

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin — Boletín

Vol. VIII, No. 7

**AN INCREMENT TECHNIQUE FOR ESTIMATING GROWTH
PARAMETERS OF TROPICAL TUNAS, AS APPLIED TO
YELLOWFIN TUNA (*THUNNUS ALBACARES*)**

**UNA TECNICA INCREMENTAL PARA ESTIMAR LOS
PARAMETROS DEL CRECIMIENTO DE LOS ATUNES
TROPICALES, APLICADA AL ATUN ALETA AMARILLA
(*THUNNUS ALBACARES*)**

by — por
ENRIQUE L. DIAZ

La Jolla, California
1963

CONTENTS — INDICE

ENGLISH VERSION — VERSION EN INGLES

	Page
INTRODUCTION.....	383
ACKNOWLEDGEMENTS.....	384
SOURCE OF DATA.....	384
METHODS OF ANALYSIS.....	385
Grouping of data and computing modal lengths.....	385
Gear selectivity.....	385
Tracing modal groups.....	386
The increment technique.....	387
RESULTS AND DISCUSSION.....	388
Estimated growth parameters.....	388
Northern areas.....	388
Entire Eastern Tropical Pacific.....	389
SUMMARY AND CONCLUSIONS.....	390

FIGURES—FIGURAS.....	391

TABLES—TABLAS.....	401

SPANISH VERSION — VERSION EN ESPAÑOL

	Página
INTRODUCCION.....	406
AGRADECIMIENTOS.....	407
ORIGEN DE LOS DATOS.....	407
METODOS DE ANALISIS.....	408
Agrupamiento de los datos y cómputo de las longitudes modales.....	408
Selectividad de los métodos de pesca.....	408
Delineación de grupos modales.....	409
La técnica incremental.....	411
RESULTADOS Y DISCUSION.....	412
Estimación de los parámetros del crecimiento.....	412
Areas del norte.....	412
Pacífico Oriental Tropical.....	413
RESUMEN Y CONCLUSIONES.....	414

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA.....	415

**AN INCREMENT TECHNIQUE FOR ESTIMATING GROWTH
PARAMETERS OF TROPICAL TUNAS, AS APPLIED TO
YELLOWFIN TUNA (*THUNNUS ALBACARES*)**

by
Enrique L. Díaz

INTRODUCTION

The Inter-American Tropical Tuna Commission has been established to collect and interpret information to facilitate the maintenance of the populations of yellowfin (*Thunnus albacares*) and skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*), and other kinds of fishes taken by tuna fishing vessels, at levels of abundance which will permit maximum sustainable harvests. To attain these goals, knowledge of vital parameters of the tunas, including rate of growth, is necessary.

The rate of growth of tropical tunas has been studied by various investigators using diverse methods. Hayashi (1957) examined methods to determine the age of tunas by interpreting growth patterns on the bony or hard parts, but the results proved unreliable. Moore (1951), Hennemuth (1961), and Davidoff (1963) studied the age and growth of yellowfin tuna by the analysis of size frequency distributions. Schaefer, Chatwin and Broadhead (1961), and Fink (ms.), estimated the rate of growth of yellowfin tuna from tagging data; their estimates gave a somewhat slower rate of growth than that obtained by the study of length-frequency distributions. For the yellowfin tuna, modal groups representing age groups can be identified and followed for relatively long periods of time in length-frequency graphs. This may not be possible, however, for other tropical tunas where the modal groups may not represent identifiable age groups; this appears to be the case for skipjack tuna (Schaefer, 1962). It is necessary, therefore, to devise a method of estimating the growth rates of such species without identifying the year classes.

The technique described in this study, hereafter called the "increment technique", employs the measurement of the change in length per unit of time, with respect to mean body length, without the identification of year classes. This technique is applied here as a method of estimating the growth rate of yellowfin tuna from the entire Eastern Tropical Pacific, and from the Commission's northern statistical areas (Areas 01-04 and 08) as shown in Figure 1. The growth rates of yellowfin tuna from Area 02 (Hennemuth, 1961) and from the northern areas (Davidoff, 1963) have been described by the technique of tracing modal progressions of year

classes, hereafter termed the "year class technique". The growth rate analyses performed by both techniques apply to the segment of the population which is captured by tuna fishing vessels. The results obtained by both methods are compared in this report.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am grateful to the Food and Agriculture Organization of the United Nations which granted me a nominal fellowship during which most of the work for the preparation of this paper was accomplished while on duty with the Inter-American Tropical Tuna Commission. Thanks are also expressed to Mr. Izadore Barrett, Dr. Milner B. Schaefer, Mr. Clifford L. Peterson, Mr. Edwin B. Davidoff, Mr. Bruce M. Chatwin, and to many others of the Tuna Commission staff for advice and assistance. I would like to acknowledge the help of the owners and employees of various canneries in the United States and Latin America in making possible the collection of length-frequency data. Furthermore, I am grateful to the California State Fisheries Laboratory for their courtesy in providing the Tuna Commission with length-frequency data from yellowfin tuna landed at California ports during the period 1951-1954.

SOURCE OF DATA

Length-frequency data have been collected by the California State Fisheries Laboratory from yellowfin tuna landed at California ports during the period 1951-1954, previous to the initiation of our market measurement program. Since 1954, the Tuna Commission has collected length-frequency data from yellowfin tuna landed in San Diego and San Pedro, California, since 1956 from ports in Peru, since 1958 from ports in Ecuador, and since 1959 from Puntarenas, Costa Rica. Methods of collection are described in detail by Hennemuth (1957). Figure 1 shows the Tuna Commission's statistical areas on the basis of which data for the present study are grouped.

The basic data used in the present study are the length-frequency data from yellowfin tuna captured by baitboats during the period 1951-1961, and include the "X" and "Y" modal groups defined by Hennemuth (1961), as well as some size components that could not be identified as either "X" or "Y" groups.

Since comparisons are made in this paper with the work of Hennemuth (1961) and Davidoff (1963), it should be noted that Hennemuth studied modal progressions using only "X" modal groups from baitboat and purse-seine samples for the years 1954 to 1958. Davidoff used the same modal groups, plus similar data for the periods 1951-1954 and 1959-1961.

METHODS OF ANALYSIS

Grouping of data and computing modal lengths

After grouping the individual measurements of yellowfin tuna into 20 mm. class intervals by months, the resulting frequencies in numbers per interval were converted to percentages. The monthly length-frequencies were then smoothed, and modal lengths were computed using Hennemuth's (1961) criteria: "The maxima of the smoothed frequencies were selected to represent the modal lengths of the component size groups subject to the following exclusions: (1) Maxima of less than one per cent frequency were not considered significant and were ignored. (2) When two maxima were separated by less than four class intervals they were not considered as defining distinct size groups, and of the two, the one with greater frequency was chosen to represent the modal size of the group . . . (3) The rather large variation expected with only one sample per stratum led to the exclusion of such samples."

Gear selectivity

In the present study, length-frequency data from yellowfin tuna captured by purse-seiners have been excluded to reduce the amount of labor involved in the calculations. This appears justifiable in the light of Hennemuth's (1961, p. 11) observation that "modal lengths and time of occurrence of size groups is similar in the catches of both types of gear [bait-boat and purse-seiner] within Area 02 . . ."; this is apparently also true for all Tuna Commission statistical areas (Davidoff, 1963).

The limit below which the length-age relation of yellowfin tuna taken in commercial catches is not a reliable estimate of growth, because of gear selectivity, was determined by Hennemuth (1961) to be about 700 mm. Preliminary analysis using Hennemuth's 700 mm. lower limit and the increment technique (to be described below) resulted in an obvious underestimation of the growth rates between 700 and 800 mm., showing that the upper limit of selectivity is probably somewhat above 700 mm. This is also apparent in more comprehensive data shown in Figure 10, where the trend of the points seems to flatten out for fish captured from the time of entry into the fishery to about the first six months of the second year of capture, corresponding to modal lengths of 440 to about 800 mm. This is probably due to the presence, below 800 mm., of only those portions of the length-frequency curves which correspond to the larger fish of an age group. If, therefore, the data for fish below 800 mm. were included it would cause an underestimation of the growth rate of the fish below this size.

To examine further the lower size limit which would give reasonable growth rates when used with the increment technique, the following procedure was followed: The mean modal lengths between successive monthly

modes of yellowfin tuna taken by baitboats in the Eastern Tropical Pacific were plotted against the change in length per unit of time (one-month intervals). These mean modal lengths were computed by averaging the modal lengths corresponding to that of a given month and that of the next month. The means for each 100 mm. interval for lengths of 700-1400 mm. were then calculated. As may be seen from Figure 2, the mean for the 700-799 mm. interval did not seem to follow the linear trend of the remaining means, probably indicating that selective fishing was still influencing this size group. To exclude this aberrant group, adoption of a lower limit of 800 mm. seemed prudent, so that was done in this study.

Tracing modal groups

After the modal maxima were determined, they were plotted against the month of capture, and connected through successive months to depict growth of what were presumably the same groups of fish. It should be noted that tracing of modal maxima may present some difficulties because of the subjective interpretations of the investigator, which may lead to differences in the growth rates as determined by different investigators. This is especially true for skipjack tuna, where the maxima may not represent the same size group of fish but, possibly, different groups of fish passing through a given fishing region.

Two basic methods of tracing modal groups are considered in this paper. The first, used by Hennemuth (1961) and Davidoff (1963), requires that modal groups be identified as to year class. Modal series of this type are hereafter referred to as "year class progressions". The second method, the principal one used in this paper, is that of tracing modal groups without reference to year class identity. Modal series followed by the latter method are hereafter called "atelic progressions" (Gr. *a* = not, and *telikos* = age). The atelic progressions were arbitrarily chosen so that (a) the maximum permissible time gap between successive modal maxima would be 3 months, and (b), the maximum permissible change in length would be 200 mm. and the minimum permissible change would be -60 mm. Thus, where there occurred a change outside these limits, the continuity of the progression simply was broken and a new progression initiated at a subsequent point. It is assumed that a series of modes, traced through successive months within a given area, represent growth of the same group of fish regardless of their year class identity.

Tracing modal progressions without reference to age has the advantage of allowing the utilization of those larger size groups in the monthly length-frequency data which must be discarded in the year class technique because their age cannot be accurately determined. Even if the larger size groups *could* be identified as to year class, they occur so sporadically in most fishing areas that they cannot be traced through a sufficient span of time to be of much value using this method, whereas with the atelic

progressions these interrupted series can be utilized as explained above. This latter advantage extends, of course, to broken series of "X" modal groups as well.

For comparative purposes, the increment technique was also used in conjunction with the year class technique, utilizing the same data from which the atelic progressions were derived except that size components which could not be identified as "X" or "Y" groups were eliminated. These modified year class progressions are hereafter called "extended year class progressions". In this modal series, any two modal groups separated by more than an 8-month gap in the data were not used in the analysis.

The increment technique

The two types of progressions (the extended year class and the atelic progressions) used in conjunction with the increment technique are, thus, composed of monthly modal lengths which were selected and connected on the basis of the criteria noted above.

In the year class technique estimates of the growth parameters are derived from the von Bertalanffy equation (Beverton and Holt, 1957),

$$l = L_{\infty} [1 - e^{-K(t - t_0)}]$$

where l = length, L_{∞} = asymptotic length, K = a constant related to growth rate, t = time in months, and t_0 = apparent age at length zero, are obtained by plotting successive lengths of the same year class against time and fitting the equation to the data by suitable statistical techniques. This, however, requires identification of the individual year classes throughout their occurrence in the fishery. It was this technique which Hennemuth (1961) and Davidoff (1963) used to determine the growth rate of yellowfin tuna from Area 02 and from the northern areas, respectively.

If, however, the von Bertalanffy growth equation is differentiated to give

$$\frac{dl}{dt} = K (L_{\infty} - l)$$

in which the rate of growth in length is a linear function of the length, dl/dt can be approximated by $\Delta l/\Delta t$, the *increment* in length with respect to time. The parameters K and L_{∞} may then be determined without a knowledge of the year classes.

Therefore $\Delta l/\Delta t$ and \bar{l} were calculated using data from the extended year class progressions and the atelic progressions for yellowfin tuna from both the northern areas and the entire Eastern Tropical Pacific. These values appear in Tables 1 and 2, and were plotted with $\Delta l/\Delta t$ as the ordinate and \bar{l} as the abscissa. Wald's (1940) technique was used to fit the straight lines since both variables were subject to error; they were com-

puted from the mean values (large dots in Figures 2, 3, and 7) of the change in length per unit of time against average length for each 100 mm. interval. A more recent method (Bartlett, 1949), used for the same purpose as Wald's method, was not employed as it disregards about one third of the data.

L_{∞} and K were thus calculated for each of the two progressions. These values of L_{∞} and K were then substituted in the von Bertalanffy equation (taking $t_0 = 0$, and $t = 0$, when $l = 700$ mm.) and the growth curves drawn.

RESULTS AND DISCUSSION

Estimated growth parameters

Northern areas (Areas 01-04 and 08, see Figure 1)

The regressions for the relationships of the change in length per unit time on mean modal lengths, over the yellowfin size range of 800-1500 mm., were computed for the data given in Tables 1 and 2 for the extended year class and atelic progressions. The equations describing these growth relationships are:

$$\begin{aligned} \text{extended year class progressions, } Y &= 97.7 - 0.059 X \text{ and,} \\ \text{atelic progressions, } Y &= 64.3 - 0.030 X. \end{aligned}$$

To illustrate the relationship, the data for the atelic progressions are plotted in Figure 3, and both regression lines are shown in Figure 4.

The growth parameters, K and L_{∞} , were calculated from the equations given above and are recorded in Table 3. Using these in the von Bertalanffy equation (see page 387), growth curves were drawn as shown in Figure 5. For comparison, there is also shown in this figure the growth curve obtained by Davidoff (1963) who used the year class technique to analyze primary size components ("X" groups) of yellowfin tuna captured by baitboats and purse-seiners in the northern areas during the period 1951-1961.

Examination of Figure 5 shows that the growth curve obtained by the year class technique and those obtained by the increment technique are generally similar, especially for the length range of the majority of tuna taken commercially from the northern areas. Differences, however, are apparent in those portions of the curves representing the older fish, in that lengths derived from the year class technique are less than those obtained from the increment technique. These discrepancies may be due primarily to the reduction, inherent in the increment technique, of the amount of data available for the analysis of growth rates of yellowfin tuna from the northern areas. As will be seen below in the analysis for the entire Eastern Tropical Pacific, the use of a greater amount of data re-

sulted in much less divergent curves. Of secondary importance, and stemming from the reduced amount of data, is the fact that the criteria established for the atelic progressions selects against extreme growth increments, which tends to cause some underestimation of the rate of growth as compared to the year class technique, but not necessarily to the true growth rate. Also, and of unknown significance, as a thorough analysis has not yet been carried out, only baitboat data were analyzed in using the increment technique, whereas both baitboat and purse-seine data were used for the year class technique.

In spite of these differences, the good fit of the growth curve obtained by applying the increment technique to atelic progressions may be seen from Figure 6, where this curve is superimposed upon the plots of modal lengths and month of catch obtained by the year class technique.

Entire Eastern Tropical Pacific (Areas 01-14, see Figure 1)

The regressions for the relationships of the change in length per unit time on mean modal lengths, over the yellowfin size range of 800-1500 mm., were computed for the data given in Tables 1 and 2 for the extended year class and atelic progressions. The equations describing these growth relationships are:

$$\begin{aligned} \text{extended year class progressions, } Y &= 90.3 - 0.054 X \text{ and,} \\ \text{atelic progressions, } Y &= 73.7 - 0.041 X. \end{aligned}$$

To illustrate the relationship, the data for the atelic progressions are plotted as shown in Figure 7, and both regression lines are shown in Figure 8.

The growth parameters, K and L_{∞} , were calculated from the equations given above and are recorded in Table 3. Using these in the von Bertalanffy equation (see page 387), growth curves were drawn as shown in Figure 9. Also shown in this figure is the growth curve obtained by Davidoff (1963) using the year class technique to analyze primary size components ("X" groups) of yellowfin tuna captured by baitboats and purse-seiners in the northern areas during the period 1951-1961; no growth curves for the entire Eastern Tropical Pacific are available for comparison.

In Figure 9 the curves resulting from the application of the increment technique to both types of progressions are very similar. The similarity of these growth curves to that obtained by the standard year class technique for the northern areas suggests that the increment technique is valid.

The good fit of the growth curve obtained when the increment technique was applied to the atelic progressions may be seen from Figure 10, where this curve is superimposed on the plots of modal lengths and month of catch obtained by the year class technique.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

Growth rates of yellowfin tuna have been determined in previous studies by identifying year classes and following their modal progressions throughout their occurrence in the fishery. This technique may not be readily applied to other tropical tunas (e.g., skipjack) because, although modal lengths can be followed for a period of time, these may not represent identifiable year classes. To avoid the problem of identifying year classes and yet obtain estimates of the rate of growth, a method was devised, an increment technique, which measures the change in length per unit of time against mean body length.

Length-frequency data for the years 1951-1961 have been studied to determine the rate of growth of yellowfin tuna for the Eastern Tropical Pacific by means of the increment technique. To test the validity of this technique, results are compared with estimates of growth parameters for the same areas reported by Hennemuth (1961) and Davidoff (1963) whose studies were based on a knowledge of year classes.

The results of these analyses show that the use of the increment technique in the study of modal progressions of yellowfin tuna, without a knowledge of their age, gives a growth curve which is not very different from that derived when the year class composition is known. Some caution, however, must be exercised in the use of the technique when only a limited amount of data is available. It is likely, therefore, that this technique will prove of value in the study of the growth rate of the skipjack tuna where it has not yet been possible to assign ages, but where short-term series of modal progressions in the length-frequency data are apparent.

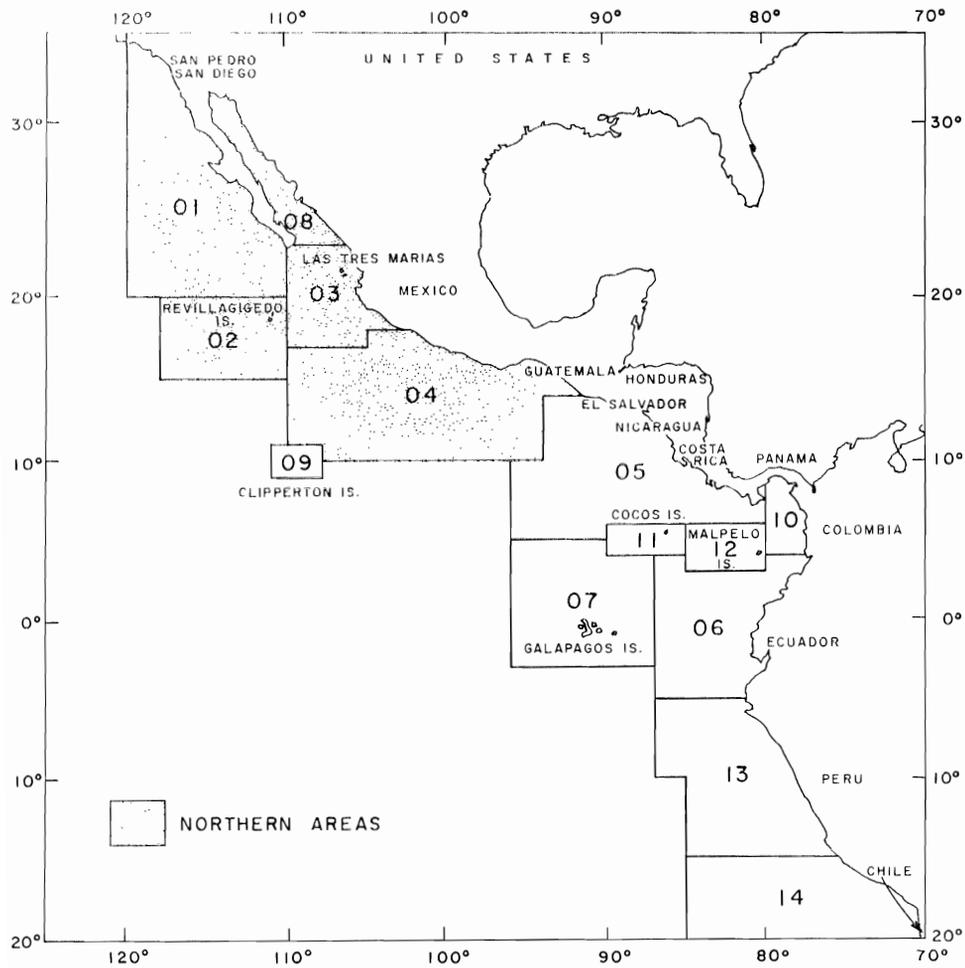


FIGURE 1. Geographical stratification of the Eastern Tropical Pacific fishing grounds, and the IATTC market measurement areas from which data for this study were derived.

FIGURA 1. Estratificación geográfica de las localidades de pesca del Pacífico Oriental Tropical, y las áreas de medición del mercado de la CIAT, de las cuales se derivan los datos usados en el presente estudio.

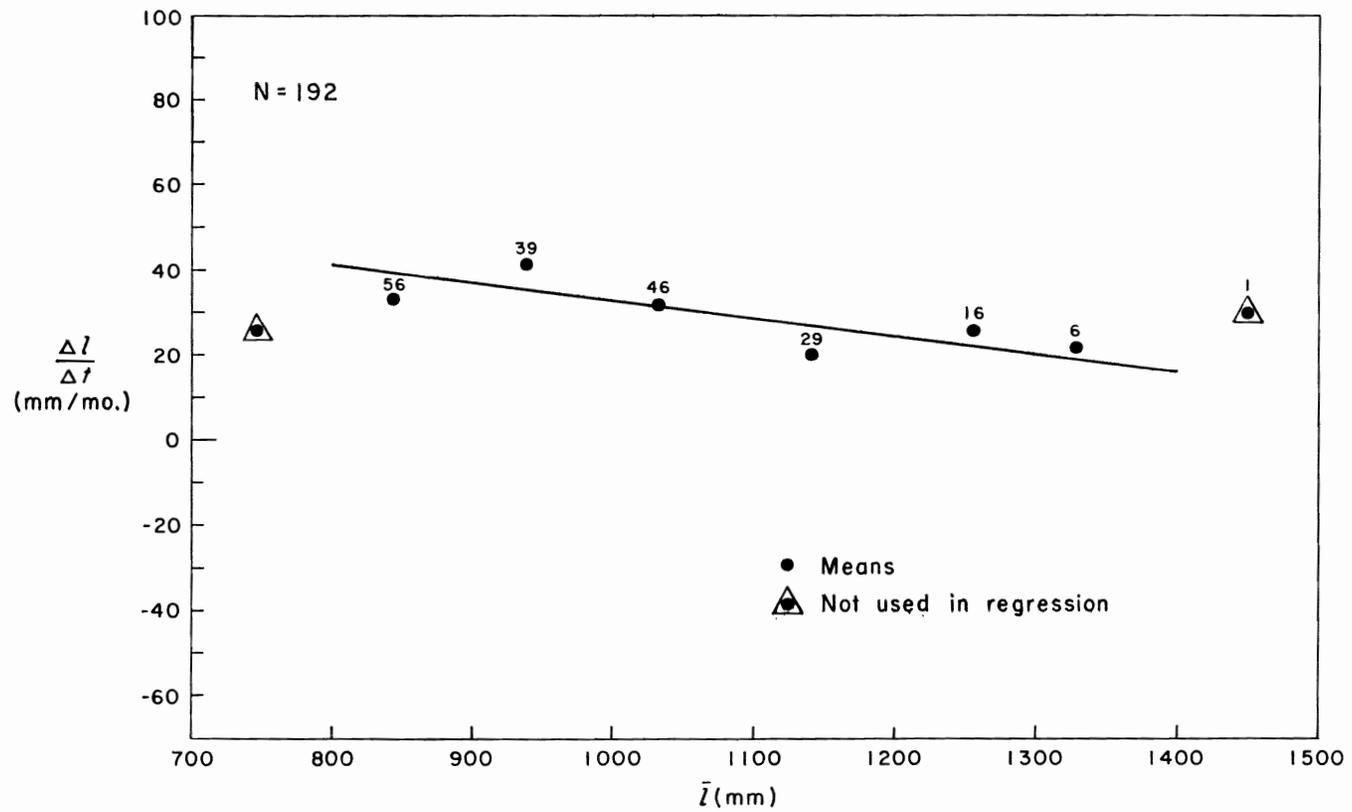


FIGURE 2. The mean change in length per unit time plotted at the mean length, grouped by 100 mm. intervals, of yellowfin tuna from the entire Eastern Tropical Pacific, resulting when the increment technique is applied to atelic progressions.

FIGURA 2. El cambio promedio en la longitud por unidad de tiempo graficado a la longitud promedio, agrupados en intervalos de a 100 mm., para el atún aleta amarilla de todo el Pacífico Oriental Tropical, obtenidos cuando la técnica incremental se aplicó a las progresiones atélicas.

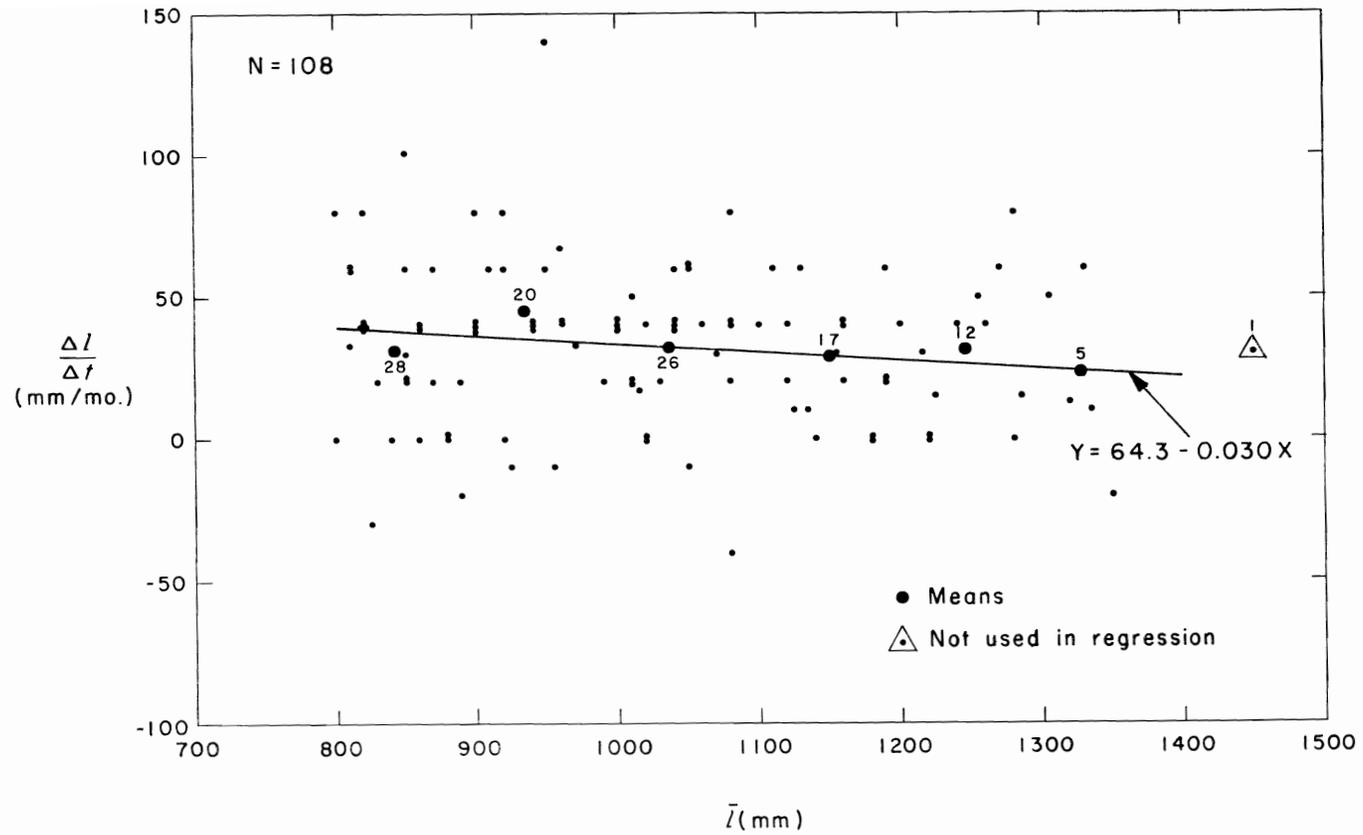


FIGURE 3. Relationship between the change in length per unit of time and the mean length, obtained by applying the increment technique to atelic progressions for yellowfin tuna from the northern areas only.

FIGURA 3. Relación entre el cambio en la longitud por unidad de tiempo y la longitud promedio, obtenida al aplicar la técnica incremental a las progresiones atélicas para el atún aleta amarilla de las áreas del norte solamente.

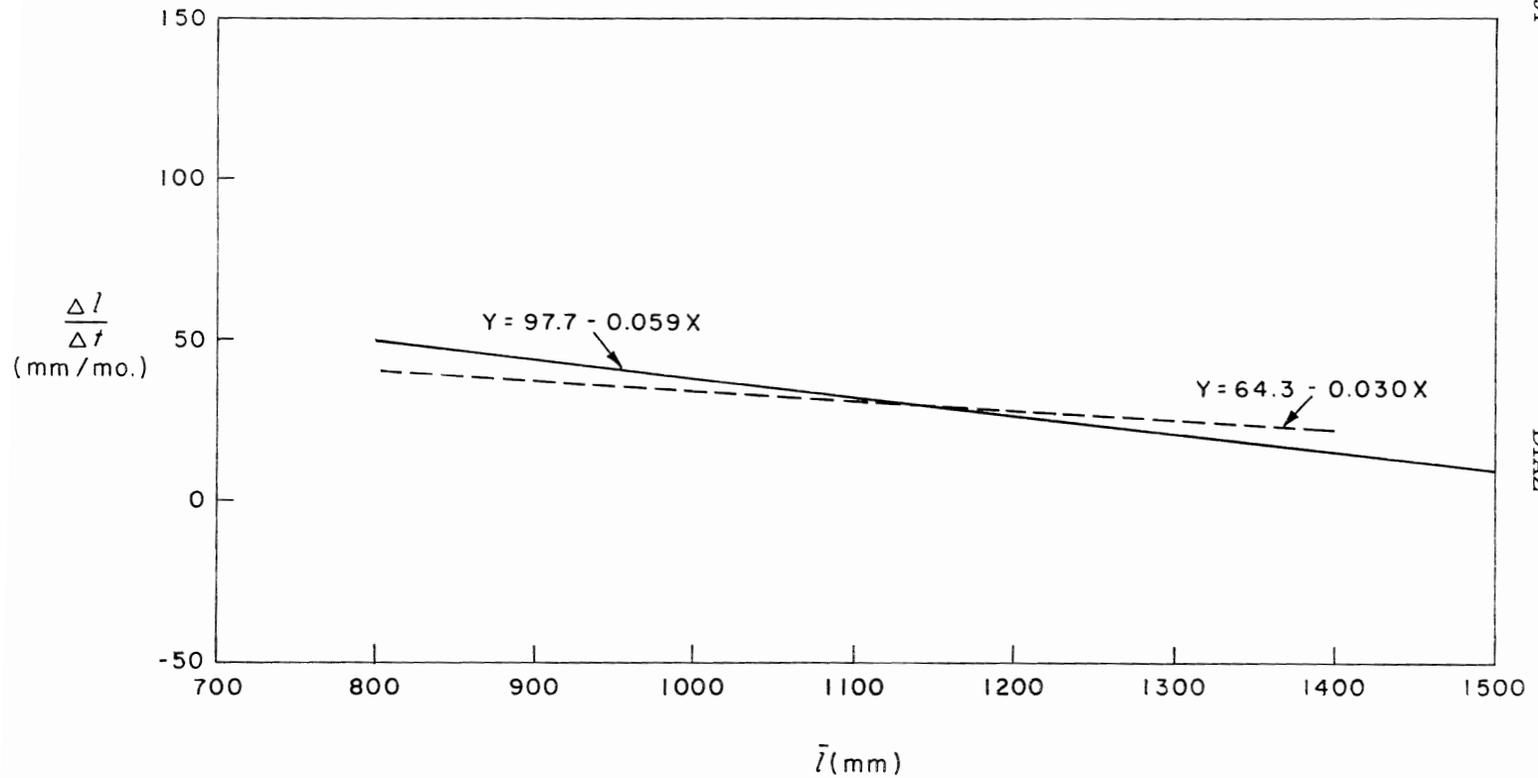


FIGURE 4. Comparison of relationships between the change in length per unit of time and the mean length, obtained by applying the increment technique to extended year class progressions (solid line) and atelic progressions (broken line), for yellowfin tuna caught by baitboats from the northern areas.

FIGURA 4. Comparación de relaciones entre el cambio en la longitud por unidad de tiempo y la longitud promedio, obtenidas al aplicar la técnica incremental a las progresiones extendidas de la clase anual (línea sólida) y a las progresiones atéticas (línea a guiones), para el atún aleta amarilla capturado por barcos de carnada en las áreas del norte.

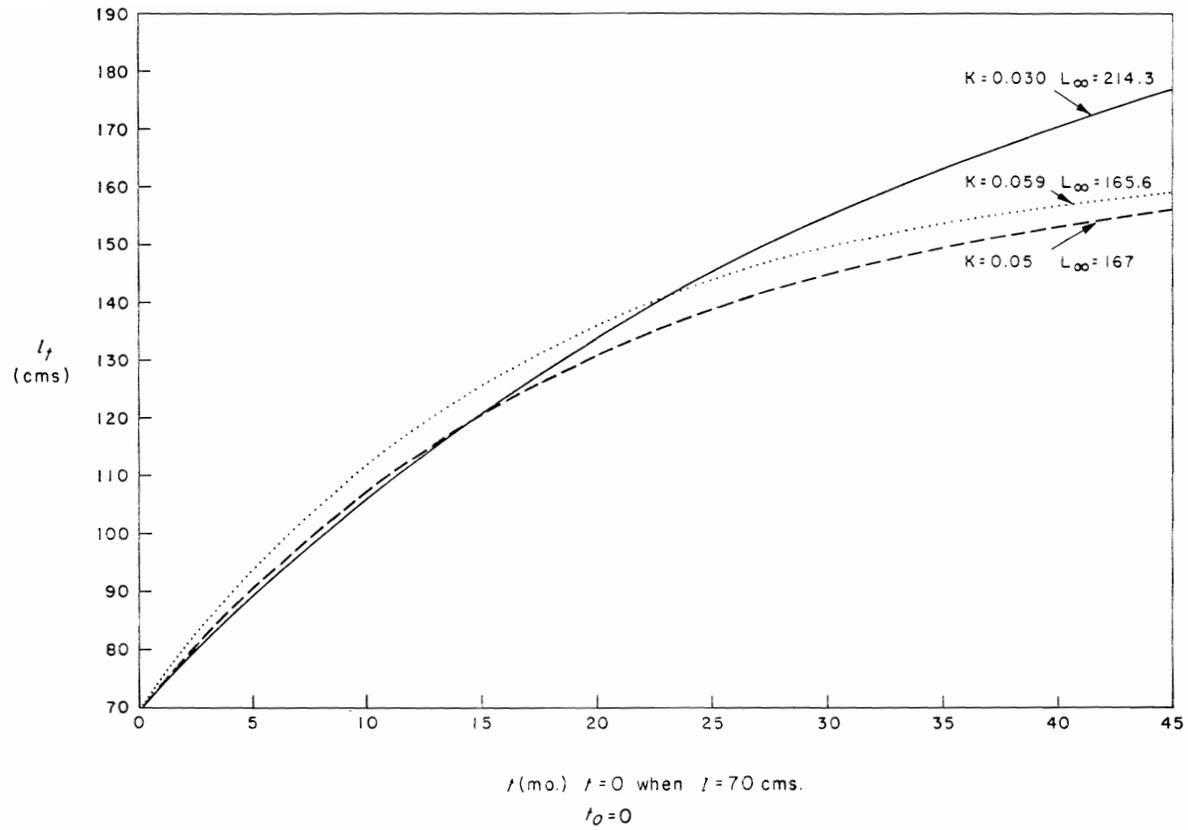


FIGURE 5. Growth curves for yellowfin tuna from the northern areas, derived from atelic progressions (solid curve), extended year class progressions (dotted curve), and year class progressions* (dashed curve).
 * from Davidoff (1963).

FIGURA 5. Curvas del crecimiento del atún aleta amarilla de las áreas del norte, derivadas de las progresiones atélicas (curva sólida), de las progresiones extendidas de la clase anual (curva a puntos), y de las progresiones de la clase anual* (curva a guiones).
 * de Davidoff (1963).

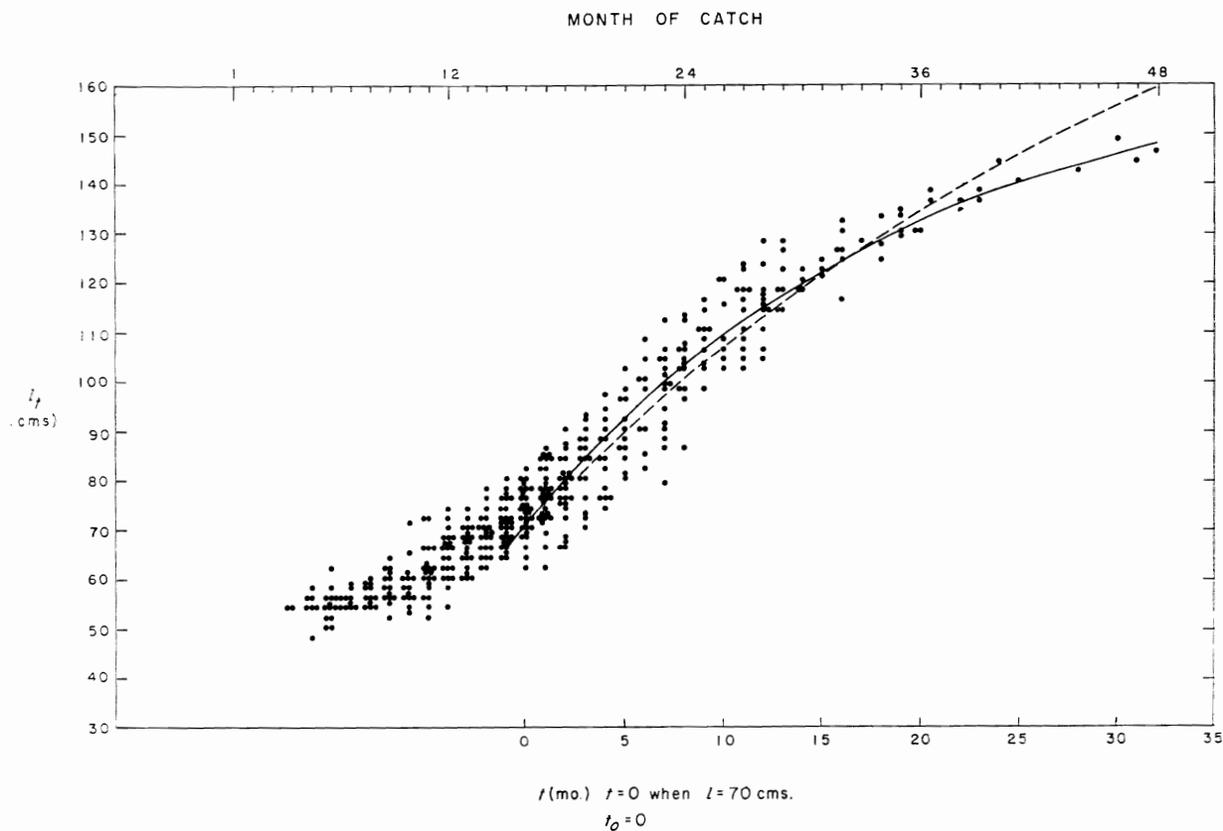


FIGURE 6. Modal lengths and month of capture of yellowfin tuna from the northern areas using Hennemuth's (1961) "X" groups for length-frequency data through the first half of 1962, and the growth curve obtained by the increment technique with data from atelic progressions (dashed curve), and from year class progressions* (solid curve).
* from Davidoff (1963).

FIGURA 6. Longitudes modales y el mes de captura del atún aleta amarilla de las áreas del norte al usar los grupos "X" de Hennemuth (1961) para datos de la frecuencia de longitudes hasta el primer semestre de 1962, y las curvas del crecimiento obtenidas por medio de la técnica incremental con datos de las progresiones atélicas (curva a guiones), y de las progresiones de la clase anual* (curva sólida).
* de Davidoff (1963).

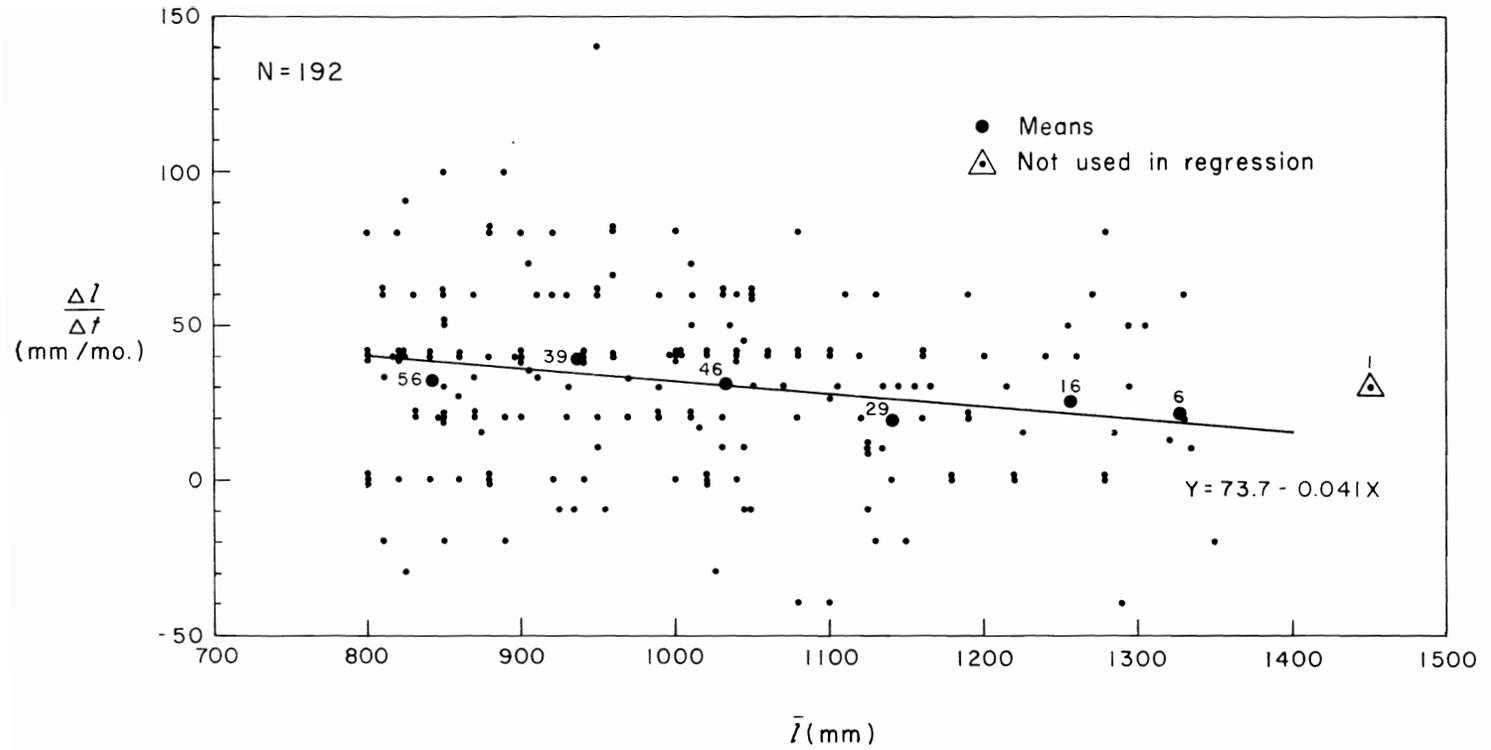


FIGURE 7. Relationship between the change in length per unit of time and the mean length, obtained by applying the increment technique to atelic progressions for yellowfin tuna from the entire Eastern Tropical Pacific.

FIGURA 7. Relación entre el cambio en la longitud por unidad de tiempo y la longitud promedio, obtenida al aplicar la técnica incremental a las progresiones atélicas para el atún aleta amarilla de todo el Pacífico Oriental Tropical.

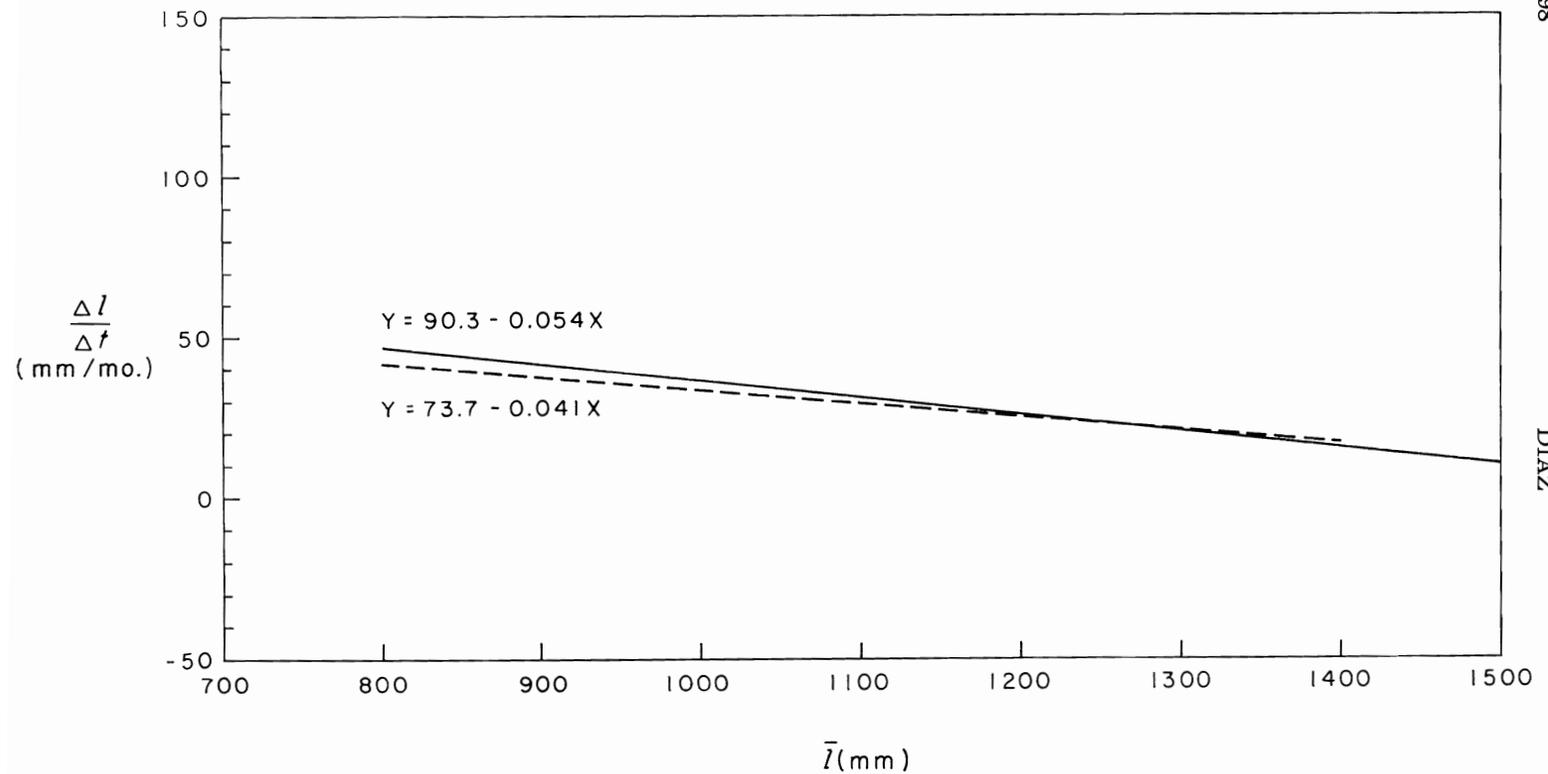


FIGURE 8. Comparison of relationships between the change in length per unit of time and the mean length, obtained by applying the increment technique to extended year class progressions (solid line) and atelic progressions (broken line), for yellowfin tuna caught by baitboats from the entire Eastern Tropical Pacific.

FIGURA 8. Comparación de relaciones entre el cambio en la longitud por unidad de tiempo y la longitud promedio, obtenidas al aplicar la técnica incremental a las progresiones extendidas de la clase anual (línea sólida) y a las progresiones atélicas (línea a guiones), para el atún aleta amarilla capturado por barcos de carnada en todo el Pacífico Oriental Tropical.

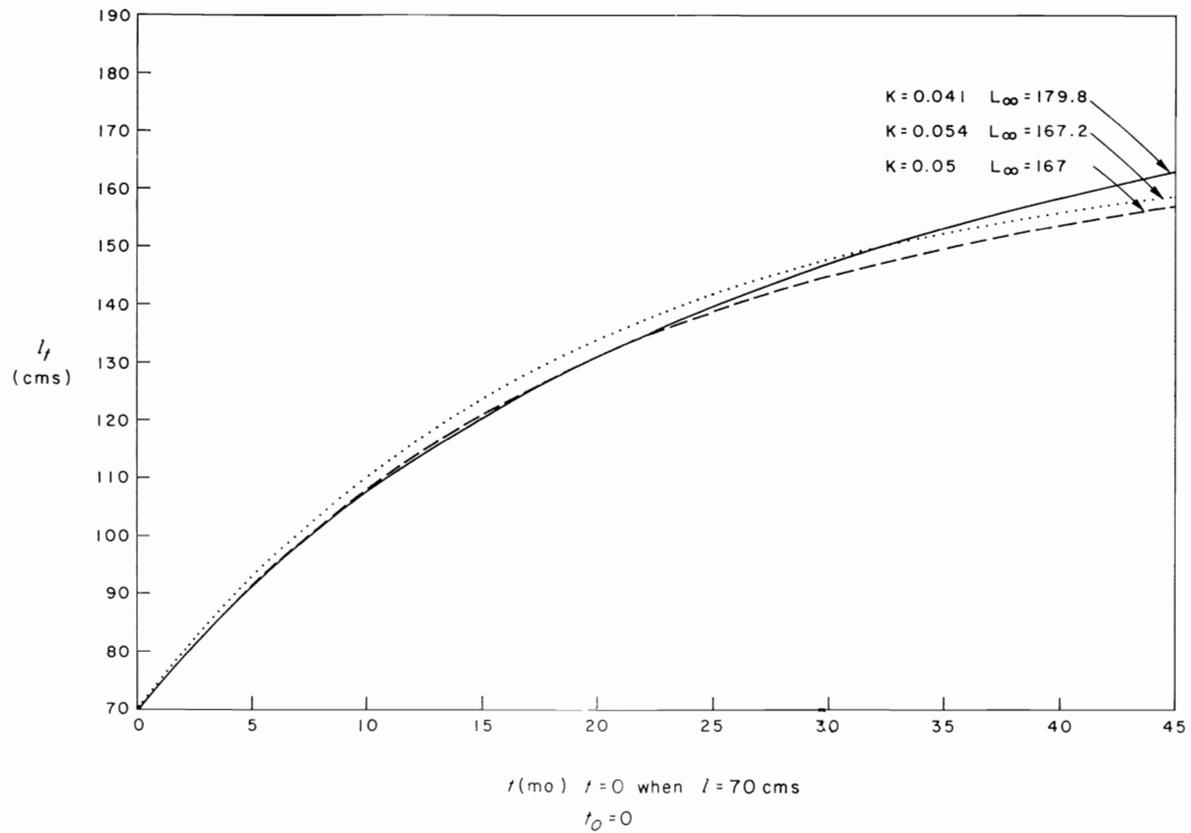


FIGURE 9. Growth curves for yellowfin tuna from the entire Eastern Tropical Pacific derived from extended year class progressions (dotted curve), and atelic progressions (solid curve), and from the northern areas derived from year class progressions* (dashed curve).
 * from Davidoff (1963).

FIGURA 9. Curvas del crecimiento del atún aleta amarilla de todo el Pacífico Oriental Tropical, derivadas de las progresiones extendidas de la clase anual (curva a puntos), y de las progresiones atelicas (curva sólida), y la de las áreas del norte derivada de las progresiones de la clase anual* (curva a guiones).
 * de Davidoff (1963).

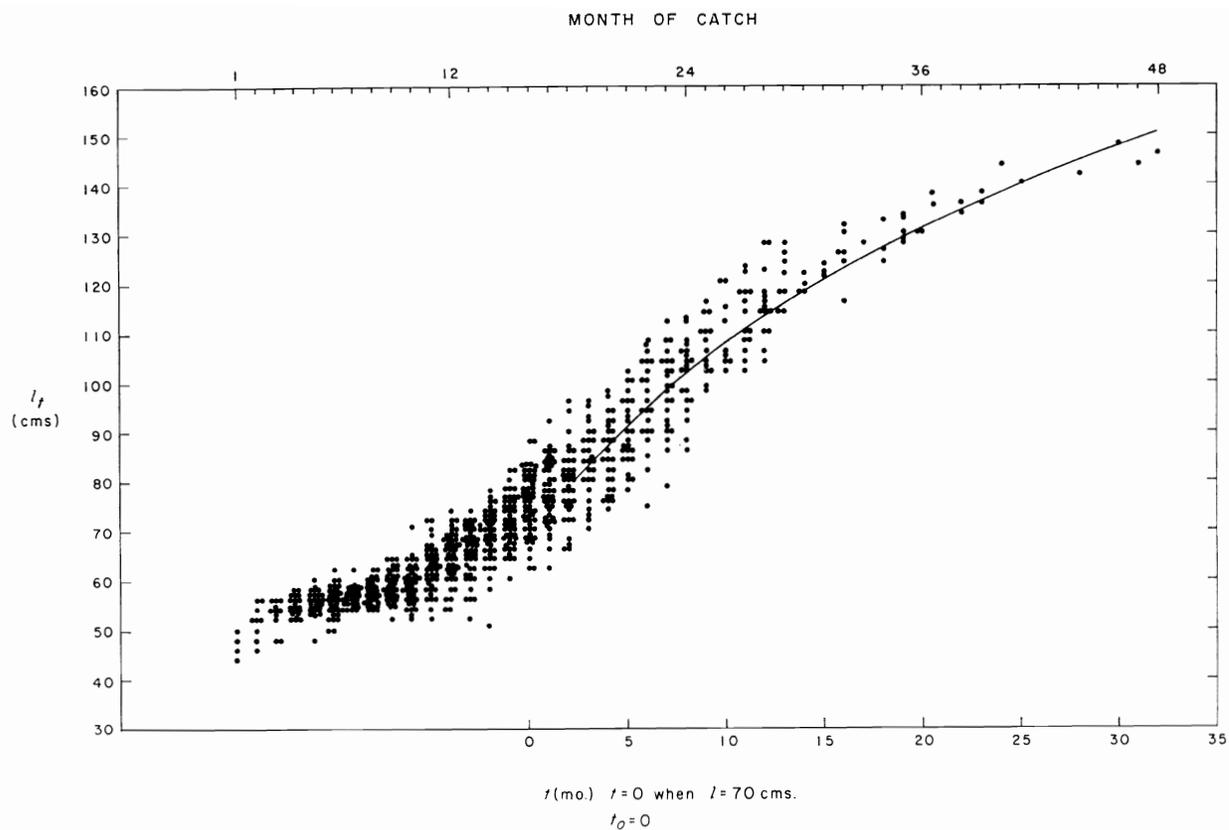


FIGURE 10. Modal lengths and month of capture of yellowfin tuna from the entire Eastern Tropical Pacific using Hennemuth's (1961) "X" groups for the length-frequency data through the first half of 1962, and the growth curve obtained when the increment technique was applied to atelic progressions.

FIGURA 10. Longitudes modales y el mes de captura del atún aleta amarilla de todo el Pacífico Oriental Tropical al usar los grupos "X" de Hennemuth (1961) para datos de la frecuencia de longitudes hasta el primer semestre de 1962, y la curva del crecimiento obtenida cuando la técnica incremental se aplicó a las progresiones atéticas.

TABLE 3. Estimated growth parameters of yellowfin tuna as obtained from different techniques and progressions.**TABLA 3.** Estimativos de los parámetros del crecimiento del atún aleta amarilla obtenidos por medio de las diferentes técnicas y progresiones.

Area or region Area o región	Technique Técnica	Progressions Progresiones	<i>K</i>	<i>L</i> _∞ (cm.)
Area 02*	Year class	Year class	0.05	169
Area 02*	Clase anual	Clase anual		
Northern areas**	Year class	Year class	0.05	167
Areas del norte**	Clase anual	Clase anual		
Northern areas	Increment	Extended year class	0.059	165.6
Areas del norte	Incremental	Extendidas de la clase anual		
Northern areas	Increment	Atelic	0.030	214.3
Areas del norte	Incremental	Atélicas		
Eastern Tropical Pacific	Increment	Extended year class	0.054	167.2
Pacífico Oriental Tropical	Incremental	Extendidas de la clase anual		
Eastern Tropical Pacific	Increment	Atelic	0.041	179.8
Pacífico Oriental Tropical	Incremental	Atélicas		

* from Hennemuth (1961) — de Hennemuth (1961)

** from Davidoff (1963) — de Davidoff (1963)

**UNA TECNICA INCREMENTAL PARA ESTIMAR LOS PARAMETROS
DEL CRECIMIENTO DE LOS ATUNES TROPICALES, APLICADA
AL ATUN ALETA AMARILLA (*THUNNUS ALBACARES*)**

por

Enrique L. Díaz

INTRODUCCION

La Comisión Interamericana del Atún Tropical ha sido establecida para recolectar e interpretar informaciones, con el fin de facilitar la manutención de las poblaciones de atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), barrilete (*Katsuwonus pelamis*), y otras clases de peces capturados por los barcos atuneros, en niveles de abundancia que permitirán capturas máximas sostenidas. Para arribar a esta meta, es necesario el conocimiento de los parámetros vitales de los atunes, entre los cuales se incluye la tasa del crecimiento.

La tasa del crecimiento de los atunes tropicales ha sido estudiada por varios investigadores quienes usaron diversos métodos. Hayashi (1957) examinó los métodos para determinar la edad de los atunes interpretando las marcas del crecimiento de las partes óseas o duras, pero los resultados no han demostrado eficacia. Moore (1951), Hennemuth (1961) y Davidoff (1963) estudiaron la edad y el crecimiento del atún aleta amarilla por medio del análisis de las distribuciones de la frecuencia de tamaños. Schaefer, Chatwin y Broadhead (1961) y Fink (Ms.), estimaron la tasa del crecimiento del atún aleta amarilla valiéndose de los datos de la marcación de los peces; ambos estimaron una tasa del crecimiento algo más lenta que la que se obtiene mediante el estudio de las distribuciones de la frecuencia de longitudes. Para el atún aleta amarilla, los grupos modales que representan grupos de edad pueden ser identificados y seguidos durante períodos de tiempo relativamente largos en los gráficos de la frecuencia de longitudes. Sin embargo, esto puede no ser posible para otros atunes tropicales para los cuales los grupos modales posiblemente no representan grupos de edad identificables; este parece ser el caso para el barrilete (Schaefer, 1962). Consecuentemente, es necesario idear un método para estimar las tasas del crecimiento de las mencionadas especies sin necesidad de identificar las clases anuales.

La técnica descrita en este estudio, en adelante llamada la "técnica incremental", emplea la medida del cambio en la longitud por unidad de tiempo, con respecto al promedio de la longitud corporal, sin tener que identificar las clases anuales. Esta técnica se aplica aquí como un método

para estimar la tasa del crecimiento del atún aleta amarilla de todo el Pacífico Oriental Tropical, y de las áreas estadísticas norteñas de la Comisión (Áreas 01-04 y 08), como se muestra en la Figura 1. Las tasas del crecimiento del atún aleta amarilla del Área 02 (Hennemuth, 1961) y de las áreas del norte (Davidoff, 1963), han sido descritas por medio de una técnica que consiste en delinear las progresiones modales de las clases anuales, en adelante llamada la "técnica de la clase anual". Los análisis de la tasa del crecimiento llevados a cabo por ambas técnicas se refieren al segmento de la población capturada por embarcaciones pesqueras de atún. Los resultados obtenidos por ambos métodos se comparan en este informe.

AGRADECIMIENTOS

Estoy agradecido con la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación por haberme concedido una beca nominal, durante la cual se llevó a cabo la mayor parte de la labor en la preparación de este escrito mientras prestaba mis servicios en la Comisión Interamericana del Atún Tropical. Expreso también las gracias al Sr. Izadore Barrett, al Dr. Milner B. Schaefer, a los señores Clifford L. Peterson, Edwin B. Davidoff, Bruce M. Chatwin, y a muchos otros miembros del personal de la Comisión del Atún, por sus valiosas sugerencias y ayuda prestadas. Deseo reconocer los servicios de los propietarios y empleados de varias enlatadoras en los Estados Unidos y la América Latina quienes hicieron posible la recolección de datos de la frecuencia de longitudes. Además estoy agradecido con el Laboratorio de Pesquerías del Estado de California, por su cortesía al suministrar los datos de la frecuencia de longitudes del atún aleta amarilla desembarcado en puertos de California durante el período 1951-1954.

ORIGEN DE LOS DATOS

El Laboratorio de Pesquerías del Estado de California, ha recolectado los datos de la frecuencia de longitudes del atún aleta amarilla desembarcado en puertos de California durante el período 1951-1954, previo a la iniciación de nuestro programa de medición del mercado. Desde 1954, la Comisión del Atún ha recolectado datos de la frecuencia de longitudes del atún aleta amarilla desembarcado en San Diego y San Pedro, California; en 1956 de puertos del Perú; en 1958 de puertos del Ecuador; y desde 1959 de Puntarenas, Costa Rica. Los métodos de recolección han sido descritos detalladamente por Hennemuth (1957). En la Figura 1 aparecen las áreas estadísticas de la Comisión del Atún que sirvieron de base para el agrupamiento de los datos contenidos en el presente informe.

Los datos básicos usados en el presente estudio son los datos de la frecuencia de longitudes del atún aleta amarilla capturado por barcos de

carnada durante el período comprendido entre 1951 y 1961, e incluyen los grupos modales "X" y "Y" definidos por Hennemuth (1961), como también algunos componentes de tamaños que no pudieron ser identificados como pertenecientes a los grupos "X" o "Y".

Ya que en este escrito se hacen comparaciones con las investigaciones realizadas por Hennemuth (1961) y Davidoff (1963), debe notarse que Hennemuth estudió las progresiones modales empleando solamente grupos modales "X" procedentes de muestras obtenidas de barcos de carnada y de barcos rederos durante los años de 1954 a 1958. Davidoff usó los mismos grupos modales, además de datos similares para los períodos de 1951 a 1954 y 1959 a 1961.

METODOS DE ANALISIS

Agrupamiento de los datos y cómputo de las longitudes modales

Después de agrupar las medidas individuales del atún aleta amarilla en intervalos de clase de 20 mm. por meses, las frecuencias resultantes en números por intervalo fueron convertidas a porcentajes. Las frecuencias de las longitudes correspondientes a cada mes fueron suavizadas, y las longitudes modales fueron computadas utilizando el criterio de Hennemuth (1961): "Los máximos de las frecuencias suavizadas fueron seleccionados para representar las longitudes modales de los componentes de los grupos de tamaños sujetos a las siguientes exclusiones: (1) Los máximos de una frecuencia de menos de uno por ciento no fueron considerados significantes y por lo tanto se ignoraron; (2) Cuando dos máximos estaban separados por menos de cuatro intervalos de clase no se consideraron como determinantes de distintos grupos de tamaños y, de los dos, el de frecuencia mayor fue escogido para representar el tamaño modal del grupo . . .(3) La más bien enorme variación que se esperaba con solamente una muestra por estrato condujo a la exclusión de tales muestras."

Selectividad de los métodos de pesca

En el presente estudio se han excluido los datos de la frecuencia de longitudes del atún aleta amarilla capturado por los barcos rederos para reducir la labor en los cálculos. Esto parece justificable en vista de la observación de Hennemuth (1961, p. 90) de que "las longitudes modales y el tiempo de la aparición de los grupos de tamaños es similar en las capturas de ambos tipos de artes de pesca [la de los barcos de carnada y la de los barcos rederos] dentro del Area 02 . . ."; aparentemente esta aseveración también es valedera para todas las áreas estadísticas de la Comisión del Atún (Davidoff, 1963).

El límite, debajo del cual la relación que existe entre la longitud y la edad del atún aleta amarilla capturado comercialmente, no da una esti-

mación fidedigna del crecimiento, por la influencia de la selectividad de los métodos de pesca, fue determinado por Hennemuth (1961), quien dice que es de cerca de 700 mm. Un análisis preliminar utilizando el límite inferior de 700 mm., y la técnica incremental (que se describe más adelante), resultó en una subestimación obvia de las tasas del crecimiento entre 700 y 800 mm., lo que indica que el límite superior de selectividad probablemente es mayor de 700 mm. Esto se puede apreciar y es aparente en los datos más comprensibles que aparecen en la Figura 10, en donde los puntos correspondientes a peces capturados desde el tiempo en que por primera vez entran en la pesca hasta alrededor de los primeros seis meses del segundo año de captura, que corresponde a longitudes modales de 440 a aproximadamente 800 mm., aparentemente tienden a aplanarse. Esto se debe probablemente a la presencia de solo aquellas porciones de las curvas de la frecuencia de tamaños, correspondientes a los peces más grandes de un grupo de edad, que aparecen antes de los 800 mm. Por lo tanto si los datos para peces menores de 800 mm. fueran incluidos, resultaría en una subestimación de la tasa del crecimiento de los peces inferiores a este tamaño.

Para examinar aún más el límite inferior del tamaño que daría tasas del crecimiento racionales al ser usado con la técnica incremental, se siguió el siguiente procedimiento: el promedio de las longitudes modales entre modos mensuales sucesivos del atún aleta amarilla capturados por barcos de carnada en el Pacífico Oriental Tropical, se graficó contra el cambio en la longitud por unidad de tiempo (intervalos de un mes). Estas longitudes modales promedios se computaron al promediar la longitud modal correspondiente a un mes dado, y aquella perteneciente al siguiente mes. Luego se calcularon los promedios para cada intervalo de a 100 mm. para longitudes de 700 a 1400 mm. Como puede apreciarse en la Figura 2, el promedio para el intervalo correspondiente a 700-799 mm. parece no seguir la tendencia lineal del resto de los promedios, indicando que probablemente la selectividad de pesca aún está ejerciendo influencia sobre este grupo de edad. La adopción del límite inferior de 800 mm. es aparentemente prudencial para excluir este grupo aberrante, de manera que éste se llevó a cabo en el presente estudio.

Delineación de los grupos modales

Después de determinar los máximos modales, éstos fueron graficados contra el mes de captura y conectados a través de los meses sucesivos para describir el crecimiento de lo que se presume son los mismos grupos de peces. Debe notarse que la delineación de máximos modales puede presentar dificultades por las interpretaciones subjetivas del investigador, lo cual puede conducir a diferencias en las tasas del crecimiento de acuerdo con los resultados de los diferentes investigadores. Esta aseveración es

especialmente valedera en el caso del barrilete, en donde los máximos pueden no representar el mismo grupo de tamaño de peces sino, posiblemente, diferentes grupos de peces que pasan por una región pesquera determinada.

Dos métodos básicos para delinear los grupos modales se consideran en este estudio. El primero, utilizado por Hennemuth (1961) y Davidoff (1963), requiere que los grupos modales sean identificados como pertenecientes a una clase anual. Las series modales de este tipo se denominan en adelante "progresiones de la clase anual". El segundo método, principalmente usado en este escrito, consiste en delinear los grupos modales sin tener en cuenta la identidad de las clases anuales. Las series modales seguidas por el último de los métodos son llamadas en adelante "progresiones atéticas" (Gr. *a* = sin, y *telikos* = edad). Las progresiones atéticas fueron escogidas arbitrariamente de manera que (a) el máximo intervalo de tiempo permitido entre máximos modales sucesivos fue de 3 meses, y (b), el máximo cambio permitido en la longitud fue de 200 mm. y el mínimo de -60 mm. Por lo tanto donde ocurriera un cambio fuera de estos límites, la continuidad de la progresión simplemente fue cortada e iniciada una nueva progresión en un punto subsiguiente. Se asume que una serie de modos, delineada a través de meses sucesivos en un área determinada, representa el crecimiento del mismo grupo de peces sin considerar su identidad como perteneciente a una clase anual.

El delinear las progresiones modales sin tener en cuenta la edad es ventajoso ya que permite la utilización de aquellos grupos de tamaño más grandes que aunque aparecen en los datos mensuales de la frecuencia de longitudes, se descartarían en la técnica de la clase anual porque su edad no puede ser determinada con precisión. Aun cuando los grupos de tamaño más grandes *podieran* ser identificados como pertenecientes a una clase anual dada, su incidencia es tan esporádica en la mayor parte de las áreas de pesca que no pueden ser delineados durante un lapso de tiempo suficiente para ser de algún valor cuando se usa este método, mientras que con las progresiones atéticas estas series interrumpidas pueden ser utilizadas como se explicó anteriormente. Esta ventaja es extensiva también, naturalmente, a las series interrumpidas de los grupos modales "X".

Con fines comparativos, la técnica incremental también se utilizó juntamente con la técnica de la clase anual, empleando los mismos datos de los que se obtuvieron las progresiones atéticas con la excepción de que fueron eliminados los componentes de tamaño que no pudieron ser identificados como pertenecientes a los grupos "X" o "Y". Estas progresiones modificadas de la clase anual, en adelante se denominarán "progresiones extendidas de la clase anual". En estas series modales, cualquier par de grupos modales separados por un intervalo de más de 8 meses en los datos, no fueron utilizados en el análisis.

La técnica incremental

Los dos tipos de progresiones (las progresiones extendidas de la clase anual y las progresiones atéticas), usadas conjuntamente con la técnica incremental se componen, por lo tanto, de longitudes modales mensuales que han sido seleccionadas y delineadas en base al criterio expuesto anteriormente.

En la técnica de la clase anual, los estimativos de los parámetros del crecimiento se derivan de la ecuación de von Bertalanffy (Beverton y Holt, 1957),

$$l = L_{\infty} [1 - e^{-K(t - t_0)}]$$

en donde l = longitud, L_{∞} = longitud asintótica, K = una constante relacionada con la tasa del crecimiento, t = tiempo en meses, y t_0 = edad aparente a la longitud cero, se obtienen al graficar longitudes sucesivas de la misma clase anual contra el tiempo y ajustando una ecuación a los datos por medio de técnicas estadísticas apropiadas. Este procedimiento, sin embargo, requiere la identificación de las clases anuales individuales a través de su ocurrencia en la pesquería. Esta fue la técnica usada por Hennemuth (1961) y Davidoff (1963) para determinar la tasa del crecimiento del atún aleta amarilla del Area 02 y de las áreas del norte, respectivamente.

No obstante, si la ecuación del crecimiento de von Bertalanffy se diferencia obteniendo

$$\frac{dl}{dt} = K (L_{\infty} - l)$$

en donde la tasa del crecimiento en longitud es una función lineal de la longitud, dl/dt puede ser aproximada a $\Delta l/\Delta t$, el *incremento* en la longitud con respecto al tiempo. Los parámetros K y L_{∞} pueden entonces determinarse sin el conocimiento de las clases anuales.

Por lo tanto $\Delta l/\Delta t$ y \bar{l} se calcularon utilizando datos de las progresiones extendidas de la clase anual y de las progresiones atéticas para el atún aleta amarilla de ambas, las áreas del norte y de todo el Pacífico Oriental Tropical. Estos valores aparecen en las Tablas 1 y 2, y fueron graficados con $\Delta l/\Delta t$ como ordenada y \bar{l} como abscisa. La técnica de Wald (1940) se empleó para ajustar las líneas rectas ya que ambas variables están sujetas a error; las curvas fueron computadas de los valores promedios (puntos grandes en las Figuras 2, 3 y 7) del cambio en la longitud por unidad de tiempo contra la longitud promedio para cada intervalo de 100 mm. Un método más reciente (Bartlett, 1949), utilizado con el mismo fin que el de Wald, no se empleó ya que omite cerca de la tercera parte de los datos.

Así, L_{∞} y K fueron calculados para cada una de las dos progresiones. Los valores de L_{∞} y K se substituyeron en la ecuación de von Bertalanffy (haciendo que $t_0 = 0$, y $t = 0$, cuando $l = 700$ mm.) y se trazaron las curvas del crecimiento.

RESULTADOS Y DISCUSION

Estimación de los parámetros del crecimiento

Areas del norte (Areas 01-04 y 08, véase la Figura 1)

Las regresiones para las relaciones entre el cambio en la longitud por unidad de tiempo y la longitud modal promedio, correspondiente a tallas de atún aleta amarilla de 800 a 1500 mm., se computaron de acuerdo a los datos que aparecen en las Tablas 1 y 2 para las progresiones extendidas de la clase anual, así como para las progresiones atéticas. Las ecuaciones que describen estas relaciones del crecimiento son:

$$\begin{aligned} \text{progresiones extendidas de la clase anual, } Y &= 97.7 - 0.059 X \text{ y,} \\ \text{progresiones atéticas, } Y &= 64.3 - 0.030 X. \end{aligned}$$

Para ilustrar estas relaciones, los datos para las progresiones atéticas aparecen graficados en la Figura 3, y ambas líneas de regresión se aprecian en la Figura 4.

Los parámetros del crecimiento, K y L_{∞} , fueron calculados de las ecuaciones anteriormente dadas, y aparecen en la Tabla 3. Estos parámetros se emplearon en la ecuación de von Bertalanffy (véase página 411); las curvas del crecimiento se trazaron como se muestra en la Figura 5. Con fines comparativos, también aparece en esta figura la curva del crecimiento obtenida por Davidoff (1963) quien utilizó la técnica de la clase anual analizando los componentes primarios del tamaño (grupos "X") del atún aleta amarilla capturado por barcos de carnada y barcos rederos de las áreas del norte durante el período de 1951 a 1961.

El examen de la Figura 5 demuestra que la curva del crecimiento obtenida por medio de la técnica de la clase anual y aquellas obtenidas mediante la técnica incremental generalmente son similares, especialmente en la amplitud de longitudes de la mayoría de los atunes capturados comercialmente en las áreas del norte. Sin embargo, es aparente la diferencia que existe en las porciones de las curvas que representan los peces de más edad, en que las longitudes derivadas de la técnica de la clase anual son menores que aquellas obtenidas de la técnica incremental. Estas discrepancias pueden deberse principalmente a la reducción, inherente a la técnica incremental, de la cantidad de datos disponibles para el análisis de las tasas del crecimiento del atún aleta amarilla de las áreas del norte. Como podrá verse más adelante en el análisis para todo el Pacífico Oriental

Tropical, el uso de una mayor cantidad de datos resultó en curvas mucho menos divergentes. De importancia secundaria, y derivándose de la cantidad reducida de datos, está el hecho de que el criterio establecido para las progresiones atéticas contraselecciona incrementos de crecimiento extremos, lo cual tiende a causar alguna subestimación de la tasa del crecimiento si se compara con la técnica de la clase anual, pero no necesariamente a la verdadera tasa del crecimiento. Además, y de significancia desconocida, ya que un análisis completo aún no ha sido llevado a cabo, solo los datos de los barcos de carnada fueron analizados para aplicar la técnica incremental, mientras que los datos de los barcos de carnada y de los barcos rederos, se utilizaron para aplicar la técnica de la clase anual.

A pesar de estas diferencias, el buen ajuste de la curva del crecimiento obtenida al aplicar la técnica incremental a las progresiones atéticas puede verse en la Figura 6, donde esta curva se superpone a los puntos de las longitudes modales y mes de captura obtenidos por medio de la técnica de la clase anual.

Pacífico Oriental Tropical (Áreas 01-14, véase Figura 1)

Las regresiones para las relaciones entre el cambio en la longitud por unidad de tiempo y la longitud modal promedio, correspondiente a tallas de atún aleta amarilla de 800 a 1500 mm., se computaron de acuerdo a los datos que aparecen en las Tablas 1 y 2 para las progresiones extendidas de la clase anual, así como para las progresiones atéticas. Las ecuaciones que describen estas relaciones del crecimiento son:

$$\begin{aligned} \text{progresiones extendidas de la clase anual, } Y &= 90.3 - 0.054 X \text{ y,} \\ \text{progresiones atéticas, } Y &= 73.7 - 0.041 X. \end{aligned}$$

Para ilustrar estas relaciones, los datos para las progresiones atéticas aparecen graficados en la Figura 7, y ambas líneas de regresión se aprecian en la Figura 8.

Los parámetros del crecimiento, K y L_{∞} , fueron calculados de las ecuaciones anteriormente dadas y aparecen en la Tabla 3. Estos parámetros se emplearon en la ecuación de von Bertalanffy, (véase página 411); las curvas del crecimiento se trazaron como se muestra en la Figura 9. En esta figura también aparece la curva del crecimiento obtenida por Davidoff (1963) quien empleó la técnica de la clase anual para analizar los componentes primarios del tamaño (grupos "X" del atún aleta amarilla capturado por barcos de carnada y barcos rederos en las áreas del norte durante el período de 1951 a 1961; las curvas del crecimiento para todo el Pacífico Oriental Tropical no fueron asequibles para fines comparativos.

En la Figura 9 las curvas resultantes de aplicar la técnica incremental a ambos tipos de progresiones son muy similares. La similitud de estas

curvas del crecimiento con aquellas obtenidas por la técnica estándar de las clases anuales para las áreas del norte, sugiere que la técnica incremental tiene validez.

El buen ajuste de la curva del crecimiento obtenida cuando la técnica incremental fue aplicada a las progresiones atélicas puede verse en la Figura 10, donde esta curva se superpone a los puntos de las longitudes modales y al mes de captura obtenidos por medio de la técnica de la clase anual.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

Las tasas del crecimiento del atún aleta amarilla han sido determinadas en estudios previos por medio de la identificación de las clases anuales y siguiendo sus progresiones modales por toda su ocurrencia en la pesquería. Esta técnica puede no ser fácilmente aplicada a otros atunes tropicales (*v. gr.*, el barrilete) ya que aunque las longitudes modales puedan ser seguidas durante un período de tiempo, éstas pueden no representar clases anuales identificables. Para evadir el problema de la identificación de las clases anuales, obteniendo, sin embargo, estimativos de la tasa del crecimiento, se ideó un método, una técnica incremental, la cual mide el cambio en la longitud por unidad de tiempo contra el promedio de la longitud corporal.

Los datos de la frecuencia de longitudes para los años de 1951 a 1961 han sido estudiados para determinar la tasa del crecimiento del atún aleta amarilla del Pacífico Oriental Tropical por medio de la técnica incremental. Para comprobar la validez de esta técnica, los resultados se comparan con los estimativos de los parámetros del crecimiento correspondientes a las mismas áreas reportados por Hennemuth (1961) y Davidoff (1963) cuyos estudios se basaron en el conocimiento de las clases anuales.

Los resultados de estos análisis demuestran que el uso de la técnica incremental, al estudiar las progresiones modales del atún aleta amarilla, sin el conocimiento de su edad, dan una curva del crecimiento que no es muy diferente de aquella obtenida cuando la composición de la clase anual es conocida. Sin embargo, debe tenerse cautela al usar la técnica cuando se dispone de solo una cantidad limitada de datos. En consecuencia, es probable que esta técnica sea de valor en el estudio de la tasa del crecimiento del barrilete, en cuyo caso no ha sido aún posible la asignación de edades, pero en donde aparecen series de progresiones modales de corta duración en los datos de la frecuencia de longitudes.

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA

Bartlett, M. S.

- 1949 Fitting a straight line when both variables are subject to error.
Biometrics, Vol. 5, No. 3, pp. 207-212.

Beverton, R. J. H. and S. J. Holt

- 1957 On the dynamics of exploited fish populations.
Min. Agric. Fish. Food, Fish. Invest., London, Ser. 2, Vol. 19,
533 pp.

Davidoff, E. B.

- 1963 Size and year class composition of catch, age and growth of yellowfin tuna in the Eastern Tropical Pacific Ocean, 1951-1961.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 8, No. 4, pp. 199-237
(English), pp. 238-251 (Spanish).

Fink, B. D.

- ms. Tagging and recovery of tropical tunas, 1959-1962.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.

Hayashi, S.

- 1957 A review on age determination of Pacific tunas.
Proc. Indo-Pac. Fish. Coun., Vol. 7, No. 2 and 3, pp. 53-64.

Hennemuth, R. C.

- 1957 An analysis of methods of sampling to determine the size composition of commercial landings of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*).
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 2, No. 5, pp. 171-225
(English), pp. 226-244 (Spanish).
- 1961 Size and year class composition of catch, age and growth of yellowfin tuna in the Eastern Tropical Pacific Ocean for the years 1954-1958.
Ibid., Vol. 5, No. 1, pp. 1-82 (English), pp. 83-112 (Spanish).

Moore, H. L.

- 1951 Estimation of age and growth of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) in Hawaiian waters by size frequencies.
U. S. Fish and Wildlife Serv., Fish. Bull. 65, Vol. 52, pp. 133-149.

Schaefer, M. B.

- 1962 Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1961.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Ann. Rep. for 1961, pp. 44-103
(English), pp. 104-171 (Spanish).

Schaefer, M. B., B. M. Chatwin, and G. C. Broadhead

- 1961 Tagging and recovery of tropical tunas, 1955-1959.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 5, No. 5, pp. 341-416
(English), pp. 417-455 (Spanish).

Wald, A.

- 1940 The fitting of straight lines if both variables are subject to error.
Ann. Math. Stat., Vol. 11, pp. 284-300.