

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin — Boletín

Vol. 19, No. 2

**REPRODUCTIVE BIOLOGY OF BLACK SKIPJACK,
EUTHYNNUS LINEATUS, AN EASTERN PACIFIC TUNA**

**BIOLOGIA REPRODUCTORA DEL BARRILETE NEGRO,
EUTHYNNUS LINEATUS, UN ATUN DEL PACIFICO ORIENTAL**

by — por

Kurt M. Schaefer

La Jolla, California

1987

TABLE OF CONTENTS — INDICE

ENGLISH VERSION — VERSION EN INGLES

Page

ABSTRACT	169
INTRODUCTION	169
MATERIALS AND METHODS	171
Field sampling	171
Analysis of fish and ovaries	171
Environmental data	173
RESULTS	173
General morphology and histology of the ovaries	173
Oogenesis	173
Vitellogenesis	174
Maturation	174
Ovulation	175
Gonosomatic index	175
Areas and seasons of spawning	176
Length at sexual maturity	177
Spawning frequency and time of day	178
Batch and annual fecundity	179
Sex ratios	181
DISCUSSION	182
Areas and seasons of spawning	182
Length at sexual maturity	184
Spawning frequency and time of day	185
Batch and annual fecundity	187
Sex ratios	189
ACKNOWLEDGEMENTS	189

FIGURES — FIGURAS	191
-------------------------	-----

TABLES — TABLAS	214
-----------------------	-----

INDICE — TABLE OF CONTENTS

VERSION EN ESPAÑOL — SPANISH VERSION

	Página
RESUMEN	229
INTRODUCCION	229
MATERIALES Y METODOS	231
Muestreo de campo	231
Análisis de peces y ovarios	231
Datos ambientales	233
RESULTADOS	233
Morfología general e histología de los ovarios	233
Ovogénesis	233
Vitelogénesis	234
Maduración	235
Ovulación	235
Índice gonosomático	236
Áreas y temporadas del desove	236
Longitud de los peces al alcanzar la madurez sexual	238
Frecuencia y hora del día del desove	239
Fecundidad anual y por camada	240
Proporción de sexos	242
DISCUSION	243
Áreas y temporadas del desove	243
Longitud de los peces al alcanzar la madurez sexual	245
Frecuencia y hora del día del desove	246
Fecundidad anual y por camada	248
Proporción de sexos	250
RECONOCIMIENTO	251

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA	252
--	-----

REPRODUCTIVE BIOLOGY OF BLACK SKIPJACK, *EUTHYNNUS LINEATUS*, AN EASTERN PACIFIC TUNA

by

Kurt M. Schaefer

ABSTRACT

Black skipjack tuna, *Euthynnus lineatus*, were sampled from commercial landings during 1980-1982 from Mexico to Ecuador. The locations and times of spawning were determined from ova diameter measurements and gonosomatic indices. Spawning occurred during August through October from the Revillagigedo Islands to Clipperton Island (Area 1), during October through June off Central America (Area 2), and during November through March in the Gulf of Panama (Area 3). Essentially no evidence of spawning was observed off Colombia and Ecuador (Area 4). Overall sex ratios did not deviate significantly from the expected 1:1. However, a preponderance of males occurred in length classes greater than 550 mm. The length at which 50% of the females were mature was 495 mm in Area 1, 470 mm in Area 2, and 457 mm in Area 3. The lengths at 50% maturity were significantly different among areas. The smallest females with mature ovaries found in these three areas were 431, 406, and 400 mm, respectively. Estimates of mean spawning frequency based on the incidence of females with hydrated oocytes were 46.8%, 17.6%, and 27.8% per day, for areas 1, 2, and 3, respectively. This implies that the average intervals between spawning a new batch of eggs were about 2.1, 5.7, and 3.6 days and the average mature female spawned about 43, 47, and 58 times a year, respectively, in these areas. Estimates of mean spawning batch fecundity, based on counts of hydrated oocytes, were 350,336, 221,828, and 242,462 oocytes, with the mean relative batch fecundities being 136, 99, and 106 oocytes per gram of body weight in Areas 1, 2, and 3, respectively. Significant differences were found for the linear relationships of batch fecundity and length for these three areas; primarily, batch fecundity increased with latitude. The higher fecundity and spawning frequency in Area 1 apparently compensates for the shorter duration of the spawning season and the larger size at maturity.

INTRODUCTION

The black skipjack, *Euthynnus lineatus* Kishinouye, 1920, is an epipelagic, neritic and oceanic species of tuna distributed throughout tropical and subtropical waters of the eastern Pacific. It has been found from Southern California to northern Peru, around the offshore islands of the eastern Pacific, and occasionally as far west as the Hawaiian Islands (Yoshida, 1979). In certain localities black skipjack appears to be the dominant scombrid in the coastal nearshore waters. Significant numbers of black skipjack are commonly captured in association with other tunas, e.g. yellowfin, *Thunnus albacares*, and skipjack, *Katsuwonus pelamis*, during purse-seine sets on flotsam and are usually discarded at sea. Although the species is widely distributed and apparently abundant in certain localities, it is of only marginal commercial value because of its small size and dark flesh. The annual landings averaged only 2,066 short tons during 1973 to 1983 (Anonymous, 1985).

A study of the biology of black skipjack was initiated in 1980, and the research on its reproductive biology described in this report was conducted as part of that program. Published data on the biology of black skipjack are scarce, and only fragmentary observations (Schaefer and Marr, 1948; Mead, 1951) have been made

on its gonadal development. Black skipjack larvae and early juveniles have been collected off the coasts of Mexico and Central America (Klawe, 1963; Klawe *et al.*, 1970; Nishikawa *et al.*, 1985).

An understanding of the reproductive biology of any species is important for purposes of stock assessment. Defining and estimating the size of spawning stocks is essential because recruitment overfishing is prevented only by maintaining adequate levels or increasing the size of the spawning stock (Cushing, 1983). Determination of the spatial and temporal extent of spawning is essential in the design of any field experiment investigating aspects of the early life history (Rothschild and Rooth, 1982). Studies of environmental effects on timing, duration, and frequency of spawning, onset of first maturity, and potential egg production are necessary for the understanding of recruitment processes. In addition, detailed knowledge of the reproductive biology of a species which is distributed over an extensive latitudinal range can provide information on the intraspecific variation in life history traits and the dynamic adaptations of pelagic species.

Little is known of the spatial and temporal aspects of spawning, size at maturity, and spawning frequency of tunas. Furthermore, few studies on reproductive biology of tunas have addressed the geographical diversity with respect to reproductive characteristics. There are only fragmentary descriptions of the histology of tuna ovaries (Partlo, 1955; Batts, 1972; Hirota *et al.*, 1976; Albaret, 1979; Alekseyev and Alekseyeva, 1981; Baglin, 1982; Cayre and Farrugio, 1986). Many hypothesis on the size at maturity, length of the spawning season, type of spawning, and number of batches of eggs produced have no valid statistical foundation.

Tunas, like many other fishes of tropical and subtropical waters, mature ova in batches which are spawned successively during the reproductive season (Nikolsky, 1963). These species frequently are called batch, fractional, multiple, or serial spawners (Nikolsky, 1963; Bagenal and Braum, 1971; Hempel, 1979; Snyder, 1983). The ovaries of multiple spawning fishes exhibit polymodal egg diameter frequency distributions (Hempel, 1979). Batch fecundity (number of eggs produced in a single spawning) can be accurately estimated for tunas (Joseph, 1963) with techniques outlined in Hunter *et al.* (1985), but the estimation of annual fecundity is a more complex problem, since it is necessary to estimate the number of spawnings per year (Hunter and Macewicz, 1985). Annual fecundity estimates of tunas based upon counts of all yolked oocytes or the apparent number of modes in egg diameter frequency distributions multiplied by the estimated batch fecundity may be in error, as research on other multiple spawners indicates that estimates using these methods underestimate annual fecundity by as much as an order of magnitude (Hunter and Goldberg, 1980; Hunter and Macewicz, 1980; Hunter and Leong, 1981; DeMartini and Fountain, 1981).

The objectives of this study were to investigate the reproductive biology of black skipjack with respect to 1) general morphology and histology of the ovaries, 2) areas and seasons of spawning, 3) length at sexual maturity, 4) spawning frequency and time of day, 5) batch and annual fecundity, and 6) sex ratios.

MATERIALS AND METHODS

Field sampling

Specimens were collected by staff members of the Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC) and the Ministerio de Agricultura y Ganadería of Costa Rica from August 1980 until February 1982. The specimens came primarily from tuna purse seiners, with some from tuna baitboats and shrimp boats unloading at processing plants in San Diego and Terminal Island (California), Puntarenas (Costa Rica), Manta (Ecuador), Ensenada (Mexico), Balboa (Panama), and Mayaguez and San Juan (Puerto Rico). The locations and dates of capture were obtained from the vessels' logbooks. Specimens were also sampled at sea aboard tuna purse seiners and baitboats.

The sampling program was designed to sample 100 specimens for each area/month stratum. Approximately 6,000 specimens were sampled. The areas utilized in this study are shown in Figure 1. The boundaries of the strata were chosen to produce the smallest areas in which monthly samples were available throughout the year. Also the differences in oceanographic features on a latitudinal basis were considered in defining these strata. In the capture locations outside these areas only immature fish, of no value for these analyses, were observed.

Specimens were drawn at random with respect to size. The length (TL) as defined by Marr and Schaefer (1949) was measured with calipers to the nearest millimeter and body weight (BW) was measured with spring balances to the nearest ounce, recorded in pounds and ounces, and later converted to grams. For some fish for which the weight was unknown a predictive regression equation was used for estimating weight. Sex was determined whenever possible in the field by examination of the gonads. All ovaries, plus the gonads of fish of indeterminate sex, were excised, placed in plastic bags with identification labels, and frozen. Small sections from the central portion of ovaries from specimens sampled fresh at sea were preserved in 10% neutral buffered formalin for histological purposes.

Length frequencies of males and females captured in each of the above-mentioned areas are shown in Figure 2.

Analysis of fish and ovaries

The sexes of fish classified as indeterminate in the field were determined in the laboratory from macroscopic examination of gonads.

A detailed examination of ovaries from 72 fish in various development states was conducted using histological material. Fresh ovarian tissue from specimens sampled at sea was fixed in 10% neutral buffered formalin (Humason, 1979), embedded in paraplast, sectioned at 6 μm , and stained with Harris' hematoxylin followed by Eosin counter stain (Gabe, 1976; Humason, 1979). Light photomicroscopy was performed with Olympus and Zeiss equipment and Kodak Panatomic-X film.

Ovaries sampled from the landings were thawed, blotted dry, and weighed

(ovary weight (OW) to the nearest centigram on a Mettler electronic balance. A gonosomatic index (GSI) was calculated as OW (g) divided by BW (g) and expressed as a percentage. A condition factor (K) was calculated as the BW (g) minus the OW (g) divided by the cube of the length and then multiplied by 10^4 . Chi-square contingency tests were employed to compare diameters and percent frequency distributions of oocytes from tissue samples from the anterior, middle, and posterior regions of both ovaries from fifteen fish. Since no significant differences were found ($P > 0.05$), tissue samples from the middle region of the left or right ovary were utilized. Oocytes from a 1-g tissue sample from the central portion of either the right or left ovary were measured to the nearest 0.03 mm at 27x magnification with an ocular micrometer in a dissecting microscope. The mean diameter (random axis) was determined from 20 oocytes per fish (with oocytes ≥ 0.10 mm) present in the most advanced mode of oocytes, and used as an index of gonadal activity. (This number was selected because with a sample of 30 oocytes the standard deviation was found to be 0.03, and if a difference of 0.05 mm between sample means is to be detected at $\alpha = 0.01$ a minimum sample size of 18 oocytes would be required (Sokal and Rohlf, 1969).) Ovaries were slit longitudinally and the ovarian lumen examined microscopically for the presence of residual hyaline oocytes, indicative of running ripe or recently spawned condition. Fish were classified, based on the macroscopic appearance, GSI, mean ova diameter from the most advanced mode of oocytes, and presence or absence of residual hyaline oocytes into one of five maturity stages (Table 1). A representative ovary in each stage of maturity was selected, the diameter of 1,000 oocytes ≥ 0.03 mm were measured to the nearest 0.03 mm from each of these, and the frequency distributions were plotted.

Spawning batch fecundity estimates were based on counts of hydrated oocytes in three weighed subsamples from either the left or right ovary following the procedures of Hunter *et al.* (1985). The ovaries used for fecundity estimates had no hyaline oocytes present in the lumen, which is indicative of running ripe condition, and showed no other evidence of recent spawning. Three-factor analysis of variance (ANOVA) indicated no significant differences in the number of hydrated oocytes per gram of ovary tissue among the anterior, middle, and posterior regions within the right or left ovary or between the right and left ovary for samples from areas 1, 2, and 3 (Table 2). A significant difference in the number of hydrated oocytes per gram of ovary tissue was found among the three areas, but there were no significant interactions with area. Three subsamples were removed from different positions along the ovary with a scalpel and weighed to the nearest 0.1 milligram. These weights ranged from 0.1 to 0.2 g. Each subsample was then placed on a glass slide and immersed in a 33% glycerol solution for about 10 minutes and then teased apart with a blunt probe. Counts of hydrated oocytes for each subsample were then made under a dissecting microscope. Each subsample yielded an estimate of spawning batch fecundity for each female, calculated from the product of the number of hydrated eggs per unit weight of the subsample and the total weight of the paired ovaries. The mean of these three estimates provided the spawning batch fecundity estimate for each fish.

Environmental data

The monthly mean photoperiods for areas 1, 2, and 3, herein considered as the times between sunrises and sunsets, were derived from Anonymous (1980). The monthly mean sea-surface temperatures and monthly windroses for areas 1 and 2 were derived from the IATTC logbook data for 1981. For area 3 monthly mean sea-surface temperatures and monthly windroses were obtained from data described by Hatch (1983).

RESULTS

General morphology and histology of the ovaries

The ovaries of black skipjack are fusiform paired structures. They are tubular organs with cavities along their lengths and are suspended from the dorsal wall of the coelom by the mesovaria. The ovaries are fused caudally where the ovarian cavities join to form a short oviduct that terminates at the genital pore, which is situated between the urinary pore and the anus (Bara, 1960; Hoar, 1969; Harder, 1975). The ovary consists of supporting tissue (stroma), oogonia, oocytes, their surrounding follicle cells, vascular tissue (blood vessels and lymphatic ducts), and nervous tissue (Nagahama, 1983). The ovary is surrounded by the tunica albuginea (Figure 3A) which is continuous with the mesovaria, and consists of an external layer of fibrous connective tissue and internally smooth muscle fibers (Harder, 1975). The tunica is composed primarily of circular and longitudinal smooth muscle. The ovarian cavity inside the tunica consists of lamellae, covered by a surface epithelium, which project into the lumen roughly perpendicular to the long axis of the ovary. Branches of the tunica, vascular connective tissue (stroma), extend into and support these ovigerous lamellae. The lamellae contain the developing oocytes. The black skipjack ovary is classified as asynchronous because the ovary contains at a given time oocytes in various developmental stages. This is definitive of those fish which spawn several times during a single protracted spawning season (Wallace and Selman, 1981; de Vlaming, 1983).

Oogenesis

The first stage of oogenesis is the proliferation of oogonia by mitotic divisions within the oogenial nest which become primary oocytes (Figure 3A, B). The oocytes considered within this developmental category are unyolked and range in diameter from 0.03 to 0.30 mm, thus excluding the smaller oogonia. The initial primary oocyte has a relatively narrow, densely-staining basophilic cytoplasm and a large clear nucleus. The cytoplasm increases in size with oocyte growth and shows differentiation in staining with inherent lighter oval areas, possible precursors of yolk vesicles. In the nucleus, multiple nucleoli are distributed around the periphery (Figure 3C, D). This is considered the early perinucleus stage. The next stage in the primary growth of the oocyte is the late perinucleus stage, characterized by the enlargement of the oocyte, along with an increased number of peripheral nucleoli and the appearance of lampbrush chromosomes in the nucleus (Figure 3C). These lampbrush chromosomes have been documented in only a few

teleosts (Wallace and Selman, 1981) but were clearly shown in the oocytes of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, (Bara, 1960) and bocaccio, *Sebastes paucispinis*, (Moser, 1967). By this time, the oocyte is surrounded by an inner layer of granulosa cells and a thin flat layer of thecal cells.

Vitellogenesis

The oocytes enter a prolonged secondary growth phase in which the enlargement of the oocyte is caused by formation and accumulation of yolk (vitellogenesis), which is dependent on pituitary gonadotropin (Ng and Idler, 1983). The oocytes within this developmental category range in size from 0.33 to 0.73 mm. The yolk vesicles are the first structures to appear in the oocyte cytoplasm, distributed at first in a peripheral position in the ooplasm and then subsequently spreading toward the perinuclear zone. Yolk granules begin to appear and replace the majority of the yolk vesicles (Figure 4A, B, C, D). There are three distinct types of structures within the cytoplasm during vitellogenesis: yolk vesicles, yolk granules, and lipid vesicles.

Histochemical work by Khoo (1979) revealed that yolk vesicles contain glycogen and complex acidic polysaccharides, whereas yolk granules contain lipids (neutral fats and phospholipids). The protein content is higher in yolk granules than in vesicles. At maturity the yolk vesicles move to the periphery of the oocyte, where they are called cortical alveoli and where they function in the cortical reaction at fertilization, releasing their components into the perivitelline space at insemination of the egg (Wallace and Selman, 1981; Nagahama, 1983).

In partially yolked oocytes (Figure 4A, B) numerous euvitelline nucleoli appear homogeneously around the nuclear membrane, with no true nucleolus present. There is an increase in the lipid vesicles and yolk granules, and the zona radiata can be distinguished in the follicular epithelium as development proceeds (Figure 4D). In the more advanced stages of vitellogenesis, where the oocytes are fully yolked, sharply-staining yolk granules occur throughout the ooplasm, along with larger lipid vesicles. In these yolked oocytes fewer euvitelline nucleoli are present in the acidophilic nucleus (Figure 5A), which is located centrally in the oocyte.

Maturation

Vitellogenesis ceases once these oocytes have reached a size of 0.65 to 0.73 mm, at which time they are fully developed and eventually undergo maturation and ovulation after an appropriate hormonal stimulation (Masui and Clarke, 1979; Wallace and Selman, 1981).

The first observed histological change associated with the final maturation of the oocyte is the migration of the nucleus (germinal vesicle) toward the animal pole where the micropyle is located. During this process coalescence of the lipid vesicles takes place within the cytoplasm (Figure 5B, C). After the germinal vesicle reaches the animal pole, the membrane of the germinal vesicle disintegrates and its contents become confluent within the cytoplasm. Early hydration of the oocyte begins at this time with the initiation of the fusion of the yolk granules to form yolk plates (Figure 6A, B). The final maturation of the oocyte occurs during the

later stage of hydration when the yolk plates completely fuse and form a homogeneous yolk mass (Figure 6C, D), during which time the oocyte significantly increases in size due to hydration or the uptake of fluid by the oocyte (Fulton, 1898; Hunter and Macewicz, 1985). The mechanism of hydration is not well understood (Wallace and Selman, 1981). This fusion of yolk granules and hydration gives the oocyte a translucent (hyaline) appearance in fresh oocytes. The irregularly shaped oocyte in histological slides is probably caused by loss of fluid during the preparation. Based upon six black skipjack, the oocytes in the final stages of hydration from frozen-thawed tissue samples have a mean size of 1.01 mm, SD = 0.132, $n = 600$, possess a single oil globule with mean size of 0.24 mm, SD = 0.01, $n = 600$, and have a homogeneous yolk mass.

Ovulation

Upon completion of maturation the hydrated oocytes are expelled through a rupture in their surrounding follicles into the ovarian lumen. The postovulatory follicle remains as a distinct involuted structure within the ovigerous lamellae and consists of an inner epithelioid layer of granulosa cells and an outer connective tissue layer of thecal cells. The postovulatory follicle is transitory (Wheeler, 1924; Bara, 1960; Yamamoto and Yoshioka, 1964; Hunter and Goldberg, 1980; Goldberg *et al.*, 1984), and in skipjack tuna by 24 h after ovulation postovulatory follicles cannot be accurately identified (Hunter *et al.*, 1987). At the time of spawning the new postovulatory follicles have an involuted shape with numerous folds and a relatively open follicular cavity. The granulosa epithelioid cell layer lining the lumen shows regularly aligned cuboidal to columnar cells with prominent basal nuclei. The theca is now about the same thickness, and only in loose contact with the granulosa (Figure 7A, B, C, D).

The degenerating postovulatory follicle is smaller, has fewer involutions, and a follicular cavity. A thick thecal layer now surrounds the relatively thin granulosa cell layer, and the two layers are in much closer contact. Degenerating cells of the thecal and granulosa layers have sharply staining pycnotic nuclei, and an irregular alignment of the cell walls and nuclei (Figures 8A, B).

Gonosomatic index

To understand the relationship between gonadal activity and the gonosomatic index (GSI) for black skipjack, the predictive regression equation between the mean diameter of the most advanced group of oocytes (MDMAGO) and the GSI was derived. This is shown in Figure 9. The ovary is capable of spawning or has already spawned based upon histological analysis at a minimum MDMAGO of 0.50 mm and, according to the equation, this corresponds to a GSI of 1.75. The point on the graph with the minimum GSI of 1.51 for the MDMAGO close to 1.0 mm indicates the lower limit of the GSI indicative of spawning. Figure 10 includes the length of the fish, as well as the MDMAGO and the GSI. For the low and intermediate MDMAGOs the GSIs tend to be greater for the largest fish, whereas for the highest MDMAGOs the GSIs tend to be greater for the small and intermediate fish. de Vlaming (1982) has indicated that the GSI may not yield a totally accurate index of gonadal activity. Thus the assumptions in the use of

the GSI for assessing gonadal activity have been tested, and a correction factor for the length related bias (larger females developing larger ovaries proportional to body weight than smaller females) has been applied to these data. Thus the GSI alone may not clearly indicate reproductive activity and in order for it to be correctly interpreted it should be validated with histology and/or oocyte diameter measurements, and adjusted for the size of individuals.

Areas and seasons of spawning

Monthly size and reproductive data for 281 female black skipjack from area 1 are shown in Table 3. Regression analysis indicated a significant positive relationship ($P < 0.0005$) between the GSI and length. The monthly means of GSI were adjusted for the length related bias, using analysis of covariance (ANCOVA) (Snedecor and Cochran 1967; Sokal and Rohlf, 1969), since the mean length was significantly different among monthly samples (one-way ANOVA, $P < 0.0005$). The adjusted mean monthly GSI values indicate a seasonal pattern, with highest values in August, September, and October. Monthly mean ova diameters for the most advanced modal group of oocytes were greatest in September (Figure 11). Ovaries of maturity stages IV and V (Table 1) were found primarily from August through October (Figure 12). Stage-II ovaries were found primarily during the other months. The greater mean ova diameters from August through October correspond to the high incidence of ovaries in stages III, IV, and V. The lower mean ova diameter values observed during the other months corresponded with stage-II ovaries. In addition, a few fish with advanced ovaries were found in March, May, and November (Table 3 and Figure 12). These data indicate a pronounced peak in spawning activity from about August through October for black skipjack in area 1.

Seasonal changes of the observed environmental variables and the associated condition factors and GSIs in area 1 during 1981 are shown in Figure 13. During the time of peak spawning sea-surface temperatures are at a maximum following the minimum observed in June resulting from upwelling after the onset of prevailing north to northwesterly winds during May and June. The condition factors reach a maximum during the prespawning months of May and June, remain relatively high during the initial spawning period, and then decline to a minimum during the postspawning period.

Monthly size and reproductive data for 269 female black skipjack from area 2 are shown in Table 4. The monthly mean GSIs were adjusted for length by ANCOVA to correct for the length related bias in maturity. The adjusted mean monthly GSI values indicate a seasonal pattern with highest values in October, (although the sample size for this month is small) and January. Monthly mean ova diameters for the most advanced modal group of oocytes were greatest in October and January and lowest in July-September (Figure 14). Ovaries in stages IV and V were seen primarily from October through April (Figure 15). Stage-II ovaries were found mainly during June through September. The greater mean ova diameters from October through June corresponded to the greatest incidence of stage-III, -IV, and -V ovaries. The lower mean ova diameters observed during the other months corresponded to stage-II ovaries. These data indicate a peak in spawning activity from about October through April for this species in area 2.

Seasonal changes of the observed environmental variables and the associated condition factors and GSIs in area 2 during 1981 are shown in Figure 16. During the times of peak spawning sea-surface temperatures are at a minimum due to upwelling caused by south to southwesterly winds from October to December. The condition factors are at a maximum during the prespawning and early spawning months of August to January, and demonstrate a gradual decline to a minimum during the later months of spawning.

Monthly size and reproductive data for 557 female black skipjack from area 3 are shown in Table 5. Again, the monthly mean GSIs were adjusted for length by ANCOVA to correct for the length related bias in maturity. The adjusted mean monthly GSI values showed a seasonal pattern, with highest values from December through March. Monthly mean ova diameters for the most advanced modal group of oocytes were greatest in January, February, and March (Figure 17). Stage-V ovaries were seen from November through March and also in June (Figure 18). Stage-II ovaries were found mainly from June through October. The high mean ova diameters from November through March correspond to the greatest incidence of stage-III, -IV, and -V ovaries. The lower mean ova diameter values observed from June through October corresponded with stage II ovaries. However, there were a few fish with advanced ovaries during June and July. These data indicate that most spawning in area 3 occurs from about November through March (and possibly April and May, since no samples were obtained at this time). From about June through October there is little or no spawning activity.

Seasonal changes of the observed environmental variables and associated GSIs in area 3 during 1981 are evident in Figure 19. During the times of peak spawning, January to March, sea-surface temperatures are at a minimum level due to upwelling caused by northerly winds during December to April.

Analysis of black skipjack gonads sampled from area 4 indicated spawning activity only in April 1981, based on a 50-fish sample containing some recently spawned fish (stage V). The size range of fish in this sample was 439-470 mm. The ovaries of fish sampled during the other months were classified as stages I or II.

Length at sexual maturity

The proportions of female black skipjack classified as sexually mature (stages III, IV, and V) in each 20-mm length class interval for areas 1, 2, and 3 are given in Table 6. The smallest female found with mature ovaries in area 1 was 431 mm; in area 2, 406 mm; and in area 3, 400 mm. BMDP program PAR (Dixon, 1985), which performs an analysis using a weighted, least-squares, nonlinear regression procedure, was used to fit several models to the non-transformed data.

Selection of the simplest nonlinear model with the fewest number of parameters was the objective of the curve fitting procedures. However, a higher parameter model was to be chosen if its residual sum of squares was significantly less according to an approximate F-ratio statistic (Schnute, 1981).

The relationship between length (X) in millimeters and the proportion of

mature female fish (Y) was best approximated by a modification of the Richards (1959) function for $m \neq 1$ or 0 :

$$Y = [1 - (1 - m)e^{-k(X - X_*)}]^{1/(1 - m)}$$

where

X_* = length at inflection,

m = parameter that controls the position of the point of inflection (Ricker, 1975), and

k = parameter of the Richards equation.

The relationship between length and the proportion of mature fish estimated from ovarian development is well described by the Richards curve (Figure 20). The length at which 50% of the females were mature, as interpolated from the Richards equations, was 494.8 mm for area 1, 470.3 mm for area 2, and 457.4 mm for area 3.

A method independent of the Richards function was used to evaluate whether there are geographical differences in the length at maturity. The following minimum-variance unbiased non-parametric estimator of the length at 50% maturity was used, and this is analogous to the estimator for "mean" age at maturity proposed by Cooke (1985):

$$T = j - 0.5 + \sum_j^k (I_a / N_a)$$

with estimated variance

$$\text{Var}(T) = \sum_j^k (M_a I_a) / (N_a^2(N_a - 1))$$

where

M_a = number of mature fish in the sample from length class interval a ,

I_a = number of immature fish in the sample from length class interval a ,

$N_a = M_a + I_a$ = total number of fish from length class interval a ,

j = length class interval rank of smallest mature fish in the sample, and

k = length class interval rank of largest immature fish in the sample.

The estimates and variances (in parentheses) of the lengths at 50% maturity for areas 1, 2, and 3 are 492.3 (4.5), 469.3 (2.8), and 458.0 (2.3) mm, respectively. These estimates do not differ appreciably from those obtained by the Richards equations. The lower and upper confidence limits of these estimators, derived by the method of Eberhardt (1968) for an approximation to the multiple comparison test of Scheffe (1959), are 488.6-495.9, 466.4-472.2, and 455.4-460.6 mm for areas 1, 2, and 3, respectively. The lack of overlap for these limits is evidence that the lengths at 50% maturity for fish from the three areas differ significantly ($P < 0.05$).

Spawning frequency and time of day

Estimates of spawning frequency of black skipjack are based on the hydrated oocyte method described by Hunter and Macewicz (1985). The final stage of oocyte

maturation, which occurs in the oocytes of the most advanced spawning batch just prior to ovulation and spawning, is hydration. This stage, which probably lasts no more than 12 hours, is indicative of imminent spawning. Early and late stages of hydrating oocytes are shown in Figure 6. An estimate of the frequency of spawning was, and can be, derived from the proportion of sampled females with ovaries containing hydrated oocytes (Parker, 1985; Hunter and Macewicz, 1985), provided all females which have spawned or will spawn on the day of sampling are recognized.

In area 1 during 1981 over a 3-month spawning season an average of 46.8% of the females sampled were spawning per day (Table 7), indicating that the average interval between spawning a new batch of eggs was 2.1 days. In area 2 during 1981 over a 9-month spawning season an average of 17.6% of the females sampled were spawning per day (Table 7), indicating that the average interval between spawning a new batch of eggs was 5.7 days. In area 3 during the late 1980 to early 1981 and late 1981 to early 1982 spawning seasons an average of 27.8% of the females sampled had hydrated oocytes (Table 7), indicating that the average interval between spawning a new batch of eggs was 3.6 days. From these data and those on seasons of spawning it is estimated that the average mature female black skipjack could have spawned 43, 47, and 58 times a year in areas 1, 2, and 3, respectively.

Since a time series for the degeneration of the postovulatory follicle or the persistence of the hydration of oocytes has not been ascertained by sampling spawning schools over a 24-hour period or laboratory studies, the time of day of spawning cannot be precisely determined. Some evidence is provided by the significant positive correlations which exist between time of sampling (0630 to 1700 h) and percent hydration within ovaries ($r_{0.05(2),10} = 0.61$, $0.02 < P < 0.05$), and also the mean size of hydrated ova within each ovary ($r_{0.05(2),10} = 0.76$, $0.002 < P < 0.005$). These correlations indicate a higher percentage of hydration within ovaries and larger size of the hydrated ova in the afternoon (1200 to 1700 h). Also a "ripe and running" black skipjack was caught at 1536 h on March 11, 1981, in the Gulf of Tehuantepec (Area 2) in which new postovulatory follicles were histologically identified. This information suggests that female black skipjack begin hydrating oocytes as early as 1000 h and spawn in the later part of the afternoon and in the evening, perhaps being crepuscular spawners. However, since no sampling has yet been conducted between 1800 to 0600 h spawning could also occur and even peak during the night.

Batch and annual fecundity

Estimates of the batch fecundity, (number of eggs produced per spawning) were made for fish with hydrated oocytes in maturity stage IV (mature) captured during the spawning seasons in areas 1, 2, and 3 during 1981. The distributions of oocyte diameters within the five maturity stages (Figure 21) illustrates the problems with estimating batch fecundity based on the modal separation of yolked oocytes from ovaries in stage III (later developing). Therefore, the hydrated oocyte method (Hunter *et al.*, 1985) is preferable. The size and batch fecundity data for black skipjack from areas 1, 2, and 3 are given in Table 8.

The calculated fecundity data are as follows:

Area	Sample size	Batch fecundity \bar{X}	SE	Oocytes per gram of body weight	SE
1	30	350,336	24,596	136	3.74
2	36	221,828	12,675	99	2.93
3	32	242,462	12,480	106	3.27

Few previous estimates of the annual fecundity for a scombrid species have been projected since the estimates of the number of spawnings per year was always uncertain. The average annual fecundity based on the estimated number of spawnings (calculated from the spawning frequencies and the respective lengths of the spawning seasons) and the average batch fecundity for areas 1, 2, and 3 in 1981 were estimated to be approximately 15×10^6 , 10×10^6 , and 14×10^6 , respectively.

The following eight models were used to try to select the best functions to express the relationships between batch fecundity and length (TL), and batch fecundity and body weight (BW), for each of the data sets from areas 1, 2, and 3:

$$\begin{aligned}
 \hat{Y} &= aX \\
 &= a + bX \\
 &= ae^{bX} \\
 &= 1 / (a + bX) \\
 &= a + b / X \\
 &= a + b \ln X \\
 &= aX^b \\
 &= X / (a + bX)
 \end{aligned}$$

where

Y = batch fecundity and
X = TL or BW.

The goodness of fit measures used to select the best functions for each data set were the coefficient of determination ($r^2 = [\Sigma(\hat{Y}_i - \bar{Y})^2] / [\Sigma(Y_i - \bar{Y})^2]$) and the residual mean square ($S^2_{Y.X} = [\Sigma(Y_i - \hat{Y}_i)^2] / (n - 2)$) (Draper and Smith, 1981; Zar, 1974). For each of these data sets the simple linear model ($Y = a + bx$) was selected as the best function because it explains as much or more of the variation as the other models.

The linear equations, along with the data and regression lines, describing the relationships between batch fecundity and TL and between batch fecundity and BW for black skipjack from areas 1, 2, and 3 are shown in Figures 22 and 23, respectively. ANCOVA was used to test for differences in regression parameters among the three areas.

The results of the ANCOVA for the linear relationship of batch fecundity to TL for the three areas (Table 9) indicated a significant difference in the slopes of the regression lines ($F_{0.05(2,92)} = 30.76$, $P < 0.0005$). The Newman-Keuls multiple range test (Zar, 1974) indicates significant differences among each of the slopes of the three regression lines for areas 1, 2, and 3 (Table 10).

ANCOVA for the linear relationship of batch fecundity to BW for the three areas (Table 11) indicated a significant difference in the slopes of the regression lines ($F_{0.05(2,92)} = 13.96$, $P < 0.0005$). The Newman-Keuls multiple range test indicates that the slopes for areas 2 and 3 were not significantly different from one another, but each was significantly different from that of area 1 (Table 12). Further analysis of the regression elevations (α) from the linear equations for areas 2 and 3 indicates that these two lines are coincidental ($T_{0.05,65} = 1.5$, $P > 0.10$). This indicates that there is no difference for the linear relationships of batch fecundity and BW in areas 2 and 3.

Sex ratios

Chi-square analysis of the sex ratios in area 1 (Table 13) showed a significant deviation from the expected 1:1 ratio only for a sample from September, with males being more prevalent than females. The overall ratio for the period of November 1980 to November 1981 did not deviate significantly ($\chi^2_{0.05,1} = 0.57$) from the expected 1:1 ratio; 515 (51.2%) of the fish were males and 491 (48.8%) were females. Chi-square tests of males and females grouped into 50-mm length classes within area 1 (Table 14) indicated no significant deviation from the expected 1:1 ratio, although the percentage of males was 55.4% in the 550- to 599-mm class and 60.5% in the 600- to 649-mm class.

Chi-square analysis of the sex ratios in area 2 (Table 15) showed a significant deviation from the expected 1:1 ratio only for samples from April and December, with males being more prevalent than females in both these months. The heterogeneity chi-square test indicates that pooling the data is not justified ($\chi^2_{0.05,8} = 20.85$), but when the data are pooled the overall ratio for the period of January 1981 to December 1981 is significantly different from the expected 1:1 ratio ($\chi^2_{0.05,1} = 3.93$); 442 (53.4%) were males and 385 (46.6%) were females. Chi-square tests of males and females grouped into 50-mm length classes within area 2 (Table 16) indicated a significant deviation ($\chi^2_{0.05,1} = 6.70$) in the 550- to 599-mm class, with 64.6% males.

Chi-square analysis of the sex ratios in area 3 (Table 17) showed a significant deviation from the expected 1:1 ratio for samples from July, August, September, November, and January, with males being more prevalent than females within each sample except that of January. The heterogeneity chi-square test indicates that pooling the data is not justified ($\chi^2_{0.05,13} = 36.36$), but when the data are pooled the overall ratio for the period of December 1981 to February 1982 did not deviate significantly ($\chi^2_{0.05,1} = 3.74$) from the expected 1:1 ratio; 729 (52.6%) were males and 657 (47.4%) were females. Chi-square tests of males and females grouped into 50-mm length classes within area 3 (Table 18) indicated a significant deviation in the 500- to 549-mm class with 43.2% males, the 550- to 599-mm class

with 56.2% males, the 600- to 649-mm class with 60.4% males, and the 650- to 699-mm class with 77.5% males.

Chi-square analysis of the sex ratios in area 4 (Table 19) showed no significant deviations from the expected 1:1 ratio. The overall ratio for the period of August 1980 to November 1981 did not deviate significantly ($\chi^2_{.05,1} = 0.67$) from the expected 1:1 ratio; 288 (48.3%) were males and 308 (51.7%) were females. Chi-square tests of males and females grouped into 50-mm length classes within area 4 (Table 20) indicated no significant deviations from the expected 1:1 ratio.

DISCUSSION

Areas and seasons of spawning

Fish reproduction is almost always a seasonal or cyclical phenomena. Even in tropical regions, where environmental conditions seem relatively stable, there may still be a cycle of gonadal maturation imposed by the energy demands of maturing a batch of eggs (Hoar, 1969). According to Htun-Han (1978), the condition factor (K) is a good indication of the available energy stored in muscle and appears to be closely tied to the reproductive cycle for several species investigated, including black skipjack. The annual cycle of reproduction is maintained for as long as the fish is reproductively competent (Breder and Rosen, 1966; Woodhead, 1979).

Quasim (1955) and Harden-Jones (1968) have stated that protracted spawning seasons are characteristic in tropical regions because of the duration of the period of suitable temperatures and food availability for survival of juveniles. However, many species of fish in equatorial regions have predictable restricted spawning periods (Johannes, 1978). The anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, for example, spawns principally during December and January in the Gulf of Panama (Howard and Landa, 1958; Simpson, 1959; Forsbergh, 1963; Forsbergh, 1969).

Timing and duration of the spawning season for black skipjack, as determined from the monthly mean gonosomatic index (GSI) (Tables 3, 4, and 5), and the monthly mean diameter of the oocytes in the most advanced group of oocytes (Figures 11, 14, and 17), and percentages of developmental stages of ovaries (Figures 12, 15, and 18) varies with respect to area. Multiple spawning species characteristically exhibit protracted spawning seasons (Nikolsky, 1969), and the seasons are characteristically longer at lower latitudes (Quasim, 1955). Black skipjack in area 1 spawned during only three months (August through October). In area 2 spawning occurred during approximately nine months (October through June), with peaks in January and October (the latter based on a small sample size). In area 3, the spawning occurred during eight months (November through June), although no samples were obtained in April and May, and peaked in January-February. Klawe (1963), based on an analysis of occurrence of larval and early juvenile black skipjack, said that "spawning in northern waters is limited to summer months," and reported that ichthyoplankton samples from near Cape Blanco, Costa Rica, indicated some spawning to occur throughout the year, with a possible peak in early spring. Furthermore, his data indicated few larvae or early

juveniles occurring during June-August in this area off Central America. Nishikawa *et al.* (1985) reported relatively large numbers of black skipjack larvae taken during January and February along the coast of Central America. Thus the findings of Klawe (1963) and Nishikawa *et al.* (1985) corroborate the timing and duration of spawning of black skipjack observed in this study.

Along with the observations on the gonadal development of black skipjack, studies on the gonadal development of yellowfin (Schaefer and Orange, 1956; Orange, 1961; Knudsen, 1977) and the occurrence of larvae and early juveniles of black skipjack, yellowfin, and frigate or bullet tuna (Klawe, 1963; Nishikawa *et al.*, 1985) indicate that these cooccurring species exhibit similar spatial and temporal components of a synchronized seasonal nature, in their reproductive cycles in the eastern Pacific Ocean.

The availability of proper planktonic food for larvae is crucial to larval survival in the open sea (Cushing, 1972; Hunter, 1976; Lasker, 1978). Spawning strategies of most marine temperate fishes have evolved to produce larvae during seasons of peak plankton abundance (Quasim, 1955; Nikolsky, 1963). Cushing (1970), using over 70 years of data for peak spawning times for Southern Bight plaice, Norwegian herring, Vestfjord cod, and Fraser River salmon, found no changes in mean dates of peak spawning and standard deviations of no more than 7 days. He concluded that the fixed spawning time in the same area each year was to ensure a match between the larvae and food.

Although black skipjack in the eastern Pacific are reproductively active over extended portions of the year, spawning peaks occur at certain times of the year within specific areas. The spawning strategy of black skipjack has evolved to produce eggs and larvae within geographical regions during appropriate seasons of peak planktonic food which are most conducive to their survival. The standing stocks of phytoplankton (chlorophyll *a*) and day-caught zooplankton for the "western area" of Blackburn *et al.* (1970), which includes a major portion of area 1 of the present report, shows considerable seasonal variation. There is a maximum in April-September and a minimum in October-January, and both the phytoplankton and zooplankton standing stocks are significantly greater during the period of August-September, when peak black skipjack spawning occurs in area 1.

The data for the "eastern area" of Blackburn *et al.* (1970), which includes most of area 2 of the present report, are for only the two periods, February-March and August-September. These data are useful because these are the seasons of peak reproductive activity and ovarian regression, respectively, for black skipjack in area 2. Within this area there was a higher standing stock of day- and night-caught zooplankton in February-March than in August-September. In addition, Holmes *et al.* (1957) found that the zooplankton volumes obtained along the coast of Central America, which includes most of area 2, were much greater during October-December on the Eastropic expedition than during May-August on the Shellback expedition.

In the Gulf of Panama (area 3) there is seasonally pronounced upwelling during

the dry season of January-April, driven by the moderate northerly winds. During this upwelling season the primary production and standing stocks of phytoplankton (chlorophyll a) and zooplankton are significantly greater than during the rainy season of May to December (Forsbergh, 1963). The anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama is sexually mature from October to January (Howard and Landa, 1958) and spawns at about the time the upwelling season begins and the standing stock of plankton is highest (Schaefer, 1957; Simpson, 1959; Forsbergh, 1963; Forsbergh, 1969).

In general, black skipjack spawning season and duration varies with area. The season of spawning is adjusted by selection to maximize larval survival by synchronization with regional production cycles. At the lower latitudes the peak spawning occurs earlier and the duration of reproductive activity is longer. Although spawning in areas 2 and 3 occurs over extended periods of time, the spawning activity is most intense during the optimal time for larval survival.

Length at sexual maturity

The length at which a certain fraction (*e.g.* 50%) of the population reaches maturity is an important parameter for stock assessment. Although the use of probit analysis (Finney, 1952) is adequate for predicting the proportion of mature fish at a particular size, a nonlinear model fit to these obviously sigmoidal data is most appropriate.

The relationships between the length and the proportion mature for black skipjack was well described by the Richards (1959) function. The lengths at which 50% of the females were mature were 494.8, 470.3, and 457.4 mm for areas 1, 2, and 3, respectively. The size at 50% maturity was found to be significantly different among these areas.

A slight bias may exist in this assessment of the immature and mature fraction of females, within length classes, since without histological analysis of the ovarian tissue some of the post spawners are indistinguishable from the immature females. However, the majority of the post spawners are detected by the presence of residual hyaline oocytes found within the ovarian lumen, so any bias is probably very slight, and equal for the three areas.

The landings of black skipjack captured in area 4 were composed almost entirely of small immature fish throughout the year. The scarcity of larger mature fish in this area leads to the hypothesis of a spawning migration to the north of this area, and the drift migration of larvae into this area with the predominantly south- to southwesterly-flowing surface currents leaving the Gulf of Panama. These currents are the western boundary and arm of the cyclonic eddy formed off the coast of Colombia (Wooster, 1959; Wyrтки, 1965). They are strongest from December to April, which nearly coincides with the period of peak spawning.

Investigations of size at maturity in other tunas, although not definitive, indicate variation among geographical areas (Bayliff, 1980). Skipjack and yellowfin tuna in the eastern Pacific were found to mature at smaller sizes off Central America than in the northern areas off southern Baja California and the southern

part of the Gulf of California, or the Revillagigedo Islands (Schaefer and Orange, 1956; Orange, 1961).

In most species with extensive distributions, the onset of sexual maturity occurs later at higher latitudes than at lower latitudes (Nikolsky, 1963), examples include American shad, *Alosa sapidissima* (Leggett and Carscadden, 1978), northern anchovy, *Engraulis mordax* (Laroche and Richardson, 1980; Hunter and Macewicz, 1980), and Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Bowering, 1983). Alm (1959) concluded that within a given population the faster-growing fish matured at earlier ages than the slower-growing fish. For most fish species age and size are confounded because of the indeterminate nature of fish growth, but most likely within a given population, size rather than age is the determinant with respect to the onset of sexual maturity (Wootton, 1982).

Interarea variations in size of black skipjack at maturity are probably due to differences in growth rates which are particularly susceptible to environmental factors such as temperature and food (Brett, 1979; Brett and Groves, 1979; Ricker, 1979). Temperature has a greater influence on growth in fish than any other abiotic factor (Houston, 1982). Black skipjack tagged in area 1 during 1981 had an average growth rate of 0.24 mm per day and those tagged in and just south of area 2 in the same year had an average growth rate of 0.37 mm per day (Anonymous, 1983: 33-34). The average annual sea-surface temperatures are approximately 2-3°C higher in areas 2 and 3 than they are in area 1 (Wyrтки, 1964; Forsbergh, 1969). Higher temperatures probably lead to faster growth rates and a smaller size at first maturity.

Spawning frequency and time of day

Estimates of spawning frequency are essential for estimation of annual fecundity in multiple spawning fishes. Such estimates have been obtained from observations of fish in aquaria or tanks, counting modes of oocytes, incidence of day-old postovulatory follicles, and the hydrated oocyte method.

Several recent laboratory studies confirm the high rate of spawning frequency in some multiple spawning fishes. The Japanese medaka, *Oryzias latipes*, spawned daily in the laboratory for up to 4 months (Hirschfield, 1980). Takita *et al.*, (1983) also report daily spawning for the dragonet, *Callionymus enneactis* in the laboratory. Furthermore, captive dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, a species found within the distributional range of black skipjack, spawn in large tanks during the afternoon (1430) or night (0000-0200) every other day for up to 3 months (Thomas Kazama, U.S. National Marine Fisheries Service, Honolulu, Hawaii, pers. comm.).

The multimodal and continuous size distributions of oocytes are characteristic of multiple spawning species. Clark (1934) reported that the Pacific sardine, *Sardinops sagax caeruleus*, is a multiple spawner, based upon multiple modes in the frequency distribution of egg diameters and later developing oocytes in partially spawned ovaries; however, the number of batches of eggs produced during the spawning season was not determined. Buñag (1956) analyzed the frequency distributions of ova diameters in yellowfin, skipjack, and kawakawa, *Euthynnus*

affinis, at various stages in development near the Philippines. After considering several lines of evidence he concluded that batches of eggs are matured and spawned at frequent and short intervals during the spawning season. He was unable, however, to determine the number of batches produced. More recent studies, although based solely on the apparent number of modal groups of oocytes at a particular time in the ovary, have led to the conclusion that yellowfin, bluefin, *Thunnus thynnus*, and skipjack tunas probably spawn at least twice per spawning season (Knudsen, 1977; Baglin, 1982; Matsumoto *et al.*, 1984).

Both this study on black skipjack and other recent studies on techniques for estimating spawning frequencies (Hunter and Macewicz, 1985) indicate that spawning frequency in multiple spawning fishes should not be inferred from the number of modes in oocyte size frequency distributions because there is a continuous maturation process of oocytes from the large reservoir of primary oocytes. Such estimates are likely to be in error by a factor of 10 or more (Hunter and Macewicz, 1985).

Reliable estimates of the frequency of spawning in a natural fish population have only recently been obtained (Blaxter and Hunter, 1982). The incidence of 1-day-old postovulatory follicles, in field-caught female northern anchovy, *Engraulis mordax*, indicated that this species spawns a new batch of eggs every 7-10 days during the peak months of spawning (Hunter and Goldberg, 1980; Hunter and Macewicz, 1980). This 7-10 day spawning interval for northern anchovy over its 5-month spawning season indicates that a female may produce about 20 batches of eggs per year (Hunter and Leong, 1981). Laboratory work on the energetics of spawning in the northern anchovy seems to confirm the findings for the natural population (Hunter and Leong, 1981). For the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*, the incidence of day-1 and -2 postovulatory follicles indicates spawning at 6.2-day intervals during August and September (Alheit, 1985). The spawning frequency of skipjack tuna in the South Pacific, as estimated from the fraction of mature females with postovulatory follicles less than 24 h old, was 85%, and thus the mean interval between spawnings was about 1.2 days (Hunter *et al.*, 1985).

Estimates of an average spawning interval for northern anchovy of 5.3 days, based on the incidence of females with hydrated oocytes, were similar to the estimates of 7-10 days obtained using 1-day-old postovulatory follicles (Hunter and Goldberg, 1980). DeMartini and Fountain (1981) estimated the incidence of female queenfish, *Seriphus politus*, with hydrated oocytes, and found an average 13.6% of the females spawning per day over a 4- to 5-month spawning season, indicating a mean interval between spawning batches of eggs of 7.4 days.

If the hydrated oocyte method is to produce accurate estimates, individual hydrated oocytes should not persist for more than 24 hours. If they persist for more than 24 hours the spawning frequency will be overestimated, and if they persist less than that it will be underestimated. In the latter case, however, if spawning occurs only during certain hours of the day, as is the case for the anchoveta (Simpson, 1959), the error can be reduced or eliminated by sampling at appropriate times of the day.

In the northern anchovy hydration occurs over a 12-h period. In black skipjack, however, this probably occurs over a shorter period due to faster physiological rates at higher temperatures. Accordingly, the estimates of 43, 47, and 58 batches of eggs for areas 1, 2, and 3, respectively, are probably minimal.

The energetic costs of reproduction in black skipjack for the estimated spawning frequencies and numbers of batches of eggs produced during the spawning season are high. An estimate of the cost of a single spawning excluding the metabolic cost of egg maturation and reproductive behavior is about 1.77% of the body weight. This estimate is derived from the equation in Figure 9, using the change in the estimated GSIs between recently spawned fish, for which the MDMAGO is about 0.5 mm, and those just previous to hydration, for which the MDMAGO is about 0.7 mm. An estimate of the energetic cost for a single spawning in skipjack (excluding the metabolic costs of egg maturation and reproductive behavior) was reported by Hunter *et al.* (1987) to be about 2% of the body weight.

Batch and annual fecundity

There are no previous estimates of fecundity for black skipjack and little information on the fecundity of the two allopatric species, the spotted tunny, *Euthynnus alletteratus*, and kawakawa, found in the tropical and subtropical waters of the Atlantic and Indo-West Pacific, respectively (Yoshida, 1979). The estimates of the average batch fecundity for black skipjack, obtained by using the separate regression models and average female weights for areas 1, 2, and 3, were 350,346, 221,886, and 242,438, respectively.

According to Simpson (1951) and Beverton and Holt (1957), the number of ova should depend upon the volume of the ovary. Therefore, fecundity has been related to length cubed (Bagenal, 1968). However, in this study the best fit to the relationship between the number of black skipjack ova and length is linear. For each of the data sets (Table 8) the linear model for ovary weight versus length and body weight versus length is a good approximation of the cubic relationship. Thus, it is analytically possible for the batch fecundity to be linearly dependent on both weight and length. Simple linear relationships between fecundity and length have also been reported for the Pacific sardine (MacGregor, 1957), anchoveta (Peterson, 1961), gold spot herring, *Herklotsichthys quadrimaculatus* (Williams and Clarke, 1982), and skipjack tuna (Joseph, 1963; Simmons, 1969; Batts, 1972; Goldberg and Au, 1986; Cayré and Farrugio, 1986).

The relationship between batch fecundity and size (length and body weight) of black skipjack yielded a higher r^2 value than commonly found for other species. This is probably due to the superiority of the hydrated oocyte method (Hunter *et al.*, 1985) for estimating fecundity. Also, the batch fecundity used for each black skipjack in this study was an average derived from three subsamples of the same ovary. Other studies using mature oocytes clearly separated from the previous modal group also produced high r^2 values for the relationship between fecundity and weight; for example, Hunter *et al.* (1985) and Williams and Clarke (1982) found good fits between fecundity and body weight for the northern anchovy and the gold spot herring, respectively.

A recommended technique for processing ovaries for fecundity determination has been the preservation of samples in Gilson's fluid (Bagenal, 1968; Snyder, 1983). However, Gilson's fluid destroys hydrated oocytes within the ovarian tissue. Furthermore, it causes substantial shrinkage of skipjack and yellowfin oocytes (24%) compared to formalin-preserved oocytes (Joseph, 1963), and thus confounds the problem of separation of the most advanced group of oocytes. Using formalin instead of Gilson's fluid made the use of the hydrated oocyte method possible.

The batch fecundity of black skipjack varies among areas, primarily increasing with latitude. The greater fecundity and spawning frequency in area 1 apparently compensates for the shorter duration of the spawning season and the larger size at maturity. However, for yellowfin tuna in the eastern Pacific, Joseph (1963) found no significant difference in the fecundity-length relationships between specimens from off Mexico and those from off Central America.

Geographical and, specifically, latitudinal variation in fecundity has been reported for several species of fish. Bagenal (1966) found significant geographical differences of fecundity in the plaice, *Pleuronectes platessa*. The size-specific fecundity declines with latitude for Atlantic herring, *Clupea harengus harengus* (Schopka, 1971) and Pacific herring, *Clupea harengus pallasii* (Paulson and Smith, 1977). The batch fecundity of northern anchovies off Oregon is significantly higher than for those off California (Laroche and Richardson, 1980; Hunter and Goldberg, 1980). Cayré and Farrugio (1986) found differences in the batch fecundity for skipjack between study areas in the Atlantic.

Fecundity is a function of size, and size is obviously a reflection of the growth process which is directly affected by temperature interacting with nutrition. Temperature functions primarily as a controlling factor, whereas diet and ration function as a limiting factor (Houston, 1982). The environmental temperature undoubtedly acts upon the reproductive system through the total metabolic rate.

Black skipjack probably respond to differences in their environment by adjusting the time interval between maturing successive batches of eggs and the batch fecundity. These are probably regulated by the available energy in fat storage and from the daily food supply, and when the daily ration and fat stores fall below a minimum level, ovarian regression (atresia) probably occurs over a short period of time.

The annual fecundity is the product of the spawning frequency and the batch fecundity. These two components are probably dependent on environmental factors (Wootton, 1982). Batch fecundity has been shown to be dependent upon ration in several laboratory studies (Wootton, 1979). Bagenal (1969) found that brown trout *Salmo trutta* at higher rations contained significantly more eggs, but these were smaller. Female haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, which is a multiple spawner, produced fewer eggs at successive spawnings when fed at maintenance rations compared to fish at high rations (Hislop *et al.*, 1978). Bagenal (1966) stated that those populations of plaice which were in the best condition had the highest fecundities.

Sex ratios

The overall sex ratios in areas 1, 2, 3, and 4 did not deviate significantly from the expected 1:1 ratio. The analysis of sex ratios by length indicates a preponderance of males in black skipjack greater than 550 mm in length. The analysis of sex ratios by month does not indicate that the observed deviations from the expected 1:1 ratio are due to behavioral factors such as the spawning aggregations shown for the northern anchovy *Engraulis mordax* (Klingbeil, 1978). Although this may occur, the analysis suggests it is due to the preponderance of males in the larger length classes.

Sex ratios, when considering all sizes of fish for various pelagic species, in particular tunas, are almost always close to the expected 1:1 ratio. A preponderance of males in larger size classes has been reported for several tuna species investigated; albacore, *Thunnus alalunga*, (Otsu and Sumida, 1968), bigeye, *Thunnus obesus*, (Kume and Joseph, 1966), kawakawa (Williamson, 1970), skipjack (Marr, 1948; Brock, 1954; Raju, 1964), and yellowfin (Orange, 1961; Murphy and Shomura, 1972; Lenarz and Zweifel, 1979). The differentials in sex ratio within size classes have been suggested to be due to differences between males and females with respect to growth, mortality, or availability. The almost complete absence of females within large size classes of tuna seems to be caused by differential natural mortality, rather than differential growth or availability to capture. Wild (1986), has shown there to be sexually dimorphic growth in terms of fork length in yellowfin tuna. However the estimated growth rate of females is only slightly less than that of males, and does not explain the disappearance of female yellowfin beginning in the length interval of 130-140 cm from the fishery.

There are numerous possible causes of natural mortalities in larger fish, such as disease and spawning stress, which have not been investigated. Ware (1984) reports that several theoretical studies for iteroparous fishes demonstrate a link between reproduction and mortality, as both rates often increase with body weight and age during the later stages of the life cycle. Several theoretical studies on the energetic costs of reproductive effort for fish other than tunas have been conducted, but empirical studies are scarce. In laboratory experiments on the Japanese medaka, which spawns daily, Hirschfield (1980) found mortality of females to be greatest at high levels of reproductive effort and temperature. The fish with higher reproductive effort lost more body weight, which reportedly led to mortality. Hirschfield (1980) also stated that individual fish may allocate insufficient energy to maintenance costs while reproductively active, even at the cost of an increased probability of mortality. Anderson and Ursin (1977) and Laevastu and Larkins (1981) have pointed out that spawning stress mortality may be a significant portion of senescent mortality in all fish.

ACKNOWLEDGEMENTS

I gratefully acknowledge the following individuals who provided assistance or advice throughout this investigation: W. Bayliff, E. Everett, K. Feng, T. Foreman, R. Gaudier, J. Gracia, W. Hatton, J. Hunter, B. Macewicz, F. Miller,

C. Orange, S. Oshita, R. Punsly, A. Purmalis, R. Rainey, V. Scholey, V. Silva, P. Tomlinson, and A. Wild. I wish to acknowledge S. Heigold, Cía. Enlatadora Nacional, S.A., Puntarenas, Costa Rica, for his support and assistance in providing access to his plant for sampling and obtaining catch information. I also wish to acknowledge M. Lopez, and M. Rojas of the Ministerio de Agricultura y Ganadería (Ministry of Agriculture and Livestock) of Costa Rica for initiating and conducting the sampling in Puntarenas. I especially wish to thank the Commission's Director, J. Joseph, for his support throughout this investigation. I also wish to thank the following people for their constructive comments on drafts of the manuscript: W. Bayliff, P. Cayré, T. Ebert, D. Farris, J. Hunter, J. Ianelli, W. Klawe, B. Macewicz, C. Phleger, R. Punsly, and R. Wooton.

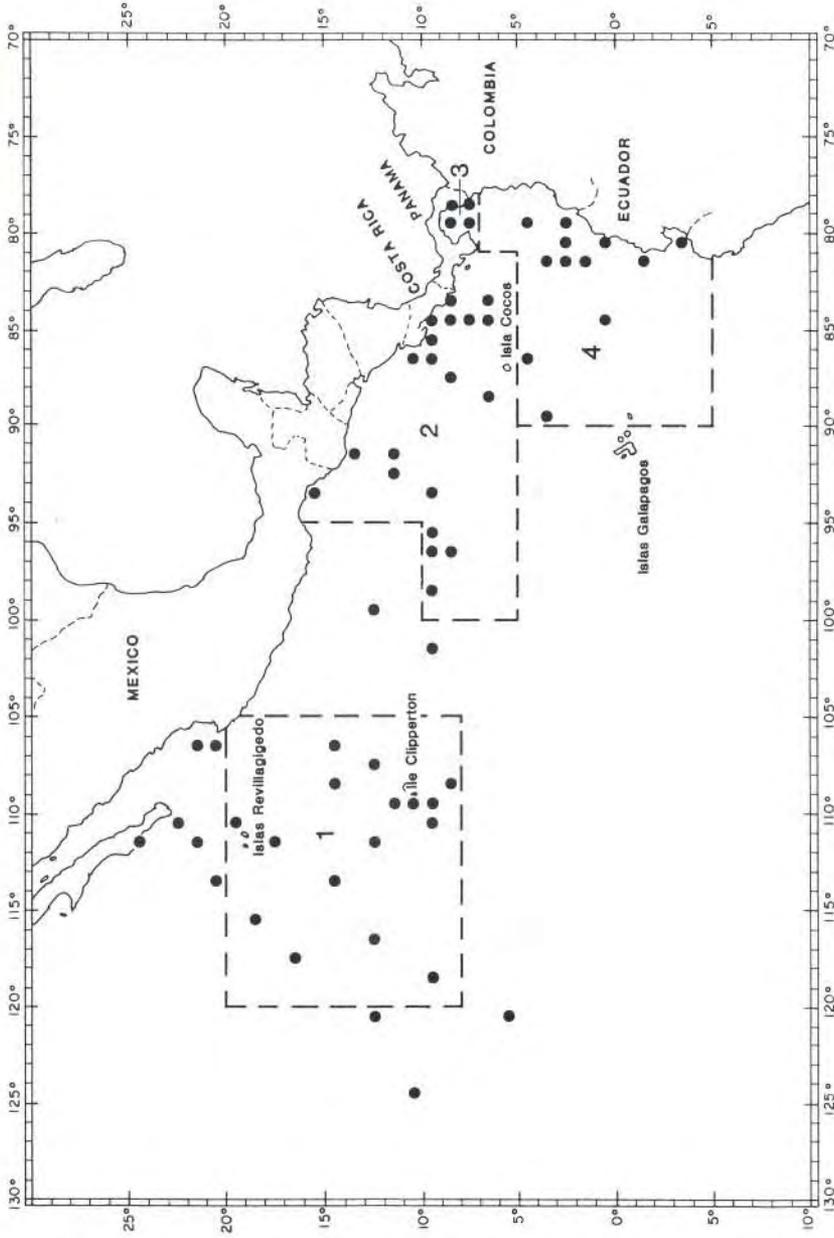


FIGURE 1. Capture locations from which samples of black skipjack were obtained during 1980-1982. The boundaries of the study areas are delineated in broken lines and identified by numerals 1-4.

FIGURA 1. Ubicación de las capturas de las cuales se tomaron las muestras de barrilete negro en 1980-1982. Se delinean los límites de las áreas de estudio con líneas de trazos y se identifican por los números 1-4.

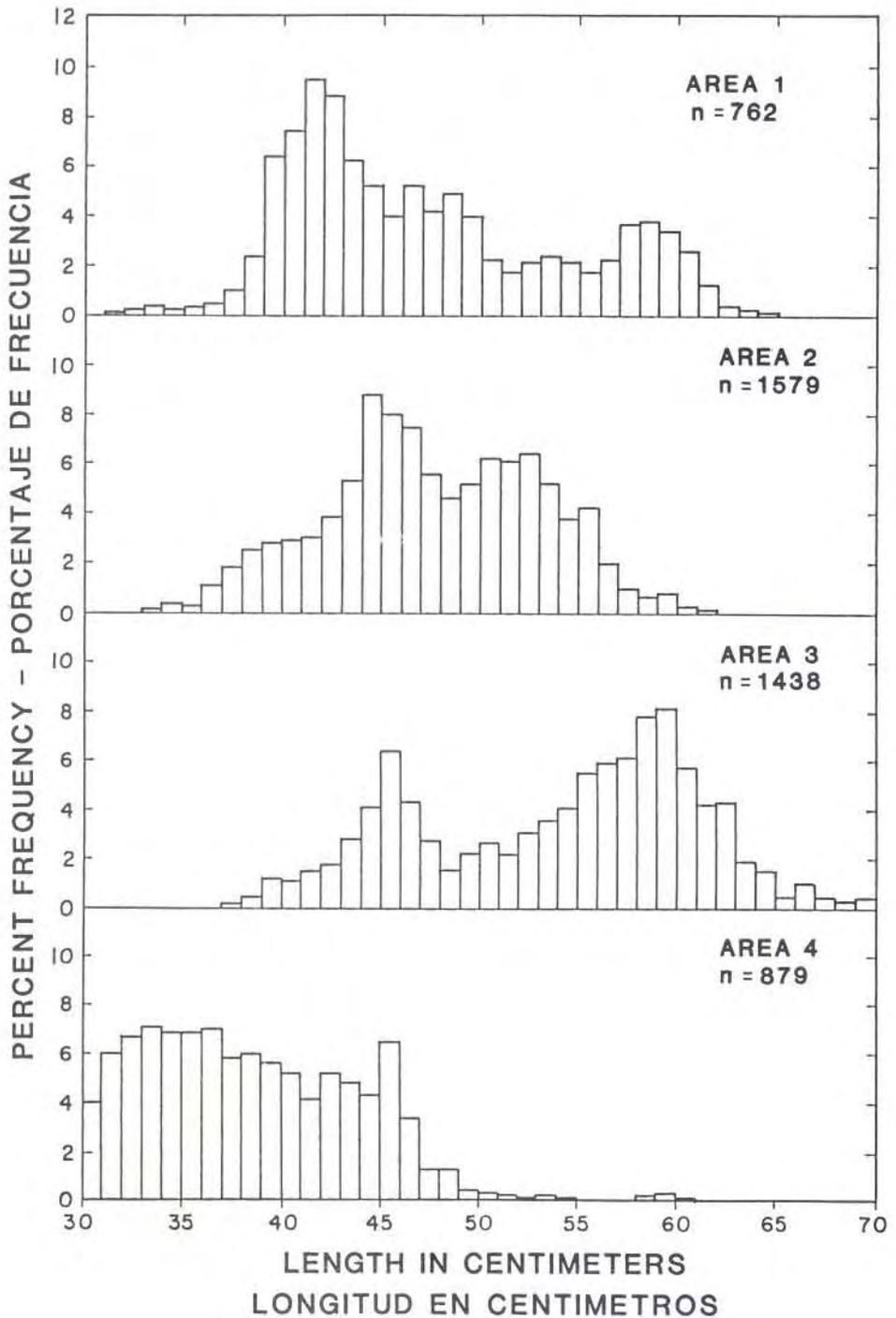


FIGURE 2. Length frequencies of male and female black skipjack sampled for this study.

FIGURA 2. Frecuencias por talla de machos y hembras de barrilete negro muestreados en este estudio.

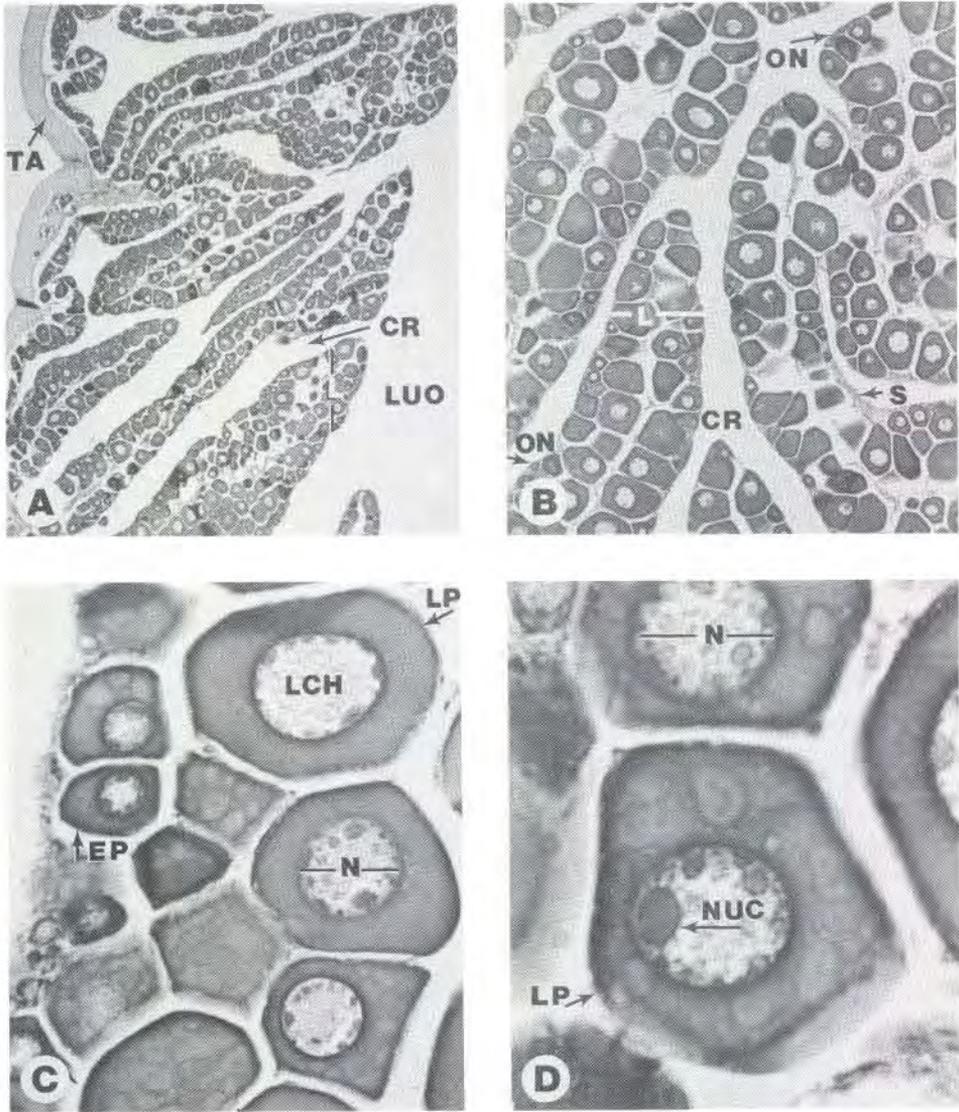


FIGURE 3. Transverse section of immature ovary of 431-mm black skipjack: A) wall of the ovary, ovigerous lamellae with immature oocytes, and lumen of the ovary (x32.5); B) ovigerous lamellae with immature oocytes (x40); C) oocytes in early developmental stages (x325); D) oocytes in the late perinucleus stage (x400). C = cytoplasm, CR = crypts of ovarian lumen, EP = early perinucleus stage, L = lamellae, LCH = lamp brush chromosomes, LP = late perinucleus stage, LUO = lumen of the ovary, N = nucleus, NUC = nucleolus, ON = oogonial nest, S = stroma, TA = tunica albuginea.

FIGURA 3. Sección transversal del ovario inmaduro de un barrilete negro de 431 mm: A) pared del ovario, lamelas ovígeras con ovocitos inmaduros, y lumen del ovario (x32.5); B) lamelas ovígeras con ovocitos inmaduros (x40); C) ovocitos en las primeras etapas de desarrollo (x325); D) ovocitos en la etapa tardía perinuclear (x400). C = citoplasma, CR = cripta del lumen ovárico, EP = etapa temprana perinuclear, L = lamelas, LCH = cromosomas en escobillón, LP = etapa tardía perinuclear, LUO = lumen del ovario, N = núcleo, NUC = nucleolo, ON = nido ovogonial, S = estroma, TA = túnica albugínea.

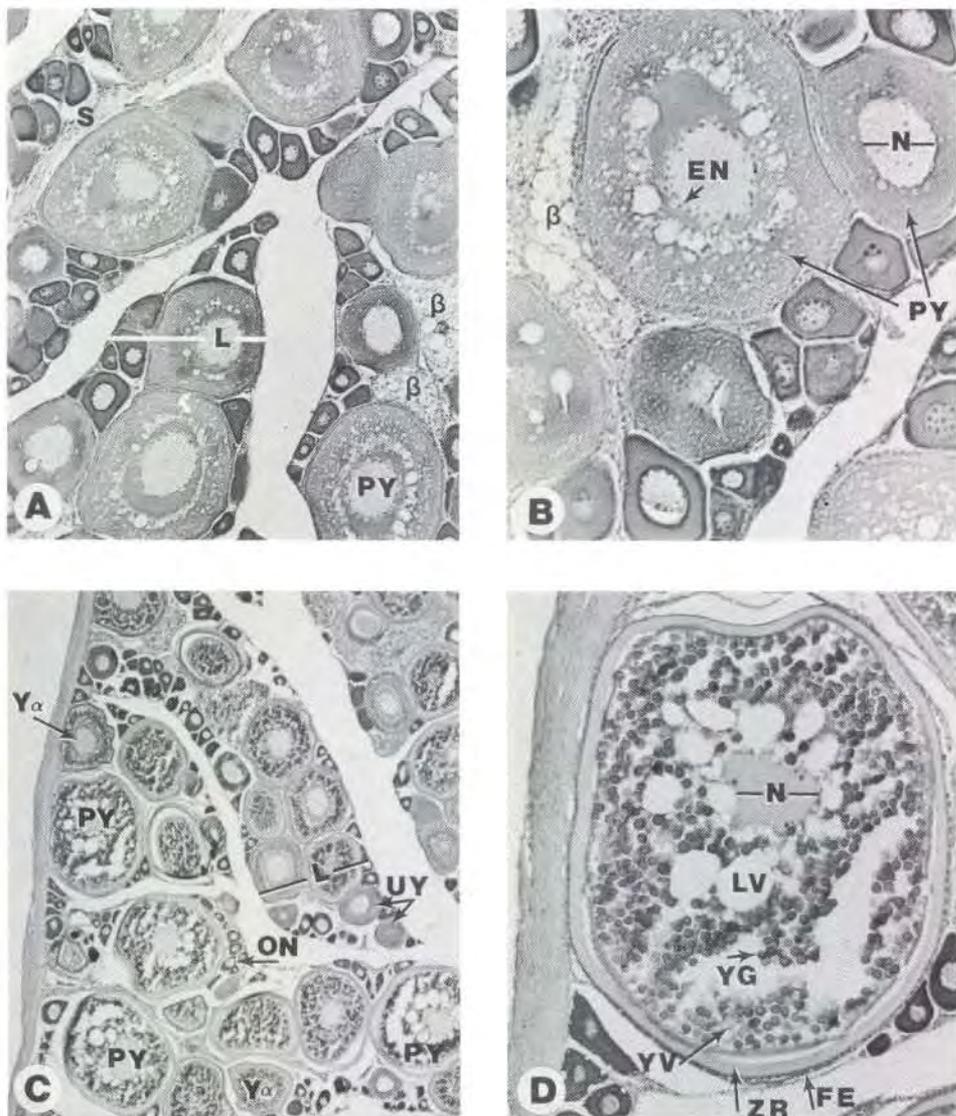


FIGURE 4. Transverse section of early developing or resting ovary showing late atresia from a 499-mm black skipjack: A) x40, B) x60; later developing ovary of a 498-mm black skipjack: C) x32.5, D) x130. β = beta atresia, EN = euvitelline nucleoli, FE = follicular epithellium, L = lamellae, LV = lipoid vesicle, N = nucleus, NUC = nucleolus, ON = oogonial nest, PY = partially yolked oocyte, S = stroma, UY = unfoliated oocyte, Y_{α} = alpha atresia of a yolked oocyte, YG = yolk granules, YV = yolk vesicles, ZR = zona radiata.

FIGURA 4. Sección transversal del ovario de un barrilete negro de 499 mm en etapa de desarrollo inicial o recuperando del desove, mostrando atresia tardía: A) x40, B) x60; ovario en etapa de desarrollo posterior de un barrilete negro de 498 mm: C) x32.5, D) x130. β = atresia beta, EN = nucleolos euvitelinos, FE = epitelio folicular, L = lamelas, LV = vesícula lipídica, N = núcleo, NUC = nucleolo, ON = nido ovogonial, PY = ovocito parcialmente vitelado, S = estroma, UY = ovocito no vitelado, Y_{α} = atresia alfa de un ovocito vitelado, YG = gránulos de vitelo, YV = vesículas de vitelo, ZR = zona radiata.

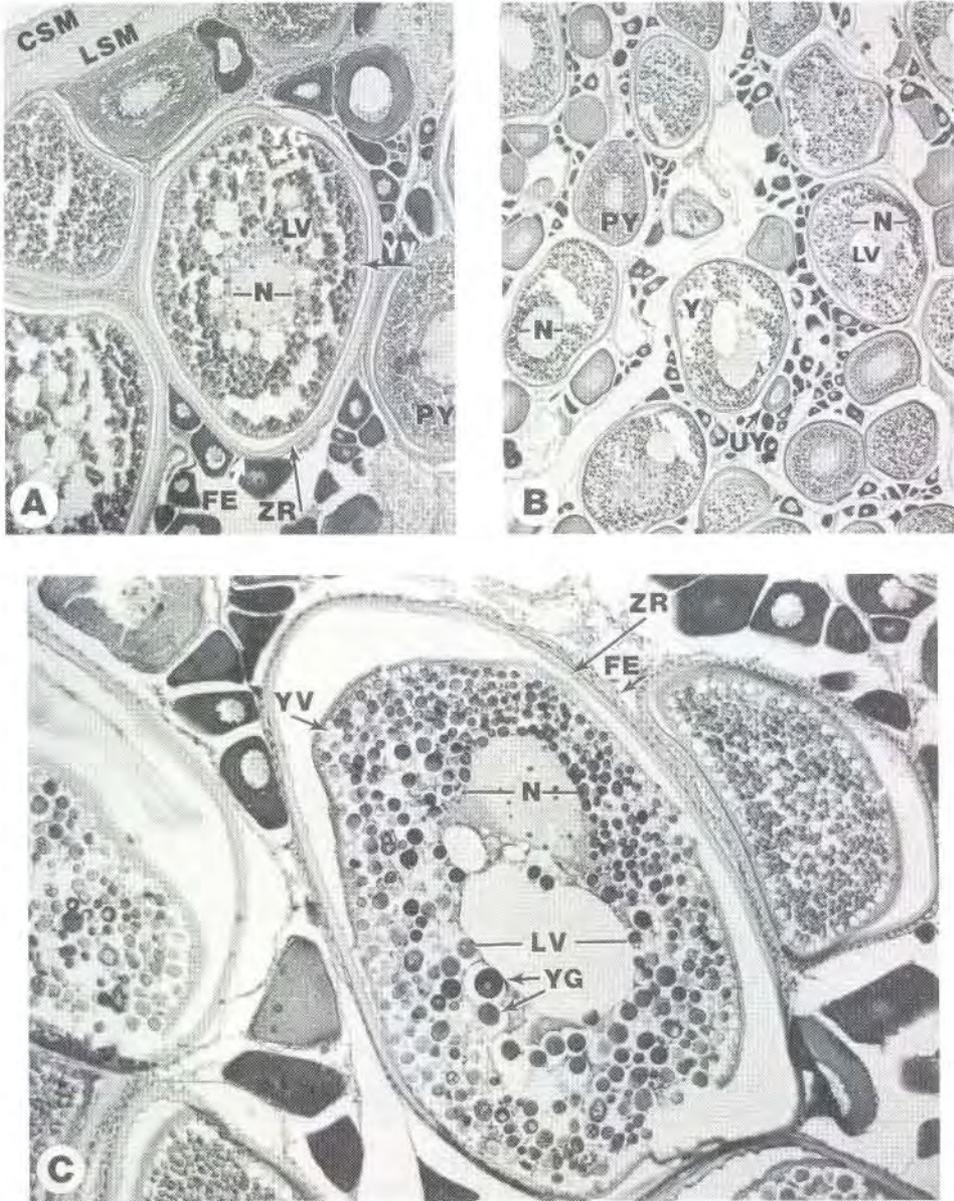


FIGURE 5. Transverse section of a later developing ovary of a 498-mm black skipjack: A) oocytes in various developmental stages x40; and a later developing ovary of a 581-mm black skipjack showing the migratory nucleus oocyte B) x32.5, C) x130. CSM = circular smooth muscle, FE = follicular epithelium, LSM = longitudinal smooth muscle, LV = lipid vesicle, N = nucleus, PY = partially yolked oocyte, UY = unyolked oocyte, Y = yolked oocyte, YG = yolk granules, YV = yolk vesicles, ZR = zona radiata.

FIGURA 5. Sección transversal del ovario de un barrilete negro de 498 mm en etapa de desarrollo posterior: A) ovocitos en varias etapas de desarrollo x40; y el ovario de un barrilete negro de 581 mm en etapa de desarrollo posterior, mostrando el ovocito de núcleo migratorio B) x32.5, C) x130. CSM = músculo liso circular, FE = epitelio folicular, LSM = músculo liso longitudinal, LV = vesícula lipídica, N = núcleo, PY = ovocito parcialmente vitelado, UY = ovocito no vitelado, Y = ovocito vitelado, YG = gránulos de vitelo, YV = vesículas de vitelo, ZR = zona radiata.

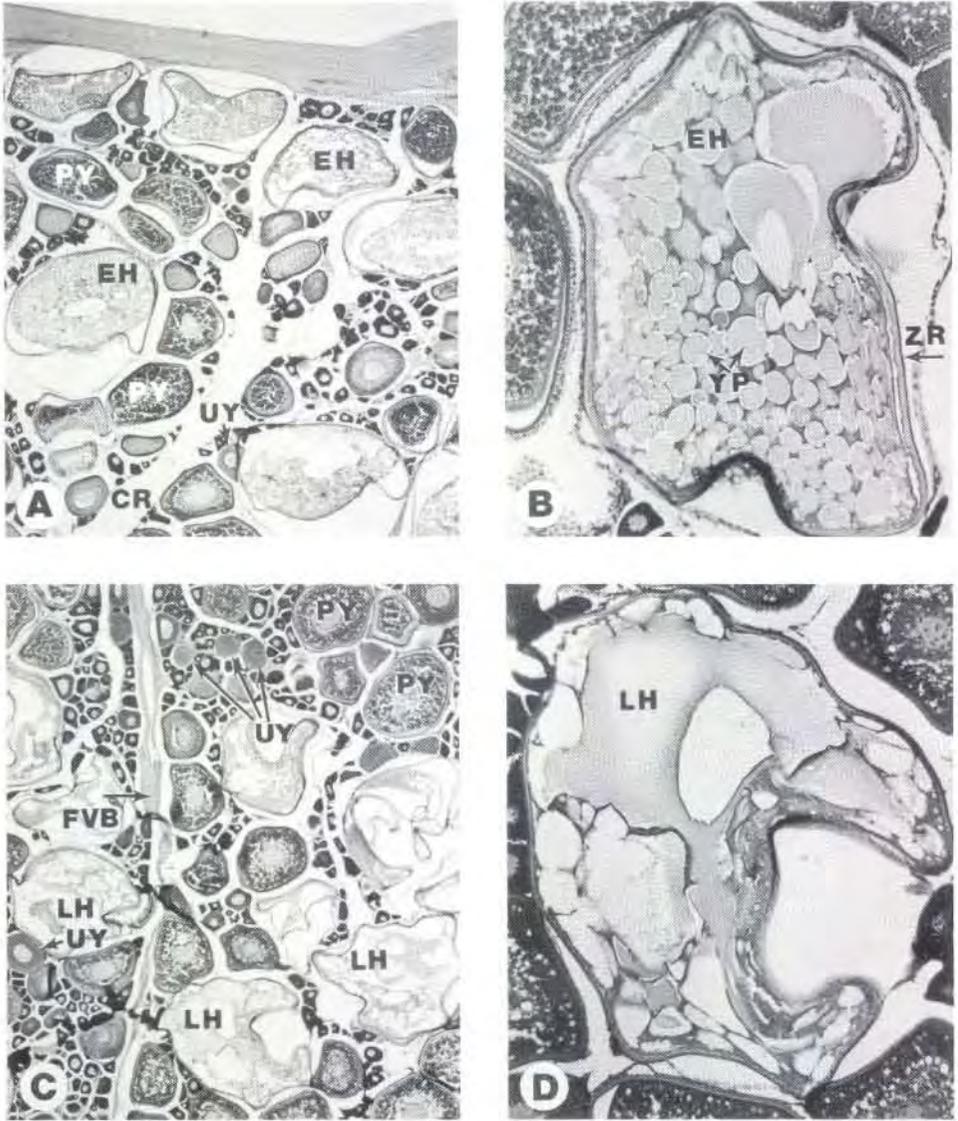


FIGURE 6. Transverse section of a ripe ovary of a 587-mm black skipjack in early stages of hydration: A) $\times 32.5$, B) $\times 130$; and a ripe ovary of a 466-mm black skipjack in later stages of hydration, C) $\times 32.5$, D) $\times 130$. CR = crypts of ovarian lumen, EH = early hydrated oocyte, FVB = fibrovascular branch, LH = late hydrated oocyte, PY = partially yolked oocyte, UY = unyolked oocyte, YP = yolk plates, ZR = zona radiata.

FIGURA 6. Sección transversal del ovario maduro de un barrilete negro de 587 mm en la primera etapa de hidratación: A) $\times 32.5$, B) $\times 130$; y el ovario maduro de un barrilete negro de 466 mm en la etapa posterior de hidratación: C) $\times 32.5$, D) $\times 130$. CR = criptas del lumen ovárico, EH = ovocito hidratado temprano, FVB = rama fibrovascular, LH = ovocito hidratado tardío, PY = ovocito parcialmente vitelado, UY = ovocito no vitelado, YP = plaquetas de vitelo, ZR = zona radiata.

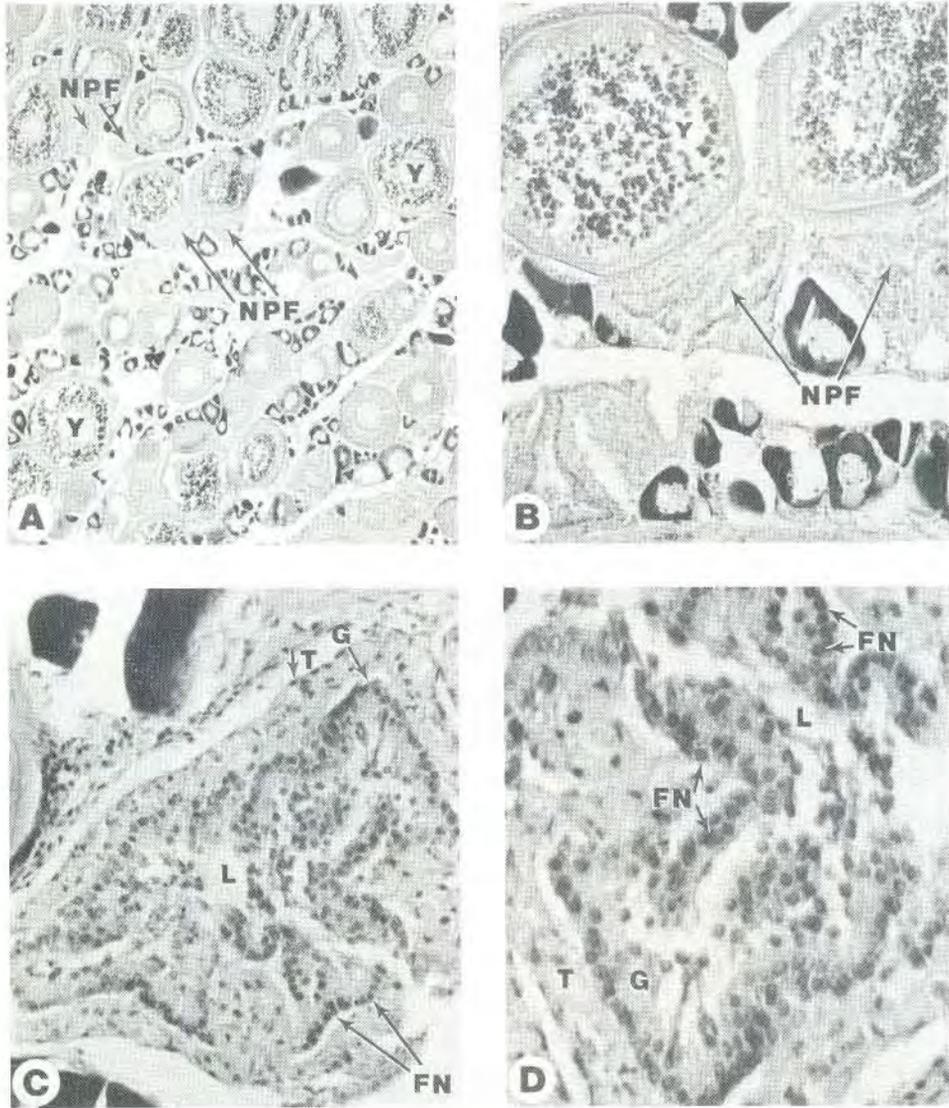


FIGURE 7. Transverse section of an ovary at spawning from 550-mm black skipjack: A) x32.5, B) x130; and the new postovulatory follicles within the same ovary, C) x325, D) x520. FN = follicular nucleoli, G = granulosa cell layer, L = lumen of postovulatory follicle, NPF = new postovulatory follicle, T = thecal cell layer, Y = yolked oocyte.

FIGURA 7. Sección transversal del ovario de un barrilete negro de 550 mm en desove: A) x32.5, B) x130; y los nuevos folículos postovulatorios en el mismo ovario, C) x325, D) x520. FN = nucleolos foliculares, G = capa de células de la granulosa, L = lumen del folículo postovulatorio, NPF = folículo postovulatorio nuevo, T = capa de células de la teca, Y = ovocito vitelado.

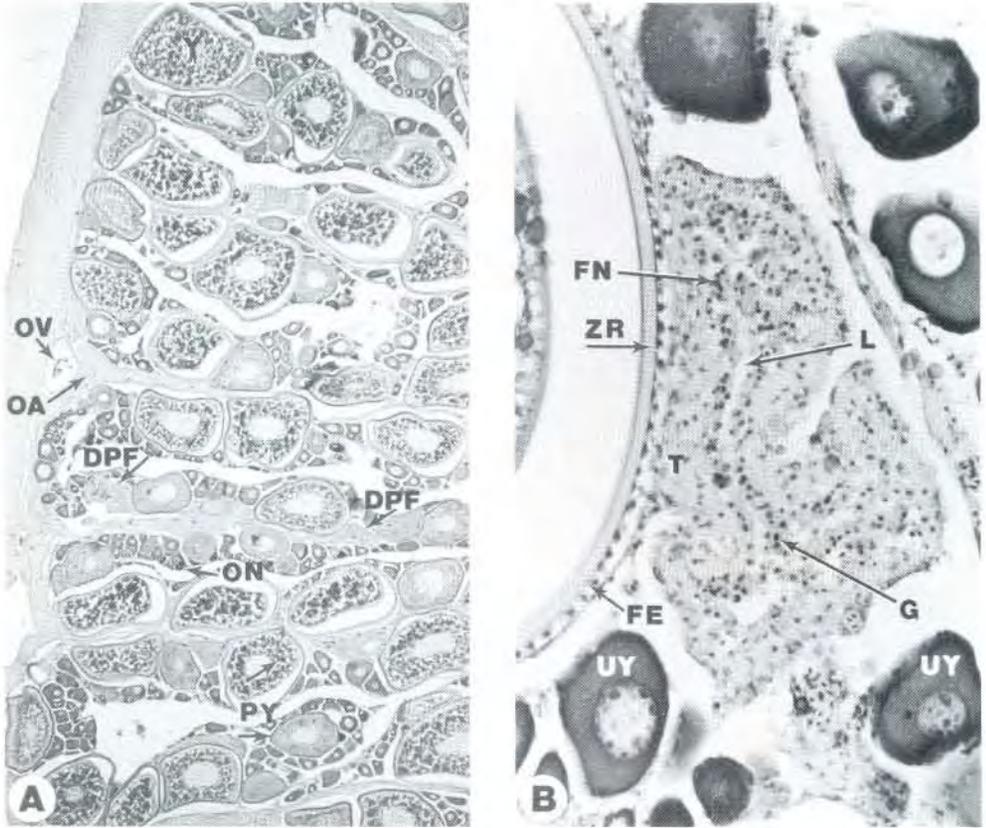


FIGURE 8. Transverse section of a spawned ovary from a 484-mm black skipjack: A) x32.5; and a degenerating postovulatory follicle within the same ovary B) x325. DPF = degenerating postovulatory follicle, FE = follicular epithelium, FN = follicular nucleoli, G = granulosa cell layer, L = lumen of postovulatory follicle, OA = ovarian artery, ON = oogonial nest, OV = ovarian vein, PY = partially yolked oocytes, T = thecal cell layer, UY = unyolked oocytes, ZR = zona radiata.

FIGURA 8. Sección transversal del ovario desovado de un barrilete negro de 484 mm: A) x32.5; y un folículo postovulatorio en estado de degeneración: B) x 325. DPF = folículo postovulatorio en estado de degeneración, FE = epitelio folicular, FN = nucleolos foliculares, G = capa de células de la granulosa, L = lumen del folículo postovulatorio, OA = arteria del ovario, ON = nido ovogonial, OV = vena del ovario, PY = ovocitos parcialmente vitelados, T = capa de células de la teca, UY = ovocitos no vitelados, ZR = zona radiata.

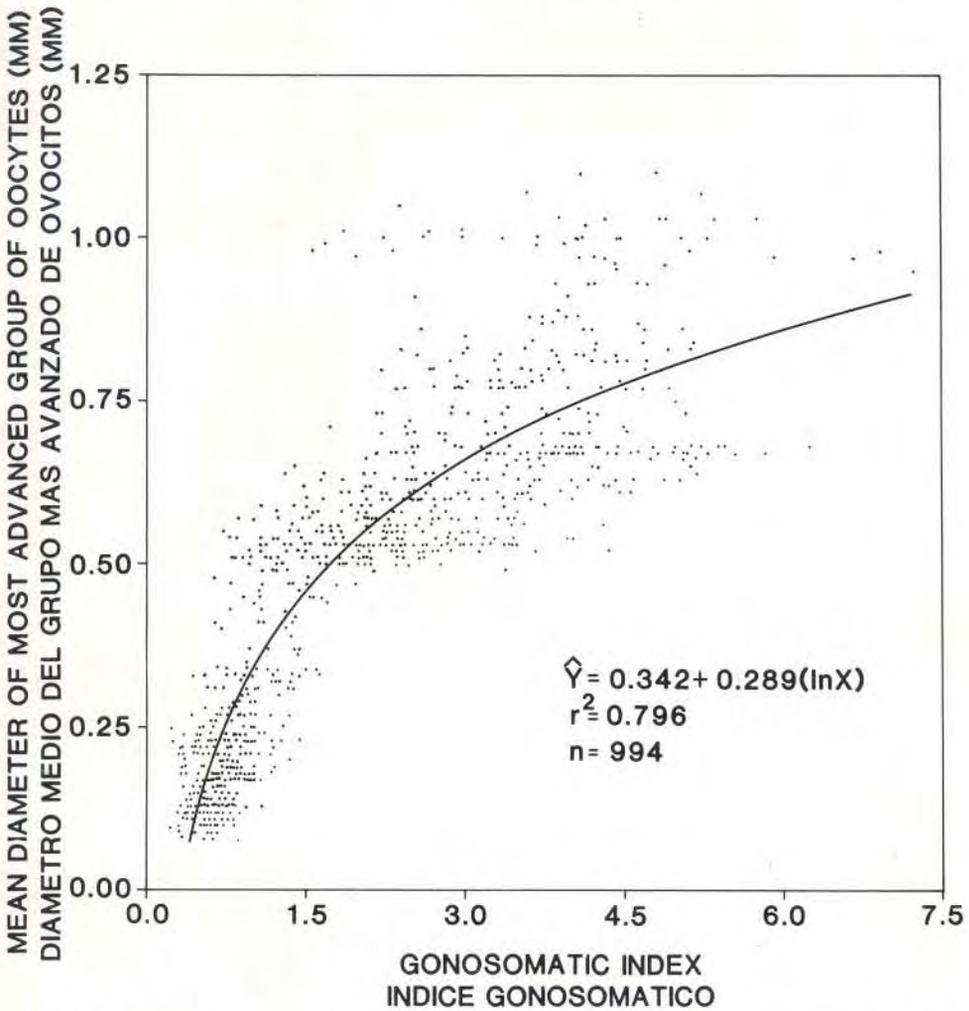


FIGURE 9. Relationship between the mean diameter of most advanced group of oocytes (MDMAGO) and gonosomatic index (GSI) for black skipjack collected during 1981.

FIGURA 9. Relación entre el diámetro medio del grupo de ovocitos más avanzado (MDMAGO) y el índice gonosomático (GSI) de barriletes negros recogidos durante 1981.

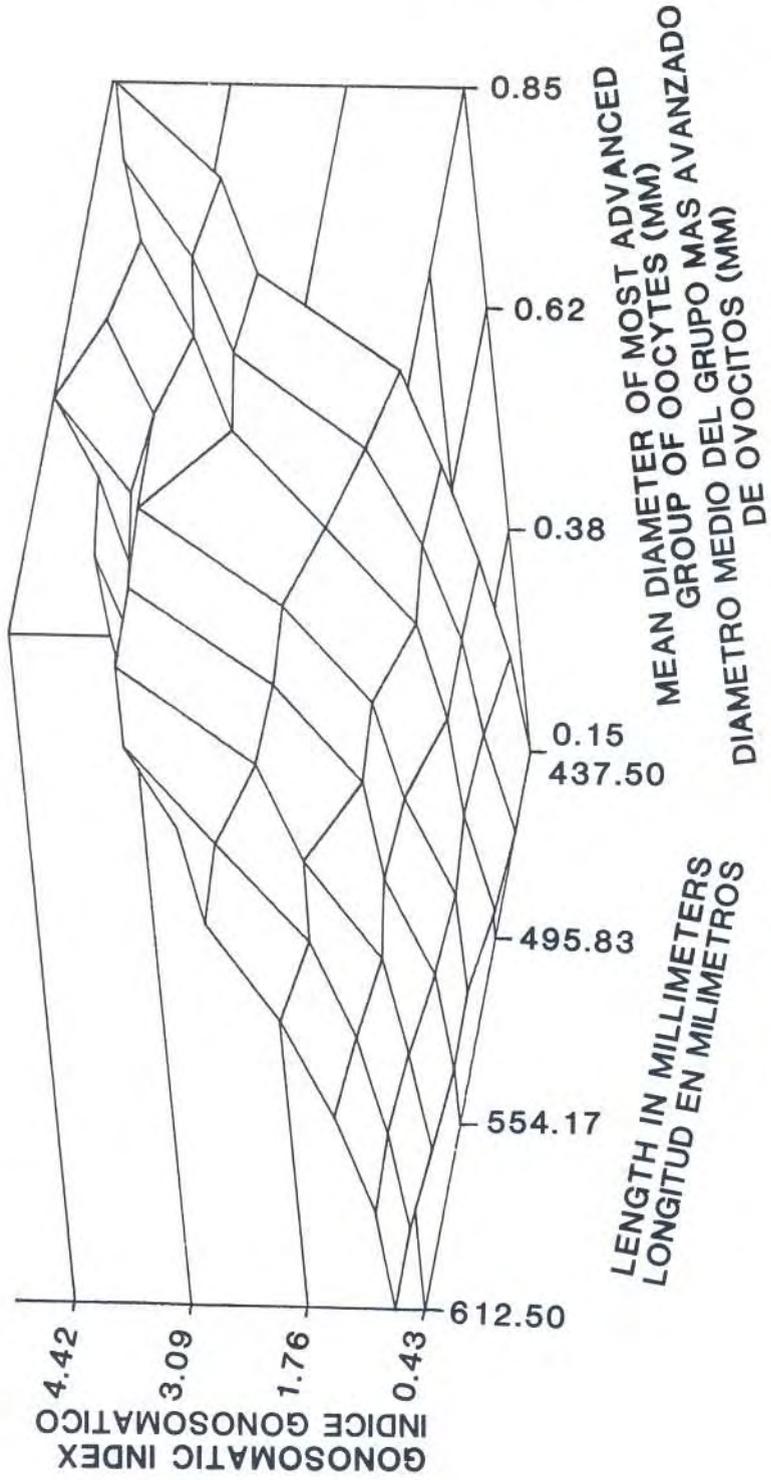


FIGURE 10. GSI as a function of length and MDMAGO.
 FIGURA 10. El GSI como función de la longitud y del MDMAGO.

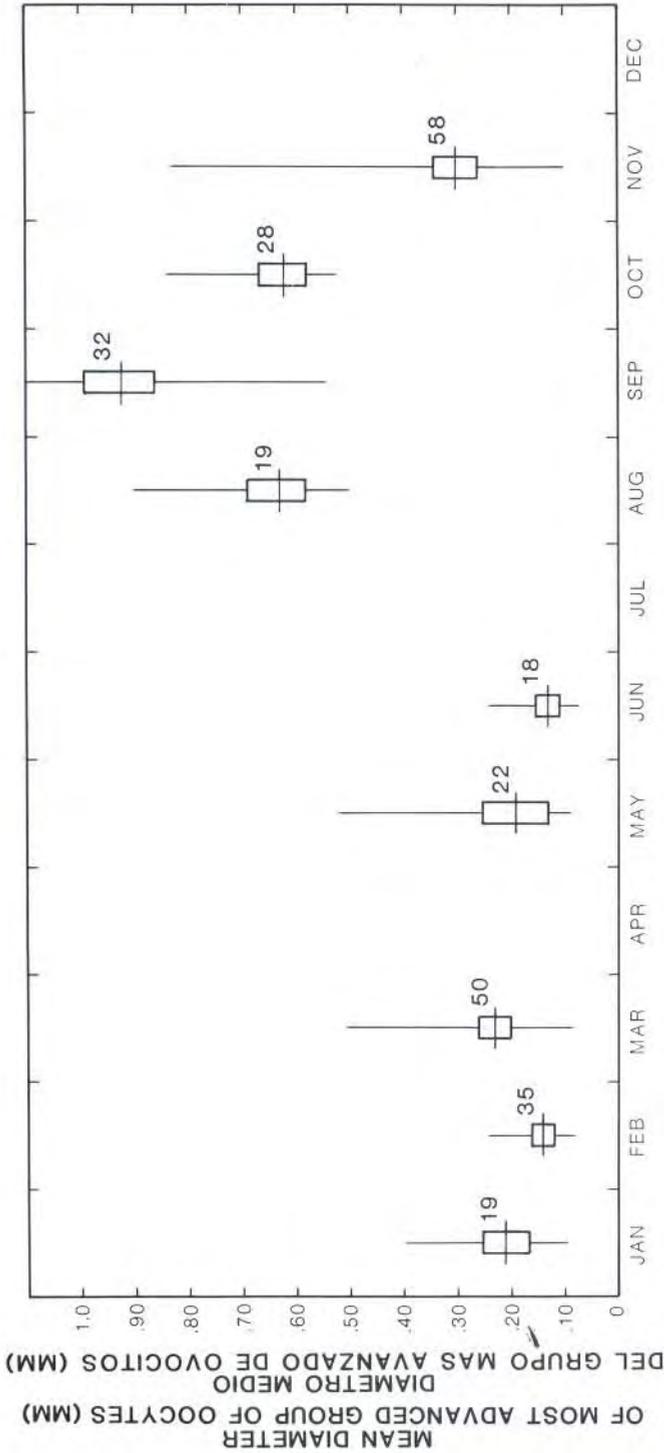


FIGURE 11. Seasonal variation in ova diameters from the most advanced modal group of oocytes from 281 black skipjack collected from area 1 during 1981. Mean, 95% confidence intervals above and below the mean, and range are represented by horizontal lines, enclosed boxes, and vertical lines, respectively. The numbers of fish are given for each representation. Stage-I (immature) ovaries are not included in the analysis.

FIGURA 11. Variaciones estacionales en los diámetros de los óvulos del grupo modal de ovocitos más avanzado tomados de 281 barriletes negros recogidos en el área 1 durante 1981. Se representan el promedio, los intervalos de confianza de 95% encima y debajo del promedio, y la amplitud por líneas horizontales, recuadros, y líneas verticales, respectivamente. Se dan las cantidades de peces para cada representación. Se excluyen de este análisis los ovarios en Etapa I (inmaduros).

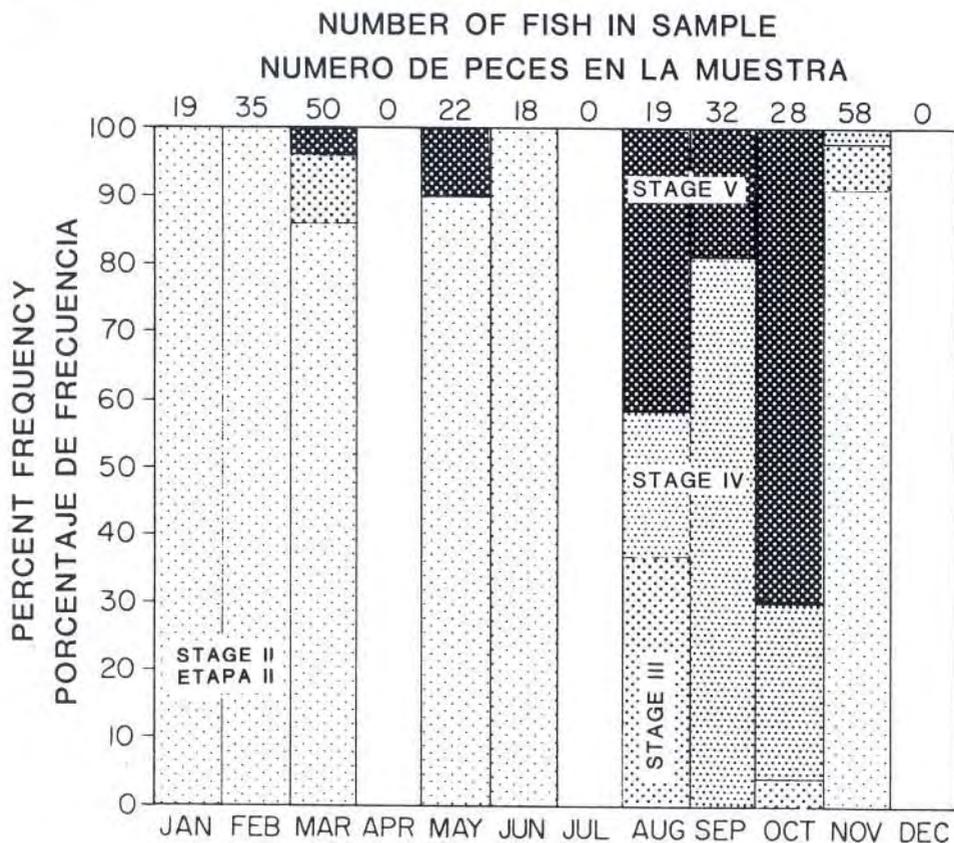


FIGURE 12. Percentages of developmental stages of ovaries observed each month for black skipjack collected from area 1 during 1981. Stage-I (immature) ovaries are not included in the analysis.

FIGURA 12. Porcentajes de las etapas de desarrollo de los ovarios observadas cada mes en barriletes negros recogidos del área 1 durante 1981. Se excluyen de este análisis los ovarios en Etapa I (inmaduros).

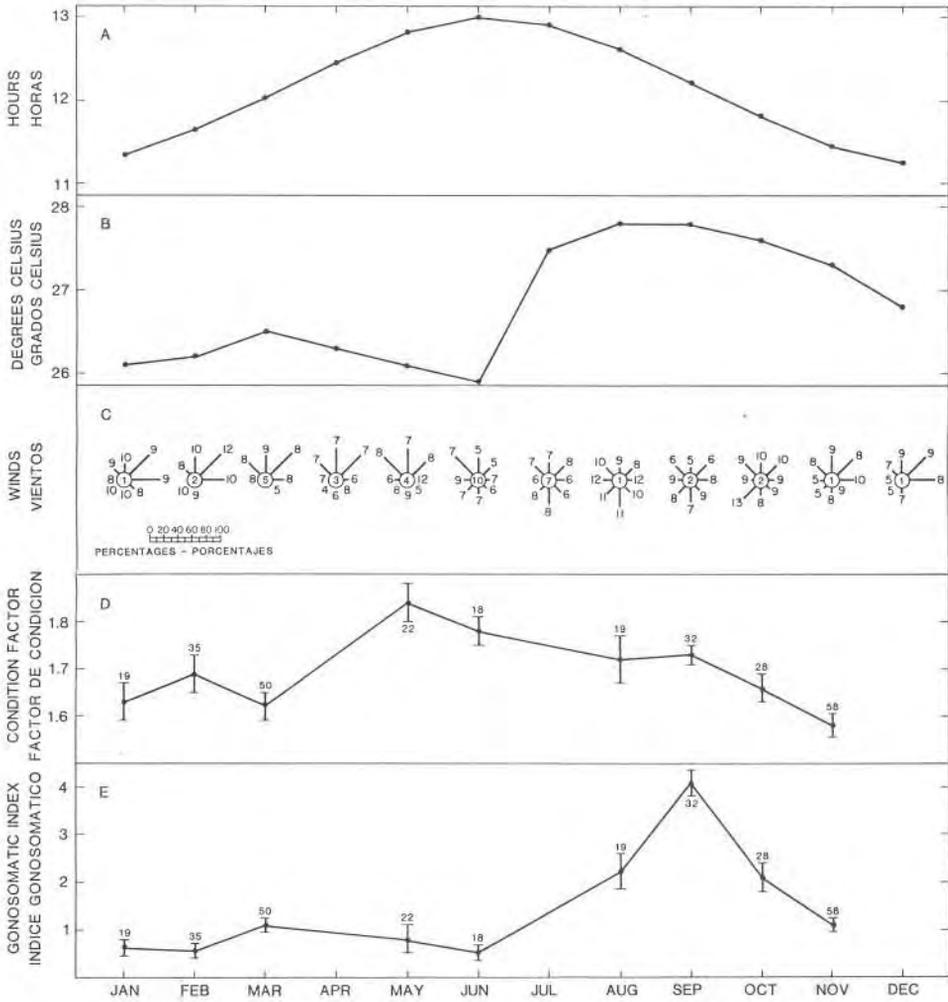


FIGURE 13. Monthly values for (A) photoperiod, (B) sea-surface temperature, (C) wind observations, (D) condition factor of black skipjack, and (E) GSI of black skipjack for area 1 during 1981. For the wind roses the lengths of the bars give the percentages of observations in which the wind had blown from that direction. The value at each point is the average force of the wind in miles per hour, and the value in the center of the circle is the percentages of calms. In panels D and E the means and 95-percent confidence limits above and below the means are represented by dots and vertical bars, respectively. The numbers of fish are given for each representation. Stage-I (immature) fish are not included in panels D and E.

FIGURA 13. Valores mensuales de (A) fotoperiodos, (B) temperatura de la superficie del mar, (C) observaciones del viento, (D) factor de condición del barrilete negro, y (E) GSI del barrilete negro en el área 1 durante 1981. La longitud de las barras en las rosas de los vientos representa el porcentaje de observaciones en las cuales el viento soplabo de esa dirección. La cifra en cada punto es la velocidad media del viento en millas/hora, y la cifra en el centro de la rosa es el porcentaje de calmas. En los recuadros D y E se representan los promedios y los límites de confianza de 95% encima y debajo de los promedios por puntos y barras verticales, respectivamente. Se dan las cantidades de peces para cada representación. Se excluyen de los recuadros D y E los peces en Etapa I (inmaduros).

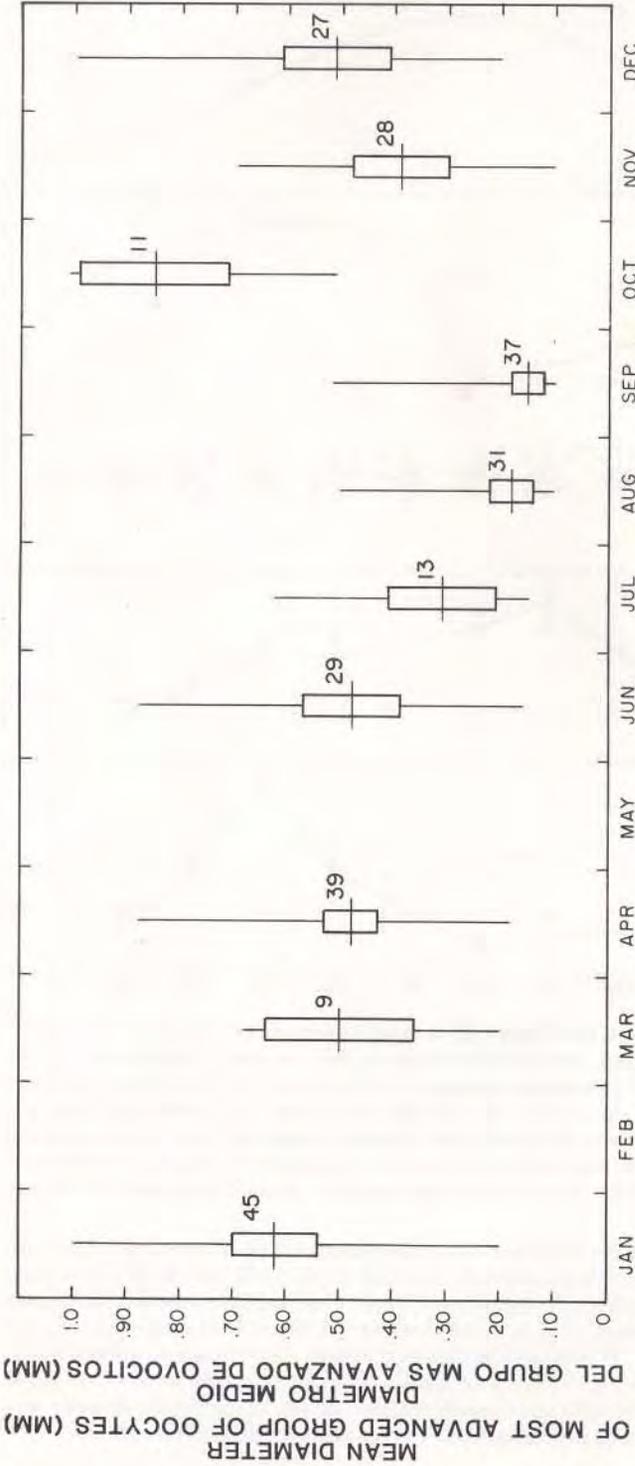


FIGURE 14. Seasonal variation in ova diameters from the most advanced modal group of oocytes from 269 black skipjack collected from area 2 during 1981. Mean, 95% confidence interval above and below the mean, and range are represented by horizontal lines, enclosed boxes, and vertical lines respectively. The numbers of fish are given for each representation. Stage-I (immature) ovaries are not included in the analysis.

FIGURA 14. Variación estacional en los diámetros de los óvulos del grupo modal de ovocitos más avanzado de 269 barriletes negros recogidos en el área 2 durante 1981. Se representan el promedio, el intervalo de confianza de 95% encima y debajo del promedio, y la amplitud por líneas horizontales, recuadros, y líneas verticales, respectivamente. Se da la cantidad de peces para cada representación. Se excluyen del análisis los ovarios en Etapa I (inmaduros).

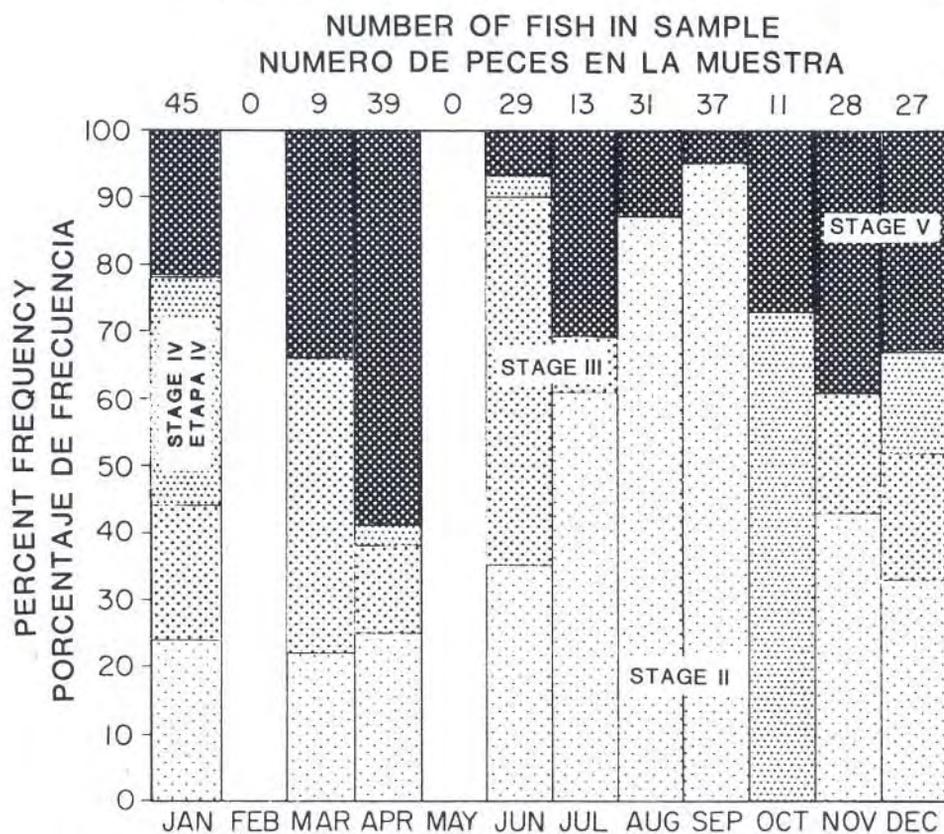


FIGURE 15. Percentages of gonad developmental stages observed each month for female black skipjack collected from area 2 during 1981. Stage-I (immature) ovaries are not included in the analysis.

FIGURA 15. Porcentajes de las etapas de desarrollo de las gónadas observadas cada mes en hembras de barrilete negro recogidas en el área 2 durante 1981. Se excluyen del análisis los ovarios en Etapa I (inmaduros).

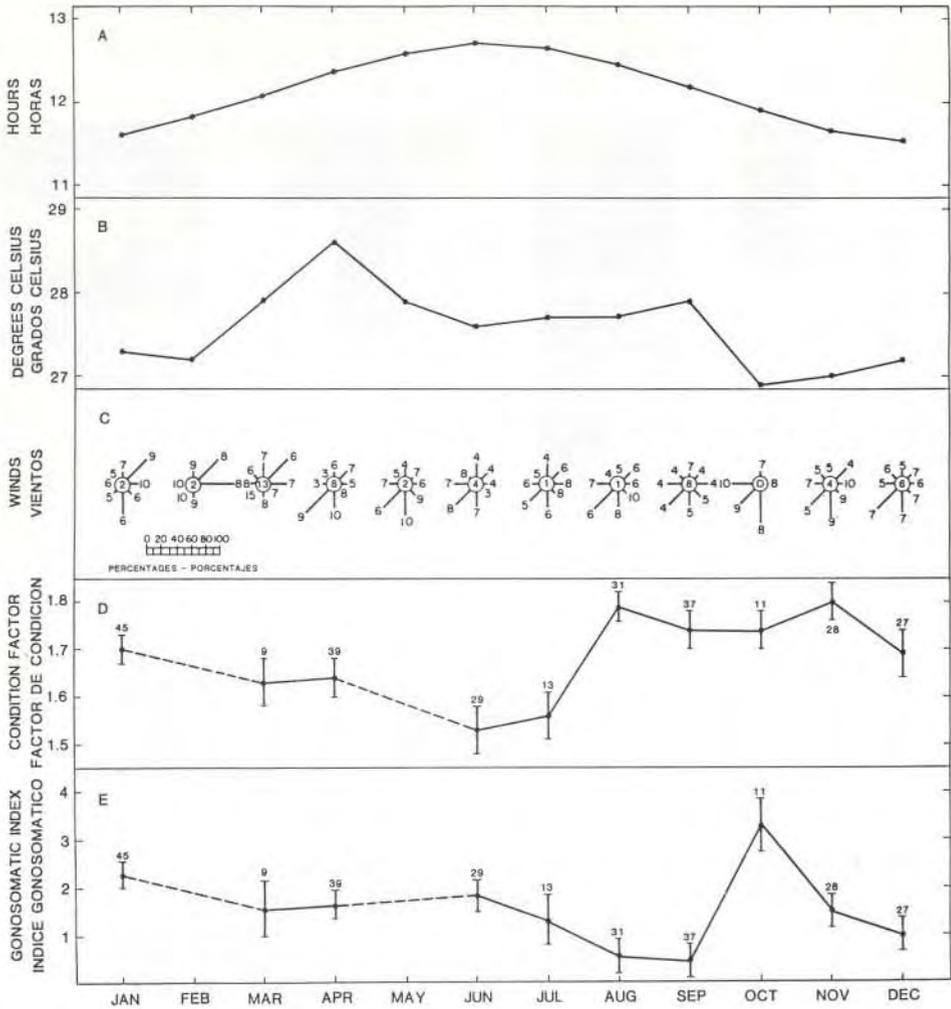


FIGURE 16. Monthly values for (A) photoperiod, (B) sea-surface temperature, (C) wind observations, (D) condition factor of black skipjack, and (E) GSI of black skipjack for area 2 during 1981. Further explanation of the figure is given in the title for Figure 13.

FIGURA 16. Valores mensuales de (A) fotoperiodo, (B) temperatura de la superficie del mar, (C) observaciones del viento, (D) factor de condición del barrilete negro, y (E) GSI del barrilete negro en el área 2 durante 1981. Véase explicación más detallada en el título de la Figura 13.

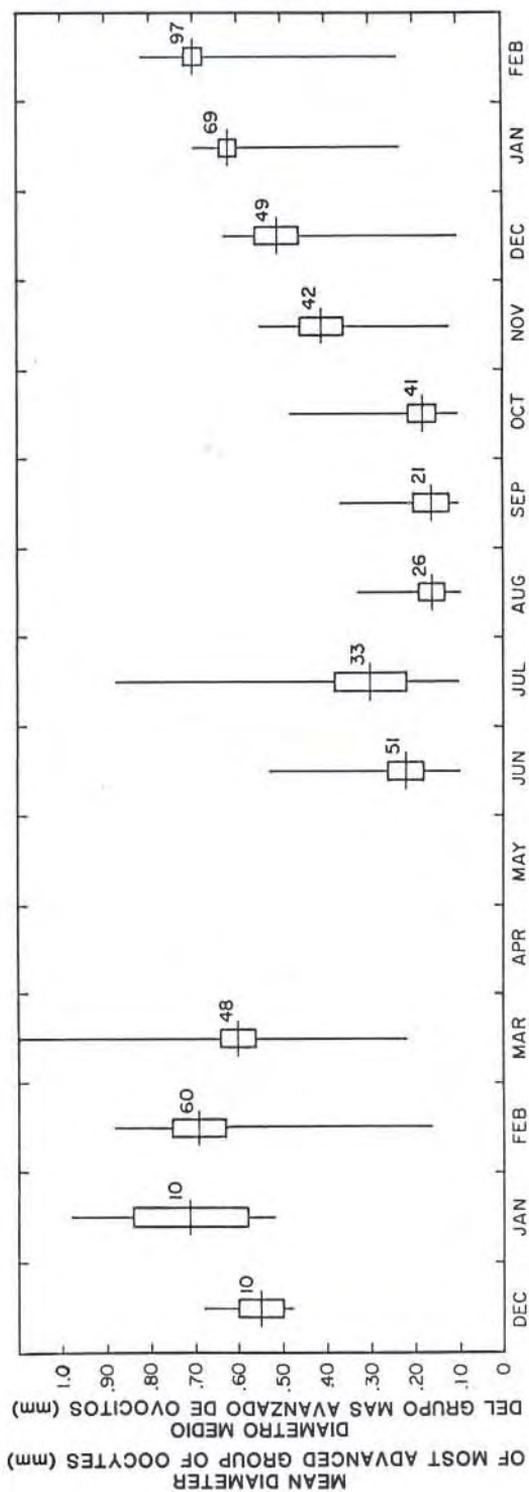


FIGURE 17. Seasonal variation in ova diameters from the most advanced modal group of oocytes from 557 black skipjack collected from area 3 during 1980-1982. Mean, 95% confidence interval above and below the mean, and range are represented by horizontal lines, enclosed boxes, and vertical lines, respectively. The numbers of fish are given for each representation. Stage-I (immature) ovaries are not included in the analysis.

FIGURA 17. Variación estacional en los diámetros de los óvulos del grupo modal de ovocitos más avanzado de 557 barriletes negros recogidos en el área 3 de 1980 a 1982. Se representan el promedio, el intervalo de confianza de 95% encima y debajo del promedio, y la amplitud por líneas horizontales, recuadros, y líneas verticales, respectivamente. Se dan las cantidades de peces para cada representación. Se excluyen del análisis los ovarios en Etapa I (inmaduros).

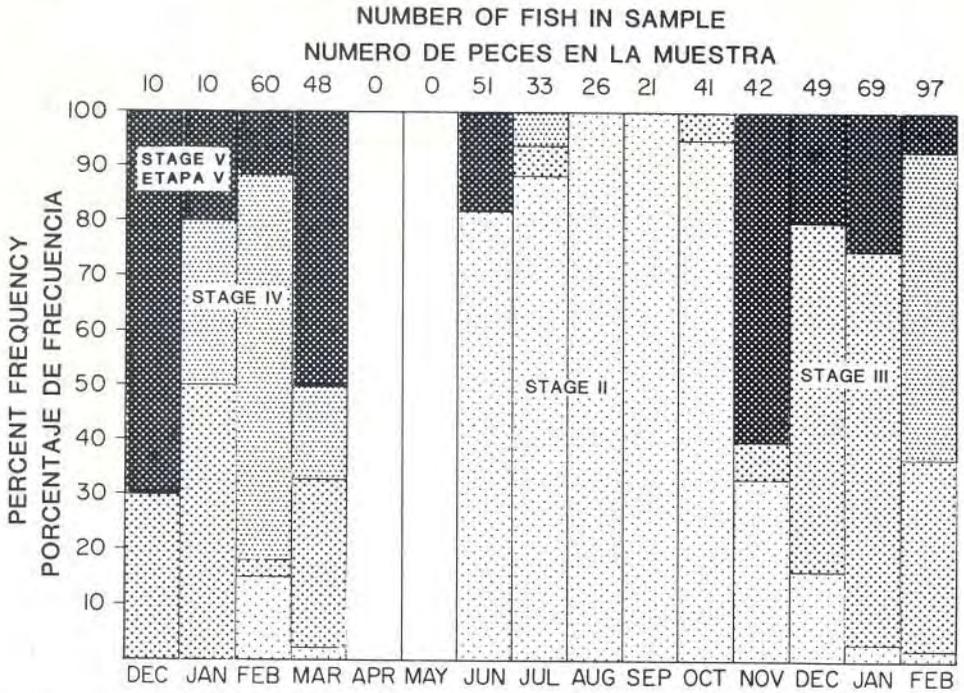


FIGURE 18. Percentages of gonad developmental stages observed each month for female black skipjack collected from area 3 during 1980-1982. Stage-I (immature) ovaries are not included in the analysis.

FIGURA 18. Porcentajes de etapas de desarrollo de las gónadas observadas cada mes en hembras del barrilete negro recogidas en el área 3 de 1980 a 1982. Se excluyen del análisis los ovarios en Etapa I (inmaduros).

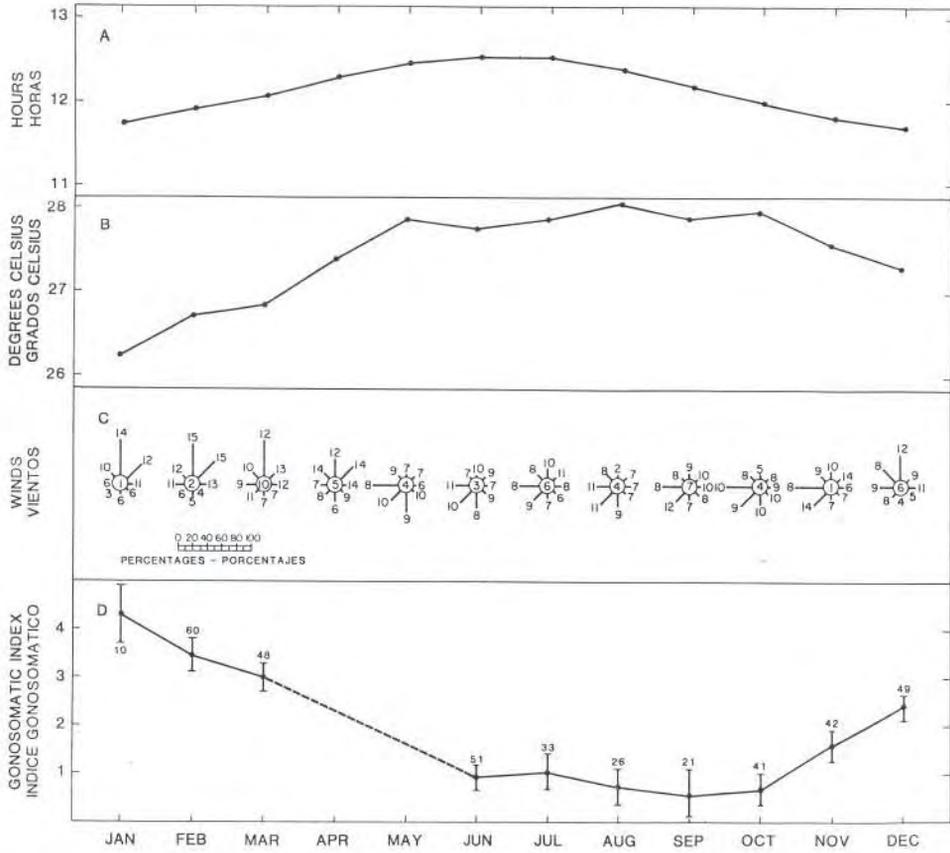


FIGURE 19. Monthly values for (A) photoperiod, (B) sea-surface temperature, (C) wind observations, and (D) GSI of black skipjack for area 3 during 1981. Further explanation of the figure is given in the title for Figure 13.

FIGURA 19. Valores mensuales de (A) fotoperiodo, (B) temperatura de la superficie del mar, (C) observaciones del viento, y (D) GSI del barrilete negro en el área 3 durante 1981. Véase explicación más detallada en el título de la Figura 13.

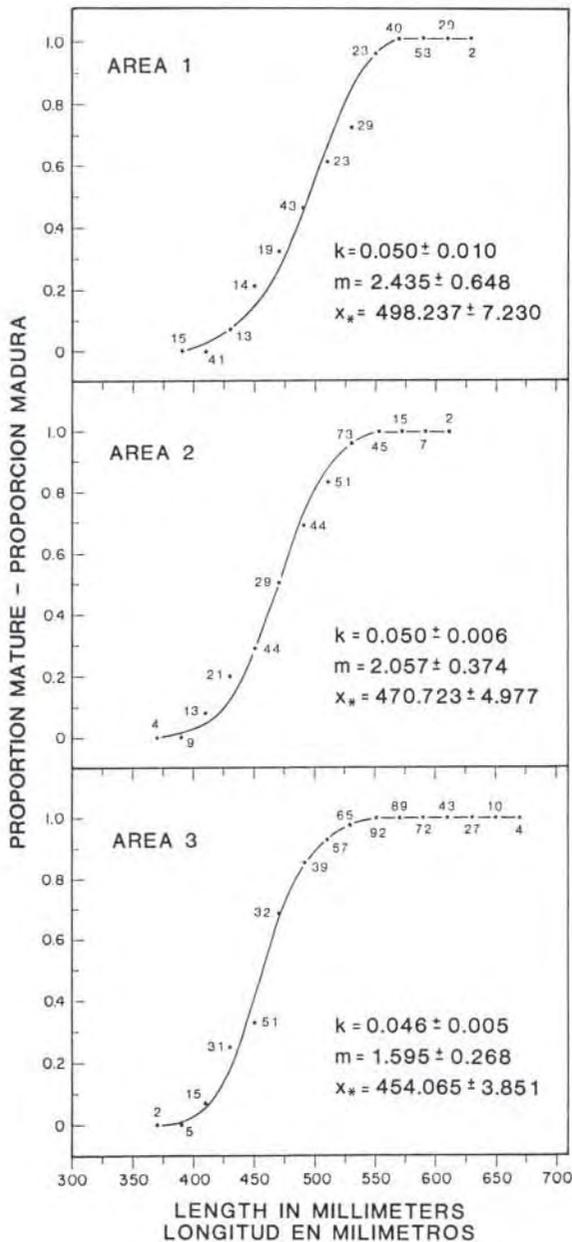


FIGURE 20. Relationship between proportion mature based on ovarian development and length of female black skipjack. Values next to dots are the numbers of fish examined at each 20-mm length interval. X_* = length at inflection; m and k = parameter estimates of the Richards equation followed by their standard errors. The modified Richards equation is given in the text.

FIGURA 20. Relación entre proporción madura basada en el desarrollo de los ovarios y longitud de hembras del barrilete negro. Las cifras al lado de los puntos representan las cantidades de peces examinados en cada intervalo de longitud de 20 mm. X_* = longitud al punto de inflección; m y k = estimaciones de parámetro de la ecuación de Richards, seguidas por sus errores estándar. Véase la ecuación de Richards modificada en el texto.

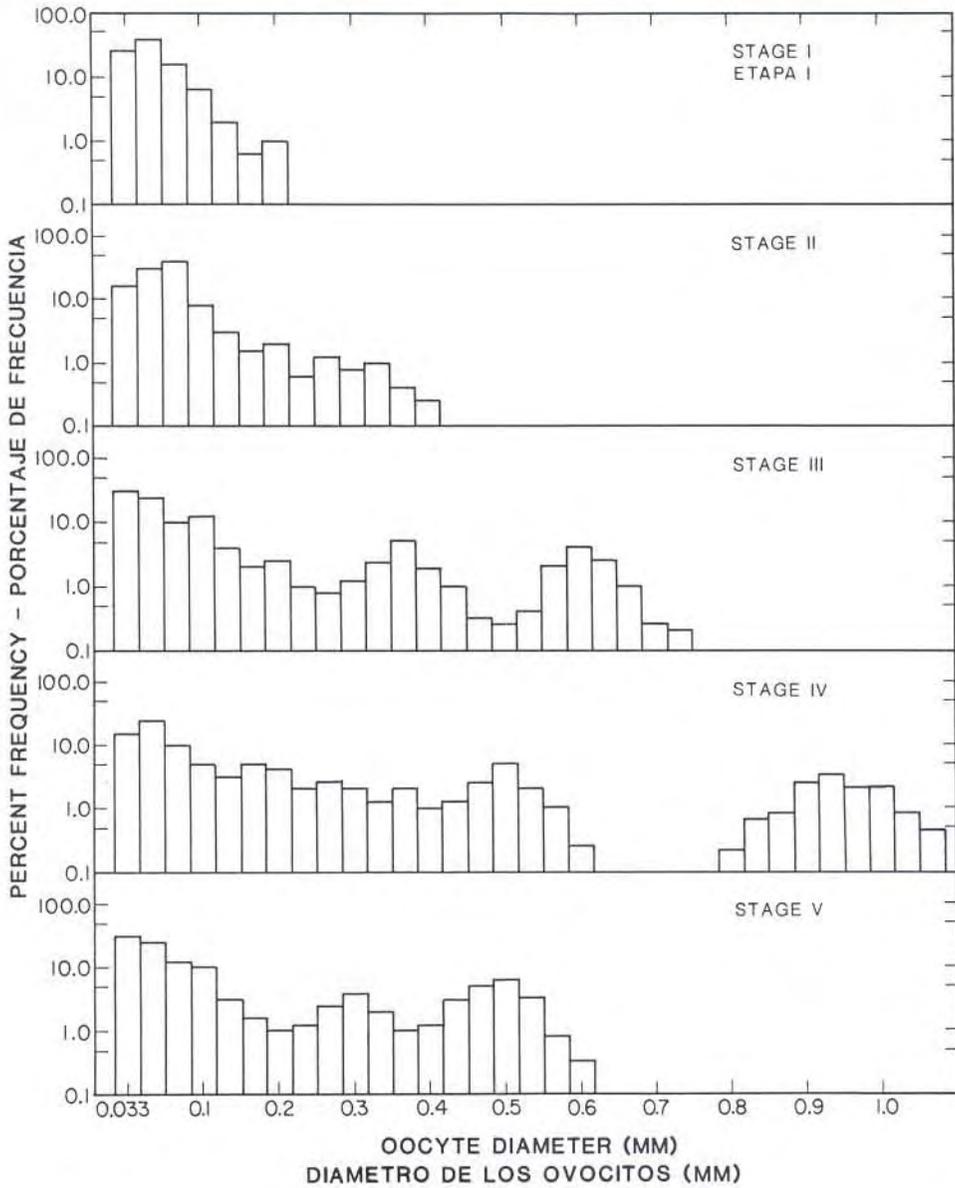


FIGURE 21. Frequency distributions of oocyte diameter in the ovaries of black skipjack for each maturity stage. Each histogram is based on 1,000 oocytes from one representative ovary.

FIGURA 21. Distribuciones de frecuencia del diámetro de los ovocitos en el ovario del barrilete negro en cada etapa de madurez. Cada histograma se basa en 1,000 ovocitos de un ovario típico.

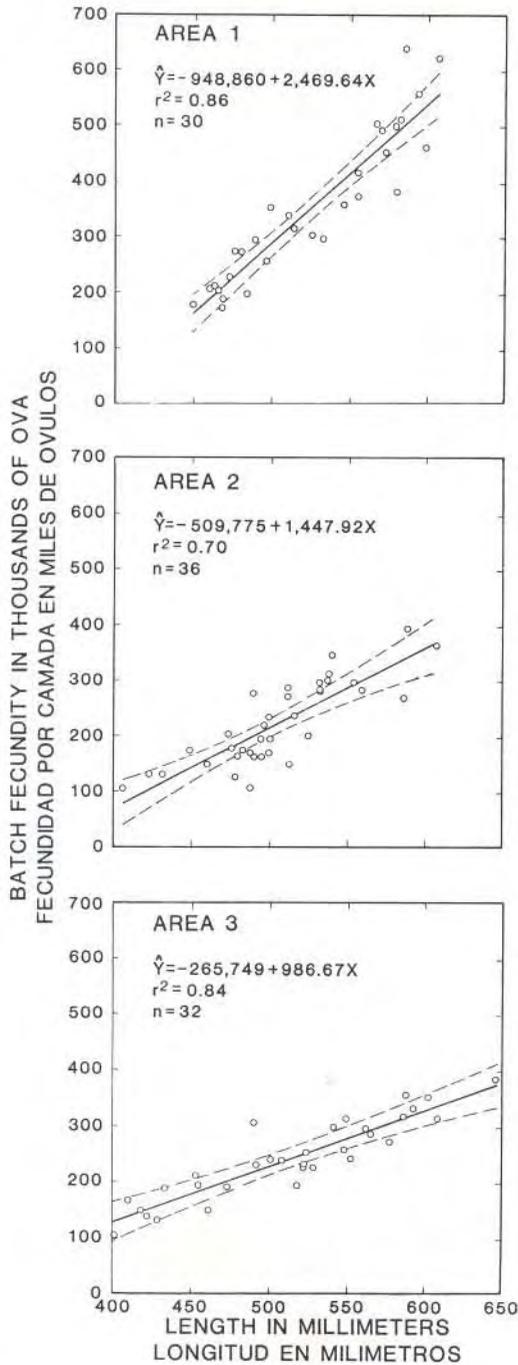


FIGURE 22. Relationship between batch fecundity and length for black skipjack collected during 1981. The regression lines and 95% confidence belts (broken lines) are shown.

FIGURA 22. Relación entre fecundidad por camada y longitud de barriletes negros recogidos durante 1981. Se muestran las líneas de regresión y las bandas de confianza de 95% (líneas de trazos).

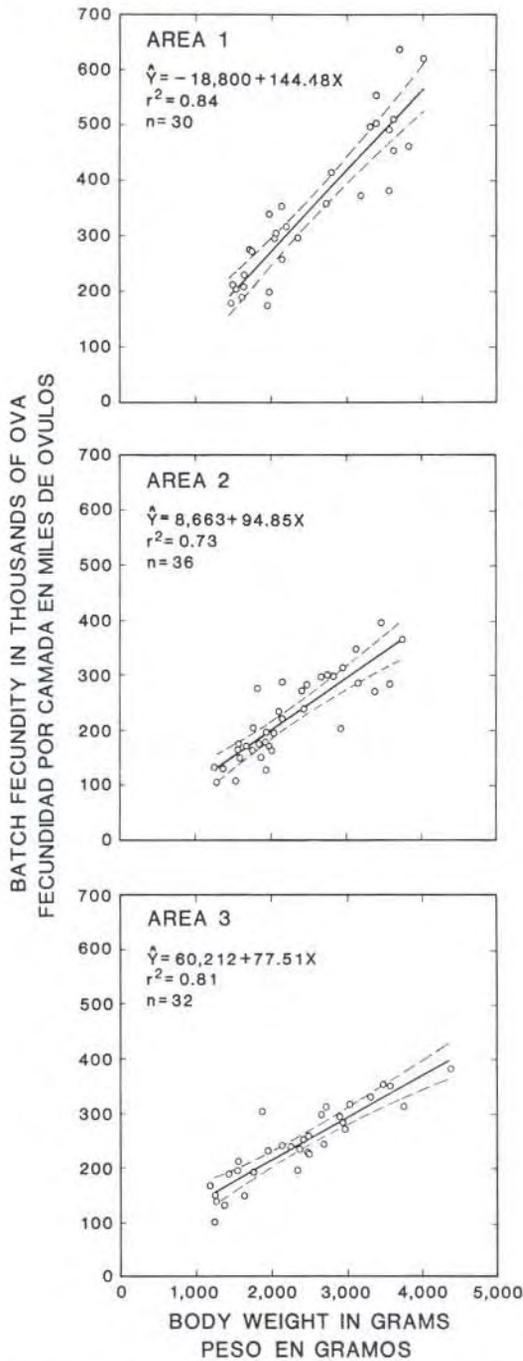


FIGURE 23. Relationship between batch fecundity and body weight for black skipjack collected during 1981. The regression lines and the 95% confidence belts (broken lines) are shown.

FIGURA 23. Relación entre fecundidad por camada y peso de barriletes negros recogidos durante 1981. Se muestran las líneas de regresión y las bandas de confianza de 95% (líneas de trazos).

TABLE 1. Characteristics of the different maturity stages of black skipjack ovaries.

TABLA 1. Características de las varias etapas de madurez de los ovarios del barrilete negro.

Maturity stage	Gross morphology; Ova diameter; Gonosomatic index (GSI)	Histological appearance
I. Immature	Thin hollow tubes; ova diameter up to 0.30 mm; GSI range: 0.13 to 0.57	Densely staining cytoplasm without prominent peripheral nucleoli in the nucleus
II. Early developing, recovering spent	Firm or flaccid, yellow or reddish; ova diameter up to 0.47 mm; GSI range: 0.31 to 1.68	Cytoplasmic yolk and lipid vesicles present (early vitellogenic stage)
III. Later developing	Firm, yellow oocytes visible; ova diameter up to 0.73 mm; GSI range: 1.38 to 5.28	Prominent zona radiata, densely staining yolk granules, and larger lipid vesicles (late vitellogenic stage)
IV. Mature	Firm, yellow, speckled appearance, hyaline oocytes present, extensive vascularization; ova diameter up to 1.13 mm; GSI range: 1.51 to 7.24	Light staining homogenous yolk mass, large lipid drop, ameboid form
V. Spawned	Flaccid, bloodshot, residual hyaline oocytes present in ovarian lumen; ova diameter up to 0.60 mm; GSI range: 0.83 to 3.66	Post ovulatory follicles appear as involved structures, follicular epithelium with pyknotic nuclei

Etapas de madurez	Morfología general; Diámetro de los óvulos; Índice gonosomático (GSI)	Aspecto histológico
I. Inmaduro	Tubos delgados huecos; diámetro máximo de los óvulos 0.30mm; amplitud del GSI: 0.13 a 0.57	Citoplasma que tiñe densamente sin nucleolos periféricos prominentes en el núcleo
II. Desarrollo inicial, recuperando del desove	Firme o flácido, amarillo o rojizo; diámetro máximo de los óvulos 0.47mm; amplitud del GSI: 0.31 a 1.68	Presencia de vitelo citoplásmico y vesículas lipídicas (etapa vitelogénica temprana)
III. Desarrollo posterior	Ovocitos amarillos firmes visibles; diámetro máximo de los óvulos 0.73mm; amplitud del GSI: 1.38 a 5.28	Zona radiata prominente, gránulos de vitelo que tiñe densamente, y vesículas lipídicas mayores (etapa vitelogénica tardía)
IV. Maduro	Aspecto firme, amarillo, pecoso, presencia de ovocitos hialinos, extensa vascularización; diámetro máximo de los óvulos 1.13mm; amplitud del GSI: 1.51 a 7.24	Masa de vitelo homogénea que tiñe ligeramente, gota grande de lípido, forma amiboidea
V. Desovado	Flácido, ensangrentado, ovocitos hialinos residuales presentes en el lumen ovárico; diámetro máximo de los óvulos 0.60mm; amplitud del GSI: 0.83 a 3.66	Folículos postovulatorios aparecen en forma de estructuras enrolladas, epitelio folicular con núcleos picnóticos

TABLE 2. Analyses of the effect of sample location from black skipjack ovarian tissue on the estimated number of hydrated eggs per gram of ovary.

TABLA 2. Análisis del efecto del origen de la muestra del ovario del barrilete negro sobre el número estimado de óvulos hidratados por gramo de ovario.

Area	Ovarian sample location Origen de la muestra ovfíca	Mean number of eggs per gram of ovarian tissue Número medio de óvulos por gramo de tejido ovárico								
		Right ovary Ovario derecho			Left ovary Ovario izquierdo			Both ovaries Ambos ovarios		
		\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
1	Anterior	3680	1390	10	3737	1509	10	3709	1412	20
	Central	3323	1278	10	3606	1346	10	3465	1286	20
	Posterior	3840	1441	10	3741	1450	10	3791	1407	20
	All-Todos	3614	1341	30	3695	1388	30			
2	Anterior	3654	518	10	3606	601	10	3630	547	20
	Central	3375	730	10	3427	557	10	3401	632	20
	Posterior	3698	633	10	3752	790	10	3725	698	20
	All-Todos	3576	628	30	3595	649	30			
3	Anterior	2410	253	10	2440	241	10	2425	241	20
	Central	2332	272	10	2423	302	10	2377	283	20
	Posterior	2440	412	10	2479	340	10	2459	368	20
	All-Todos	2394	312	30	2447	288	30			

Three-factor ANOVA of hydrated eggs per gram of ovary
ANOVA de tres factores de óvulos hidratados por gramo de ovario

Source of Variation Fuente de la Variación	SS SC	d.f. g.l.	MS MC	F F
Ovary (left or right) Ovario (izquierdo o derecho)	4,341	1	4,341	0.01
Position within ovary Posición en el ovario	1,372,412	2	686,206	0.92
Area	53,247,019	2	26,623,509	35.75
Ovary x Position Ovario x Posición	550,546	2	275,273	0.37
Ovary x Area Ovario x Area	119,322	2	59,661	0.08
Position x Area Posición x Area	762,816	4	190,704	0.26
Ovary x Position x Area Ovario x Posición x Area	1,391,159	4	347,790	0.47
Error	120,654,170	162	744,779	
Total	178,101,785	179		

TABLE 3. Length, weight, and gonadal data for female black skipjack (excluding stage I) collected from area 1 during 1981.
 TABLA 3. Longitud, peso, y datos sobre las gónadas de hembras del barrilete negro (excluida Etapa I) recogidas en el Area 1 durante 1981.

Month Mes	Number Número	Length (mm) Longitud (mm)			Body weight (kg) Peso (kg)			Ovary weight (g) Peso del ovario (g)			Gonosomatic index (%) Índice gonosomático (%)		
		\bar{x} x	SE EE	Range Amplitud	\bar{x} x	SE EE	Range Amplitud	\bar{x} x	SE EE	Range Amplitud	\bar{x} x	SE EE	Range Amplitud
Jan	19	517.6	4.3	500-561	2.26	0.08	2.01-3.06	15.01	0.66	9.15- 19.58	0.59	0.02	0.46-0.71
Feb	35	528.5	3.6	474-569	2.52	0.06	1.62-3.15	13.87	0.55	8.20- 21.04	0.55	0.01	0.40-0.71
Mar	50	571.4	4.4	469-616	3.08	0.08	1.61-3.91	35.30	2.88	5.17- 89.55	1.09	0.07	0.32-2.31
May	22	507.7	8.0	458-593	2.46	0.13	1.81-4.03	20.78	5.35	4.16-119.06	0.77	0.16	0.23-2.98
Jun	18	497.4	12.5	386-573	2.04	0.16	0.88-3.46	11.58	2.08	1.97- 34.6	0.51	0.06	0.22-1.21
Aug	19	511.2	9.5	402-596	2.38	0.15	1.04-3.85	55.74	7.11	14.21-108.47	2.23	0.19	0.71-4.46
Sep	32	582.4	1.9	556-609	3.55	0.03	3.20-4.03	146.88	5.85	70.43-213.35	4.12	0.15	2.09-5.75
Oct	28	504.8	6.7	465-602	2.28	0.10	1.74-3.85	49.90	5.20	13.89-114.79	2.10	0.15	0.71-4.46
Nov	58	571.2	6.4	454-625	3.24	0.08	1.79-4.14	35.56	1.96	7.54- 95.18	1.11	0.06	0.42-2.92

TABLE 4. Length, weight, and gonadal data for female black skipjack (excluding stage I) collected from area 2 during 1981.
 TABLA 4. Longitud, peso, y datos sobre las gónadas de hembras de barrilete negro (excluida Etapa I) recogidas en el Area 2 durante 1981.

Month Mes	Number Número	Length (mm) Longitud (mm)			Body weight (kg) Peso (kg)			Ovary weight (g) Peso del ovario (g)			Gonosomatic index (%) Índice gonosomático (%)		
		\bar{x} \bar{x}	SE EE	Range Amplitud	\bar{x} \bar{x}	SE EE	Range Amplitud	\bar{x} \bar{x}	SE EE	Range Amplitud	\bar{x} \bar{x}	SE EE	Range Amplitud
Jan	45	494.7	5.9	406-586	2.15	0.08	1.28-3.91	48.57	6.85	4.38-140.15	2.28	0.14	0.31-4.98
Mar	9	516.8	9.5	466-553	2.32	0.13	1.70-2.75	38.61	10.99	8.83-103.72	1.57	0.30	0.45-3.92
Apr	39	511.6	13.6	408-607	2.32	0.13	1.25-3.74	43.30	4.22	4.91-99.16	1.63	0.15	0.31-3.60
Jun	29	498.9	3.4	471-560	1.94	0.05	1.53-2.83	32.24	4.14	7.84-110.48	1.84	0.16	0.42-4.06
Jul	13	489.4	7.4	440-519	1.94	0.10	1.36-2.32	20.13	2.37	8.51-40.23	1.32	0.26	0.57-2.34
Aug	31	516.9	5.2	462-576	2.27	0.15	1.87-3.35	14.56	1.28	4.99-37.29	0.55	0.17	0.26-1.39
Sep	37	531.9	2.9	493-566	2.27	0.13	2.09-3.08	16.50	1.09	8.62-39.63	0.45	0.16	0.34-1.29
Oct	11	527.0	7.4	492-564	2.66	0.14	1.98-3.52	90.08	16.20	25.87-174.11	3.30	0.28	0.96-6.92
Nov	28	521.6	6.0	445-584	2.62	0.09	1.53-3.57	41.24	6.51	6.25-129.69	1.51	0.17	0.41-3.85
Dec	27	536.1	7.1	399-572	2.67	0.10	1.05-3.57	34.62	4.11	1.77-72.06	1.01	0.17	0.12-2.69

TABLE 5. Length, weight, and gonadal data for female black skipjack (excluding stage I) collected from area 3 during 1980-1982. The body weights for December 1980-October 1981 were estimated with the predictive regression equation $\log_{10} W = 4.8314 + 3.0146 \log_{10} TL$, where $W =$ body weight (g), $TL =$ length (mm), $n = 239$, and $r^2 = 0.94$.

TABLE 5. Longitud, peso, y datos sobre las gónadas de hembras de barrilete negro (excluida Etapa I) recogidas en el Area 3 de 1980 a 1982. Se estimaron los pesos del periodo de diciembre de 1980 a octubre de 1981 por medio de la ecuación de regresión predictiva $\log_{10} W = 4.8314 + 3.0146 \log_{10} TL$, donde $W =$ peso (g), $TL =$ longitud (mm), $n = 239$, y $r^2 = 0.94$.

Year Año	Month Mes	Number Número	Length (mm) Longitud (mm)			Body weight (kg) Peso (kg)			Ovary weight (g) Peso del ovario (g)			Gonosomatic index (%) Índice gonosomático (%)		
			\bar{x}	SE	Range Amplitud	\bar{x}	SE	Range Amplitud	\bar{x}	SE	Range Amplitud	\bar{x}	SE	Range Amplitud
1980	Dec	10	559.3	19.6	440-607	2.92	0.26	1.37-3.62	89.81	14.59	17.64-150.81	2.91	0.30	1.19-5.28
1981	Jan	10	560.9	13.9	481-623	2.90	0.21	1.79-3.92	120.23	12.93	82.70-207.78	4.30	0.30	2.28-7.24
	Feb	60	442.0	5.2	383-541	1.43	0.05	0.90-2.56	47.77	3.86	7.12-112.13	3.43	0.17	0.60-6.66
	Mar	48	502.5	4.2	429-562	2.07	0.05	1.27-2.87	60.21	3.89	6.00-154.75	3.01	0.15	0.67-6.89
	Jun	51	545.2	2.1	521-584	2.62	0.03	2.28-3.22	23.43	1.88	9.86-74.66	0.88	0.13	0.37-2.35
	Jul	33	595.0	5.7	532-662	3.44	0.10	2.93-4.70	40.77	6.56	6.48-165.27	1.03	0.18	0.27-3.96
	Aug	26	581.1	5.2	542-644	3.19	0.09	2.57-4.33	25.22	1.64	12.29-40.78	0.72	0.19	0.44-1.21
	Sep	21	599.7	9.0	535-661	3.54	0.16	2.47-4.68	21.70	1.92	8.08-44.01	0.53	0.22	0.33-1.39
	Oct	41	592.6	3.7	548-666	3.38	0.07	2.66-4.79	25.63	1.24	15.51-55.36	0.68	0.16	0.39-1.52
	Nov	42	596.2	3.7	553-652	3.47	0.07	2.49-4.56	57.82	4.89	15.15-121.71	1.56	0.16	0.58-3.16
	Dec	49	556.8	6.8	443-620	3.36	0.07	2.41-4.48	78.55	5.18	11.39-156.83	2.38	0.14	0.25-4.34
1982	Jan	69	548.9	5.2	461-649	2.75	0.08	1.59-4.79	101.39	3.38	34.92-172.18	3.92	0.11	1.17-6.25
	Feb	97	531.9	3.5	458-598	2.42	0.04	1.47-3.23	76.37	2.15	16.30-124.48	3.28	0.10	1.10-4.98

TABLE 6. Percent maturity of female black skipjack by length class and area.

TABLA 6. Porcentaje de hembras maduras de barrilete negro por clase de longitud y área.

Length class Clase de longitud (mm)	Area 1		Area 2		Area 3	
	n	% mature	n	% mature	n	% mature
	n	% maduro	n	% maduro	n	% maduro
360-379			4	0	2	0
380-399	15	0	9	0	5	0
400-419	41	0	13	7.7	15	6.7
420-439	13	7.7	21	20.3	31	25.8
440-459	14	21.4	44	29.0	51	33.3
460-479	19	31.6	29	49.5	32	68.8
480-499	43	46.5	44	69.1	39	84.6
500-519	23	60.9	51	82.5	57	93.0
520-539	29	72.4	73	95.8	65	95.4
540-559	23	95.7	45	100	92	100
560-579	40	100	15	100	89	100
580-599	53	100	7	100	72	100
600-619	29	100	2	100	43	100
620-639	2	100	27	100		
640-659	10	100				
660-679	4	100				
Totals	344		357		634	

TABLE 7. Percent occurrence of black skipjack ovaries in hydrated condition from fish captured during the respective spawning seasons in areas 1, 2, and 3 during 1980 to 1982. The 95-percent confidence limits (Sokal and Rohlf, 1969) based on the binomial distribution for the percentages of ovaries in hydrated condition are given in parentheses.

TABLA 7. Porcentaje de ocurrencia de ovarios de barrilete negro en condición hidratada en peces capturados durante las temporadas de desove respectivas en las Areas 1, 2, y 3 de 1980 a 1982. Se presentan en paréntesis los límites de confianza de 95% (Sokal y Rohlf, 1969), basados en la distribución binomial de los porcentajes de ovarios en condición hidratada.

Area	Month/year Mes/año	No. of fish Número de peces	Percent hydrated Porcentaje hidratado	
1	8/81	19	21.1	(6.2, 43.5)
1	9/81	32	81.3	(63.9, 92.8)
1	10/81	28	25.0	(10.8, 44.1)
1	all months todos meses	79	46.8	(35.8, 58.4)
2	1/81	45	33.3	(22.2, 51.2)
2	3/81	9	0.0	(0.0, 29.0)
2	4/81	39	2.6	(0.1, 13.3)
2	10/81	11	72.7	(40.7, 93.9)
2	11/81	28	0.0	(0.0, 12.3)
2	12/81	27	14.8	(4.2, 33.4)
2	all months todos meses	159	17.6	(12.5, 24.8)
3	12/80	10	0.0	(0.0, 30.9)
3	1/81	10	30.0	(6.7, 65.2)
3	2/81	60	70.0	(56.9, 81.0)
3	3/81	48	16.7	(7.9, 30.3)
3	11/81	42	0.0	(0.0, 8.3)
3	12/81	49	0.0	(0.0, 5.2)
3	1/82	69	0.0	(0.0, 5.2)
3	2/82	97	55.7	(45.7, 65.9)
3	all months todos meses	385	27.8	(23.7, 32.7)

TABLE 8. Length, body weight, and fecundity data for black skipjack.

TABLA 8. Longitud, peso y fecundidad del barrilete negro.

	Area 1			Area 2			Area 3		
	Length (mm) Longitud (mm)	Body Weight (g) Peso (g)	Fecundity estimate Fecundidad estimada	Length (mm) Longitud (mm)	Body Weight (g) Peso (g)	Fecundity estimate Fecundidad estimada	Length (mm) Longitud (mm)	Body Weight (g) Peso (g)	Fecundity estimate Fecundidad estimada
450	1,470	178,241	406	1,280	104,173	401	1,240	100,270	
461	1,640	206,643	423	1,250	131,537	410	1,180	167,213	
464	1,500	211,504	432	1,360	129,468	418	1,240	149,702	
467	1,540	203,826	449	1,570	173,624	422	1,260	139,461	
469	1,960	173,284	460	1,590	148,302	429	1,370	132,017	
469	1,620	189,276	474	1,760	203,223	434	1,420	189,242	
474	1,650	227,755	476	1,930	177,752	453	1,550	210,494	
477	1,730	273,341	478	1,930	125,313	455	1,540	193,750	
481	1,750	271,249	480	1,560	162,876	461	1,630	148,921	
485	1,980	197,636	483	1,840	173,670	473	1,760	191,654	
490	2,050	293,158	488	1,530	106,367	490	1,870	303,742	
497	2,150	255,741	488	1,670	169,583	492	1,940	231,176	
500	2,150	351,293	490	1,760	162,631	501	2,130	240,614	
511	1,980	338,286	490	1,810	275,941	508	2,250	238,206	
515	2,210	313,774	495	2,010	162,230	518	2,340	194,260	
527	2,070	302,072	495	2,040	193,264	522	2,470	228,378	
534	2,360	295,310	497	2,150	218,921	523	2,360	233,120	
547	2,740	356,213	500	1,980	169,452	524	2,420	251,018	
556	2,810	413,862	500	2,100	232,909	529	2,490	224,694	
556	3,200	370,419	501	1,930	194,887	541	2,650	296,295	
569	3,400	500,895	512	2,150	286,168	548	2,480	257,352	
572	3,570	489,404	512	2,410	270,368	550	2,710	310,421	
574	3,630	451,260	513	1,870	149,502	553	2,680	242,619	
581	3,320	495,364	516	2,440	237,500	562	2,890	293,264	
581	3,570	378,199	525	2,920	200,969	565	2,940	283,162	
584	3,630	508,271	532	2,660	296,264	578	2,960	270,638	
587	3,710	635,088	533	2,470	281,238	586	3,030	314,850	
595	3,400	552,595	533	3,150	284,169	588	3,470	352,497	
600	3,830	458,797	537	2,750	298,972	593	3,310	329,251	
609	4,030	617,318	538	2,950	311,535	602	3,560	348,601	
			540	3,120	345,850	608	3,740	311,298	
			554	2,830	296,541	645	4,360	380,613	
			559	3,570	282,524				
			586	3,370	269,663				
			588	3,460	394,735				
			607	3,740	363,704				
Mean									
Promedio	526.1	2,555.0	350,335.8	505.3	2,247.5	221,828.5	515.1	2,351.3	242,462.3
Standard error									
Error estándar	9.3	156.1	24,596.3	7.3	114.5	12,675.4	11.6	145.3	12,479.5

TABLE 9. Analysis of covariance (ANCOVA) for fecundities of black skipjack from three areas, for the linear relationship of fecundity versus length.

TABLA 9. Análisis de covarianza (ANCOVA) de fecundidad de barriletes negros de tres áreas, para la relación lineal de fecundidad contra longitud.

Covariate		Regression coefficient		Standard error		t value
Covariable		Coefficiente de regresión		Error estándar		Valor t
Length		1,502.77		100.86		14.90
Longitud						

Group	n	Group mean	Adjusted group mean	Standard error
Grupo	n	Promedio de grupo	Promedio de grupo ajustado	Error estándar
Area 1	30	350,335.78	333,459.94	9,718.81
Area 2	36	221,828.48	236,193.45	8,864.16
Area 3	32	242,462.31	242,108.95	9,346.11

Source of variance	d.f.	SS	MS	F	P
Fuente de la varianza	g.l.	SC	MC	F	P
Equality of adj. means					
Igualdad de promedios ajustados	2	182,599,875.13	91,299,937.47	32.66	0.00
Zero slope					
Pendiente cero	1	620,516,437.46	620,516,437.48	221.99	0.00
Error	94	262,746,187.45	2,795,172.06		
Equality of slopes					
Igualdad de las pendientes	2	105,300,265.59	52,650,132.83	30.76	0.00
Error	92	157,445,921.86	1,711,368.74		

TABLE 10. Newman-Keuls multiple-range test with unequal sample sizes, for the regression coefficients (β) of the linear relationship between fecundity and length (area 1 = 2,469.64, area 2 = 1,447.92, area 3 = 986.67).

TABLA 10. Prueba de Newman-Keuls de amplitud múltiple con muestras de tamaño desigual, para los coeficientes de regresión (β) de la relación lineal entre fecundidad y longitud (área 1 = 2,469.64, área 2 = 1,447.92, área 3 = 986.67).

Comparison (B vs. A)	Difference ($\beta_B - \beta_A$)	Standard error	q	p	q _{0.05,120,p}
Comparación (B contra A)	Diferencia ($\beta_B - \beta_A$)	Error estándar	q	p	q _{0.05,120,p}
1 vs. 3	1,482.97	131.99	11.24	3	3.356
1 vs. 2	1,021.72	173.36	5.89	2	2.800
2 vs. 3	461.25	122.76	3.76	2	2.800

Overall conclusion - Conclusión general: $\beta_1 \neq \beta_2 \neq \beta_3$

TABLE 11. ANCOVA for fecundities of black skipjack from three areas, for the linear relationship of fecundity versus body weight.

TABLA 11. ANCOVA de la fecundidad de barriletes negros de tres áreas, para la relación lineal de fecundidad contra peso.

Covariate		Regression coefficient	Standard error	t value	
Covariable		Coefficiente de regresión	Error estándar	Valor t	
Body Weight-Peso		106.59	6.27	17.01	

Group	n	Group mean	Adjusted group mean	Standard error
Grupo	n	Promedio de grupo	Promedio de grupo ajustado	Error estándar
Area 1	30	350,335.78	331,202.38	8,836.29
Area 2	36	221,828.48	235,474.25	8,040.88
Area 3	32	242,462.31	245,048.44	8,487.44

Source of variance	d.f.	SS	MS	F	P
Fuente de la varianza	g.l.	SC	MC	F	P
Equality of adj. means					
Igualdad de promedios ajustados	2	170,493,312.48	85,246,656.24	36.99	0.00
Zero slope					
Pendiente cero	1	666,645,875.07	666,645,875.07	289.29	0.00
Error	94	216,616,746.59	2,304,433.46		
Equality of slopes					
Igualdad de las pendientes	2	50,419,468.81	25,209,734.41	13.96	0.00
Error	92	166,197,281.24	1,806,492.20		

TABLE 12. Newman-Keuls multiple range test with unequal sample sizes, for the regression coefficients (β) of the linear relationship between fecundity and body weight, (area 1 = 144.48, area 2 = 94.85, area 3 = 77.51).

TABLA 12. Prueba de Newman-Keuls de amplitud múltiple con muestras de tamaño desigual, para los coeficientes de regresión (β) de la relación lineal entre fecundidad y peso (área 1 = 144.48, área 2 = 94.85, área 3 = 77.51).

Comparison (B vs. A)	Difference ($\beta_B - \beta_A$)	Standard error	q	p	q _{0.05,120,p}
Comparación (B contra A)	Diferencia ($\beta_B - \beta_A$)	Error estándar	q	p	q _{0.05,120,p}
1 vs. 3	66.97	9.32	7.19	3	3.356
1 vs. 2	49.63	10.83	4.58	2	2.800
2 vs. 3	17.34	8.27	2.10	2	2.800

Overall conclusion - Conclusión general: $\beta_1 \neq \beta_2 = \beta_3$

TABLE 13. Size distribution and sex ratios for black skipjack captured in area 1 during 1980-1981. Chi-square and heterogeneity chi-square analyses are presented for the sex ratio data.

TABLA 13. Distribución por talla y proporciones por sexo de barriletes negros capturados en el Area 1 de 1980 a 1981. Se presentan análisis de ji cuadrado y de ji cuadrado de heterogeneidad de los datos sobre proporciones por sexo.

Year	Month	Number	Length (mm)			Number observed		%	Chi-square	d.f.
			Longitud (mm)			Número observado				
			\bar{x}	SE	Range	Male	Female	Male	Ji-cuadrado	
Año	Mes	Número	\bar{x}	EE	Amplitud	Machos	Hembras	%	Ji-cuadrado	g.l.
1980	Nov	100	594.9	1.5	559-625	52	48	52.0	0.16	1
	Dec	100	424.6	2.5	338-495	49	51	49.0	0.04	1
1981	Jan	95	516.5	3.3	439-581	44	51	46.3	0.52	1
	Feb	100	576.9	2.8	469-632	49	51	49.0	0.04	1
	Mar	50	417.3	6.5	319-476	23	27	46.0	0.32	1
	Apr	100	427.1	1.4	369-456	54	46	54.0	0.64	1
	May	50	499.1	7.6	394-636	24	26	48.0	0.08	1
	Jun	100	438.7	1.0	416-466	55	45	55.0	1.00	1
	Aug	50	417.1	5.4	335-623	22	28	44.0	0.72	1
	Sep	100	581.8	1.4	552-620	68	32	68.0	12.96**	1
	Oct	52	516.7	6.4	465-640	21	31	40.4	1.92	1
	Nov	109	508.2	2.7	461-582	54	55	49.5	0.01	1
Total of chi-squares										
Suma de ji cuadrados									18.41	12
Chi-square of totals (pooled chi-square)										
Ji cuadrado de las sumas (ji cuadrado combinado)						515	491	51.2	0.57	1
Heterogeneity chi-square										
Ji cuadrado de heterogeneidad									17.84	11
0.05 < P < 0.10										

** P < 0.01

TABLE 14. Sex ratios of black skipjack for area 1 by 50-mm length classes.

TABLA 14. Proporciones por sexo del barrilete negro en el Area 1 por clases de longitud de 50mm.

Length (mm)	Number observed		Percent male	Chi-square
	Male	Female		
Longitud (mm)	Número observado		Porcentaje de machos	Ji cuadrado
	Machos	Hembras		
300-349	5	6	45.5	0.09
350-399	17	15	53.1	0.13
400-449	168	161	51.1	0.15
450-499	74	89	45.4	1.38
500-549	60	81	42.6	3.13
550-599	138	111	55.4	2.93
600-649	49	32	60.5	3.57

TABLE 15. Size distribution and sex ratios for black skipjack captured in area 2 during 1981. Chi-square and heterogeneity chi-square analysis are presented for the sex ratio data.

TABLA 15. Distribución por talla y proporciones por sexo de barriletes negros capturados en el Area 2 durante 1981. Se presentan análisis de ji cuadrado y de ji cuadrado de heterogeneidad para los datos sobre proporciones por sexo.

Month	Number	Length (mm) Longitud (mm)			Number observed Número observado		% Male % Machos	Chi-square Ji-cuadrado	d.f. g.l.			
		\bar{x}	SE	Range	Male	Female						
Mes	Número	\bar{x}	EE	Amplitud	Machos	Hembras	% Machos	Ji-cuadrado	g.l.			
Jan	89	482.4	4.5	396-586	38	51	42.7	1.90	1			
Feb	100	452.7	2.1	385-497	54	46	54.0	0.64	1			
Mar	50	469.4	3.0	392-492	21	29	42.0	1.28	1			
Apr	100	510.6	5.6	402-628	62	38	62.0	5.76*	1			
Jun	100	485.1	3.9	368-562	53	47	53.0	0.36	1			
Jul	88	463.6	3.0	422-532	38	50	43.2	1.64	1			
Aug	100	488.4	5.5	326-576	54	46	54.0	0.64	1			
Nov	100	458.0	2.5	390-521	55	45	55.0	1.00	1			
Dec	100	512.0	6.3	361-610	67	33	67.0	11.56**	1			
Total of chi-squares Suma de ji cuadrados								24.78	9			
Chi-square of totals (pooled chi-square) Ji cuadrado de las sumas (ji cuadrado combinado)								442	385	53.4	3.93*	1
Heterogeneity chi-square Ji cuadrado de heterogeneidad											20.85**	8
0.005 < P < 0.01												

* 0.05 > P > 0.01

** P < 0.01

TABLE 16. Sex ratios of black skipjack for area 2 by 50-mm length classes.

TABLA 16. Proporciones por sexo del barrilete negro en el Area 2 por clases de longitud de 50mm.

Length (mm) Longitud (mm)	Number observed Número observado		Percent male Porcentaje de machos	Chi-square Ji cuadrado
	Male Machos	Female Hembras		
350-399	16	17	48.5	0.03
400-449	88	99	47.1	0.65
450-499	178	149	54.4	2.57
500-549	107	90	54.3	1.47
550-599	51	28	64.6	6.70**
600-649	3	1	75.0	1.00

** P < 0.01

TABLE 17. Size distribution and sex ratios for black skipjack captured in area 3 during 1980-1982. Chi-square and heterogeneity chi-square analysis are presented for the sex ratio data.

TABLA 17. Distribución por talla y proporciones por sexo de barriletes negros capturados en en Area 3 de 1980 a 1982. Se presentan análisis de ji cuadrado y de ji cuadrado de heterogeneidad de los datos sobre proporciones por sexo.

Year	Month	Number	Length (mm)			Number observed		% Male	Chi-square	d.f.
			Longitud (mm)			Número observado				
			\bar{x}	SE	Range	Male	Female	%	Ji-	
Año	Mes	Número	\bar{x}	EE	Amplitud	Machos	Hembras	Machos	cuadrado	g.l.
1980	Dec	36	546.3	2.1	426-675	22	14	61.0	1.78	1
1981	Jan	18	555.8	3.6	390-634	8	10	44.4	0.22	1
	Feb	120	435.1	3.2	378-541	53	67	44.2	1.63	1
	Mar	95	498.1	3.5	383-565	41	54	43.2	1.78	1
	May	99	451.2	1.2	406-487	45	44	50.6	0.01	1
	Jun	100	546.6	1.7	481-596	48	52	48.0	0.16	1
	Jul	99	597.3	3.1	632-665	60	39	60.6	4.45*	1
	Aug	90	586.2	3.7	522-683	59	31	65.6	8.71 **	1
	Sept	103	604.6	4.2	483-707	63	40	61.2	5.14*	1
	Oct	100	592.4	2.4	548-695	58	42	58.0	2.56	1
	Nov	112	601.8	2.5	531-680	69	43	61.6	6.04*	1
	Dec	110	565.9	4.4	443-644	55	55	50.0	0.00	1
1982	Jan	110	553.9	4.0	461-668	41	69	37.3	7.13 **	1
	Feb	204	537.4	2.5	458-686	107	97	52.5	0.49	1
Total of chi-squares										
Suma de ji cuadrados									40.10	14
Chi-square of totals (pooled chi-square)										
Ji cuadrado de las sumas (ji cuadrado combinado)						729	657	52.6	3.74	1
Heterogeneity chi-square										
Ji cuadrado de heterogeneidad									36.36 **	13
P < 0.001										

* 0.05 > P > 0.01

** P < 0.01

TABLE 18. Sex ratios of black skipjack for area 3 by 50-mm length classes.

TABLA 18. Proporciones por sexo del barrilete negro en el Area 3 por clases de longitud de 50mm.

Length (mm)	Number observed		Percent male	Chi-square
	Male	Female		
Longitud (mm)	Número observado		Porcentaje de machos	Ji cuadrado
	Machos	Hembras		
350-399	13	17	42.9	0.53
400-449	65	61	51.6	0.13
450-499	78	93	45.6	1.32
500-549	123	162	43.2	5.34 *
550-599	288	224	56.2	8.00 **
600-649	134	88	60.4	9.53 **
650-699	31	9	77.5	12.10 **

* 0.05 > P > 0.01

** P < 0.01

TABLE 19. Size distribution and sex ratios for black skipjack captured in area 4 during 1980-1981. Chi-square and heterogeneity chi-square analysis are presented for the sex ratio data.

TABLA 19. Distribución por talla y proporciones por sexo de barriletes negros capturados en el Area 4 de 1980 a 1981. Se presentan análisis de ji cuadrado y de ji cuadrado de heterogeneidad de los datos sobre proporciones por sexo.

Year	Month	Number	Length (mm)			Number observed		% Male	Chi-square	d.f.
			Longitud (mm)			Número observado				
			\bar{x}	SE	Range	Male	Female	% Male	Ji-cuadrado	
Año	Mes	Número	\bar{x}	EE	Amplitud	Machos	Hembras	% Machos	Ji-cuadrado	g.l.
1980	Aug	49	361.4	3.3	297-428	28	21	57.1	1.00	1
	Oct	49	354.4	6.1	300-421	24	25	49.0	0.02	1
	Nov	50	367.4	2.4	331-407	27	23	54.0	0.32	1
	Dec	50	411.2	1.8	392-459	26	24	52.0	0.08	1
1981	Jan	50	367.8	3.5	311-417	26	24	52.0	0.08	1
	Feb	50	403.8	2.3	372-446	22	28	44.0	0.72	1
	Apr	50	421.8	2.1	375-442	23	27	46.0	0.32	1
	May	48	432.8	1.7	403-465	23	25	47.9	0.08	1
	Jun	50	475.5	2.2	437-507	23	27	46.0	0.32	1
	Jul	50	448.5	2.4	378-483	21	29	42.9	1.00	1
	Sep	50	327.8	2.1	303-365	22	28	44.0	0.72	1
	Nov	50	361.2	1.5	330-386	23	27	46.0	0.32	1
Total of chi-squares										
Suma de ji cuadrados									4.98	12
Chi-square of totals (pooled chi-square)										
Ji cuadrado de las sumas (ji cuadrado combinado)						288	308	48.3	0.67	1
Heterogeneity chi-square										
Ji cuadrado de heterogeneidad									4.31*	11
0.95 < P < 0.975										

TABLE 20. Sex ratios of black skipjack for area 4 by 50-mm length classes.

TABLA 20. Proporciones por sexo del barrilete negro en el Area 4 por clases de longitud de 50mm.

Length (mm)	Number observed		Percent male	Chi-square
	Male	Female		
Longitud (mm)	Número observado		Porcentaje de machos	Ji cuadrado
	Machos	Hembras		
300-349	56	64	46.7	0.53
350-399	100	112	47.2	0.68
400-449	90	88	50.6	0.02
450-499	37	45	45.1	0.78
500-549	1	3	25.0	1.00

LA BIOLOGIA REPRODUCTORA DEL BARRILETE NEGRO, *EUTHYNNUS LINEATUS*, UN ATUN DEL PACIFICO ORIENTAL

por

Kurt M. Schaefer

RESUMEN

Se muestrearon barriletes negros, *Euthynnus lineatus*, de desembarcos comerciales de México a Ecuador de 1980 a 1982. Se determinaron la ubicación y la hora del desove a partir de la medida del diámetro de los óvulos y del índice gonosomático. El desove tuvo lugar de agosto a octubre de las Islas Revillagigedo a las Islas Clipperton (Área 1), de octubre a junio frente a América Central (Área 2), y de noviembre a marzo en el Golfo de Panamá (Área 3). No se observaron indicios de desove frente a Colombia y Ecuador (Área 4). La proporción de sexos no se desvió de forma significativa del cociente esperado de 1:1, pero se descubrió un predominio de machos en las clases de longitud mayores de 550mm. La longitud en la cual el 50% de las hembras alcanzaron la madurez sexual se cifraba en 495mm en el área 1, 470mm en el área 2, y 457mm en el área 3. Las longitudes al 50% de madurez se diferenciaron de forma significativa entre las áreas. Las hembras de menor talla con ovarios desarrollados encontradas en estas tres áreas median 431, 406, y 400mm, respectivamente. Se estimó la frecuencia media del desove en 46.8%, 17.6%, y 27.8% por día para las áreas 1, 2, y 3, respectivamente, estimación basada en la incidencia de hembras con ovocitos hidratados. Esto sugiere que los intervalos medios entre desoves de camadas de óvulos se cifran en unos 2.1, 5.7, y 3.6 días, y que la hembra madura media desova unas 43, 47, y 58 veces al año, en las áreas respectivas. Estimaciones de fecundidad media por camada, basadas en conteos de ovocitos hidratados, se cifran en 350,336, 221,828, y 242,462 ovocitos, con una fecundidad media relativa por camada de 136, 99, y 106 ovocitos por gramo de peso del pez en las áreas 1, 2, y 3, respectivamente. Se descubrieron diferencias significativas en las relaciones lineales entre la fecundidad por camada y la longitud en las tres áreas: principal entre ellas era que la fecundidad por camada aumenta con la latitud. La mayor fecundidad y frecuencia del desove en el área 1 parece compensar por la menor duración de la temporada del desove y la mayor talla al alcanzar la madurez sexual.

INTRODUCCION

El barrilete negro, *Euthynnus lineatus* Kishinouye, 1920, es una especie de atún epipelágica, nerítica y oceánica que se encuentra distribuida por todas las aguas tropicales y subtropicales del Pacífico oriental, desde el sur de California hasta el norte del Perú, alrededor de las islas de alta mar del Pacífico oriental, y a veces en lugares tan alejados al oeste como las islas de Hawaii (Yoshida, 1979). En ciertas localidades el barrilete negro parece ser el escómbrido dominante en las aguas muy cercanas al litoral. Se capturan con frecuencia cantidades significativas de barriletes negros en asociación con otros atunes, por ejemplo el aleta amarilla, *Thunnus albacares*, y el barrilete, *Katsuwonus pelamis*, en el curso de lances cerqueros sobre objetos flotantes, y suelen ser descartados en alta mar. A pesar de su extensa distribución y aparente abundancia en ciertas localidades, tiene escaso valor comercial debido a su pequeño tamaño y carne oscura. El promedio de desembarque anual fue tan sólo 2,066 toneladas cortas en el periodo de 1973 a 1983 (Anónimo, 1985).

Se inició un estudio de la biología del barrilete negro en 1980, y se efectuó la investigación de su biología reproductiva descrita en este informe como parte

de ese programa. Se han publicado muy pocos datos acerca de la biología del barrilete negro, y se han efectuado tan sólo observaciones fragmentarias (Schaefer y Marr, 1948; Mead, 1951) del desarrollo de sus gónadas. Se han recogido larvas del barrilete negro y juveniles primarios frente a las costas de México y América Central (Klawe, 1963; Klawe *et al.*, 1970; Nishikawa *et al.*, 1985).

Para la estimación de los stocks de cualquier especie es importante entender la biología reproductiva de ésta, y la estimación y definición del tamaño de los stocks que desovan es esencial si se desea aumentarlos o mantenerlos a niveles adecuados, ya que sólo esto permite evitar la sobreexplotación de los stocks (Cushing, 1983). Es esencial además determinar la ubicación y duración del desove al diseñar un experimento de campo para investigar aspectos de las primeras etapas del ciclo vital de los atunes (Rothschild y Rooth, 1982). Para entender los procesos de reclutamiento son necesarios estudios de los efectos ambientales sobre cuándo ocurre el desove, su duración y frecuencia, el comienzo de la primera madurez, y la producción potencial de óvulos. Conocimientos detallados de la biología reproductiva de una especie que se encuentra distribuida sobre una gran área latitudinal pueden además proporcionar información sobre la variación intraespecífica de las características del ciclo vital y la adaptación dinámica de especies pelágicas.

No se sabe mucho acerca de los aspectos espaciales y temporales del desove de los atunes, su talla al alcanzar la madurez sexual, y la frecuencia de su desove, y pocos estudios de la biología reproductiva del atún han tratado de la diversidad geográfica con respecto a las características reproductoras. Existen tan sólo descripciones fragmentarias de la histología de los ovarios del atún (Partlo, 1955; Batts, 1972; Hirota *et al.*, 1976; Albaret, 1979; Alekseyev y Alekseyeva, 1981; Baglin, 1982; Cayre y Farrugio, 1986). Muchas hipótesis sobre la talla al madurar, la duración de la temporada del desove, el tipo de desove, y la cantidad de camadas de óvulos que se produce se basan en datos insuficientes.

Al igual de muchos otros peces tropicales y subtropicales, el atún madura los óvulos en camadas que se desovan sucesivamente a lo largo de la temporada reproductora (Nikolsky, 1963). Se les llama a estas especies reproductoras de camada, fraccionales, múltiples o de serie (Nikolsky, 1963; Bagenal y Braum, 1971; Hempel, 1979; Snyder, 1983). Los ovarios de peces de desove múltiple muestran distribuciones polimodales de frecuencia en el diámetro de los óvulos (Hempel, 1979). Se puede estimar con exactitud la fecundidad por camada (número de óvulos producido en un solo desove) del atún (Joseph, 1963) usando técnicas descritas en Hunter *et al.* (1985), pero es mucho más compleja la estimación de la fecundidad anual, ya que es necesario estimar el número de desoves que ocurre cada año (Hunter y Macewicz, 1985). Es posible que sean incorrectas las estimaciones de la fecundidad anual del atún basadas en el conteo de todos los ovocitos vitelados o en el número aparente de modas en la distribución de frecuencia del diámetro de los óvulos multiplicado por la fecundidad estimada por camada, ya que investigaciones de otros reproductores múltiples indican que las estimaciones basadas en estos métodos estiman la fecundidad anual por bajo, en algunos casos hasta por una orden de magnitud (Hunter y Goldberg, 1980; Hunter y Macewicz,

1980; Hunter y Leong, 1981; DeMartini y Fountain, 1981).

Los objetivos de este estudio fueron investigar la biología reproductora del barrilete negro con respecto a 1) la morfología e histología general de los ovarios, 2) áreas y temporadas de desove, 3) longitud de los peces al alcanzar la madurez sexual, 4) frecuencia del desove, y la hora del día en que ocurre, 5) fecundidad anual y por camada, y 6) proporciones de sexos.

MATERIALES Y METODOS

Muestreo de campo

Miembros del personal de la Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT) y del Ministerio de Agricultura y Ganadería de Costa Rica recogieron muestras desde agosto de 1980 hasta febrero de 1982, principalmente de barcos cerqueros atuneros, pero también de barcos de carnada y camareros descargando en San Diego y Terminal Island (California), Puntarenas (Costa Rica), Manta (Ecuador), Ensenada (México), Balboa (Panamá), y Mayaguez y San Juan (Puerto Rico). Se obtuvieron datos acerca del lugar y fecha de captura de las bitácoras de los barcos. Se efectuaron además muestreos a bordo de barcos cerqueros y de carnada en alta mar.

Se diseñó el programa para muestrear 100 ejemplares de cada estrato de área/mes, y en total se tomaron unas 6,000 muestras. Se presentan las áreas estudiadas en Figura 1. Se fijaron los límites de los estratos para así establecer las áreas más pequeñas donde se dispone de muestras mensuales durante todo el año, y también se tomaron en cuenta las diferencias en las características oceanográficas por latitud. En las otras áreas de captura solamente se observaron peces no desarrollados, los cuales no son de interés para el estudio actual.

Se tomaron muestras al azar con respecto a talla. La longitud (TL) se midió según la definición de Marr y Schaefer (1949) con calibrador al milímetro más cercano, y el peso (BW) con una balanza de tensión a la onza más cercana: se registró el peso en libras y onzas, y se convirtió posteriormente a gramos. En el caso de algunos peces cuyo peso era desconocido se usó una ecuación predictiva de regresión para estimarlo. Se determinó el sexo en el campo en todo caso posible por medio de la examinación de las gónadas; se extirparon todos los ovarios, más las gónadas de peces de sexo no determinado, y se colocaron éstos en bolsas de plástico con etiquetas de identificación antes de congelarlos. Se conservaron pequeñas secciones de la parte central del ovario de ejemplares muestreados en alta mar en formol neutro al 10% para fines histológicos.

Véanse en Figura 2 las frecuencias por longitud de machos y hembras capturados en cada una de las áreas anteriormente mencionadas.

Análisis de peces y ovarios

Se determinó el sexo de peces no clasificados en el campo por medio de un examen macroscópico de las gónadas en el laboratorio.

Usando material histológico, se examinaron detalladamente los ovarios de 72 peces en varias etapas del desarrollo. Tejido fresco del ovario extraído de peces muestreados en alta mar fue fijado en formol neutro al 10% (Humason, 1979), incluido en cera de parafina, seccionado a $6\mu\text{m}$, y teñido primero con hematoxilina de Harris y seguidamente con eosina (Gabe, 1976; Humason, 1979). Se realizó la fotomicroscopía de luz con equipo Olympus y Zeiss y película Kodak Panatomic-X.

Una vez descongelados los ovarios muestreados en los desembarques, se secaron con papel secante y se pesaron en una balanza electrónica Mettler al centigramo más cercano (peso del ovario = OW). Se calculó un índice gonosomático (GSI) dividiendo OW(g) por BW(g), y se expresa el resultado como porcentaje. Se calculó un factor de condición restando OW(g) de BW(g), dividiendo el resultado por el cubo de la longitud y multiplicándolo entonces por 10^4 . Se usaron pruebas de contingencia de ji cuadrado para comparar diámetros y distribuciones porcentuales de frecuencia de los ovocitos de muestras de tejido tomadas de las partes anteriores, centrales y posteriores de ambos ovarios de quince peces. No se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$), y por lo tanto se usaron muestras del tejido de la región central del ovario derecho o izquierdo. Se midieron ovocitos tomados de una tal muestra de 1g de peso al 0.03mm más cercano, usando un micrómetro ocular en un microscopio de disección con una magnificación de 27x. Se estableció el diámetro medio (eje aleatorio) midiendo 20 ovocitos (con ovocitos $\geq 0.10\text{mm}$) del grupo modal más avanzado, y se usó esta medida como índice de la actividad de las gónadas. (Se eligió esta cantidad porque se encontró que la desviación estándar con una muestra de 30 ovocitos era 0.03, y se necesitaría una muestra mínima de 18 ovocitos para detectar una diferencia de 0.05mm entre promedios de muestras si $\alpha = 0.01$ (Sokal y Rohlf, 1969).) Se hicieron incisiones longitudinales en los ovarios y se buscaron con microscopio ovocitos hialinos residuales en el lumen ovárico, los cuales indican un desove actual o recién efectuado. Se clasificaron los peces por aspecto macroscópico, GSI, promedio del diámetro del óvulo de la moda de ovocito más avanzado, y la presencia o ausencia de ovocitos hialinos residuales, y se dividieron en cinco etapas de madurez (Tabla 1). Se tomó un ovario representativo de cada etapa de madurez, se midió el diámetro de 1,000 ovocitos de $\geq 0.03\text{mm}$ de cada ovario al 0.03mm más aproximado, y se trazaron las distribuciones de frecuencia.

Estimaciones de la fecundidad por camada se basan en el conteo de ovocitos hidratados en tres submuestras tomadas del ovario derecho o izquierdo y pesadas, según el procedimiento de Hunter *et al.* (1985). No se hallaron ovocitos hialinos en el lumen de los ovarios utilizados en las estimaciones de fecundidad, lo cual indica un desove actual; estos ovarios no mostraron ninguna otra indicación de un desove reciente. Un análisis de varianza (ANOVA) de tres factores no descubrió una diferencia significativa en el número de ovocitos hidratados por gramo de tejido de ovario entre la región anterior, central y posterior de los ovarios, ni tampoco entre el ovario derecho e izquierdo en muestras provenientes de las áreas 1, 2, y 3 (Tabla 2). Las tres áreas mostraron una diferencia significativa entre sí en el número de ovocitos hidratados por gramo de tejido de ovario, pero no hubieron interacciones significativas en cuanto a área. Con un escalpelo se extrajeron tres

submuestras de diferentes partes del ovario, y se pesaron éstas al 0.1 miligramo más cercano: el peso de las muestras varió entre 0.1g y 0.2g. A continuación se colocó cada submuestra en una portaobjetos de vidrio, se sumergió en una solución de glicerol al 33% durante unos 10 minutos, y se desmenuzó con una cala quirúrgica despuntada. Con la ayuda de un microscopio de disección se contaron los ovocitos hidratados en cada submuestra, cada una de las cuales proporcionó una estimación de la fecundidad por camada para cada hembra, calculada a base del producto del número de óvulos hidratados por peso de unidad en la submuestra y el peso total de los dos ovarios. El promedio de estas tres estimaciones rindió la estimación de fecundidad por camada para cada pez.

Datos ambientales

Los fotoperiodos medios mensuales para los áreas 1, 2 y 3, considerados como las horas entre la salida y la puesta del sol, se derivaron de Anónimo (1980). Las temperaturas medias mensuales de la superficie del mar y los datos sobre la velocidad y dirección del viento se derivaron de las bitácoras de la CIAT de 1981, y en el caso del área 3 se obtuvieron de datos descritos por Hatch (1983).

RESULTADOS

Morfología general e histología de los ovarios

Los ovarios del barrilete negro son estructuras pares y fusiformes. Son órganos tubulares con cavidades que se extienden a toda su longitud y están suspendidos de la pared dorsal del celoma por el mesovario. Los ovarios se encuentran fusionados caudalmente, donde las cavidades ováricas se unen formando un pequeño oviducto que termina en el poro genital, el cual está situado entre el poro urinario y el ano (Bara, 1960; Hoar, 1969; Harder, 1975). El ovario consiste de tejido de sostén (estroma), ovogonias, ovocitos, las células foliculares que los rodean, tejido vascular (vasos sanguíneos y conductos linfáticos), y tejido nervioso (Nagahama, 1983). El ovario está rodeado por la túnica albugínea (Figura 3A) que se continúa con el mesovario; consiste de una capa externa de tejido conjuntivo fibroso y una capa interna de fibras musculares lisas (Harder, 1975). La túnica está compuesta principalmente por haces musculares lisos, circulares y longitudinales. La cavidad ovárica dentro de la túnica consiste de lamelas, cubiertas por un epitelio superficial, que se extienden hacia el interior del lumen en dirección aproximadamente perpendicular al eje mayor del ovario. Las ramas de la túnica de tejido conjuntivo vascular (estroma), se extienden hasta llegar a y soportar las lamelas ovígeras, las cuales contienen ovocitos en desarrollo. El ovario del barrilete negro está clasificado como asincrónico porque contiene en un momento dado ovocitos en varios estadios de desarrollo. Esto es característico de los peces que desovan varias veces durante una sola larga temporada de desove (Wallace y Selman, 1981; de Vlaming, 1983).

Ovogénesis

La primera etapa de la ovogénesis es la proliferación de las ovogonias por divisiones mitóticas dentro de los nidos ovígeros donde se convierten en ovocitos

primarios (Figura 3A, B). Los ovocitos considerados dentro de esta categoría de desarrollo carecen de vitelo y tienen un diámetro que varía de 0.03 a 0.3mm; en consecuencia se excluyen las pequeñas ovogonias. Los ovocitos primarios iniciales tienen un citoplasma basófilo relativamente estrecho que se tiñe densamente y un gran núcleo claro. El citoplasma se incrementa en tamaño con el crecimiento del ovocito y muestra diferenciación en la coloración con inherentes áreas ovals más claras, posibles precursores de las vesículas de vitelo. En el núcleo se distribuyen múltiples nucleolos alrededor de la periferia (Figura 3C, D). Esto se considera la fase perinuclear temprana. El siguiente estadio en el crecimiento primario del ovocito es la fase perinuclear tardía, caracterizada por el ensanchamiento del ovocito, junto con un incremento en el número de nucleolos periféricos y la aparición de cromosomas en escobillón en el núcleo (Figura 3C). Estos cromosomas han sido observados en algunos teleósteos solamente (Wallace y Selman, 1981) pero se muestran con claridad en los ovocitos de la macarela del Atlántico, *Scomber scombrus*, (Bara, 1960) y en el bocaccio, *Sebastes paucispinis*, (Moser, 1967). En este momento, los ovocitos están rodeados por una capa interna de células de la granulosa y una capa delgada y plana de células de la teca.

Vitelogénesis

Los ovocitos entran en una prolongada fase secundaria de crecimiento, en donde su ensanchamiento es causado por la formación y acumulación de vitelo (vitelogénesis), que depende de la gonadotropina hipofasiaria (Ng e Idler, 1983). Los ovocitos en esta categoría de desarrollo varían de tamaño de 0.33 a 0.73mm. Las vesículas de vitelo son las primeras estructuras en aparecer en el citoplasma del ovocito, primero distribuidas en la porción periférica del ovoplasma y posteriormente extendiéndose hacia la zona perinuclear. Los gránulos de vitelo inician su aparición, substituyendo a la mayoría de las vesículas de vitelo (Figura 4A, B, C, D). Hay tres tipos distintos de estructuras en el citoplasma durante la vitelogénesis: vesículas de vitelo, gránulos de vitelo y vesículas lipídicas.

El trabajo histoquímico de Khoo (1979) reveló que las vesículas de vitelo contienen glucógeno y polisacáridos ácidos complejos, mientras que los gránulos de vitelo contienen lípidos (grasas neutras y fosfolípidos). El contenido de proteínas es más alto en los gránulos de vitelo que en las vesículas. Con la madurez, las vesículas de vitelo se mueven a la periferia del ovocito, donde se les da el nombre de alveolos corticales y donde tienen una función en la reacción cortical durante la fertilización, liberando sus componentes al espacio perivitelino durante la fecundación del óvulo (Wallace y Selman, 1981; Nagahama, 1983).

En los ovocitos parcialmente vitelados (Figura 4A) aparecen numerosos nucleolos euvitelinos, en forma homogénea alrededor de la membrana nuclear, sin nucleolos verdaderos presentes. Se presenta un incremento en las vesículas lipídicas y en los gránulos de vitelo, y al proseguirse el desarrollo es posible distinguir la zona radiata en el epitelio folicular (Figura 4D). En los estadios más avanzados de la vitelogénesis, cuando los ovocitos están totalmente vitelados, gránulos de vitelo que se tiñen de forma marcada ocurren en todo el ovoplasma, junto con vesículas lipídicas mayores. En estos ovocitos vitelados se presentan

menos nucleolos euvitelinos en el núcleo acidófilo (Figura 5A), ubicado centralmente en el ovocito.

Maduración

La vitelogénesis se detiene una vez que los ovocitos tienen un tamaño que varía de 0.65 a 0.73mm, en este momento están totalmente desarrollados y eventualmente pasan a la maduración y la ovulación después de un estímulo hormonal apropiado (Masui y Clarke, 1979; Wallace y Selman, 1981).

El primer cambio histológico que se observa asociado con la maduración final del ovocito es la migración del núcleo (vesícula germinal) hacia el polo animal donde se encuentra el micropilo. Durante este proceso se lleva a cabo la fusión de las vesículas de lípidos en el citoplasma (Figura 5B, C). Después que la vesícula germinal llega al polo animal, la membrana de ésta se desintegra y su contenido se hace confluyente dentro del citoplasma. En este momento comienza la hidratación temprana del ovocito con la fusión de los gránulos de vitelo las cuales forman plaquetas vitelinas (Figura 6A, B). La maduración final del ovocito sucede durante el estadio de hidratación tardío cuando las plaquetas vitelinas se fusionan completamente y forman una masa vitelina homogénea (Figura 6C, D); durante este tiempo el ovocito incrementa significativamente su tamaño debido a la hidratación o a la captación de fluidos (Fulton, 1898; Hunter y Macewicz, 1985). El mecanismo de hidratación no está bien conocido (Wallace y Selman, 1981). Esta fusión de gránulos de vitelo e hidratación da a los ovocitos nuevos una apariencia translúcida (hialina). La forma irregular de los ovocitos en preparaciones histológicas se debe probablemente a la pérdida de fluidos durante la preparación. En muestras de tejido congeladas de seis ejemplares de barrilete negro, los ovocitos en la etapa final de hidratación tienen un tamaño medio de 1.01mm, D.E. = 0.132, $n = 600$, poseen un solo glóbulo de aceite con un tamaño medio de 0.24mm, D.E. = 0.01, $n = 600$, y tienen una masa de vitelo homogénea.

Ovulación

Al término de la maduración los ovocitos hidratados son liberados al lumen ovárico a través de la ruptura del folículo que los rodea. El folículo postovulatorio sigue siendo una clara estructura enrollada dentro de las lamelas ovígeras y consiste de una capa epitelial interna de células de la granulosa y una capa externa de tejido conjuntivo de células de la teca. El folículo postovulatorio es transitorio (Wheeler, 1924; Bara, 1960; Yamamoto y Yoshioka, 1964; Hunter y Goldberg, 1980; Goldberg *et al.*, 1984), y en el barrilete los folículos postovulatorios no pueden ser identificados precisamente 24 horas después de la ovulación (Hunter *et al.*, 1986). En el momento del desove los nuevos folículos postovulatorios tienen una forma enrollada con numerosos pliegues y una cavidad folicular relativamente abierta. La capa de células epitelioideas de la granulosa que reviste internamente el lumen muestra un alineamiento regular de células cúbicas o columnares con núcleos basales prominentes. La teca es ahora del mismo grosor y pierde el contacto íntimo con la granulosa (Figura 7A, B, C, D).

El folículo postovulatorio en degeneración es menor, tiene menos involuciones

y una cavidad folicular. La teca es ahora una capa gruesa que rodea a la capa granulosa relativamente delgada, y ambas capas están en un contacto mucho más estrecho. Las células en degeneración de la teca y la granulosa tienen núcleos picnóticos que se tiñen fuertemente, y un alineamiento irregular de los límites celulares y los núcleos (Figura 8A,B).

Índice gonosomático

Para comprender la relación entre la actividad de las gónadas y el índice gonosomático (GSI) para el barrilete negro, se derivó la ecuación predictiva de regresión entre el diámetro medio del grupo de ovocitos más avanzado (MDMAGO) y el GSI (véase Figura 9). Según el análisis histológico, el ovario es capaz de desovar, o ya ha desovado, a un MDMAGO mínimo de 0.50mm y según la ecuación, ésto corresponde a un GSI de 1.75. El punto del gráfico con el GSI mínimo de 1.51 para el MDMAGO cerca de 1.0mm indica el límite inferior del GSI que señala un desove. Figura 10 incluye la longitud del pez y también el GSI y el MDMAGO. En casos de MDMAGO bajos o intermedios, los GSI suelen ser más elevados para los peces mayores, mientras que los MDMAGO más elevados suelen corresponder a GSI mayores para peces pequeños o medianos. deVlaming (1982) sugiere que es posible que el GSI no proporcione un índice completamente exacto de la actividad de las gónadas, y por eso se sometieron a la prueba las conjeturas en el uso del GSI en la estimación de tal actividad. Se aplicó un factor de corrección a los datos para compensar por el sesgo relacionado a la longitud (hembras de talla mayor producen ovarios mayores en proporción a su peso total que hembras de talla menor). Es posible que el GSI en sí no señale con claridad la actividad reproductora, y para poder interpretarlo correctamente se debería validarlo con medidas del diámetro del ovocito y/o con datos histológicos, y ajustarlo según la talla del pez.

Áreas y temporadas del desove

En Tabla 3 se muestran datos sobre la talla y reproducción por mes de 281 hembras de barrilete negro del área 1. Los análisis de regresión indican una relación positiva significativa ($P < 0.0005$) entre el GSI y la longitud. Se ajustaron los promedios mensuales del GSI para corregir el sesgo relacionado a la longitud, usando un análisis de covarianza (ANCOVA) (Snedecor y Cochran, 1967; Sokal y Rohlf, 1969), ya que habían diferencias significativas en la longitud media entre los muestreos de cada mes (ANOVA de un factor, $P < 0.0005$). Los GSI medios mensuales ajustados indicaron una configuración estacional, con valores mayores en agosto, septiembre y octubre. Los diámetros medios mensuales de los óvulos en el grupo modal de ovocitos más avanzado fueron mayores en septiembre (Figura 11). Ovarios en las etapas de madurez IV y V se hallaron principalmente de agosto a octubre (Figura 12), y ovarios en etapa II durante los otros meses. Estos diámetros medios mayores hallados de agosto a octubre corresponden a la elevada incidencia de ovarios en etapas III, IV y V, y los valores menores de los diámetros medios de los óvulos observados durante los otros meses corresponden a los ovarios en etapa II. Se encontraron además unos cuantos peces con ovarios desarrollados en marzo, mayo y noviembre (Tabla 3 y Figura 12). Estos datos indican una intensificación marcada del desove del barrilete negro en el área 1 de agosto a octubre.

Figura 13 muestra los cambios por temporada en los variables ambientales observados y los factores de condición asociados y los GSI en el área 1 durante 1981. Durante la temporada de desove máximo, las temperaturas de la superficie del mar se encuentran a un nivel máximo después de las mínimas registradas en junio, mínimas que resultan del afloramiento de las aguas que sigue el comienzo de los vientos reinantes del norte y noroeste durante mayo y junio. Los factores de condición alcanzan un máximo durante mayo y junio (antes del desove), se mantienen bastante elevados durante el periodo inicial del desove, y se reducen seguidamente a un mínimo durante el periodo después del desove.

En Tabla 4 se muestran datos sobre la talla y reproducción por mes de 269 hembras de barrilete negro en el área 2. Por medio de ANCOVA se ajustaron por longitud los promedios mensuales del GSI para corregir el sesgo relacionado a la longitud en madurez. Los valores del GSI medio mensual ajustado indican una configuración estacional, con valores máximos en octubre (aunque sólo se obtuvo un muestreo pequeño en este mes) y enero. Los diámetros medios mensuales de los óvulos para el grupo modal de ovocitos más avanzado fueron mayores en octubre y enero y menores de julio a septiembre (Figura 14). Se observaron ovarios en etapas IV y V principalmente de octubre a abril (Figura 15), y ovarios en etapa II principalmente de junio a septiembre. Los diámetros medios mayores de los óvulos de octubre a junio corresponden a la mayor incidencia de ovarios en etapas III, IV y V, y los diámetros medios menores observados durante los otros meses corresponden a ovarios en etapa II. Estos datos indican una intensificación del desove de octubre a abril para esta especie en el área 2.

Figura 16 muestra los cambios por temporada en los variables ambientales observados y los factores de condición asociados y los GSI en el área 2 durante 1981. En las temporadas de mayor intensidad de desove las temperaturas de la superficie del mar se encuentran a un nivel mínimo debido al afloramiento de las aguas causado por los vientos del sur y suroeste de octubre a diciembre. Los factores de condición se encuentran a un nivel máximo durante el periodo antes del desove y al comienzo de éste (de agosto a enero), y muestran una reducción constante durante los meses posteriores del desove.

En Tabla 5 se muestran datos sobre la talla y reproducción por mes de 557 hembras de barrilete negro en el área 3. Al igual de los otros casos, se usó ANCOVA para ajustar por longitud los promedios mensuales del GSI para corregir el sesgo relacionado a la longitud en madurez. Los valores del GSI medio mensual ajustado muestran una configuración estacional, con valores mayores de diciembre a marzo. Los diámetros medios mensuales de los óvulos para el grupo modal de ovocitos más avanzado fueron mayores en enero, febrero y marzo (Figura 17). Se observaron ovarios en etapa V de noviembre a marzo y también en junio (Figura 18), y ovarios en etapa II principalmente de junio a octubre. Los elevados diámetros medios de los óvulos de noviembre a marzo corresponden a la mayor incidencia de ovarios en etapas III, IV y V, y los diámetros medios menores de los óvulos observados de junio a octubre a ovarios en etapa II. Sin embargo, se hallaron unos pocos peces con ovarios desarrollados en junio y julio. Estos datos indican que la mayoría del desove en el área 3 ocurre de noviembre a marzo (y posiblemente

en abril y mayo también, ya que no se obtuvieron muestras en esos meses), y que ocurre poco o ningún desove de junio a octubre.

En Figura 19 se muestran los cambios por temporada en los variables ambientales observados y los GSI asociados en el área 3 durante 1981. En la temporada de mayor intensidad del desove (de enero a marzo) las temperaturas de la superficie del mar se encontraron a un nivel mínimo debido al afloramiento de las aguas causado por los vientos del norte durante el periodo de diciembre a abril.

Un análisis de las gónadas de una muestra de 50 barriletes negros (incluidos algunos que acababan de desovar) del área 4 señaló que el desove ocurrió tan sólo en abril de 1981. La talla de los peces muestreados variaba entre 439mm y 470mm. Se clasificaron en etapas I o II los ovarios de los peces muestreados durante los otros meses.

Longitud de los peces al alcanzar la madurez sexual

Se presentan en Tabla 6 las proporciones de hembras de barrilete negro clasificadas como sexualmente maduras (etapas III, IV y V) en cada intervalo de clase de longitud de 20mm en las áreas 1, 2 y 3. La hembra más pequeña que se encontró con ovarios maduros en el área 1 medía 431mm; en el área 2, 406mm; y en el área 3, 400mm. Para ajustar varios modelos a los datos no transformados se utilizó el programa PAR del BMDP (Dixon, 1985), el cual efectúa un análisis por medio de un procedimiento de regresión ponderado no lineal de cuadrados mínimos.

El objetivo de los procedimientos de ajuste a la curva fue de seleccionar el modelo no lineal más simple y con el número mínimo de parámetros. Sin embargo, se utilizaría un modelo con más parámetros si éste rindiera una suma de cuadrados residual significativamente inferior según el estadístico aproximado de F (Schnute, 1981).

La mejor manera de aproximar la relación entre la longitud (X) en milímetros y la proporción de hembras maduras (Y) fue de modificar la función de Richards (1959) para $m \neq 1$ o 0:

$$Y = [1 - (1 - m)e^{-k(X - X_*)}]^{1/(1 - m)}$$

donde

X_* = longitud en el punto de inflexión de la curva

m = parámetro que controla la posición del punto de inflexión (Ricker, 1975), y

k = parámetro de la ecuación de Richards.

La curva de Richards describe bien la relación entre la longitud y la proporción de peces maduros estimada a partir del desarrollo de los ovarios (Figura 20). La longitud en que el 50% de las hembras eran maduras, interpolada de las ecuaciones de Richards, era 494.8mm en el área 1, 470.3mm en el área 2, y 457.4mm en el área 3.

Se utilizó un método independiente de la función de Richards para averiguar

si existen diferencias geográficas en la longitud de los peces al alcanzar la madurez sexual. Se utilizó un estimador de varianza mínima sin sesgo y no paramétrico de la longitud al 50% de madurez, proceso análogo al estimador de edad "media" de maduración propuesto por Cooke (1985):

$$T = j - 0.5 + \sum_j^k (I_a / N_a)$$

con la varianza estimada

$$\text{Var} (T) = \sum_j^k (M_a I_a) / (N_a^2(N_a - 1))$$

donde

- M_a = número de peces maduros muestreados del intervalo de clase de longitud a ,
- I_a = número de peces no maduros muestreados del intervalo de clase de longitud a ,
- $N_a = M_a + I_a$ = número total de peces del intervalo de clase de longitud a ,
- j = rango en el intervalo de clase de longitud del menor pez maduro muestreado, y
- k = rango en el intervalo de clase de longitud del mayor pez inmaduro muestreado.

Las estimaciones y varianzas (en paréntesis) de las longitudes al 50% de madurez para las áreas 1, 2 y 3 son 492.3 (4.5), 469.3 (2.8), y 458.0 (2.3)mm, respectivamente. Estas estimaciones son muy similares a las que se obtienen usando las ecuaciones de Richards. Los límites de confianza inferiores y superiores de estos estimadores, derivados según el método de Eberhardt (1968) para una aproximación de la prueba de comparación múltiple de Scheffe (1959), son 488.6-495.9, 466.4-472.2, y 455.4-460.6mm para las áreas 1, 2, y 3, respectivamente. El hecho de que estos límites no se sobreponen comprueba que las longitudes de peces al 50% de madurez se diferencian significativamente ($P < 0.05$).

Frecuencia y hora del día del desove

Estimaciones de la frecuencia del desove del barrilete negro se basan en el método de ovocitos hidratados descrito por Hunter y Macewicz (1985). La hidratación es la última etapa en la maduración del ovocito, y ocurre en los ovocitos de la camada más avanzada inmediatamente antes de la ovulación y el desove. Esta etapa probablemente no dura más de 12 horas, y señala la inminencia del desove. Se muestran las primeras y últimas etapas de los ovocitos hidratantes en Figura 6. Se puede derivar una estimación de la frecuencia del desove de la proporción de hembras muestreadas con ovarios que contienen ovocitos hidratados (Parker, 1985; Hunter y Macewicz, 1985), siempre que se reconozcan todas las hembras que han desovado o que van a desovar el día del muestreo.

Un promedio diario del 46.8% de las hembras muestreadas desovaban en el área 1 en 1981 durante una temporada de desove de tres meses (Tabla 7), lo cual

indica que el intervalo medio entre camadas de óvulos es de 2.1 días. En el área 2 en 1981 el promedio diario de hembras muestreadas que desovaban era de 17.6% durante una temporada de desove de nueve meses, indicando un intervalo medio de 5.7 días entre camadas de óvulos. En el área 3, durante temporadas de desove de fines de 1980 a principios de 1981 y de fines de 1981 a principios de 1982, un promedio de 27.8% de las hembras muestreadas llevaban ovocitos hidratados (Tabla 7), indicando así un intervalo medio de 3.6 días entre camadas de óvulos. A partir de estos datos, y de los datos sobre temporadas de desove, se estima que la hembra de barrilete negro madura media podría haber desovado 43, 47, y 58 veces al año en las áreas 1, 2, y 3 respectivamente.

No es posible determinar la hora del día precisa del desove, ya que no se ha averigüado una serie cronológica para la degeneración del folículo postovulatorio o la persistencia de la hidratación del ovocito por medio de estudios de laboratorio o un muestreo de 24 horas de cardúmenes en desove. Existen correlaciones positivas significativas entre la hora del muestreo (de 0630 a 1700h) y el porcentaje de hidratación en los ovarios ($r_{0.05(2),10} = 0.61$, $0.02 < P < 0.05$), y también el tamaño medio de los óvulos hidratados en cada ovario ($r_{0.05(2),10} = 0.76$, $0.002 < P < 0.005$), y esto proporciona algunos indicios. Estas correlaciones señalan un más elevado porcentaje de hidratación en los ovarios y un mayor tamaño de los óvulos hidratados por la tarde (de 1200 a 1700h). Se capturó un barrilete negro que estaba desovando a las 1536 horas del 11 de marzo de 1981 en el Golfo de Tehuantepec (Área 2), y se identificaron nuevos folículos postovulatorios por medio de un examen histológico. Esta información sugiere que las hembras del barrilete negro comienzan a hidratar ovocitos a partir de las 1000h, más o menos, y desovan hacia el atardecer; es incluso posible que sean reproductores crepusculares, pero ya que no se han efectuado muestreos entre las 1800 y 0630 horas, es posible que el desove siga y hasta alcance su intensidad máxima de noche.

Fecundidad anual y por camada

Se efectuaron estimaciones de la fecundidad por camada (número de óvulos producidos por desove) para peces con ovocitos hidratados en etapas de madurez IV (maduros) capturados durante las temporadas de desove de 1981 en las áreas 1, 2 y 3. Las distribuciones de diámetros del ovocito en las cinco etapas de madurez (Figura 21) demuestran los problemas en estimar la fecundidad por camada a partir de la separación modal de ovocitos vitelados de los ovarios en etapa III (desarrollo posterior), y por eso es preferible el método de ovocitos hidratados (Hunter *et al.*, 1985). En Tabla 8 se presentan los datos sobre talla y fecundidad por camada para el barrilete negro en los áreas 1, 2 y 3.

Los datos calculados sobre la fecundidad son los siguientes:

Area	Talla de la muestra	Fecundidad por camada \bar{x}	SE	Ovocitos por gramo de peso	SE
1	30	350,336	24,596	136	3.74
2	36	221,828	12,675	99	2.93
3	32	242,462	12,480	106	3.27

Se han efectuado anteriormente muy pocas estimaciones de la fecundidad anual de una especie escómbrida debido a que las estimaciones del número de desoves por año no eran confiables. Se estimó que la fecundidad anual media basada en el número estimado de desoves (calculado a partir de la frecuencia de desove y la duración de la temporada de desove) y la fecundidad media por camada en 1981 era de 15×10^6 en el área 1, 10×10^6 en el área 2, y 14×10^6 en el área 3.

Se utilizaron los ocho modelos siguientes para elegir las funciones óptimas para expresar las relaciones entre la fecundidad por camada y la longitud (TL), y la fecundidad por camada y el peso (BW), en cada uno de los grupos de datos de las tres áreas:

$$\begin{aligned}\hat{Y} &= aX \\ &= a + bX \\ &= ae^{bX} \\ &= 1 / (a + bX) \\ &= a + b / X \\ &= a + b \ln X \\ &= aX^b \\ &= X / (a + bX)\end{aligned}$$

donde

Y = fecundidad por camada y
X = TL o BW.

Las medidas de bondad de ajuste utilizadas para elegir las funciones óptimas para cada grupo de datos eran el coeficiente de determinación ($r^2 = [\Sigma(\hat{Y}_i - \bar{Y})^2] / [\Sigma(Y_i - \bar{Y})^2]$) y el cuadrado medio residual ($S^2_{Y.X} = [\Sigma(Y_i - \hat{Y}_i)^2] / (n - 2)$) (Draper y Smith, 1981; Zar, 1974). Para cada grupo de datos se decidió usar como función el simple modelo lineal ($Y = a + bx$), ya que éste explica tanto o más de la variación que los otros modelos.

Se presentan las ecuaciones lineales, junto con los datos y las líneas de regresión, que describen las relaciones entre la fecundidad por camada y TL y la fecundidad por camada y BW en el caso del barrilete negro en las tres áreas en Figuras 22 y 23 respectivamente. Se comprobaron las diferencias en parámetros de regresión entre las tres áreas por medio de ANCOVA.

Los resultados del ANCOVA para la relación lineal entre la fecundidad por camada y TL en las tres áreas (Tabla 9) indicó una diferencia significativa en las pendientes de las líneas de regresión ($F_{0.05(2,92)} = 30.76$, $P < 0.0005$). La prueba de Newman-Keuls de rangos múltiples (Zar, 1974) indica diferencias significativas entre cada una de las pendientes de las tres líneas de regresión para las áreas 1, 2, y 3 (Tabla 10).

El ANCOVA para la relación lineal entre la fecundidad por camada y BW en las tres áreas (Tabla 11) indicó una diferencia significativa en las pendientes de

las líneas de regresión ($F_{0.05(2,92)} = 13.96$, $P < 0.0005$). La prueba de Newman-Keuls de rangos múltiples señala que las pendientes de las áreas 2 y 3 no se diferenciaban de forma significativa, pero que sí eran diferentes cada una de la del área 1 (Tabla 12). Un análisis adicional de las elevaciones de regresión (α) de las ecuaciones lineales para las áreas 2 y 3 señala que estas dos líneas coinciden ($T_{0.05,65} = 1.5$, $P > 0.10$), lo cual indica que no hay una diferencia entre las relaciones lineales de fecundidad por camada y BW en las áreas 2 y 3.

Proporción de sexos

Un análisis de ji cuadrado de las proporciones de los sexos en el área 1 mostró una desviación significativa del cociente esperado de 1:1 tan sólo en el caso de un muestreo efectuado en septiembre, en el cual se encontraron más machos que hembras. El cociente general para el periodo de noviembre de 1980 a noviembre de 1981 no se desvió de forma significativa ($\chi^2_{0.05,1} = 0.57$) del cociente esperado de 1:1; 515 (51.2%) de los peces eran machos y 491 (48.8%) hembras. Pruebas de ji cuadrado de machos y hembras agrupados en clases de longitud de 50mm en el área 1 (Tabla 14) no señalaron ninguna desviación significativa del cociente esperado de 1:1, aunque machos formaban un 55.4% de la clase de 550 a 599mm y un 60.5% de la clase de 600 a 649mm.

Un análisis de ji cuadrado de las proporciones de los sexos en el área 2 mostró una desviación significativa del cociente esperado de 1:1 tan sólo en el caso de muestras efectuadas de abril y diciembre, cuando se encontraron más machos que hembras. La prueba de heterogeneidad de ji cuadrado indica que no se justifica la combinación de los datos ($\chi^2_{0.05,8} = 20.85$), pero que si se combinan los datos el cociente general para el periodo de enero a diciembre de 1981 se diferencia significativamente del cociente esperado de 1:1 ($\chi^2_{0.05,1} = 3.93$); 442 (53.4%) eran machos y 385 (46.6%) hembras. Pruebas de ji cuadrado de machos y hembras agrupados en clases de longitud de 50mm en el área 2 (Tabla 16) indicaron una desviación significativa ($\chi^2_{0.05,1} = 6.70$) en la clase de 550 a 599mm, con un 64.6% de machos.

Un análisis de ji cuadrado de las proporciones de los sexos en el área 3 (Tabla 17) mostró una desviación significativa del cociente esperado de 1:1 en muestras efectuadas en julio, agosto, septiembre, noviembre y enero, con más machos que hembras en cada mes excepto enero. La prueba de heterogeneidad de ji cuadrado indica que no se justifica la combinación de los datos ($\chi^2_{0.05,13} = 36.36$), pero que si se combinan los datos el cociente general para el periodo de diciembre de 1981 a febrero de 1982 no se desvió significativamente ($\chi^2_{0.05,1} = 3.74$) del cociente esperado de 1:1; 729 (52.6%) eran machos y 657 (47.4%) hembras. Pruebas de ji cuadrado de machos y hembras agrupados en clases de longitud de 50mm en el área 3 (Tabla 18) indicaron una desviación significativa en la clase de 500 a 549mm con un 43.2% de machos, en la de 550 a 599mm con un 56.2% de machos, en la de 600 a 649mm con un 60.4% de machos, y en la de 650 a 699mm con un 77.5% de machos.

Un análisis de ji cuadrado de las proporciones de los sexos en el área 4 (Tabla 19) no mostró ninguna desviación significativa del cociente esperado de 1:1. El

cociente general en el periodo de agosto de 1980 a noviembre de 1981 no se desvió significativamente ($\chi^2_{0.05,1} = 0.67$) del cociente esperado de 1:1; 288 (48.3%) eran machos y 308 (51.7%) hembras. Pruebas de ji cuadrado de machos y hembras agrupados en clases de longitud de 50mm en el área 4 (Tabla 20) no indican ninguna desviación significativa del cociente esperado de 1:1.

DISCUSION

Areas y temporadas del desove

La reproducción de los peces es casi siempre un fenómeno estacional o cíclico. Es posible que hasta en las regiones tropicales, donde las condiciones ambientales parecen ser relativamente estables, ocurra un ciclo de maduración de las gónadas impuesto por las demandas energéticas de madurar una camada de óvulos (Hoar, 1969). Según Htun-Han (1978), el factor de condición (K) proporciona una buena indicación de la energía disponible almacenada en los músculos, y parece estar estrechamente vinculado al ciclo reproductivo de varias especies investigadas, entre ellas el barrilete negro. El ciclo reproductivo anual se repite durante toda el tiempo en que el pez es capaz de reproducción (Breder y Rosen, 1966; Woodhead, 1979).

Según Quasim (1955) y Harden-Jones (1968), las temporadas extendidas de desove son características en las regiones tropicales debido a la duración del periodo de disponibilidad de alimento y de temperaturas apropiadas para la supervivencia de los juveniles. Muchas especies de peces en regiones ecuatoriales tienen sin embargo temporadas de desove restringidas y pronosticables (Johannes, 1978) - por ejemplo, la anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, desova principalmente en el Golfo de Panamá durante diciembre y enero (Howard y Landa, 1958; Simpson, 1959; Forsbergh, 1963; Forsbergh, 1969).

La ocasión y la duración de la temporada del desove del barrilete negro, derivadas del índice gonosomático (GSI) medio mensual (Tablas 3, 4, y 5), varían con respecto al área, al igual del diámetro medio mensual de los ovocitos en el grupo de ovocitos más avanzado (Figuras 11, 14, y 17), y los porcentajes de las etapas de desarrollo de los ovarios. (Figuras 12, 15, y 18). Especies de desove múltiple muestran típicamente temporadas extendidas de desove (Nikolsky, 1969), y las temporadas son típicamente más largas en latitudes inferiores (Quasim, 1955). En el área 1 el barrilete negro desovó solamente durante tres meses, de agosto a octubre. En el área 2 el desove ocurrió durante unos nueve meses, de octubre a junio, con actividad máxima en enero y octubre (éste último basado en un muestreo pequeño). En el área 3, el desove tuvo lugar durante ocho meses, de noviembre a junio (aunque no se tomaron muestras en abril y mayo), con máximas de enero a febrero. Basándose en el análisis de la ocurrencia de barriletes larvales y juveniles primarios, Klawe (1963) manifestó que "el desove en aguas norteñas se limita a los meses de verano," e indicó que muestras de ictioplancton conseguidas cerca de Cabo Blanco (Costa Rica) señalaban la ocurrencia de algún desove durante el año entero, con una posible máxima a principios de la primavera. Sus datos señalaron además una escasez de larvas o juveniles primarios en esta zona frente a América Central de junio a agosto. Nishikawa *et al.* (1985) indicaron que se

tomaron cantidades bastante grandes de larvas del barrilete negro a lo largo de la costa de América Central durante enero y febrero. La ocasión y duración del desove del barrilete negro observadas en este estudio se ven así confirmadas por los descubrimientos de Klawe (1963) y Nishikawa *et al.* (1985).

Junto con las observaciones del desarrollo de las gónadas del barrilete negro, estudios del desarrollo de las gónadas del aleta amarilla (Schaefer y Orange, 1956; Orange, 1961; Knudsen, 1977) y de la ocurrencia de larvas y juveniles primarios del barrilete negro, aleta amarilla, y la melva (Klawe, 1963; Nishikawa *et al.*, 1985) indican que estas especies coocurrentes muestran componentes espaciales y temporales similares, sincronizados en relación a las estaciones del año, en sus ciclos reproductivos en el Océano Pacífico oriental.

La disponibilidad de alimento planctónico adecuado para las larvas es un factor crítico en la supervivencia de las larvas en alta mar (Cushing, 1972; Hunter, 1976; Lasker, 1978). Las estrategias del desove de la mayoría de los peces de las zonas templadas se han desarrollado para producir larvas durante las temporadas de abundancia máxima del plancton (Quasim, 1955; Nikolsky, 1963). Utilizando datos recogidos durante más de 70 años sobre los periodos de desove máximo de varias especies (la solla del Mar del Norte, el arenque noruego, el bacalao del Vestfjord, y el salmón del Río de Fraser), Cushing (1970) no descubrió cambios en las fechas medias de desove máximo, con desviaciones estándar máximas de 7 días, y concluyó que el periodo fijo de desove en la misma zona cada año era para asegurar la coincidencia de larvas y alimento.

La reproducción del barrilete negro en el Pacífico oriental tiene lugar en casi todo el año, pero los periodos de actividad máxima ocurren en ciertas épocas del año en áreas específicas. La estrategia de desove del barrilete negro se ha desarrollado para producir óvulos y larvas en ciertas regiones geográficas durante temporadas de máxima disponibilidad de alimento planctónico, lo cual contribuye a la mayor supervivencia posible. Hay una variación estacional considerable en los stocks permanentes de fitoplancton (clorofila a) y zooplancton tomado de día en el "área oeste" de Blackburn *et al.* (1970), la cual incluye una gran parte del área 1 de este informe. Estos stocks alcanzan un máximo de abril a septiembre y un mínimo de octubre a enero, y tanto los stocks permanentes de fitoplancton y como los de zooplancton son mayores de forma significativa durante los meses de agosto y septiembre, cuando ocurre el desove máximo del barrilete negro en el área 1.

Los datos sobre el "área este" de Blackburn *et al.* (1970), la cual incluye la mayor parte del área 2 del informe actual, cubren solamente los dos periodos de febrero y marzo y de agosto y septiembre. Estos datos son útiles ya que estos periodos coinciden con las temporadas de máxima actividad reproductora y regresión ovaria, respectivamente, del barrilete negro en el área 2. En este área se encontró un mayor stock permanente de zooplancton (tomado de día y de noche) en febrero y marzo que en agosto y septiembre. Holmes *et al.* (1957) encontraron además que se capturó un volumen de zooplancton mucho mayor durante el periodo de octubre a diciembre (expedición Eastropic) que durante el periodo de mayo a

agosto (expedición Shellback) a lo largo del litoral de América Central, el cual incluye la mayoría del área 2.

En el Golfo de Panamá (área 3) ocurre un afloramiento estacional marcado durante la temporada seca de enero a abril, ocasionado por los vientos moderados del norte. Durante esta temporada de afloramiento los stocks de producción primaria y permanentes de filoplancton (clorofila a) y zooplancton son mayores de forma significativa que durante la temporada de lluvias de mayo a diciembre (Forsbergh, 1963). La anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, en el Golfo de Panamá es sexualmente madura de octubre a enero (Howard y Landa, 1958) y desova aproximadamente al comienzo de la temporada de afloramiento, cuando el stock permanente de plancton está a su nivel más elevado (Schaefer, 1957; Simpson, 1959; Forsbergh, 1963; Forsbergh, 1969).

En general, la temporada y duración del desove del barrilete negro varía según el área. Se ajusta la selección de la temporada del desove para aumentar al máximo la supervivencia de las larvas, sincronizándola con ciclos regionales de producción. En las latitudes inferiores el desove máximo ocurre más temprano, y la duración de la actividad reproductora es mayor. La temporada de desove en las áreas 2 y 3 es larga, pero alcanza su mayor intensidad durante los periodos óptimos para la supervivencia de las larvas.

Longitud de los peces al alcanzar la madurez sexual

La longitud en que una cierta proporción (por ejemplo, el 50%) de la población alcanza la madurez constituye un parámetro importante en la estimación del stock. El análisis de probit (Finney, 1952) sirve para pronosticar la proporción de peces maduros de un cierto tamaño, pero es más apropiado un modelo no lineal ajustado a estos datos claramente sigmoideos.

La función de Richards (1959) describe bien la relación entre la longitud y la proporción de peces maduros. La longitud en la cual el 50% de las hembras eran maduras era 494.8, 470.3, y 457.4mm en las áreas 1, 2, y 3, respectivamente, y ésto demuestra una clara diferencia entre las áreas en este respecto.

Es posible que exista un leve sesgo en esta estimación de las proporciones de hembras maduras e inmaduras dentro de las clases de longitud ya que es imposible distinguir entre hembras inmaduras y hembras que ya han desovado sin un análisis histológico del tejido ovárico. Sin embargo, se identifican la mayoría de las hembras que ya han desovado por la presencia de ovocitos hialinos residuales en el lumen ovárico, y ésto significa que el sesgo sería muy leve y estaría repartido por partes iguales entre las tres áreas.

Los desembarcos de barriletes negros capturados en el área 4 consistían casi exclusivamente de pequeños peces inmaduros durante todo el año. La escasez de peces mayores maduros en este área sugiere la hipótesis de una migración al norte de este área para desovar, y la migración por deriva de larvas a este área, llevadas por las corrientes superficiales que proceden del Golfo de Panamá y fluyen predominantemente hacia el sur y suroeste. Estas corrientes constituyen el límite occidental y brazo del vórtice ciclónico formado frente al litoral de Colombia

(Wooster, 1959; Wyrтки, 1965): alcanzan su fuerza máxima de diciembre a abril, periodo que casi coincide con la temporada de desove máximo.

Estudios de la talla al alcanzar la madurez sexual en otras especies de atún indican variaciones entre distintas regiones geográficas (Bayliff, 1980), pero no son definitivos. Se encontró que barriletes y aletas amarillas en el Pacífico oriental maduran a una talla inferior frente a América Central que en las regiones del norte frente al sur de Baja California y la parte sur del Mar de Cortez, o alrededor de las Islas Revillagigedo (Schaefer y Orange, 1956; Orange, 1961).

La mayoría de las especies de ancha distribución comienzan a madurar sexualmente más tarde en las latitudes superiores que en las inferiores (Nikolsky, 1963) - por ejemplo, la alosa americana, *Alosa sapidissima* (Leggett y Carscadden, 1978), la anchoa del norte, *Engraulis mordax* (Laroche y Richardson, 1980; Hunter y Macewicz, 1980), y el hipogloso de Groenlandia, *Reinhardtius hipoglossoides* (Bowering, 1983). Alm (1959) concluyó que en una población especificada los peces que crecen rápidamente maduran a menor edad que los que crecen más despacio. Debido al crecimiento indeterminado de los peces, no hay una relación bien clara entre edad y talla, pero es muy probable que en una población especificada la talla y no la edad determina el comienzo de la madurez sexual (Wootton, 1982).

Es probable que las variaciones entre áreas en la talla de madurez del barrilete negro se deben a diferencias en las tasas de crecimiento, las cuales son muy susceptibles a factores ambientales tal como la temperatura y el alimento (Brett, 1979; Brett y Groves, 1979; Ricker, 1979). El factor abiótico de mayor influencia en el crecimiento de los peces es la temperatura (Houston, 1982). Barriletes negros marcados en el área 1 en 1981 mostraban una tasa media de crecimiento de 0.24mm diarios; los que se marcaron en el área 2 y también un poco más al sur en el mismo año mostraron una tasa media de crecimiento de 0.37mm diarios (Anónimo, 1983: 33-34). Las temperaturas medias de la superficie del mar son unos 2 o 3°C más elevadas en las áreas 2 y 3 que en el área 1 (Wyrтки, 1964; Forsbergh, 1969), y es probable que estas temperaturas elevadas contribuyen a un crecimiento más rápido y a la entrada en la madurez sexual a una talla menor.

Frecuencia y hora del día del desove

Son imprescindibles las estimaciones de la frecuencia del desove para poder estimar la fecundidad anual de los peces de desove múltiple. Se han obtenido estas estimaciones por medio de la observación de peces en acuarios o depósitos de agua, del conteo de las modas de ovocitos, de la incidencia de folículos postovulatorios de un día, y por el método de ovocitos hidratados.

La alta frecuencia del desove de algunos peces de desove múltiple se ve confirmada recientemente por varios estudios de laboratorio: *Oryzias latipes* desovó cada día en el laboratorio durante periodos de hasta 4 meses (Hirschfield, 1980), y Takita *et al.* también descubrieron que *Callionymus enneactis* desovaba diariamente en el laboratorio. Más aún, ejemplares cautivos de *Coryphaena hippurus*, especie que se encuentra en la zona de distribución del barrilete negro, desovan en depósitos grandes durante la tarde (1430h) o noche (0000 a 0200h)

cada dos días durante periodos de hasta 3 meses (Thomas Kazama, U.S. National Marine Fisheries Service, Honolulu, Hawaii, com. pers.).

Las distribuciones multimodales y continuas de talla de los ovocitos son características de las especies de desove múltiple. Clark (1934) manifestó que la sardina del Pacífico, *Sardinops sagax caeruleus*, es un reproductor múltiple, basando esta conclusión en las modas múltiples en la distribución de frecuencia de los diámetros de los óvulos y de los ovocitos que se desarrollan más tarde en ovarios parcialmente desovados, pero no se estableció el número de camadas de óvulos producidos durante la temporada del desove. Buñag (1956) analizó las distribuciones de frecuencia de los diámetros de los óvulos en atunes aleta amarilla, barriletes, y *Euthynnus affinis* en varias etapas de su desarrollo cerca de las Filipinas. Estudió varias posibilidades, y finalmente concluyó que se maduran y desovan las camadas de óvulos a intervalos cortos y frecuentes durante la temporada del desove, pero no logró determinar el número de camadas producidas. Estudios más recientes, basados exclusivamente en el número aparente de grupos modales de ovocitos en el ovario en un cierto momento, han llevado a la conclusión que es probable que los atunes aleta amarilla, aleta azul, *Thunnus thynnus*, y barrilete desovan por lo menos dos veces en cada temporada de desove (Knudsen, 1977; Baglin, 1982; Matsumoto *et al.*, 1984).

Al igual de otros estudios recientes de las técnicas usadas para estimar las frecuencias del desove (Hunter y Macewicz, 1985), el estudio actual indica que no se debe inferir la frecuencia del desove de peces de desove múltiple del número de modas en las distribuciones de frecuencia de la talla de los ovocitos, ya que éstos maduran continuamente a medida que salen de la reserva de ovocitos primarios. Tales estimaciones pueden errar por un factor de 10 o más (Hunter y Macewicz, 1985).

Hace poco tiempo que se consiguieron estimaciones confiables de la frecuencia del desove en una población natural de peces (Blaxter y Hunter, 1982). La incidencia de folículos postovulatorios de un día en hembras de la anchoa del norte, *Engraulis mordax*, capturadas en el mar indican que esta especie desova una nueva camada de óvulos cada 7 a 10 días durante los meses de desove máximo (Hunter y Goldberg, 1980; Hunter y Macewicz, 1980). Este intervalo indica que una hembra de esta especie produciría unas 20 camadas de óvulos anuales en los 5 meses de su temporada de desove (Hunter y Leong, 1981). Estudios en el laboratorio sobre la energética del desove de la anchoa del norte parecen confirmar estas conclusiones sobre la población natural (Hunter y Leong, 1981). En el caso de la anchoa peruana, *Engraulis ringens*, la incidencia de folículos postovulatorios de uno o dos días indica que esta especie desova cada 6.2 días durante agosto y septiembre (Alheit, 1985). La frecuencia de desove del barrilete en el Océano Pacífico del sur se calculó ser unos 1.2 días, cifra basada en la proporción de hembras maduras con folículos postovulatorios de menos de 24 horas (85%) (Hunter *et al.*, 1985).

Se estimaron 5.3 días para el intervalo medio del desove de la anchoa del norte, basado en la incidencia de hembras con ovocitos hidratados, estimación similar

a la de 7 a 10 días obtenida a base de los folículos postovulatorios (Hunter y Goldberg, 1980). DeMartini y Fountain (1981) estimaron la incidencia de hembras de *Seriphus politus* con ovocitos hidratados, y encontraron que un 13.6% de ellas desovaban por día a lo largo de la temporada de desove de 4 a 5 meses, lo cual indica un intervalo medio de 7.4 días entre camadas de óvulos.

Para que el método de ovocitos hidratados produzca estimaciones exactas, es necesario que los ovocitos hidratados individuales persistan más de 24 horas. Mayor persistencia llevaría a estimar la frecuencia del desove por alto, y menor a por bajo. Sin embargo, en este último caso, si el desove sólo ocurre durante ciertas horas del día, como por ejemplo con la anchoveta (Simpson, 1959), se puede reducir o eliminar el error si se toman las muestras a la hora debida.

La hidratación en la anchoa del norte tiene lugar en un periodo de 12 horas, pero en el barrilete negro el periodo es probablemente más corto, debido a cambios fisiológicos más rápidos a temperaturas más altas. Por consecuente, es probable que son mínimas las estimaciones de 43, 47 y 58 camadas de óvulos para las áreas 1, 2, y 3, respectivamente.

Son elevados los gastos energéticos de la reproducción del barrilete negro, dadas las estimaciones de frecuencia de desove y el número de camadas de óvulos producidas durante la temporada de desove. Se estima que el gasto de un solo desove, excluido el gasto metabólico de la maduración de los óvulos y el comportamiento de reproducción, se cifra en un 1.77% del peso del pez. Esta estimación se deriva por medio de la ecuación presentada en Figura 9, usando el cambio en los GSI estimados entre peces que han desovado recientemente, con un MDMAGO de unos 0.5mm, y los que están a punto de hidratar, con un MDMAGO de 0.7mm. Hunter *et al.* (1986) estimaron que el gasto energético de un solo desove del barrilete negro, excluidos los gastos metabólicos de la maduración de los óvulos y el comportamiento de reproducción, se cifraba en un 2% del peso del pez.

Fecundidad anual y por camada

No existen estimaciones previas de la fecundidad del barrilete negro, y se dispone de escasa información sobre la fecundidad de las dos especies alopátricas, la bacoreta, *Euthynnus alletteratus*, y el kawakawa, *Euthynnus affinis*, los cuales se encuentran en las aguas tropicales y subtropicales del Atlántico y el Pacífico indo-occidental, respectivamente (Yoshida, 1979). Las estimaciones de la fecundidad media por camada del barrilete negro, calculadas a base de modelos separados de regresión y pesos medios de las hembras en las áreas 1, 2, y 3, se cifraban en 350,346, 221,886, y 242,438, respectivamente.

Según Simpson (1951) y Beverton y Holt (1957), la cantidad de óvulos debería depender del volumen del ovario, y por consecuente se ha relacionado la fecundidad al cubo de la longitud (Bagenal, 1968). Sin embargo, en este estudio fue un ajuste lineal el más apto a la relación entre la cantidad de óvulos del barrilete negro y la longitud de éste. En cada uno de los conjuntos de datos (Tabla 8), el modelo lineal de peso del ovario contra longitud y peso contra longitud se aproxima bien

a la relación cúbica, y es posible que, del punto de vista analítico, la relación sea lineal entre la fecundidad por camada y el peso y la longitud. También ha sido señalada una relación simple lineal entre fecundidad y longitud en el caso de la sardina del Pacífico (MacGregor, 1957), la anchoveta (Peterson, 1961), *Herklotsichthys quadrimaculatus* (Williams y Clarke, 1982), y el barrilete (Joseph, 1963; Simmons, 1969; Batts, 1972; Goldberg y Au, 1986; Cayré y Farrugio, 1986).

La relación entre fecundidad por camada y talla (longitud y peso) del barrilete negro rindió un valor de r^2 superior al que se encuentra comunmente en otros especies, hecho probablemente debido a la superioridad del método de ovocitos hidratados (Hunter *et al.*, 1985) para estimar la fecundidad. La fecundidad por camada usada para cada barrilete negro en este estudio era además un promedio derivado de tres submuestras del mismo ovario. Otros estudios que usaron ovocitos maduros claramente separados del grupo modal anterior rindieron también valores de r^2 elevados para la relación entre fecundidad y peso; por ejemplo, Hunter *et al.* (1985) y Williams y Clarke (1982) encontraron buenos ajustes entre fecundidad y peso en el caso de la anchoa del norte y *Herklotsichthys quadrimaculatus*, respectivamente.

Una técnica recomendada para preparar los ovarios para determinar la fecundidad ha sido conservar las muestras en el fluido de Gilson (Bagenal, 1968; Snyder, 1983), pero éste destruye los ovocitos hidratados dentro del tejido del ovario, y causa además contracción considerable (24%) de los ovocitos del aleta amarilla y el barrilete comparado con los ovocitos conservados en formalina (Joseph, 1963). Esto empeora el problema de separar el grupo de ovocitos más avanzado, y el uso de formalina en lugar del fluido de Gilson posibilitó la utilización del método de ovocitos hidratados.

La fecundidad por camada del barrilete negro varía entre las áreas, aumentando principalmente con la latitud. Por lo visto, la mayor fecundidad y frecuencia de desove en el área 1 compensa por la menor duración de la temporada de desove y la mayor talla al alcanzar la madurez sexual. Sin embargo, en el caso del aleta amarilla en el Pacífico oriental, Joseph (1963) no encontró una diferencia significativa en la relación de fecundidad y longitud entre ejemplares capturados frente a México y frente a América Central.

Se ha señalado una variación geográfica (específicamente latitudinal) en la fecundidad de varias especies de pez. Bagenal (1966) descubrió diferencias geográficas significativas en la fecundidad de la platija, *Pleuronectes platessa*. La fecundidad relacionada al tamaño se reduce con la latitud en el caso del arenque atlántico, *Clupea harengus harengus*, (Schopka, 1971) y el arenque pacífico, *Clupea harengus pallasii* (Paulson y Smith, 1977). La fecundidad por camada de la anchoa del norte frente a Oregon es significativamente superior a su fecundidad frente a California (Laroche y Richardson, 1980; Hunter y Goldberg, 1980). Cayré y Farrugio (1986) descubrieron diferencias en la fecundidad por camada del barrilete entre diferentes áreas del Océano Atlántico.

La fecundidad es una función de la talla, y la talla está obviamente vinculada al crecimiento, el cual se ve afectado directamente por la interacción de la

temperatura y el alimento. La temperatura es principalmente un factor de control, mientras que el tipo y la cantidad del alimento son un factor de limitación (Houston, 1982). La temperatura ambiental afecta sin duda el sistema reproductor por medio de la tasa metabólica total.

Es probable que la reacción del barrilete negro a diferencias en el ambiente es de ajustar la fecundidad por camada y el intervalo entre la maduración de camadas sucesivas de óvulos. Estos se ven probablemente regidos por la energía disponible en el alimento diario y las reservas en el tejido graso, y es probable que cuando éstos caen por abajo de un nivel mínimo, ocurre una regresión de los ovarios (atresia) en un periodo muy corto.

La fecundidad anual es el producto de la frecuencia del desove y la fecundidad por camada, y estos dos componentes dependen probablemente de factores ambientales (Wooton, 1982). Se ha demostrado en varios estudios en el laboratorio que la fecundidad por camada depende de la cantidad de alimento (Wooton, 1979), y Bagenal (1969) descubrió que la trucha parda, *Salmo trutta*, contenía más óvulos si se le daba más alimento, pero que los óvulos eran de menor tamaño. Las hembras del eglefino, *Melanogrammus aeglefinus*, especie reproductora múltiple, produjeron menos óvulos en desoves sucesivos si se les daba cantidades mínimas de alimento que peces con más alimento (Hislop *et al.*, 1978). Bagenal (1966) manifestó que las poblaciones de platijas en mejores condiciones mostraban las fecundidades más elevadas.

Proporciones de sexos

Las proporciones generales de sexos en las áreas 1, 2, 3, y 4 no se desviaron de forma significativa del cociente esperado de 1:1. El análisis por longitud de proporciones de sexos muestra un predominio de machos entre los barriletes negros de longitud superior a los 550mm. El análisis por mes de las proporciones de sexos no indica que las desviaciones observadas del cociente esperado de 1:1 son debidas a factores de comportamiento, como por ejemplo las agregaciones de desove de la anchoa del norte, *Engraulis mordax* (Klingbeil, 1978). Es posible que ésto ocurra, pero el análisis sugiere que se debe al predominio de machos en las clases de longitud mayores.

Tomando en cuenta todos tamaños de varias especies pelágicas, y los atunes en particular, las proporciones de sexos caen casi siempre cerca del cociente esperado de 1:1. Se ha señalado un predominio de machos en las clases de talla mayor de varias especies de atún: la albacora, *Thunnus alalunga*, (Otsu y Sumida, 1968); el patudo, *Thunnus obesus*, (Kume y Joseph, 1966); el kawakawa, *Euthynnus affinis*, (Williamson, 1970); el barrilete (Marr, 1948; Brock, 1954; Raju, 1964); y el aleta amarilla (Orange, 1961; Murphy y Shomura, 1972; Lenarz y Zweifel, 1979). Se ha propuesto que las diferencias en proporciones de sexos dentro de las clases de talla son debidas a diferencias sexuales en el crecimiento, mortalidad o disponibilidad. La falta casi total de hembras en las clases de talla mayores parece ser causada por una mortalidad natural diferencial y no por diferenciales en su crecimiento o disponibilidad a la captura. Wild (1986) descubrió que el aleta amarilla muestra un dimorfismo sexual en cuanto a la longitud del hocico a la horquilla.

Sin embargo, la tasa de crecimiento estimada de las hembras es tan sólo levemente inferior a la de los machos, y ésto no explica la desaparición de la pesquería de las hembras del aleta amarilla a partir del intervalo de longitud de 130 a 140cm.

Existen numerosas causas posibles de la mortalidad natural en peces de mayor talla, como por ejemplo la enfermedad y el esfuerzo del desove, factores que no se han investigado. Ware (1984) señala que varios estudios teóricos sobre peces iteroparos demuestran que la reproducción y la mortalidad están vinculadas, ya que las tasas de ambas aumentan frecuentemente con el peso y la edad durante las etapas posteriores del ciclo vital. Se han efectuado varios estudios teóricos sobre los gastos energéticos del esfuerzo reproductivo en otros peces, pero hay una escasez de estudios empíricos. En un experimento de laboratorio sobre *Oryzias latipes*, especie de desove múltiple, Hirschfield (1980) descubrió que una alta mortalidad de las hembras coincidía con niveles elevados de esfuerzo reproductivo y temperatura. Los peces de mayor esfuerzo reproductivo perdieron más peso, lo cual (según el autor) condujo a la mortalidad. Hirschfield (1980) manifestó además que peces individuales no asignan suficiente energía a mantenerse vivos mientras están reproduciéndose, a pesar de que ésto aumenta el riesgo de muerte. Anderson y Ursin (1977) y Laevastu y Larkins (1981) han señalado que la mortalidad debida al esfuerzo del desove podría formar una porción significativa de la mortalidad senescente de todos los peces.

RECONOCIMIENTO

Deseo agradecer la ayuda y los consejos de los siguientes a lo largo de esta investigación: W. Bayliff, E. Everett, K. Feng, T. Foreman, R. Gaudier, J. Gracia, W. Hatton, J. Hunter, B. Macewicz, F. Miller, C. Orange, S. Oshita, R. Punsly, A. Purmalis, R. Rainey, V. Scholey, V. Silva, P. Tomlinson, y A. Wild. Deseo reconocer a S. Heigold, de la Cía. Enlatadora Nacional, S.A., Puntarenas, Costa Rica, por su ayuda y apoyo en facilitar acceso a su planta para obtener muestras e información sobre capturas. Deseo además reconocer a M. Lopez y M. Rojas del Ministerio de Agricultura y Ganadería de Costa Rica por su organización del muestreo en Puntarenas. Deseo agradecer en particular el apoyo del Director de la Comisión, J. Joseph, durante esta investigación. Deseo también agradecer los comentarios constructivos sobre los borradores de este trabajo de los siguientes: W. Bayliff, P. Cayré, T. Ebert, D. Farris, J. Hunter, J. Ianelli, W. Klawe, B. Macewicz, C. Phleger, R. Punsly, y R. Wooton.

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA

- Albaret, J.J. 1979. Etude histologique du cycle sexuel de l'albacore (*Thunnus albacares*) Bonnaterre 1788. Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan, 10 (1): 41-62.
- Alekseyev, F.E. and E.I. Alekseyeva. 1981. Some aspects of the reproductive biology of oceanic and neritic tuna (Scombridae) in the tropical Atlantic. J. Ichthyol. (English Translation of Vopr. Ikhtiol.), 21 (5): 52-64.
- Alheit, J. 1985. Spawning frequency of Peruvian anchovies taken with a purse seine. In Lasker, R. (editor). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy (*Engraulis mordax*). U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Nat. Oceanic Atmos. Adm. Tech. Rep., 36: 59-61.
- Alm, G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm, Sweden, 40: 5-145.
- Andersen, K.P. and E. Ursin. 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorous circulation and primary production. Medd. Dan. Fisk. Havunders. (Ny Ser.), 7: 319-435.
- Anonymous. 1980. The astronomical almanac for the year 1981. U.S. Gov. Print Off., Wash., D.C.
- Anonymous. 1983. Annual report of the Inter-American Tropical Tuna Commission 1982: 294 pp.
- Anonymous. 1985. Annual report of the Inter-American Tropical Tuna Commission 1984: 270 pp.
- Bagenal, T.B. 1966. The ecological and geographical aspects of the fecundity of the plaice. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 46 (1): 161-186.
- Bagenal, T.B. 1968. Fecundity. In Ricker, W.E. (editor), Methods for Assessment of Fish Production in Freshwater. Int. Biol. Programme Handb. 3, Blackwell Scien. Publ., Oxford: 160-169.
- Bagenal, T.B. 1969. The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L. J. Fish Biol., 1 (2): 167-182.
- Bagenal, T.B. and E. Braum. 1971. Eggs and early life history. In Ricker, W.E. (editor), Methods for Assessment of Fish Production in Freshwater. Int. Biol. Programme Handb. 3, Blackwell Scien. Publ., Oxford: 166-198.
- Baglin, R.E., Jr. 1982. Reproductive biology of western Atlantic bluefin tuna. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 80 (1): 121-134.
- Bara, G. 1960. Histological and cytological changes in the ovaries of the mackerel *Scomber scomber* L. during the annual cycle. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul Ser. B. Sci. Nat., 25: 49-91.

- Batts, B.S. 1972. Sexual maturity, fecundity, and sex ratios of the skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus), in North Carolina waters. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 101 (4): 626-637.
- Bayliff, W.H. (editor). 1980. Synopses of biological data on eight species of scombrids. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Spec. Rep.*, 2: 530 pp.
- Beverton, R.J.H., and S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest., Ser. II, Mar. Fish. G.B. Minist. Agric. Fish. Food*, 19: 533 pp.
- Blackburn, M., R.M. Laurs, R.W. Owen, and B. Zeitschel. 1970. Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton, and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.*, 7 (1): 14-31.
- Blaxter, J.H.S. and J.R. Hunter. 1982. The biology of the clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol.*, 20: 1-223.
- Bowering, W.R. 1983. Age, growth, and sexual maturity of Greenland halibut, *Reinhardius hippoglossoides* (Walbaum), in the Canadian northwest Atlantic. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull.*, 81 (3): 599-611.
- Breder, C.M., Jr., and D.E. Rosen. 1966. *Modes of Reproduction in Fishes*. Natural History Press, Garden City, N.Y.: 941 pp.
- Brett, J.R. 1979. Environmental factors and growth. *In* Hoar, W.S., D.J. Randall, and J.R. Brett (editors), *Fish Physiology*, Vol. 8. Academic Press, N.Y.: 599-675.
- Brett, J.R. and Groves, T.D.D. 1979. Physiological energetics. *In* Hoar, W.S., D.J. Randall, and J.R. Brett (editors), *Fish Physiology*, Vol. 8. Academic Press, N.Y.: 280-352.
- Brock, V.E. 1954. Some aspects of the biology of the aku, *Katsuwonus pelamis*, in the Hawaiian Islands. *Pac. Sci.*, 8 (1): 93-104.
- Buñag, D.M. 1956. Spawning habits of some Philippine tuna based on diameter measurements of the ovarian ova. *Philipp. J. Fish.*, 4 (2): 145-177.
- Cayré, P. and H. Farrugio. 1986. Biologie de la reproduction du listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Océan Atlantique. *In* Symons, P.E.K., P.M. Miyake, and G.T. Sakagawa (editors), *Proceedings of the ICCAT Conference on the International Skipjack Year Program*. Int. Comm. Cons. Atl. Tunas, Madrid, Spain: 252-272.
- Clark, F.N. 1934. Maturity of the California sardine (*Sardina caerulea*), determined by ova diameter measurements. *Calif. Dep. Fish Game, Fish Bull.*, 42: 49 pp.
- Cooke, J.G. 1985. The estimation of mean ages at sexual maturity from age samples. *Int. Whal. Comm., Rep. Comm.*, 36: 540.
- Cushing, D.H. 1970. The regularity of the spawning season of some fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 33 (1): 81-92.

- Cushing, D.H. 1972. The production cycle and the numbers of marine fish. Symp. Zool. Soc. Lond., 29: 213-232.
- Cushing, D.H. 1983. The outlook for fisheries research in the next ten years. In Rothschild, B.J. (editor), *Global Fisheries, Perspectives for the 1980s*. Springer-Verlag, N.Y.: 263-277.
- DeMartini, E.E. and R.K. Fountain. 1981. Ovarian cycling frequency and batch fecundity in the queenfish, *Seriphus politus*: attributes representative of serial spawning fishes. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 79 (3): 547-560.
- de Vlaming, V.L. 1982. On the use of the gonosomatic index. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73A (1): 31-39.
- de Vlaming, V.L. 1983. Oocyte development patterns and hormonal involvements among teleosts. In Rankin, J.C., T.J. Pitcher, and R. Duggan (editors), *Control Processes in Fish Physiology*. John Wiley and Sons, Inc., N.Y.: 176-199.
- Dixon, W.J. (editor). 1985. *BMDP Statistical Software*. University of California, Berkeley: 734 pp.
- Draper, N.R. and H. Smith. 1981. *Applied Regression Analysis*, second edition. John Wiley and Sons, Inc., N.Y.: 709 pp.
- Eberhardt, L.L. 1968. An approximation to a multiple-comparison test. *Copeia*, 2: 314-319.
- Finney, D. 1952. *Probit Analysis: A Statistical Treatment of the Sigmoid Response Curve*. Cambridge Univ. Press, London: 318 pp.
- Forsbergh, E.D. 1963. Some relationships of meteorological, hydrographic, and biological variables in the Gulf of Panama. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 7 (1): 1-109.
- Forsbergh, E.D. 1969. On the climatology, oceanography and fisheries of the Panama Bight. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 14 (2): 45-385.
- Fulton, W. 1898. On the growth and maturation of the ovarian eggs of teleostean fishes. *Annu. Rep. Fish. Board Scotl.*, 16: 88-124.
- Gabe, M. 1976. *Histological Techniques*. Springer-Verlag, N.Y.: 1106 pp.
- Goldberg, S.R., V.H. Alarcon, and J. Alheit. 1984. Postovulatory follicle histology of the Pacific sardine, *Sardinops sagax*, from Peru. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 82 (2): 443-445.
- Goldberg, S.R. and D.W.K. Au. 1986. The spawning of skipjack tuna from southeastern Brazil as determined from histological examination of ovaries. In Symons, P.E.K., P.M. Miyake, and G.T. Sakagawa (editors), *Proceedings of the ICCAT Conference on the International Skipjack Year Program*. Int. Comm. Conser. Atl. Tunas, Madrid, Spain: 277-284.
- Harder, W. 1975. *Anatomy of Fishes*. Trans. by S. Sokoloff. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nüagele V. Obermiller), Stuttgart: 744 pp.

- Harden-Jones, F.R. 1968. Fish Migrations. Edward Arnold, London: 325 pp.
- Hatch, W.L., 1983. Selective guide to climatic data sources. U.S. Dept. Commer., Nat. Oceanic Atmos. Adm., Nat. Environ. Satel. Data Inf. Serv., Key Meteor. Rec. Doc., 4.11: xxiv, 338 pp.
- Hempel, G. 1979. Early Life History of Marine Fish. Univ. Wash. Press, Seattle: 70 pp.
- Hirota, H., M. Morita, and N. Taniguchi. 1976. An instance of the maturation of 3 full years old bluefin tuna cultured in the floating net. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 42 (8): 939.
- Hirschfield, M.F. 1980. An experimental analysis of reproductive effort and cost in the Japanese medaka, *Oryzias latipes*. Ecology, 61 (2): 282-292.
- Hislop, J.R.G., A.P. Robb, and J.A. Gauld. 1978. Observations on the effects of feeding level on growth and reproduction in haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.) in captivity. J. Fish Biol., 13 (1): 85-98.
- Hoar, W.S. 1969. Reproduction. In W.S. Hoar and D.J. Randall (editors), Fish Physiology, Vol. 3. Academic Press, N.Y.: 1-72.
- Holmes, R.W., M.B. Schaefer, and B.M. Shimada. 1957. Primary production, chlorophyll, and zooplankton volumes in the tropical eastern Pacific Ocean. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 2 (4): 127-169.
- Houston, A.H. 1982. Thermal effects upon fishes. Nat. Res. Con. Can., Assoc. Comm. on Sci. Crit. for Environ. Qual.: 200 pp.
- Howard, G.V. and A. Landa. 1958. A study of the age, growth, sexual maturity, and spawning of the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) in the Gulf of Panama. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 2 (9): 389-467.
- Htun-Han, M. 1978. The reproductive biology of the dab, *Limanda limanda* (L.) in the North Sea: gonosomatic index, hepatosomatic index and condition factor. J. Fish Biol., 13 (3): 369-378.
- Humason, G.L. 1979. Animal Tissue Techniques. W.H. Freeman and Co., San Francisco: 661 pp.
- Hunter, J.R. 1976. Report of a colloquium on larval fish mortality studies and their relation to fishery research, January 1975. U.S. Dept. Commer., Nat. Oceanic Atmos. Adm., Tech. Rep. NMFS Circ.-395: 5 pp.
- Hunter, J.R. and S.R. Goldberg. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 77 (3): 641-652.
- Hunter, J.R. and R. Leong. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 79 (2): 215-230.

- Hunter, J.R., N.C.H. Lo, and R.J.H. Leong. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. In Lasker, R. (editor). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy (*Engraulis mordax*). U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Nat. Oceanic Atmos. Adm., Tech. Rep., 36: 67-77.
- Hunter, J.R. and B.J. Macewicz. 1980. Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency, and temporal pattern of spawning for the northern anchovy, *Engraulis mordax*, during the 1979 spawning season. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest., Rep., 21: 139-149.
- Hunter, J.R. and B.J. Macewicz. 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In Lasker, R. (editor), An egg production method for estimating biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy (*Engraulis mordax*). U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Nat. Oceanic Atmos. Adm. Tech. Rep., 36: 79-94.
- Hunter, J.R., B.J. Macewicz, and J.R. Sibert. 1987. The spawning frequency of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, from the South Pacific. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 84 (4): 895-903.
- Johannes, R.E. 1978. Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. Environ. Biol. Fishes, 3 (1): 65-84.
- Joseph, J. 1963. Fecundity of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) from the eastern Pacific Ocean. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 7 (4): 255-292.
- Khoo, K.H. 1979. The histochemistry and endocrine control of vitellogenesis in the goldfish ovary. Can. J. Zool., 57 (3): 617-626.
- Klawe, W.L. 1963. Observations on the spawning of four species of tuna (*Neothunnus macropterus*, *Katsuwonus pelamis*, *Auxis thazard* and *Euthynnus lineatus*) in the eastern Pacific Ocean, based on the distribution of their larvae and juveniles. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 6 (9): 447-540.
- Klawe, W.L., J.J. Pella, and W.S. Leet. 1970. The distribution, abundance and ecology of larval tunas from the entrance to the Gulf of California. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 14 (4): 505-544.
- Klingbeil, R.A. 1978. Sex ratios of the northern anchovy, *Engraulis mordax*, off Southern California. Calif. Fish Game, 64 (3): 200-209.
- Knudsen, P.F. 1977. Spawning of yellowfin tuna and the discrimination of subpopulations. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 17 (2): 117-169.
- Kume, S. and J. Joseph. 1966. Size composition, growth and sexual maturity of bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Lowe), from the Japanese longline fishery in the eastern Pacific Ocean. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 11 (2): 45-99.
- Laevastu, T. and H.A. Larkins. 1981. Marine Fisheries Ecosystem: Its Quantitative Evaluation and Management. Fishing News Books Ltd., Farnham: 162 pp.

- Laroche, J.L. and S.L. Richardson. 1980. Reproduction of northern anchovy, *Engraulis mordax*, off Oregon and Washington. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 78 (3): 603-618.
- Lasker, R. 1978. The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current: identification of factors contributing to recruitment failure. Rapp. P-V Reun. Cons. Int. Explor. Mer, 173: 212-230.
- Leggett, W.C. and Carscadden, J.E. 1978. Latitudinal variation in reproductive characteristics of American shad (*Alosa sapidissima*); evidence for population specific life history strategies. J. Fish. Res. Board Can., 35 (11): 1469-1478.
- Lenarz, W.H. and J.R. Zweifel. 1979. A theoretical examination of some aspects of the interaction between longline and surface fisheries for yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 76 (4): 807-825.
- MacGregor, J.S. 1957. Fecundity of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 57 (121): 427-449.
- Marr, J.C. 1948. Observations on the spawning of oceanic skipjack (*Katsuwonus pelamis*) and yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) in the northern Marshall Islands. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 51 (44): 201-206.
- Marr, J.C. and M.B. Schaefer. 1949. Definitions of body dimensions used in describing tunas. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 51 (47): 241-244.
- Masui, Y. and H.J. Clarke. 1979. Oocyte maturation. Int. Rev. Cytol., 57: 185-282.
- Matsumoto, W.M., R.A. Skillman, and A.E. Dizon. 1984. Synopsis of biological data on skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Nat. Oceanic Atmos. Adm., Tech. Rep. NMFS Circ., 451: 92 pp.
- Mead, G.M. 1951. Postlarval *Neothunnus macropterus*, *Auxis thazard*, and *Euthynnus lineatus* from the Pacific coast of Central America. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 52 (63): 121-127.
- Moser, G.H. 1967. Seasonal histological changes in the gonads of *Sebastes paucispinis* Ayers, an ovoviviparous teleost (Family Scorpaenidae). J. Morphol., 123 (4): 329-354.
- 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): 875-913.
- Nagahama, Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads. In Hoar, W.S., D.J. Randall, and E.M. Donaldson (editors), Fish Physiology, Vol. 9A. Academic Press, N.Y.: 223-275.
- Ng, T.B. and D.R. Idler. 1983. Yolk formation and differentiation in teleost fishes. In Hoar, W.S., D.J. Randall and E.M. Donaldson (editors), Fish Physiology, Vol. 9A. Academic Press, N.Y.: 373-404.
- Nikolsky, G.V. 1963. The Ecology of Fishes. Academic Press, N.Y.: 352 pp.

- Nikolsky, G.V. 1969. Theory of Fish Population Dynamics as the Biological Background for Rational Exploitation and Management of Fishery Resources. Oliver and Boyd, Edinburg: 323 pp.
- Nishikawa, Y., M. Honma, S. Ueyanagi, and S. Kikawa. 1985. Average distribution of larvae of oceanic species of scombroid fishes, 1956-1981. Far Seas Fish. Res. Lab., S Ser., 12: 99 pp.
- 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): 457-526.
- 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. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 67 (1): 47-69.
- Parker, K. 1985. Biomass model. In Lasker, R. (editor). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy (*Engraulis mordax*). U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Nat. Oceanic Atmos. Adm., Tech. Rep., 36: 5-6.
- Partlo, J.M. 1955. Histological studies on albacore (*Thunnus alalunga*) gonads from the eastern Pacific. J. Fish. Res. Board Can., 12 (1): 61-67.
- Paulson, A.C., and R.L. Smith. 1977. Latitudinal variation of Pacific herring fecundity. Trans. Am. Fish. Soc., 106 (3): 244-247.
- Peterson, C.L. 1961. Fecundity of the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) in the Gulf of Panama. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 6 (2): 53-68.
- Quasim, S.Z. 1955. Time and duration of spawning season of teleosts in relation to their distribution. J. Cons. Int. Explor. Mer, 21 (2): 144-155.
- Raju, G. 1964. Fecundity of the oceanic skipjack *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus) of Minicoy. Mar. Biol. Assoc. India. Proceedings of the symposium on scombroid fishes, Symp. Ser. 1: 725-732.
- Richards, F.J. 1959. A flexible growth function for empirical use. J. Exp. Bot., 10 (29): 290-300.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can., 191: 382 pp.
- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. In Hoar, W.S, and D.J. Randall (editors), Fish Physiology, Vol. 8. Academic Press, N.Y.: 677-743.
- Rothschild, B.J. and C.G.H. Rooth (editors). 1982. Fish ecology III - A foundation for REX a recruitment experiment. Univ. Miami Tech. Rep. No. 82008: 389 pp.
- Schaefer, M.B. 1957. Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1956. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Ann. Rep., 1956: 112 pp.

- Schaefer, M.B. and J.C. Marr. 1948. Juvenile *Euthynnus lineatus* and *Auxis thazard* from the Pacific Ocean off Central America. *Pac. Sci.*, 2 (4): 262-271.
- Schaefer, M.B. and C.J. Orange. 1956. Studies of the sexual development and spawning of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) in three areas of the eastern Pacific Ocean, by examination of gonads. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 1 (6): 281-349.
- Scheffe, H. 1959. *The Analysis of Variance*. John Wiley and Sons, Inc., N.Y.: 477 pp.
- Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 (9): 1128-1140.
- Schopka, S.A. 1971. Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzungsrate bei Herings- und Kabeljau populationen (*Clupea harengus* L. und *Gadus morhua* L.). *Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch.*, 26: 222-226.
- Simmons, D.C. 1969. Maturity and spawning of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the Atlantic Ocean, with comments on nematode infestation of the ovaries. *U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish.*, 580: 1-17.
- Simpson, A.C. 1951. The fecundity of the plaice. *Fish. Invest., Ser. II, Mar. Fish. G.B. Minist. Agric. Fish. Food*, 17 (5): 27 pp.
- Simpson, J.G. 1959. Identification of the egg, early life history and spawning areas of the anchoveta *Cetengraulis mysticetus* (Günther), in the Gulf of Panama. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 3 (10): 437-580.
- Snedecor, G.W. and W.G. Cochran. 1967. *Statistical Methods*, 6th edition. Iowa State University Press, Ames, Iowa: 593 pp.
- Snyder, D.E. 1983. Fish eggs and larvae. *In* Nielsen, L.A. and D.L. Johnson (editors), *Fisheries Techniques*. South. Print. Co., Blacksburg: 165-197.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 1969. *Biometry*. W.H. Freeman and Co., San Francisco: 776 pp.
- Takita, T., T. Iwamoto, S. Kai, and I. Sogabe. 1983. Maturation, and spawning of the dragonet, *Callionymous enneactis*, in an aquarium. *Jpn. J. Ichthyol.*, 30 (3): 221-226.
- Wallace, R.A. and K. Selman. 1981. Cellular and dynamic aspects of the growth in teleosts. *Am. Zool.*, 21 (2): 325-343.
- Ware, D.M. 1984. Fitness of different reproductive strategies in teleost fishes. *In* Potts, G.W. and R.J. Wootton (editors), *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, N.Y.: 349-366.
- Wheeler, J.F.G. 1924. The growth of the egg in the dab (*Pleuronectes limanda*). *Quart. J. Micr. Sci.*, 68: 641-660.

- Wild, A. 1986. Growth of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the eastern Pacific Ocean based on otolith increments. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 18(6): 421-482.
- Williams, V.R. and T.A. Clarke. 1982. Reproduction, growth, and other aspects of the biology of the gold spot herring, *Herklotsichthys quadrimaculatus* (Clupeidae), a recent introduction to Hawaii. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 81 (3): 587-597.
- Williamson, G.R. 1970. Little tuna *Euthynnus affinis* in the Hong Kong area. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 36 (1): 9-18.
- Woodhead, A.D. 1979. Senescence in fishes. Symp. Zool. Soc. Lond. 44: 179-205.
- Wooster, W.S. 1959. Oceanographic observations in the Panama Bight, "Askoy" Expedition, 1941. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 118 (3): 115-151.
- Wootton, R.J. 1979. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. Symp. Zool. Soc. Lond. 44: 133-159.
- Wootton, R.J. 1982. Environmental factors in fish reproduction. In Richter, C.J.J. and H.J. Th. Goos (editors), Proceedings of the International Symposium on Reproductive Physiology of Fish. Wageningen, the Netherlands 2-6 August 1982: 210-219.
- Wyrтки, K. 1964. The thermal structure of the eastern Pacific Ocean. Deutsche Hydrog. Zeits. Ergänzungsheft (A)6: 84 pp.
- Wyrтки, K. 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull., 9 (5): 269-304.
- Yamamoto K., and H. Yoshioka. 1964. Rhythm of development in the oocyte of the medaka, *Oryzias latipes*. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 15 (1): 5-19.
- Yoshida, H.O. 1979. Synopsis of biological data on tunas of the genus *Euthynnus*. U.S. Nat. Oceanic Atmos. Adm., Tech. Rep. Nat. Mar. Fish. Serv., Circ., 429: 57 pp.
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey: 620 pp.