

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin — Boletín

Vol. 12, No. 3

**FISHERY DYNAMICS AND PRESENT STATUS OF THE
YELLOWFIN TUNA POPULATION OF THE
EASTERN PACIFIC OCEAN**

**LA DINAMICA DE LA PESQUERIA Y EL ESTADO CORRIENTE
DE LA POBLACION DEL ATUN ALETA AMARILLA
EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL**

by — por
MILNER B. SCHAEFER

La Jolla, California
1967

CONTENTS — INDICE

ENGLISH VERSION — VERSION EN INGLES

	Page
ABSTRACT.....	89
INTRODUCTION.....	89
IDENTITY OF THE POPULATION.....	91
METHODS OF ASSESSMENT OF FISHERY DYNAMICS.....	93
APPLICATION OF THE LOGISTIC MODEL.....	97
APPLICATION OF DYNAMIC-POOL MODEL— YIELD-PER-RECRUIT.....	101
COMPARISON OF THE TWO MODELS— INFERRED STOCK-RECRUITMENT RELATIONSHIPS.....	103
<hr/>	
FIGURES — FIGURAS.....	106

VERSION EN ESPAÑOL — SPANISH VERSION

	Página
EXTRACTO.....	113
INTRODUCCION.....	113
IDENTIDAD DE LA POBLACION.....	116
METODOS PARA LA DETERMINACION DE LA DINAMICA DE LA PESQUERIA.....	118
APLICACION DEL MODELO LOGISTICO.....	122
APLICACION DEL MODELO DE AGRUPACION DINAMICA— RENDIMIENTO-POR-RECLUTA.....	127
COMPARACION DE LOS DOS MODELOS—RELACIONES INFERIDAS ENTRE EL RECLUTAMIENTO Y EL STOCK.....	129
<hr/>	
LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA	133

FISHERY DYNAMICS AND PRESENT STATUS OF THE YELLOWFIN TUNA POPULATION OF THE EASTERN PACIFIC OCEAN¹

by

Milner B. Schaefer²

ABSTRACT

From morphometric data, tagging results and reaction of the stock to fishing, it is inferred that the yellowfin tuna of the Eastern Pacific form a distinct population which intermingles little, if at all, with populations to the westward. Excellent statistics of catch and effort, and records of total catch, available since 1934, during rapid growth of the fishery, have made possible application of a generalized mathematical predator-prey model to estimate the effect of fishing on the population, and the average abundance and yield corresponding to different amounts of fishing effort, and also to estimate the rate of fishing mortality per unit of effort.

From serial samples of size composition of catches, and from tagging experiments, it has been possible to determine rates of growth and of total mortality. These kinds of information permit application of the catch-per-recruit model of Beverton and Holt. Combination of the results of application of the Beverton and Holt model and of the generalized predator-prey model, leads to inference of the relationship between stock size and recruitment. The form of the relationship is remarkably similar to the theoretical model developed by W. E. Ricker.

These studies, based on the data of the near-surface fishery by baitboats and purse seiners, indicate clearly that the increased intensity of fishing has caused diminution of the stocks to the point where they are somewhat "overfished"—that is, incapable of supporting the maximum sustainable average harvest.

INTRODUCTION

Commercial fishing for yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the eastern Pacific Ocean began from California shortly after World War I, to supply additional raw material for the tuna canning industry which had commenced some years earlier with albacore (*Thunnus alalunga*). Failure of the coastal albacore fishery from 1928 through 1934 stimulated expansion of the fishery for the tropical species, the yellowfin and skipjack (*Katsuwonus pelamis*). Development of specialized vessels, and of refrigeration systems for freezing and holding tuna aboard for long periods, permitted development of the distant-water fishery, which by the 1940's extended southerly to the Galapagos Islands and the Gulf of Panama. After World War II, there was a great upsurge in the fishery, and it soon extended southerly to the full range of the tropical tunas off

¹Contribution from the Scripps Institution of Oceanography.

²Institute of Marine Resources, University of California, La Jolla, California.

the Pacific coast of the Americas (Godsil 1938; Staff, Bureau of Marine Fisheries 1949; Shimada and Schaefer 1956; Alverson 1960, 1963). During the post-war years, significant commercial fisheries for the tropical tunas of the eastern Pacific have also developed from bases on the west coast of Latin America, and on Puerto Rico, as documented in numerous publications of the Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC).

Also following World War II, there has been a rapid expansion of the tuna fishery by longline, developed by Japan, throughout the world ocean. In the Pacific, the fishery that had commenced on the western side of the ocean, and expanded easterly, extended, by 1956, to the eastern Pacific, east of 130°W, and has since increased in intensity and expanded geographically (Suda and Schaefer 1965; Kume and Schaefer 1966).

Despite the importance of the tropical tuna fishery to the United States, and especially California (in 1947, for example, yellowfin tuna landings alone accounted for 39% of the total landed value, 60 million dollars, of all fishery landings in California [Staff, Bureau of Marine Fisheries 1949, Table 61]), prior to 1951 little research had been done to provide the information concerning the biology, ecology, population structure, vital statistics and catch-and-effort relationships required for evaluating the tuna resources and the effects of fishing upon them. The State of California established, as early as 1931, a system of collection of statistics of landings by areas of capture but not of effort or catch-per-effort. Scientists of the California State Fisheries Laboratory published some excellent work on the systematics of Pacific tunas based on internal anatomy, and some studies of population structure, based on morphometric comparisons (Godsil and Byers 1944; Godsil 1948; Godsil and Greenwood 1951), from which it was concluded that the yellowfin exploited in the eastern Pacific, from California to the equator, consisted of a single intermingling population, distinct from those to the west near Hawaii. In 1934-38, Godsil unsuccessfully attempted to tag yellowfin and skipjack tuna with an opercular strap tag, and there were some other unproductive tagging efforts in other parts of the Pacific (Wilson 1953). During 1947, in conjunction with the operations of the *Pacific Explorer* off Central America, the U. S. Fish and Wildlife Service (now Bureau of Commercial Fisheries) carried out some studies which resulted in the discovery and description of the juvenile stages of both yellowfin and skipjack tuna (Schaefer and Marr 1948) and in the collection of serial length-frequency samples, from which I made an estimate of age and growth of yellowfin, revealing the very rapid growth rate (Schaefer 1948). The Pacific Oceanic Fishery Investigations of the U. S. Fish and Wildlife Service, at Honolulu, were initiated in 1949 to study the tunas of the central Pacific; the results contributed to the understanding of the stocks of tropical tunas in the eastern Pacific as well. But, generally, in 1951 we had very little of the information required for assessing the fishery dynamics of the yellowfin tuna.

The burgeoning fishery in the eastern Pacific generated considerable apprehension as to its possible effects on the tuna stocks, especially on the part of Latin American countries which saw increasing fleets of great fishing vessels taking large catches off their coasts. To provide a scientific basis for examining this problem, and for conservation management if and when required, there was established, by international convention in 1950, the Inter-American Tropical Tuna Commission, which employed a Director of Investigations to organize and carry forward the scientific studies commencing in early 1951 (IATTC 1952). The establishment of this new research group, with headquarters in southern California at the Scripps Institution of Oceanography, also apparently stimulated the tuna research activities of other agencies. The State of California initiated tagging studies, which resulted in the prototype of the tuna tags used so successfully by the IATTC and others (Wilson 1953), commenced systematic size-frequency sampling of landings, and greatly assisted the IATTC in the collection of historical records of catch and effort. The U. S. Bureau of Commercial Fisheries, commencing in 1956, supported research on the oceanography of the eastern Pacific in relation to the tropical tunas by a group in the Scripps Institution of Oceanography (that is still continuing its work) and subsequently, in 1959, established its own Tuna Resources Laboratory. The Scripps Institution of Oceanography has also carried out much additional study of the region, pertinent to the tuna problems.

The work of the IATTC, and of the other agencies, has been concerned with all of the tropical tunas and the baitfishes used in their capture. However, the research has been most intensely concerned with the yellowfin tuna, because it early became evident that this population showed the effects of fishing on it, and would most likely be the first to need conservation management measures. Due to the very intensive and closely programmed research of the IATTC, results of which are published in some 11 volumes of its Bulletins as well as in other journals, and the results of the research of other agencies, the yellowfin tuna population of the eastern Pacific, concerning which very little of importance was known in 1951, has, during only fifteen years, become one of the best understood commercial fish populations in the world. It is, indeed, as we will see below, one of the very few for which both a sufficient series of historical data concerning abundance and catch and fishing effort, and estimates of vital statistics, are now available to permit the application and comparison of alternative approaches to the study of their dynamics (Schaefer and Beverton 1963).

IDENTITY OF THE POPULATION

Whatever population theory is applied to the analysis of the predator-prey system of men and fish, it must be applied to biological units that are sufficiently homogeneous to correspond adequately to the postulates

of the theory. The theoretical basis of both procedures herein applied to the yellowfin tuna of the eastern Pacific (Schaefer and Beverton 1963) requires that one deals with a unit of prey population (and the corresponding harvest therefrom) that is freely intermingling within itself, but has negligible interchange with other units outside the particular fishery.

It is believed that the population of yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific, with which we are here concerned, can validly be treated as a unit stock, and the fishery as a unit fishery (in the sense of Gulland 1964). Results of several lines of investigation, most recently summarized and discussed by Joseph *et al.* (1964) support this. Important evidence may be briefly summarized:

Morphometric comparisons show highly significant differences between yellowfin tuna from the eastern Pacific and from locations to the westward, both along the equator and elsewhere (Schaefer 1955; Royce 1964). No significant differences have been found among samples from different fishing areas within the fishery in the eastern Pacific, pursued by surface-fishing vessels based in the Americas (Broadhead 1959).

Between 1952 and 1962, 55,737 yellowfin tuna were tagged along the coast of the Americas, from which 6,026 were recovered, some more than a year after tagging. All recoveries have been made in the eastern Pacific; the farthest outside the range of the surface fishery was a recovery from a Japanese longline vessel some 250 miles westward of the Galapagos Islands. In contrast, among fewer recoveries of albacore and bluefin tagged in the eastern Pacific, many have been recovered to the westward, as far as Japan; and from fewer recoveries of skipjack tagged in the eastern Pacific, at least three have been recovered from the central Pacific. Recoveries of tagged yellowfin reveal extensive migration along the coast (Schaefer, Chatwin, and Broadhead 1961; IATTC 1966, Figure 7), but the entire population seems not to mix rapidly through the whole range of the fishery. There may, thus, be more than one sub-population within our region. Since, however, there are no clear-cut sub-population boundaries, and the fishing craft operate quite freely throughout the range, it appears appropriate to treat the entire area as inhabited by a unit stock (Schaefer *et al.* 1961; Joseph *et al.* 1964).

There are extensive spawning areas within the eastern Pacific, so that the population can be regenerated wholly within this region (Joseph *et al.* 1964).

Finally, as shown in various publications of the IATTC, but particularly in Schaefer (1957) and in several of the Annual Reports, there is a close relationship between changes in fishing effort and changes in population abundance, as measured by catch-per-unit-of-effort, when the region of the eastern Pacific is treated as a unit fishery. This would scarcely be expected if the stock in the eastern Pacific were only a component of

a larger stock, mixing rapidly with other yellowfin beyond the range of the fishery. Additional aspects of the catch and effort data with respect to the question of population structure are discussed by Joseph *et al.* (1964).

The exact offshore delineation of the region which should properly be considered the realm of this yellowfin population is not clear. Boundaries have been drawn for practical purposes of tabulation of catch and effort statistics and for management regulations (Joseph *et al.* 1964, Figure 1). Until about 1956, this delineation was irrelevant because the fishery on the eastern Pacific population was well inside these boundaries, and because the Japanese longline fishery was mostly far to the westward, beyond any reasonable outer boundary for the population with which we are here concerned. With the eastward extension of the longline fishery, the proper line of demarcation becomes a matter of greater interest. However, possible error due to misplacement of the boundary seems negligible in view of the magnitude of the longline catch in relation to the near-shore surface catch. During 1965, for example, less than 4% of the total catch, by weight, within the so-called "regulatory area" (within the boundaries of the figure referred to above) was taken by longline. Even if one considers the entire catch east of 130°W, which almost certainly encompasses more than the full significant range of this population, the share of the yellowfin catch going to the Japanese longline fishery is small compared to the near-shore surface fishery (Kume and Schaefer 1966).

METHODS OF ASSESSMENT OF FISHERY DYNAMICS

The various approaches for assessing the effects of fishing on fish stocks, to estimate the average equilibrium relationships among the magnitude of the stock of harvestable sizes, the amount of fishing effort applied to it (and sometimes the age, or size, at first exposure to capture), and the resulting catch have been discussed in many papers, e.g. Ricker (1958), Dickie (1962), and Gulland (1964). Schaefer and Beverton (1963) have reviewed the two major lines of approach and have shown how they converge when there is sufficient information concerning the fish and fishery. Therefore, only a very brief review is necessary to lay the basis for understanding their application to the yellowfin tuna population of the eastern Pacific.

As noted by Schaefer and Beverton (1963), and by others before them, the biomass of the harvestable, or usable, fish stock is increased by additions of recruits (from reproduction) and by growth of individuals in the stock; it is diminished by natural deaths, and by the amount of fish taken by the fishery. Over a wide range of fishing effort, and consequent rate of mortality due to fishing, the stock can compensate for this added source of mortality by increasing the rate of one or both of the inputs, or by decreasing the rate of output due to natural mortality. Since a dynamic

equilibrium can be achieved at many different levels of fishing effort, and of resulting population and catch, we are interested in estimating the entire equilibrium relationship among these three elements in the predator-prey system of men and fish, to permit manipulation of the fishery for optimizing the benefits to the predator, man.

A very general model describing these dynamics can be outlined as,

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = r(P) + g(P) - M(P) - F(X) + \eta \quad (1)$$

where P = biomass of the fishable stock; r , g and M = rates of recruitment, growth, and natural mortality, respectively (each is, in general, a function of the biomass P and its age composition); F = rate of loss to fishing, being a function of fishing effort, X . η is a variable, due to environmental changes, etc., not correlated with P . In practice, η is eliminated by averaging over periods of time, so the model purports to describe events for average conditions.

In the steady state of dynamic equilibrium under average conditions, $dP/dt = 0$, so that,

$$F(X) = r(P) + g(P) - M(P) \quad (2)$$

In these circumstances, the average rate of harvest, dY/dt , is given by

$$\frac{dY}{dt} = F(X)P = [r(P) + g(P) - M(P)]P \quad (3)$$

and we integrate over a suitable period, usually a year, for the harvest Y , during the period.

Ideally, this model could be applied by measuring all the various elemental rates and their dependence on the biomass and age-composition of the population. In practice, this has not proven possible, and we proceed by making various simplifying assumptions.

Two general types of approach have been developed, which, following Dickie (1962), we shall call the "logistic-type model" and the "dynamic-pool model."

The most widely used approach, at least until recent years, has been the dynamic-pool model, also often called, in its elaborated form, the Beverton-Holt model. It is especially attractive for application to trawl fisheries, where one may manage the fishery both by regulation of effort, and of size at first capture. It has been particularly elaborated by workers in the North Atlantic, such as Beverton and Holt (1957) and their colleagues. In this approach, the identity of elemental rates is retained, but

various simplifying assumptions are made. It is almost always assumed that M is constant, being independent of age and population density. Growth, in the simple model, is assumed to be age-specific (often the von Bertalanffy form of equation for individual growth is employed) but density-independent. For development of the formulation of the model, see Beverton and Holt (1957) or Schaefer and Beverton (1963). Schaefer and Beverton (1963) also have examined the effects of density-dependence on these two factors.

However, the most critical assumption has to do with recruitment. The relationship between size of spawning stock and resulting recruitment is usually quite difficult to measure, both because of lack of series of data spanning a wide range of population sizes, and because of large, environmentally-influenced, density-independent variations in infant survival, most evident in some of the very extensively-investigated commercial fisheries of temperate waters. It has, thus, become customary in the application of dynamic-pool models to avoid this problem by taking numbers of recruits per unit time as a constant, and thus only computing yield as *catch-per-recruit*. However, *the catch-per-recruit and the total catch will be equivalent only if number of recruits is constant for all sizes of stock (and corresponding amounts of fishing effort)*. This is often not made clear, and, especially in discussing so-called yield-isopleth diagrams (e.g. Figure 5) that depict *yield-per-recruit* as a function of fishing rate and age-at-entry, authors frequently refer to them as if they indeed represented *total yield*, without referring to the critical assumption. As an example, see Figure 2, and the accompanying discussion of Dickie (1962).

Two forms of relationship between stock and recruitment have been proposed. One of these (Beverton and Holt 1957) provides that the recruitment increases with population size at a continually decreasing rate, approaching an upper asymptote at large stock size. The other (Ricker 1954, 1958) is a dome-shaped curve, with a maximum at some intermediate level of adult stock. Schaefer and Beverton (1963) report on some results of Beverton's work to examine effects of the introduction of the former type of stock-recruitment relationship into the simple dynamic-pool model of Beverton and Holt. It was reported that, "If . . . the relation between stock and recruitment . . . is incorporated into the model, combined with density-dependent growth, the maxima of the curves are shifted to the right, and with a certain degree of dependence of recruitment on stock a very close replica of a parabola is obtained."

In the logistic-type model, we do not attempt to distinguish the elemental rates of recruitment, growth, and natural mortality, but only consider their resultant effect as a single function of population size. If in (1) and (2) we combine these rates as a single function, $f(P)$, the "coefficient of natural increase," we obtain, for average environmental conditions,

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = f(P) - F(X) \quad (4)$$

and, for steady-state equilibrium,

$$F(X) = f(P) \quad (5)$$

and

$$\frac{dY}{dt} = PF(X) = Pf(P) \quad (6)$$

This is to be integrated over the year for the annual total equilibrium catch, Y_e . To a good approximation,

$$Y_e = PF(X) = Pf(P) \quad (6a)$$

where P and X are *now mean population during the year and total fishing effort during the year*, respectively. Similarly, (4) and (5) are applied to annual averages of P , annual value of X , and $\Delta P/\Delta t$ in place of dP/dt , as an approximation.

$f(P)$ is a single-valued, monotonically-decreasing function of P . At the environment-limited upper value of population, L , in the absence of any fishery, it must be zero. This is the “negative feedback” term necessary to describe the homeostatic property by which the rate of increase of the population is regulated appropriately to bring it back into balance with the imposition of the new source of mortality by fishing.

The simplest approximation we can make is to assume $f(P)$ is linear with P , so that

$$f(P) = k(L - P) \quad (7)$$

This corresponds to the Verhulst-Pearl “logistic” or “sigmoid” law of population growth, which is a useful approximation to the growth of biomass of many kinds of organisms, including many fish populations. It may, however, be desirable to employ a more complex relationship if the data warrant it; for some organisms a curvilinear form of $f(P)$ is required to describe population growth adequately.

As noted elsewhere (Schaefer 1957; Schaefer and Beverton 1963), this model implies that the coefficient of natural increase at a given biomass is independent of the age-composition of the population, which cannot be strictly true for fish populations. Likewise, in this form of the model, we assume that there is an immediate response to changes in population density, whereas in fact there may be time-lags, especially with respect to stock and recruitment, which can be important for long-lived

fishes. This model must, thus, be used cautiously and modified as required. For reasons given in the papers just cited, the assumptions seem well enough satisfied, however, in the fishery for yellowfin tuna in the eastern Pacific.

The logistic-type model was applied first to this fishery. Subsequently, as data from which to estimate the elemental rates became available, we have been able to apply a dynamic-pool model (Hennemuth 1961b), i.e. the simple model of Beverton and Holt (1957), the explicit formulation of which is given on page 310 of their book. This is one of the few fisheries for which data are available for *both* approaches. A comparison, and some conclusions resulting therefrom, are instructive.

APPLICATION OF THE LOGISTIC MODEL

From (4) and (7) we have,

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = k(L - P) - F(X) \quad (8)$$

and, if we further assume that fishing effort is measured in units proportional to fishing mortality rate³, $F = cX$

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = k(L - P) - cX \quad (9)$$

and, in equilibrium, the catch, Y_e , is

$$Y_e = cXP = kP(L - P) \quad (10)^4$$

Since we seldom have catch and effort data from fisheries in steady states, because the fishing effort is continually changing, we need to be able to estimate the steady-state relationship from the actual data. Schaefer (1954a) developed a method for doing this, and applied it to certain data of the halibut and sardine fisheries. The change in population during the year was estimated by the average change in mean population from the preceding to the following year, that is, for year i ,

$$\frac{\Delta P_i}{\Delta t} = \frac{Y_{i+1}/F_{i+1} - Y_{i-1}/F_{i-1}}{2} \quad (11)$$

and the equilibrium catch at the average level of population in year i was estimated as

³ c herein is equivalent to k_2 of Schaefer (1954a, 1957) or q of Holt *et al.* (1959).

⁴As explained on page 96, when Y_e is the annual catch, P is taken as the mean population during the year, and X is total effort during the year.

$$Y_{e.i} = Y_i + \frac{\Delta P_i}{\Delta t} \quad (12)$$

In that paper, the value of c required for estimating values of F given X was obtained from the data of tagging experiments.

One may then, with estimated values of P and Y_e for a series of years, obtain the best fit of form (10) to these data by usual statistical procedures. Also, from (10) we can obtain

$$X = \frac{k}{c} (L - P) \quad (13)$$

the "line of equilibrium conditions." One may fit such a line to estimated equilibrium values of X and P for a series of years (Schaefer 1954a).

Likewise, designating Y_i/X_i (catch-per-unit-of-effort during year i) by U_i , and noting that $U_i = cP_i$, we have from (9) and (11), approximating the differential by the finite difference, for year i ,

$$cX_i = k(L - \frac{U_i}{c}) - \frac{1}{U_i} \frac{\Delta U_i}{\Delta t} \quad (14)$$

where $\frac{\Delta U_i}{\Delta t} = \frac{Y_{i+1}/X_{i+1} - Y_{i-1}/X_{i-1}}{2}$.

From a sufficiently long series of data on catch and catch-per-unit-of-effort, all the parameters, including c , may be estimated by statistical procedures, without reference to tagging data. A methodology for this was developed and is described in detail in Schaefer (1957) and applied to the yellowfin tuna fishery of the eastern Pacific. It is also discussed in Schaefer and Beverton (1963). By this methodology we may estimate, for the model of (9) and (10), the average relationships among fishing effort, catch-per-effort, and total catch, in the equilibrium condition. We rearrange the terms in (14), accumulating some constants for simplicity of notation, and obtain,

$$\frac{1}{c} \frac{1}{U_i} \frac{\Delta U_i}{\Delta t} = a(M - U_i) - X_i \quad (15)^5$$

From this, three simultaneous equations were developed by appropriate partitioning of the data covering a number of years, solution of which yields estimates of the three constants. One may then write, for the *equilibrium* relationship of effort and catch-per-unit-of-effort,

$$X = a(M - U) \quad (16)$$

⁵The notation for a and M is that of Schaefer (1957).

which is the form of the “estimated line of equilibrium” appearing on Figure 1 (explained below). Correspondingly, the equilibrium total catch, Y_e^6 , is given by

$$\left. \begin{aligned} Y_e &= XU = a(M - U)U \\ Y_e &= XU = \frac{1}{a}(aM - X)X \end{aligned} \right\} \quad (17)$$

The staff of the IATTC, at the beginning of its work in 1951, was most fortunate not only in quickly establishing a system of collection of complete records of total catch, and of catch-per-unit-of-effort for a large sample of the fleet, but also in having been able to recover a useful and comparable series for past years through 1934.

As noted earlier, California had already very early established a good system of recording total landings in that State, and, since at least 1932, by general areas of origin. It was also possible to obtain useful historical records of landings in other locations, although these were almost negligible for most years prior to about 1950 (Schaefer 1954b, Table 1). It was thus easy to recapitulate the series for total catch, and to establish a system for prompt collection of such data through records of unloading weights at ports of landing. Through a logbook system (Shimada and Schaefer 1956), it was possible to obtain, from very large samples of the fleet, more exact locations for catch, and records of each vessel's daily activities from which to calculate catch-per-unit-of-effort. The unit chosen was the catch-per-day's-fishing. This was, and continues to be, calculated for several different size-classes of vessels, and adjusted to a standard class. Since, until 1959, the majority of the tropical tuna catch was taken by baitboats (Schaefer 1962), and only a small part by purse-seiners, the baitboat data alone were used through 1958 for calculating catch-per-effort. The unit-of-effort was the “day of fishing by a baitboat of a standard size.” Methods of data collection and standardization are given by Shimada and Schaefer (1956).

For earlier years, two kinds of data were available from which to estimate catch-per-effort. We gathered a useful number of logbooks that some vessel masters had kept for their own use and kindly made available, from which to calculate catch-per-day's-fishing. We also, however, were able to recover a much larger set of data on catch-per-day's-absence-from-port by combining records of tuna canneries and the U. S. Customs Service. Analysis of the data indicated that it was possible to estimate catch-per-day's-fishing from catch-per-day's-absence, so that was done for the years 1934 through 1950. Subsequently, catch-per-day's-fishing was computed directly from the logbook records, which, from 1951 onward, covered a large share of the baitboat fleet (and of the seiner fleet after 1952). The

⁶ Y_e is equivalent to Y_w of Hennemuth (1961b) or Beverton and Holt (1957).

total fishing effort was obtained by dividing total annual catch, from all sources, by the annual average catch-per-day's-fishing. Shimada and Schaefer (1956) give full details of the methods of analysis.

Schaefer (1957) applied the logistic model described above to the series of data from 1934 through 1955; the data and results are shown in Figure 1. The points for each year, connected by lines, represent the actual annual values of average catch-per-day's-fishing by baitboats, standardized, and of total fishing effort. The broken line labeled "estimated line of equilibrium" is the line fitted to the data 1934-1955,

$$X = 6.104 (11,246 - U) \quad (18)$$

The corresponding value of c is 3.806×10^{-5} (given by Schaefer 1957 as $1/k_2 = 26,275$).

Schaefer (1957) examined confidence limits on the estimates and also the effect of variations in the value of c . It was found that, in this case, the position of the line of equilibrium conditions is rather insensitive to variations of c over a fairly wide range. It was also shown, on the basis of the data at hand, that there was no observable departure from linearity in the function $f(P)$.

Rather than present a separate graph for equations (17) corresponding to these data, isopleths of total catch are ruled on Figure 1, so that one may read from this same graph the value of total catch corresponding to various values of fishing intensity and catch-per-day's-fishing.

Due to technological factors, a rapid transition from baitboats to purse-seiners commenced in 1958, so that by 1961 the seiners became by far the dominant element of the fleet (IATTC 1966, Table 4). After 1958, it was obviously inappropriate to measure apparent abundance of the yellowfin tuna population by the catch-per-day's-fishing of baitboats alone. Broadhead (1962) compared the efficiency of seiners and baitboats, based on comparative catches of vessels of the two types operating in the same time and area strata, during the years 1959 and 1960, when there were adequate numbers of both types for such a comparison. From this he derived a relationship for converting seiner effort to equivalent baitboat (clipper) effort, now routinely employed in the IATTC system. On Figure 1 is included, as the points connected by lines, the series of data for baitboats alone through 1960. The points *not* connected by lines for the years 1959 through 1965 represent the values of fishing intensity, catch, and catch-per-day's-fishing, based on the *combined* data of seiners and baitboats, all converted to baitboat (clipper) equivalents by Broadhead's relationship.

Employing the same value of c derived by Schaefer (1957), and using all the catch and effort data shown in Figure 1 through 1961 (using the

points estimated from the combined seiner and baitboat data for 1959-1961), Schaefer (1963) recalculated the line of estimated equilibrium. The new line shown as the solid line in Figure 1,

$$X = 5.721 (11,310 - U) \quad (19)$$

is well within the error of estimate of the original line. Recently (IATTC 1966, Figure 1) a new line has been calculated, based on all data through 1965. Again, this does not differ significantly from my original line, thus confirming its possible predictive value, even to levels of fishing intensity somewhat beyond those experienced through 1955. It would be very useful, of course, to have some points at even higher levels of fishing intensity, to investigate further the form of $f(P)$, but that could be very costly to the fishing industry, since the intensity is now obviously beyond the point of maximum sustainable yield.

The relationship between fishing effort, X , and equilibrium total catch, corresponding to (18) in the form of (17) is shown on Figure 2. On the axis of abscissae both a scale of X , in terms of standard-day's-fishing, and a scale of F , corresponding to $c = 3.806 \times 10^{-5}$ ($F = 0.95$ for $X = 25,000$) is shown. As noted above, c is not very precisely determined by the method employed; consequently equilibrium relationships, fitted to the data through 1955, with various assumed values of c , were calculated by Schaefer (1957, Table 5). On Figures 3 and 4 are shown the relationships thus derived for Y_e as a function of X , or F , for values of c corresponding to $F_{25,000} = 0.69$ and $F_{25,000} = 1.20$, which seem to me likely to bracket the correct value.

APPLICATION OF DYNAMIC-POOL MODEL — YIELD-PER-RECRUIT

The "simple" dynamic-pool model of Beverton and Holt (1957, p. 310) has been applied to the yellowfin tuna of the eastern Pacific by Henne-muth (1961b). To calculate by it the yield-per-recruit as a function of fishing mortality rate, it is necessary to have estimates for age and rate of growth, natural mortality rate, the age at which the fish first become available to capture and the span of ages during which the fish are significantly available to the fishery. From these estimates, one may calculate, for all assumed rates of fishing mortality, and ages at first capture, at or above the age of first availability to capture, the yield-per-recruit entering the stock at the latter age. To interpret the results in relation to amount of fishing effort, an estimate of the relationship between fishing effort and fishing mortality rate is also required.

The last-named relationship had already been estimated from the application of the logistic model, and has been examined further to some extent from the results of tagging experiments (Fink 1965).

Age and growth have been determined by following modes in size-frequency samples of the commercial landings (Hennemuth 1957, 1961a; Davidoff 1963) and the constants determined for the corresponding von Bertalanffy growth curve. These two investigators arrived at almost identical results; consequently, the calculation of yield-per-recruit by Hennemuth (1961b) employing von Bertalanffy constants determined by him seem to require no modification on the basis of the study of age and growth by Davidoff. The growth rates inferred from modal progressions have also been, to some degree, confirmed by the observed growth of tagged fish (Schaefer *et al.* 1961).

Size at first capture is controlled in California by a legal minimum size of 7.5 lb corresponding to 55 cm total length. Hennemuth's (1961a, 1961b) studies of size frequencies indicated that a year class becomes fully available at about 1.5 years of age, so the minimum age was taken at that value, with "knife-edge" availability as the approximation in the application of the model. Hennemuth took the maximum age in the fishery as 4 years, although a few fish in the surface fishery, and a larger number in the longline fishery, are taken at older ages. Subsequently, we have recalculated the yield-per-recruit with all other parameters the same, but with maximum age at 10 years; the difference in results is so slight as to be insignificant for the purposes of this paper.

Hennemuth (1961b) estimated the total mortality rate from the average attrition of several year classes, after the age of full availability, during the years 1955-1959. His best estimate of total mortality rate, Z , was 1.72 (confidence limits, 1.60 to 1.85). During the years for which Z was estimated, the fishing effort was about 25,000 standard-day's-fishing per year (see Figure 1); with Schaefer's (1957) value of $c = 3.806 \times 10^{-5}$, the corresponding $F = 0.95$. The best estimate of M is, then, 0.77. However, as noted earlier, the value of c can easily range over values corresponding to $F_{25,000} = 0.69$ to $F_{25,000} = 1.20$, corresponding to values of M (with $Z = 1.72$) of 1.03 to 0.52. Hennemuth regarded $M = 0.80$ as the most likely value (the Beverton and Holt equation having been solved for a series of values of M at intervals of 0.05), $M = 0.60$ as the lowest probable value, and $M = 1.00$ as the highest probable value.

The Beverton-Holt "simple" model for catch-per-recruit, as given by Hennemuth (1961b), with only some changes in notation from Beverton and Holt (1957, p. 310), is:

$$Y_e/R = F e^{-M(t_c - t_r)} W_\infty \sum_{n=0}^3 [C_n e^{-nk(t_c - t_0)}] \quad (20)$$

$$[1 - e^{-(F+M+nk)(t_m - t_c)}] / [F + M + nk]$$

where,

- F = fishing mortality rate
- M = natural mortality rate
- W_{∞} = asymptotic weight, from von Bertalanffy equation
- k = growth rate constant, from von Bertalanffy equation
- C_n = numerical coefficient of terms resulting from cubic expansion
(Beverton and Holt's "Omega")
- t_o = apparent age at apparent zero length (von Bertalanffy constant)
- t_r = age at first availability to fishery
- t_c = age at first capture (at or above t_r)
- t_m = maximum age in fishery
- R = number of recruits

With the indicated values of the growth constants, of t_r and t_m , and for the three natural mortality rates specified above, Hennemuth obtained solutions to this equation for a large number of values of F and t_c . These were presented in the form of isopleth diagrams of yield-per-recruit. In Figure 5 is shown the diagram for $M = 0.80$. Y_e/R was computed at each point indicated by the solid dots. The open circles are interpolated integral values through which isopleths of Y_e/R are drawn.

The relationship between yield-per-recruit and fishing mortality rate at the current age at first capture of 1.5 years is, of course, represented by the values along the horizontal line corresponding to that ordinate. This relationship has been shown also on Figure 2 by the broken line labeled Y_e/R . Also shown, at the bottom of Figure 2, are values of fishing effort, corresponding to $F_{25,000} = 0.95$ ($c = 3.806 \times 10^{-5}$).

As noted above, $F_{25,000}$ could be as low as 0.69 or as high as 1.20. Corresponding values of M , accepting $Z \approx 1.72$ are about 1.05 and 0.55 (a bit outside Hennemuth's "probable" extreme values). Values of Y_e/R for the same age at first capture, with these values of M , as a function of F or of fishing effort are shown in Figures 3 and 4. Corresponding values of c , in the form of his $1/k_2$, are indicated by Schaefer (1957).

COMPARISON OF THE TWO MODELS — INFERRED STOCK-RECRUITMENT RELATIONSHIPS

From Figure 2, according to the logistic model, the maximum average yield, with our "best" estimate of c , is about 193×10^6 lb. with about 34.3×10^3 day's fishing. For the lower and higher values of c used to prepare Figures 3 and 4, the estimated maximum sustainable yields are 223×10^6 lb. with 41.7×10^3 day's fishing, and 191×10^6 lb. with 33.7×10^3 day's fishing, respectively (see also Tables 3 and 5 of Schaefer 1957). Since the intensity of fishing has in recent years been somewhat above the esti-

mated value corresponding to maximum sustainable yield, and the stock reduced to a level below the corresponding optimum value, the Inter-American Tropical Tuna Commission has recommended some curtailment of the fishery to restore the stock (IATTC 1966).

From the Y_e/R curve of Figure 2, with the current t_c of 1.5 years, (8 lb.), the maximum, which occurs near $F = 1.2$, has also been surpassed at recent levels of fishing effort. Thus, even if recruitment were, on the average, constant, the fishery is a little overfished. Of course, according to Figure 5, Y_e/R could be increased by raising t_c . That, however, appears not feasible due to the nature of the fishery and the behavior of the fish (Calkins 1965).

With the lowest value of c considered here (Figure 3), the maximum yield-per-recruit occurs near $F = 1.4$, at a fishing intensity *above* the current levels. However, the curve is nearly flat above about 30,000 day's fishing. Consequently, even if there were no relationship between stock and recruitment, total yield could be only slightly increased at the expense of a very large increase in effort.

For the highest value of c examined (Figure 4), maximum Y_e/R occurs near $F = 1.0$, with only about 20,000 units of effort, much below the level of fishing effort at which the average total catch commences to decrease (Figure 1). It seems, therefore, impossible that both (a) there is no relationship between stock and recruitment and (b) the value of c can be this high.

As I have emphasized earlier, the logistic model assumes that $f(P)$ is density-dependent, but does not specify through what elemental rate, or combination of rates, the density-dependence operates. The simple Beverton-Holt model, on the contrary, assumes *no* density-dependence of M . It assumes that growth is age-specific, but density-independent at given age. Some density-dependence of average growth is, therefore, implicit, because with increasing fishing effort, the average age is lowered, and the average growth rate thus increases.

It is interesting and instructive to examine the consequences of assuming that *both* the logistic model for total catch, and the dynamic-pool model for catch-per-recruit, herein employed, are correct. If so, from Figures 2, 3, or 4, since one curve is for *total yield* at various X , and the other is for *yield-per-recruit* at various X , by dividing the values of the first by the values of the second, for the same X , we obtain R (number of recruits) as a function of X . From (16), and corresponding value of c , we may calculate P (population biomass) from X , thus enabling us to plot R as a function of P . This has been done, for the parameter values of all three Figures (2, 3 and 4), in Figure 6, which represents, for each case, the relationship between the biomass of the population of fish of commercial sizes and the corre-

sponding number of recruits, per year, to the stock, implied by accepting the assumptions of both models.

The number of eggs laid, per spawning at least, is proportional to the weight of fish of mature sizes (Joseph 1963). Therefore, the curves of Figure 6 might also represent the relation between numbers of eggs laid and resulting progeny, if the whole commercial stock consisted of mature fish. Since the size at maturity is somewhat higher than that at entry into the commercial stock, at least for some areas (Schaefer and Orange 1956; Orange 1961) this is not strictly true, but is perhaps a reasonable approximation.

The curves of Figure 6 resemble the dome-shaped theoretical curves of Ricker (1954, 1958, p. 239). To examine the degree of correspondence more exactly, we may employ a transformation described by Ricker (1958), due to Rounsefell, which results in a linear relationship for the Ricker function. The curves of Figure 6 have been plotted, thus transformed, on Figure 7. The transformed curves are not quite linear, but are sufficiently so that, for actual data, it would be unlikely that the difference would be detectable. Thus, conversely, introducing the Ricker function for the stock-recruitment relationship into the Beverton-Holt model, equation (20) yields a resulting relationship between effort and total equilibrium catch quite similar to the logistic model of equation (17).

It would, of course, be of great interest to compare direct estimates of the population and resulting recruitment with the stock-recruitment relationship of Figure 6. We have estimates of relative numbers of recruits for year classes, originating from the populations spawning in 1954 through 1962, derived from catch-per-effort, by numbers, of each year class as it passes through the fishery (IATTC 1966, Davidoff unpublished). We have also, of course, estimates of the parent stock from the catch-per-effort of the fishery (Figure 1). Unfortunately, as may be seen from Figure 1 (using $c = 3.806 \times 10^{-5}$ corresponding to $M = 0.80$ on Figure 6, for example), estimated values of P over this series of years range only from about 110×10^6 lb. to 210×10^6 lb., and, over this range, (Figure 6), the expected recruitment is very nearly the same for all P . In view of this and of the considerable scatter of the estimated year-class strengths, probably due in part to various measurement errors as well as to real differences, any useful conclusions cannot be drawn from these data. Unfortunately, no data for estimating recruitment are available for higher levels of population abundance during the early years of the fishery. Nor, with successful management of the fishery, is it likely that we will experience low levels of population abundance which would provide observational data for the left side of the curves of Figure 6.

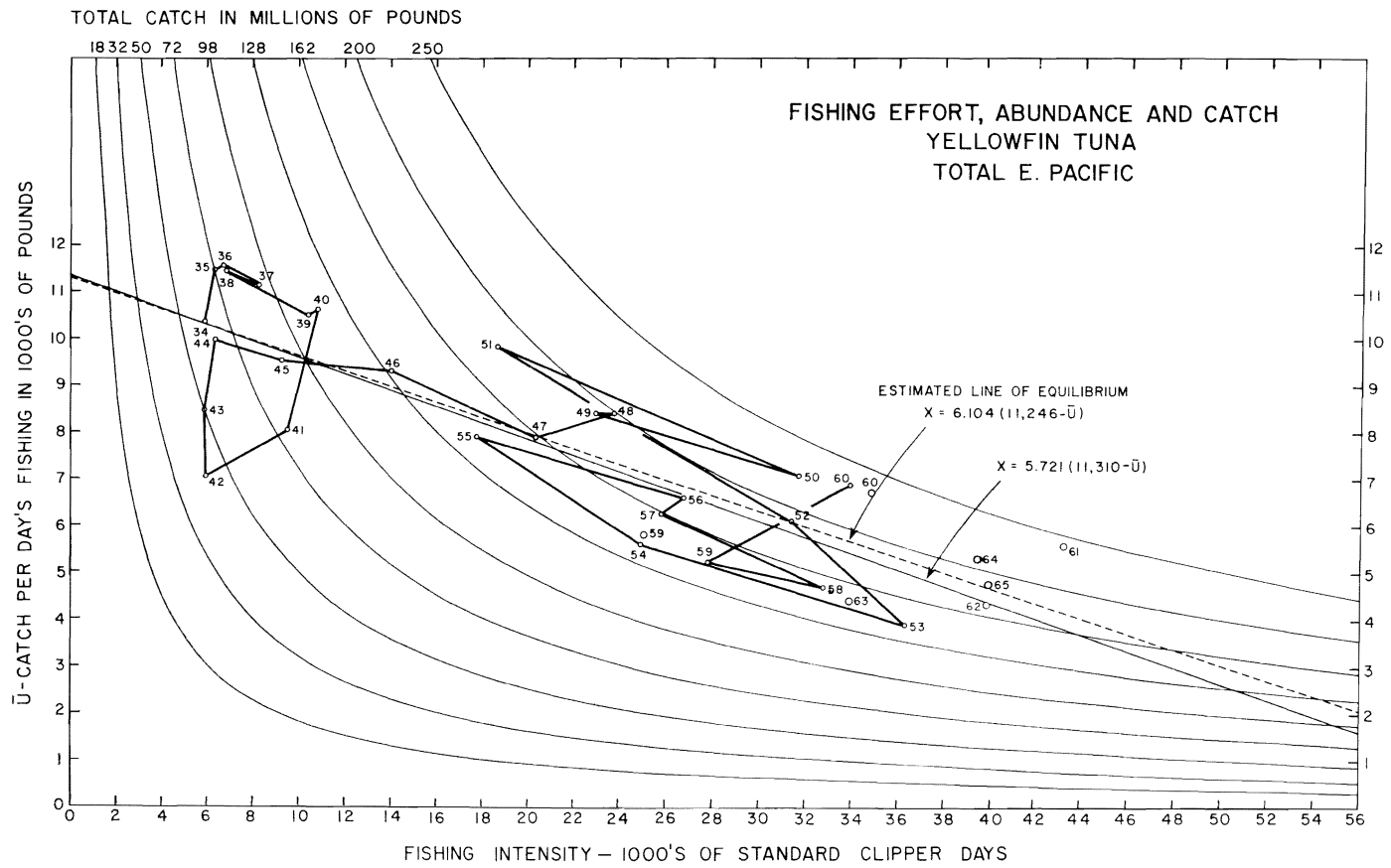


FIGURE 1. Relationships among fishing effort, abundance and catch.

FIGURA 1. Relaciones entre el esfuerzo de pesca, la abundancia y la captura.

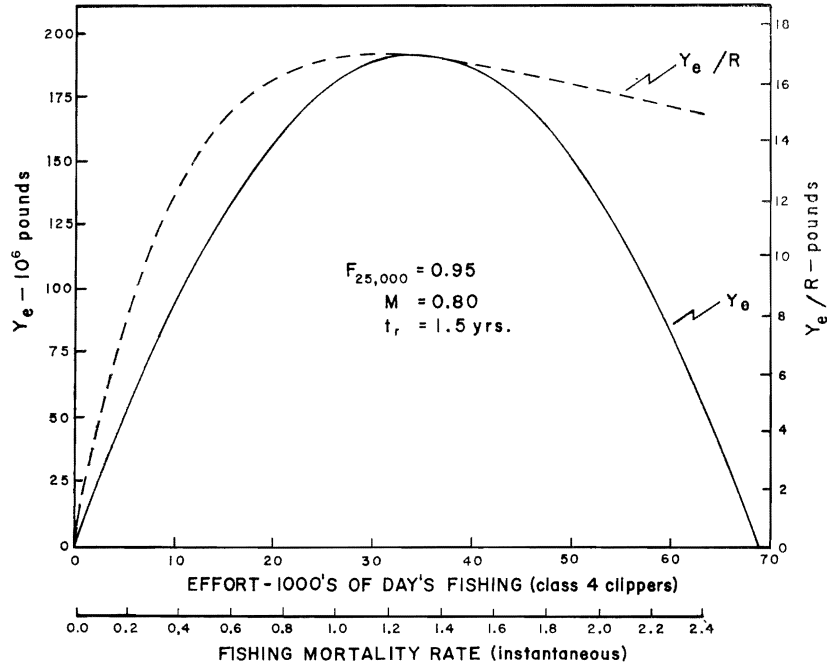


FIGURE 2. Total catch and yield-per-recruit as functions of fishing intensity for $M = 0.80$.

FIGURA 2. Captura total y rendimiento-por-recluta como funciones de la intensidad de la pesca correspondientes a $M = 0.80$.

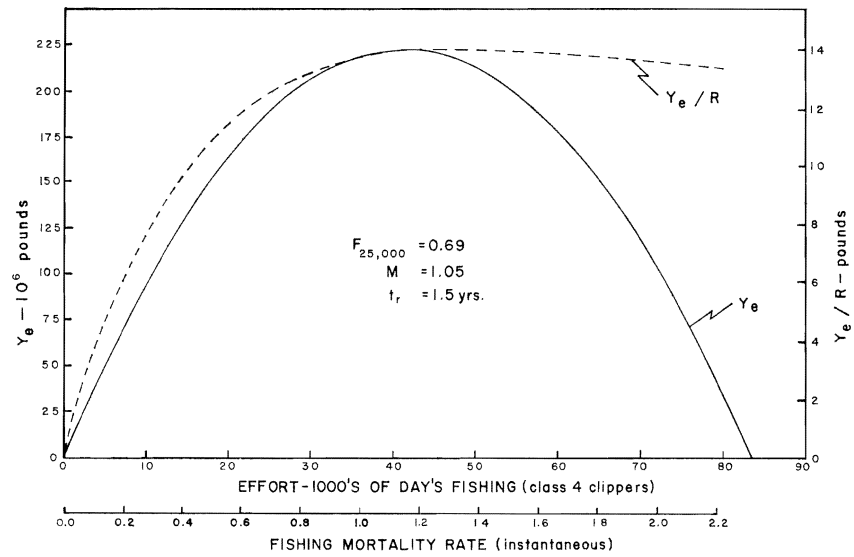


FIGURE 3. Total catch and yield-per-recruit as functions of fishing intensity for $M = 1.05$.

FIGURA 3. Captura total y rendimiento-por-recluta como funciones de la intensidad de la pesca correspondientes a $M = 1.05$.

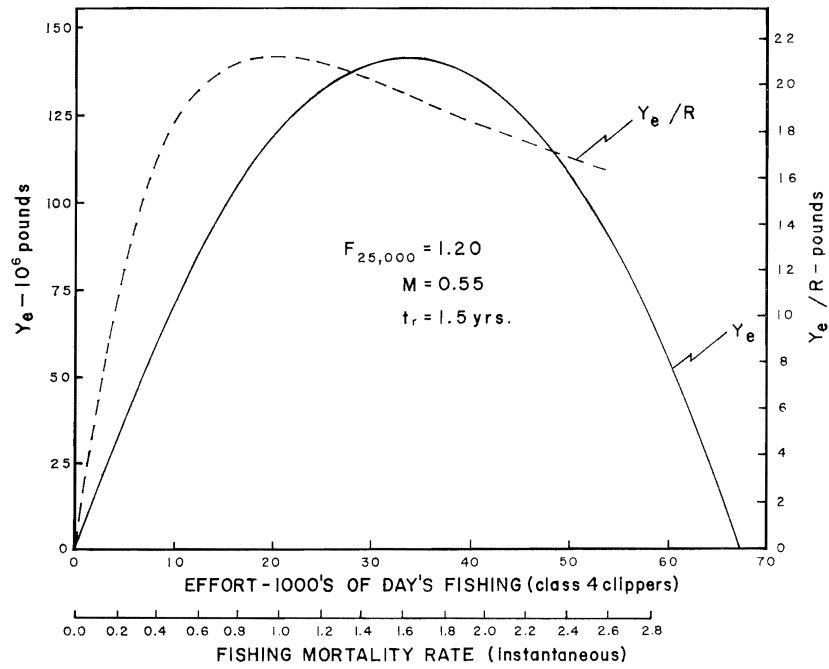


FIGURE 4. Total catch and yield-per-recruit as functions of fishing intensity for $M = 0.55$.

FIGURA 4. Captura total y rendimiento-por-recluta como funciones de la intensidad de la pesca correspondientes a $M = 0.55$.

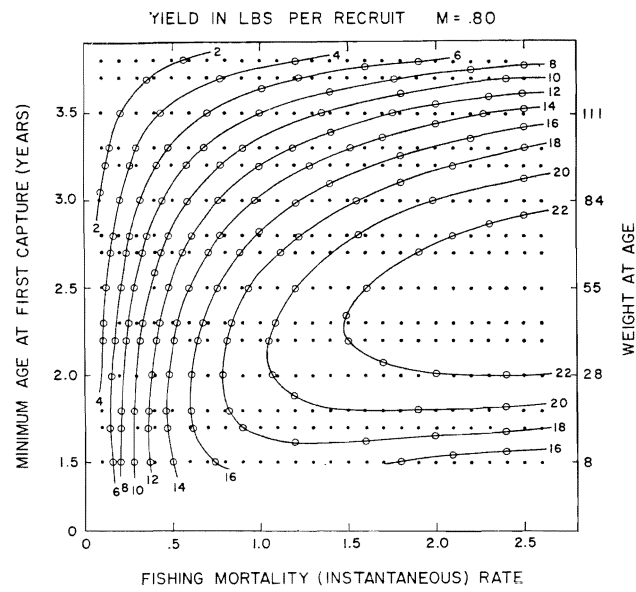


FIGURE 5. Yield-per-recruit, isopleth diagram for $M = 0.80$.

FIGURA 5. Rendimiento-por-recluta, diagrama de las isopletas correspondiente a $M = 0.80$.

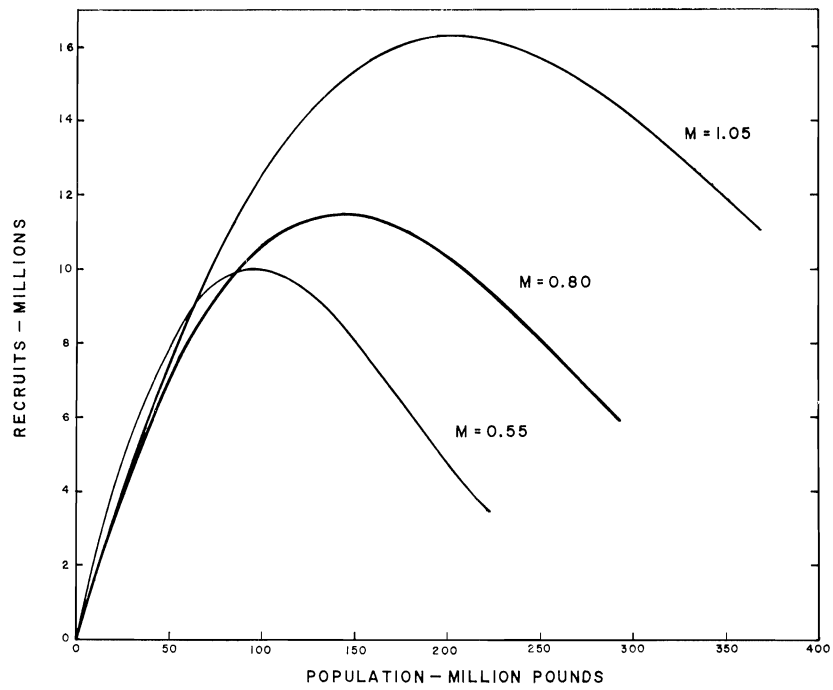


FIGURE 6. Relationship between stock-biomass and number of recruits for various values of M .

FIGURA 6. Relación entre la biomasa del stock y el número de reclutas correspondientes a varios valores de M .

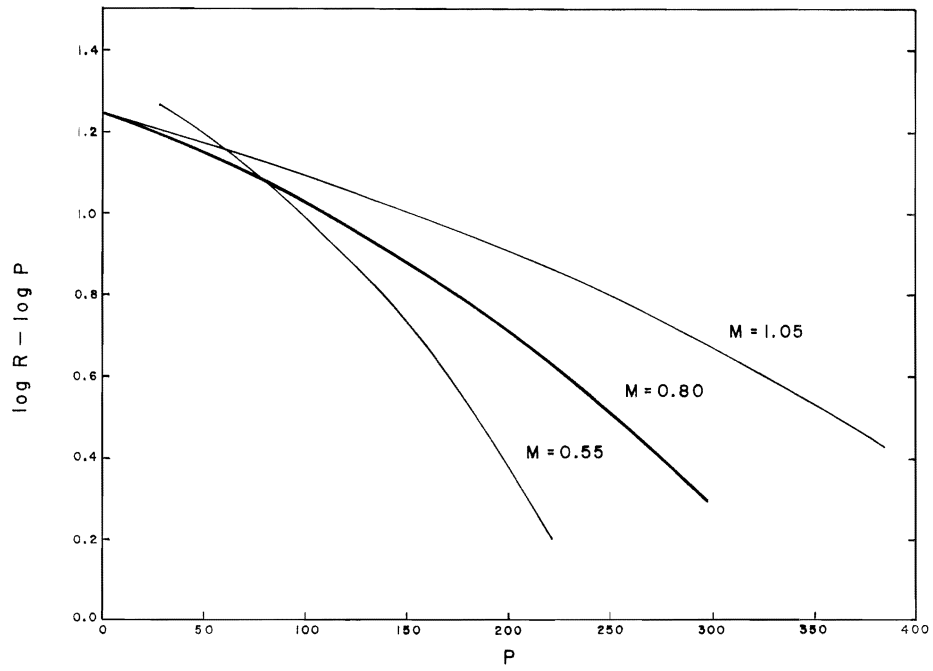


FIGURE 7. Curves of Figure 6 transformed.

FIGURA 7. Curvas de la Figura 6 transformadas.

**LA DINAMICA DE LA PESQUERIA Y EL ESTADO CORRIENTE DE
LA POBLACION DEL ATUN ALETA AMARILLA EN EL
OCEANO PACIFICO ORIENTAL¹**

por

Milner B. Schaefer²

EXTRACTO

De los datos morfométricos, de los resultados de las marcaciones y de la reacción del stock a la pesca, se infiere que el atún aleta amarilla del Pacífico oriental forma una población diferente que se mezcla poco, si es que llega a mezclarse, con las poblaciones del oeste. Las excelentes estadísticas de la captura y el esfuerzo y los registros de la pesca global disponibles desde 1934, durante el rápido crecimiento de la pesquería, han hecho posible la aplicación de un modelo matemático generalizado depredador-presa para estimar el efecto de la pesca en la población y el promedio de la abundancia y del rendimiento correspondientes a los diferentes valores del esfuerzo de pesca, y también para estimar la tasa de la mortalidad de pesca por unidad de esfuerzo.

Gracias a las muestras en serie de la composición de tamaños de las capturas y a los experimentos de marcación, ha sido posible determinar las tasas del crecimiento y de la mortalidad total. Estos tipos de información permiten la aplicación del modelo de la captura-por-recluta de Beverton y Holt. La combinación de los resultados de la aplicación del modelo de Beverton y Holt y del modelo generalizado depredador-presa, conduce a la inferencia de la relación entre el tamaño del stock y el reclutamiento. La forma de la relación es notoriamente similar al modelo teórico desarrollado por W. E. Ricker.

Estos estudios, basados en los datos de la pesquería cerca de la superficie efectuada por barcos de carnada y rederos, indican claramente que el aumento de la intensidad de la pesca ha causado la disminución de los stocks hasta el punto de dejarlos algo "superexplotados", o sea, incapacitados para mantener una producción máxima promedio.

INTRODUCCION

La pesca comercial del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) en el Océano Pacífico oriental comenzó desde California, poco después de la primera guerra mundial, para proveer materia prima adicional a la industria enlatadora de atún, que había comenzado algunos años antes con la albacora (*Thunnus alalunga*). La carencia de albacora en la pesquería costera, desde 1928 a 1934, provocó la expansión de la pesquería de las especies tropicales, el atún aleta amarilla y el barrilete (*Katsuwonus pelamis*). El desarrollo de barcos especializados y de los sistemas de refrigeración

¹Contribución del Scripps Institution of Oceanography.

²Institute of Marine Resources, University of California, La Jolla, California.

para congelar y mantener atún a bordo durante largos períodos, permitió el desarrollo de la pesquería en aguas distantes que, por ahí desde 1940, se extendió hacia el sur hasta las Islas Galápagos y el Golfo de Panamá. Después de la segunda guerra mundial, hubo un gran resurgimiento en la pesquería, y pronto se extendió en dirección meridional hasta cubrir toda la región de los atunes tropicales, frente a la costa occidental de las Américas (Godsil 1938; del personal del Bureau of Marine Fisheries 1949; Shimada y Schaefer 1956; Alverson 1960, 1963). Durante los años de la postguerra, se han desarrollado también importantes pesquerías comerciales de atún tropical en el Pacífico oriental, desde bases en la costa occidental de latinoamérica y en Puerto Rico, como se ha demostrado documentalmente en numerosas publicaciones de la Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT).

Además después de la segunda guerra mundial ha habido una rápida expansión de la pesquería de atún con palangre, desarrollada por el Japón en todo el mundo oceánico. En el Pacífico, la pesquería que había comenzado en el lado oeste del océano y se había expandido hacia el este, se extendió en 1956 hacia el Pacífico oriental, al este de los 130°W, y desde entonces ha aumentado en intensidad y se ha ampliado geográficamente (Suda y Schaefer 1965; Kume y Schaefer 1966).

A pesar de la importancia para los Estados Unidos de la pesca de atún tropical, especialmente para California (en 1947, por ejemplo, solamente los desembarques de atún aleta amarilla alcanzaron el 39% de la cifra total desembarcada, 60 millones de dólares, de todos los desembarques pesqueros en California [del personal del Bureau of Marine Fisheries 1949, Table 61]), antes de 1951 se había efectuado poca investigación para obtener la información concerniente a la biología, ecología, estructura de población, estadísticas vitales y a las relaciones de la captura y el esfuerzo requeridas para evaluar los recursos de los atunes y los efectos que la pesca causa en ellos. El Estado de California estableció, desde 1931, un sistema de recolección de las estadísticas de los desembarques por áreas de captura, pero sin tomar en cuenta el esfuerzo o la captura-por-esfuerzo. Los científicos del California State Fisheries Laboratory publicaron algunos trabajos que merecen calificarse de excelentes, sobre la clasificación de los atunes del Pacífico, basada en la anatomía interna, y algunos estudios de la estructura de las poblaciones basados en comparaciones morfométricas (Godsil y Byers 1944; Godsil 1948; Godsil y Greenwood 1951), de los cuales se llegó a la conclusión de que el atún aleta amarilla explotado en el Pacífico oriental, desde California hasta el ecuador, estaba constituido por una sola población entremezclada, diferente de las poblaciones al oeste, cerca del Hawaii. En el período 1934-38, Godsil intentó sin éxito la marcación de atunes aleta amarilla y barriletes con una marca de gaza, opercular, y también se realizaron algunos otros trabajos improductivos de marcación en otras partes del Pacífico (Wilson 1953). Durante 1947, en asociación con las operaciones del *Pacific Explorer*, frente a la América Central, el U.

S. Fish and Wildlife Service, ahora Bureau of Commercial Fisheries, efectuó algunos estudios cuyo resultado fue el descubrimiento y la descripción de los estados juveniles, tanto del atún aleta amarilla como del barrilete (Schaefer y Marr 1948) y en la recolección de muestras sucesivas de las frecuencias de longitud, gracias a las cuales el autor del presente estudio hizo una estimación de la edad y el crecimiento del atún aleta amarilla, lo que reveló la tasa muy rápida del crecimiento de esta especie (Schaefer 1948). Las Investigaciones Oceánicas de las Pesquerías del Pacífico, del U. S. Fish and Wildlife Service, en Honolulu, fueron iniciadas en 1949 para estudiar los atunes del Pacífico central, y sus resultados contribuyeron también al conocimiento de los stocks de los atunes tropicales en el Pacífico oriental. Pero, por lo general, en 1951 tuvimos muy poca de la información requerida para determinar la dinámica de la pesquería del atún aleta amarilla.

La pesquería iniciada en el Pacífico oriental generó una aprensión considerable con respecto a los posibles efectos en los stocks atuneros, especialmente de parte de los países latinoamericanos que veían aumentar las flotas de grandes barcos pesqueros que realizaban enormes capturas frente a sus costas. Para lograr una base científica que permitiera examinar este problema, y para la aplicación de medidas de conservación cuando fueran necesarias, se estableció, mediante una convención internacional en 1950, la Comisión Interamericana del Atún Tropical, que contrató los servicios de un Director de Investigaciones para organizar y llevar adelante los estudios científicos comenzados a principios de 1951 (CIAT 1952). El establecimiento de este nuevo grupo de investigación, con sus oficinas principales en California del Sur, en Scripps Institution of Oceanography, aparentemente estimuló también por parte de otras entidades, las actividades investigativas sobre el atún. El Estado de California inició los estudios de marcación, que originaron el prototipo de las marcas para el atún, las que han sido usadas con tan buen éxito por la CIAT y por otras entidades (Wilson 1953); el comienzo del muestreo sistemático de la frecuencia de tallas de los desembarques, prestó importante ayuda a la CIAT en la recolección de registros históricos de la pesca y el esfuerzo. El U. S. Bureau of Commercial Fisheries que se inició en 1956, mantuvo una investigación oceanográfica del Pacífico oriental en relación con los atunes tropicales, la que estuvo a cargo de un grupo del Scripps Institution of Oceanography (que todavía continúa su trabajo) y posteriormente, en 1959, estableció su propio laboratorio conocido bajo el nombre de "Tuna Resources Laboratory". El Scripps Institution of Oceanography ha efectuado también muchos estudios adicionales sobre la región, con respecto a los problemas del atún.

El trabajo de la CIAT y de las otras entidades se ha dedicado a todo lo referente a los atunes tropicales y a los peces de carnada usados en su captura. Sin embargo, la investigación se ha dedicado más intensamente al atún aleta amarilla, porque se evidenció muy pronto que esta población

mostraba los efectos de la pesca, y probablemente sería también la primera que necesitaría la aplicación de medidas conservacionistas. Debido a la investigación muy intensa y cuidadosamente programada de la CIAT, cuyos resultados se han publicado en unos once volúmenes de su serie de Boletines así como en otras revistas, y a los resultados de los estudios realizados por otras entidades, la población del atún aleta amarilla del Pacífico oriental, respecto a la cual se tenían muy pocos datos de importancia en 1951, ha venido a ser, durante los últimos quince años, una de las poblaciones de peces comerciales mejor conocida del mundo. Esta población, desde luego, como se verá más adelante, es una de las pocas para la que se dispone tanto de una serie suficiente de datos históricos referentes a la abundancia, captura y esfuerzo de pesca, como de estimativos de las estadísticas vitales, lo que permite la aplicación y la comparación de los accesos alternativos para el estudio de su dinámica (Schaefer y Beverton 1963).

IDENTIDAD DE LA POBLACION

Cualquiera que sea la teoría de la población que se emplee en el análisis del sistema depredador-presa referente al hombre y a los peces, debe ser aplicado a unidades biológicas que sean lo suficientemente homogéneas como para corresponder adecuadamente a los principios de la teoría. La base teórica de los dos procedimientos aplicados aquí al atún aleta amarilla del Pacífico oriental (Schaefer y Beverton 1963) requiere el trato con una unidad de población de presa (y de la cosecha correspondiente que de ella se obtenga) que se entremezcle libremente dentro de ella misma y que solo tenga un intercambio insignificante con otras unidades fuera de la pesquería en cuestión.

Se considera que la población de atún aleta amarilla del Pacífico oriental tropical, que es la de nuestro interés en este estudio, puede ser tratada válidamente como una unidad del stock, y la pesquería como una unidad en sí misma (en el sentido de Gulland 1964). Los resultados de varias líneas de investigación, muy recientemente resumidas y expuestas por Joseph *et al.* (1964) respaldan lo dicho anteriormente. La evidencia de mayor importancia puede ser sumariada brevemente en la siguiente forma:

Las comparaciones morfométricas demuestran que hay diferencias altamente significativas entre el atún aleta amarilla del Pacífico oriental y el de las localidades hacia el oeste, tanto a lo largo del ecuador como en cualquiera otra parte (Schaefer 1955; Royce 1964). No se han encontrado diferencias significativas entre las muestras de las diferentes áreas de pesca dentro de la pesquería del Pacífico oriental, obtenidas por barcos dedicados a la pesca de superficie que tienen su base en las Américas (Broadhead 1959).

Entre 1952 y 1962, fueron marcados 55,737 atunes aleta amarilla a lo largo de la costa de las Américas, de los cuales fueron recobrados 6,026,

algunos más de un año después de la marcación. Todos los recobros han sido hechos en el Pacífico oriental; el más lejano, fuera de los límites de distribución de la pesquería de superficie, fue un recobro obtenido de un barco palangrero japonés, unas 250 millas al oeste de las Islas Galápagos. En contraste, entre unos pocos recobros de albacora y de atún de aleta azul marcados en el Pacífico oriental, muchos han sido recobrados hacia el oeste, tan lejos como en el Japón; y de algunos pocos recobros de barrilete, marcado también en el Pacífico oriental, por lo menos tres han sido recuperados en el Pacífico central. Los recobros de atunes aleta amarilla marcados, revelan una intensa migración a lo largo de la costa (Schaefer, Chatwin y Broadhead 1961; CIAT 1966, Figura 7), pero no parece que toda la población se mezcle rápidamente en todo el límite de distribución de la pesquería. Puede haber, entonces, más de una subpoblación dentro de la región de nuestro interés. Sin embargo, como no hay límites claros que determinen las subpoblaciones, y la flota pesquera opera bastante libremente en toda el área, parece apropiado considerar el área entera como habitada por una unidad del stock (Schaefer *et al.* 1961; Joseph *et al.* 1964).

Hay extensas áreas de desove dentro del Pacífico oriental de manera que la población puede ser regenerada totalmente dentro de esta región (Joseph *et al.* 1964).

Finalmente, como se ha demostrado en varias publicaciones de la CIAT, pero particularmente en una de Schaefer (1957) y en diversos Informes Anuales, hay una estrecha relación entre los cambios en el esfuerzo de pesca y los cambios en la abundancia de las poblaciones, según se ha determinado por la captura-por-unidad-de-esfuerzo, al considerar la región del Pacífico oriental como una unidad pesquera. Esto apenas sería de esperar si el stock del Pacífico oriental fuera solamente un componente de un stock más grande que se mezclara rápidamente con otros atunes aleta amarilla más allá del límite de distribución de la pesquería. Otros aspectos de los datos de la captura y el esfuerzo, con respecto a la cuestión de la estructura de las poblaciones han sido tratados por Joseph *et al.* (1964).

No es clara la exacta delineación, mar afuera, de la región que debe ser propiamente considerada como la extensión de esta población de atún aleta amarilla. Han sido trazados límites con propósitos prácticos para tabular las estadísticas de la captura y el esfuerzo y para la aplicación de reglamentaciones (Joseph *et al.* 1964, Figura 1). Hasta aproximadamente 1956, esta delineación fue inconclusa, porque la pesquería sobre la población del Pacífico oriental estaba muy adentro de estos límites, y porque la pesquería japonesa con palangre estaba casi en su totalidad alejada hacia el oeste, más allá de cualquier límite exterior de la población que aquí nos interesa. Con la extensión, hacia el este, de la pesquería con palangre, la línea adecuada de la demarcación llega a ser un asunto de mayor interés. Sin embargo, el posible error debido a la colocación equivocada del límite,

parece insignificante en vista de la magnitud de la captura con palangre en relación con la captura de superficie en aguas cercanas a la costa. Durante 1965, por ejemplo, menos del 4% de la captura total, en peso, dentro de la llamada "área de reglamentación" (dentro de los límites de la figura a que se ha hecho referencia anteriormente) fue hecha por palangreros. Aun si se considera la captura total, al este de los 130°W, que casi seguramente comprende más del límite de distribución total significativo de esta población, la parte de la captura de atún aleta amarilla que va a la pesquería japonesa con palangre es pequeña, comparada con la pesquería de superficie cerca de la costa (Kume y Schaefer 1966).

METODOS PARA LA DETERMINACION DE LA DINAMICA DE LA PESQUERIA

Los diversos accesos para determinar los efectos de la pesca en los stocks de peces, para estimar las relaciones promedio de equilibrio entre la magnitud del stock de tallas aprovechables, la cantidad del esfuerzo de pesca aplicado a dicho stock (y a veces la edad, o la talla, a su primera exposición a la captura) y la producción resultante han sido analizados en muchos trabajos científicos como los de Ricker (1958), Dickie (1962) y Gulland (1964). Schaefer y Beverton (1963) han examinado las dos líneas principales de acceso y han demostrado que convergen cuando hay suficiente información concerniente a los peces y a la pesquería. En consecuencia, solamente es necesario un análisis muy breve para sentar las bases para comprender su aplicación a la población del atún aleta amarilla del Pacífico oriental.

Como ha sido indicado por Schaefer y Beverton (1963) y por otros antes que ellos, la biomasa del stock de peces cosechable o utilizable se aumenta por la adición de los reclutas (por la reproducción) y por el crecimiento de los individuos en el stock; y se disminuye por la muerte natural y por la cantidad de peces tomados por la pesquería. Sobre un extenso límite de distribución del esfuerzo y la consecuente tasa de mortalidad debida a la pesca, el stock puede compensarse de esta fuente adicional de mortalidad mediante el aumento de la tasa de una o de ambas entradas o por la disminución de la tasa de la salida o pérdida debida a la mortalidad natural. Como puede lograrse un equilibrio dinámico a muchos niveles diferentes del esfuerzo de pesca y de la población resultante y la captura, estamos interesados en estimar la relación del equilibrio total entre estos tres elementos en el sistema depredador-presa del hombre y los peces, para permitir la manipulación de la pesquería a fin de lograr los beneficios óptimos para el depredador, el hombre.

Un modelo muy general para describir esta dinámica puede concretarse en la fórmula

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = r(P) + g(P) - M(P) - F(X) + \eta \quad (1)$$

en la que P = biomasa del stock aprovechable a la pesca; r , g y M = tasas del reclutamiento, el crecimiento y la mortalidad natural, respectivamente (cada una es, en general, una función de la biomasa P y de su composición de edades); F = tasa de pérdida para la pesca, siendo una función del esfuerzo de pesca, X . η es una variable, debido a los cambios ambientales etc., no correlacionada con P . En la práctica, η es eliminada al promediar los períodos de tiempo, de modo que el modelo implica la descripción de acontecimientos en condiciones promedio.

En el estado permanente del equilibrio dinámico bajo condiciones promedio, $dP/dt = 0$, de modo que

$$F(X) = r(P) + g(P) - M(P) \quad (2)$$

En estas circunstancias, la tasa promedio de cosecha, dY/dt , es dada por

$$\frac{dY}{dt} = F(X)P = [r(P) + g(P) - M(P)]P \quad (3)$$

e integramos en un período conveniente, usualmente un año, para la cosecha Y , durante el período.

Idealmente este modelo podría ser aplicado al medir todas las diversas tasas elementales y su dependencia de la biomasa y de la composición de edades de la población. En la práctica esto no ha demostrado ser posible y procedemos por medio de diversas suposiciones simplificadoras.

Dos tipos generales de acceso han sido desarrollados, los cuales, según Dickie (1962), llamaremos el "modelo de tipo-logístico" y el "modelo de agrupación-dinámica".

El acceso usado más ampliamente, por lo menos hasta en años recientes, ha sido el modelo de agrupación-dinámica, también frecuentemente llamado, en su forma elaborada, el modelo Beverton-Holt. Es especialmente atractivo para ser aplicado a las pesquerías de arrastre, en las que se puede administrar la pesquería tanto por la reglamentación del esfuerzo como por la de la talla a la primera captura. Ha sido particularmente elaborado por los científicos en el Atlántico Norte, tales como Beverton y Holt (1957) y sus colegas. En este acceso se retiene la identidad de las tasas elementales, pero se hacen diversas suposiciones simplificadoras. Casi siempre se supone que M es constante, siendo independiente de la edad y de la densidad de la población. El crecimiento, en el modelo simple, se supone que es específico de la edad (a menudo es empleada la forma de ecuación de von Bertalanffy para el crecimiento

individual) pero independiente de la densidad. Para el desarrollo de la formulación del modelo véase Beverton y Holt (1957) o Schaefer y Beverton (1963). Schaefer y Beverton (1963) han examinado también los efectos de la dependencia de la densidad en estos dos factores.

Sin embargo, la suposición más crítica es la referente al reclutamiento. La relación entre el tamaño del stock en desove y del reclutamiento resultante es usualmente bastante difícil de apreciar, tanto por la falta sistemática de datos que abarquen un amplio límite de distribución de tamaños de la población, como por las grandes variaciones, influenciadas ambientalmente e independientes de la densidad en la supervivencia de las crías, mayormente evidentes en algunas de las pesquerías comerciales de aguas templadas que han sido investigadas extensamente. Ha venido a ser, entonces, usual en la aplicación de los modelos de agrupación-dinámica, evitar este problema tomando las cantidades de reclutas por unidad de tiempo como una constante, para computar así solamente el rendimiento como *captura-por-recluta*. Sin embargo, *la captura-por-recluta y la captura total serán equivalentes solamente si la cantidad de reclutas es constante en todos los tamaños del stock (y en las cantidades correspondientes del esfuerzo de pesca)*. Esto no resulta claro a menudo y, especialmente en la discusión de los diagramas de las isopletas del rendimiento (Figura 5) que ilustran el *rendimiento-por-recluta* como una función de la tasa de la pesca y de la edad a la entrada, los autores frecuentemente se refieren a ellos como si realmente representaran el *rendimiento total*, sin referencia a la suposición crítica. Como ejemplo, véase la Figura 2 y la correspondiente explicación de Dickie (1962).

Dos formas de relación entre el stock y el reclutamiento han sido presentadas. Una de ellas (Beverton y Holt 1957) estipula que el reclutamiento aumenta con el tamaño de la población a un ritmo continuo de disminución, acercándose a una asíntota superior cuando el tamaño del stock es grande. La otra (Ricker 1954, 1958) es una curva cupuliforme, con un máximo a cierto nivel intermedio del stock adulto. Schaefer y Beverton (1963) informan sobre algunos resultados del trabajo de este último para examinar los efectos de la introducción del primero de los tipos de la relación stock-reclutamiento en el modelo simple de agrupación-dinámica de Beverton y Holt. Dijeron en su informe que "Si . . . la relación entre el stock y el reclutamiento . . . es incorporada al modelo, combinada con el crecimiento dependiente de la densidad, el máximum de las curvas sería movido hacia la derecha, y con un cierto grado de dependencia del reclutamiento en el stock, se obtiene una réplica muy parecida a una parábola".

En el modelo de tipo logístico, no intentamos distinguir las tasas elementales del reclutamiento, el crecimiento y la mortalidad natural, sino que consideramos solamente su efecto resultante como una única función del tamaño de la población. Si en (1) y (2) combinamos estas tasas como

una sola función, $f(P)$, el “coeficiente del aumento natural”, obtenemos, respecto de las condiciones ambientales promedio,

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = f(P) - F(X) \quad (4)$$

y en cuanto al estado de equilibrio permanente,

$$F(X) = f(P) \quad (5)$$

y

$$\frac{dY}{dt} = PF(X) = Pf(P) \quad (6)$$

Esta debe ser integrada en el año respecto de la captura total anual de equilibrio, Y_e . Para una buena aproximación,

$$Y_e = PF(X) = Pf(P) \quad (6a)$$

en la que P y X son *ahora la población media durante el año y el esfuerzo total de pesca durante el año*, respectivamente. De modo similar, (4) y (5) son aplicadas a los promedios anuales de P , al valor anual de X , y a $\Delta P/\Delta t$ en lugar de a dP/dt , como una aproximación.

$f(P)$ es una función de P de un solo valor, monótonamente decreciente. Al valor superior de la población limitado por el ambiente, L , en la ausencia de cualquier pesquería, $f(P)$ debe ser cero. Este es el término “autoregulado negativo” necesario para describir la propiedad hemeostática por la cual la tasa del aumento de la población es regulada apropiadamente para retraerla dentro del balance con la imposición de la nueva causa de mortalidad por la pesca.

La aproximación más simple a que podemos llegar es la suposición de que $f(P)$ es lineal con P , de modo que

$$f(P) = k(L - P) \quad (7)$$

Esta corresponde a la ley “logística” o “sigmoide” de Verhulst-Pearl, del crecimiento de la población, que es una aproximación útil al crecimiento de la biomasa de muchas clases de organismos, incluyendo muchas poblaciones de peces. Sin embargo, puede ser deseable el empleo de una relación más completa si los datos lo permiten; para algunos organismos, una forma curvilínea de $f(P)$ es necesaria para describir adecuadamente el crecimiento de la población.

Como ya se ha dicho, (Schaefer 1957; Schaefer y Beverton 1963), este modelo implica que el coeficiente del aumento natural en una biomasa

dada es independiente de la composición de edades de la población, lo que no puede ser estrictamente verdadero para las poblaciones de peces. Igualmente, en esta forma del modelo, suponemos que hay una reacción inmediata a los cambios en la densidad de la población, mientras que en realidad puede haber desfases cronológicos, especialmente con respecto al stock y al reclutamiento, que pueden ser importantes para los peces de larga vida. Este modelo debe ser, entonces, usado cuidadosamente y modificado según sea requerido. Sin embargo, por las razones dadas en los trabajos que han sido citados, las suposiciones parecen ser suficientemente satisfactorias para la pesquería de atún aleta amarilla del Pacífico oriental.

El modelo de tipo logístico fue aplicado primero a esta pesquería. Posteriormente, como los datos para estimar las tasas elementales han venido a ser disponibles, hemos estado en capacidad de aplicar un modelo de agrupación-dinámica (Hennemuth 1961b), por ejemplo, el modelo simple de Beverton y Holt (1957), la formulación explícita del cual se da en la página 310 de su libro. Esta es una de las pocas pesquerías en las que se dispone de los datos para *ambos* accesos. Una comparación, y algunas conclusiones resultantes de la misma son ilustrativas.

APLICACION DEL MODELO LOGISTICO

De la (4) y la (7) tenemos

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = k(L - P) - F(X) \quad (8)$$

y, si además suponemos que el esfuerzo de pesca se mide en unidades proporcionales a la tasa de mortalidad por la pesca³, $F = cX$,

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = k(L - P) - cX \quad (9)$$

y, en equilibrio, la captura Y_e es

$$Y_e = cXP = kP(L - P) \quad (10)^4$$

Como pocas veces tenemos los datos de la captura y el esfuerzo de las pesquerías en estado permanente, porque el esfuerzo de pesca cambia continuamente, necesitamos estar en capacidad de estimar la relación del estado invariable sobre la base de los datos reales. Schaefer (1954a) desarrolló un método para lograr esto, y lo aplicó a ciertos datos de las

³ c es aquí equivalente a k_s de Schaefer (1954a, 1957) o al valor q de Holt *et al.* (1959).

⁴Como se explica en la página 121, cuando Y_e es la captura anual, P se toma como la población media durante el año, y X es el esfuerzo total durante el año.

pesquerías del mero o hipogloso y la sardina. El cambio en la población durante el año fue estimado por el cambio promedio en la población media del año precedente al siguiente año, o sea, para el año i con

$$\frac{\Delta P_i}{\Delta t} = \frac{Y_{i+1}/F_{i+1} - Y_{i-1}/F_{i-1}}{2} \quad (11)$$

y la captura de equilibrio al nivel promedio de la población en el año i fue estimada así:

$$Y_{e.i} = Y_i + \frac{\Delta P_i}{\Delta t} \quad (12)$$

En aquel trabajo (Schaefer) el valor de c requerido para estimar los valores de F , dado X , fue obtenido según los datos de los experimentos de marcación.

Se puede, entonces, con los valores estimados de P y Y_e , en una serie de años, obtener el mejor ajuste de la fórmula (10) a estos datos mediante los procedimientos estadísticos usuales. También, de la fórmula (10) podemos obtener

$$X = \frac{k}{c} (L - P) \quad (13)$$

la "línea de condiciones de equilibrio". Se puede ajustar esa línea a los valores de equilibrio estimados de X y P , correspondientes a una serie de años (Schaefer 1954a).

De la misma manera, al designar Y_i/X_i (captura-por-unidad-de-esfuerzo durante el año i) por U_i , y observando que $U_i = cP_i$, tenemos, derivada de (9) y (11), aproximando el diferencial por la diferencia finita, en el año i ,

$$cX_i = k(L - \frac{U_i}{c}) - \frac{1}{U_i} \frac{\Delta U_i}{\Delta t} \quad (14)$$

en la que $\frac{\Delta U_i}{\Delta t} = \frac{Y_{i+1}/X_{i+1} - Y_{i-1}/X_{i-1}}{2}$.

De una serie de datos suficientemente extensa sobre la captura y la captura-por-unidad-de-esfuerzo, todos los parámetros, incluyendo c , pueden ser estimados mediante procedimientos estadísticos, sin referencia a los datos de marcación. Fue desarrollada una metodología para esto, que está descrita en detalle por Schaefer (1957) y ha sido aplicada a la pesquería del atún aleta amarilla del Pacífico oriental. También ha sido analizada por Schaefer y Beverton (1963). Mediante esta metodología podemos estimar, para el modelo de (9) y de (10), las relaciones promedio entre

el esfuerzo de pesca, la captura-por-esfuerzo y la captura total, en la condición de equilibrio. Si arreglamos los términos en la fórmula (14), acumulando algunas constantes para simplicidad de la anotación, obtenemos

$$\frac{1}{c} \frac{1}{U_i} \frac{\Delta U_i}{\Delta t} = a(M - U_i) - X_i \quad (15)^5$$

De ésta fueron desarrolladas tres ecuaciones simultáneas mediante la apropiada partición de los datos correspondientes a un número de años, la solución de las cuales arroja estimaciones de las tres constantes. Se puede, entonces, escribir, para la relación de *equilibrio* del esfuerzo y de la captura-por-unidad-de-esfuerzo,

$$X = a(M - U) \quad (16)$$

que es la fórmula de la "línea de equilibrio estimada" que aparece en la Figura 1 (y que se explica más adelante). Correspondientemente, la captura total de equilibrio Y_e ,⁶ se da en la fórmula

$$\begin{aligned} Y_e &= XU = a(M - U)U \\ \text{ó} \quad Y_e &= XU = \frac{1}{a}(aM - X)X \end{aligned} \quad (17)$$

El personal de la CIAT, al comenzar su trabajo en 1951, fue *muy afortunado no solo en establecer rápidamente* un sistema de recolección de los registros completos de la captura total y de la captura-por-unidad-de-esfuerzo correspondientes a una gran muestra representativa de la flota, sino también en haber estado en capacidad de recobrar una serie comparable, de utilidad, que correspondía a años pasados, hasta 1934.

Como se indicó anteriormente, California tenía ya tempranamente establecido un buen sistema de registro de los desembarques globales en ese Estado y, desde 1932 por lo menos, por áreas generales de origen. También fue posible obtener registros históricos de utilidad sobre los desembarques en otras localidades, aun cuando éstos eran casi insignificantes en la mayoría de los años anteriores a 1950 (Schaefer 1954b, Tabla 1). Fue fácil, así, recapitular la serie correspondiente a la captura total, y establecer un sistema para la pronta recolección de esos tipos de datos gracias a los registros de los pesos descargados en los puertos de desembarque.

Por medio de un sistema de cuadernos de bitácora (Shimada y Schaefer 1956), fue posible obtener de grandes muestras representativas de la flota, localidades más exactas para la captura y records de las actividades

⁵La anotación que corresponde a los valores a y M es de Schaefer (1957).

⁶ Y_e es equivalente a Y_w de Hennemuth (1961b) ó de Beverton y Holt (1957).

diarias de cada barco que sirvieron para calcular la captura-por-unidad-de-esfuerzo. La unidad escogida fue la captura-por-día-de-pesca. Esta fue calculada, y continúa siéndolo, para las diversas clases de los diferentes tamaños de barcos y ajustada a una clase standard. Como hasta 1959 la mayoría de la captura del atún tropical fue hecha por barcos de carnada (Schaefer 1962), y solamente una pequeña parte por barcos rederos, solo los datos de los barcos de carnada fueron usados hasta 1958 para calcular la captura-por-esfuerzo. La unidad-de-esfuerzo fue el "día de pesca por un barco de carnada de un tamaño standard." Los métodos de recolección de datos y de standardización son dados por Shimada y Schaefer (1956).

Con respecto a los primeros años se dispuso de dos clases de datos para estimar la captura-por-esfuerzo. Conseguimos un número conveniente de cuadernos de bitácora que algunos capitanes de barcos habían llevado para su propio uso y amablemente los pusieron a nuestra disposición, y nos sirvieron para calcular la captura-por-día-de-pesca. Sin embargo, también logramos recobrar una serie mucho más grande de datos sobre la captura-por-día-de-ausencia-del-puerto al combinar los registros de las plantas enlatadoras de atún y del Servicio de Aduanas de los Estados Unidos. El análisis de los datos indicó que era posible estimar la captura-por-día-de-pesca, de la captura-por-día-de-ausencia, y así se hizo en cuanto a los años 1934 a 1950. Posteriormente la captura-por-día-de-pesca fue computada directamente por los registros de los cuadernos de bitácora que, de 1951 en adelante, abarcaron una gran parte de las actividades de la flota de barcos de carnada (y de la flota de rederos después de 1952). El esfuerzo total de pesca fue obtenido al dividir la captura anual total, de todos los orígenes, por el promedio anual de la captura-por-día-de-pesca. Shimada y Schaefer (1956) dan completos detalles de los métodos de análisis.

Schaefer (1957) aplicó el modelo logístico, descrito anteriormente, a la serie de datos de 1934 a 1955; los datos y los resultados aparecen en la Figura 1. Los puntos que corresponden a cada año, conectados por líneas, representan los valores anuales reales del promedio de las capturas-por-día-de-pesca realizadas por barcos de carnada, estandarizados, y del esfuerzo total de pesca. La línea a guiones que se indica como "línea-estimada-de-equilibrio" es la línea ajustada a los datos correspondientes al período 1934-1955.

$$X = 6.104 (11,246 - U) \quad (18)$$

El correspondiente valor de c es 3.806×10^{-5} (dado por Schaefer en 1957 como $1/k_2 = 26,275$).

Schaefer (1957) examinó los límites confiables en los estimativos, así como el efecto de las variaciones en el valor de c . Se encontró que, en este caso, la posición de la línea de las condiciones de equilibrio es más

bien insensitiva a las variaciones de c en un margen bastante amplio. También se demostró, sobre la base de los datos que se tenían a mano, que no había una salida observable del sistema lineal en la función $f(P)$.

En vez de presentar un gráfico separado para las ecuaciones (17) correspondientes a estos datos, las isopletras de la captura total aparecen reguladas en la Figura 1, de modo que se puede leer en este mismo gráfico el valor de la captura total correspondiente a los diversos valores de la intensidad de la pesca y de la captura-por-día-de-pesca.

Debido a los factores tecnológicos, comenzó en 1958 una rápida transición de los barcos de carnada a barcos rederos, de modo que por allí desde 1961 estos últimos barcos llegaron a ser el elemento dominante de la flota (CIAT 1966, Tabla 4). Después de 1958, fue obviamente inapropiado medir la abundancia aparente de la población de atún aleta amarilla por la captura-por-día-de-pesca de los barcos de carnada solamente. Broadhead (1962) comparó la eficiencia de los rederos y de los barcos de carnada, basado en las capturas comparativas de los barcos de los dos tipos que operaron en los mismos estratos de tiempo y área, durante los años 1959 y 1960, cuando hubo cantidades adecuadas de ambos tipos para tal comparación. Derivó de ésta una relación para convertir el esfuerzo de los rederos en el equivalente esfuerzo de los barcos de carnada (clípers), ahora empleado rutinariamente en el sistema de la CIAT. En la Figura 1 está incluida, y se indica con los puntos conectados por líneas, la serie de datos correspondientes solo a los barcos de carnada, hasta 1960. Los puntos *no* conectados por líneas, que corresponden a los años 1959 a 1965, representan los valores de la intensidad de la pesca, de la captura, y de la captura-por-día-de-pesca, sobre la base de los datos *combinados* de los rederos y los barcos de carnada, todos convertidos a los equivalentes de los barcos de carnada (clípers) mediante la relación de Broadhead.

Empleando el mismo valor de c derivado por Schaefer (1957) y usando todos los datos de la captura y el esfuerzo que presenta la Figura 1 hasta 1961 (usando los puntos estimados según los datos combinados de los rederos y los clípers correspondientes al período 1959-1961), Schaefer (1963) recalculó la línea del equilibrio estimado. La nueva línea que aparece como línea continua en la Figura 1,

$$X = 5.721 (11,310 - U) \quad (19)$$

está bien dentro del error de estimación de la línea original. Recientemente (CIAT 1966, Figura 1) ha sido calculada una nueva línea sobre la base de todos los datos hasta 1965. Tampoco esta difiere significativamente de la línea original de Schaefer, confirmando así su posible valor predictivo, aun a niveles de la intensidad de la pesca algo más allá de los registrados hasta 1955. Sería muy útil, desde luego, tener algunos puntos a niveles aun más altos de la intensidad de la pesca, para una mayor in-

vestigación de la forma de $f(P)$, pero eso podría ser muy costoso para la industria pesquera, ya que la intensidad está ahora obviamente más allá del punto del rendimiento máximo sostenible.

La relación entre el esfuerzo de pesca X y la captura total de equilibrio, correspondiente a la ecuación (18) en la fórmula (17) se presenta en la Figura 2. En el eje de las abscisas, se presenta tanto una escala de X , en términos de días-standard-de-pesca, como una escala de F , correspondiente a $c = 3.806 \times 10^{-5}$ ($F = 0.95$ para $X = 25,000$). Como se indicó anteriormente, c no se determina muy precisamente mediante el método empleado; consecuentemente, las relaciones de equilibrio ajustadas a los datos hasta 1955, con varios valores supuestos de c , fueron calculadas por Schaefer (1957, Tabla 5). En las Figuras 3 y 4 se muestran las relaciones así derivadas para Y_e como una función de X , o de F , para los valores de c correspondientes a $F_{25,000} = 0.69$ y $F_{25,000} = 1.20$, que al autor de este trabajo le parece que apoyan el valor correcto.

APLICACION DEL MODELO DE AGRUPACION-DINAMICA— RENDIMIENTO-POR-RECLUTA

El "simple" modelo de agrupación-dinámica de Beverton y Holt (1957, pag. 310) ha sido aplicado al atún aleta amarilla del Pacífico oriental por Hennemuth (1961b). Para calcular, por medio de este modelo, el rendimiento-por-recluta como una función de la tasa de mortalidad por la pesca, es necesario tener estimativos de la edad y de la tasa del crecimiento, de la tasa de la mortalidad natural, de la edad a la que los peces llegaron primero a ser disponibles a la captura y del lapso de edades durante el cual los peces están significativamente disponibles a la pesquería. De estos estimativos se puede calcular, con respecto a las tasas supuestas de la mortalidad por la pesca, y a las edades a la primera captura, o sea, a la edad o sobre la edad en que por primera vez son disponibles para la captura, el rendimiento por recluta que entra al stock a esa última edad. Para interpretar los resultados en relación con el volumen del esfuerzo de pesca, se requiere también un estimativo de la relación entre el esfuerzo de pesca y la tasa de mortalidad por la pesca.

Esta última relación había sido ya estimada mediante la aplicación del modelo logístico, y ha recibido mayor examen hasta cierto punto según los resultados de los experimentos de marcación (Fink 1965).

La edad y el crecimiento han sido determinados siguiendo los modos en las muestras de las frecuencias de tallas obtenidas en los desembarques comerciales (Hennemuth 1957 y 1961a; Davidoff 1963) y las constantes determinadas para la correspondiente curva del crecimiento de von Bertalanffy. Estos dos investigadores llegaron a resultados casi idénticos; consecuentemente, el cálculo del rendimiento-por-recluta realizado por Hennemuth (1961b) con el empleo de las constantes de von Bertalanffy deter-

minadas por él, no parece que requiera modificación de acuerdo con el estudio de la edad y el crecimiento hecho por Davidoff. Las tasas del crecimiento inferidas de las progresiones modales han sido también, hasta cierto punto, confirmadas por el crecimiento observado de los peces marcados (Schaefer *et al.* 1961).

El tamaño a la primera captura se controla en California por un mínimo legal de 7.5 libras que corresponde a 55 cm. de longitud total. Los estudios de Hennemuth (1961a y 1961b) sobre frecuencia de tallas han indicado que una clase anual viene a ser completamente disponible a la pesca alrededor de la edad de 1.5 años, de modo que la edad mínima fue tomada en esa cifra, con la disponibilidad a "filo de cuchillo" en cuanto a la aproximación en la aplicación del modelo. Hennemuth tomó como edad máxima en la pesquería, la de 4 años, aun cuando unos pocos peces en la pesquería de superficie y cantidades mayores en la pesquería con palangre son capturados a edades más avanzadas. Posteriormente hemos recalculado el rendimiento-por-recluta lo mismo con todos los otros parámetros, pero con una edad máxima de 10 años; la diferencia en los resultados es tan pequeña, que puede considerarse insignificante para los propósitos del presente estudio.

Hennemuth (1961b) estimó la tasa de mortalidad total según la pérdida promedio de varias clases anuales, después de la edad de disponibilidad plena, durante los años 1955-1959. Su mejor estimativo de la tasa de mortalidad total, Z , fue de 1.72 (límites de confianza, 1.60 a 1.85). Durante los años para los que Z fue estimada, el esfuerzo de pesca fue de unos 25,000 días-standard-de-pesca por año (véase Figura 1); con el valor de c dado por Schaefer (1957), igual a 3.806×10^{-5} , el correspondiente a F es de 0.95. El mejor estimativo de M es, entonces, 0.77. Sin embargo, como se indicó anteriormente, el valor de c puede fácilmente oscilar sobre los valores correspondientes de $F_{25,000} = 1.20$, que corresponden a los valores de M (con $Z = 1.72$) de 1.03 a 0.52. Hennemuth estimó que $M = 0.80$ era el valor más probable (habiendo sido resuelta la ecuación Beverton y Holt para una serie de valores de M a intervalos de 0.05), $M = 0.60$ como valor mínimo probable y $M = 1.00$ como valor máximo probable.

El modelo "simple" Beverton-Holt para la captura-por-recluta, según fue dado por Hennemuth (1961b) con solamente algunos cambios en la notación de Beverton y Holt (1957, pag. 310) es

$$Y_e/R = F e^{-M(t_c - t_r)} W_\infty \sum_{n=0}^3 [C_n e^{-nk(t_c - t_o)}] \\ [1 - e^{-(F+M+nk)(t_m - t_c)}] / [F + M + nk] \quad (20)$$

en la que

- F = tasa de mortalidad por la pesca
 M = tasa de mortalidad natural
 W_{∞} = peso asintótico, de la ecuación de von Bertalanffy
 k = constante de la tasa del crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy
 C_n = coeficiente numérico de términos resultantes de la expansión cúbica (“Omega” de Beverton y Holt)
 t_o = edad aparente a una longitud aparente de cero (constante de von Bertalanffy)
 t_r = edad disponible a la pesquería por primera vez
 t_c = edad a la primera captura (a la edad t_r o sobre esa edad)
 t_m = edad máxima en la pesquería
 R = número de reclutas

Con los valores indicados de las constantes del crecimiento, de t_r y t_m , y con respecto a las tres tasas de mortalidad natural especificadas antes, Hennemuth obtuvo soluciones a esta ecuación para un gran número de valores de F y de t_c . Estos fueron presentados en forma de diagramas de isopletras del rendimiento-por-recluta. En la Figura 5 se presenta el diagrama para $M = 0.80$. Y_e/R fue computado a cada punto indicado por los círculos negros. Los círculos blancos son valores integrales interpolados gracias a los cuales son diseñadas las isopletras de Y_e/R .

La relación entre el rendimiento-por-recluta y la tasa de mortalidad por la pesca a la edad corriente de la primera captura de 1.5 años está, desde luego, representada por los valores a lo largo de la línea horizontal correspondiente a esta ordenada. Esta relación ha sido representada también en la Figura 2 por la línea a guiones indicada como Y_e/R . También han sido representados en la parte inferior de la Figura 2, los valores del esfuerzo de pesca correspondientes a $F_{25,000} = 0.95$ ($c = 3.806 \times 10^{-5}$).

Como se indicó antes, $F_{25,000}$ podría bajar hasta 0.69 y subir hasta 1.20. Los valores correspondientes de M , aceptando que $Z \approx 1.72$, son alrededor de 1.05 y 0.55 (un poquito fuera de los valores extremos “probables” de Hennemuth). Los valores de Y_e/R para la misma edad a la primera captura, con estos valores de M , como una función de F o del esfuerzo de pesca, se presentan en las Figuras 3 y 4. Los valores correspondientes de c , en la forma de $1/k_2$, son indicados por Schaefer (1957).

COMPARACION DE LOS DOS MODELOS — RELACIONES INFERIDAS ENTRE EL RECLUTAMIENTO Y EL STOCK

Según la Figura 2, de acuerdo con el modelo logístico, el rendimiento promedio máximo, con nuestro “mejor” estimativo de c , es alrededor de 193×10^6 lb. con unos 34.3×10^3 días de pesca. Con respecto a los valores más bajos y más altos de c , usados para preparar las Figuras 3 y 4, los

rendimientos máximos sostenibles estimados son $223 \times 10^6 \text{ lb.}$ con $41.7 \times 10^3 \text{ días de pesca}$, y $191 \times 10^6 \text{ lb.}$ con $33.7 \times 10^3 \text{ días de pesca}$, respectivamente (véase también las Tablas 3 y 5 de Schaefer 1957). Como la intensidad de la pesca ha estado en años recientes algo por encima del valor estimado correspondiente al rendimiento máximo sostenible, y el stock reducido a un nivel por debajo del correspondiente valor óptimo, la Comisión Interamericana del Atún Tropical ha recomendado alguna restricción de la pesquería para restaurar el stock (CIAT 1966).

Según la curva Y_e/R de la Figura 2, con el valor corriente de t_e de 1.5 años (8 lbs.), el máximo, que ocurre cerca de $F = 1.2$, ha sido también sobrepasado a recientes niveles del esfuerzo de pesca. Así, aun si el reclutamiento fuera, en promedio, constante, la pesquería está un poco superexplotada. Por supuesto, de acuerdo con la Figura 5, el valor Y_e/R podría ser aumentado al elevar t_e . Esto, sin embargo, no parece factible debido a la naturaleza de la pesquería y al comportamiento de los peces (Calkins 1965).

Con el valor inferior de c considerado aquí (Figura 3), el rendimiento-máximo-por-recluta ocurre cerca de $F = 1.4$, a una intensidad de la pesca *por encima* de los niveles corrientes. Sin embargo, la curva es casi plana sobre unos 30,000 días de pesca. Consecuentemente, aun si no existiera relación entre el stock y el reclutamiento, el rendimiento total solo podría ser aumentado ligeramente a expensas de un aumento muy grande en el esfuerzo.

Para el valor más alto de c examinado (Figura 4), el máximo Y_e/R ocurre cerca de $F = 1.0$, con solamente unas 20,000 unidades de esfuerzo, muy inferior al nivel del esfuerzo de pesca a que la captura total promedio comienza a disminuir (Figura 1). Parece imposible, en consecuencia, que (a) no haya relación entre el stock y el reclutamiento y (b) que el valor de c pueda ser tan alto.

Como se ha destacado anteriormente, el modelo logístico supone que el valor $f(P)$ depende de la densidad, pero no especifica a través de qué tasa elemental, o combinación de tasas, opera la dependencia de la densidad. El modelo simple Beverton-Holt, por el contrario, *no* supone dependencia de la densidad de M . Supone que el crecimiento es específico de la edad, pero dependiente de la densidad a una edad determinada. Alguna dependencia de la densidad del crecimiento promedio está por lo tanto implícita, porque con el aumento del esfuerzo de pesca, la edad promedio es rebajada y así aumenta la tasa del crecimiento promedio.

Es interesante e ilustrativo examinar las consecuencias al suponer que *ambos*, el modelo logístico para la captura total y el modelo de agrupación-dinámica para la captura-por-recluta, empleados aquí, son correctos. Si así fuera, según las Figuras 2, 3 ó 4, como una de las curvas es para el *rendimiento total* en varios valores de X , y la otra es para el *rendimiento-por-*

recluta en varios valores de X , al dividir los valores de la primera por los valores de la segunda, con respecto a la misma X , obtenemos R (número de reclutas) como una función de X . De la fórmula (16), y del correspondiente valor de c , podemos calcular P (biomasa de la población) del valor X , capacitándonos así para graficar R como una función de P . Esto se ha hecho, para los valores de los parámetros de las tres Figuras (2, 3 y 4), en la Figura 6, que representa, en cada caso, la relación entre la biomasa de la población de peces de tallas comerciales y el número correspondiente de reclutas, por año, para el stock, implicada al aceptar las suposiciones de ambos modelos.

El número de huevos puestos, por cada desove al menos, es proporcional al peso de los peces de tallas maduras (Joseph 1963). En consecuencia, las curvas de la Figura 6 podrían representar también la relación entre las cantidades de huevos puestos y la progenie resultante, si el total del stock comercial estuviese constituido por peces maduros. Como el tamaño en la madurez es algo mayor que a la entrada en el stock comercial, por lo menos en algunas áreas (Schaefer y Orange 1956; Orange 1961) esto no es estrictamente cierto, pero es tal vez una aproximación razonable.

Las curvas de la Figura 6 recuerdan la forma cupuliforme de las curvas teóricas de Ricker (1954, 1958, pag. 239). Para examinar más exactamente el grado de correspondencia, podemos emplear la transformación descrita por Ricker (1958), debida a Rounsefell, que da como resultado una relación lineal en la función de Ricker. Las curvas de la Figura 6 han sido graficadas, transformadas de esa manera, en la Figura 7. Las curvas transformadas no son muy lineales, pero sí lo suficiente, de modo que, para datos actuales, sería improbable que la diferencia fuera notada. Así, contrariamente, al introducir la función de Ricker correspondiente a la relación del reclutamiento del stock, en el modelo Beverton-Holt, la ecuación (20) proporciona una relación resultante entre el esfuerzo y la pesca total de equilibrio, bastante similar al modelo logístico de la ecuación (17).

Sería, por supuesto, de un gran interés comparar los estimativos directos de la población y del reclutamiento resultante con la relación del reclutamiento del stock de la Figura 6. Tenemos estimativos de las cantidades relativas de reclutas correspondientes a las clases anuales, que se originan del desove de las poblaciones de 1954 hasta 1962, derivados de la captura-por-esfuerzo, por cantidades, de cada clase anual conforme pasa por la pesquería (CIAT 1966; Davidoff inédito). También tenemos, desde luego, estimativos del stock de origen según la captura-por-esfuerzo de la pesquería (Figura 1). Desafortunadamente, como puede verse en la Figura 1 (usando $c = 3.806 \times 10^{-5}$ correspondiente a $M = 0.80$ en la Figura 6, por ejemplo), los valores estimados de P en esta serie de años oscila solamente de unos 110×10^6 lbs. a 210×10^6 lbs. y, sobre esta escala, (Figura 6), el reclutamiento esperado es casi el mismo en todos los valores

de P . En vista de esto y de la dispersión considerable de los valores estimados de la fuerza de las clases anuales, probablemente debido en parte a los diversos errores de medición, así como a las diferencias reales, no pueden deducirse conclusiones útiles de estos datos. Desafortunadamente no disponemos de datos para estimar el reclutamiento en lo que respecta a niveles más altos de la abundancia de la población durante los primeros años de la pesquería. Tampoco, con una administración afortunada de la pesquería, es probable que experimentemos niveles bajos en la abundancia de la población, los que proporcionarían datos de observación para el lado izquierdo de las curvas de la Figura 6.

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA

- Alverson, F. G. 1960. Distribution of fishing effort and resulting tuna catches from the eastern tropical Pacific by quarters of the year, 1951-1958 [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, **4**(6): 319-446.
- . 1963. Distribution of fishing effort and resulting tuna catches from the eastern tropical Pacific Ocean, by quarters of the year, 1959-1962 [in English and Spanish]. *Ibid.*, **8**(6): 317-379.
- Beverton, R. J. H., and S. J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Min. Agr., Fish and Food (U. K.), Fish. Investig., Ser. II*, 19: 533 p.
- Broadhead, G. C. 1959. Morphometric comparisons among yellowfin tuna *Neothunnus macropterus*, from the eastern tropical Pacific Ocean [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, **3**(8): 353-392.
- . 1962. Recent changes in the efficiency of vessels fishing for yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean [in English and Spanish]. *Ibid.*, **6**(7): 281-332.
- Calkins, T. P. 1965. Variation in size of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) within individual purse-seine sets [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, **10**(8): 463-524.
- Dickie, L. M. 1962. Effects of fishing regulations on the catch of fish. *In Economic Effects of Fishery Regulations*, *FAO Fish. Rep.*, **5**: 102-133.
- Davidoff, E. B. 1963. Size and year class composition of catch, age and growth of yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, **8**(4): 199-251.
- Fink, B. D. 1965. Estimates, from tagging experiments, of mortality rates and other parameters respecting yellowfin and skipjack tuna [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, **10**(1): 1-82.
- Godsil, H. C. 1938. The high seas tuna fishery of California. *Calif. Div. Fish and Game, Fish Bull.*, **51**: 41 p.

- _____. 1948. A preliminary population study of the yellowfin tuna and the albacore. *Ibid.*, **70**: 90 p.
- _____, and R. D. Byers. 1944. A systematic study of the Pacific tunas. *Ibid.*, **60**: 131 p.
- _____, and E. C. Greenhood. 1951. A comparison of the populations of yellowfin tuna, *Neothunnus macropterus*, from the eastern and central Pacific. *Ibid.*, **82**: 33 p.
- Gulland, J. A. 1964. Manual of methods of fish population analysis. F. A. O. Fisheries Technical Paper No. 40 (FIb/T40). Rome.
- 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*) [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., **2**(5): 171-244.
- _____. 1961a. Size and year class composition of catch, age and growth of yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean for the years 1954-1958 [in English and Spanish]. *Ibid.*, **5**(1): 1-112.
- _____. 1961b. Year class abundance, mortality and yield-per-recruit of yellowfin tuna in the eastern Pacific Ocean, 1954-1959 [in English and Spanish]. *Ibid.*, **6**(1): 1-51.
- Holt, S. J., J. A. Gulland, C. Taylor, and S. Kurita. 1959. A standard terminology for fishery dynamics. Jour. Cons. Int. Explor. Mer., **24**: 239-242.
- I. A. T. T. C. 1952. Inter-American Tropical Tuna Commission, Annual Report for the years 1950 and 1951, La Jolla, California, 1952, 58 p.
- _____. 1966. Annual Report of the Inter-American Tropical Tuna Commission, 1965. La Jolla, California, 1966. 106 p.
- Joseph, J. 1963. Fecundity of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) from the eastern Pacific Ocean [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., **7**(4): 255-292.
- _____, F. G. Alverson, B. D. Fink, and E. B. Davidoff. 1964. A review of the population structure of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the eastern Pacific Ocean [in English and Spanish]. *Ibid.*, **9**(2): 53-112.

- Kume, Susumu, and M. B. Schaefer. 1966. Studies on the Japanese long-line fishery for tuna and marlin in the eastern tropical Pacific Ocean during 1963 [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, **11**(3): 101-170.
- Orange, C. J. 1961. Spawning of yellowfin tuna and skipjack in the eastern Tropical Pacific, as inferred from studies of gonad development [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.*, **5**(6): 457-526.
- Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. *Jour. Fish. Res. Bd. Canada*, **11**: 559-623.
- . 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Bd. Canada, Bull.*, **119**: 300 p.
- Royce, W. F. 1964. A morphometric study of yellowfin tuna, *Thunnus albacares* (Bonnaterre). *U. S. Fish and Wildl. Serv., Fish Bull.*, **63**(2): 395-443.
- Schaefer, M. B. 1948. Size composition of catches of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) from Central America, and their significance in the determination of growth, age and schooling habits. *U. S. Fish and Wildl. Serv., Fish Bull.*, **51**(44): 197-206.
- . 1954a. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries [in English and Spanish]. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.* **1**(2): 27-56.
- . 1954b. Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1953. *Ibid.*, Ann. Rep. for 1953, App. A, 18-50 p.
- . 1955. Morphometric comparison of yellowfin tuna from Southeast Polynesia, Central America, and Hawaii [in English and Spanish]. *Ibid.*, **1**(4): 89-136.
- . 1957. A study of the dynamics of yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean [in English and Spanish]. *Ibid.*, **2**(6): 245-285.
- . 1962. Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1961. *Ibid.*, Ann. Rep. for 1961, App. A, 44-103 p.

- _____. 1963. Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1962. *Ibid.*, Ann. Rep. for 1962, App. A, 35-88 p.
- _____, and J. C. Marr. 1948. Spawning of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) in the Pacific Ocean off Central America, with descriptions of juveniles. U. S. Fish and Wildl. Serv., Fish Bull., **51**(44): 187-196.
- _____, 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 [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., **1**(6): 281-349.
- _____, B. M. Chatwin, and G. C. Broadhead. 1961. Tagging and recovery of tropical tunas, 1955-1959 [in English and Spanish]. *Ibid.*, **5**(5): 341-455.
- _____, and R. J. H. Beverton. 1963. Fishery dynamics—their analysis and interpretation, p. 464-483. *In* The Sea, M. N. Hill [ed.], Vol. 2, Interscience, New York.
- Shimada, B. M., and M. B. Schaefer. 1956. A study of changes in fishing effort, abundance, and yield for yellowfin and skipjack tuna in the eastern tropical Pacific Ocean [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., **1**(7): 351-469.
- Staff, Bureau of Marine Fisheries. 1949. The commercial fish catch of California for the year 1947 with an historical view, 1916-1947. Calif. Div. of Fish and Game, Fish Bull., **74**: 267 p.
- Suda, Akira, and M. B. Schaefer. 1965. General review of the Japanese tuna long-line fishery in the eastern tropical Pacific Ocean 1956-1962 [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., **9**(6): 305-462.
- Wilson, R. C. 1953. Tuna marking, a progress report. Calif. Fish and Game, **39**(4): 429-442.