de los efectos de la microturbulencia sobre la supervivencia de larvas marinas basadas en [pruebas experimentales](#) extendidas (Proyecto N.1.b).

Se examinaron las velocidades del viento estimadas óptimas para la supervivencia de larvas para correlaciones con estimaciones históricas del reclutamiento de aleta amarilla en el OPO en áreas de 2°x2° seleccionadas. Se obtuvieron datos del periodo de 1987-2007 de varias fuentes (*Blended Sea Winds Database*, *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA), *National Environmental Satellite, Data, and Information Service* (NESDIS), *National Climatic Data Center* (NCDC)) (Zhang *et al.* 2006). Se estimó el porcentaje de días con velocidades de viento en un área de 2°x2° dada y se calcularon correlaciones con las estimaciones trimestrales de la CIAT del reclutamiento del aleta amarilla (con un retardo de seis meses para tomar en cuenta el desarrollo pre-recluta). Se observó un patrón espacial tanto latitudinal como longitudinal para las áreas seleccionadas (Figura 6). Las áreas más cercanas a la costa, al este de 100°O, presentaron valores positivos de correlación, mientras que los coeficientes de correlación se volvieron negativos más lejos de la costa y al oeste de 100°O. Las correlaciones de las áreas al sur de la línea ecuatorial fueron todas positivas. Se realizó el análisis de correlación también para combinaciones de trimestre-año (por ejemplo, trimestres 1 y 2, trimestres 1 y 3, etcétera). En el caso de las seis áreas con correlaciones positivas en la región sudeste del área del estudio, los trimestres 1 y 2 fueron los que más contribuyeron a la correlación positiva entre velocidad óptima del viento y reclutamiento. En casi todas estas regiones, las correlaciones se volvieron significativamente positivas cuando se consideraron solamente los dos primeros trimestres de cada año (el Área 11 frente a Perú fue marginalmente no significativa). Las áreas al oeste de 100°O mostraron correlaciones negativas independientemente de la combinación de trimestre-año.

El análisis de velocidad del viento-reclutamiento puede ser refinado y ampliado, pero este análisis es prometedor para la evaluación de los patrones de reclutamiento del aleta amarilla. En un manuscrito que se está preparando para su presentación se resume el análisis de velocidad del viento-reclutamiento. El análisis de correlación aquí descrito incluye variables con distintas escalas espaciales (estimaciones de reclutamiento en el OPO entero, pero estimaciones de velocidad del viento en áreas de 2°x2°). Una cobertura geográfica más extensa mejoraría el análisis, y el desarrollo continuo de componentes espaciales para las estimaciones de reclutamiento de la CIAT por parte del Grupo de Evaluación de Poblaciones, permitirían examinar los datos de velocidad del viento y reclutamiento en escalas espaciales similares.

5.3. Estudios comparativos del ciclo vital temprano del aleta amarilla y el aleta azul del Pacífico

En 2011, la CIAT, la Universidad Kindai (KU) de Japón, y la Autoridad de los Recursos Acuáticos de Panamá (ARAP) comenzaron un estudio comparativo, de cinco años de duración, de la biología reproductora y ciclo vital temprano de los atunes aleta amarilla y aleta azul del Pacífico (*Science and Technology Research Partnership for Sustainable Development*, SATREPS). El proyecto fue financiado hasta marzo de 2016 por la *Japan International Cooperation Agency* (JICA) y la *Japan Science and Technology Agency* (JST), y ha sido realizado principalmente en el Laboratorio de Achotines y en los laboratorios pesqueros de la Universidad Kindai en la Prefectura de Wakayama, Japón. Durante 2017-2024 continuaron los estudios comparativos, usando fondos existentes para el programa de la Universidad Kindai y la CIAT. Los estudios son los primeros en el mundo en investigar importantes aspectos comparativos de la biología reproductora, genética, y ciclo vital temprano de [los atunes aleta azul del Pacífico y aleta amarilla](#) (Proyecto G.2.a). Aunque el aleta azul del Pacífico es una especie templada a subtropical y el aleta amarilla es tropical a subtropical en su vida adulta, las etapas tempranas de vida de ambas especies precisan ecosistemas de agua cálida (> 24°C) como zonas de cría, presentando así antecedentes comunes para estudios comparativos. Se usarán los resultados de los experimentos para un modelado comparativo de los procesos de mortalidad que

ocurren durante las etapas de vida de ambas especies antes del reclutamiento. Un objetivo adicional del Proyecto es desarrollar tecnologías para la acuicultura de aletas amarillas juveniles, incluyendo jaulas marinas. Tal como se comenta en la sección 5.1, en 2015, por primera vez en el mundo, juveniles tempranos de aleta amarilla fueron trasladados a una jaula marina frente al Laboratorio de Achotines y criados en la misma. Los juveniles en esta serie de cría sobrevivieron hasta 158 días después del eclosionar. Durante 2022-2024, se ha enfatizado la investigación experimental del aleta amarilla juvenil en el Laboratorio de Achotines.

Durante 2024 continúan los experimentos comparativos, pero los resultados preliminares indican que las larvas del aleta azul del Pacífico eclosionan y comienzan a comer cuando son ligeramente más grandes que el aleta amarilla. Las larvas de aleta azul, con su mayor tamaño y mayores reservas endógenas de energía, muestran una mayor resistencia a la inanición en la etapa de primera alimentación (9-26 horas más, según la temperatura) comparadas con el aleta amarilla. No obstante, su mayor tamaño no otorga ninguna ventaja aparente a las larvas de aleta azul del Pacífico en larvas en crecimiento o supervivencia cuando el alimento prevalente es microzooplancton pequeño (Figura 7). Las larvas de aleta amarilla muestran un potencial de crecimiento y supervivencia mayores al alimentarse con microzooplancton pequeño, particularmente en concentraciones de alimento más bajas (<500 microzooplancton/L). Sin embargo, el mayor tamaño de las larvas de aleta azul del Pacífico podría otorgar ventajas de alimentación y crecimiento al alimentarse de zooplancton grande, y se continúa investigando esta hipótesis experimentalmente en 2024. Los resultados de experimentos comparativos indican que las etapas larvales del aleta amarilla pueden ser caracterizadas por un patrón de alimentación más flexible, con una mejor capacidad de utilizar los niveles de presas microzooplanctónicas bajas o imprevisibles que ocurren en los hábitats de cría en el Pacífico tropical y subtropical. Las etapas larvales del aleta azul del Pacífico pueden ser caracterizadas por un patrón de alimentación “encaje-desencaje”, con un encaje con concentraciones mayores de alimento necesario para soportar la supervivencia larval. Es posible que estos requisitos de alimento más abundante sean satisfechos en las zonas de cría de las larvas de aleta azul del Pacífico por remolinos y frentes convergentes que sirven para concentrar y retener las presas de las larvas. Sin embargo, no queda claro cómo la presión de depredación pueda interactuar con el éxito de alimentación de las larvas para afectar la dinámica de la mortalidad larval de las dos especies.

5.4. Efectos del cambio climático y de impactos antropogénicos sobre los huevos y larvas de aleta amarilla

La evaluación del quinto Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC) (Stocker *et al.* 2013) estima una disminución media global del pH superficial del océano de 0.30-0.32 antes de 2100 debido a concentraciones crecientes de dióxido de carbono disuelto (pCO_2), proveniente de actividades antropogénicas. Se predice que en regiones del Océano Pacífico donde desova y crece el atún aleta amarilla, el pH medio del agua superficial disminuirá entre 0.26 y 0.49 unidades de pH antes de 2100 (Ilyina *et al.* 2013). La acidificación oceánica es motivo de preocupación por sus efectos potenciales sobre el crecimiento, desarrollo, y supervivencia de las etapas tempranas de vida de los atunes en hábitats oceánicos y sobre la extensión espacial de hábitats adecuados para los atunes.

A fin de investigar los efectos potenciales de la acidificación oceánica sobre las etapas tempranas de vida del aleta amarilla, múltiples organizaciones colaboradoras realizaron un estudio en el Laboratorio de Achotines en 2011. Se realizaron dos pruebas separadas para probar el efecto de un incremento de pCO_2 sobre huevos y sobre larvas en las etapas de saco vitelino y primera alimentación. Los niveles de acidificación probados variaron del nivel actual a los niveles predichos para ciertas áreas del Pacífico en los próximos 100 años (futuro cercano) a 300 años (largo plazo). Los resultados variaron entre pruebas, pero, con niveles de acidificación similares a aquellos predichos para el futuro cercano, indicaron una reducción potencial significativa de la supervivencia (Figura 8) y el tamaño de las larvas y tiempos de eclosión prolongados (Bromhead *et al.* 2015). Un análisis histológico del desarrollo de los órganos en larvas indicó

efectos letales y subletales sobre los órganos larvales con niveles de pH todavía más altos que aquellos en los que se detectaron efectos significativos sobre la supervivencia y el crecimiento (Frommel *et al.* 2016). Un tercer manuscrito del estudio, en el que se describen los efectos de la acidificación en el desarrollo de los otolitos en las larvas de aleta amarilla, fue publicado recientemente (Wexler *et al.* 2023).

Los efectos potenciales del cambio climático sobre las [etapas tempranas de vida](#) (Proyecto N.2.a) son una consideración importante en las evaluaciones futuras de los atunes en el OPO. El grupo de Bromhead *et al.* celebró un taller en Sydney, Australia, en enero de 2016, para analizar la situación actual con respecto a información sobre los efectos de la acidificación oceánica sobre las pesquerías pelágicas en el Océano Pacífico, y examinar opciones para evaluar el impacto sobre los recursos atuneros. Los resultados del taller se han incorporado a estudios de modelado de los efectos de la acidificación sobre la abundancia de larvas de aleta amarilla en el Pacífico tropical (Senina *et al.* 2018). Un manuscrito adicional que utiliza los resultados experimentales de los estudios larvarios fue publicado en abril de 2022 (Nicol *et al.* 2022); este estudio fue desarrollado para modelar los efectos de la acidificación del océano en las poblaciones de aleta amarilla del Pacífico. No queda claro que, si la acidificación aumenta a los niveles predichos para el Océano Pacífico, los atunes sean capaces de adaptarse a la acidificación mediante selección para individuos más resistentes (Bromhead *et al.* 2015). Tampoco queda claro si esta resistencia individual es heredable (Munday *et al.* 2012). Hasta la fecha, existen indicios que los niveles de acidificación oceánica de futuro cercano pueden ejercer efectos negativos significativos sobre el desarrollo de órganos, supervivencia y crecimiento de los huevos y larvas del atún aleta amarilla. Estos resultados permiten parametrizar modelos como SEAPODYM (Lehodey *et al.* 2008) para incluir los efectos de la acidificación y otras variables del cambio climático, como el calentamiento del océano, en el desarrollo de índices de hábitat de desove (Nicol *et al.* 2022).

6. CONSIDERACIONES SOBRE FUTURAS INVESTIGACIONES EN EL LABORATORIO DE ACHOTINES

Durante los próximos 10 años, las investigaciones realizadas en el Laboratorio de Achotines serán desarrolladas con la intención de mejorar los vínculos entre las investigaciones sobre el pre-reclutamiento realizadas por el Grupo de Ciclo Vital Temprano (CVT) y otros programas clave de investigación de la CIAT. Una mayor colaboración entre el Grupo de CVT y los Programas de Evaluación de Poblaciones y de Ecosistema y Captura Incidental será esencial para mejorar el análisis y modelado de la variabilidad del reclutamiento y los patrones de abundancia de los atunes en el Océano Pacífico. Los temas prioritarios de investigación que se llevarán a cabo en el Laboratorio de Achotines se centrarán en la dinámica de crecimiento y los procesos de densidad que operan durante las etapas juveniles tempranas del YFT (1-6 meses de edad), el posible marcado y liberación de YFT juveniles tempranos, e investigaciones experimentales sobre los efectos del cambio climático en las etapas de vida pre-reclutamiento (larvales y juveniles) del YFT. El Laboratorio de Achotines también apoyará algunas investigaciones sobre tecnologías de reducción de captura incidental de interés para la CIAT (Documento SAC-14-13).

REFERENCIAS

- Aires-da-Silva, A. and M. Maunder. 2012. Status of yellowfin tuna in the eastern Pacific Ocean in 2010 and outlook for the future. IATTC Stock Assessment Report 12.
- Bromhead, D., V. Scholey, S. Nicol, D. Margulies, J. Wexler, M. Stein, S. Hoyle, C. Lennert-Cody, J. Williamson, J. Havenhand, T. Ilyina, and P. Lehodey. 2015. The potential impact of ocean acidification upon eggs and larvae of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). Deep-Sea Res. II 113: 268279.
- Cusatti, S., D. Margulies, V. Scholey, Y. Sawada and Y. Agawa. 2022. Spawning ecology of captive yellowfin tuna broodstock inferred by the use of mitochondrial DNA sequencing analysis. Aquaculture Science 70(4): 331-342.
- Cury, P. and C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 670-680.

- Davis, T.L.O., V. Lyne, and G.P. Jenkins. 1991. Advection, dispersion and mortality of a patch of southern bluefin tuna larvae *Thunnus maccoyii* in the East Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73: 33-45.
- FAO. 2014. The state of world fisheries and aquaculture. FAO, Rome.
- Frommel, A.Y., D. Margulies, J.B. Wexler, M.S. Stein, V.P. Scholey, J.E. Williamson, D. Bromhead, S. Nicol, and J. Havenhand. 2016. Ocean acidification has lethal and sub-lethal effects on larval development of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 482: 18-24.
- Houde, E.D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symposium* 2: 1729.
- Houde, E.D. 1989. Comparative growth, mortality and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish. Bull.* 87: 471-495.
- Houde, E.D. 1997. Patterns and consequences of selective processes in teleost early life histories. In R.C. Chambers and E.A. Trippel (editors), *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*, Chapman and Hall, London: 173-196.
- IATTC-CIAT. 2004. Annual report of the Inter-Am. Trop. Tuna Comm. 2003, La Jolla, CA: 98 pp.
- Ilyina, T., K.D. Six, J. Segschneider, R. Maier-Reimer, H. Li, and I. Nunez-Riboni. 2013. The global ocean biogeochemistry model HAMOCC: model architecture and performance as component of the MPIEarth System Model in different CMIPS experimental realizations. *J. Adv. Model. Earth Syst.* 2013, <http://dx.doi.org/10.1002/jame.20017>.
- Kimura, S., H. Nakata, D. Margulies, J.M. Suter, and S.L. Hunt. 2004. Effect of oceanic turbulence on the survival of yellowfin tuna larvae. *Nippon Suisan Gakkaishi* 70: 175-178 (In Japanese with English abstract).
- Lauth, R.R. and R.J. Olson. 1996. Distribution and abundance of larval Scombridae in relation to the physical environment in the northwestern Panama Bight. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.* 21: 125-167.
- Lehodey, P., I. Senina, and R. Murtugudde. 2008. A Spatial Ecosystem and Populations Dynamics Model (SEAPODYM) modeling of tuna and tuna-like populations. *Prog. Oceanogr.* 78: 304-318.
- MacKenzie, B.R., T.J. Miller, S. Cyr, and W.C. Leggett. 1994. Evidence for a dome-shaped relationship between turbulence and larval fish ingestion rates. *Limnol. Oceanogr.* 39: 1790-1799.
- Margulies, D., J.B. Wexler, K.T. Bentler, J.M. Suter, S. Masuma, N. Tezuka, K. Teruya, M. Oka, M. Kanematsu, and H. Nikaido. 2001. Food selection of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, larvae reared in the laboratory. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.* 22: 9-51.
- Margulies, D., V.P. Scholey, J.B. Wexler, R.J. Olson, J.M. Suter, and S.L. Hunt. 2007a. A review of IATTC research on the early life history and reproductive biology of scombrids conducted at the Achotines Laboratory from 1985 to 2005. IATTC Special Report 16.
- Margulies, D., J.M. Suter, S.L. Hunt, R.J. Olson, V.P. Scholey, J.B. Wexler, and A. Nakazawa. 2007b. Spawning and early development of captive yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Fish. Bull.* 105: 249-265.
- Margulies, D., V.P. Scholey, J.B. Wexler, and M.S. Stein. 2016. Research on the reproductive biology and early life history of yellowfin tuna *Thunnus albacares* in Panama. Pages 77-114 In: D. Benetti, G.J. Partridge, and A. Buentello (eds.), *Advances in Tuna Aquaculture*, Elsevier-Academic Press.
- Munday, P.I., M.I. McCormick, M. Meekan, K.L. Dixon, D.P. Chivers, and M.C.O. Ferrari. 2012. Selective mortality associated with variation in CO₂ tolerance in a marine fish. *Ocean Acidif.* 1: 1-6.

- Nicol, S., P. Lehodey, I. Senina, D. Bromhead, A.Y. Frommel, J. Hampton, J. Havenhand, D. Margulies, P.L. Munday, V. Scholey, J.E. Williamson, and N. Smith. 2022. Ocean futures for the world's largest yellowfin tuna population under the combined effects of ocean warming and acidification. *Front. Mar. Sci.* 9: 816772.
- Owen, R.W. 1997. Oceanographic atlas of habitats of larval tunas in the Pacific Ocean off the Azuero Peninsula, Panama. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm.*, Data Report 9: 31 pp.
- Rothschild, B.J. 1986. *Dynamics of Marine Fish Populations*. Harvard Univ. Press, Cambridge: 277 pp.
- Rothschild, B.J. and T.R. Osborn. 1988. Small-scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plank. Res.* 10: 465-474.
- Schaefer, K.M. 2001. Reproductive biology of tunas. In B.A. Block and E.D. Stevens (editors), *Fish Physiology*, Vol. 19, Tuna: Physiology, Ecology, and Evolution, Academic Press, San Diego: 225-270.
- Senina, I., P. Lehodey, N. Smith, J. Hampton, C. Reid, and J. Bell. 2018. Impact of climate change on tropical tuna species and tuna fisheries in Pacific Island waters and high seas areas. Final report (CI-3) for SAN 6003922, Developed for Conservation International and Common Oceans ABNJ Program of UN-FAO.
- Shepherd, J.G. and D.H. Cushing. 1980. A mechanism for density-dependent survival of larval fish as the basis of a stock-recruitment relationship. *J. Conseil. International pour Explor. de la Mer* 185: 255-267.
- Stocker, T.F., D. Qin, G.K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, B. Bex, and B.M. Midgley. 2013. IPCC, 2013: climate change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group 1 to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Tanaka, M., T. Kaji, Y. Nakamura, and Y. Takahashi. 1996. Developmental strategy of scombrid larvae: high growth potential related to food habits and precocious digestive system development. In Y. Watanabe, Y. Yamashita, and Y. Oozeki (editors), *Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources*, A.A. Balkema, Rotterdam: 125-139.
- Wexler, J.B., V.P. Scholey, R.J. Olson, D. Margulies, A. Nakazawa, and J.M. Suter. 2003. Tank culture of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*: developing a spawning population for research purposes. *Aquaculture* 220: 327-353.
- Wexler, J.B., S. Chow, T. Wakabayashi, K. Nohara, and D. Margulies. 2007. Temporal variation in growth of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) larvae in the Panama Bight, 1990-97. *Fish. Bull.* 105: 1-18.
- Wexler, J.B., D. Margulies, V. Scholey, C. E. Lennert-Cody, D. Bromhead, S. Nicol, S.D. Hoyle, M. Stein, J.E. Williamson and J. Havenhand. 2023. The effect of ocean acidification on otolith morphology in larvae of a tropical, epipelagic fish species, yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 569: 151949.
- Zhang, H.-M., R.W. Reynolds, and J.J. Bates. 2006. Blended and gridded high-resolution global sea surface wind speed and climatology from multiple satellites: 1987-present. *Amer. Meteorological Soc.*, 2006 Annual Meeting, Paper #P2.23, Atlanta.

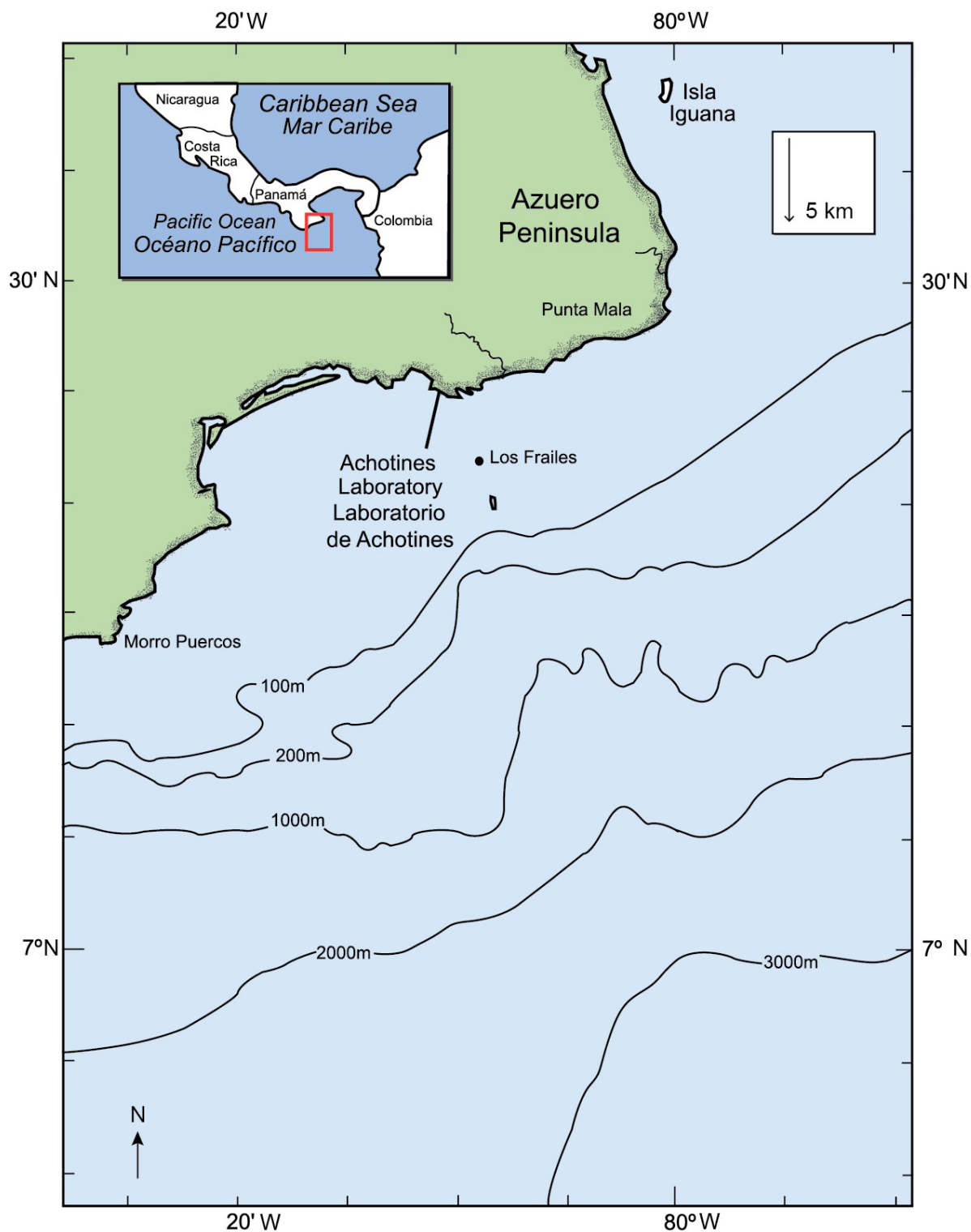
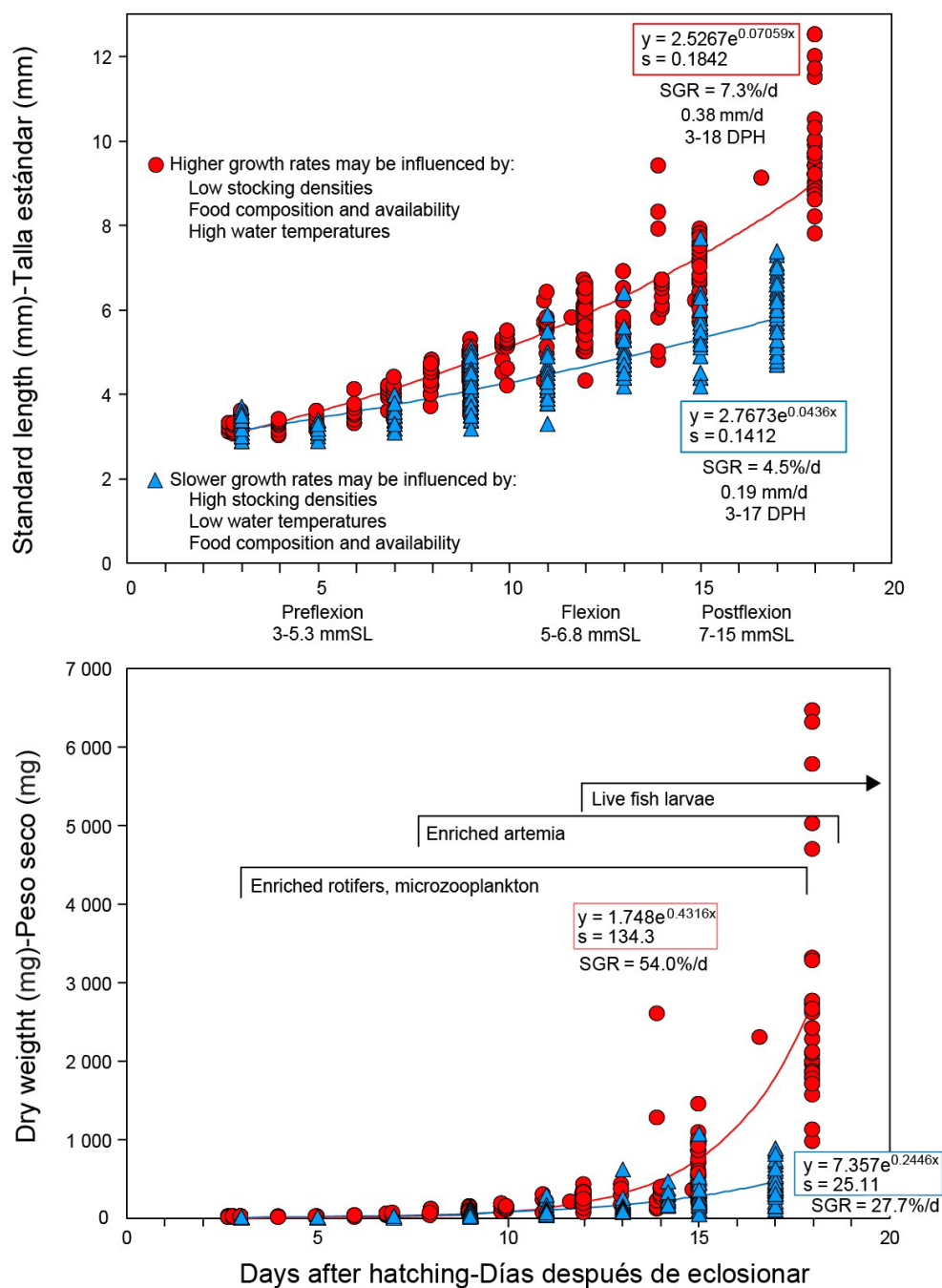


FIGURE 1. Location of the Achotines Laboratory, Republic of Panama.

FIGURA 1. Ubicación del Laboratorio de Achotines, República de Panamá.



(Stage terminology follows Kendall, et al. (1984))

FIGURE 2. Relationships between standard length (top panel) and dry weight (bottom panel) and age in days after hatching of yellowfin reared in the laboratory for the fastest- (red line) and slowest-growing (blue line) cohorts. Prey type at age routinely offered in the laboratory and stage terminology at standard length are also shown.

FIGURA 2. Relaciones entre talla estándar (panel superior) y peso seco (panel inferior) y edad en días desde eclosión de aletas amarillas criados en el laboratorio correspondientes a las cohortes de crecimiento más rápido (línea roja) y más lento (línea azul). Se indican también el tipo de presa por edad ofrecido rutinariamente en el laboratorio y la terminología estándar de etapas por talla estándar.

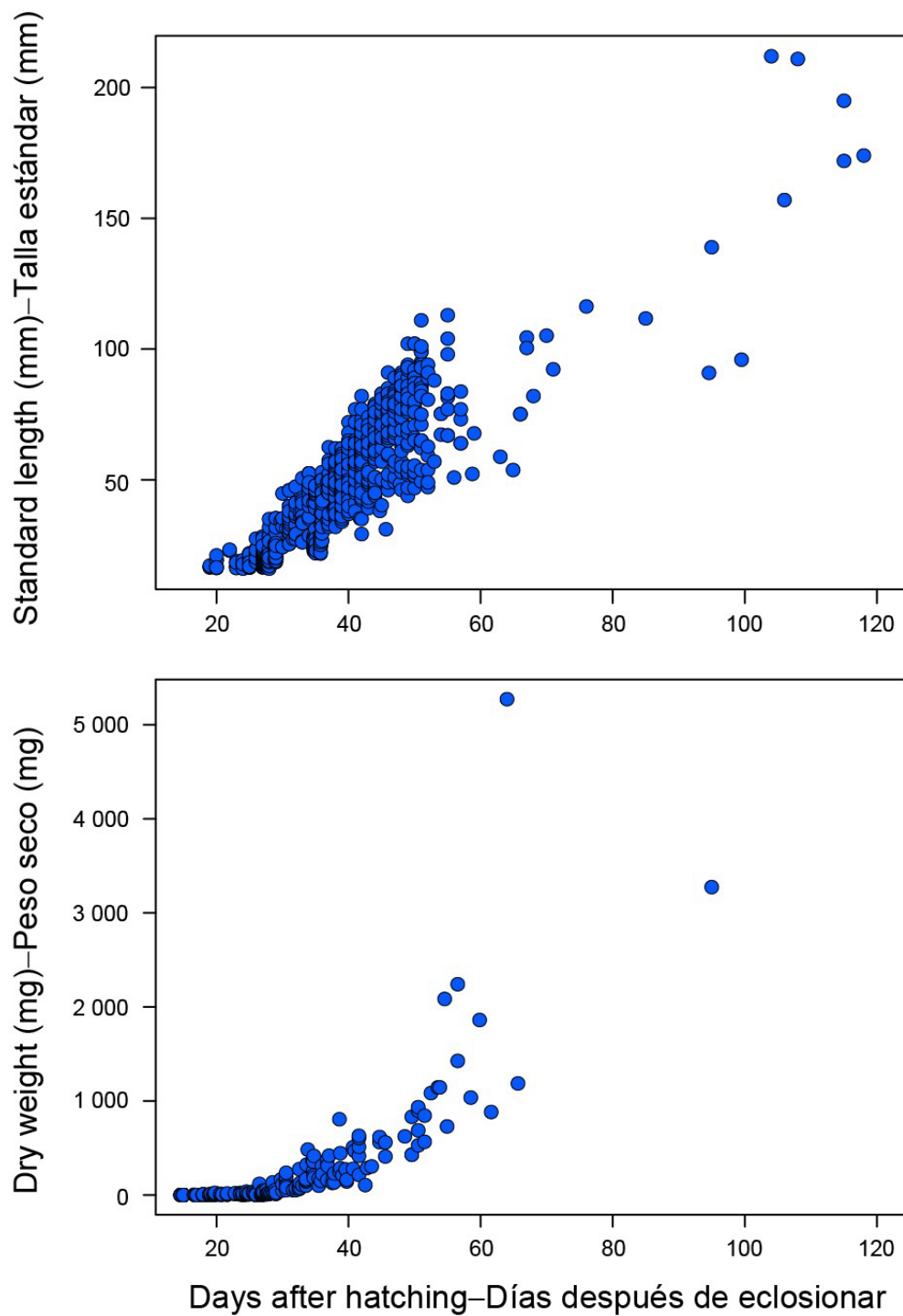


FIGURE 3. Growth in length (top panel) and dry weight (bottom panel) of yellowfin early-juveniles from 15 to 118 days after hatching in the laboratory.

FIGURA 3. Crecimiento en talla (recuadro superior) y peso seco (recuadro inferior) de aletas amarillas juveniles tempranos entre 15 y 118 días después de eclosionar en el laboratorio.

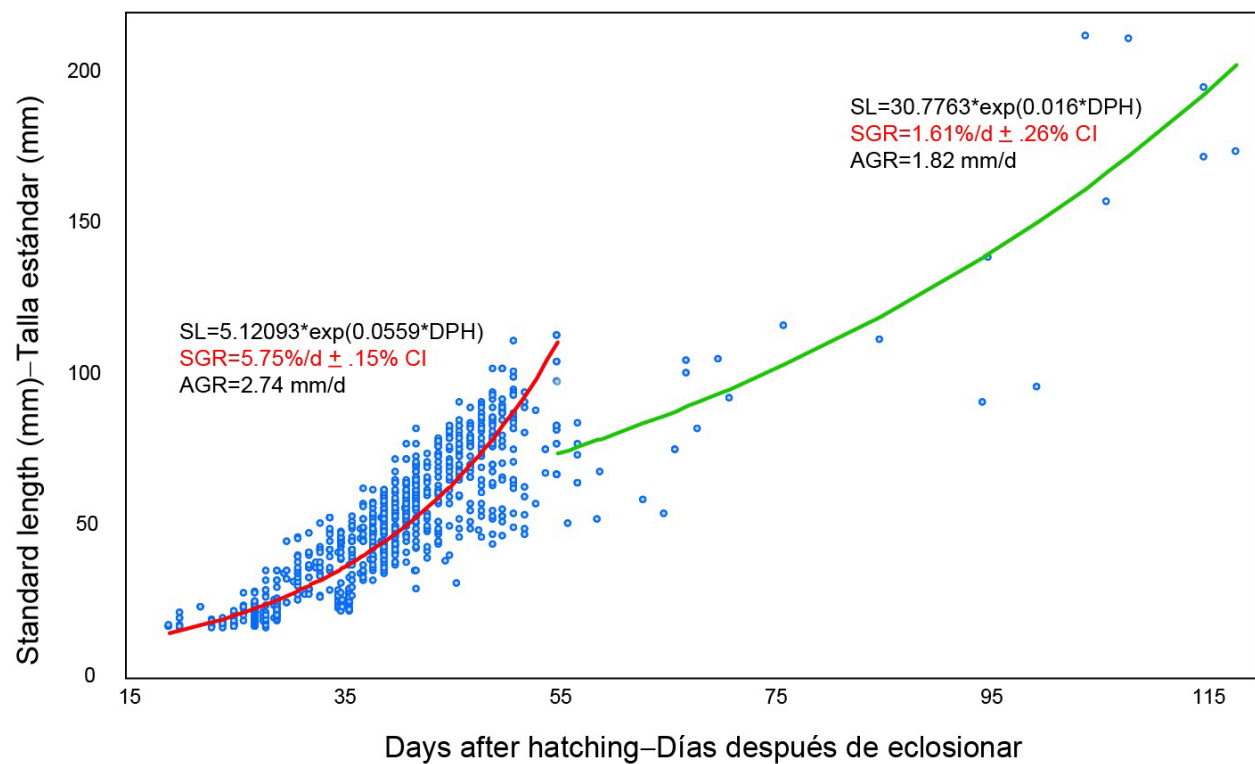


FIGURE 4. Standard length of early-juvenile yellowfin in two different growth stanzas.

FIGURA 4. Talla estándar de aletas amarillas juveniles tempranos en dos escalones de crecimiento diferentes.

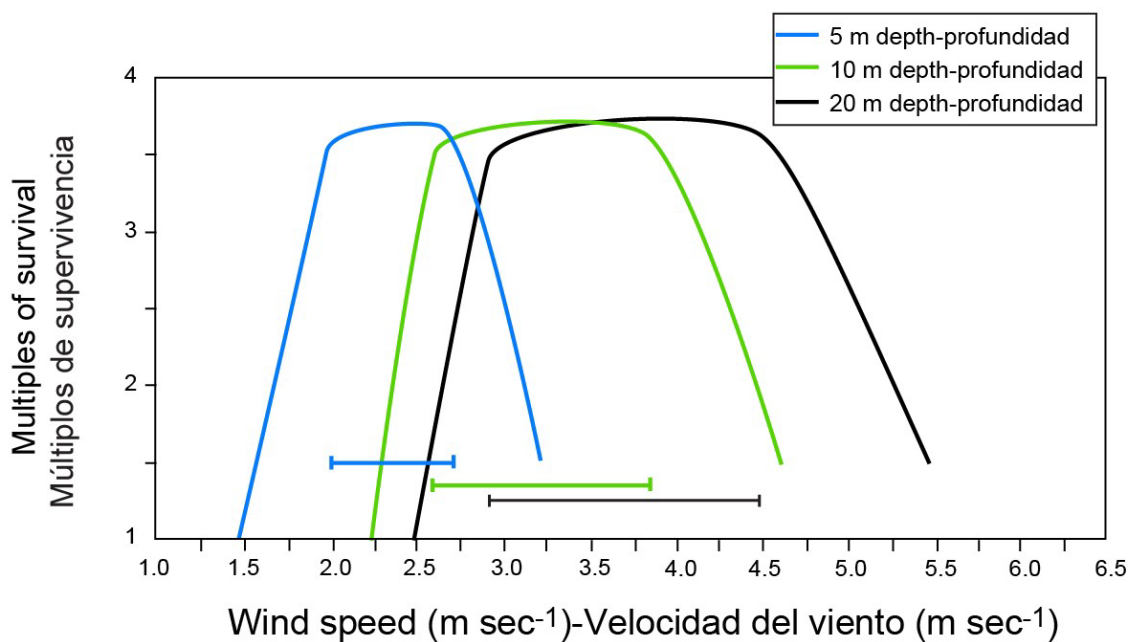
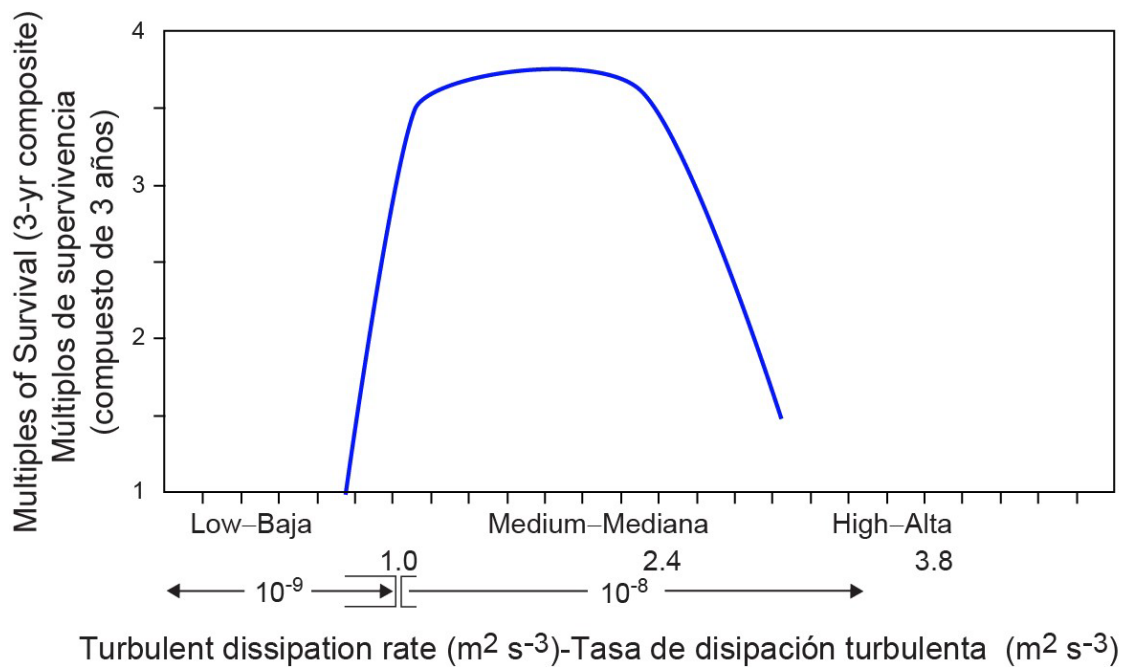


FIGURE 5. Relationship between microturbulence (estimated in the top panel as the turbulent dissipation rate and converted in the bottom panel to wind speed) and survival of yellowfin larvae during the first week of feeding. The survival curve is a smoothed, composite curve representing the mean survival estimated during 4 trials over 3 years.

FIGURA 5. Relación entre microturbulencia (estimada como tasa de disipación turbulenta y convertida en velocidad del viento en el panel inferior) y supervivencia de larvas de aleta amarilla durante la primera semana de alimentación. La curva de supervivencia es una curva compuesta suavizada que representa la supervivencia media estimada durante 4 pruebas en 3 años.

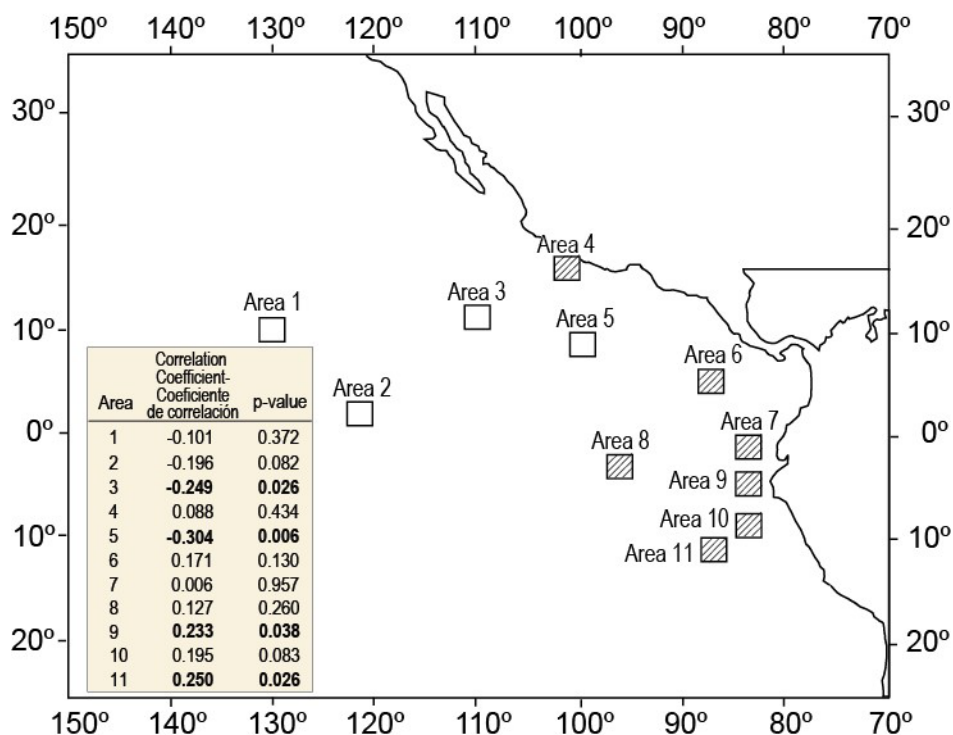
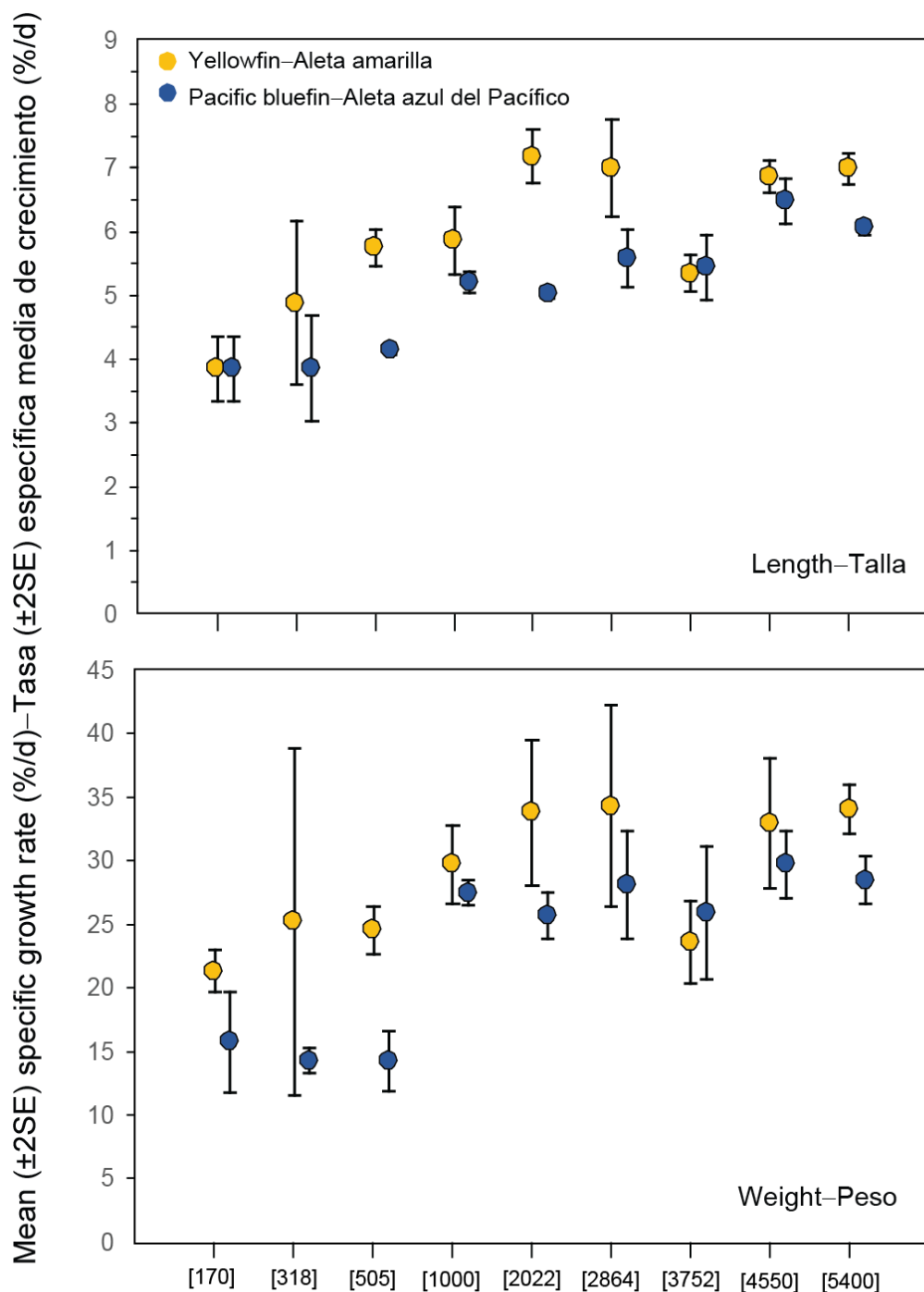


FIGURE 6. Correlation analysis results of recruitment (R) of yellowfin and the percentage of days with optimal wind speeds for selected 2°x2° areas of the eastern Pacific Ocean. Shaded boxes signify areas of positive correlation and open boxes negative correlation (bold values are statistically significant at an alpha level of 0.05).

FIGURA 6. Resultados del análisis de correlación del reclutamiento (R) de aleta amarilla y el porcentaje de días con vientos de velocidad óptima en áreas seleccionadas de 2°x2° en el Océano Pacífico oriental. Los cuadros sombreados señalan áreas de correlación positiva, y los blancos una correlación negativa (los valores en negritas son estadísticamente significativos en un nivel alfa de 0.05).



Mean daily food level (prey/L)–Nivel de alimento diario medio (presas/L)

FIGURE 7. Mean specific growth rates in standard length (top panel) and dry weight (bottom panel) for yellowfin and Pacific bluefin larvae over a range of mean daily food levels during the first 10 days of feeding.

FIGURA 7. Tasas específicas medias de crecimiento en talla estándar (panel superior) y peso seco (panel inferior) de larvas de aleta amarilla y aleta azul del Pacífico correspondientes a una gama de niveles medios de alimento diario durante los 10 primeros días de alimentación.

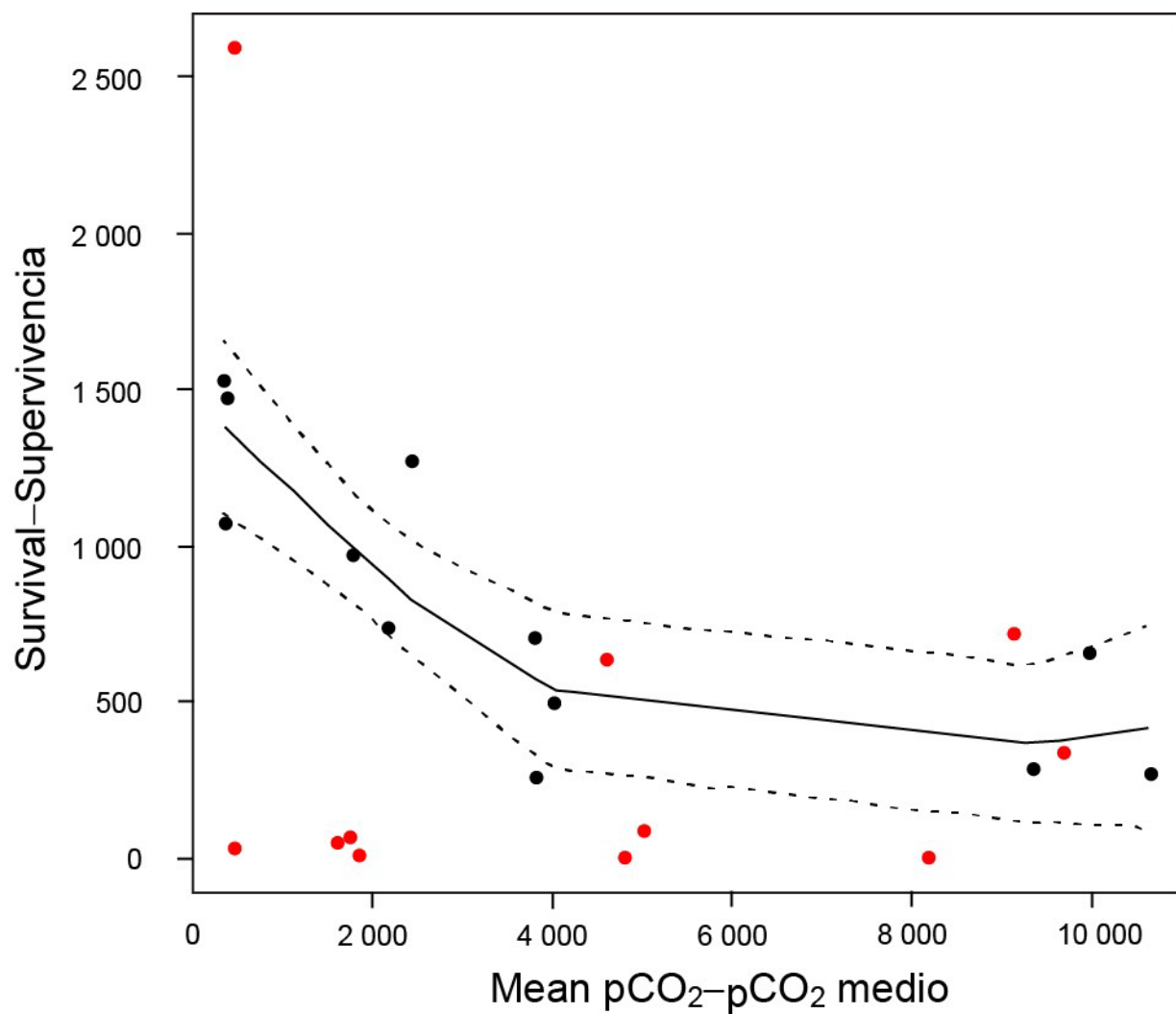


FIGURE 8. Predicted relationship between mean pCO₂ and yellowfin larval survival after 7 days of growth (Trial 1, black line) (Trial 2, red dots). Dashed lines for Trial 1 represent 95% confidence intervals; points indicate the data used to fit the models (Bromhead *et al.* 2015).

FIGURA 8. Relación entre pCO₂ medio y supervivencia de aletas amarillas larvales al cabo de 7 días de crecimiento (Prueba 1, línea negra) (Prueba 2, puntos rojos). Las líneas de trazos en la Prueba 1 representan los intervalos de confianza de 95%; los puntos indican los datos usados para ajustar los modelos (Bromhead *et al.* 2015).