

ISSN: 0074-0993

**INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION  
COMISIÓN INTERAMERICANA DEL ATÚN TROPICAL**

Bulletin—Boletín

Vol. 22, No. 3

**A MODEL OF THE PELAGIC ECOSYSTEM IN THE  
EASTERN TROPICAL PACIFIC OCEAN**

**UN MODELO DEL ECOSISTEMA PELÁGICO EN EL  
OCÉANO PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL**

by—por

**Robert J. Olson and—y George M. Watters**

La Jolla, California

2003

The Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC) operates under the authority and direction of a convention originally entered into by Costa Rica and the United States. The convention, which came into force in 1950, is open to adherence by other governments whose nationals fish for tropical tunas in the eastern Pacific Ocean. Under this provision Panama adhered in 1953, Ecuador in 1961, Mexico in 1964, Canada in 1968, Japan in 1970, France and Nicaragua in 1973, Vanuatu in 1990, Venezuela in 1992, El Salvador in 1997, Guatemala in 2000, Peru in 2002, and Spain in 2003. Canada withdrew from the Commission in 1984.

Additional information about the IATTC and its publications can be found on the inside back cover of this report.

La Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT) funciona bajo la autoridad y dirección de una convención establecida originalmente por Costa Rica y los Estados Unidos. La Convención, vigente desde 1950, está abierta a la afiliación de otros gobiernos cuyos ciudadanos pescan atunes en el Océano Pacífico oriental. Bajo esta estipulación, Panamá se afilió en 1953, Ecuador en 1961, México en 1964, Canadá en 1968, Japón en 1970, Francia y Nicaragua en 1973, Vanuatu en 1990, Venezuela en 1991, El Salvador en 1997, Guatemala en 2000, Perú en 2002, y España en 2003. Canadá se retiró de la Comisión en 1984.

Información adicional sobre la CIAT y sus publicaciones puede ser encontrada en la parte interna posterior de la cubierta de este informe.

## COMMISSIONERS—COMISIONADOS

### **COSTA RICA**

Ligia Castro  
George Heigold  
Asdrubal Vásquez

### **ECUADOR**

Lucía Fernández de De Genna  
Luis Torres Navarrete

### **EL SALVADOR**

Manuel Calvo Benavides  
Mario González Recinos  
Jorge López Mendoza  
José Emilio Suadi Hasbun

### **ESPAÑA—SPAIN**

### **FRANCE—FRANCIA**

Didier Ortolland  
Daniel Silvestre  
Sven-Erik Sjoden  
Xavier Vant

### **GUATEMALA**

Pablo Girón Muñóz  
Fraterno Díaz Monge

### **JAPAN—JAPÓN**

Katsuma Hanafusa  
Yoshiaki Ito  
Yamato Ueda

### **MÉXICO**

María Teresa Bandala Medina  
Guillermo Compeán Jiménez  
Michel Dreyfus León  
Jerónimo Ramos Sáenz-Pardo

### **NICARAGUA**

Miguel A. Marengo Urcuyo  
Sergio Martínez Casco

### **PANAMÁ**

Arnulfo L. Franco Rodríguez

### **PERÚ**

Leoncio Alvarez  
Gladys Cárdenas  
Alberto Hart

### **USA—EE.UU.**

Scott Burns  
Robert Fletcher  
Rodney McGinnis  
Patrick Rose

### **VANUATU**

John Roosen  
Anthony N. Tillett  
Edward E. Weissman

### **VENEZUELA**

Daniel Novoa Raffalli  
Nancy Tablante

*Director—Director*  
Robin Allen

*Headquarters and Main Laboratory—Oficina y Laboratorio Principal*  
8604 La Jolla Shores Drive  
La Jolla, California 92037-1508, U.S.A.  
[www.iatcc.org](http://www.iatcc.org)

**INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION**  
**COMISIÓN INTERAMERICANA DEL ATÚN TROPICAL**

Bulletin—Boletín

Vol. 22, No. 3

**A MODEL OF THE PELAGIC ECOSYSTEM IN THE  
EASTERN TROPICAL PACIFIC OCEAN**

**UN MODELO DEL ECOSISTEMA PELÁGICO EN EL  
OCÉANO PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL**

by—por

**Robert J. Olson and—y George M. Watters**

La Jolla, California

2003

## CONTENTS—INDICE

### ENGLISH VERSION—VERSIÓN EN INGLES

	Page
ABSTRACT .....	135
INTRODUCTION .....	135
ECOPATH WITH ECOSIM .....	136
THE ETP MODEL .....	137
SENSITIVITY ANALYSIS .....	140
MODEL REVIEW .....	141
FITTING THE MODEL TO HISTORICAL DATA .....	144
DISCUSSION .....	145
ACKNOWLEDGEMENTS .....	146

---

<b>FIGURES—FIGURAS</b> .....	148
------------------------------	-----

---

<b>TABLES—TABLAS</b> .....	152
----------------------------	-----

---

### VERSIÓN EN ESPAÑOL—SPANISH VERSION

	Página
RESUMEN .....	189
INTRODUCCIÓN .....	189
ECOPATH CON ECOSIM .....	190
EL MODELO DEL POT .....	192
ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD .....	194
REVISIÓN DEL MODELO .....	196
AJUSTE DEL MODELO A DATOS HISTÓRICOS .....	199
DISCUSIÓN .....	200
RECONOCIMIENTOS .....	201

---

<b>REFERENCES—REFERENCIAS</b> .....	203
-------------------------------------	-----

---

<b>APPENDIX—ANEXO</b> .....	211
-----------------------------	-----

# A MODEL OF THE PELAGIC ECOSYSTEM IN THE EASTERN TROPICAL PACIFIC OCEAN

by

Robert J. Olson and George M. Watters<sup>1</sup>

## ABSTRACT

Recent calls for a more holistic approach to fisheries management have motivated development of trophic mass-balance models of ecosystems that underlie fisheries production. We developed a model hypothesis of the pelagic ecosystem in the eastern tropical Pacific Ocean (ETP) to gain insight into the relationships among the various species in the system and to explore the ecological implications of alternative methods of harvesting tunas. We represented the biomasses of and fluxes between the principal elements in the ecosystem with Ecopath, and examined the ecosystem's dynamic, time-series behavior with Ecosim. We parameterized the model for 38 species or groups of species, and described the sources, justifications, assumptions, and revisions of our estimates of the various parameters, diet relations, fisheries landings, and fisheries discards in the model. We conducted sensitivity analyses with an intermediate version of the model, for both the Ecopath mass-balance and the dynamic trajectories predicted by Ecosim. The analysis showed that changes in the basic parameters for two components at middle trophic levels, Cephalopods and *Auxis* spp., exert the greatest influence on the system. When the Cephalopod  $Q/B$  and *Auxis* spp.  $P/B$  were altered from their initial values and the model was rebalanced, the trends of the biomass trajectories predicted by Ecosim were not sensitive, but the scaling was sensitive for several components. We described the review process the model was subjected to, which included reviews by the IATTC Purse-seine Bycatch Working Group and by a working group supported by the National Center for Ecological Analysis and Synthesis. We fitted the model to historical time series of catches per unit of effort and mortality rates for yellowfin and bigeye tunas in simulations that incorporated historical fishing effort and a climate driver to represent the effect of El Niño-Southern Oscillation-scale variation on the system. The model was designed to evaluate the possible ecological implications of fishing for tunas in various ways. We recognize that a model cannot possibly represent all the complexity of a pelagic ocean ecosystem, but we believe that the ETP model provides insight into the structure and function of the pelagic ETP.

**Key words:** EASTERN TROPICAL PACIFIC, ECOPATH WITH ECOSIM, ECOSYSTEM MODELING, FOOD WEB, TUNA

## INTRODUCTION

An ecosystem approach to fisheries management is important for maintaining sustainable fisheries and healthy ecosystems (FAO 1995, NRC 1999). Although the objectives of ecosystem-based management are difficult to define, a general awareness exists that modeling is an important tool for exploring the ecological consequences of fishing and improving our knowledge of how ecosystems function. Although ecosystem models are not yet tools for fisheries management, they are complimentary to single-species fisheries models in that they have the potential for predicting the unforeseen effects of trophic interactions. Awareness of this has led to the development of multispecies trophic models that explicitly incorporate the effects of fisheries exploitation on the system.

---

<sup>1</sup> Present address: NOAA, Pacific Fisheries Environmental Laboratory, Pacific Grove, California, USA.

Open-ocean ecosystems are large, complex, and difficult to sample. The eastern tropical Pacific Ocean (ETP) contains some of the most productive waters of the world's oceans (Barber and Chavez 1986). The top levels of the pelagic food web comprise large tunas, dolphins, sharks, billfishes, and other species. Many of these predators are targeted by, or are bycatches of, large international fisheries. The data from these fisheries are the principal sources of information about the pelagic ecosystem. However, fisheries data are not available for many of the non-target species (exceptions are recent data for large species, see Hall 1998). Scientific surveys are an alternative for some species, but they are expensive, time-consuming, and impractical in the pelagic open ocean.

The best strategy, at this time, for improving our understanding of the ecosystem is to develop models that, based on the best available information, 1) represent the life histories of the principal elements of the ecosystem, 2) describe, based on studies of diet and consumption rates, how biomass flows among them, and 3) represent the size and species composition of the catches of the various fisheries. The models should be capable of providing answers to "what if" questions about the possible outcomes of alternative fishing policies. If modeling indicates that certain species or groups of species are more sensitive than others to the ecological effects of fishing (*i.e.* substantial biomass changes of non-target species resulting from a change in fishing rate), then future studies, including assessments and monitoring, could be focused on those species or groups.

At its 58th meeting, in June 1997, the Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC) established the Working Group on Bycatch to examine the issue of bycatches and discards of all species taken in the purse-seine fishery for tunas in the eastern Pacific Ocean. One of the terms of reference for the Working Group was "to define the relationships among bycatch and target species with special reference to the sustainability of the catches of all such species." This was the initial impetus for developing an ecosystem model for the ETP. Our objective was to develop an hypothetical description of the ecosystem in pelagic waters of the ETP.

### ECOPATH WITH ECOSIM

The ecosystem model of the pelagic ETP was developed using Ecopath with Ecosim (EwE) (Walters *et al.* 1997, Christensen *et al.* 2000, Walters *et al.* 2000). EwE has been used to develop many ecosystem models in the Pacific Ocean and elsewhere (*e.g.* Christensen and Pauly 1993). Ecopath provides a framework for the construction of mass-balance models of ecosystems. The mass-balance is generated from estimates of how abundant the resources are (biomasses), the productivity or mortality rates of the resources, how they interact (diet compositions and food consumption rates), and how efficiently the resources are utilized in the ecosystem. Given the description of the ecosystem in Ecopath, its dynamic, time-series behavior is examined using Ecosim.

In Ecopath, the energy input and output of all model components must balance, so that

$$\text{consumption} = \text{production} + \text{respiration} + \text{unassimilated food.} \quad (1)$$

The production ( $P$ ) of each component  $i$  is the sum of the catches ( $Y$ ), predation mortality ( $M2$ ), biomass accumulation ( $BA$ ), net migration ( $E$ ), and other mortality ( $MO$ ),

$$P_i = Y_i + B_i M2 + E_i + BA_i + MO. \quad (2)$$

$B_i$  is the biomass of component  $i$ ,  $MO_i = P_i(1 - EE_i)$ , where  $EE_i$  is the ecotrophic efficiency.  $EE$  is defined as the proportion of the annual production that is consumed or harvested within the system.

Equation (2) can be re-expressed as:

$$B_i(P/B)_i EE_i - \sum_{j=1}^n B_j(Q/B)_j DC_{ij} - Y_i - E_i - BA_i = 0, \quad (3)$$

where  $P/B_i$  is the production/biomass ratio,  $Q/B_i$  is the consumption/biomass ratio, and  $DC_{ij}$  is the fraction of prey  $i$  in the average diet of predator  $j$ .

In Ecosim, the biomass dynamics of all ecosystem components that occupy trophic levels higher than 1.0 are determined by

$$\frac{\partial B_i}{\partial t} = g_i \sum_{j=1}^n c_{ji} (B_i, B_j) - M_i B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n c_{ij} (B_i, B_j). \quad (4)$$

The change in biomass of component  $i$  ( $B_i$ ) per unit time ( $t$ ) equals biomass accumulation less three types of losses. Biomass accumulation is the sum of the predation by component  $i$  on its prey (indexed by  $j$ ) multiplied by the gross efficiency  $g_i$  of component  $i$ . The function  $c_{ji}(B_i, B_j)$  predicts the consumption of component  $j$  by component  $i$  from their respective biomasses (see Walters *et al.* 1997 for the details on this function). Losses are from nonpredation natural mortality ( $M_i$ ), fishing mortality ( $F_i$ ), and the consumption of component  $i$  by its predators.

In Ecosim, the biomass of component  $i$  that is vulnerable to predation by component  $j$  ( $V_{ij}$ ) is a function of a vulnerability rate ( $v$ ).

$$\frac{\partial V_{ij}}{\partial t} = v(B_i - V_{ij}) - vV_{ij} - a_{ij}V_{ij}B_j, \quad (5)$$

where  $a_{ij}$  is the effective rate at which predator  $j$  searches for prey  $i$ . The vulnerable biomass increases from exchange with a pool of invulnerable biomass,  $v(B_i - V_{ij})$ , and decreases when prey return to the invulnerable condition ( $vV_{ij}$ ) or by predation ( $a_{ij}V_{ij}B_j$ ). When  $v$  is small, the flows between predators and prey are controlled mostly by variations in prey biomass, *i.e.* control is bottom-up. When  $v$  is large, these flows are controlled mostly by variations in predator biomass, *i.e.* control is top-down. We estimated one vulnerability rate for all predator-prey links in the model.

EwE requires the following input parameters for each ecosystem component:  $B$ ,  $P/B$ ,  $Q/B$ ,  $EE$ , assimilation efficiency, diet composition, retained catches (called landings in EwE), discarded catches (called discards in EwE), and ontogenetic transition parameters for groups comprised of split pools (*e.g.* Small marlins and Large marlins). Ontogenetic transition parameters govern the transition from small to large components; these are parameters such as the growth rate and the age when the transition occurs. Of the first four parameters listed in this paragraph, either  $B$  or  $EE$  can be left as an unknown (for each component) and estimated by solving the set of simultaneous linear equations in Ecopath (equation 3).

## THE ETP MODEL

### Scope

Our model of the pelagic ecosystem in the ETP covers the area circumscribed by 20°N, 20°S, 150°W, and the approximate boundary of the shelf break along the coast of the Americas, approximately 32.8 million km<sup>2</sup>. We assumed that immigration to this region is balanced by emigration out of the region. We averaged the parameter estimates for the 1993-1997 period whenever possible. We used units of tons·million km<sup>-2</sup> and yearly rates.

Our final version of the model (ETP7) had 38 components (Table 1a). We chose the model components to include the principal exploited species (*e.g.* tunas and marlins), functional groups (*e.g.* sharks and cephalopods), sensitive species (*e.g.* sea turtles and dolphins), and a species that resides in the system for only part of the year (Pacific bluefin tuna). Some taxa were segregated into ontogenetic components for two reasons. First, the species that become very

large as adults undergo considerable trophic ontogeny, and their prey encompass several components of the model during their life history. Second, many of these taxa are caught by different fishing gears at different sizes. We separated some taxa into two ontogenetic components according to the size ranges in Table 1a. Other taxa also undergo trophic ontogeny during development, but we represented them by only one component due to a lack of data.

In defining the model components, we took several factors into account. The taxonomic scale of the available information often influenced which taxa we grouped into model components. The information included basic differences in the biology and habitat of the animals. For example, species and functional groups were separated based on whether they occupy epipelagic *versus* mesopelagic habitats; some of the predators (*e.g.* yellowfin tuna) specialize on epipelagic prey and others (*e.g.* bigeye tuna) on mesopelagic prey. Little information was available for some taxa, and we chose to lump similar taxa into functional groups (*e.g.* Cephalopods and Miscellaneous epipelagic fishes).

### **Parameters**

We based our estimates of the input parameters for each model component (Tables 2a and 3a) on a variety of sources (Table 4a). We utilized published values whenever possible. We also employed unpublished data and reports for estimates of diet composition,  $B$ ,  $Q/B$ , retained catches, and discards. We fitted regression trees (Breiman *et al.* 1984) to data from a food habits study to account for temporal and spatial variability in the diet compositions of certain predators. We used stock assessments for estimates of  $B$  and  $P/B$  (assuming  $P/B = Z$ ), and analyzed fisheries data to obtain other estimates of  $P/B$ , ontogenetic parameters, retained catches, and discards. For some components, we assigned  $EE$ 's based on our assumptions of the relative magnitude of  $F$  versus  $M$ . If  $F$  was assumed to be low relative to  $M$ , we assigned a low  $EE$ . If  $F$  was assumed to be about equal to  $M$ , we assumed  $EE = 0.5$ . If  $F$  was assumed to be high relative to  $M$ , we assigned a high  $EE$ . Thus, we assumed that  $EE$  (defined as the fraction of production used within the system) depends largely on fishing mortality. We multiplied abundance estimates from line-transect surveys by estimates of mean weight to obtain some estimates of  $B$  (*e.g.* Toothed whales and Spotted and Mesopelagic dolphins). Assuming purse-seine catchability is strictly size-specific, we used size-specific catchability coefficients for yellowfin tuna to scale catches per unit of effort (CPUEs) and thereby estimate  $B$  for various bycatch species by set type. We used the meta-analysis of Pauly (1980) to obtain estimates of  $P/B$  for several components. We also made a variety of other assumptions to derive estimates for parameters about which information was lacking. These assumptions typically took the form of applying information from one component to another component for which that information is lacking (*e.g.* adjusting estimates of  $Q/B$  from bioenergetics studies of yellowfin tuna for application to bigeye tuna). We summarize the sources, justifications, and assumptions for our initial and revised estimates of  $B$ ,  $P/B$ ,  $Q/B$ ,  $EE$ , and diet composition in Table 4a. We note that there is large uncertainty associated with the parameters for many of the components. We attempted to identify the parameters and components for which we had the least reliable information (Appendix Tables 1a and 2a, footnotes), and evaluated the sensitivity of the model to parameter uncertainty.

We calculated the amount of unassimilated food for each predator component ( $U/Q$ , Table 2a) based on the proximate composition of their prey. We obtained the proximate composition of the prey taxa from Sidwell (1981) and Bykov *et al.* (2000). Phillips (1969) presented mean digestibilities of dietary protein, fat, and carbohydrate (0.9, 0.85, and 0.4 respectively). For protein, we also subtracted a portion for nitrogenous excretion (Brett and Groves 1979), resulting in an overall adjustment of 0.7. We calculated the available portions of protein, fat, and carbohydrate in the prey as the digestibility of each multiplied by the proportion (by wet weight) of each



in each prey component. We calculated  $U/Q$  for most prey components as the sum of the unavailable portions (1 – available) of protein, fat, and carbohydrate, adjusted to 100 percent. We assigned the unavailable portion of zooplankton prey based on information of Shannon and Jarre-Teichmann (1999), and that of phytoplankton and available detritus based on information from Valiela (1984).  $U/Q$  for each predator component was the sum of the unavailable portions of their prey weighted by the proportions of each prey component in the diet.

We estimated fishery landings and discards, averaged over 1993-1997, for each model component by fishing gear (purse seine, longline, and pole-and-line) and fishing mode (sets on tunas associated with dolphins, sets on tunas associated with floating-objects, and sets on unassociated tunas by purse seiners) (Tables 5a and 6a) (see Hall (1998) for a discussion of fishing methods in the eastern Pacific Ocean tuna fishery). We obtained the catch data from IATTC databases. Small, localized coastal, artisanal, and recreational fisheries were not included in the model due to a shortage of data.

Ontogenetic transition parameters are required for the taxa that are separated into two ontogenetic components, or split pools (Table 7a). These include life-history information from growth functions, weight-length relationships, reproductive parameters, and recruitment parameters. We summarize the sources, justifications, and assumptions for our initial and revised estimates of these parameters in Table 8a. Note that default values are used for the parameters describing the minimum and maximum relative time the animals may spend in the small components. We used these values because, according to Christensen *et al.* (2000), Ecosim simulations are very sensitive to this parameter and the default values are recommended. Similarly, 0.8 is recommended by Christensen *et al.* (2000) for the proportion of increase in food intake used for growth. We estimated all other ontogenetic transition parameters for each component with split pools (Tables 7a and 8a). We used growth models to make the initial estimates of the minimum and maximum relative time the animals may spend in the small stages (references in Table 8a, estimates in Appendix Table 3).

In Ecosim, we used the default values for the following “Group information” parameters. These included “Maximum relative  $P/B$ ” (2.0), “Maximum relative feeding time” (2.0), “Feeding time adjust rate” (0.5), “Predator effect on feeding time” (0.0), “Density-dependent catchability” (1.0), and “ $Q_{bmax}/Q_{bo}$  (for handling time)” (1000). For the “Fraction of ‘other’ mortality sensitive to changes in feeding time,” we used 0.0 for components comprised of large individuals and apex predators, 0.5 for medium-size fishes that are eaten by the upper-level predators, and 1.0 for the small prey components.

### ***Balancing the model***

Our initial set of parameter estimates (ETP1; Appendix Tables 1a and 2a) did not produce a balanced model in Ecosim. In the unbalanced model, the estimated predation on some components was greater than the estimated production of those components. This was caused by overestimated consumption rates and/or biomasses of the predators, underestimated production rates and/or biomasses of the prey, or unreliable diet data. We made adjustments to several parameters and components, depending on our relative confidence in the initial parameter estimates. Our confidence ratings were subjective and based on assessments of data quality, the number and tenability of assumptions, *etc.* Parameter estimates of low confidence (Appendix Tables 1a and 2a) were adjusted more often and to a greater degree than those of medium confidence. Whenever possible, we did not adjust parameters in which we had relatively high confidence. We also had difficulties balancing the first draft of the model because cannibalism estimates within some components were excessive relative to their own production rates. In ETP1 (Appendix), cannibalism was problematic in the two cephalopod components and in the Zooplankton component.

We solved this problem by aggregating the Epipelagic and Mesopelagic cephalopods into one Cephalopod component, and disaggregating the Zooplankton component into two zooplankton components based on size and feeding habits.

After balancing ETP1, we made additional changes to ETP2. We removed Large and Small wahoo from the Large and Small miscellaneous piscivores because wahoo are consumed by different predators than are the carangids and other small pelagic fishes. We then combined the Large and Small miscellaneous piscivores into one component. We omitted Anchovies as a component and combined them with the Miscellaneous epipelagic fishes because they are eaten in only a small part of the ETP, and balancing their consumption requirements incorrectly implied excessively high production rates of zooplankton throughout the system. In some cases, we removed an unreliable biomass estimate and replaced it by an estimate of *EE*. These and subsequent revisions took the model through the most recent version, ETP7, which is described in Tables 2a and 3a.

We summarize the principal adjustments in the model parameters required to balance the model in Table 4a (see those marked with footnote 3). Our adjustments to the diet matrix can be viewed by comparing Table 3a and Appendix Table 2a.

### SENSITIVITY ANALYSIS

The model is one of several possible hypotheses describing the pelagic ecosystem in the ETP. Much of the information synthesized in this model is uncertain (see footnotes in Appendix Tables 1a and 2a). We considered the sensitivity of an intermediate version of the model (ETP5), both for the Ecopath mass-balance and the dynamic trajectories predicted by Ecosim. First, we varied the basic input parameters *B*, *P/B*, *Q/B*, and *EE* by -50% and +50% (in steps of 10%) for each component and calculated the resulting percent change in each of the input parameters that are computed by Ecopath (Table 2a, footnote 1) for all other components. We summarized the results of this analysis with a sensitivity index (Figure 1). The index is the count of the parameters affected by  $\pm 30\%$  or more for each component.

The Ecopath mass-balance was relatively insensitive to parameter values for most components (Figure 1). Varying the parameters for four components occupying top trophic levels (Large and Small marlins, Small sharks, and Toothed whales), one component in the middle (Skipjack tuna), and three components near the bottom of the food web (Primary consumers, Secondary consumers, and Miscellaneous epipelagic fishes) indicated low-medium model sensitivity. Model sensitivity was zero for the Baleen whales.

The initial sensitivity analysis showed that changes in the parameters of two components, Cephalopods and *Auxis* spp., exert the greatest influence on the system (Figure 1). These components occupy middle trophic levels, and many of the upper-level predators prey on these components. Little is known about *Auxis* spp. and about the many species of cephalopods in the ETP, and studies of these two groups might be the most efficient way to improve our knowledge of the ETP ecosystem.

Because the Ecopath mass-balance was most sensitive to parameters for Cephalopods and *Auxis* spp., we concentrated the second part of the sensitivity analysis on these two components. We evaluated the sensitivity of the biomass trajectories predicted by Ecosim to changes in the basic parameters for these components in ETP5. We changed *P/B*, *Q/B*, and *EE* for the Cephalopods and *Auxis* spp. by 20%, 30%, and 50%, and evaluated the fits of the predicted biomasses to CPUE data for yellowfin tuna (Figure 31 from IATTC 1999a). Reductions in the sum of squares (SS) of the fits, indicating an improvement over the initial values, occurred in only a few cases (Table 9). SS improvements were slight, and in most cases the fits were worse. For the Cephalopods, 5 of the 14 fits showed negative changes in SS relative to the fits using the initial values, but the maximum

improvement in SS was only 3.3%. Positive changes in SS values, indicating a worse fit, were as great as 69.7%. For *Auxis* spp., none of the parameter variations produced a better fit to the CPUE data for yellowfin (Table 9).

For illustrative purposes, we analyzed how the sensitivities in the Ecopath mass-balance translate into changes in the biomass trajectories predicted by simulations described in the section entitled **FITTING THE MODEL TO HISTORICAL DATA**. Because both the Ecopath mass-balance and the Ecosim fits to the CPUE data were highly sensitive to changes in the  $Q/B$  of the Cephalopods and the  $P/B$  of *Auxis* spp. (Figure 1, Table 9), we made those sorts of changes, one-by-one, to the basic parameters in Ecopath and rebalanced each time. Then, in Ecosim, we repeated simulations for the base ETP5 model, for ETP5 with altered Cephalopod  $Q/B$ , and for ETP5 with altered *Auxis* spp.  $P/B$ , and compared the results. We changed the  $Q/B$  of the Cephalopods by a factor of 0.4 (new  $Q/B = 9.8$ ) and the  $P/B$  of *Auxis* spp. by a factor of -0.4 (new  $P/B = 1.5$ ) in the latter two simulations. We plotted the predicted biomass trajectories for 13 model components that have strong trophic linkages to the Cephalopods and *Auxis* spp. for a subset of the three simulations, *i.e.* for 1960-1998. We found that predictions of absolute biomasses varied markedly among the three simulations (Figure 2, lower two panels, trend lines greater than 1.0), but predicted trends in biomass were not sensitive to the altered  $Q/B$  and  $P/B$  values (Figure 2, lower two panels, straight or nearly-straight trend lines).

## MODEL REVIEW

Our final model (ETP7) is a product of extensive review by a large number of scientists (see **ACKNOWLEDGEMENTS**). Two working groups were formed specifically for developing and evaluating the model. The first, formed under a project entitled "Ecological Implications of Alternative Fishing Strategies for Apex Predators" to develop and evaluate our model of the ETP, was funded by the National Center for Ecological Analysis and Synthesis (NCEAS) in Santa Barbara, California ([www.nceas.ucsb.edu](http://www.nceas.ucsb.edu)). In addition, the IATTC Working Group on Bycatch agreed, during its first meeting in July 1998, that Ecopath with Ecosim provides a useful starting point for modeling ecosystem dynamics in the ETP, and established a subgroup, Ecological Studies and Modeling (ESM), to oversee and review our model.

The goal of the first meeting of the NCEAS working group, held in November 1998, was to revise and balance the first draft of the model. Considerable improvements to ETP1 (Appendix) were made at that time, and the resulting model was named ETP2. Revisions of the model components and adjustments to the parameter values were made to achieve mass balance (see **Balancing the model**). The NCEAS working group held four additional meetings during which ETP2 was evaluated, revised, and ultimately used for analyses of the ecosystem.

At a meeting of the ESM subgroup in April 1999, the participants discussed the assortment of information required to construct steady-state and dynamic models of the ecosystem. The subgroup also discussed other modeling approaches, including the model of Andersen and Ursin (1977), multispecies virtual population analysis (MSVPA) (*e.g.* Pope 1979), mixed-species yield-per-recruit analysis (*e.g.* Murawski 1984), individual-based models (IBM) (*e.g.* Tyler and Rose 1994), and artificial life tools (*e.g.* Dagorn *et al.* 2000). The first balanced version of the ETP model, ETP2, was reviewed at this meeting, and recommendations for the model's improvement and further analyses were made. We acted on several of the recommendations during the subsequent year.

The recommendations of the ESM subgroup were summarized in two categories: 1) short-term priorities for revising and calibrating ETP2, and 2) long-term modeling recommendations (IATTC 1999b). We addressed all of the following short-term recommendations, except the last item, during the subsequent year.

- Add components for swordfish, bluefin tuna, albacore tuna, and baleen whales (if it could be determined that these whales feed substantially in the tropics).
- Redefine the model area, considering, for example, ocean provinces or the main area of the surface fishery.
- Conduct a particle-size spectrum analysis of the ETP ecosystem as an alternative method of estimating biomasses.
- Compare top-down and bottom-up interactions in the model, to evaluate the relative importance of environmental forcing in the ETP ecosystem.
- Compare previous estimates of the variability of yellowfin tuna recruitment in the EPO with those produced by the model.
- Conduct a sensitivity analysis of the Ecosim output.
- Incorporate recently-available bycatch data for the longline fishery.
- Compare the ETP model with a model of a shorter food chain, such as that in the Peruvian upwelling system.

The following sections summarize how we addressed the short-term recommendations. In making these revisions, and also incorporating suggestions from the NCEAS working group (which continued to meet during 1999-2000), ETP2 eventually became ETP7, the final model presented in this report.

### ***Additional model components***

We added Large and Small swordfish, Bluefin tuna, Baleen whales, and Albacore to the model, separated the Producers into two components, and restructured the two zooplankton components. Our sources of information and assumptions for these are summarized in Table 4a.

We did not include swordfish (*Xiphias gladius*) in the first draft of the model because we considered them to occur primarily in temperate waters, and to be a minor component of the ETP ecosystem. Based on a more thorough literature review, however, we included two size-specific components of swordfish in the model.

We did not include Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) in the first draft of the model because their distribution in the eastern Pacific is primarily in temperate waters, and they are a minor component of the ETP ecosystem. Based on a more thorough review of the literature, however, we included one component of Bluefin in the model. Tagging data (Bayliff 1994) have shown that many bluefin make a trans-Pacific migration from the western to the eastern Pacific Ocean when young. We used the tagging data to estimate that ecological interactions with bluefin occur in only 7% of the model area, and assumed they are resident in this region during four months of the year.

We did not include baleen whales in the first draft of the model because we assumed that most species of baleen whales do not feed in tropical regions of the ETP. There are, however, resident blue whales (*Balaenoptera musculus*) near the Costa Rica Dome. Blue whales also reside seasonally in the Gulf of California, and are known to feed there. Bryde's whales (*B. edeni*) are also resident in coastal areas of the ETP. All other baleen whales that occur in the ETP, e.g. finback (*B. physalus*), sei (*B. borealis*), and humpback whales (*Megaptera novaeangliae*), do not feed in the tropics. We added a component called Baleen whales, comprised of blue and Bryde's whales. (The above information on whales was provided by S. Reilly (U.S. National Marine Fisheries Service, La Jolla, California, USA) and M. Scott (IATTC, La Jolla, California, USA).)

We did not include albacore tuna (*Thunnus alalunga*) in the first draft of the model because we considered only northern albacore, which do not often occur in the modeling area. However, considerable amounts of southern albacore are caught in the modeling area by the Japanese, Taiwanese, and Pacific Island longline fleets (Uosaki and Bayliff 1999, Hampton and Fournier 2000), so we added a model component called Albacore to represent southern albacore tuna. The catch data were taken from Lawson (2001).

### ***Redefining the model area***

We determined that redefining the model area to more closely approximate the surface fishery of the eastern Pacific Ocean would not be a useful change. Reducing the model area would eliminate some of the catches of the longline fleet. Enlarging the model area would add temperate animals that do not occur in most of the ETP. Many of the tropical species occurring relatively close to the coast north of 20°N are already represented in the model. These include red crabs, swordfish, tunas (including bluefin), billfishes, sharks, and marine mammals. We did not redraw the northern boundary of the model at a higher latitude, however, because north of 20°N some temperate and tropical species overlap during part of the year. The model best characterizes the tropical ecosystem south of 20°N.

Partitioning the model into several smaller models that correspond to ocean provinces (*e.g.* Longhurst 1998), would create a problem in adequately representing animals that are mobile. Several of the species and functional groups move among ocean provinces, but we had no information on the amount of time these animals spend nor the amount of energy they consume in each province.

### ***Particle-size spectrum***

The ESM subgroup suggested that a particle-size spectrum analysis (Pratt and Casey 1983, Rodriguez and Mullin 1986, Boudreau and Dickie 1992) for the ETP might be helpful for calibrating our biomass estimates and estimating biomasses of some of the lesser-known components. We conducted such an analysis, but found the results equivocal for the model because of uncertainty in independent estimates of phytoplankton and bacteria biomass for the ETP. We, therefore, made no changes based on the particle-size-spectrum relationship.

### ***Environmental forcing***

The members of the NCEAS working group explored how climate variation at the scale of the El Niño-Southern Oscillation (ENSO) might affect animals at middle and upper trophic levels in the ETP. The working group used the ETP model to simulate the effects of single climate-anomaly pulses, regular climate cycles, and greenhouse warming. First, they established an empirical relationship between sea-surface temperature (SST) anomalies in the NIÑO3 region<sup>2</sup> of the ETP and surface chlorophyll concentrations to simulate the bottom-up effects of physically forcing the biomass of the Large phytoplankton. They also developed an alternative hypothesis that physical forcing, in addition to affecting Large-phytoplankton biomass, simultaneously affects egg production by predators and the degree to which recruiting predators are themselves vulnerable to predation. Watters *et al.* (in press) summarize the results and conclusions of that work.

### ***Comparisons with IATTC stock assessments of yellowfin tuna***

ETP7 predicts biomass trends for yellowfin tuna that approximately agree with IATTC stock assessments. We incorporated historical fishing effort and CPUE data for yellowfin, SST anomalies, and hypothesized temperature effects on egg and larval production for yellowfin in a simulation to see if the model could reproduce the biomass trends estimated in IATTC stock assessments. The simulated biomass trajectory of Large and Small yellowfin tuna resembled the pattern of CPUEs by Class-6 purse seiners (vessels with fish-carrying capacities of more than 425

---

<sup>2</sup> The NIÑO3 region of the eastern equatorial Pacific is defined by the U.S. National Weather Service's Climate Prediction Center (CPC) as the area bounded by 5°N-5°S, 150°-90°W. Monthly mean SST anomalies are provided by the CPC on its website, <http://www.cpc.noaa.gov>.

cubic meters) depicted in IATTC (1999a: Figure 31). Details on this and further analyses are in the section entitled **FITTING THE MODEL TO HISTORICAL DATA**.

### ***Ecosim sensitivity***

At the meeting of the ESM subgroup, we presented the results of a sensitivity analysis of the Ecopath portion of the model. Subsequent to that, we evaluated the sensitivity of the Ecosim trajectories to changes in the basic parameters for the Cephalopods and *Auxis* spp. components. The results are outlined above in the section entitled **SENSITIVITY ANALYSIS**.

### ***Longline bycatch data***

We incorporated more-recent data, supplied by H. Nakano (National Research Institute of Far Seas Fisheries, Shimizu, Japan), on the bycatches of sharks by the Japanese longline fleet. We multiplied the numbers of sharks caught per year by estimates of average weights of longline-caught sharks adapted from Bailey *et al.* (1996) to obtain estimates of shark landings and discards. We determined which sharks were classified as large and small, and which were landed and discarded, from information in Nakano *et al.* (1997).

### ***Revision of plankton components***

A reviewer of ETP5 encouraged us to substantially revise the Phytoplankton and Zooplankton components in the model. Chai *et al.* (2002) used a nutrient-phytoplankton-zooplankton-detritus model to produce estimates of biomass and production of two phytoplankton and two zooplankton groups in the eastern equatorial Pacific. The model is based on nitrogen and silicate cycling forced by a three-dimensional circulation model for 5°N-5°S, 90°W-180°. They found that their results were similar to those from observations in the field (*e.g.* Landry *et al.* 1995, Barber *et al.* 1996, Dugdale and Wilkerson 1998). Although we were encouraged to restructure the lower trophic levels of our model based on Chai *et al.*'s (2002) characterization of the equatorial upwelling system, we recognize that this model does not fully represent the primary and secondary production in the entire pelagic ETP.

We designated new model components for Small producers, Large phytoplankton, Microzooplankton, and Mesozooplankton. The taxonomic composition of those groups (M. Ohman, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California, USA, personal communication) is provided in Table 1a. We adopted Chai *et al.*'s (2002) estimates of *P/B*, and derived estimates of *EE* from their model. We derived the *EEs* by dividing the flow into each component by the flow out of each component and adjusting for the proportions of  $\text{NH}_4$ , detrital nitrogen, and detrital silicate that are recycled in the ecosystem. Our biomass estimates for the four plankton components (Table 2a) are lower than Chai *et al.*'s biomass estimates, but this result seems justified because our model averages over areas that are not as productive as the equatorial upwelling system described by Chai *et al.* (2002).

## **FITTING THE MODEL TO HISTORICAL DATA**

We fitted the model to time series data on yellowfin and bigeye tunas. We set up initial conditions for the fit by simulating a 51-year period with no fishing effort, and then used an historical series (1961-1998) of fishing effort for each of the five gears and fishing modes in the model to drive fishing mortality. Running the simulation for 51 years without fishing allowed the biomasses of the model groups to achieve equilibrium at higher levels, possibly approaching unexploited or early-exploited conditions. We standardized estimates of fishing effort (days fishing for

three purse-seine set types and for pole-and-line; numbers of hooks for longline) from 1961-1998 to the effort in 1993 (Figure 3). We also used the empirical climate driver for Large phytoplankton, described in the *Environmental forcing* section, to include the effects of climate variation in the simulation.

We fitted the ecosystem model to estimates of relative biomass and average total mortality rates for Large and Small yellowfin (Figure 3) and Large and Small bigeye (Figure 4). These biomass and mortality estimates were taken from the stock assessments of Maunder and Watters (2001) and Watters and Maunder (2001). For Large yellowfin, we used the biomass estimate at the start of each year for fish in the seventh quarter or more after recruitment to the fisheries. For Large bigeye, we used the biomass estimate at the start of each year for fish in the ninth quarter or more after recruitment to the fisheries. For Small yellowfin and Small bigeye, we subtracted the biomass estimates for the large fish from estimates of total biomass. All biomass estimates were scaled to biomasses in 1993 and treated as CPUEs. Fitting entailed iteratively adjusting the vulnerability rate ( $v$ , equation (5)) for all predator-prey links in the model to minimize the sum of square errors (SS). When estimating vulnerability rates, we tried grouping similar model components in several ways to explore the hypothesis that animals performing comparable roles in the ecosystem would be vulnerable to predation in comparable ways. For example, we estimated  $v$  separately for apex predators (defined here as groups at trophic levels  $> 4.8$ ), predators (defined here as groups at trophic levels 3.8-4.8), and prey (defined here as groups at trophic levels  $< 3.8$ ). None of the alternative vulnerability scenarios were better (lower SS and a more parsimonious parameterization) than estimating a single common  $v$ . The best estimate of  $v$  was 0.2889. Fits to the relative biomass estimates for Large and Small yellowfin and Large and Small bigeye are displayed in Figures 3 and 4, respectively. The fits for yellowfin were considerably better than those for bigeye. The fits for yellowfin captured the apparent higher recruitment regime of 1985-1998 (Maunder and Watters 2002) (Figure 3). The fits for bigeye, however, miss the increase in relative biomass estimated to have occurred during 1984-1987 (Watters and Maunder 2002) (Figure 4).

## DISCUSSION

### *Applications of the model*

The ETP ecosystem model was developed as an hypothetical description of the ecosystem. The model is also useful for evaluating the possible ecological implications of many alternative fishing policies that might be proposed as management measures in the ETP.

Changes in fishing effort can be modeled for any gear independently or for any combination of gears, where gears are defined as three purse-seine fishing modes (dolphin sets, floating-object sets, and unassociated sets), longline, and pole-and-line. Simulation scenarios that vary fishing effort might be used when considering reductions in fleet capacity, global limits on the number of sets of a particular type, or limits on the number of fish-aggregating devices (FADs) that can be deployed.

Changes in fishing effort on certain species or groups, individually or in unison, can also be simulated. For example, simulation scenarios that vary catches on particular components of the ecosystem could be used to evaluate the food web responses to seasonal closures or catch limits on target species. Changes in fishing mortality on particular suites of species might occur due to bycatch reduction measures. Sorting grids (Misund and Beltestad 1994) deployed in purse-seine nets could reduce the fishing mortality on small tunas and other species that aggregate near floating objects by releasing them through the grid while retaining the larger individuals. Regulations on the characteristics of FADs, if certain characteristics are correlated with attracting certain species that need protection, could cause a reduction in bycatches of those species.

The ecosystem model can be used to simulate changes in fishing effort during certain periods of the year. Such scenarios might include closures on particular set types, such as a moratorium on floating-object sets after a quota is reached.

### ***Caveats***

We know very little about the productivity and standing stocks of several model components, especially those at middle and lower trophic levels. There is large uncertainty associated with the parameters for many of the components, and given the results of our sensitivity analyses, estimates of biomass and other parameters in Ecopath for the Cephalopods and *Auxis* spp. would be especially desirable. Although we estimated  $v$  (equation 5) for each component, we cannot determine if we are representing the correct functional response for each component (*i.e.* uncertainty in model specification).

For many components in the model, empirical diet data for the ETP were not available, and we applied information for other areas from literature sources. We had direct diet data for the two dolphin components, Large and Small yellowfin tuna, Small bigeye tuna, Large and Small marlins, Large and Small sailfish, Large and Small dorado, Large and Small sharks, Large and Small wahoo, and Skipjack tuna, but some of these components were represented by small sample sizes. The diets of many of the wide-ranging animals in this large system with diverse subsystems (*e.g.* upwelling areas *versus* major gyres) are expected to be variable, which argues for large sample sizes. No direct diet data were available for many of the medium and small fishes and invertebrates in the ETP.

We assumed that movement rates of animals into the model area approximately equal movement rates out. We recognize that some highly-mobile species can extend their distributions to higher latitudes during El-Niño episodes (Barber and Chavez 1986). The anomalous appearance of tropical animals in temperate regions is well known because it is easy to observe the fact that large pelagic fishes suddenly appear in areas that they normally do not inhabit. It is plausible, but more difficult to document, that individuals of the same species enter the ETP from the western-central Pacific warm pool when the interface between the warm pool and the equatorial upwelling tongue displaces eastward during an El Niño event. Lehodey (2001) documents such movements for skipjack tuna. These zonal movements may somewhat compensate for simultaneous pole-ward displacements of skipjack and other pelagic species during strong ENSO conditions.

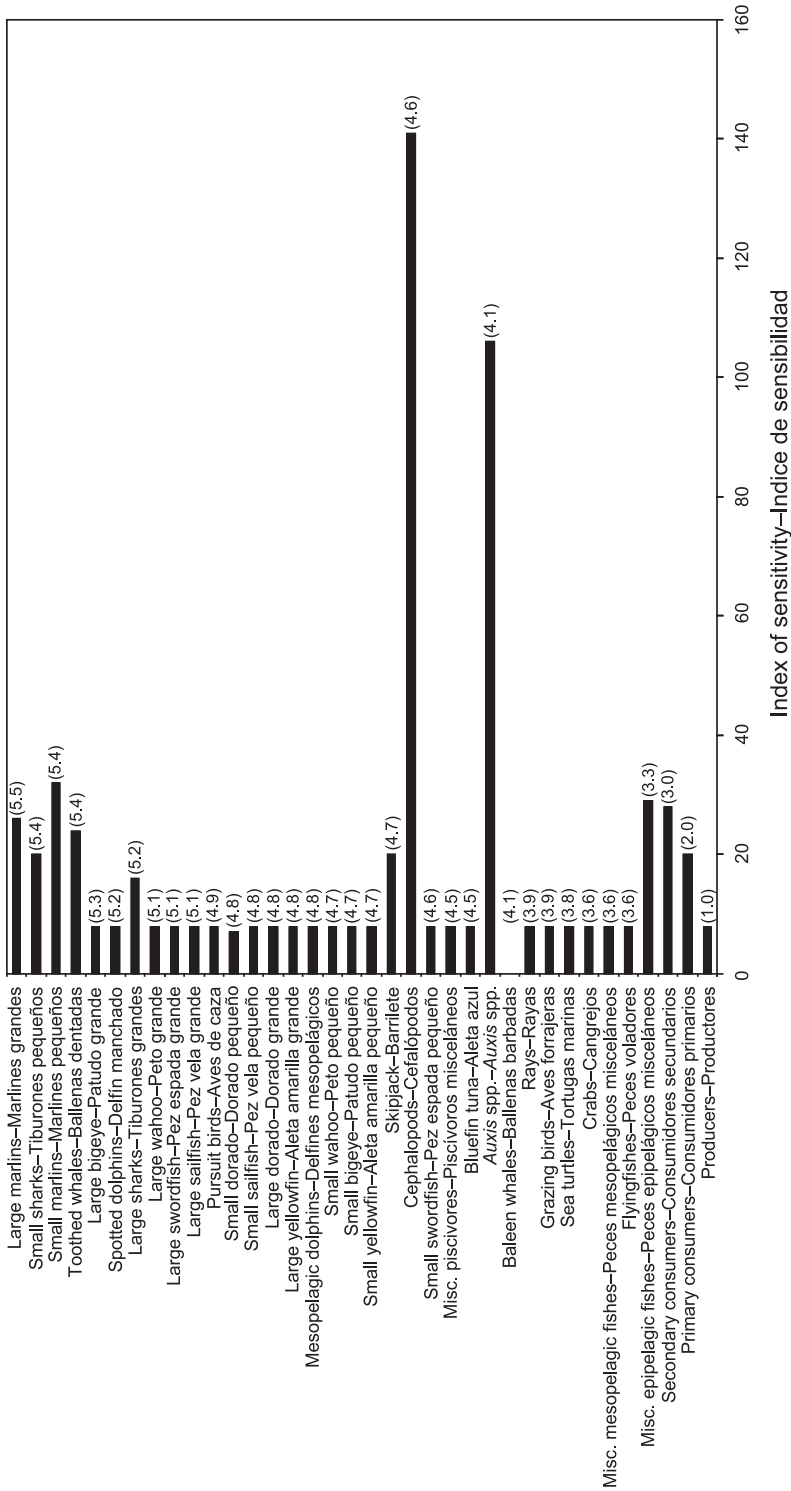
We recognize that our ecosystem model cannot possibly describe all of the complexity that characterizes the pelagic system in the ETP. Ecosystem models must be compromises between simplistic representations and unmanageable complexity. Nevertheless, we believe that the model enables us to gain insight into the relationships between the principal species in the ecosystem and develop important hypotheses (*e.g.* Watters *et al.* in press). We believe that the work summarized in this paper can also form the foundation for evaluating the ecological effects of alternative fishing strategies in the ETP.

### **ACKNOWLEDGEMENTS**

Some of this work was conducted as part of the Ecological Implications of Alternative Fishing Strategies for Apex Predators working group supported by the National Center for Ecological Analysis and Synthesis (NCEAS), a Center funded by the National Science Foundation (Grant #DEB-94-21535), the University of California at Santa Barbara, and the state of California. We appreciate the efforts of the members of this working group in developing and improving the model. They included Kerim Aydin, Lisa Ballance, Christofer Boggs, Timothy Essington, Paul Fiedler, Robert Francis, Marco García, James Kitchell, Jeffrey Polovina, Stephen

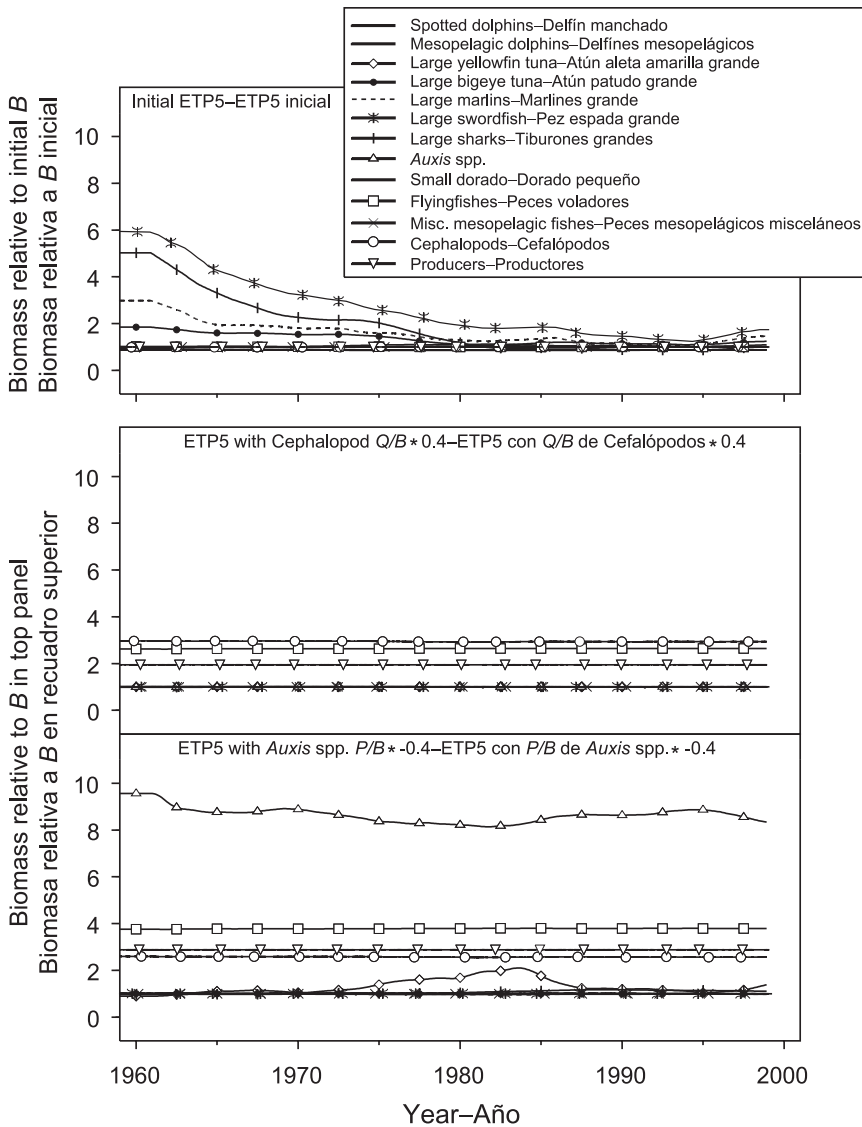


Reilly, and Carl Walters. The participants of the IATTC Ecological Studies and Modeling working group also provided valuable input. They were Robin Allen, Kerim Aydin, Richard Deriso, Elizabeth Edwards, Alain Fonteneau, Marco García, Martín Hall, James Joseph, Elizabeth Logerwell, Héctor Lopez, Hideki Nakano, Paul Smith, and Daniel Ware. We gratefully acknowledge Lisa Ballance (NMFS, La Jolla) for unpublished information on seabirds, Stephen Reilly (NMFS, La Jolla) and Michael Scott (IATTC, La Jolla) for unpublished information on marine mammals in the ETP, and Felipe Galván-Magaña (CICIMAR, México) whose work on food habits greatly improved our knowledge of the trophic structure in the ETP. We thank an anonymous reviewer, Fei Chai, and Mark Ohman for information on phytoplankton and zooplankton. The manuscript was improved by reviews from William Bayliff and the anonymous reviewer. We also thank Nicholas Webb for his thorough Spanish translation.



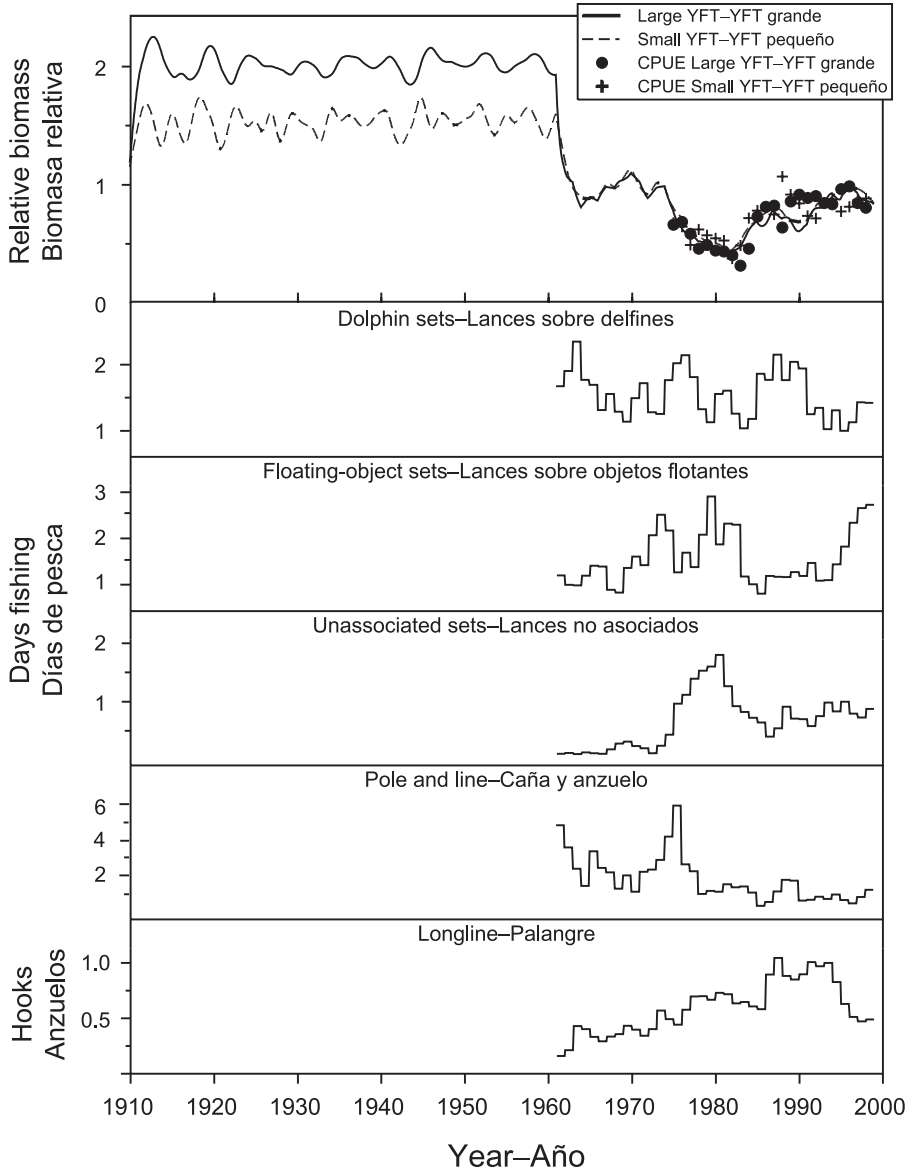
**FIGURE 1.** Sensitivity analysis results for ETP5, using an index of sensitivity (the count of parameters for other model components affected by at least 30% given  $\pm 10$ -50% changes in the input parameters of the components named on the y-axis). The model components are sorted by trophic level estimated by ETP5.

**FIGURA 1.** Resultados del análisis de sensibilidad para ETP5, usando un índice de sensibilidad (el número de parámetros de otros componentes del modelo afectados en al menos 30% por cambios de  $\pm 10$ -50% en los parámetros de los componentes identificados en el eje y). Los componentes del modelo están en el orden del nivel trófico estimado por ETP5.



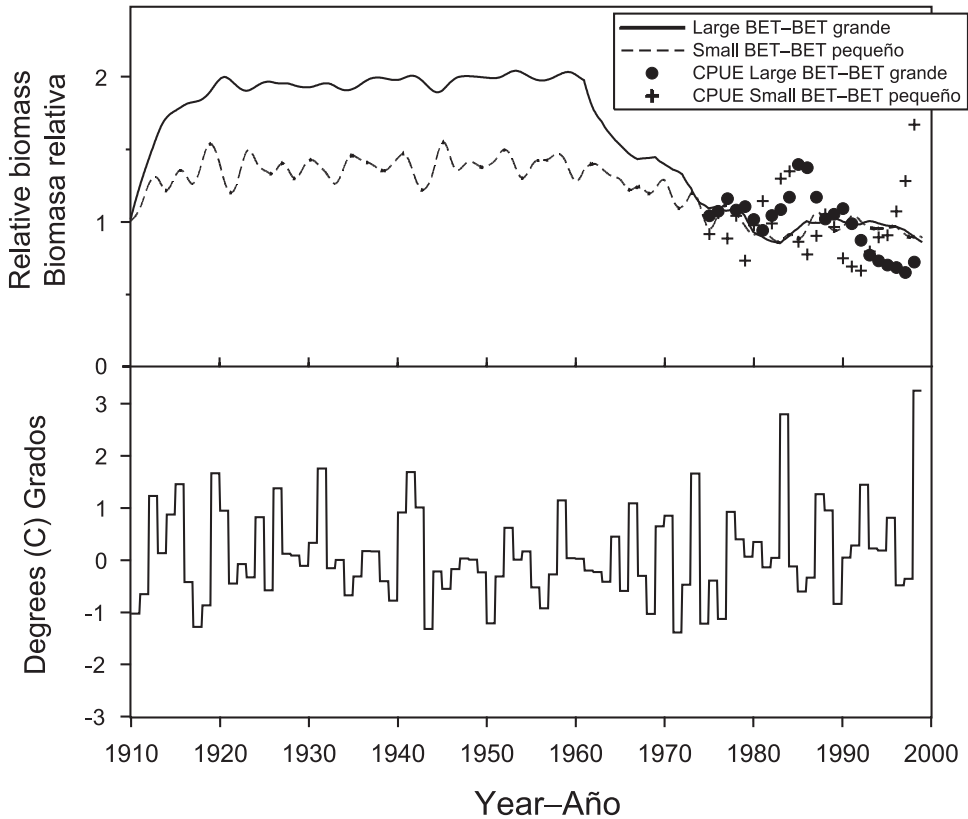
**FIGURE 2.** Predicted biomass trajectories for 13 model components that have strong trophic linkages to Cephalopods and *Auxis* spp. The top panel shows the predicted biomasses from a simulation using ETP5 with the historical time series of fishing mortalities used to estimate  $v$  (see Figure 3). The second panel shows the predicted biomasses from a second simulation using an Ecopath mass-balance with an altered  $Q/B$  for Cephalopods. The third panel shows the predicted biomasses from a third simulation using an Ecopath mass-balance with an altered  $P/B$  for *Auxis* spp. The values for Spotted dolphin, Mesopelagic dolphins, and Small dorado are 1.0 or very close to 1.0 in all cases.

**FIGURA 2.** Trayectorias predichas de la biomasa para 13 componentes del modelo con vínculos tróficos fuertes con Cefalópodos y *Auxis* spp. El recuadro superior ilustra las biomosas predichas de una simulación usando ETP5 con la serie de tiempo histórica de mortalidad por pesca usada para estimar  $v$  (ver Figura 3). El segundo recuadro ilustra las biomosas predichas de una segunda simulación usando un balance de masas de Ecopath con un  $Q/B$  de Cefalópodos modificado. El tercer recuadro ilustra las biomosas predichas de una tercera simulación usando un balance de masas de Ecopath con una  $P/B$  de *Auxis* spp. modificada. Los valores para Delfín manchado, Delfines mesopelágicos, y Dorado pequeño son 1.0 a muy cercanos a 1.0 en todos los casos.



**FIGURE 3.** Simulation results (top panel) of fitting the ETP7 ecosystem model to historical time series of CPUE for yellowfin tuna in the eastern Pacific Ocean. The effort time series (days fishing for three purse-seine fishing modes and for pole and line; numbers of hooks for longline gear) are standardized to the effort in 1993 for each gear (bottom five panels). In the simulation, there was no fishing effort, only climate forcing, between 1910 and 1961. The climate driver is shown in Figure 4. Note: the y axes of the panels are drawn at different scales. YFT = yellowfin tuna.

**FIGURA 3.** Resultados de la simulación (recuadro superior) de ajustar el modelo del ecosistema ETP7 a series de tiempo históricas de CPUE de atún aleta amarilla en el Océano Pacífico oriental. Las series de tiempo de esfuerzo (días de pesca para tres modalidades de pesca con red de cerco y pesca con caña y anzuelo; número de anzuelos para palangres) están estandarizadas al esfuerzo en 1993 para cada arte (cinco recuadros inferiores). En la simulación, no hubo esfuerzo de pesca, solamente impulsos climáticos, entre 1910 y 1961. En la Figura 4 se ilustran los impulsos climáticos. Nota: la escala de los ejes y es diferente en cada recuadro. YFT = atún aleta amarilla.



**FIGURE 4.** Simulation results (top panel) of fitting the ETP7 ecosystem model to historical time series of fishing effort (shown in Figure 3) for bigeye tuna in the eastern Pacific Ocean. The bottom panel displays the SST anomalies for the NIÑO3 region during 1910-1998; we used this time series as a climate driver for the simulation. BET = bigeye tuna.

**FIGURA 4.** Resultados de la simulación (recuadro superior) de ajustar el modelo del ecosistema ETP7 a series de tiempo históricas de esfuerzo de pesca (ilustradas en la Figura 3) de atún patudo en el Océano Pacífico oriental. El recuadro inferior ilustra las anomalías de la TSM en la región NIÑO3 durante 1910-1998; usamos esta serie de tiempo como impulsador climático para la simulación. BET = atún patudo.

**TABLE 1a.** Food-web components of the pelagic ETP ecosystem model. Size ranges are listed for taxa that are separated into small and large ontogenetic components. The common names do not necessarily include all the species in the corresponding component.

Component	Taxa	Common names	Size range
Pursuit birds	Fregatidae, Sulidae, Laridae, Procellariidae, Stercorariidae	Frigatebirds, boobies, terns, shearwaters, petrels, jaegers	
Grazing birds	Oceanitidae, Phalaropodidae	Storm petrels, phalaropes	
Baleen whales	<i>Balaenoptera musculus</i> , <i>B. edeni</i> <sup>1</sup>	Blue, Bryde's whale <sup>1</sup>	
Toothed whales	<i>Tursiops</i> , <i>Grampus</i> , <i>Steno</i> , <i>Globicephala</i> , <i>Peponocephala</i> , <i>Peres</i> , <i>Pseudorca</i> , <i>Orcinus</i> , <i>Ziphius</i> , <i>Mesoplodon</i> , <i>Kogia</i> , <i>Physéter</i>	Dolphins: bottlenose, Risso's, rough-toothed. Whales: pilot, pygmy killer, false killer, killer, goose-beaked, beaked, pygmy sperm, sperm	
Spotted dolphin	<i>Stenella attenuata</i>	Spotted dolphin	
Mesopelagic dolphins	<i>Stenella longirostris</i> , <i>Stenella coeruleoalba</i> , <i>Delphinus delphis</i> , <i>Lagenodelphis hosei</i> , <i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	Spinner dolphin, striped dolphin, common dolphin, Fraser's dolphin, Pacific white-sided dolphin	
Sea turtles	<i>Lepidochelys olivacea</i> , <i>Chelonia mydas</i> , <i>Caretta caretta</i>	Olive ridley, green sea, loggerhead	
Yellowfin tuna (large and small)	<i>Thunnus albacares</i>	Yellowfin tuna	Small <90 cm Large ≥ 90 cm
Bigeye tuna (large and small)	<i>Thunnus obesus</i>	Bigeye tuna	Small <80 cm Large ≥ 80 cm
Marlins (large and small)	<i>Makaira indica</i> , <i>M. mazara</i> , <i>Tetrapturus audax</i>	Black marlin, blue marlin, striped marlin	Small <150 cm Large ≥ 150 cm
Sailfish	<i>Istiophorus platypterus</i>	Sailfish	Small <150 cm Large ≥ 150 cm
Swordfish (large and small)	<i>Xiphias gladius</i>	Swordfish	Small <150 cm Large ≥ 150 cm
Dorado (large and small)	<i>Coryphaena hippurus</i> , <i>C. equisetis</i>	Common dolphinfish (dorado), pompano dolphinfish (dorado)	Small <90 cm Large ≥ 90 cm
Wahoo (large and small)	<i>Acanthocybium solandri</i>	Wahoo	Small <90 cm Large ≥ 90 cm
Sharks (large and small)	<i>Sphyrna</i> spp., <i>Alopias</i> spp., <i>Isurus oxyrinchus</i> , <i>Carcharhinus</i> spp. (4 species), <i>Prionace glauca</i> , <i>Nasolamia velox</i>	Hammerhead, thresher, mako, blacktip, silky, oceanic whitetip, bull, blue, whitnose	Small <150 cm Large ≥ 150 cm
Rays	<i>Mania birostris</i>	Manta ray	
Skipjack tuna	<i>Katsuwonus pelamis</i>	Skipjack tuna	
Albacore	<i>Thunnus alalunga</i>	Albacore tuna	

TABLE 1a. (continued)

Component	Taxa	Common names	Size range
<i>Auxis</i> spp.	<i>Auxis thazard</i> , <i>A. rochei</i>	Frigate and bullet tuna	
Bluefin tuna	<i>Thunnus orientalis</i>	Pacific bluefin tuna	
Miscellaneous piscivores	<i>Eulhynnus lineatus</i> , <i>Sarda orientalis</i> , <i>S. chiliensis</i> , Carangidae, Gempylidae	Black skipjack, striped bonito, green jack, pilotfish, jack mackerel, rainbow runner, greater amberjack, snake mackerel	
Flyingfishes	Primarily: <i>Exocoetus</i> spp., <i>Hirundichthys</i> spp., <i>Prognichthys</i> spp., <i>Oxyporhamphus micropiterus</i>	Flyingfishes	
Miscellaneous epipelagic fishes	Primarily: Clupeidae, Nomeidae, Balistidae, Ostraciidae, Tetraodontidae, Diodontidae, <i>Scomber japonicus</i> , <i>Scomberomorus sierra</i> , Engraulidae	Sardines, herrings, driftfishes, triggerfishes, filefishes, spiny boxfish, oceanic puffer, porcupine fish, chub mackerel, sierra, anchovies	
Miscellaneous mesopelagic fishes	Primarily: Phosichthyidae, Myctophidae	Bristlemouths, lightfishes	
Cephalopods	Primarily: Argonautidae, Octopoteuthidae, Thysanoteuthidae, Ommastrephidae, Enoplateuthidae	Pelagic octopods, argonauts, squids	
Crabs	<i>Pleuroncodes planipes</i> , <i>Portunus xantusii</i> , <i>Euphyllax robustus</i>	Red crabs, pelagic crabs	
Mesozooplankton	Copepods (omnivorous and predatory), larval and juvenile euphausiids, thecosome pteropods, larval fishes, chaetognaths, ctenophores, hydromedusae		
Microzooplankton	Heterotrophic nanoflagellates, heterotrophic dinoflagellates, ciliates, crustacean nauplii		
Large phytoplankton	Diatoms, phototrophic dinoflagellates, chlorophytes		
Small producers	<i>Prochlorococcus</i> spp., <i>Synechococcus</i> spp., picoeukaryotes, heterotrophic bacteria		

1 Other baleen whales occur seasonally in the model area, but they do not feed there (S. Reilly, NOAA, NMFS, La Jolla, California, U.S.A., personal communication; M. Scott, IATTC, La Jolla, California, U.S.A., personal communication), so they were not included in the model.

**TABLA 1b.** Componentes de la red alimenticia del modelo del ecosistema pelágico del POT. Se detallan rangos de tallas para grupos taxonómicos subdivididos en componentes ontogénicos grande y pequeño. Los nombres comunes no incluyen necesariamente todas las especies en el componente correspondiente.

Componente	Grupos taxonómicos	Nombres comunes	Rango de tallas
Aves de caza	Fregatidae, Sulidae, Laridae, Procellariidae, Stercorariidae	Fregatas, bobos, golondrinas marinas, pardelas, petreles, estercorarios	
Aves forrajeras	Oceanitidae, Phalaropodiidae	Paños, falaropos	
Ballenas barbadas	<i>Balaenoptera musculus</i> , <i>B. edeni</i> <sup>1</sup>	Azul, de Bryde <sup>1</sup>	
Ballenas dentadas	<i>Tursiops</i> , <i>Grampus</i> , <i>Steno</i> , <i>Globicephala</i> , <i>Peponocephala</i> , <i>Feresa</i> , <i>Pseudorca</i> , <i>Orca</i> , <i>Ziphius</i> , <i>Mesoplodon</i> , <i>Kogia</i> , <i>Physeter</i>	Delfines: tonina, de Risso. Ballenas: piloto, orca pigmea, orca falsa, orca, cachalote pigmeo, cachalote	
Delfín manchado	<i>Stenella attenuata</i>	Delfín manchado	
Delfines mesopelágicos	<i>Stenella longirostris</i> , <i>Stenella coeruleoalba</i> , <i>Delphinus delphis</i> , <i>Lagenodelphis hosei</i> , <i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	Delfín tornillo, delfín listado, delfín común, delfín de Fraser	
Tortugas marinas	<i>Lepidochelys olivacea</i> , <i>Chelonia mydas</i> , <i>Caretta caretta</i>	Golfina, verde, caguama	
Atún aleta amarilla (grande y pequeño)	<i>Thunnus albacares</i>	Atún aleta amarilla	Peq. <90 cm Gr. ≥ 90 cm
Atún patudo (grande y pequeño)	<i>Thunnus obesus</i>	Atún patudo	Peq. <80 cm Gr. ≥ 80 cm
Marlines (grandes y pequeños)	<i>Makaira indica</i> , <i>M. mazara</i> , <i>Tetrapturus audax</i>	Marlín negro, marlín azul, marlín rayado	Peq. <150 cm Gr. ≥ 150 cm
Pez vela (grande y pequeño)	<i>Istiophorus platypterus</i>	Pez vela	Peq. <150 cm Gr. ≥ 150 cm
Pez espada (grande y pequeño)	<i>Xiphias gladius</i>	Pez espada	Peq. <150 cm Gr. ≥ 150 cm
Dorado (grande y pequeño)	<i>Coryphaena hippurus</i> , <i>C. equisetis</i>	Dorados	Peq. <90 cm Gr. ≥ 90 cm
Peto (grande y pequeño)	<i>Acanthocybium solandri</i>	Peto	Peq. <90 cm Gr. ≥ 90 cm
Tiburones (grandes y pequeños)	<i>Sphyrna</i> spp., <i>Alopias</i> spp., <i>Isurus oxyrinchus</i> , <i>Carcharhinus</i> spp. (4 especies), <i>Prionace glauca</i> , <i>Nasolamia velox</i>	Cornuda, zorro, mako, punta negra, isala, punta blanca, tintorera, pico blanco	Peq. <150 cm Gr. ≥ 150 cm
Rayas	<i>Manta birostris</i>	Manta	
Atún barrilete	<i>Katsuwonus pelamis</i>	Atún barrilete	
Albacora	<i>Thunnus alalunga</i>	Atún albacora	



TABLA 1b. (continuación)

Componente	Grupos taxonómicos	Nombres comunes	Rango de tallas
<i>Auxis</i> spp.	<i>Auxis thazard</i> , <i>A. rochei</i>	Melvas	
Atún aleta azul	<i>Thunnus orientalis</i>	Atún aleta azul del Pacífico	
Piscívoros misceláneos	<i>Euthynnus lineatus</i> , <i>Sarda orientalis</i> , <i>S. chilensis</i> , Carangidae, Gempylidae	Barrilete negro, salmónete, varios jureles	
Peces voladores	Principalmente: <i>Exocoetus</i> spp., <i>Hirundichthys</i> spp., <i>Prognichthys</i> spp., <i>Oxyporhamphus micropterus</i>	Peces voladores	
Peces epipelágicos misceláneos	Principalmente: Clupeidae, Nomeidae, Balisidae, Ostraciidae, Tetraodontidae, Diodontidae, <i>Scomber japonicus</i> , <i>Scomberomorus sierra</i> , Engraulidae	Sardinas, arenques, peces ballesta, caballas, sierras, anchoas	
Peces mesopelágicos misceláneos	Principalmente: Phosichthyidae, Myctophidae	Varios	
Cefalópodos	Principalmente: Argonautidae, Octopoteuthidae, Thysanoteuthidae, Ommastrephidae, Enoptoteuthidae	Octópodos pelágicos, argonautas, calamares	
Cangrejos	<i>Pleuromcodes planipes</i> , <i>Portunus xantusii</i> , <i>Euphyllax robustus</i>	Cangrejos rojos, cangrejos pelágicos	
Mesozooplancton	Copépodos (omnívoros y depredatorios), eufáusidos larvales y juveniles, pterópodos tectósomos, peces larvales, caetognatos, ctenóforos, hidromedusas		
Microzooplancton	Nanoflagelados heterotróficos, dinoflagelados heterotróficos, ciliatos, nauplios crustáceos		
Fitoplancton grande	Diatómos, dinoflagelados fototróficos, clorofitos		
Productores pequeños	<i>Prochlorococcus</i> spp., <i>Synechococcus</i> spp., piceocariotes, bacterias heterotróficas		

1 Otras ballenas barbadas ocurren en ciertas temporadas en el área del modelo, pero no se alimentan en ella (S. Reilly, NOAA, NMFS, La Jolla, California, EE.UU., comunicación personal; M. Scott, CIAT, La Jolla, California, EE.UU., comunicación personal), por lo que no fueron incluidas en el modelo.

**TABLE 2a.** Parameter estimates for the final version of the model (ETP7). The abbreviations are as follows:  $B$  = biomass;  $P/B$  = production/biomass ratio;  $Q/B$  = consumption/biomass ratio;  $EE$  = ecotrophic efficiency;  $U/Q$  = unassimilated fraction of the diet of each component.

Component	Trophic level	$B$ (tons·million km <sup>2</sup> )	$P/B$ (year <sup>-1</sup> )	$Q/B$ (year <sup>-1</sup> )	$EE$	$U/Q$
Pursuit birds	4.75	600	0.08	65.7	0.233 <sup>1</sup>	0.31
Grazing birds	3.76	123	0.15	65.7	0.134 <sup>1</sup>	0.32
Baleen whales	3.81	9,100	0.02	9.1	<0.001 <sup>1</sup>	0.34
Toothed whales	5.22	31,000	0.02	6.8	<0.001 <sup>1</sup>	0.31
Spotted dolphin	5.03	3,500	0.04	16.5	0.219 <sup>1</sup>	0.31
Mesopelagic dolphins	4.65	17,000	0.04	16.5	0.190 <sup>1</sup>	0.28
Sea turtles	3.62	2601	0.15	3.5	0.500	0.35
Large yellowfin tuna	4.66	6,500	2.35	15.6	0.360 <sup>1</sup>	0.30
Large bigeye tuna	5.17	9,000	0.76	13.0	0.330 <sup>1</sup>	0.31
Large marlins	5.32	573 <sup>1</sup>	1.00	7.8	0.500	0.29
Large sailfish	4.89	52 <sup>1</sup>	1.15	7.8	0.250	0.28
Large swordfish	4.96	33 <sup>1</sup>	0.44	7.8	0.750	0.32
Large dorado	4.61	218 <sup>1</sup>	1.20	21.9	0.250	0.30
Large wahoo	4.89	1,100	1.20	9.8	0.068 <sup>1</sup>	0.30
Large sharks	4.93	400	0.32	7.8	0.479 <sup>1</sup>	0.29
Rays	3.68	230	0.25	3.9	0.361 <sup>1</sup>	0.34
Skipjack tuna	4.57	26,443 <sup>1</sup>	1.88	21.5	0.400	0.30
Albacore	4.60	3,026 <sup>1</sup>	0.77	17.0	0.750	0.30
<i>Auxis</i> spp.	3.86	143,246 <sup>1</sup>	2.50	25.0	0.950	0.33
Bluefin tuna	4.37	1,400	0.65	12.8	0.794 <sup>1</sup>	0.32
Small yellowfin tuna	4.57	8,200	1.75	18.3	0.905 <sup>1</sup>	0.29
Small bigeye tuna	4.53	10,000	0.72	15.3	0.689 <sup>1</sup>	0.27
Small marlins	5.22	145 <sup>1</sup>	0.50	9.0	0.750	0.30
Small sailfish	4.63	127 <sup>1</sup>	0.57	9.8	0.750	0.28
Small swordfish	4.42	98 <sup>1</sup>	0.21	9.0	0.750	0.30
Small dorado	4.66	2,000	3.15	27.4	0.990 <sup>1</sup>	0.30
Small wahoo	4.58	2,730 <sup>1</sup>	1.75	11.4	0.750	0.30
Small sharks	5.23	270	0.58	9.2	0.583 <sup>1</sup>	0.29
Miscellaneous piscivores	4.33	16,536 <sup>1</sup>	2.25	7.7	0.950	0.31
Flyingfishes	3.42	160,603 <sup>1</sup>	2.88	25.8	0.950	0.35
Misc. epipelagic fishes	3.19	2,248,532 <sup>1</sup>	2.07	10.8	0.950	0.36
Misc. mesopelagic fishes	3.45	2,000,000	2.00	10.8	0.927 <sup>1</sup>	0.35
Cephalopods	4.4	1,104,801 <sup>1</sup>	2.00	7.0	0.850	0.29
Crabs	3.46	119,693 <sup>1</sup>	3.50	10.0	0.950	0.34
Mesozooplankton	2.7	706,706 <sup>1</sup>	64.00	200.0	0.680	0.35
Microzooplankton	2	826,422 <sup>1</sup>	143.00	600.0	0.980	0.42
Large phytoplankton	1	426,091 <sup>1</sup>	125.00		0.900	
Small producers	1	2,999,171 <sup>1</sup>	167.00		0.990	

<sup>1</sup> This value, of the set  $\{B, P/B, Q/B, \text{ and } EE\}$ , was computed by Ecopath. We inputted the remaining three parameter values.

**TABLA 2b.** Estimaciones de los parámetros de la versión final del modelo (ETP7). Se usan las abreviaturas siguientes: *B* = biomasa; *P/B* = cociente producción/biomasa; *Q/B* = cociente consumo/biomasa; *EE* = eficacia ecotrófica; *U/Q* = fracción no asimilada de la dieta de cada componente.

Componente	Nivel trófico	<i>B</i> (toneladas·millón km <sup>-2</sup> )	<i>P/B</i> (Año <sup>-1</sup> )	<i>Q/B</i> (Año <sup>-1</sup> )	<i>EE</i>	<i>U/Q</i>
Aves de caza	4.75	600	0.08	65.7	0.233 <sup>1</sup>	0.31
Aves forrajeras	3.76	123	0.15	65.7	0.134 <sup>1</sup>	0.32
Ballenas barbadas	3.81	9,100	0.02	9.1	<0.001 <sup>1</sup>	0.34
Ballenas dentadas	5.22	31,000	0.02	6.8	<0.001 <sup>1</sup>	0.31
Delfín manchado	5.03	3,500	0.04	16.5	0.219 <sup>1</sup>	0.31
Delfines mesopelágicos	4.65	17,000	0.04	16.5	0.190 <sup>1</sup>	0.28
Tortugas marinas	3.62	260 <sup>1</sup>	0.15	3.5	0.500	0.35
Atún aleta amarilla grande	4.66	6,500	2.35	15.6	0.360 <sup>1</sup>	0.30
Atún patudo grande	5.17	9,000	0.76	13.0	0.330 <sup>1</sup>	0.31
Marlines grandes	5.32	573 <sup>1</sup>	1.00	7.8	0.500	0.29
Pez vela grande	4.89	52 <sup>1</sup>	1.15	7.8	0.250	0.28
Pez espada grande	4.96	33 <sup>1</sup>	0.44	7.8	0.750	0.32
Dorado grande	4.61	218 <sup>1</sup>	1.20	21.9	0.250	0.30
Peto grande	4.89	1,100	1.20	9.8	0.068 <sup>1</sup>	0.30
Tiburones grandes	4.93	400	0.32	7.8	0.479 <sup>1</sup>	0.29
Rayas	3.68	230	0.25	3.9	0.361 <sup>1</sup>	0.34
Atún barrilete	4.57	26,443 <sup>1</sup>	1.88	21.5	0.400	0.30
Albacora	4.60	3,026 <sup>1</sup>	0.77	17.0	0.750	0.30
<i>Auxis</i> spp.	3.86	143,246 <sup>1</sup>	2.50	25.0	0.950	0.33
Atún aleta azul	4.37	1,400	0.65	12.8	0.794 <sup>1</sup>	0.32
Atún aleta amarilla pequeño	4.57	8,200	1.75	18.3	0.905 <sup>1</sup>	0.29
Atún patudo pequeño	4.53	10,000	0.72	15.3	0.689 <sup>1</sup>	0.27
Marlines pequeños	5.22	145 <sup>1</sup>	0.50	9.0	0.750	0.30
Pez vela pequeño	4.63	127 <sup>1</sup>	0.57	9.8	0.750	0.28
Pez espada pequeño	4.42	98 <sup>1</sup>	0.21	9.0	0.750	0.30
Dorado pequeño	4.66	2,000	3.15	27.4	0.990 <sup>1</sup>	0.30
Peto pequeño	4.58	2,730 <sup>1</sup>	1.75	11.4	0.750	0.30
Tiburones pequeños	5.23	270	0.58	9.2	0.583 <sup>1</sup>	0.29
Piscívoros misceláneos	4.33	16,536 <sup>1</sup>	2.25	7.7	0.950	0.31
Peces voladores	3.42	160,603 <sup>1</sup>	2.88	25.8	0.950	0.35
Peces epipelágicos misceláneos	3.19	2,248,532 <sup>1</sup>	2.07	10.8	0.950	0.36
Peces mesopelágicos misceláneos	3.45	2,000,000	2.00	10.8	0.927 <sup>1</sup>	0.35
Cefalópodos	4.4	1,104,801 <sup>1</sup>	2.00	7.0	0.850	0.29
Cangrejos	3.46	119,693 <sup>1</sup>	3.50	10.0	0.950	0.34
Mesozooplancton	2.7	706,706 <sup>1</sup>	64.00	200.0	0.680	0.35
Microzooplancton	2	826,422 <sup>1</sup>	143.00	600.0	0.980	0.42
Fitoplancton grande	1	426,091 <sup>1</sup>	125.00		0.900	
Productores pequeños	1	2,999,171 <sup>1</sup>	167.00		0.990	

<sup>1</sup> Este valor, del conjunto {*B*, *P/B*, *Q/B*, y *EE*}, fue computado por Ecopath. Insertamos los valores de los otros tres parámetros.









**TABLE 4a.** Sources and assumptions of the Ecopath parameter and diet-composition estimates for the pelagic ecosystem model of the ETP. When multiple references are noted, we often used a mean value (across references) in the model. Information sources for the initial (ETP1) and revised (ETP7) estimates are identified by footnotes 2 and 3.

Component	Biomass (tons·million km <sup>-2</sup> )	P/B (year <sup>-1</sup> )	Q/B (year <sup>-1</sup> )	EE	Diet
Pursuit birds	Strip-transect surveys (1989-90) <sup>1,3</sup>	After Christensen and Pauly (1993) <sup>2</sup> ; Pauly <i>et al.</i> (1996) <sup>2</sup> ; Nelson (1978) <sup>3</sup> ; Furness and Monaghan (1987) <sup>3</sup> ; Warham (1996) <sup>3</sup> ; L. Ballance (pers. comm.) <sup>1,3</sup>	After Flint and Nagy (1984) <sup>2</sup> , Muck and Pauly (1987) <sup>2</sup> , Ballance (1996) <sup>2</sup> , L. Ballance (pers. comm.) <sup>1,3</sup>	Small value due to low predation in ETP <sup>2</sup> ; discarded this assumption after obtaining <i>B</i> estimate and estimated <i>EE</i> in Ecopath <sup>3</sup>	Ballance and Pitman (1999); L. Ballance (pers. comm.) <sup>1</sup>
Grazing birds	Strip-transect surveys (1989-90) <sup>1,3</sup>	Scaled up from <i>P/B</i> for Pursuit birds <sup>2</sup> ; after Warham (1990) <sup>3</sup> ; Warham (1996) <sup>3</sup>	Scaled up from <i>Q/B</i> of Pursuit birds <sup>2</sup> ; (Flint and Nagy 1984) <sup>2</sup> ; L. Ballance (pers. comm.) <sup>3</sup>	Small value due to low predation in ETP <sup>2</sup> ; discarded this assumption after obtaining <i>B</i> estimate and solved for <i>EE</i> in Ecopath <sup>3</sup>	L. Ballance (pers. comm.) <sup>1</sup>
Baleen whales <sup>4</sup>	Abundance estimates (Wade and Gerrodette 1993) multiplied by average weights (Cummings 1985, Yochem and Leatherwood 1985, Trites <i>et al.</i> 1999), assuming comparable weight-length relationship for Bryde's and sei whales (Gambell 1985)	After Trites <i>et al.</i> (1999)	After Yochem and Leatherwood (1985), Pauly and Christensen (1996), and Trites <i>et al.</i> (1999)		Biomass-weighted average for blue whales (Yochem and Leatherwood 1985, Pauly and Christensen 1996) and Bryde's whales (Yochem and Leatherwood 1985)
Toothed whales	Abundance estimates (Wade and Gerrodette 1993) multiplied by average weights from many sources (M. Scott, pers. comm.) <sup>5</sup> . Contact authors for details	Mean <i>M</i> for killer whales (Brault and Caswell 1993) and sperm whales (Chapman 1980) <sup>2</sup> ; <i>F</i> from IATTC observer data and <i>B</i> estimates <sup>2</sup> ; revised <i>P/B</i> consistent with Alaska Gyre (Pauly and Christensen 1996) <sup>3</sup>	Biomass-weighted average for beaked, goose-beaked, killer, and sperm whales from Pauly and Christensen (1996) <sup>2</sup> ; revised lower for mass balance <sup>3</sup>		Adjusted from Pauly and Christensen (1996)
Spotted dolphin	Abundance estimates (Wade and Gerrodette 1993) multiplied by average weights from many sources (M. Scott, pers. comm.) <sup>5</sup> . Contact authors for details	<i>M</i> for bottlenose dolphin (Wells and Scott 1990); <i>F</i> from IATTC observer data and <i>B</i> estimates	Assumed comparable to Dall's porpoise (Pauly and Christensen 1996)		Unpublished stomach-contents data (IATTC)
Mesopelagic dolphins	Abundance estimates (Wade and Gerrodette 1993) multiplied by average weights from many sources (M. Scott, pers. comm.) <sup>5</sup> . Contact authors for details	<i>M</i> for bottlenose dolphin (Wells and Scott 1990); <i>F</i> from IATTC observer data and <i>B</i> estimates	Assumed comparable to Dall's porpoise (Pauly and Christensen 1996)		Unpublished stomach-contents data (IATTC)
Sea turtles		Polovina (1984), Opitz (1996)	Polovina (1984), Opitz (1996)	Assumed a "medium" amount of production consumed by predation <sup>2</sup> ; revised down due to over-estimated predation and low bycatch <sup>3</sup>	Márquez (1990) <sup>2</sup> , P. Dutton (pers. comm.) <sup>3,6</sup>



TABLE 4a. (continued)

Component	Biomass (tons-million km <sup>-2</sup> )	$P/B$ (year <sup>-1</sup> )	$Q/B$ (year <sup>-1</sup> )	$EE$	Diet
Large yellowfin tuna	IATTC stock assessments (adapted from IATTC 1998, IATTC 1999a)	$M$ from abundance-weighted average of age-specific $M$ vectors; $F$ from biomass estimate and catch at age multiplied by average weights (IATTC stock assessments adapted from IATTC 1998, IATTC 1999a)	Bioenergetics estimates (Olson and Boggs 1986) cost of reproduction corrected from Schaefer (1998)		Unpublished stomach-contents data (IATTC)
Large bigeye tuna	IATTC stock assessments (adapted from IATTC 1998, IATTC 1999a)	$M$ after IATTC stock assessments; $F$ from estimated yield divided by estimated $B$ (adapted from IATTC 1998, IATTC 1999a)	Scaled-down $Q/B$ for yellowfin based on larger body size		Geometric means from Juhl (1955), King and Ikehara (1956), and Blunt (1960)
Large marlins		$M$ estimated from regressions on $K$ , $L_{\infty}$ , and temperature in Pauly (1980), data from Boggs (1989) for 3 species; assumed that $F = M$ since catches have been stable <sup>3</sup>	Scaled-down $Q/B$ for yellowfin based on differences in body size and averaged for 3 species <sup>2</sup> ; further reduced because marlins, unlike yellowfin tuna, are not warm-bodied <sup>3</sup>	High value assumed due to erroneous assumption that most production utilized in ecosystem <sup>2</sup> ; assumed that $F = M$ since catches have been stable <sup>3, 7</sup>	Unpublished stomach-contents data (IATTC)
Large sailfish		$M$ estimated from regressions on $K$ , $L_{\infty}$ , and temperature in Pauly (1980), data from Boggs (1989) for Pacific and Atlantic; assumed $F = 2M$ due to declines in landings <sup>2</sup> ; revised assumption: $F = M$ based on offshore fishery and coastal sailfish distribution <sup>3</sup>	Scaled-down $Q/B$ for yellowfin based on differences in body size <sup>2</sup> ; further reduced because marlins, unlike yellowfin tuna, are not warm-bodied <sup>3</sup>	High value assumed due to erroneous assumption that most production utilized in ecosystem <sup>2</sup> ; assumed that $F = M$ because catches have declined in recent years but fishing has moved further offshore, so assumed low $EE$ <sup>3, 7</sup>	Unpublished stomach-contents data (IATTC)
Large swordfish <sup>4</sup>		$M$ from Boggs (1989), and estimated from regressions on $K$ , $L_{\infty}$ , and temperature in Pauly (1980), data from Boggs (1989); assumed $F = M$ because catches in EPO have been stable (Hinton and Bayliff 2002)	Assumed same as for Large marlins and Large sailfish	Based on assumption that $F = M$ , but they are caught mostly in the northern extreme of model area <sup>7</sup>	After Yabe <i>et al.</i> (1959), de Sylva (1962), and Stillwell and Kohler (1985), Hernández-García (1995), Markaida and Sosa-Nishizaki (1998)
Large dorado		Mean $M$ from Table 3.7 of Opitz (1996) based on Pauly (1980), $F$ assumed to be 0 <sup>2</sup> ; assumed $F = 0.5 M$ <sup>3</sup>	Assumed comparable to yellowfin tuna based on comparable standard metabolic rates (Brill 1996) <sup>2</sup> ; revised estimate from Olson and Galván-Magaña (2002) <sup>3</sup>	High value assumed due to erroneous assumption that most production utilized in ecosystem <sup>2</sup> ; assumed low $EE$ based on assumption that $F < M$ <sup>3, 7</sup>	After Olson and Galván-Magaña (2002)

TABLE 4a. (continued)

Component	Biomass (tons-million km <sup>-2</sup> )	P/B (year <sup>-1</sup> )	Q/B (year <sup>-1</sup> )	EE	Diet
Large miscellaneous piscivores <sup>8</sup>	Divided CPUE (tons per set) from IATTC observer database by size- and set type-specific $q$ 's estimated for yellowfin tuna <sup>2</sup> ; after removing wahoo and combining Large and Small misc. piscivores we specified EE and solved for $B$ in Ecopath <sup>3</sup>	Mean $M$ for several species and localities estimated from regressions on $K$ , $L$ , and temperature in Pauly (1980), data from FishBase (Froese and Pauly 2000) and Opitz (1996)	Initial estimate: mean for relevant species >5 kg from Opitz (1996, Appendix 8.7) <sup>2</sup> ; revised estimate for all sizes (Opitz 1996, Appendix 8.7) <sup>3</sup>	High value due to assumption that most of the production is used by predators and cannibalism <sup>3</sup>	Based on data for Carangidae and Gempylidae from FishBase (Froese and Pauly 2000) and IATTC unpubl. data; black skipjack from Yoshida (1979) and IATTC unpubl. data
Large wahoo <sup>4</sup>	Divided CPUE (tons per set) from IATTC observer database by size- and set type-specific $q$ 's estimated for yellowfin tuna	Assumed comparable to Large dorado	Assumed comparable to Small sailfish		Unpublished stomach-contents data (IATTC)
Large sharks	Divided CPUE (tons per set) from IATTC observer database by size- and set type-specific $q$ 's estimated for yellowfin tuna	Mean $M$ for 5 species after Smith <i>et al.</i> (1998); $F$ from estimated yield (IATTC observer data) divided by estimated $B$	Assumed comparable to lemon sharks (after Cortés 1997)		Unpublished stomach-contents data (IATTC)
Rays	Divided CPUE (tons per set) from IATTC observer database by size- and set type-specific $q$ 's estimated for yellowfin tuna	Assumed mean $M$ comparable to that of Large sharks; $F$ from estimated yield (IATTC observer data) divided by estimated $B$	Assumed half that of Large sharks due to assumed lower activity		After Bigelow and Schroeder (1953), Notarbartolo-di-Sciara (1988)
Skipjack tuna		$M$ from yield-per-recruit analyses (IATTC 1998); mean $F$ at age (Tomlinson, pers. comm.) <sup>9</sup>	After Kitchell <i>et al.</i> (1978)	High value due to assumption that most of the production is used by predators and cannibalism <sup>2</sup> ; adjusted lower because assumed $F < M$ since considered underexploited <sup>3, 7</sup>	Unpublished stomach-contents data (IATTC)
Albacore <sup>4</sup>		After Hampton and Fournier (2000)	Inhabit epipelagic layer like yellowfin tuna (Laurits <i>et al.</i> 1982). Based on size composition of Japanese longline catches, $Q/B$ estimated as average of $Q/B$ s of large and small yellowfin tuna	Assumed comparable to Small billfishes and Wahoo	After Pinkas <i>et al.</i> (1971), Murray (1994), Froese and Pauly (2000)
<i>Auzis</i> spp.	Divided bioenergetics estimate of production due to predation by yellowfin tuna (Olson and Boggs 1986) by estimate of $P/B$ <sup>2</sup> ; predation by other major predators unknown, so we imputed EE and solved for $B$ in Ecopath <sup>3</sup>	Assumed $M$ comparable to skipjack tuna (IATTC stock assessments) and $F$ very small based on yield and biomass <sup>2</sup> ; increased to balance predation demand <sup>3</sup>	Assumed comparable to that of skipjack tuna <sup>2</sup> ; scaled $Q/B$ of skipjack down in proportion to body size differences using ratio Small yellowfin/Large yellowfin <sup>3</sup>	Assumed large proportion of production is consumed by predators <sup>3</sup>	After Okada (1955), Tester and Nakamura (1957), Yokota <i>et al.</i> (1961), Whitley (1964)
Bluefin tuna <sup>4</sup>	Average abundances times average weights for 1966-82 (Bayliff 1993, Bayliff 1994, IATTC 1999a)	Biomass-weighted average $Z$ ( $F+M$ ) (Bayliff 1993, Bayliff 1994, IATTC 1999a)	Assumed 30% lower than that of small yellowfin due to lower growth rates and lower preferred temperatures		After Pinkas <i>et al.</i> (1971) <sup>10</sup>

TABLE 4a. (continued)

Component	Biomass (tons-million km <sup>-2</sup> )	$P/B$ (year <sup>-1</sup> )	$Q/B$ (year <sup>-1</sup> )	$EE$	Diet
Small yellowfin tuna	IATTC stock assessments (adapted from IATTC 1998, IATTC 1999a)	$M$ from averaging age-specific $M$ vectors; $F$ from biomass estimate and catch at age multiplied by average weights (adapted from IATTC 1998, IATTC 1999a)	Bioenergetics estimates (Olson and Boggs 1986), cost of reproduction corrected from Schaefer (1998)		Unpublished stomach-contents data (IATTC)
Small bigeye tuna	IATTC stock assessments (adapted from IATTC 1998, IATTC 1999a)	$M$ after IATTC stock assessments; $F$ from estimated yield divided by estimated $B$ (adapted from IATTC 1998, IATTC 1999a)	Scaled-down $Q/B$ for yellowfin based on larger body size of bigeye		Unpublished stomach-contents data (IATTC)
Small marlins		$M$ estimated from regressions on $K$ , $L_{\infty}$ , and temperature in Pauly (1980); data from Boggs (1989) for 3 species; estimated $F$ by reducing $F$ for Large marlins by ratio of Small marlin discards to Large marlin landings	Scaled-down $Q/B$ for yellowfin based on differences in body size and averaged for 3 species; further reduced because marlins, unlike yellowfin tuna, are not warm-bodied <sup>3</sup>	High value assumed due to erroneous assumption that most production utilized in ecosystem <sup>2</sup> ; reduced because exploitation not so high - assumed $EE$ is 0.25 greater than that of Large marlins <sup>3, 7</sup>	After Nakamura (1985)
Small sailfish		$M$ estimated from regressions on $K$ , $L_{\infty}$ , and temperature in Pauly (1980); data from Boggs (1989) for Pacific and Atlantic; estimated $F$ by reducing $F$ for Large sailfish by ratio of Small sailfish discards to Large sailfish landings	Scaled-down $Q/B$ for yellowfin based on differences in body size <sup>2</sup> ; further reduced because sailfish, unlike yellowfin tuna, are not warm-bodied <sup>3</sup>	High value assumed due to erroneous assumption that most production utilized in ecosystem <sup>2</sup> ; reduced because exploitation not so high - assumed $EE$ comparable to that of Large marlins <sup>3, 7</sup>	After Nakamura (1985)
Small swordfish <sup>4</sup>		$M$ estimated from regressions on $K$ , $L_{\infty}$ , and temperature in Pauly (1980); data from Boggs (1989); estimated $F$ by reducing $F$ for Large swordfish by ratio of Small swordfish discards to Large swordfish landings	Assumed same as for Small marlins	Assumed same as for Small marlins and Small sailfish	After Nakamura (1985)
Small dorado	Divided CPUE (tons per set) from IATTC observer database by size- and set type-specific $q$ 's estimated for yellowfin tuna <sup>2</sup> ; increased to balance high predation demands <sup>8</sup>	Mean $M$ from Table 3.7 of Opitz (1996) based on Pauly (1980); $F$ estimated from yield and biomass estimates <sup>2</sup> ; increased to balance because $M$ from literature may have been for large fish <sup>3</sup>	Assumed same as for Small yellowfin due to similar standard metabolic rates <sup>2</sup> ; from Olson and Galván-Magana (2002) <sup>3</sup>		After Olson and Galván-Magana (2002)
Small miscellaneous piscivores <sup>5</sup>		See Large miscellaneous piscivores			
Small wahoo <sup>4</sup>		Assumed lower than $P/B$ of Skipjack because Wahoo are larger and live longer	Assumed comparable to Small dorado and Small yellowfin <sup>2</sup> ; scaled $Q/B$ of Small yellowfin down in same $Q/B$ proportion as Large wahoo/Large yellowfin tuna <sup>3</sup>	High value due to assumption that most of the production used by predators and cannibalism <sup>2</sup> ; reevaluated assumption and added 0.25 to $EE$ of previous estimate <sup>3</sup>	After Manooch and Hogarth (1988)

TABLE 4a. (continued)

Component	Biomass (tons-million km <sup>-2</sup> )	P/B (year <sup>-1</sup> )	Q/B (year <sup>-1</sup> )	EE	Diet
Small sharks	Divided CPUE (tons per set) from IATTC observer database by size- and set type-specific <i>q</i> 's estimated for yellowfin tuna <sup>2</sup>	Mean <i>M</i> for 4 species after Smith <i>et al.</i> (1998); <i>F</i> from estimated yield (IATTC observer data) divided by estimated <i>B</i> <sup>2</sup>	Assumed 1.25 times <i>Q/B</i> of Large sharks because smaller body size <sup>2</sup> ; adjusted to 1.17 times <i>Q/B</i> of Large sharks using ratio Large yellowfin/Small yellowfin <sup>3</sup>		Unpublished stomach-contents data (IATTC)
Anchovies	Omitted because most predation on anchovies is in coastal areas, which are not adequately represented by the model. Moved Anchovies into Miscellaneous epipelagic fishes				
Flyingfishes	Extrapolated line-transect estimates of density (Oxenford <i>et al.</i> 1995) to ETP model area and multiplied by average weight estimate (Campana <i>et al.</i> 1993) <sup>2</sup> ; reevaluated assumption and specified <i>EE</i> instead, solving for <i>B</i> in Ecopath <sup>3</sup>	Mean <i>M</i> for 3 species from the western Pacific Ocean (Dalzell 1998)	Calculated from total metabolism estimates (Belokopytin and Abolmasova 1988) averaged with ration estimates (Gorelova 1980, Lipskaya 1980, Lipskaya 1987) and reduced by 25% because estimates based on small fish	High value based on assumption that most of the production is used by predators <sup>3</sup>	After Lewis (1961), Gorelova (1980), Lipskaya (1980), and Lipskaya (1987)
Miscellaneous epipelagic fishes		Averaged estimates of <i>M</i> for many species from FishBase (Proese and Pauly 2000) and Opitz (1996); assumed <i>F</i> = <i>M</i> because no evidence of declines in discards during last 5 y	Averaged estimates for many species from Opitz (1996, Appendix 8.7)	Assumed that 80% of the production is consumed by predators <sup>2</sup> ; revised assuming that 95% is consumed by predators (consistent with other forage fishes, e.g. <i>Auxis</i> spp. <sup>3</sup> )	After information for a variety of species from FishBase (Proese and Pauly 2000)
Miscellaneous mesopelagic fishes	Estimated from upper end of density range given by Longhurst and Pauly (1987)	After Longhurst and Pauly (1987, p. 255)	Assumed comparable to <i>Q/B</i> of Misc. epipelagic fishes		Assumed diet is only mesozooplankton and microzooplankton
Epipelagic cephalopods <sup>11</sup>		Mean of two estimates of <i>M</i> from Ehrhardt (1983) and two estimates from Longhurst and Pauly (1987) <sup>2</sup> ; increased to balance high predation demands <sup>3</sup>	Mean for two species after Longhurst and Pauly (1987) <sup>2</sup> ; lowered because cannibalism plankton production <sup>3</sup>	High value based on assumption that most of the production is used by predators <sup>2</sup> ; lowered to take into account diel vertical migrations into mesopelagic layers, absence of fishing on cephalopods in model, and underestimated cephalopod component of predator diets <sup>3</sup>	After Ehrhardt (1983), Nixon (1987), Ehrhardt (1991), and Shchetinnikov (1992)
Mesopelagic cephalopods <sup>11</sup>		See Epipelagic cephalopods. Mesopelagic cephalopods were combined with them.			
Crabs		<i>Z</i> from catch curve fitted to survey data of Blackburn (1977)	Assumed (for <i>Pleuroncodes plinipes</i> ) middle of range of daily rations for 9 species of decapod crustaceans (after Maynou and Cartes 1998) <sup>2</sup> ; revised to correct error in conversion from dry to wet weight <sup>3</sup>	Assumed a "medium" amount of production goes to detritus <sup>2</sup> ; revised upward to be consistent with other forage species <sup>3</sup>	After Aurioules-Gamboia (1977)

TABLE 4a. (continued)

Component	Biomass (tons·million km <sup>-2</sup> )	P/B (year <sup>-1</sup> )	Q/B (year <sup>-1</sup> )	EE	Diet
Mesozooplankton <sup>12</sup>		Mean for carnivorous zooplankton after Longhurst and Pauly (1987) <sup>2</sup> ; after Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	Assumed 0.5*Q/B of herbivorous zooplankton because P/B for carniv. zoopl. half that for herb. zoopl. <sup>2</sup> ; after Vinogradov <i>et al.</i> (1976), Ikeda (1977), Dam <i>et al.</i> (1995), Chavez <i>et al.</i> (1996), Verity <i>et al.</i> (1996) <sup>3</sup>	Assumed a "medium" amount of production goes to detritus <sup>2</sup> ; flow in/flow out adjusted by proportion recycled (after Chai <i>et al.</i> 2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	After Longhurst and Pauly (1987, Table 4.3); after Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>
Microzooplankton <sup>12</sup>		Mean for herbivorous zooplankton after Longhurst and Pauly (1987) <sup>2</sup> ; after Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	After Polovina (1984) <sup>2</sup> ; after Vinogradov <i>et al.</i> (1976), Ikeda (1977), Dam <i>et al.</i> (1995), Chavez <i>et al.</i> (1996), Verity <i>et al.</i> (1996) <sup>3</sup>	Assumed a "medium" amount of production goes to detritus <sup>2</sup> ; flow in/flow out adjusted by proportion recycled (after Chai <i>et al.</i> 2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	After Longhurst and Pauly (1987, Table 4.3); after Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>
Large phytoplankton <sup>13</sup>		Means from Polovina (1984) and Valiela (1984) <sup>2</sup> ; after Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	Not applicable	Estimated from sedimentation rates at depth (after Valiela 1984) interpolated to 1000 m <sup>2</sup> ; flow in/flow out adjusted by proportion recycled (after Chai <i>et al.</i> 2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	Not applicable
Small producers <sup>13</sup>		After Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	Not applicable	Ratio of flow in to flow out adjusted by proportion recycled (after Chai <i>et al.</i> 2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	Not applicable

- 1 L. Ballance, NOAA, NMFS, La Jolla, California, USA.
- 2 Initial parameter estimates (ETP1).
- 3 Revised parameter estimates (ETP7).
- 4 This component was not in the original model (ETP1), but was added during revisions (ETP2-ETP7).
- 5 M. Scott, IATTC, La Jolla, California, USA.
- 6 P. Dutton, NOAA, NMFS, La Jolla, California, USA.
- 7 We assigned EE to this component based on our assumptions of the relative magnitude of *F* versus *M*. If *F* was assumed to be low relative to *M*, we assigned a low EE. If *F* was assumed to be about equal to *M*, we assumed EE = 0.5. If *F* was assumed to be high relative to *M*, we assigned a high EE.
- 8 Original Large and Small miscellaneous piscivores components were combined into Miscellaneous piscivores. Original Miscellaneous piscivores group included wahoo, but we removed wahoo due to its dissimilarity with other species in this component.
- 9 P. Tomlinson, IATTC, La Jolla, California, USA.
- 10 For predators that eat Pacific bluefin tuna (PBT) in the eastern Pacific (EPO), we divided the contribution of PBT in the diet of those predators by 3 (assuming PBT are in the EPO four months per year) and multiplied by 0.07 (because we assumed PBT and other components overlap in 7% of model area).
- 11 These are initial components, and were combined as Cephalopods because their production could not balance cannibalism demands between these components. P/B and Q/B were assumed comparable for both components.
- 12 There was only one Zooplankton component in ETP1. We divided it into two components in ETP7 based on size, after Chai *et al.* (2002).
- 13 There was only one Producer component in ETP1. We divided it into two components in ETP7 based on size, after Chai *et al.* (2002).

**TABLA 4b.** Fuentes y supuestos de las estimaciones de Ecopath, y de composición de dietas para el modelo del ecosistema pelágico del POT. En casos de referencias múltiples, a menudo usamos un valor promedio (basado en un valor por referencia) en el modelo. Las notas 2 y 3 identifican fuentes de información para las estimaciones iniciales (ETP1) y modificadas (ETP7).

Componente	Biomasa (toneladas·millón km <sup>-2</sup> )	P/B (año <sup>-1</sup> )	Q/B (año <sup>-1</sup> )	EE	Dieta
Aves de caza	Estudios de transectos de bandas (1989-90) <sup>1,3</sup>	De Christensen y Pauly (1993) <sup>2</sup> ; Pauly <i>et al.</i> (1996) <sup>2</sup> ; Nelson (1978) <sup>3</sup> ; Furness y Monaghan (1987) <sup>3</sup> ; Warham (1996) <sup>3</sup> ; L. Ballance (com. pers.) <sup>1,3</sup>	De Flint y Nagy (1984) <sup>2</sup> ; Muck y Pauly (1987) <sup>2</sup> ; Ballance (1984) <sup>2</sup> ; L. Ballance (com. pers.) <sup>1,3</sup>	Valor bajo debido a baja depredación en el POT <sup>2</sup> ; este supuesto descartado tras obtener estimación de B y estimamos EE en Ecopath <sup>3</sup>	Ballance y Pitman (1999); L. Ballance (com. pers.) <sup>1</sup>
Aves forrajeras	Estudios de transectos de bandas (1989-90) <sup>1,3</sup>	Escalado a partir del P/B de Aves de caza <sup>2</sup> ; de Warham (1990) <sup>3</sup> ; Warham (1996) <sup>3</sup>	Escalado a partir del Q/B de Aves de caza <sup>2</sup> (Flint y Nagy pers.) <sup>3</sup> ; L. Ballance (com. pers.) <sup>3</sup>	Valor bajo debido a baja depredación en el POT <sup>2</sup> ; este supuesto descartado tras obtener estimación de B y estimamos EE en Ecopath <sup>3</sup>	L. Ballance (com. pers.) <sup>1</sup>
Ballenas barbadas <sup>4</sup>	Estimaciones de abundancia (Wade y Gerrodette 1993) multiplicadas por peso promedio (Cummings 1985; Yochem y Leatherwood 1985; Trites <i>et al.</i> 1999), suponiendo una relación peso-talla comparable para ballenas de Bryde y rorcuales del norte (Gambell 1985)	De Trites <i>et al.</i> (1999)	De Yochem y Leatherwood (1985), Pauly y Christensen (1996), y Trites <i>et al.</i> (1999)		Promedio ponderado por biomasa para ballenas azul (Yochem y Leatherwood 1985, Pauly y Christensen 1996) y de Bryde (Yochem y Leatherwood 1985)
Ballenas dentadas	Estimaciones de abundancia (Wade y Gerrodette 1993) multiplicadas por peso promedio de muchas fuentes (M. Scott, com. pers.) <sup>5</sup> . Obtener detalles de los autores	M promedio de orcas (Brault y Caswell 1993) y cachalotes (Chapman 1980) <sup>2</sup> ; F de datos de observadores de la CIAT y estimaciones de B <sup>2</sup> ; P/B revisado consistente con Giro de Alaska (Pauly y Christensen 1996) <sup>3</sup>	Promedio ponderado por biomasa para ballenas Mesoplodon spp. y zifio de Cuvier, orcas, y cachalotes de Pauly y Christensen (1996) <sup>2</sup> ; reducido para balance de masas <sup>3</sup>		Ajustado de Pauly y Christensen (1996)
Delfín manchado	Estimaciones de abundancia (Wade y Gerrodette 1993) multiplicadas por peso promedio de muchas fuentes (M. Scott, com. pers.) <sup>5</sup> . Obtener detalles de los autores	M de <i>Tursiops</i> (Wells y Scott 1990); F de datos de observadores de la CIAT y estimaciones de B	Supuesto ser comparable con marsopa de Dall (Pauly y Christensen 1996)		Datos inéditos de contenido estomacal (CIAT)
Delfines mesopelágicos	Estimaciones de abundancia (Wade y Gerrodette 1993) multiplicadas por peso promedio de muchas fuentes (M. Scott, com. pers.) <sup>5</sup> . Obtener detalles de autores	M de <i>Tursiops</i> (Wells y Scott 1990); F de datos de observadores de la CIAT y estimaciones de B	Supuesto ser comparable con marsopa de Dall (Pauly y Christensen 1996)		
Tortugas marinas		Polovina (1984), Opitz (1996)	Polovina (1984), Opitz (1996)		Se supuso una cantidad "mediana" de producción consumida por depredación <sup>2</sup> ; reducida debido a estimación excesiva de depredación y captura incidental baja <sup>3</sup>

TABLA 4b. (continuación)

Componente	Biomasa (toneladas-millón km <sup>-2</sup> )	P/B (año <sup>-1</sup> )	Q/B (año <sup>-1</sup> )	EE	Dieta
Atún aleta amarilla grande	Evaluaciones de población de la CIAT (adaptado de CIAT 1998, CIAT 1999a)	M de promedio ponderado por abundancia de vectores de M por edad; F de estimación de biomasa y captura a edad multiplicados por peso promedio (evaluaciones de poblaciones de la CIAT, adaptado de CIAT 1998, CIAT 1999a)	Estimaciones de bioenergética (Olson y Boggs 1986), costo de reproducción corregido de Schaefer (1998)		Datos inéditos de contenido estomacal (CIAT)
Atún patudo grande	Evaluaciones de población de la CIAT (adaptado de CIAT 1998, CIAT 1999a)	M de evaluaciones de población de la CIAT; F de rendimiento estimado dividido por B estimada (adaptado de CIAT 1998, CIAT 1999a)	Escalado a partir del Q/B de aleta amarilla basado en mayor tamaño del cuerpo		Promedios geométricos de Juhl (1955), King y Ikehara (1956), y Blunt (1960)
Marlinas grandes		M estimada de regresiones sobre K, L <sub>∞</sub> , y temperatura en Pauly (1980), datos de Boggs (1989) para 3 especies; supusimos que F = M ya que capturas han sido estables <sup>3</sup>	Escalado a partir del Q/B de aleta amarilla basado en diferencias en tamaño del cuerpo, y promediado para tres especies <sup>2</sup> ; reducido más porque marlines, a diferencia del atún aleta amarilla, no son de cuerpo cálido <sup>3</sup>	Alto valor supuesto debido a supuesto erróneo que la mayor parte de la producción es utilizada en el ecosistema <sup>2</sup> ; supusimos que F = M ya que capturas han sido estables <sup>3</sup> , 7	Datos inéditos de contenido estomacal (CIAT)
Pez vela grande		M estimado de regresiones sobre K, L <sub>∞</sub> , y temperatura en Pauly (1980), datos de Boggs (1989) para Pacífico y Atlántico; supusimos F = 2M debido a disminución de descargas <sup>2</sup> ; supuesto modificado: F = M basado en pesquería de alta mar y distribución costera del pez vela <sup>3</sup>	Escalado a partir del Q/B de aleta amarilla basado en diferencias en tamaño del cuerpo <sup>2</sup> ; reducido más porque pez vela, a diferencia del atún aleta amarilla, no son de cuerpo cálido <sup>3</sup>	Alto valor supuesto debido a supuesto erróneo que la mayor parte de la producción es utilizada en el ecosistema <sup>2</sup> ; supusimos que F = M ya que capturas han disminuido en años recientes pero la pesca se ha desplazado mar afuera, por lo que supusimos EE baja <sup>3</sup> , 7	Datos inéditos de contenido estomacal (CIAT)
Pez espada grande <sup>4</sup>		M de Boggs (1989), y estimada de regresiones sobre K, L <sub>∞</sub> , y temperatura en Pauly (1980), datos de Boggs (1989); supusimos F = M porque capturas en el OPO han sido estables (Hinton y Bayliff 2002)	Supuesto ser igual que Marlines grandes y Pez vela grande	Basado en supuesto que F = M, pero es capturado principalmente en el extremo norte del área del modelo <sup>7</sup>	De Yabe <i>et al.</i> (1959), de Sylva (1962), y Stillwell y Kohler (1985), Hernández-García (1995), Markaida y Sosa-Nishizaki (1998)
Dorado grande		M promedio de la Tabla 3.7 de Opitz (1996) basado en Pauly (1980), F supuesto ser 0 <sup>2</sup> ; supusimos F = 0.5M <sup>3</sup>	Supuesto ser comparable con el atún aleta amarilla con base en tasas metabólicas estándar comparables (Brill 1996) <sup>2</sup> ; estimación modificada de Olson y Galván-Magaña (2002) <sup>3</sup>	Alto valor supuesto debido a supuesto erróneo que la mayor parte de la producción es utilizada en el ecosistema <sup>2</sup> ; EE bajo supuesto basado en supuesto que F < M <sup>3</sup> , 7	De Olson y Galván-Magaña (2002)

TABLA 4b. (continuación)

Componente	Biomasa (toneladas/lance) de base de datos de observadores de la CIAT dividida por $q$ por tamaño y tipo de lance estimado para atún aleta amarilla <sup>2</sup> ; tras excluir peto grandes y pequeños especificamos $EE$ y estimamos $B$ en Ecopath <sup>3</sup>	$P/B$ (año <sup>-1</sup> )	$Q/B$ (año <sup>-1</sup> )	$EE$	Dieta
Piscívoros misceláneos grandes <sup>8</sup>	CPUE (toneladas/lance) de base de datos de observadores de la CIAT dividida por $q$ por tamaño y tipo de lance estimado para atún aleta amarilla <sup>2</sup> ; tras excluir peto grandes y pequeños misc. grandes y pequeños especificamos $EE$ y estimamos $B$ en Ecopath <sup>3</sup>	$M$ promedio para varias especies estimada de regresiones sobre $K$ , $L_{\infty}$ , y temperatura en Pauly (1980), datos de FishBase (Froese y Pauly 2000) y Opitz (1996)	Estimación inicial, promedio para especie pertinente $> 5\text{kg}$ de Opitz (1996, Anexo 8.7) <sup>2</sup> ; estimación modificada para todos tamaños (Opitz 1996, Anexo 8.7) <sup>3</sup>	Alto valor debido a supuesto que la mayor parte de la producción es usada por depredadores y canibalismo <sup>3</sup>	Basado en datos de Carangidae y Gempylidae de FishBase (Froese y Pauly 2000) y datos inéditos de la CIAT; barrilete negro de Yoshida (1979) y datos inéditos de la CIAT
Peto grande <sup>4</sup>	CPUE (toneladas/lance) de base de datos de observadores de la CIAT dividida por $q$ por tamaño y tipo de lance estimado para atún aleta amarilla	Supuesto ser comparable con Dorado grande	Supuesto ser comparable con Pez vela pequeño		Datos inéditos de contenido estomacal (CIAT)
Tiburones grandes	CPUE (toneladas/lance) de base de datos de observadores de la CIAT dividida por $q$ por tamaño y tipo de lance estimado para atún aleta amarilla	$M$ promedio para 5 especies de Smith <i>et al.</i> (1998); $F$ de rendimiento estimado (datos de observadores de la CIAT) dividido por $B$ estimado	Supuesto ser comparable con tiburón galano (de Cortés 1997)		Datos inéditos de contenido estomacal (CIAT)
Rayas	CPUE (toneladas/lance) de base de datos de observadores de la CIAT dividida por $q$ por tamaño y tipo de lance estimado para atún aleta amarilla	$M$ promedio supuesta ser comparable con la de Tiburones grandes; $F$ de rendimiento estimado (datos de observadores de la CIAT) dividido por $B$ estimado	Supuesto ser la mitad de aquel de Tiburones grandes con base en supuesto de actividad menor		De Bigelow y Schroeder (1953), Notarbartolo-di-Sciara (1988)
Atún barrilete	$M$ de análisis de rendimiento por recluta (CIAT 1998); $F$ promedio a edad (Tomlinson, com. pers.) <sup>9</sup>	De Kitchell <i>et al.</i> (1978)		Alto valor debido a supuesto que la mayor parte de la producción es usada por depredadores y canibalismo <sup>2</sup> ; ajustado a nivel menor con base en supuesto que $F < < M$ ya que se considera subexplotado <sup>3, 7</sup>	Datos inéditos de contenido estomacal (CIAT)
Albacora <sup>4</sup>	De Hampton y Fournier (2000)	Vive en la capa epipelágica como el atún aleta amarilla (Laurs <i>et al.</i> 1982). A partir de la composición por tamaño de capturas palangreras japonesas, se estimó $Q/B$ como el promedio de los $Q/B$ de atún aleta amarilla grande y pequeño	Supuesto ser comparable con Pesces picudos pequeños y Peto		De Pinkas <i>et al.</i> (1971), Murray (1994), Froese y Pauly (2000)



TABLA 4b. (continuación)

Componente	Biomasa (toneladas-millón km <sup>-2</sup> )	P/B (año <sup>-1</sup> )	Q/B (año <sup>-1</sup> )	EE	Dieta
<i>Auaxis</i> spp.	Estimación bioenergética de producción debida a depredación por atún aleta amarilla (Olson y Boggs 1986) dividida por estimación de P/B <sup>2</sup> ; depredación por otros depredadores mayores desconocida, por lo que insertamos EE y estimamos B en Ecopath <sup>3</sup>	M supuesta ser comparable con atún barrilete (evaluaciones de poblaciones de la CIAT) y F muy bajo con base en rendimiento y biomasa <sup>2</sup> ; incrementado para balancear demanda de depredación <sup>3</sup>	Supuesto ser comparable con aquel de atún barrilete <sup>2</sup> ; Q/B de barrilete reducido en proporción a diferencia en tamaño de cuerpo usando cociente Aleta amarilla pequeño/Aleta amarilla grande <sup>3</sup>	Se supuso que una gran proporción de la producción es consumida por depredadores <sup>3</sup>	De Okada (1955), Tester y Nakamura (1957), Yokota <i>et al.</i> (1961), Whitley (1964)
Atún aleta azul <sup>4</sup>	Abundancias medias por pesos medios de 1966-82 (Bayliff 1993, Bayliff 1994, (CIAT 1999a))	Z (F+M) promedio ponderado por biomasa (Bayliff 1993, Bayliff 1994, CIAT 1999a)	Supuesto ser 30% menor que el de aleta amarilla pequeño con base en tasa de crecimiento menor y temperaturas preferidas más bajas		De Pinkas <i>et al.</i> (1971) <sup>10</sup>
Atún aleta amarilla pequeño	Evaluaciones de poblaciones de la CIAT (adaptado de CIAT 1998, CIAT 1999a)	M de promedio de vectores de M por edad; F de estimación de biomasa y captura a edad multiplicados por peso promedio (adaptado de CIAT 1998, CIAT 1999a)	Estimaciones de bioenergética (Olson y Boggs 1986) costo de reproducción corregido de Schaefer (1998)		Datos inéditos de contenido estomacal (CIAT)
Atún patudo pequeño	Evaluaciones de poblaciones de la CIAT (adaptado de CIAT 1998, CIAT 1999a)	M de evaluaciones de poblaciones de la CIAT; F de rendimiento estimado dividido por B estimado (adaptado de CIAT 1998, CIAT 1999a)	Q/B de aleta amarilla reducido con base en mayor tamaño del cuerpo de patudo		Datos inéditos de contenido estomacal (CIAT)
Marlines pequeños		M estimada de regresiones sobre K <sub>t</sub> , L <sub>∞</sub> , y temperatura en Pauly (1980), datos de Boggs (1989) para 3 especies; estimamos F reduciendo F de Marlines grandes por el cociente de descartes de Marlines pequeños a descartas de Marlines grandes	Q/B de aleta amarilla reducido con base en diferencias en tamaño del cuerpo y promediado para 3 especies <sup>2</sup> ; reducido aun más porque marlines, aun más porque marlines, a diferencia del atún aleta amarilla, no son de cuerpo cálido <sup>3</sup>	Alto valor supuesto debido a supuesto erróneo que la mayor parte de la producción es utilizada en el ecosistema <sup>2</sup> ; reducido porque explotación no tan alta - EE supuesto es 0.25 mayor que el de Marlines grandes <sup>3, 7</sup>	De Nakamura (1985)
Pez vela pequeño		M estimada de regresiones sobre K <sub>t</sub> , L <sub>∞</sub> , y temperatura en Pauly (1980), datos de Boggs (1989) para Pacífico y Atlántico; estimamos F reduciendo F de Pez vela grande por el cociente de descartes artes de Pez vela pequeño a descartas de Pez vela grande	Q/B de aleta amarilla reducido con base en diferencias en tamaño del cuerpo <sup>2</sup> ; reducido aun más porque pez vela, a diferencia del atún aleta amarilla, no es de cuerpo cálido <sup>3</sup>	Alto valor supuesto debido a supuesto erróneo que la mayor parte de la producción es utilizada en el ecosistema <sup>2</sup> ; reducido porque explotación no tan alta - EE supuesto es 0.25 mayor que el de Marlines grandes <sup>3, 7</sup>	De Nakamura (1985)

TABLA 4b. (continuación)

Componente	Biomasa (toneladas·millón km <sup>-2</sup> )	P/B (año <sup>-1</sup> )	Q/B (año <sup>-1</sup> )	EE	Dieta
Pez espada pequeño <sup>4</sup>		<i>M</i> estimada de regresiones sobre <i>K</i> , <i>L</i> <sub>∞</sub> , y temperatura en Pauly (1980), datos de Boggs (1989); estimamos <i>F</i> reduciendo <i>F</i> de Pez espada grande por el cociente de descartes de Pez espada pequeño a descartes de Pez espada grande	Supuesto ser igual que para Marlines pequeños	Supuesto ser igual que para Marlines pequeños y Pez vela pequeño	De Yabe <i>et al.</i> (1959)
Dorado pequeño	CPUE (toneladas/lance) de base de datos de observadores de la CIAT dividida por <i>q</i> por tamaño y tipo de lance estimado para atún aleta amarilla <sup>2</sup> ; incrementado para balancear alta demanda de depredación <sup>3</sup>	<i>M</i> promedio de Tabla 3.7 de Opitz (1996) basada en Pauly (1980), <i>F</i> estimada de estimaciones de rendimiento y biomasa <sup>2</sup> ; incrementado para balancear porque <i>M</i> de la literatura podría ser para peces grandes <sup>3</sup>	Supuesto ser igual que para Aleta amarilla pequeño con base en tasas metabólicas estándar similares <sup>2</sup> ; de Olson y Galván-Magaña (2002) <sup>3</sup>		De Olson y Galván-Magaña (2002)
Piscívoros misceláneos pequeños <sup>8</sup>		Ver Piscívoros misceláneos grandes			
Peto pequeño <sup>4</sup>		Supuesto ser más bajo que <i>P/B</i> de Barrilete porque Peto es de mayor tamaño y vida más larga	Supuesto ser comparable con Dorado pequeño y Aleta amarilla pequeño <sup>2</sup> ; <i>Q/B</i> de Aleta amarilla pequeño reducido en misma proporción <i>Q/B</i> que Peto grande/Atún aleta amarilla grande <sup>3</sup>	Alto valor basado en supuesto que la mayor parte de la producción usada por depredadores y canibalismo <sup>2</sup> ; evaluamos supuesto de nuevo y añadimos 0.25 a la <i>EE</i> de la estimación previa <sup>3</sup>	De Manooch y Hogarth (1983)
Tiburones pequeños	CPUE (toneladas/lance) de base de datos de observadores de la CIAT dividida por <i>q</i> por tamaño y tipo de lance estimado para atún aleta amarilla <sup>2</sup>	<i>M</i> promedio de 4 especies de Smith <i>et al.</i> (1998); <i>F</i> de rendimiento estimado (datos de observadores de la CIAT) dividido por <i>B</i> estimada <sup>2</sup>	Supuesto ser 1.25 veces el <i>Q/B</i> de Tiburones grandes con base en tamaño menor del cuerpo <sup>2</sup> ; ajustado a 1.17 veces el <i>Q/B</i> de Tiburones grandes usando cociente Aleta amarilla grande/Aleta amarilla pequeño <sup>3</sup>		Datos inéditos de contenido estomacal (CIAT)
Anchoas	Omitidas porque la depredación sobre anchoas ocurre principalmente en zonas costeras, no representadas adecuadamente por el modelo. Anchoas incluidas en Peces epipelágicos misceláneos				
Peces voladores	Estimaciones de densidad de transectos lineales (Oxenford <i>et al.</i> 1995) extrapolados al área del modelo del POT, y multiplicadas por estimación del peso medio (Campana <i>et al.</i> 1983) <sup>2</sup> ; evaluamos el supuesto de nuevo y especificamos <i>EE</i> , estimando <i>B</i> en Ecopath <sup>3</sup>	<i>M</i> promedio de 3 especies del Océano Pacífico occidental (Dalzell 1993)	Calculado de estimaciones del metabolismo total (Belokopytin y Abolmasova 1988) promediado con estimaciones de raciones (Gorelova 1980, Lipskaya 1980 Lipskaya 1987) y reducido 25% porque las estimaciones se basan en peces pequeños	Alto valor basado en supuesto que la mayor parte de la producción es usada por depredadores <sup>3</sup>	De Lewis (1961), Gorelova (1980), Lipskaya (1980), y Lipskaya (1987)

TABLA 4b. (continuación)

Componente	Biomasa (toneladas-millón km <sup>-2</sup> )	P/B (año <sup>-1</sup> )	Q/B (año <sup>-1</sup> )	EE	Dieta
Peces mesopelágicos misceláneos		Estimaciones promediadas de <i>M</i> para muchas especies de FishBase (Froese y Pauly 2000) y Opitz (1996) supuestos que $F = M$ con base en falta de evidencia de disminución de descartes en últimos 5 años	Estimaciones promediadas para muchas especies de Opitz (1996, Anexo 8.7)	Supusimos que 80% de la producción es consumida por depredadores <sup>2</sup> ; modificado suponiendo que 95% es consumido por depredadores (consistente con otros peces de forraje, por ejemplo <i>Axaris</i> spp. <sup>3</sup> )	De información sobre varias especies en FishBase (Froese y Pauly 2000)
Peces mesopelágicos misceláneos	Estimado del extremo superior del rango de densidad en Longhurst y Pauly (1987)	De Longhurst y Pauly (1987, p. 255)	Supuesto ser comparable con Q/B de Peces epipelágicos misceláneos		Supusimos que la dieta consiste de mesozooplankton y microzooplankton solamente
Cefalópodos epipelágicos <sup>11</sup>		Promedio de dos estimaciones de <i>M</i> de Ehrhardt (1983) y dos estimaciones de Longhurst y Pauly (1987) <sup>2</sup> ; incrementado para balancear alta demanda de depredación <sup>3</sup>	Promedio de dos especies de Longhurst y Pauly (1987) <sup>2</sup> ; reducido porque canibalismo demasiado alto para balancear con producción de zooplankton	Alto valor basado en supuesto que la mayor parte de la producción es usada por depredadores <sup>2</sup> ; reducido para tomar en cuenta migraciones verticales diurnas a capas mesopelágicas, ausencia de pesca sobre cefalópodos en el modelo, y componente subestimado de cefalópodos en la dieta de depredadores <sup>3</sup>	De Ehrhardt (1983), Nixon (1987), Ehrhardt (1991), y Schetinnikov (1992)
Cefalópodos mesopelágicos <sup>11</sup>		Ver Cefalópodos epipelágicos. Se combinaron con Cefalópodos mesopelágicos <sup>11</sup> .			
Cangrejos		Z de la curva de captura ajustado a datos del muestreo de poblaciones en el mar de Blackburn (1977)	Supusimos (para <i>Pleurocodes planipes</i> ) punto medio del rango de raciones diarias para nueve especies de crustáceos decápodos (de Maynou y Cartes 1998) <sup>2</sup> ; modificado para corregir error en conversión de peso seco a peso húmedo <sup>3</sup>	Supusimos que una cantidad "mediana" de producción se convierte en detritos <sup>2</sup> ; ajustado hacia arriba para ser consistente con otras especies de forraje <sup>3</sup>	De Auriolles-Gamboia (1977)
Mesozooplankton <sup>12</sup>		Promedio de zooplankton carnívoro de Longhurst y Pauly (1987) <sup>2</sup> ; de Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	Supuesto ser $0.5 * Q/B$ de zooplankton herbívoro porque P/B de zooplankton carnívoro la mitad de aquel de zooplankton herb. <sup>2</sup> ; De Vinogradov <i>et al.</i> (1976); Ikeda (1977), Dam <i>et al.</i> (1995), Chavez <i>et al.</i> (1996), Verity <i>et al.</i> (1996) <sup>3</sup>	Supusimos que una cantidad "mediana" de producción se convierte en detritos <sup>2</sup> ; flujo entrante/flujo saliente ajustado por proporción reciclada (de Chai <i>et al.</i> 2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	De Longhurst y Pauly (1987, Tabla 4.3), de Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>

TABLA 4b. (continuación)

Componente	Biomasa (toneladas-millón km <sup>-2</sup> )	P/B (año <sup>-1</sup> )	Q/B (año <sup>-1</sup> )	EE	Dieta
Microzooplankton <sup>12</sup>		Promedio de zooplankton herbívoro de Longhurst y Pauly (1987) <sup>2</sup> ; de Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	De Polovina (1984) <sup>2</sup> ; de Vinogradov <i>et al.</i> (1976), Ikeda (1977), Dam <i>et al.</i> (1995), Chavez <i>et al.</i> (1996), Verity <i>et al.</i> (1996) <sup>3</sup>	Supusimos que una cantidad "mediana" de producción se convierte en detritos <sup>2</sup> ; flujo entrante/flujo saliente ajustado por proporción reciclada (de Chai <i>et al.</i> 2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	De Longhurst y Pauly (1987, Tabla 4.3), de Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>
Fitoplancton grande <sup>13</sup>		Promedios de Polovina (1984) y Valiela (1984) <sup>2</sup> ; de Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	No aplicable	Estimado de tasas de sedimentación a profundidad (de Valiela 1984 interpoladas a 1000 m; flujo entrante/flujo saliente ajustado por proporción reciclada (de Chai <i>et al.</i> 2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	No aplicable
Productores pequeños <sup>13</sup>		De Chai <i>et al.</i> (2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	No aplicable	Cociente de flujo entrante a flujo saliente ajustado por proporción reciclada (de Chai <i>et al.</i> 2002, Fig. 7) <sup>3</sup>	No aplicable

1 L. Ballance, NOAA, NMFS, La Jolla, California, EE.UU.

2 Estimaciones iniciales de los parámetros (ETP1).

3 Estimaciones modificadas de los parámetros (ETP7).

4 No se incluyó este componente en el modelo original (ETP1), sino que fue añadido durante las modificaciones (ETP2-ETP7).

5 M. Scott, CIAT, La Jolla, California, EE.UU.

6 P. Dutton, NOAA, NMFS, La Jolla, California, EE.UU.

7 Asignamos EE a este componente con base en nuestros supuestos sobre la magnitud relativa de F y M. Si se supuso que F era bajo con respecto a M, asignamos un EE bajo. Si se supuso que F era aproximadamente igual a M, asignamos EE = 0.5. Si se supuso que F era alto con respecto a M, asignamos un EE alto.

8 Los componentes originales de Piscívoros misceláneos grandes y pequeños fueron combinados en Piscívoros misceláneos. El componente de Piscívoros misceláneos original incluía peto, pero lo sacamos por sus diferencias de las demás especies en este componente.

9 P. Tomlinson, CIAT, La Jolla, California, EE.UU.

10 Para los depredadores que comen atún aleta azul del Pacífico (PBT) en el Pacífico oriental (OPO), dividimos la contribución de PBT a su dieta por 3 (suponiendo que PBT está en el OPO cuatro meses del año) y multiplicamos por 0.07 (suponiendo que PBT y otros componentes se solapan en el 7% del área del modelo).

11 Componentes iniciales; fueron combinadas como Cefalópodos porque su producción no pudo balancear demandas de canibalismo entre estos componentes. Se supuso que P/B y Q/B eran comparables para ambos componentes.

12 Hubo solamente un componente de Zooplankton en ETP1. Lo dividimos por tamaño en dos componentes, de conformidad con Chai *et al.* (2002).13 Hubo solamente un componente de Productores en ETP1. Lo dividimos por tamaño en dos componentes, de conformidad con Chai *et al.* (2002).

**TABLE 5a.** Estimates of fisheries landings (tons per million km<sup>2</sup> per year) by gear and purse-seine fishing method. The landings were averaged over 1993-1997.

Component	Longliners	Baitboats	Purse-seine set type			Total
			Unasso- ciated	Floating- object	Dolphin	
Pursuit birds						
Grazing birds						
Baleen whales						
Toothed whales						
Spotted dolphin						
Mesopelagic dolphins						
Sea turtles						
Large yellowfin tuna	520.00		990.00	250.00	3,600.00	5,360.00
Large bigeye tuna	1,500.00	10.00	56.00	560.00	0.77	2,126.77
Large marlins	280.00					280.00
Large sailfish	14.00					14.00
Large swordfish	10.92		0.01	0.01	<0.01	10.95
Large dorado	0.06					0.06
Large wahoo	45.00		0.16	1.90	<0.01	47.06
Large sharks	22.23		1.30	1.30	0.16	24.99
Rays	7.40					7.40
Skipjack tuna	67.00	140.00	1,200.00	2,000.00	91.00	3,498.00
Albacore	441.87					441.87
<i>Auxis</i> spp.	0.57					0.57
Bluefin tuna	0.17		44.94	0.03		45.14
Small yellowfin tuna		110.00	1,400.00	380.00	780.00	2,670.00
Small bigeye tuna		5.10	25.00	420.00	0.20	450.30
Small marlins						
Small sailfish						
Small swordfish	3.64		0.00			3.64
Small dorado			0.14	4.10		4.24
Small wahoo			0.40	0.34	0.01	0.75
Small sharks			0.32	0.57	0.04	0.93
Miscellaneous piscivores			18.00	100.00	0.40	118.40
Flyingfishes						
Misc. epipelagic fishes						
Misc. mesopelagic fishes						
Cephalopods						
Crabs						
<b>Total</b>	<b>2,912.86</b>	<b>265.10</b>	<b>3,736.27</b>	<b>3,718.25</b>	<b>4,472.59</b>	<b>15,105.07</b>

**TABLA 5b.** Estimaciones de las descargas en las pesquerías (toneladas anuales por millón de km<sup>2</sup>) por arte de pesca y modalidad cerquera. Las descargas son los promedios de 1993-1997.

Componente	Palangreros	Barcos de carnada	Tipo de lance cerquero			Total
			No asociado	Objeto flotante	Delfín	
Aves de caza						
Aves forrajeras						
Ballenas barbadas						
Ballenas dentadas						
Delfín manchado						
Delfines mesopelágicos						
Tortugas marinas						
Atún aleta amarilla grande	520.00		990.00	250.00	3,600.00	5,360.00
Atún patudo grande	1,500.00	10.00	56.00	560.00	0.77	2,126.77
Marlines grandes	280.00					280.00
Pez vela grande	14.00					14.00
Pez espada grande	10.92		0.01	0.01	<0.01	10.95
Dorado grande	0.06					0.06
Peto grande	45.00		0.16	1.90	<0.01	47.06
Tiburones grandes	22.23		1.30	1.30	0.16	24.99
Rayas	7.40					7.40
Atún barrilete	67.00	140.00	1,200.00	2,000.00	91.00	3,498.00
Albacora	441.87					441.87
<i>Auxis</i> spp.	0.57					0.57
Atún aleta azul	0.17		44.94	0.03		45.14
Atún aleta amarilla pequeño		110.00	1,400.00	380.00	780.00	2,670.00
Atún patudo pequeño		5.10	25.00	420.00	0.20	450.30
Marlines pequeños						
Pez vela pequeño						
Pez espada pequeño	3.64		0.00			3.64
Dorado pequeño			0.14	4.10		4.24
Peto pequeño			0.40	0.34	0.01	0.75
Tiburones pequeños			0.32	0.57	0.04	0.93
Piscívoros misceláneos			18.00	100.00	0.40	118.40
Peces voladores						
Peces epipelágicos misceláneos						
Peces mesopelágicos misceláneos						
Cefalópodos						
Cangrejos						
Total	2,912.86	265.10	3,736.27	3,718.25	4,472.59	15,105.07

**TABLE 6a.** Estimates of fisheries discards (tons per million km<sup>2</sup> per year) by gear and purse-seine fishing method. The discards were averaged over 1993-1997.

Component	Longliners	Baitboats	Purse-seine set type			Total
			Unasso- ciated	Floating- object	Dolphin	
Pursuit birds						
Grazing birds						
Baleen whales						
Toothed whales					0.17	0.17
Spotted dolphin					3.00	3.00
Mesopelagic dolphins					2.50	2.50
Sea turtles	0.64		0.04	0.08	0.03	0.79
Large yellowfin tuna						
Large bigeye tuna						
Large marlins			1.80	4.20	0.46	6.46
Large sailfish			0.67	0.05	0.29	1.01
Large swordfish						
Large dorado						
Large wahoo			1.90	26.00	0.03	27.93
Large sharks			16.00	18.00	2.30	36.30
Rays	0.01		11.00	0.35	2.00	13.36
Skipjack tuna	0.02		30.00	540.00	4.90	574.92
Albacore						
<i>Auxis</i> spp.			38.00	38.00	0.41	76.41
Bluefin tuna						
Small yellowfin tuna	4.70		24.00	110.00	3.00	141.70
Small bigeye tuna	14.00		0.73	110.00	0.01	124.74
Small marlins	0.14		0.01	0.01		0.16
Small sailfish	0.02		0.02		0.01	0.05
Small swordfish						
Small dorado			1.80	55.00	0.05	56.85
Small wahoo			5.30	5.40	0.15	10.85
Small sharks	72.35	0.03	3.60	7.20	0.62	83.80
Miscellaneous piscivores			18.00	100.00	0.40	118.40
Flyingfishes						
Misc. epipelagic fishes			0.60	10.00	0.13	10.73
Misc. mesopelagic fishes						
Cephalopods						
Crabs						
Total	91.88	0.03	153.47	1,024.29	20.46	1,290.13

**TABLA 6b.** Estimaciones de los descartes en las pesquerías (toneladas anuales por millón de km<sup>2</sup>) por arte de pesca y modalidad cerquera. Las descargas son los promedios de 1993-1997.

Componente	Palangreros	Barcos de carnada	Tipo de lance cerquero			Total
			No asociado	Objeto flotante	Delfin	
Aves de caza						
Aves forrajeras						
Ballenas barbadas						
Ballenas dentadas					0.17	0.17
Delfin manchado					3.00	3.00
Delfines mesopelágicos					2.50	2.50
Tortugas marinas	0.64		0.04	0.08	0.03	0.79
Atún aleta amarilla grande						
Atún patudo grande						
Marlines grandes			1.80	4.20	0.46	6.46
Pez vela grande			0.67	0.05	0.29	1.01
Pez espada grande						
Dorado grande						
Peto grande			1.90	26.00	0.03	27.93
Tiburones grandes			16.00	18.00	2.30	36.30
Rayas	0.01		11.00	0.35	2.00	13.36
Atún barrilete	0.02		30.00	540.00	4.90	574.92
Albacora						
<i>Auxis</i> spp.			38.00	38.00	0.41	76.41
Atún aleta azul						
Atún aleta amarilla pequeño	4.70		24.00	110.00	3.00	141.70
Atún patudo pequeño	14.00		0.73	110.00	0.01	124.74
Marlines pequeños	0.14		0.01	0.01		0.16
Pez vela pequeño	0.02		0.02		0.01	0.05
Pez espada pequeño						
Dorado pequeño			1.80	55.00	0.05	56.85
Peto pequeño			5.30	5.40	0.15	10.85
Tiburones pequeños	72.35	0.03	3.60	7.20	0.62	83.80
Piscívoros misceláneos			18.00	100.00	0.40	118.40
Peces voladores						
Peces epipelágicos misceláneos			0.60	10.00	0.13	10.73
Peces mesopelágicos misceláneos						
Cefalópodos						
Cangrejos						
Total	91.88	0.03	153.47	1,024.29	20.46	1,290.13







**TABLE 8a.** Sources and assumptions of the ontogenetic parameter estimates for taxa with split pools in the pelagic ecosystem model of the ETP. Information sources for the initial (ETP1) and revised (ETP7) estimates are identified by footnotes 2 and 3.

Group with split pools	Min. and Max. time in small group (relative to default duration)	Recruitment power parameter	Age (years) at transition to large group ( $t_k$ )	$W_{avg}/W_k$ (Avg. weight of large group/weight at transition)	K of von Bertalanffy growth function ( $yr^{-1}$ )	Base proportion of food intake used for reproduction <sup>1</sup>	Proportion of increase in food intake used for growth
Yellowfin tuna	Estimated visually from plot of length at age (Wild 1986; Fig. 4) <sup>2</sup> . Default values recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Assumed 1.0 to represent linear relationship between batch fecundity and biomass (Schaefer 1998; Fig. 16)	Average age of 90-cm fish (Wild 1986)	Computed using artificial cohort with Z's based on P/B ratios (Table 2a), mean of predictions from weight/length relationships (Morita 1973, Wild 1986), and growth parameters (Wild 1986)	Adapted from Wild (1986)	Cost of spawning of females and males (Schaefer 1996, Schaefer 1998), cost of growth (Olson and Boggs 1986). Proportions weighted by geometric mean sex ratios (0.785:0.215 males:females) based on stock assessments (Maunder and Watters 2001).	Default value recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000)
Bigeye tuna	Estimated visually from plot of length at age (Kume and Joseph 1966; Fig. 9) <sup>2</sup> . Default values recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Assumed linear relationship between batch fecundity and biomass, as evidenced for yellowfin tuna	Average age of 80-cm fish based on fitted von B. equation to predictions from several von B. growth functions for bigeye (see references two columns to right)	Computed using artificial cohort with Z's based on P/B ratios (Table 2a), mean of predictions from weight/length relationships (Nakamura and Uchiyama 1966, Morita 1973), and growth parameters (see next column)	K of fitted von B. equation to predictions from several von B. growth functions for bigeye (after Shomura and Keala 1963, Yukinawa and Yabuta 1963, Kume and Joseph 1966, Suda and Kume 1967, Hampton <i>et al.</i> 1998)	Assumed same as for yellowfin tuna	Default value recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000)
Marlins	Estimated visually from plots of length at age from growth functions (Koto 1963, Skillman and Yong 1976, Boggs 1989) <sup>2</sup> . Default values recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Assumed linear relationship between batch fecundity and biomass, as evidenced for yellowfin tuna	Average age of 150-cm fish based on fitted von B. equation to predictions from von B. growth functions for male and female striped marlin and male and female blue marlin (see references two columns to right)	Computed using artificial cohort with Z's based on P/B ratios (Table 2a), mean of predictions from weight/length relationships (Skillman and Yong 1974, Wares and Sakagawa 1974), and growth parameters (see next column)	K of fitted von B. equation to predictions from von B. growth functions for male and female striped marlin (after Skillman and Yong 1976, model 1, Boggs 1989 after Koto 1963) and male and female blue marlin (after Skillman and Yong 1976, model 1)	Since sex ratios of these species are skewed opposite those of yellowfin tuna (more females than males) (Nakamura 1985), we assumed yellowfin sex ratios and relative spawning costs are exactly opposite for marlins	Default value recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000)

TABLE 8a. (continued)

Group with split pools	Min. and Max. time in small group (relative to default duration)	Recruitment power parameter	Age (years) at transition to large group ( $t_k$ )	$W_{avg}/W_k$ (Avg. weight of large group/weight at transition)	K of von Bertalanffy growth function ( $\text{yr}^{-1}$ )	Base proportion of food intake used for reproduction <sup>1</sup>	Proportion of increase in food intake used for growth
Sailfish	Assumed same as for marlins	Assumed linear relationship between batch fecundity and biomass, as evidenced for yellowfin tuna	Average age of 150-cm fish (Boggs 1989 after Koto, 1962)	Computed using artificial cohort with Z's based on P/B ratios (Table 2a), mean of predictions from weight/length relationships (Skillman and Yong 1974, Wares and Sakagawa 1974), and growth parameters (see next column)	from Boggs (1989 after Koto, 1962)	Since sex ratios of this species are skewed opposite those of yellowfin tuna (more females than males) (Nakamura 1985), we assumed yellowfin sex ratios and relative spawning costs are exactly opposite for sailfish	Default value recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000)
Swordfish	Estimated visually from plots of length at age from growth functions (Berkeley and Houde 1983, Radtke and Hurley 1983, SEFC 1987, Uchiyama <i>et al.</i> 1998) <sup>2</sup> . Default values recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Assumed linear relationship between batch fecundity and biomass, as evidenced for yellowfin tuna	Average age of 150-cm fish based on fitted von B. equation to predictions from von B. growth functions for male and female swordfish (see references two columns to right)	Computed using artificial cohort with Z's based on P/B ratios (Table 2a), weight/length relationships (Skillman and Yong 1974), and growth parameters (see next column)	K of fitted von B. equation to predictions from von B. growth functions for male and female swordfish (after Berkeley and Houde 1983, Radtke and Hurley 1983, SEFC 1987, Boggs 1989 after Yabe <i>et al.</i> 1959, Uchiyama <i>et al.</i> 1998)	Since sex ratios of this species are skewed opposite those of yellowfin tuna (more females than males) (Nakamura 1985), we assumed yellowfin sex ratios and relative spawning costs are exactly opposite for swordfish	Default value recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000)
Dorado	Estimated visually from plot of length at age from growth function (Uchiyama <i>et al.</i> 1986) <sup>2</sup> . Default values recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Assumed linear relationship between batch fecundity and biomass, as evidenced for yellowfin tuna	Average age of 90-cm fish based on fitted von B. equation to predictions from von B. growth functions for male and female <i>Coryphaena hippurus</i> (after Uchiyama <i>et al.</i> 1986)	Computed using artificial cohort with Z's based on P/B ratios (Table 2a), weight/length relationship (Tester and Nakamura 1957), and growth parameters (see next column)	K of fitted von B. equation to predictions from von B. growth functions for male and female <i>Coryphaena hippurus</i> (after Uchiyama <i>et al.</i> 1986)	Since sex ratios are skewed opposite as for yellowfin tuna (Palko <i>et al.</i> 1982 reported more females than males, usually) for these species, we assumed yellowfin sex ratios and relative spawning costs are exactly opposite for dorado	Default value recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000)

TABLE 8a. (continued)

Group with split pools	Min. and Max. time in small group (relative to default duration)	Recruitment power parameter	Age (years) at transition to large group ( $t_k$ )	$W_{avg}/W_k$ (Avg. weight of large group/weight at transition)	K of von Bertalanffy growth function ( $yr^{-1}$ )	Base proportion of food intake used for reproduction <sup>1</sup>	Proportion of increase in food intake used for growth
Wahoo	Estimated visually from plot of length at age (Bertignac and Yesaki 1994). Assumed growth comparable to <i>Scomberomorus commerson</i> , except larger $L_{\infty}^2$ (ICFA 1999). Default values recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Assumed linear relationship between batch fecundity and biomass, as evidenced for yellowfin tuna	Average age of 90-cm fish, assuming wahoo grow at comparable rate (K) as <i>Scomberomorus commerson</i> (Bertignac and Yesaki 1994) and larger $L_{\infty}$	Computed using artificial cohort with Z's based on P/B ratios (Table 2a), weight/length relationship (Iverson and Yoshida 1957), and growth parameters (see next column)	Assumed K comparable to <i>Scomberomorus commerson</i> (Bertignac and Yesaki 1994)	Assumed same as for yellowfin tuna	Default value recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000)
Sharks	Estimated visually from plots of length at age (Stevens 1975, Cailliet and Bedford 1983, Pratt and Casey 1983, De Crosta <i>et al.</i> 1984, Branstetter 1987a, Branstetter 1987b, Branstetter <i>et al.</i> 1987, 1987, Brown and Gruber 1988, Killam and Parsons 1989, Branstetter and Musick 1994, Natanson and Cliff 1996) <sup>2</sup> . Default values recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Assumed linear relationship between batch fecundity and biomass, as evidenced for yellowfin tuna	Average age of 150-cm fish based on fitted von Bertalanffy equation to predictions from several von Bertalanffy growth functions for several sharks (Stevens 1975, Cailliet and Bedford 1983, Pratt and Casey 1983, De Crosta <i>et al.</i> 1984, Branstetter 1987b, Branstetter 1987a, Branstetter <i>et al.</i> 1987, 1987, Brown and Gruber 1988, Killam and Parsons 1989, Branstetter and Musick 1994, Natanson and Cliff 1996)	Computed using artificial cohort with Z's based on P/B ratios (Table 2a), mean of weight/length relationships Stevens 1975, Stevens 1983, Branstetter 1987b, Branstetter 1987a, Branstetter <i>et al.</i> 1987, 1987, Brown and Gruber 1988, Killam and Parsons 1989, Branstetter and Musick 1994, Wetherbee <i>et al.</i> 1990), and growth parameters (see next column)	K of fitted von Bertalanffy to predictions from several von Bertalanffy growth functions for several sharks (after Aasen 1966, Stevens 1975, Hoenig 1979, Cailliet and Bedford 1983, Pratt and Casey 1983, De Crosta <i>et al.</i> 1984, Branstetter 1987b, Branstetter 1987a, Branstetter <i>et al.</i> 1987, 1987, Brown and Gruber 1988, Killam and Parsons 1989, Parsons 1993, Natanson <i>et al.</i> 1995, Wetherbee <i>et al.</i> 1996, Wintner and Cliff 1996)	Since sex ratios of these species are skewed opposite those of yellowfin tuna (more females than males) (Compagno 1984), we assumed yellowfin sex ratios and relative spawning costs are exactly opposite for sharks	Default value recommended by Christensen <i>et al.</i> (2000)

1 Defined as the energetics cost of reproduction divided by the sum of the energetics costs of reproduction and growth.

2 Initial parameter estimates (ETP1). These values are presented in Appendix Table 3.

3 Revised parameter estimates (ETP7).

**TABLA 8b.** Fuentes y supuestos de las estimaciones de parámetros ontogénicos para grupos taxonómicos con componentes divididos (split pools) en el modelo del ecosistema pelágico del POT. Las notas 2 y 3 identifican fuentes de información para las estimaciones iniciales (ETP1) y modificadas (ETP2).

Grupo con componentes divididos	Tiempo mínimo y máximo (relativa a duración base)	Parámetro de potencia del reclutamiento	Edad (años) de transición a grupogrande ( $t_k$ )	$W_{tag}/W_k$ , peso medio del grupo grande/peso en transición)	K de la función de crecimiento de von Bertalanffy ( $yr^{-1}$ )	Proporción base de consumo de alimento usada para reproducción <sup>1</sup>	Proporción de aumento de consumo de alimento usada para crecimiento
Atún aleta amarilla	Estimado visualmente de gráfica de talla a edad (Wild 1986; Fig. 4) <sup>2</sup> . Valores base recomendados por Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Supuesto que 1.0 representa relación lineal entre fecundidad por camada y biomasa (Schaefer 1998; Fig. 16)	Edad media de peces de 90 cm (Wild 1986)	Computado usando cohorte artificial con Z basada en cocientes P/B (Tabla 2b), promedio de predicciones de relaciones peso/talla (Morita 1973, Wild 1986), y parámetros de crecimiento (Wild 1986)	Adaptado de Wild (1986)	Costo de desove para hembras y machos (Schaefer 1996, Schaefer (1998), costo de crecimiento (Olson y Boggs 1986). Proporciones ponderadas por proporciones de sexos medias geométricas (0.785:0.215 machos:hembras) basados en evaluaciones de poblaciones (Maunder y Watters 2001).	Valor base recomendado por Christensen <i>et al.</i> (2000)
Atún patudo	Estimado visualmente de gráfica de talla a edad (Kume and Joseph 1966; Fig. 9) <sup>2</sup> . Valores base recomendados por Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Relación lineal supuesta entre fecundidad por camada y biomasa, evidenciada en el caso del atún aleta amarilla	Edad media de peces de 80 cm basada en ecuación de von B. ajustada a predicciones de varias funciones de crecimiento de von B. para patudo (ver referencias dos columnas a la derecha)	Computado usando cohorte artificial con Z basada en cocientes P/B (Tabla 2b), promedio de predicciones de relaciones peso/talla (Nakamura y Uchiyama 1966, Morita 1973), y parámetros de crecimiento (ver próxima columna)	K de ecuación de von B. ajustado a predicciones de varias funciones de crecimiento de von B. para patudo (de Shomura y Keala 1963, Yukinawa y Yabuta 1963, Kume y Joseph 1966, Suda y Kume 1967, Hampton <i>et al.</i> 1998)	Supuesto ser igual que para atún aleta amarilla	Valor base recomendado por Christensen <i>et al.</i> (2000)
Marlín	Estimado visualmente de gráfica de talla a edad de funciones de crecimiento (Koto 1963, Skillman y Yong 1976, Boggs 1989) <sup>2</sup> . Valores base recomendados por Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Relación lineal supuesta entre fecundidad por camada y biomasa, evidenciada en el caso del atún aleta amarilla	Edad media de peces de 150 cm basada en ecuación de von B. ajustada a predicciones de varias funciones de crecimiento de von B. para marlín rayados machos y hembras y marlín azules machos y hembras (ver referencias dos columnas a la derecha)	Computado usando cohorte artificial con Z basada en cocientes P/B (Tabla 2b), promedio de predicciones de relaciones peso/talla (Skillman y Yong 1974, Wares y Sakagawa 1974), y parámetros de crecimiento (ver próxima columna)	K de ecuación de von B. ajustado a predicciones de funciones de crecimiento de von B. para marlín rayados machos y hembras (de Skillman y Yong 1976, modelo 1, Boggs 1989 de Koto 1963) y marlín azules machos y hembras (de Skillman y Yong 1976, modelo 1)	Ya que la asimetría en las proporciones de sexos de estas especies es inversa al atún aleta amarilla (mas hembras que machos) (Nakamura 1985), supusimos que las proporciones de sexos y costos relativos del desove son exactamente contrarios para marlín	Valor base recomendado por Christensen <i>et al.</i> (2000)

TABLA 8b. (continuación)

Grupo con componentes divididos	Tiempo mínimo y máximo en grupo pequeño (relativa a duración base)	Parámetro de potencia del reclutamiento	Edad (años) detransición a grupogrande ( $t_k$ )	$W_{avg}/W_k$ peso medio del grupo grande/peso en transición)	K de la función de crecimiento de von Bertalanffy ( $yr^{-1}$ )	Proporción base de consumo de alimento usada para reproducción <sup>1</sup>	Proporción de aumento de consumo de alimento usada para crecimiento
Pez vela	Supuestos ser iguales que para marlines	Relación lineal supuesta entre fecundidad por camada y biomasa, evidenciada en el caso del atún aleta amarilla	Edad media de peces de 150 cm (Boggs 1989 de Koto, 1962)	Computado usando cohorte artificial con Z basada en cocientes P/B (Tabla 2b), promedio de predicciones de relaciones peso/talla (Skillman y Yong 1974, Wares y Säkagawa 1974), y parámetros de crecimiento (ver próxima columna)	De Boggs (1989 de Koto, 1962)	Ya que la asimetría en las proporciones de sexos de esta especie es inversa al atún aleta amarilla (más hembras que machos (Nakamura 1985), supusimos que las proporciones de sexos y costos relativos del desove son exactamente contrarios para el pez vela	Valor base recomendado por Christensen <i>et al.</i> (2000)
Pez espada	Estimado visualmente de gráfica de talla a edad de funciones de crecimiento (Berkeley y Houde 1983, Radtke y Hurley 1983, SEFC 1987, Uchiyama <i>et al.</i> 1998) <sup>2</sup> . Valores base recomendados por Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Relación lineal supuesta entre fecundidad por camada y biomasa, evidenciada en el caso del atún aleta amarilla	Edad media de peces de 150 cm basada en ecuación de von B, ajustada a predicciones de varias funciones de crecimiento de von B, para peces espada machos y hembras (ver referencias dos columnas a la derecha)	Computado usando cohorte artificial con Z basada en cocientes P/B (Tabla 2b), relación peso/talla (Skillman y Yong 1974), y parámetros de crecimiento (ver próxima columna)	K de ecuación de von B, ajustado a predicciones de funciones de crecimiento de von B, para peces espada machos y hembras (de Berkeley y Houde 1983, Radtke y Hurley 1983, SEFC 1987, Boggs 1989 de Yabe <i>et al.</i> 1959, Uchiyama <i>et al.</i> 1998)	Ya que la asimetría en las proporciones de sexos de esta especie es inversa al atún aleta amarilla (más hembras que machos (Nakamura 1985), supusimos que las proporciones de sexos y costos relativos del desove son exactamente contrarios para el pez espada	Valor base recomendado por Christensen <i>et al.</i> (2000)
Dorado	Estimado visualmente de gráfica de talla a edad de función de crecimiento (Uchiyama <i>et al.</i> 1986) <sup>2</sup> . Valores base recomendados por Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Relación lineal supuesta entre fecundidad por camada y biomasa, evidenciada en el caso del atún aleta amarilla	Edad media de peces de 90 cm basada en ecuación de von B, ajustada a predicciones de varias funciones de crecimiento de von B, para <i>Coryphaena hippurus</i> machos y hembras (de Uchiyama <i>et al.</i> 1986)	Computado usando cohorte artificial con Z basada en cocientes P/B (Tabla 2b), relación peso/talla (Tester y Nakamura 1957), y parámetros de crecimiento (ver próxima columna)	K de ecuación de von B, ajustado a predicciones de funciones de crecimiento de von B, para <i>Coryphaena hippurus</i> machos y hembras (de Uchiyama <i>et al.</i> 1986)	Ya que la asimetría en las proporciones de sexos de estas especies es inversa al atún aleta amarilla (Palko <i>et al.</i> 1982 reportaron más hembras que machos, generalmente), supusimos que las proporciones de sexos y costos relativos del desove son exactamente contrarios para el dorado	Valor base recomendado por Christensen <i>et al.</i> (2000)

TABLA 8b. (continuación)

Grupo con componentes divididos	Tiempo mínimo y máximo en grupo pequeño (relativa a duración base)	Parámetro de potencia del reclutamiento	Edad (años) de transición a grupogrande ( $t_k$ )	$W_{avg}/W_k$ , peso medio del grupo grande/peso en transición)	K de la función de crecimiento de von Bertalanffy ( $yr^{-1}$ )	Proporción base de consumo de alimento usada para reproducción <sup>1</sup>	Proporción de aumento de consumo de alimento usada para crecimiento
Peto	Estimado visualmente de gráfica de talla a edad (Bertignac y Yesaki 1994). Supuesto que crecimiento es comparable con <i>Scomberomorus commerson</i> , excepto $L_{\infty}$ mayor <sup>2</sup> (IGFA 1999). Valores base recomendados por Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Relación lineal supuesta entre fecundidad por camada y biomasa, evidenciada en el caso del atún aleta amarilla	Edad media de peces de 90 cm, suponiendo que tasa de crecimiento ( $K$ ) de peto es comparable con <i>Scomberomorus commerson</i> (Bertignac y Yesaki 1994) y $L_{\infty}$ mayor	Computado usando cohorte artificial con $Z$ basada en cocientes $P/B$ (Tabla 2b), relación peso/talla (Iversen y Yoshida 1957), y parámetros de crecimiento (ver próxima columna)	$K$ supuesto comparable con <i>Scomberomorus commerson</i> (Bertignac y Yesaki 1994)	Supuesto ser igual que para atún aleta amarilla	Valor base recomendado por Christensen <i>et al.</i> (2000)
Tiburones	Estimado visualmente de gráfica de talla a edad (Stevens 1975, Cailliet y Bedford 1983, Pratt y Casey 1983, De Crosta <i>et al.</i> 1984, Branstetter 1987a, Branstetter 1987b, Branstetter <i>et al.</i> 1987, Branstetter y Stiles 1987, Brown y Gruber 1988, Killam y Parsons 1989, Branstetter y Musick 1994, Wintner y Cliff 1996) <sup>2</sup> . Valores base recomendados por Christensen <i>et al.</i> (2000) <sup>3</sup>	Relación lineal supuesta entre fecundidad por camada y biomasa, evidenciada en el caso del atún aleta amarilla	Edad media de peces de 150 cm basada en ecuación de von B. ajustada a predicciones de varias funciones de crecimiento de von B. para varios tiburones (Stevens 1975, Cailliet y Bedford 1983, Pratt y Casey 1983, De Crosta <i>et al.</i> 1984, Branstetter 1987a, Branstetter 1987b, Branstetter <i>et al.</i> 1987, Branstetter y Stiles 1987, Brown y Gruber 1988, Killam y Parsons 1989, Branstetter y Musick 1994, Wintner y Cliff 1996)	Computado usando cohorte artificial con $Z$ basada en cocientes $P/B$ (Tabla 2b), promedio de relaciones peso/talla (Stevens 1975, Stevens 1983, Branstetter 1987a, Branstetter <i>et al.</i> 1987, Branstetter <i>et al.</i> 1987, Branstetter y Stiles 1987, Branstetter y Musick 1994, Wetherbee <i>et al.</i> 1996), y parámetros de crecimiento (ver próxima columna)	$K$ de ecuación de von B. ajustado a predicciones de varias funciones de crecimiento de von B. para varios tiburones (de Aasen 1966, Stevens 1975, Hoening 1979, Cailliet y Bedford 1983, Pratt y Casey 1983, De Crosta <i>et al.</i> 1984, Branstetter 1987a, Branstetter 1987b, Branstetter <i>et al.</i> 1987, Branstetter y Stiles 1987, Brown y Gruber 1988, Killam y Parsons 1989, Branstetter 1993, Natanson <i>et al.</i> 1995, Wetherbee <i>et al.</i> 1996, Wintner y Cliff 1996)	Ya que la asimetría en las proporciones de sexos de estas especies es inversa al atún aleta amarilla (más hembras que machos) (Compagno 1984), supusimos que las proporciones de sexos y costos relativos del desove son exactamente contrarios para tiburones	Valor base recomendado por Christensen <i>et al.</i> (2000)

1 Definido como el costo energético de reproducción dividido por la suma de los costos energéticos de reproducción y crecimiento.

2 Estimaciones iniciales de los parámetros (ETP1). Estos valores se presentan en Anexo Tabla 3.

3 Estimaciones modificadas de los parámetros (ETP7).



**TABLE 9.** Results of the sensitivity analysis for the model Ecosim simulations, including the effect of 20%, 30%, and 50% changes of the *P/B*, *Q/B*, and *EE* parameters for Cephalopods and *Auxis* spp. on the sum of squares (SS) of the model's fit to catch per day's fishing data for yellowfin tuna.

**TABLA 9.** Resultados del análisis de sensibilidad para la simulaciones de Ecosim del modelo, inclusive el efecto de cambios de 20%, 30%, y 50% de los parámetros *P/B*, *Q/B*, y *EE* para Cefalópodos y *Auxis* spp. sobre la suma de cuadrados (SS) del ajuste del modelo a datos de captura por día de pesca para el atún aleta amarilla.

Parameter	Multiplier	Initial value	Modified value	SS	% change in SS
Parámetro	Multiplicador	Valor inicial	Valor modificado	SS	Cambio en SS (%)
<b>Cephalopods–Cefalópodos</b>					
<i>P/B</i>	+0.2	2.0	2.4	2.2357	-0.22
<i>P/B</i>	-0.2	2.0	1.6	2.4269	8.32 <sup>1</sup>
<i>P/B</i>	+0.3	2.0	2.6	2.2392	-0.06
<i>P/B</i>	-0.3	2.0	1.4	3.8030	69.74 <sup>1</sup>
<i>P/B</i>	+0.5	2.0	3.0	2.2503	0.44
<i>P/B</i>	-0.5	2.0	1.0	.. <sup>2</sup>	
<i>Q/B</i>	+0.2	7.0	8.4	2.2136	-1.20 <sup>1</sup>
<i>Q/B</i>	-0.2	7.0	5.6	2.2614	0.93
<i>Q/B</i>	+0.3	7.0	9.1	2.1667	-3.30 <sup>1</sup>
<i>Q/B</i>	-0.3	7.0	4.9	2.2713	1.38
<i>Q/B</i>	+0.5	7.0	10.5	3.2558	45.31 <sup>1</sup>
<i>Q/B</i>	-0.5	7.0	3.5	2.2900	2.21
<i>EE</i>	+0.2	0.85	1.02	2.2563	0.70 <sup>3</sup>
<i>EE</i>	-0.2	0.85	0.68	2.1809	-2.66 <sup>1</sup>
<i>EE</i>	-0.3	0.85	0.595	2.5578	14.16 <sup>1</sup>
<i>EE</i>	-0.5	0.85	0.425	.. <sup>2</sup>	
<b><i>Auxis</i> spp.</b>					
<i>P/B</i>	+0.2	2.5	3.0	2.3053	2.89
<i>P/B</i>	-0.2	2.5	2.0	2.3467	4.74 <sup>4</sup>
<i>P/B</i>	+0.3	2.5	3.25	2.3586	5.27
<i>P/B</i>	-0.3	2.5	1.75	2.7691	23.59 <sup>1,4</sup>
<i>P/B</i>	+0.5	2.5	3.8	2.4959	11.40
<i>P/B</i>	-0.5	2.5	1.3	.. <sup>2</sup>	
<i>Q/B</i>	+0.2	25.0	30	2.3224	3.65 <sup>4</sup>
<i>Q/B</i>	-0.2	25.0	20	2.3234	3.70
<i>Q/B</i>	+0.3	25.0	32.5	2.4556	9.60 <sup>1,4</sup>
<i>Q/B</i>	-0.3	25.0	17.5	2.4272	8.33
<i>Q/B</i>	+0.5	25.0	37.5	3.3352	48.86 <sup>1,4</sup>
<i>Q/B</i>	-0.5	25.0	12.5	2.7900	24.53
<i>EE</i>	+0.2	0.95	1.14	2.2453	0.21 <sup>3</sup>
<i>EE</i>	-0.2	0.95	0.76	2.3444	4.64 <sup>4</sup>
<i>EE</i>	-0.3	0.95	0.67	2.6630	18.85 <sup>1,4</sup>
<i>EE</i>	-0.5	0.95	0.48	.. <sup>2</sup>	

1 The *EE* for Miscellaneous mesopelagic fishes is slightly greater than 1.0 for this parameterization—El *EE* para Peces mesopelágicos misceláneos es ligeramente mayor que 1.0 para esta parametrización.  
 2 The model could not balance with this modified parameter value—El modelo no pudo ser balanceado con este valor modificado del parámetro.  
 3 Inputted *EE* of 1.0 because *EE*>1.0 cannot be inputted—Se usó *EE* = 1.0 porque no se puede entrar *EE*>1.0.  
 4 The *EE* for Small yellowfin tuna is slightly greater than 1.0 for this parameterization—El *EE* para Atún aleta amarilla pequeño es ligeramente mayor que 1.0 para esta parametrización.



# UN MODELO DEL ECOSISTEMA PELÁGICO EN EL OCEANO PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL

por

Robert J. Olson y George M. Watters<sup>1</sup>

## RESUMEN

Llamamientos recientes hacia un enfoque más holístico al ordenamiento de la pesca han motivado el desarrollo de modelos tróficos de balance de masas de los ecosistemas que sostienen la producción pesquera. Desarrollamos una hipótesis modelo del ecosistema pelágico en el Océano Pacífico oriental tropical (POT) con miras a mejorar los conocimientos de las relaciones entre las distintas especies en el sistema y explorar las implicaciones ecológicas de métodos alternativos de capturar atunes. Con Ecopath representamos las biomásas de los elementos principales en el ecosistema, y los flujos entre los mismos, y con Ecosim examinamos el comportamiento dinámico del ecosistema con el tiempo. Parametrizamos el modelo para 38 especies o grupos de especies (denominados “componentes” del modelo), y describimos las fuentes, justificaciones, supuestos, y revisiones de nuestras estimaciones de los distintos parámetros, relaciones basadas en dieta, capturas retenidas de las pesquerías, y descartes de las mismas en el modelo. Realizamos análisis de sensibilidad con una versión intermedia del modelo, para el balance de masas de Ecopath y las trayectorias dinámicas predichas por Ecosim también. El análisis demostró que cambios en los parámetros básicos para dos componentes en niveles tróficos medianos, Cefalópodos y *Auxis* spp., ejercieron la mayor influencia sobre el sistema. Cuando se alteraron el  $Q/B$  de los Cefalópodos y el  $P/B$  de los *Auxis* spp. de sus valores iniciales y se balanceó el modelo de nuevo, las tendencias de las trayectorias de la biomasa predichas por Ecosim no fueron sensibles, pero la escala fue sensible para varios componentes. Describimos el proceso de revisión al que fue sujeto el modelo, inclusive revisiones por el Grupo de Trabajo sobre Captura Incidental de la CIAT y un grupo de trabajo apoyado por el Centro Nacional para Síntesis y Análisis Ecológicos. Ajustamos el modelo a series de tiempo históricas de capturas por unidad de esfuerzo y tasas de mortalidad de atunes aleta amarilla y patudo en simulaciones que incorporaron esfuerzo de pesca histórico e impulsos climáticos para representar el efecto de variaciones a escala de El Niño-Oscilación del Sur sobre el sistema. El modelo fue diseñado para evaluar las posibles implicaciones ecológicas de la pesca atunera de varias formas. Reconocemos la imposibilidad de que el modelo represente toda la complejidad de un ecosistema oceánico pelágico, pero creemos que el modelo del POT mejora los conocimientos de la estructura y función del POT pelágico.

**Palabras clave:** ATUNES, ECOPATH CON ECOSIM, MODELADO DE ECOSISTEMAS, PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL, RED ALIMENTICIA

## INTRODUCCIÓN

Un enfoque basado en ecosistemas al ordenamiento de pesquerías es importante para poder mantener pesquerías sostenibles y ecosistemas sanos (FAO 1995, NRC 1999). Aunque los objetivos del ordenamiento basado en ecosistemas son difíciles de definir, existe un reconocimiento general que los modelos constituyen una herramienta importante para explorar las consecuencias ecológicas de la pesca y mejorar los conocimientos del funcionamiento de los ecosistemas. Aunque los modelos de ecosistemas no sirven todavía para el ordenamiento de pesquerías, complimentan los modelos

---

<sup>1</sup> Dirección actual: NOAA, Pacific Fisheries Environmental Laboratory, Pacific Grove, California, EE.UU.

monoespecíficos de pesquerías en el sentido que tienen el potencial de pronosticar los efectos imprevistos de interacciones tróficas. El reconocimiento de esto ha conducido al desarrollo de modelos tróficos multiespecíficos que incorporan de forma explícita los efectos sobre el sistema de la explotación por la pesca.

Los ecosistemas del océano abierto son grandes y complejos, y muestrearlos es difícil. El Océano Pacífico oriental tropical (POT) contiene algunas de las aguas más productivas de los océanos del mundo (Barber y Chavez 1986). Los niveles superiores de la red alimenticia pelágica comprenden atunes grandes, delfines, tiburones, peces picudos, y otras especies. Muchos de estos depredadores son capturados, intencional o incidentalmente, en pesquerías internacionales importantes. Los datos de estas pesquerías constituyen la fuente principal de información sobre el ecosistema pelágico. Sin embargo, no se dispone de datos de pesca para muchas de las especies no objetivo (una excepción es los datos recientes de especies grandes, ver Hall 1998). Los muestreos de poblaciones en el mar brindan una alternativa para ciertas especies, pero cuestan mucho dinero y tiempo, y son imprácticos en el océano pelágico abierto.

La mejor estrategia, en la actualidad, para mejorar nuestros conocimientos del ecosistema es desarrollar modelos que, con base en la mejor información disponible, 1) representan el ciclo vital de los elementos principales del ecosistema, 2) describen, con base en estudios de dieta y tasas de consumo, cómo la biomasa fluye entre los mismos, y 3) representan el tamaño y la composición por especies de las capturas de las distintas pesquerías. Los modelos deberían ser capaces de contestar preguntas del tipo “¿qué pasaría si ...?” sobre los posibles resultados de regímenes alternativos de pesca. Si el modelo indica que ciertas especies o grupos de especies son más sensibles que otras a los efectos ecológicos de la pesca (es decir, cambios sustanciales en la biomasa de especies no objetivo causados por un cambio en la tasa de pesca), entonces los estudios futuros, inclusive evaluaciones y monitoreo, podrían ser enfocados en esas especies o grupos.

En su 58ª reunión, en junio de 1997, la Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT) estableció el Grupo de Trabajo sobre Captura Incidental para examinar la cuestión de las capturas incidentales y descartes de todas las especies capturadas en la pesquería atunera con red de cerco en el Océano Pacífico oriental. Uno de los términos de referencia del Grupo de Trabajo fue “definir las relaciones entre las especies objetivo de la pesca y aquellas capturadas incidentalmente, con referencia especial a la sustentabilidad de las capturas de todas estas especies.” Esta proporcionó el ímpetu inicial para desarrollar un modelo de ecosistema para el POT. Nuestro objetivo fue desarrollar una descripción hipotéticas del ecosistema en las aguas pelágicas del POT.

### ECOPATH CON ECOSIM

El modelo de ecosistema del POT pelágico fue desarrollado usando Ecopath con Ecosim (EwE) (Walters *et al.* 1997, Christensen *et al.* 2000, Walters *et al.* 2000). EwE ha sido usado para desarrollar muchos modelos de ecosistemas en el Océano Pacífico y otros lugares (por ejemplo, Christensen y Pauly 1993). Ecopath brinda un marco para la construcción de modelos de balance de masas de ecosistemas. Se genera el balance de masas a partir de estimaciones de la abundancia de los recursos (biomasas), las tasas de productividad o mortalidad de los mismos, cómo interactúan (composiciones de dieta y tasas de consumo de alimento), y la eficacia con la cual se utilizan los recursos en el ecosistema. Una vez descrito el ecosistema en Ecopath, se examina su comportamiento dinámico a través del tiempo usando Ecosim.

En Ecopath, la energía que entra en cada componente del modelo necesita estar en equilibrio con la energía que sale del mismo, o sea

$$\text{consumo} = \text{producción} + \text{respiración} + \text{alimento no asimilado.} \quad (1)$$

La producción ( $P$ ) de cada componente  $i$  es la suma de las capturas ( $Y$ ), la mortalidad por depredación ( $M2$ ), la acumulación de biomasa ( $BA$ ), la migración neta ( $E$ ), y otra mortalidad ( $MO$ ),

$$P_i = Y_i + B_i M_2 + E_i + B A_i + M O . \quad (2)$$

$B_i$  is the biomasa del componente  $i$ ,  $M O_i = P_i(1 - EE_i)$ , donde  $EE_i$  es la eficacia ecotrónica. Se define  $EE$  como la proporción de la producción anual consumida o capturada dentro del sistema. Se puede expresar la ecuación (2) como:

$$B_i (P/B)_i EE_i - \sum_{j=1}^n B_j (Q/B)_j DC_{ij} - Y_i - E_i - B A_i = 0 , \quad (3)$$

donde  $P/B_i$  es el cociente producción/biomasa,  $Q/B_i$  es el cociente consumo/biomasa, y  $DC_{ij}$  es la fracción de la presa  $i$  en la dieta media del depredador  $j$ .

En Ecosim, la dinámica de la biomasa de todos los componentes del ecosistema que ocupan niveles tróficos superiores a 1.0 es determinada por

$$\frac{\partial B_i}{\partial t} = g_i \sum_{j=1}^n c_{ji} (B_i, B_j) - M_i B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n c_{ij} (B_i, B_j) . \quad (4)$$

El cambio en la biomasa del componente  $i$  ( $B_i$ ) por unidad de tiempo ( $t$ ) equivale a la acumulación de biomasa menos tres tipos de pérdida. La acumulación de biomasa es la suma de la depredación por el componente  $i$  sobre su presa (con el índice  $j$ ) multiplicada por la eficacia bruta  $g_i$  del componente  $i$ . La función  $c_{ji}(B_i, B_j)$  predice el consumo del componente  $j$  por el componente  $i$  a partir de sus biomásas respectivas (ver Walters *et al.* 1997 para los detalles de esta función). Las pérdidas provienen de mortalidad natural no debida a la depredación ( $M_i$ ), mortalidad por pesca ( $F_i$ ), y el consumo del componente  $i$  por sus depredadores.

En Ecosim, la biomasa del componente  $i$  que es vulnerable a la depredación por el componente  $j$  ( $V_{ij}$ ) es función de una tasa de vulnerabilidad ( $v$ ).

$$\frac{\partial V_{ij}}{\partial t} = v (B_i - V_{ij}) - v V_{ij} - a_{ij} V_{ij} B_j , \quad (5)$$

donde  $a_{ij}$  es la tasa efectiva de búsqueda de la presa  $i$  por el depredador  $j$ . La biomasa vulnerable aumenta como resultado de intercambio con una biomasa invulnerable,  $v(B_i - V_{ij})$ , y disminuye cuando las presas regresan a la condición invulnerable ( $vV_{ij}$ ) o por depredación ( $a_{ij}V_{ij}B_j$ ). Cuando  $v$  es pequeña, los flujos entre depredadores y presas son controlados principalmente por variaciones en la biomasa de las presas; es decir, el control es por procesos forzados desde arriba. Cuando  $v$  es grande, estos flujos son controlados principalmente por variaciones en la biomasa de los depredadores; es decir, el control es por procesos forzados desde abajo. Estimamos una tasa de vulnerabilidad para todos los vínculos depredador-presa en el modelo.

EwE exige los siguientes parámetros para cada componente del ecosistema:  $B$ ,  $P/B$ ,  $Q/B$ ,  $EE$ , eficacia de asimilación, composición de dieta, capturas retenidas (denominadas descargas en EwE), capturas descartadas (denominadas descartes en EwE), y parámetros de transición ontogénica para componentes divididos (*split pools*; Marlines pequeños y Marlines grandes, por ejemplo). Los parámetros de transición ontogénica rigen la transición de componentes grandes a componentes pequeños; son parámetros tales como la tasa de crecimiento y la edad a la que ocurre la transición. De los cuatro primeros parámetros especificados en este párrafo,  $B$  o  $EE$  puede ser tratado como desconocido (para cada componente) y estimado mediante la solución de un conjunto de ecuaciones lineales simultáneas en Ecopath (ecuación 3).

### ***Alcance***

Nuestro modelo del ecosistema pelágico en el POT abarca la zona delineada por 20°N, 20°S, 150°O, y el límite aproximado de la plataforma continental de las Américas, unos 32.8 millones de km<sup>2</sup>. Supusimos que la inmigración a esta región es compensada por la emigración de la misma. En todo caso posible usamos los promedios de las estimaciones de los parámetros anuales de 1993-1997. Usamos unidades de toneladas-millón de km<sup>-2</sup> y tasas anuales.

Nuestra versión final del modelo (ETP7) contiene 38 componentes (Tabla 1b). Seleccionamos los componentes del modelo para incluir las principales especies explotadas (atunes y marlines, por ejemplo), grupos funcionales (tiburones y cefalópodos, por ejemplo), especies sensibles (tortugas marinas y delfines, por ejemplo), y una especie que vive en el sistema durante solamente una parte del año (el atún aleta azul del Pacífico). Algunos grupos taxonómicos fueron segregados en componentes ontogénicos, por dos motivos. En primer lugar, las especies cuyos adultos son muy grandes demuestran una ontogenia trófica considerable, y sus presas abarcan varios componentes del modelo durante su ciclo vital. En segundo lugar, muchos de estos grupos taxonómicos son capturados por distintas artes de pesca a distintos tamaños. Separamos algunos grupos taxonómicos en dos componentes ontogénicos con base en los rangos de tamaño en la Tabla 1b. Otros grupos taxonómicos también demuestran ontogenia trófica durante su desarrollo, pero los representamos con un solo componente debido a falta de datos.

Al definir los componentes del modelo, tomamos varios factores en cuenta. La agrupación de grupos taxonómicos en componentes del modelo fue a menudo determinada por la escala taxonómica de la información disponible. La información incluyó diferencias básicas en la biología y hábitat de los animales. Por ejemplo, especies y grupos funcionales fueron separados con base en si su hábitat es epipelágico o mesopelágico; algunos de los depredadores (el atún aleta amarilla, por ejemplo) se especializa en presas epipelágicas y otros (el atún patudo, por ejemplo) en presas mesopelágicas. Se dispuso de poca información para ciertos grupos taxonómicos, y decidimos combinar grupos taxonómicos similares en grupos funcionales (Cefalópodos y Peces epipelágicos misceláneos, por ejemplo).

### ***Parámetros***

Basamos nuestras estimaciones de los parámetros para cada componente del modelo (Tablas 2b y 3b) en varias fuentes (Tabla 4b). Utilizamos valores publicados en todo caso posible. Usamos también datos e informes inéditos para las estimaciones de composición de dieta,  $B$ ,  $Q/B$ , capturas retenidas, y descartes. Ajustamos árboles de regresión (Breiman *et al.* 1984) a los datos de un estudio de hábitos alimenticios para explicar la variabilidad temporal y espacial en la composición de la dieta de ciertos depredadores. Usamos evaluaciones de poblaciones para las estimaciones de  $B$  y  $P/B$  (suponiendo  $P/B = Z$ ), y analizamos datos de la pesca para obtener otras estimaciones de  $P/B$ , parámetros ontogénicos, capturas retenidas, y descartes. Para ciertos componentes, asignamos  $EE$  con base en nuestros supuestos sobre la magnitud relativa de  $F$  y  $M$ . Si supusimos que  $F$  fue bajo en relación con  $M$ , asignamos un  $EE$  bajo. Si supusimos que  $F$  fue aproximadamente igual a  $M$ , supusimos que  $EE = 0.5$ . Si supusimos que  $F$  fue alto en relación con  $M$ , asignamos un  $EE$  alto. Por lo tanto, supusimos que  $EE$  (definido como la fracción de la producción usada dentro del sistema) depende principalmente de la mortalidad por pesca. Multiplicamos las estimaciones de abundancia basadas en estudios de transectos lineales por estimaciones de peso medio para obtener ciertas estimaciones de  $B$  (Ballenas dentadas y Delfin manchado y mesopelágico, por ejemplo). Suponiendo que la capturabilidad cerquera es estrictamente determinada por tamaño,

usamos coeficientes de capturabilidad por tamaño para el atún aleta amarilla para escalar las capturas por unidad de esfuerzo (CPUE) y así estimar  $B$  para varias especies capturadas incidentalmente por tipo de lance. Usamos el metanálisis de Pauly (1980) para obtener estimaciones de  $P/B$  para varios componentes. Hicimos también varios otros supuestos para derivar estimaciones de parámetros para los que faltaba información. Estos supuestos típicamente tomaron la forma de aplicar la información de un componente a otro componente para el cual faltaba esa información (por ejemplo, ajustar las estimaciones de  $Q/B$  basadas en estudios de bioenergética del atún aleta amarilla para aplicarlas al atún patudo). En la Tabla 4b se resumen nuestras fuentes, justificaciones, y supuestos para las estimaciones iniciales y revisadas de  $B$ ,  $P/B$ ,  $Q/B$ ,  $EE$ , y composición de dieta. Señalamos que hay mucha incertidumbre asociada con los parámetros de muchos de los componentes. Intentamos identificar los parámetros y componentes para los cuales la información era menos confiable (Anexo Tablas 1b y 2b, notas), y evaluamos la sensibilidad del modelo a la incertidumbre de los parámetros.

Calculamos la cantidad de alimento no asimilado para cada componente de depredadores ( $U/Q$ , Tabla 2b) con base en la composición de proteína, grasa, y carbohidratos en sus presas. Obtuvimos estas composiciones para los grupos taxonómicos de presas de Sidwell (1981) y Bykov *et al.* (2000). Phillips (1969) presentó la digeribilidad media de proteína, grasa, y carbohidratos en la dieta (0.9, 0.85, y 0.4, respectivamente). En el caso de la proteína, restamos una porción por la excreción nitrogenéa (Brett y Groves 1979), resultando en un ajuste total de 0.7. Calculamos las porciones disponibles de proteína, grasa, y carbohidratos en las presas como la digeribilidad de cada uno multiplicada por la proporción (por peso húmedo) de cada uno en cada componente de presa. Calculamos  $U/Q$  para la mayoría de los componentes de presas como la suma de las porciones no disponibles (1 - disponible) de proteína, grasa, y carbohidratos, ajustado a 100%. Asignamos la porción no disponible de presa zooplanctónica con base en información de Shannon y Jarre-Teichmann (1999), y la de fitoplancton y detritos disponibles con base en información de Valiela (1984).  $U/Q$  para cada componente de depredadores fue la suma de las porciones no disponibles de sus presas ponderada por las proporciones de cada componente de presas en la dieta.

Estimamos las capturas retenidas y descartes de las pesquerías, promediadas sobre 1993-1997, para cada componente del modelo por arte de pesca (red de cerco, palangre, y caña y anzuelo) y modalidad de pesca cerquera (sobre atunes asociados con delfines, con objetos flotantes, y no asociados) (Tablas 5b y 6b) (ver Hall (1998) para una discusión de los métodos de pesca en la pesquería atunera del Océano Pacífico oriental). Obtuvimos los datos de captura de las bases de datos de la CIAT. No se incluyó en el modelo, pequeñas pesquerías locales costeras, artesanales y deportivas debido a falta de datos.

Son necesarios parámetros de transición ontogénica para aquellos grupos taxonómicos que están separados en dos componentes ontogénicos, (denominados componentes divididos (*split pools*)) (Tabla 7b). Estos incluyen información sobre el ciclo vital de funciones de crecimiento, relaciones peso-talla, parámetros reproductivos, y parámetros de reclutamiento. En la Tabla 8b se resumen las fuentes, justificaciones, y supuestos de nuestras estimaciones iniciales y modificadas de estos parámetros. Nótese que se usan valores base para los parámetros que describen el tiempo relativo mínimo y máximo que los animales podrían pasar en los componentes pequeños. Usamos estos valores porque, según Christensen *et al.* (2000), las simulaciones de Ecosim son muy sensibles a este parámetro y se recomiendan los valores base. Similarmente, 0.8 es recomendado por Christensen *et al.* (2000) para la proporción de aumento en el consumo de alimento usado para el crecimiento. Estimamos todos los demás parámetros de transición ontogénica para cada componente dividido (Tablas 7b y 8b). Usamos modelos de crecimiento para calcular las estimaciones iniciales del tiempo relativo máximo y mínimo que los animales pasas en las etapas pequeñas (referencias en Tabla 8b, estimaciones en Anexo Tabla 3).

En Ecosim, usamos los valores base para los siguientes parámetros de “Group information [Información de grupo]”. Estos incluyen “Maximum relative  $P/B$  [ $P/B$  relativo máximo]” (2.0), “Maximum relative feeding time [Tiempo de alimentación relativo máximo]” (2.0), “Feeding time adjust rate [Tasa de ajuste de tiempo de alimentación]” (0.5), “Predator effect on feeding time [Efecto de depredador sobre el tiempo de alimentación]” (0.0), “Density-dependent catchability [Capturabilidad dependiente de la densidad]” (1.0), y “ $Q_{bmax}/Q_{bo}$  (for handling time [para el tiempo de consumo])” (1000). Para la “Fraction of ‘other’ mortality sensitive to changes in feeding time [Fracción de ‘otra’ mortalidad sensible a cambios en el tiempo de alimentación],” usamos 0.0 para componentes compuestos por individuos grandes y depredadores ápice, 0.5 para peces medianos consumidos por los depredadores de nivel alto, y 1.0 para los componentes de presas pequeñas.

### ***Balance del modelo***

Nuestro conjunto inicial de estimaciones de los parámetros (ETP1; Anexo Tablas 1b y 2b) no produjo un modelo balanceado en Ecopath. En el modelo no balanceado, la depredación estimada sobre ciertos componentes fue mayor que la producción estimada de los mismos. Esto resultó de una sobreestimación de las tasas de consumo y/o biomasa de los depredadores, subestimaciones de las tasas de producción y/o biomasa de las presas, o datos de dieta no fiables. Hicimos ajustes de varios parámetros y componentes, de acuerdo a nuestra confianza relativa en las estimaciones iniciales de los parámetros. Esta clasificación fue subjetiva, y se basó en evaluaciones de la calidad de los datos, el número y verosimilitud de los supuestos, etcétera. Las estimaciones de parámetros de confianza baja (Anexo Tablas 1b y 2b) fueron ajustadas con mayor frecuencia y en mayor grado que las de confianza mediana. En todo caso posible, no ajustamos los parámetros en los que teníamos confianza relativamente alta. Tuvimos también dificultades para balancear la primera versión del modelo porque las estimaciones de canibalismo dentro de algunos componentes fueron excesivas en relación con las tasas de producción de los mismos. En ETP1 (Anexo), el canibalismo fue problemático en los dos componentes de cefalópodos y en el componente de Zooplankton. Resolvimos este problema juntando los Cefalópodos epipelágicos y mesopelágicos en un componente de Cefalópodos, y separando el componente de Zooplankton en dos componentes de zooplankton con base en su tamaño y hábitos de alimentación.

Tras balancear ETP1, hicimos cambios adicionales en ETP2. Eliminamos Petos grandes y pequeños de los Piscívoros misceláneos grandes y pequeños porque el peto es consumido por depredadores diferentes de los que comen los carángidos y otros peces pelágicos pequeños. Luego combinamos los Piscívoros misceláneos grandes y pequeños en un solo componente. Omitimos las Anchoas como componente y las combinamos con los Peces epipelágicos misceláneos porque son consumidas en solamente una pequeña parte del POT, y balancear sus requerimientos de consumo implicó incorrectamente tasas de producción de zooplankton excesivamente altas en todo el sistema. En algunos casos, eliminamos una estimación de biomasa poco confiable y la reemplazamos con una estimación de *EE*. Estas modificaciones y otras posteriores culminaron en la versión más reciente del modelo, ETP7, descrita en las Tablas 2b y 3b.

En la Tabla 4b se resumen los ajustes principales en los parámetros del modelo necesarios para balancearlo (ver nota 3 en la tabla). Se pueden ver nuestros ajustes a la matriz de dieta si se comparan la Tabla 3b y Anexo Tabla 2b.

### **ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD**

El modelo es una de varias hipótesis posibles para describir el ecosistema pelágico en el POT. Gran parte de la información sintetizada en este modelo es incierta (ver notas en las Anexo Tablas 1b y 2b). Consideramos la sensibilidad de una versión intermedia del modelo (ETP5),



tanto para el balance de masas de Ecopath como para las trayectorias dinámicas predichas por Ecosim. En primer lugar, variamos los parámetros básicos  $B$ ,  $P/B$ ,  $Q/B$ , y  $EE$  por 50% y +50% (en pasos de 10%) para cada componente y calculamos el cambio porcentual resultante en cada uno de los parámetros computados por Ecopath (Tabla 2b, nota 1) para todos los demás componentes. Resumimos los resultados de este análisis con un índice de sensibilidad (Figura 1). El índice representa el número de parámetros afectados  $\pm 30\%$  o más para cada componente.

El balance de masas de Ecopath fue relativamente poco sensible a los valores de los parámetros para la mayoría de los componentes (Figura 1). Variar los parámetros para cuatro componentes que ocupan los niveles tróficos más altos (Marlines grandes y pequeños, Tiburones pequeños, y Ballenas dentadas), un componente intermedio (Atún barrilete), y tres componentes cerca del fondo de la red alimenticia (Consumidores primarios, Consumidores secundarios, y Peces epipelágicos misceláneos) indicó una sensibilidad del modelo entre baja y mediana. Para las Ballenas barbadas la sensibilidad del modelo fue cero.

El análisis inicial de sensibilidad demostró que cambios en los parámetros de dos componentes, Cefalópodos y *Auxis* spp., ejercen la mayor influencia sobre el sistema (Figura 1). Estos componentes ocupan niveles tróficos medianos, y muchos de los depredadores de nivel alto se alimentan de ellos. Se sabe poco acerca de los *Auxis* spp. y de las muchas especies de cefalópodos en el POT, y estudios de estos dos componentes serían tal vez la forma más eficaz de ampliar nuestros conocimientos del ecosistema del POT.

Ya que la sensibilidad del balance de masas de Ecopath fue máxima a los parámetros de Cefalópodos y *Auxis* spp., concentramos la segunda parte del análisis de sensibilidad en estos dos componentes. Evaluamos la sensibilidad de las trayectorias de biomasa predichas por Ecosim a cambios en los parámetros básicos para estos componentes en ETP5. Cambiamos  $P/B$ ,  $Q/B$ , y  $EE$  para los Cefalópodos y *Auxis* spp. un 20%, 30%, y 50%, y evaluamos el ajuste de las biomásas predichas a datos de CPUE para el Atún aleta amarilla (CIAT 1999a, Figura 31). Reducciones en la suma de cuadrados (SS) de los ajustes, indicando una mejora con respecto a los valores iniciales, ocurrieron en tan sólo unos pocos casos (Tabla 9). Las mejoras en las SS fueron leves, y en la mayoría de los casos los ajustes fueron peores. Para los Cefalópodos, 5 de los 14 ajustes produjeron cambios negativos en SS con respecto al ajuste con los valores iniciales, pero la mejora máxima en SS fue de solamente 3.3%. Cambios positivos en los valores de SS, indicando un ajuste peor, alcanzaron hasta un 69.7%. Para las *Auxis* spp., ninguna de las variaciones de los parámetros produjo un ajuste mejor a los datos de CPUE de aleta amarilla (Tabla 9).

Con fines ilustrativos, analizamos la relación entre las sensibilidades en el balance de masas de Ecopath y los cambios en las trayectorias de la biomasa predichas por las simulaciones descritas en la sección titulada **AJUSTE DEL MODELO A DATOS HISTÓRICOS**. Ya que tanto el balance de masas de Ecopath como los ajustes de Ecosim a los datos de CPUE fueron altamente sensibles a cambios en el  $Q/B$  de los Cefalópodos y el  $P/B$  de las *Auxis* spp. (Figura 1, Tabla 9), hicimos este tipo de cambio, uno por uno, a los parámetros básicos en Ecopath y balanceamos de nuevo cada vez. Luego, en Ecosim, repetimos las simulaciones para el modelo básico ETP5, para ETP5 con el  $Q/B$  de Cefalópodos cambiado, y para ETP5 con el  $P/B$  de *Auxis* spp. cambiado, y comparamos los resultados. Cambiamos el  $Q/B$  de los Cefalópodos por un factor de 0.4 ( $Q/B$  nuevo = 9.8) y el  $P/B$  de *Auxis* spp. por un factor de -0.4 ( $P/B$  nuevo = 1.5) en estas dos últimas simulaciones. Graficamos las trayectorias predichas de la biomasa para 13 componentes del modelo con vínculos tróficos fuertes con Cefalópodos y *Auxis* spp. para un subconjunto de las tres simulaciones, o sea para 1960-1998. Descubrimos que las predicciones de biomasa absoluta variaron notoriamente entre las tres simulaciones (Figura 2, dos recuadros inferiores, líneas de tendencia mayores de 1.0), pero las tendencias predichas en biomasa no fueron sensibles a los valores de  $Q/B$  y  $P/B$  modificados (Figura 2, dos recuadros inferiores, líneas de tendencia rectas o casi rectas).

OLSON Y WATTERS  
**REVISIÓN DEL MODELO**

Nuestro modelo final (ETP7) es el producto de una extensa revisión por un gran número de científicos (ver **RECONOCIMIENTOS**). Se formaron dos grupos de trabajo específicamente para desarrollar y evaluar el modelo. El primero, formado bajo un proyecto titulado "Implicaciones Ecológicas de Estrategias Alternativas de Pesca de Depredadores Apice," fue subvencionado por el Centro Nacional para Análisis y Síntesis Ecológicos (NCEAS) en Santa Barbara, California ([www.nceas.ucsb.edu](http://www.nceas.ucsb.edu)). Además, el Grupo de Trabajo sobre Captura Incidental de la CIAT acordó, en su primera reunión en julio de 1998, que Ecopath con Ecosim constituye un buen punto de partida para modelar la dinámica del ecosistema en el POT, y estableció un subgrupo, Estudios y Modelado Ecológicos (EME), para supervisar y revisar nuestro modelo.

El objetivo de la primera reunión del grupo de trabajo de NCEAS, celebrada en noviembre de 1998, fue analizar y balancear la primera versión del modelo. En esa ocasión se efectuaron mejoras considerable al ETP1 (Anexo), y el modelo resultante fue denominado ETP2. Se revisaron los componentes del modelo y se ajustaron los valores de los parámetros para lograr balance de masas (ver **Balance del modelo**). El grupo de trabajo de NCEAS celebró cuatro reuniones adicionales en las que ETP2 fue evaluado, modificado, y finalmente usado para análisis del ecosistema.

En una reunión del subgrupo EME en abril de 1999, los participantes discutieron la variedad de información necesaria para construir modelos de estado estacionario y dinámicos del ecosistema. El subgrupo discutió también otros enfoques al modelado, entre ellos el modelo de Andersen y Ursin (1977), análisis multiespecífico de poblaciones virtuales (MSVPA) (por ejemplo, Pope 1979), análisis de rendimiento por recluta con especies mixtas (por ejemplo, Murawski 1984), modelos basados en individuos (IBM) (por ejemplo, Tyler y Rose 1994), y herramientas de vida artificial (por ejemplo, Dagorn *et al.* 2000). La primera versión balanceada del modelo del POT, ETP2, fue analizada en esta reunión, y se hicieron recomendaciones para mejorar el modelo y para análisis futuros. Seguimos varias de estas recomendaciones durante el año siguiente.

Las recomendaciones del subgrupo EME fueron resumidas en dos categorías: 1) prioridades a corto plazo para modificar y calibrar ETP2, y 2) recomendaciones a largo plazo para el modelado (IATTC 1999b). En el año siguiente seguimos todas las recomendaciones siguientes excepto la última.

- Añadir componentes para pez espada, atún aleta azul, atún albacora, y ballenas barbadas (en caso que fuese posible determinar que estas ballenas se alimentan sustancialmente en la zona tropical).
- Definir de nuevo la zona del modelo, considerando, por ejemplo, provincias oceánicas o la zona principal de la pesquería de superficie.
- Realizar un análisis espectral por tamaño del organismo del ecosistema del POT como método alternativo para estimar la biomasa.
- Comparar los procesos forzados desde arriba y desde abajo en el modelo, a fin de evaluar la importancia relativa de influencias ambientales sobre el ecosistema del POT.
- Comparar estimaciones previas de la variabilidad del reclutamiento del atún aleta amarilla en el OPO con aquéllas producidas por el modelo.
- Realizar un análisis de sensibilidad de los resultados de Ecosim.
- Incorporar datos recientes sobre capturas incidentales en la pesquería palangrera.
- Comparar el modelo del POT con uno de una cadena alimenticia más corta, tal como la del sistema de afloramiento peruano.

En las secciones siguientes se resumen nuestras respuestas a las recomendaciones a corto plazo. Como resultado de estas modificaciones, y de la incorporación de sugerencias del grupo de

trabajo de NCEAS (que continuó reuniéndose durante 1999-2000), ETP2 se convirtió finalmente en ETP7, el modelo final presentado en este informe.

### **Componentes del modelo adicionales**

Añadimos Pez espada grandes y pequeños, Atún aleta azul, Ballenas barbadas, y Albacora al modelo, separamos los Productores en dos componentes, y reestructuramos los dos componentes de zooplancton. En la Tabla 4b se resumen nuestras fuentes de información y supuestos para los cambios.

No se incluyó el pez espada (*Xiphias gladius*) en la primera versión del modelo porque se consideraba que ocurría principalmente en aguas templadas, y que constituía un componente menor del ecosistema del POT. Si embargo, con base en un estudio más extenso de la literatura, incluimos componentes para dos tamaños de Pez espada en el modelo.

No incluimos el atún aleta azul del Pacífico (*Thunnus orientalis*) en la primera versión del modelo porque su distribución en el Pacífico oriental está principalmente en aguas templadas, y es un componente menor del ecosistema del POT. Sin embargo, con base en un examen más detallado de la literatura, incluimos un componente de Atún aleta azul en el modelo. Datos de marcado (Bayliff 1994) demuestran que muchos aletas azules realizan una migración transpacífica del Océano Pacífico occidental al oriental de jóvenes. Usamos los datos de marcado para estimar que ocurren interacciones ecológicas con el aleta azul en tan sólo el 7% del área del modelo, y supusimos que residen en esta región durante cuatro meses del año.

No incluimos las ballenas barbadas en la primera versión del modelo porque supusimos que la mayoría de estas especies de ballena no se alimentan en las regiones tropicales del POT. Hay ballenas azules (*Balaenoptera musculus*) residentes cerca del Domo de Costa Rica. También viven en el Golfo de California durante ciertas temporadas, y se sabe que se alimentan allí. También hay ballenas de Bryde (*B. edeni*) residentes en zonas costeras del POT. Las demás ballenas barbadas que ocurren en el OPO tropical, por ejemplo los rorcuales común (*B. physalus*), del norte (*B. borealis*) y jorobado (*Megaptera novaeangliae*), no se alimentan en la zona tropical. Añadimos un componente denominado Ballenas barbadas, compuesta por ballenas azules y de Bryde. (Esta información sobre las ballenas fue suministrada por S. Reilly (Servicio Nacional de Pesquerías Marinas, La Jolla, California, EE.UU.) y M. Scott (CIAT, La Jolla, California, EE.UU.).)

No incluimos el atún albacora (*Thunnus alalunga*) en la primera versión del modelo porque consideramos solamente la albacora del norte, que no ocurre a menudo en el área del modelo. Sin embargo, las flotas palangreras de Japón, Taiwan, y las naciones isleras del Pacífico capturan cantidades considerables de albacora del sur en el área del modelo (Uosaki y Bayliff 1999, Hampton y Fournier 2000), por lo que añadimos un componente denominado Albacora para representar la albacora del sur. Los datos de captura provienen de Lawson (2001).

### **Redefinición del área del modelo**

Determinamos que redefinir el área del modelo para que correspondiera más exactamente con la pesquería de superficie del Océano Pacífico oriental no sería un cambio útil. Reducir el área del modelo eliminaría algunas de las capturas de la flota palangrera, y agrandarla incluiría animales de aguas templadas que no ocurren en la mayor parte del POT. Muchas de las especies tropicales que ocurren relativamente cerca de la costa al norte de 20°N ya están representadas en el modelo; incluyen cangrejos rojos, pez espada, atunes (inclusive aleta azul), peces picudos, tiburones, y mamíferos marinos. No obstante, no se fijó el límite norte del modelo en una latitud más alta porque al norte de 20°N algunas especies templadas y algunas especies tropicales se solapan durante parte del año. El modelo representa óptimamente el sistema al sur de 20°N.

Dividir el modelo en varios modelos más pequeños, correspondientes a provincias oceánicas (Longhurst 1998), crearía el problema de representar adecuadamente los animales móviles. Varios de las especies y grupos funcionales se trasladan entre distintas provincias oceánicas, pero no teníamos información sobre la duración de la estadía de estos animales en cada provincia, ni sobre la cantidad de energía que consumen en cada una.

### ***Análisis espectral por tamaño del organismo***

El subgrupo EME sugirió que un análisis espectral por tamaño del organismo (Pratt y Casey 1983, Rodriguez y Mullin 1986, Boudreau y Dickie 1992) para el POT podría ser útil para calibrar nuestras estimaciones de biomásas y para estimar las biomásas de ciertos componentes menos conocidos. Realizamos este análisis, pero descubrimos que los resultados no eran concluyentes para el modelo debido a incertidumbre en estimaciones independientes de la biomasa de fitoplancton y bacterias en el POT. Por lo tanto, no hicimos ningún cambio basado en la relación tamaño del organismo-espectro.

### ***Impulsos ambientales***

Los miembros del grupo de trabajo de NCEAS exploraron cómo la variación climática a escala de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) podría afectar los animales en los niveles tróficos medianos y superiores en el POT. Usaron el modelo del POT para simular los efectos de pulsos sencillos de anomalías climáticas, ciclos climáticos regulares, y el efecto de invernadero. En primer lugar, establecieron una relación empírica entre las anomalías de la temperatura superficial del mar (TSM) en la región NIÑO3<sup>2</sup> del POT y las concentraciones de clorofila en la superficie para simular los efectos forzados desde abajo de impulsar físicamente la biomasa de Fitoplancton grande. Desarrollaron también una hipótesis alternativa que los impulsos físicos, además de afectar la biomasa de Fitoplancton grande, afectan simultáneamente la producción de huevos por los depredadores y el grado al cual los depredadores en reclutamiento son ellos mismos vulnerables a la depredación. Watters *et al.* (en prensa) resumen los resultados y conclusiones de ese estudio.

### ***Comparaciones con evaluaciones de la CIAT de la población de atún aleta amarilla***

ETP7 predice tendencias en la biomasa del atún aleta amarilla que concuerdan aproximadamente con las evaluaciones de la CIAT de la población. Incorporamos datos históricos de esfuerzo de pesca y CPUE para el aleta amarilla, anomalías de la TSM, y efectos hipotéticos de temperatura sobre la producción de huevos y larvas para el aleta amarilla en una simulación para ver si el modelo podía reproducir las tendencias en la biomasa estimadas en las evaluaciones de la CIAT. La trayectoria simulada de la biomasa de Atún aleta amarilla grande y pequeño fue similar al patrón de las CPUE de barcos cerqueros de clase 6 (de más de 425 m<sup>3</sup> de capacidad de acarreo de pescado) ilustrado en IATTC (1999a: Figura 31). En la sección titulada **AJUSTE DEL MODELO A DATOS HISTÓRICOS** se presenta mayor detalle al respecto y otros análisis.

### ***Sensibilidad de Ecosim***

En la reunión del subgrupo EME presentamos los resultados de un análisis de sensibilidad de la porción Ecopath del modelo. Posteriormente, evaluamos la sensibilidad de las trayectorias de

---

<sup>2</sup> La región NIÑO3 del Pacífico oriental ecuatorial es definida por Centro de Predicción Climática (CPC) del Servicio Meteorológico Nacional de EE.UU. como la zona delineada por 5°N-5°S, 150°-90°O. CPC presenta las anomalías medias mensuales de la TSM en su página de internet, <http://www.cpc.noaa.gov>.

Ecosim a cambios en los parámetros básicos para los componentes de Cefalópodos y *Auxis* spp. En la sección anterior titulada **ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD** se presentan los resultados.

### ***Datos de capturas incidentales palangreras***

Incorporamos datos más recientes, proporcionados por H. Nakano (Instituto Nacional de Investigación de Pesquerías de Ultramar, Shimizu, Japón), sobre las capturas incidentales de tiburones por la flota palangrera japonesa. Multiplicamos el número de tiburones capturado anualmente por estimaciones del peso promedio de tiburones capturados con palangre de Bailey *et al.* (1996) para obtener estimaciones de las descargas y descartes de tiburones. Determinamos cuáles tiburones fueron clasificados de grandes y pequeños, y cuáles fueron descargados y descartados, de información en Nakano *et al.* (1997).

### ***Modificación de los componentes de plancton***

Uno de los comentarios sobre ETP5 nos animó a modificar sustancialmente los componentes de Fitoplancton y Zooplancton en el modelo. Chai *et al.* (2002) usaron un modelo de nutrientes-fitoplancton-zooplancton-detritos para producir estimaciones de biomasa y producción de dos grupos de fitoplancton y dos de zooplancton en el Pacífico oriental ecuatorial. El modelo se basa en ciclos de nitrógeno y silicatos impulsados por un modelo tridimensional de circulación para 5°N-5°S, 90°O-180°. Descubrieron que sus resultados fueron similares a los de observaciones en el campo (por ejemplo, Landry *et al.* 1995, Barber *et al.* 1996, Dugdale y Wilkerson 1998). Aunque se nos animó a estructurar de nuevo los niveles tróficos inferiores de nuestro modelo con base en la caracterización de Chai *et al.* (2002) del sistema ecuatorial de afloramiento, reconocemos que este modelo no representa completamente la producción primaria y secundaria en el POT pelágico entero.

Designamos nuevos componentes del modelo para Productores pequeños, Fitoplancton grande, Microzooplancton, y Mesozooplancton. En la Tabla 1b se detalla la composición taxonómica de estos componentes (M. Ohman, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California, EE.UU., comunicación personal). Adoptamos las estimaciones de Chai *et al.* (2002) de *P/B*, y derivamos estimaciones de *EE* de su modelo. Derivamos los *EE* dividiendo del flujo entrando a cada componente por el flujo saliendo del mismo y ajustando por las proporciones de  $\text{NH}_4$ , nitrógeno detrital, y silicato detrital que son recicladas en el ecosistema. Nuestras estimaciones de biomasa para los cuatro componentes de plancton (Tabla 2b) son más bajas que las de Chai *et al.*, pero este resultado parece ser justificado porque nuestro modelo usa promedios sobre áreas menos productivas que el sistema ecuatorial de afloramiento descrito por Chai *et al.* (2002).

## **AJUSTE DEL MODELO A DATOS HISTÓRICOS**

Ajustamos el modelo a datos de series de tiempo sobre los atunes aleta amarilla y patudo. Establecimos las condiciones iniciales para el ajuste simulando un período de 51 años sin esfuerzo de pesca, y luego usamos una serie histórica (1961-1998) de esfuerzo de pesca para cada una de las cinco artes y modalidades de pesca en el modelo para impulsar la mortalidad por pesca. Una simulación de 51 años sin pesca permite a la biomasa de los componentes del modelo alcanzar el equilibrio a niveles más altos, cercanos posiblemente a las condiciones no explotadas o de explotación temprana. Estandarizamos las estimaciones de esfuerzo de pesca (días de pesca para los tres tipos de lance cerquero y caña y anzuelo; número de anzuelos para palangres) de 1961-1998 al esfuerzo en 1993 (Figura 3). Usamos también los impulsos climáticos empíricos para Fitoplancton grande, descritos en la sección de ***Impulsos ambientales***, a fin de incluir los efectos de variación climática en la simulación.

Ajustamos el modelo de ecosistema a estimaciones de biomasa relativa y tasas de mortalidad total media para Atún aleta amarilla grande y pequeño (Figura 3) y Atún patudo grande y pequeño (Figura 4). Estas estimaciones de biomasa y mortalidad provienen de las evaluaciones de las poblaciones de Maunder y Watters (2001) y Watters y Maunder (2001). En el caso del Atún aleta amarilla grande, usamos la estimación de la biomasa al principio de cada año para peces en el séptimo trimestre o más después del reclutamiento a las pesquerías. En el caso del Atún patudo grande, usamos la estimación de la biomasa al principio de cada año para peces en el noveno trimestre o más después del reclutamiento a las pesquerías. Para el Atún aleta amarilla y Atún patudo pequeños, restamos las estimaciones de biomasa para los peces grandes de las estimaciones de biomasa total. Se escalaron todas las estimaciones de biomasa a las biomazas en 1993 y fueron tratadas como CPUE. Para ajustarlas se ajustó repetidamente la tasa de vulnerabilidad ( $v$ , ecuación (5)) para todos los vínculos depredador-presa en el modelo a fin de reducir al mínimo los errores de las sumas de cuadrados (SS). Al estimar las tasas de vulnerabilidad, intentamos agrupar componentes similares del modelo en varias formas a fin de explorar la hipótesis que los animales que desempeñan papeles comparables en el ecosistema serían vulnerables a la depredación de forma comparable. Por ejemplo, estimamos  $v$  por separado para depredadores ápice (definidos como los componentes de nivel trófico  $> 4.8$ ), depredadores (nivel trófico 3.8-4.8), y presas (nivel trófico  $< 3.8$ ). Ninguno de los escenarios alternativos de vulnerabilidad fue mejor (SS menor y parametrización más parsimoniosa) que la estimación con una sola  $v$  común. La mejor estimación de  $v$  fue 0.2889. En las Figuras 3 y 4 se ilustran los ajustes a las estimaciones de biomasa relativa de Atún aleta amarilla grande y pequeño y Atún patudo grande y pequeño, respectivamente. Los ajustes para el aleta amarilla fueron considerablemente mejores que los del patudo: capturaron el régimen de reclutamiento aparentemente mayor de 1985-1998 (Maunder y Watters 2002) (Figura 3), mientras que los del patudo no reflejan el aumento en la biomasa relativa que se estima ocurrió durante 1984-1987 (Watters y Maunder 2002) (Figura 4).

## DISCUSIÓN

### *Aplicaciones del modelo*

El modelo de ecosistema del POT fue desarrollado como descripción hipotética del ecosistema. El modelo es asimismo útil para evaluar las posibles implicaciones ecológicas de muchos esquemas alternativos de pesca que se podrían proponer como medidas de ordenamiento en el POT.

Es posible modelar cambios en el esfuerzo de pesca para cualquier arte de pesca independientemente o para cualquier combinación de las cinco artes definidas (tres modalidades de pesca cerquera (sobre delfines, objetos flotantes, y atunes no asociados), palangre, y caña y anzuelo). Se podrían usar escenarios simulados que varían el esfuerzo de pesca al considerar reducciones en la capacidad de la flota, límites globales sobre el número de lances de un tipo particular, o límites sobre el número de dispositivos agregadores de peces (plantados) que se permite usar.

Cambios en el esfuerzo de pesca sobre ciertas especies o grupos, individual o conjuntamente, pueden también ser simulados. Por ejemplo, escenarios simulados que varían las capturas de componentes particulares del ecosistema podrían ser usados para evaluar la reacción de la red alimenticia a vedas estacionales o límites de captura de especies objetivo. Podrían ocurrir cambios en la mortalidad por pesca de conjuntos particulares de especies debido a medidas para reducir las capturas incidentales. Rejas clasificadoras (Misund y Beltestad 1994) en redes de cerco podrían reducir la mortalidad por pesca de atunes pequeños y otras especies que se concentran cerca de objetos flotantes, permitiéndoles escapar pero reteniendo a los individuos de mayor tamaño. Si ciertas características de los plantados están correlacionadas con la atracción de ciertas especies que necesitan protección, la reglamentación de dichas características podría llevar a una reducción

de las capturas incidentales de esas especies.

El modelo de ecosistema puede ser usado para simular cambios en el esfuerzo de pesca durante ciertos períodos del año. Estos escenarios podrían incluir vedas de ciertos tipos de lance, tal como una moratoria sobre lances sobre objetos flotantes después de alcanzar una cierta cuota.

### **Advertencias**

Sabemos muy poco acerca de la productividad y las poblaciones permanentes de varios componentes del modelo, especialmente aquéllos en los niveles tróficos medianos y bajos. Hay una gran incertidumbre asociada con los parámetros de muchos de los componentes, y dados los resultados de nuestros análisis de sensibilidad, estimaciones de la biomasa y otros parámetros en Ecopath para los Cefalópodos y *Auxis* spp. serían especialmente deseables. Aunque estimamos  $v$  (ecuación 5) para cada componente, no podemos determinar si estamos representando la reacción funcional (*functional response*) correcta para cada componente (es decir, incertidumbre en la especificación del modelo).

Para muchos componentes en el modelo, no se dispuso de datos empíricos de dieta para el POT, y aplicamos información de otras áreas de fuentes en la literatura. Teníamos datos directos de dieta para los dos componentes de delfines, Atún aleta amarilla grande y pequeño, Atún patudo pequeño, Marlines grandes y pequeños, Pez vela grande y pequeño, Dorado grande y pequeño, Tiburones grandes y pequeños, Peto grande y pequeño, y Atún barrilete, pero algunos de estos componentes fueron representados por pocas muestras. Es de esperar que las dietas de muchos de los animales de distribución geográfica amplia en este sistema grande con subsistemas variados (zonas de afloramiento y giros grandes, por ejemplo) sean variables, señalando la importancia de muestras grandes. No se dispuso de datos directos de dieta para muchos de los peces medianos y pequeños y los invertebrados en el POT.

Supusimos que las tasas de desplazamiento de animales entrando y saliendo del área del modelo fueron aproximadamente iguales. Reconocemos que algunas especies altamente móviles pueden extender sus distribuciones a latitudes más altas durante episodios de El Niño (Barber y Chavez 1986). La aparición anómala de animales tropicales en regiones templadas es bien conocida porque es fácil observar que peces pelágicos grandes aparecen súbitamente en zonas donde normalmente no viven. Parece probable, pero es más difícil de documentar, que individuos de la misma especie entren al POT de la zona de agua cálida en el Pacífico occidental-central cuando el frente entre dicha zona y la lengua de afloramiento ecuatorial se desplaza hacia el este durante un evento de El Niño. Lehodey (2001) documenta desplazamientos de este tipo para el atún barrilete. Es posible que estos desplazamientos zonales compensen hasta cierto punto los desplazamientos hacia norte y sur del barrilete y otras especies pelágicas durante condiciones fuertes de ENOS.

Reconocemos que nuestro modelo de ecosistema no puede describir toda la complejidad que caracteriza el sistema pelágico en el POT. Los modelos de ecosistemas son forzosamente un intermedio entre representaciones simplistas y una complejidad imposible de manejar. No obstante, creemos que el modelo nos permite comprender mejor las relaciones entre las principales especies en el ecosistema y desarrollar hipótesis importantes (por ejemplo, Watters *et al.* en prensa). Creemos que el trabajo resumido en este documento puede formar la base de una evaluación de los efectos ecológicos de estrategias alternativas de pesca en el POT.

## **RECONOCIMIENTOS**

Una porción de este trabajo fue realizada como parte del grupo de trabajo sobre Implicaciones Ecológicas de Estrategias Alternativas de Pesca de Depredadores Ápice subvencionado por el Centro Nacional para Análisis y Síntesis Ecológicos (NCEAS), financiado por la

Fundación Nacional para la Ciencia (Beca #DEB-94-21535), la Universidad de California en Santa Barbara, y el estado de California. Apreciamos los esfuerzos de los miembros de este grupo de trabajo para desarrollar y perfeccionar el modelo. Incluyen Kerim Aydin, Lisa Ballance, Christofer Boggs, Timothy Essington, Paul Fiedler, Robert Francis, Marco García, James Kitchell, Jeffrey Polovina, Stephen Reilly, y Carl Walters. Fueron asimismo importantes los aportes de los participantes en el grupo de trabajo sobre Estudios y Modelado Ecológicos de la CIAT: Robin Allen, Kerim Aydin, Richard Deriso, Elizabeth Edwards, Alain Fonteneau, Marco García, Martín Hall, James Joseph, Elizabeth Logerwell, Hector Lopez, Hideki Nakano, Paul Smith, y Daniel Ware. Reconocemos con gratitud la información inédita sobre aves marinas de Lisa Ballance (NMFS, La Jolla) y sobre mamíferos marinos en el POT de Stephen Reilly (NMFS, La Jolla) y Michael Scott (CIAT, La Jolla), y el trabajo sobre hábitos alimenticios de Felipe Galván Magaña (CICIMAR, México), que mejoró mucho nuestros conocimientos de la estructura trófica en el POT. Agradecemos a un árbitro anónimo, Fei Chai, y Mark Ohman la información sobre fitoplancton y zooplancton. El manuscrito fue mejorado gracias a sugerencias de William Bayliff y el árbitro anónimo. Agradecemos también a Nicholas Webb su traducción minuciosa de este boletín al español.



## REFERENCES-REFERENCIAS

- Aasen, O. 1966. Blåhaien, *Prionace glauca* (Linnaeus), 1758. Fisken og havet 1: 1-15.
- Andersen, K.P., and E. Ursin. 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. Meddelelser fra Danmarks Fiskeri- og Havundersogelser 7: 319-435.
- Aurioles-Gamboa, D., and R. Perez-Flores. 1977. Seasonal and bathymetric changes in feeding habits of the benthic red crab *Pleuroncodes planipes* (Decapoda, Anomura, Galatheidae) off the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico. Crustaceana 70 (3): 272-287.
- Bailey, K., P.G. Williams, and D. Itano. 1996. By-catch and discards in western Pacific tuna fisheries: a review of SPC data holdings and literature. South Pacific Commission, Noumea, New Caledonia. Oceanic Fisheries Program Tech. Rep. 34: 164 pp.
- Ballance, L.T. 1995. Flight energetics of free-ranging red-footed boobies (*Sula sula*). Physiol. Zool. 68 (5): 887-914.
- Ballance, L.T., and R.L. Pitman. 1999. Foraging ecology of tropical seabirds. In Adams, N.J., and R.H. Slotow (eds.), Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg: 2057-2071.
- Barber, R.T., and F.P. Chavez. 1986. Ocean variability in relation to living resources during the 1982/83 El Niño. Nature 319: 279-285.
- Barber, R.T., M.P. Sanderson, S.T. Lindley, F. Chai, J. Newton, C.C. Trees, D.G. Foley, and F.P. Chavez. 1996. Primary productivity and its regulation in the equatorial Pacific during and following the 1991-1992 El Niño. Deep-Sea Res. II 43 (4-6): 933-969.
- Bayliff, W.H. 1993. Growth and age composition of northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, caught in the eastern Pacific Ocean, as estimated from length-frequency data, with comments on trans-Pacific migrations. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull. 20 (9): 501-540.
- Bayliff, W.H. 1994. A review of the biology and fisheries for northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Pacific Ocean. FAO Fish. Tech. Pap. 336 (2): 244-295.
- Belokopytin, Y.S., and G.A. Abolmasova. 1988. Energetics of metabolism of flying-fishes of the tropical Atlantic at various rates of swimming. J. Ichthyol. 28 (1): 148-151.
- Berkeley, S.A., and E.D. Houde. 1983. Age determinations of broadbill swordfish, *Xiphus gladius*, from the Straits of Florida, using anal fin spine sections. NOAA Tech. Rep. NMFS 8: 137-143.
- Bertignac, M., and M. Yesaki. 1994. Preliminary assessment of the narrow-barred Spanish mackerel stock off Oman using catch-at-age data obtained from length-frequency distributions by the Bhattacharya method. Proceedings of the 5th Expert Consultation on Indian Ocean Tunas, Mahe, Seychelles. Indo-Pacific Tuna Prog. Collect. Vol., No. 8: 88-95.
- Bigelow, H.B., and W.C. Schroeder. 1953. Sawfishes, guitarfishes, skates and rays. In Parr, A.E. (ed.), Fishes of the Western North Atlantic, Part 2. Memoir Sears Foundation for Marine Research, 1, Yale Univ., New Haven: 1-502.
- Blackburn, M. 1977. Temporal changes in pelagic biomass of *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Decapoda Anomura, Galatheidae) off Baja California, Mexico. Crustaceana 32 (2): 178-184.
- Blunt, C.E.J. 1960. Observations on the food habits of longline caught bigeye and yellowfin tuna from the tropical eastern Pacific 1955-1956. Calif. Fish Game 46 (1): 69-80.
- Boggs, C.H. 1989. Vital rate statistics for billfish stock assessment. In Stroud, R.H. (ed.), Planning the Future of Billfishes: Research and Management in the 90s and Beyond. Proceedings of the Second International Billfish Symposium, Kailua-Kona, Hawaii, August 1-5, 1988, Part 1: Fishery and Stock Synopses, Data Needs and Management. National Coalition for Marine Conservation, Inc., Savannah, Georgia: 225-233.
- Boudreau, P.R., and L.M. Dickie. 1992. Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fisheries yield. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 1528-1538.

- Branstetter, S. 1987a. Age and growth validation of newborn sharks held in laboratory aquaria, with comments on the life history of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Copeia* 1987: 291-300.
- Branstetter, S. 1987b. Age, growth and reproductive biology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, and the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico. *Env. Biol. Fishes* 19 (3): 161-173.
- Branstetter, S., and J.A. Musick. 1994. Age and growth estimates of the sand tiger in the Northwestern Atlantic Ocean. *Trans. Am. Fish. Soc.* 123: 242-254.
- Branstetter, S., J.A. Musick, and J.A. Colvocoresses. 1987. A comparison of age and growth of the tiger shark, *Galeocerdo cuvieri*, from off Virginia and from the northwestern Gulf of Mexico. *Fish. Bull. U.S.* 85: 269-279.
- Branstetter, S., and R. Stiles. 1987. Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the northern Gulf of Mexico. *Env. Biol. Fishes* 20: 169-181.
- Braut, S., and H. Caswell. 1993. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology* 74 (5): 1444-1454.
- Breiman, L., J.H. Friedman, R.A. Olshen, and C.J. Stone. 1984. *Classification and Regression Trees*. Chapman and Hall, New York, NY: 358 pp.
- Brett, J.R., and T.D.D. Groves. 1979. Physiological energetics. *In* Hoar, W.S., D.J. Randall, and J.R. Brett (eds.), *Fish Physiology*. Vol. VIII Bioenergetics and Growth. Academic Press, New York, NY: 279-352.
- Brill, R.W. 1996. Selective advantages conferred by the high performance physiology of tunas, billfishes, and dolphin fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 113A (1): 3-15.
- Brown, C.S., and S.H. Gruber. 1988. Age assessment of the lemon shark, *Negaprion brevirostris*, using tetracycline validated vertebral centra. *Copeia* 1988 (3): 747-753.
- Bykov, V.P., G.P. Ionas, G.N. Golovkova, A.P. Didenko, V.N. Akulin, L.I. Perova, A.B. Odintsov, L.L. Konstantinova, Y.F. Dvinin, G.S. Christoferzen, and L.P. Borisova. 2000. *Chemical Composition and Processing Properties of Marine and Ocean Fishes: Handbook*. VNIRO Publishing, Moscow: 376 pp.
- Cailliet, G.M., and D.W. Bedford. 1983. The biology of three pelagic sharks from California waters, and their emerging fisheries: a review. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* XXIV: 57-69.
- Campana, S.E., H.A. Oxenford, and J.N. Smith. 1993. Radiochemical determination of longevity in flyingfish *Hirundichthys affinis* using Th-228/Ra-228. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100 (3): 211-219.
- Chai, F., R.C. Dugdale, T.-H. Peng, F.P. Wilkerson, and R.T. Barber. 2002. One-dimensional ecosystem model of the equatorial Pacific upwelling system. Part I: model development and silicon and nitrogen cycle. *Deep-Sea Research II*. 49 (13-14): 2713-2745.
- Chapman, D.G. 1980. Natural mortality rate-males. *In* Donovan, G. (ed.), *Sperm Whales*. Rep. Int. Whal. Commn., Special Issue 2: 61.
- Chavez, F.P., K.R. Buck, S.K. Service, J. Newton, and R.T. Barber. 1996. Phytoplankton variability in the central and eastern tropical Pacific. *Deep-Sea Res. II* 43 (4-6): 835-870.
- Christensen, V., and D. Pauly. (eds.). 1993. *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26: 390 pp.
- Christensen, V., C. Walters, and D. Pauly. 2000. *Ecopath with Ecosim: a User's Guide*, October 2000 Edition. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia: 130 pp.
- Compagno, L.H.V. 1984. *FAO Species Catalogue. Sharks of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes*. Rome. *FAO Fish. Synop.*, 125. Vol. 4: 249 pp.

- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 726-738.
- Cummings, W.C. 1985. Bryde's whale *Balaenoptera edeni* Anderson, 1878. In Ridgeway, S.H., and R.J. Harrison (eds.), *Handbook of Marine Mammals*. Vol. 3 The sirenians and baleen whales. Academic Press, London: 137-154.
- Dagorn, L., F. Menczer, P. Bach, and R.J. Olson. 2000. Co-evolution of movement behaviours by tropical pelagic predatory fishes in response to prey environment: a simulation model. *Ecol. Modelling* 134 (2-3): 325-341.
- Dalzell, P. 1993. The fisheries biology of flying fishes (Families: Exocoetidae and Hemiramphidae) from the Camotes Sea, Central Philippines. *J. Fish Biol.* 43: 19-32.
- Dam, H.G., X. Zhang, M. Butler, and M.R. Roman. 1995. Mesozooplankton grazing and metabolism at the equator in the central Pacific: Implications for carbon and nitrogen fluxes. *Deep-Sea Res. II* 42 (2-3): 735-756.
- De Crosta, M.A., L.R. Taylor, Jr., and J.D. Parrish. 1984. Age determination, growth, and energetics of three species of carcharhinid sharks in Hawaii. In *Proceedings of the second symposium on resource investigations of the NW Hawaiian Islands*. Vol. 2. UNIHI-SEAGRANT-MR-84-01 University of Hawaii Sea Grant, Honolulu: 75-95.
- de Sylva, D.P. 1962. Red water blooms off northern Chile, April-May 1956, with reference to the ecology of the swordfish and the striped marlin. *Pac. Sci.* 16: 271-279.
- Dugdale, R.C., and F.P. Wilkerson. 1998. Silicate regulation of new production in the equatorial Pacific upwelling. *Nature* 391: 270-273.
- Ehrhardt, N.M. 1991. Potential impact of a seasonal migratory jumbo squid (*Dosidicus gigas*) stock on a Gulf of California sardine (*Sardinops sagax caerulea*) population. *Bull. Mar. Sci.* 49 (1-2): 325-332.
- Ehrhardt, N.M., P.S. Jacquemin, F. Garcia-B., G. Gonzales-D., J.M. Lopez, J. Ortiz-C., and A. Solis-N. 1983. Summary of the fishery and biology of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California. *Memoirs of the National Museum of Victoria* 44: 305-311.
- FAO. 1995. Code of conduct for responsible fisheries. FAO (U.N. Food and Agriculture Organization), Rome: 41 pp.
- Flint, E.N., and K.A. Nagy. 1984. Flight energetics of free-living sooty terns. *The Auk* 101: 288-294.
- Froese, R., and D. Pauly (eds.). 2000. *FishBase 2000: Concepts, Design and Data Sources*. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines: 344 pp.
- Furness, R.W., and P. Monaghan. 1987. *Seabird Ecology*. Chapman and Hall, New York, NY: 164 pp.
- Gambell, R. 1985. Sei whale *Balaenoptera borealis* Lesson, 1828. In Ridgeway, S.H., and R.J. Harrison (eds.), *Handbook of Marine Mammals*. Vol. 3 The Sirenians and Baleen Whales. Academic Press, London: 155-170.
- Gorelova, T.A. 1980. The feeding of young flyingfishes of the family Exocoetidae and of the smallwing flyingfish, *Oxyporhamphus micropterus*, of the family Hemiramphidae. *J. Ichthyol.* 20 (4): 60-71.
- Hall, M.A. 1998. An ecological view of the tuna-dolphin problem: impacts and trade-offs. *Rev. Fish Biol. Fish.* 8: 1-34.
- Hampton, J., K. Bigelow, and M. Labelle. 1998. A summary of current information on the biology, fisheries and stock assessment of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the Pacific Ocean, with recommendations for data requirements and future research. Secretariat of the Pacific Community, Oceanic Fisheries Programme Tech. Rep. 36: 46 pp.
- Hampton, J., and D. Fournier. 2000. Update to MULTIFAN-CL based assessment of South Pacific albacore tuna. Secretariat of the Pacific Community, Standing Committee on Tuna and Billfish 13. Working Paper ALB-1: 25 pp.

- Hernández-García, V. 1995. The diet of the swordfish *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, in the central east Atlantic, with emphasis on the role of cephalopods. *Fish. Bull. U.S.* 93 (2): 403-411.
- Hinton, M.G., and W.H. Bayliff. 2002. Status of swordfish in the eastern Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Stock Assessment Rep.* 2: 297-338.
- Hoenig, J.M. 1979. Growth rates of large sharks determined by vertebral rings. Ph.D. dissertation, Univ. Rhode Island, Kingston: 85 pp.
- IATTC. 1998. Annual report of the Inter-American Tropical Tuna Commission, 1996. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm.:* 306 pp.
- IATTC. 1999a. Annual report of the Inter-American Tropical Tuna Commission, 1997. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm.:* 310 pp.
- IATTC. 1999b. Working subgroup on ecological studies and modeling. Report of the 1st meeting. April 26-28, 1999. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., La Jolla, California, USA:* 10 pp.
- IGFA. 1999. World Record Game Fishes. International Game Fish Association, Dania Beach, Florida: 352 pp.
- Ikeda, T. 1977. Feeding rates of planktonic copepods from a tropical sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 29: 263-277.
- Iversen, E.S., and H.O. Yoshida. 1957. Notes on the biology of the wahoo in the Line Islands. *Pac. Sci.* 11: 370-379.
- Juhl, R. 1955. Notes on the feeding habits of subsurface yellowfin and bigeye tunas of the eastern tropical Pacific Ocean. *Calif. Fish Game* 41 (1): 99-101.
- Killam, K.A., and G.R. Parsons. 1989. Age and growth of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, near Tampa Bay, Florida. *Fish. Bull. U.S.* 87: 845-857.
- King, J.E., and I.I. Ikehara. 1956. Comparative study of the food of the bigeye and yellowfin tuna in the central Pacific. *Fish. Bull. U.S.* 57 (108): 61-85.
- Kitchell, J.F., W.H. Neill, A.E. Dizon, and J.J. Magnuson. 1978. Bioenergetic spectra of skipjack and yellowfin tunas. *In* Sharp, G.D., and A.E. Dizon (eds.), *The Physiological Ecology of Tunas*. Academic Press, New York, NY: 357-368.
- Koto, T. 1963. Some considerations on the growth of marlins, using size frequencies in commercial catches. III. Attempts to estimate the growth of striped marlin, *Tetrapturus audax* (Philippi) in the western North Pacific Ocean. *Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.* 17: 63-85.
- Koto, T., and K. Kodama. 1962. Some considerations on the growth of marlins, using size frequencies in commercial catches. I. Attempts to estimate the growth of sailfish. *Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.* 15: 97-108.
- Kume, S., and J. Joseph. 1966. Size composition, growth and sexual maturity of bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Lowe), from the Japanese long-line fishery in the eastern Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.* 11 (2): 45-99.
- Landry, M.R., J. Constantinou, and J. Kirshtein. 1995. Microzooplankton grazing in the central equatorial Pacific during February and August, 1992. *Deep-Sea Res. II* 42 (2-3): 657-671.
- Lauris, R.M., R. Lynn, R. Dotson, R. Nishimoto, K. Bliss, and D. Holts. 1982. Exploratory albacore longline fishing in the eastern North Pacific during winter 1982. U S National Marine Fisheries Service, Southwest Fisheries Center, Admin. Rep. LJ-82-06: 79 pp.
- Lawson, T.A. (ed.) 2001. Secretariat of the Pacific Community Tuna Fishery Yearbook 2000. Oceanic Fisheries Programme, Secretariat of the Pacific Community, Nouméa, New Caledonia: 162 pp.
- Lehodey, P. 2001. The pelagic ecosystem in the tropical Pacific Ocean: dynamic spatial modelling and biological consequences of ENSO. *Progress in Oceanography* 49: 439-468.
- Lewis, J.B. 1961. The growth, breeding cycle and food of the flyingfish *Parexocoetus brachypterus hillianus* (Gosse). *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* 11 (2): 258-266.

- Lipskaya, N.Y. 1980. The feeding and food requirements of the young of the smallwing flyingfish, *Oxyporhamphus micropterus* (Hemirhamphidae). *J. Ichthyol.* 20 (4): 72-79.
- Lipskaya, N.Y. 1987. Feeding of flyingfish (Exocoetidae) larvae and fingerlings in the region of the Peruvian upwelling. *J. Ichthyol.* 27 (3): 108-116.
- Longhurst, A.R. 1998. *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press, San Diego, CA: 398 pp.
- Longhurst, A.R., and D. Pauly. 1987. *Ecology of Tropical Oceans*. Academic Press, San Diego, CA: 407 pp.
- Manooch, C.S.I., and W.T. Hogarth. 1983. Stomach contents and giant trematodes from wahoo, *Acanthocybium solandri*, collected along the South Atlantic and Gulf Coasts of the United States. *Bull. Mar. Sci.* 3: 1-27.
- Markaida, U., and O. Sosa-Nishizaki. 1998. Food and feeding habits of swordfish, *Xiphias gladius* L., off western Baja California. NOAA Tech. Rep. NMFS 142: 245-259.
- Márquez, R.M. 1990. FAO species catalogue. Sea turtles of the world. An annotated and illustrated catalogue of sea turtle species known to date. FAO Fish. Synop. 125 Vol. 11: 81 pp.
- Maunder, M.N., and G.M. Watters. 2001. Status of yellowfin tuna in the eastern Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Stock Assessment Rep. 1: 5-86.
- Maunder, M.N., and G.M. Watters. 2002. Status of yellowfin tuna in the eastern Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Stock Assessment Rep. 2: 5-90.
- Maynou, F., and J.E. Cartes. 1998. Daily ration estimates and comparative study of food consumption in nine species of deep-water decapod crustaceans of the NW Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 171: 221-231.
- Misund, O.A., and A.K. Beltestad. 1994. Size-selection of mackerel and saithe in purse seine. ICES C.M. 1994/B:28, Ref. G.H.: 1-12.
- Morita, Y. 1973. Conversion factors for estimating live weight from gill-and-gutted weight of big eye and yellowfin tunas. *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.* 9: 109-121.
- Muck, P., and D. Pauly. 1987. Monthly anchoveta consumption of guano birds, 1953-1982. In Pauly, D., and I. Tsukayama (eds.), *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change*. Vol. 15 ICLARM Studies and Reviews: 219-233.
- Murawski, S.A. 1984. Mixed-species yield-per-recruit analyses accounting for technological interactions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 897-916.
- Murray, T. 1994. A review of the biology and fisheries for albacore, *Thunnus alalunga*, in the south Pacific Ocean. FAO Fish. Tech. Pap. 336 (2): 188-206.
- Nakamura, E.L., and J.H. Uchiyama. 1966. Length-weight relations of Pacific tunas. In Manar, T.A. (ed.), *Proceedings of the Governor's Conference on Central Pacific Fishery Resources*. State of Hawaii, Honolulu: 197-201.
- Nakamura, I. 1985. FAO species catalogue. Billfishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of marlins, sailfishes, spearfishes and swordfishes known to date. FAO Fish. Synop. 125 Vol. 5: 65 pp.
- Nakano, H., M. Okazaki, and H. Okamoto. 1997. Analysis of catch depth by species for tuna longline fishery based on catch by branch lines. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.* 34: 43-62.
- Natanson, L.J., J.G. Casey, and N.E. Kohler. 1995. Age and growth estimates for the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, in the western North Atlantic Ocean. *Fish. Bull. U.S.* 93: 116-126.
- Nelson, J.B. 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford Univ. Press, Oxford: 1012 pp.
- Nixon, M. 1987. Cephalopod diets. In Boyle, P.R. (ed.), *Cephalopod Life Cycles*. Vol. II Comparative Reviews. Academic Press, London: 201-219.
- Notarbartolo-di-Sciara, G. 1988. Natural history of the rays of the genus *Mobula* in the Gulf of California. *Fish. Bull. U.S.* 86 (1): 45-66.

- NRC. 1999. Sustaining Marine Fisheries. National Research Council. National Academy Press, Washington D.C.: 164 pp.
- Okada, Y. 1955. Fishes of Japan. Maruzen Co., Ltd., Tokyo: 462 pp.
- Olson, R.J., and C.H. Boggs. 1986. Apex predation by yellowfin tuna (*Thunnus albacares*): independent estimates from gastric evacuation and stomach contents, bioenergetics, and cesium concentrations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43 (9): 1760-1775.
- Olson, R.J., and F. Galván-Magaña. 2002. Food habits and consumption rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Bull. U.S.* 100 (2): 279-298.
- Opitz, S. 1996. Trophic interactions in Caribbean coral reefs. ICLARM Tech. Rep. 43: 341 pp.
- Oxenford, H.A., R. Mahon, and W. Hunte. 1995. Distribution and relative abundance of flyingfish (*Exocoetidae*) in the eastern Caribbean. I. Adults. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 117: 11-23.
- Palko, B.J., G.L. Beardsley, and W.J. Richards. 1982. Synopsis of the biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* Linnaeus and *Coryphaena equiselis* Linnaeus. NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 443: 1-28.
- Parsons, G.R. 1993. Age determination and growth of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo*: a comparison of two populations. *Mar. Biol.* 117: 23-31.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationship between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. int. Explor. Mer* 39 (2): 175-192.
- Pauly, D., and V. Christensen. 1996. Mass-balance models of north-eastern Pacific ecosystems. *Fish. Cent. Res. Rep.* 4 (1): 1-131.
- Phillips, A.M., Jr. 1969. Nutrition, digestion, and energy utilization. In Hoar, W.S., and D.J. Randall (eds.), *Fish Physiology*. Vol. 1 Academic Press, New York: 391-432.
- Pinkas, L., M.S. Oliphant, and I.L.K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Cal. Fish. Game, Fish Bull.* 152: 1-105.
- Polovina, J.J. 1984. Model of a coral reef ecosystem I. The ecopath model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3: 1-10.
- Pope, J.G. 1979. A modified cohort analysis in which constant natural mortality is replaced by estimates of predation levels. *ICES C.M.* 1979/H: 16.
- Pratt, H.L., Jr., and J.G. Casey. 1983. Age and growth of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, using four methods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1944-1957.
- Radtke, R.L., and P.C.F. Hurley. 1983. Age estimation and growth of broadbill swordfish, *Xiphius gladius*, from the northwest Atlantic based on external features of otoliths. NOAA Tech. Rep. NMFS 8: 145-150.
- Rodriguez, J., and M.M. Mullin. 1986. Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 31 (2): 361-370.
- Schaefer, K.M. 1996. Spawning time, frequency, and batch fecundity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, near Clipperton Atoll in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Bull. U.S.* 94 (1): 98-112.
- Schaefer, K.M. 1998. Reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the eastern Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.* 21 (5): 201-272.
- SEFC. 1987. Report of the swordfish assessment workshop. [U.S. National Marine Fisheries Service] Southeast Fisheries Center. *Intl. Comm. Cons. Atlantic Tunas, Collective Vol. Sci. Papers* 26 (2): 339-395.
- Shannon, L.J., and A. Jarre-Teichmann. 1999. A model of trophic flows in the northern Benguela upwelling system during the 1980s. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 21: 349-366.
- Shchetinnikov, A.S. 1992. Feeding spectrum of squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Oegopsida) in the eastern Pacific. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 72: 849-860.
- Shomura, R.S., and B.A. Keala. 1963. Growth and sexual dimorphism in growth of bigeye tuna (*Thunnus obesus*). A preliminary report. *FAO Fish. Rep.* 6 (3): 1409-1417.

- Sidwell, V.D. 1981. Chemical and nutritional composition of finfish, whales, crustaceans, mollusks, and their products. NOAA Tech. Memo. NMFS F/SEC 11: 432.
- Skillman, R.A., and M.Y.Y. Yong. 1974. Length-weight relationships for six species of billfishes in the central Pacific Ocean. NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF 675 (2): 126-137.
- Skillman, R.A., and M.Y.Y. Yong. 1976. Von Bertalanffy growth curves for striped marlin, *Tetrapturus audax*, and blue marlin, *Makaira nigricans*, in the central North Pacific Ocean. Fish. Bull. U.S. 74 (3): 553-566.
- Smith, S.E., D.W. Au, and C. Show. 1998. Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. Mar. Freshwater Res. 49: 663-678.
- Stevens, J.D. 1975. Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 55: 657-665.
- Stevens, J.D. 1983. Observations on reproduction in the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*. Copeia 1983: 126-130.
- Stillwell, C.E., and N.E. Kohler. 1985. Food and feeding ecology of the swordfish *Xiphias gladius* in the western North Atlantic Ocean with estimates of daily ration. Mar. Ecol. Prog. Ser. 22: 239-247.
- Suda, A., and S. Kume. 1967. Survival and recruit of bigeye tuna in the Pacific Ocean, estimated by the data of tuna longline catch. Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab. 1: 99-114.
- Tester, A.L., and E.L. Nakamura. 1957. Catch rate, size, sex, and food of tunas and other pelagic fishes taken by trolling off Oahu, Hawaii, 1951-55. U.S. Fish and Wildlf. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish. 250: 1-25.
- Trites, A.W., P.A. Livingston, M.C. Vasconcellos, S. Mackinson, A.M. Springer, and D. Pauly. 1999. Ecosystem change and the decline of marine mammals in the eastern Bering Sea: testing the ecosystem shift and commercial whaling hypothesis. Fish. Cent. Res. Rep. 7: 1-100.
- Tyler, J.A., and K.A. Rose. 1994. Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models. Rev. Fish Biol. Fish. 4 (1): 91-123.
- Uchiyama, J.H., R.K. Burch, and S.A. Kraul, Jr. 1986. Growth of dolphins, *Coryphaena hippurus* and *C. equiselis*, in Hawaiian waters as determined by daily increments on otoliths. Fish. Bull. U.S. 84 (1): 186-191.
- Uchiyama, J.H., R.A. Skillman, J.D. Sampaga, and E.E. DeMartini. 1998. A preliminary assessment of the use of hard parts to age central Pacific swordfish, *Xiphias gladius*. NOAA Tech. Rep. NMFS 142: 261-273.
- Uosaki, K., and W.H. Bayliff. 1999. A review of the Japanese longline fishery for tunas and billfishes in the eastern Pacific Ocean, 1988-1992. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull. 21 (6): 273-488.
- Valiela, I. 1984. Marine Ecological Processes. Springer-Verlag, New York: 546 pp.
- Verity, P.G., D.K. Stoecker, M.E. Sieracki, and J.R. Nelson. 1996. Microzooplankton grazing of primary production at 140°W in the equatorial Pacific. Deep-Sea Res. II 43 (4-6): 1227-1255.
- Vinogradov, M.Y., E.A. Shushkina, and I.N. Kukina. 1976. Functional characteristics of a planktonic community in an equatorial upwelling region. Oceanology 16: 67-76.
- Wade, P.R., and T. Gerrodette. 1993. Estimates of cetacean abundance and distribution in the eastern tropical Pacific. Rep. Int. Whal. Commn. 43: 477-493.
- Walters, C., V. Christensen, and D. Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Rev. Fish Biol. Fish. 7: 139-172.
- Walters, C., D. Pauly, V. Christensen, and J. Kitchell. 2000. Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. Ecosystems 3: 70-83.
- Wares, P.W., and G.T. Sakagawa. 1974. Some morphometrics of billfishes from the eastern Pacific Ocean. NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF 675 (2): 107-120.
- Warham, J. 1990. The Petrels: Their Ecology and Breeding Systems. Academic Press, London: 440 pp.

- Warham, J. 1996. The Behaviour, Population Biology and Physiology of the Petrels. Academic Press, London: 613 pp.
- Watters, G.M., and M.N. Maunder. 2001. Status of bigeye tuna in the eastern Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Stock Assessment Rep. 1: 109-210.
- Watters, G.M., and M.N. Maunder. 2002. Status of bigeye tuna in the eastern Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Stock Assessment Rep. 2: 147-246.
- Watters, G.M., R.J. Olson, R.C. Francis, P.C. Fiedler, J.J. Polovina, S.B. Reilly, K.Y. Aydin, C.H. Boggs, T.E. Essington, C.J. Walters, and J.F. Kitchell. In press. Physical forcing and the dynamics of the pelagic ecosystem in the eastern tropical Pacific: simulations with ENSO-scale and global-warming climate drivers. Can. J. Fish. Aquat. Sci.
- Wells, R.S., and M.D. Scott. 1990. Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture-release techniques. Rep. Int. Whal. Commn. Special Issue 12: 407-415.
- Wetherbee, B.M., G.L. Crow, and C.G. Lowe. 1996. Biology of the Galapagos shark, *Carcharhinus galapagensis*, in Hawaii. Env. Biol. Fishes 45: 299-310.
- Whitley, G.P. 1964. Scombroid fishes of Australia and New Zealand. Proc. Symp. Scombroid Fishes, Part I. Mar. Biol. Assoc. India, Symp. Ser. 1: 221-253.
- Wild, A. 1986. Growth of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the eastern Pacific Ocean based on otolith increments. Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull. 18 (6): 421-482.
- Wintner, S.P., and G. Cliff. 1996. Age and growth determination of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, from the east coast of South Africa. Fish. Bull. U.S. 94: 135-144.
- Yabe, H., S. Ueyanagi, S. Kikawa, and H. Watanabe. 1959. Study on the life-history of the swordfish, *Xiphius gladius* Linnaeus. Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab. 10: 107-150.
- Yochem, P.K., and S. Leatherwood. 1985. Blue whale *Balaenoptera musculus* (Linnaeus, 1758). In Ridgeway, S.H., and R.J. Harrison (eds.), Handbook of Marine Mammals. Vol. 3 The Sirenians and Baleen Whales. Academic Press, London: 193-240.
- Yokota, T., M. Toriyama, F. Kanai, and S. Nomura. 1961. Studies on the feeding habit of fishes. Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab. 14: 1-234.
- Yoshida, H.O. 1979. Synopsis of biological data on tunas of the genus *Euthynnus*. NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 429: 1-57.
- Yukinawa, M., and Y. Yabuta. 1963. Age and growth of bigeye tuna, *Parathunnus mebachi* (Kishinouye). Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab. 19: 103-119.



**APPENDIX**

The first version of the ecosystem model for the pelagic eastern tropical Pacific Ocean (ETP1) had 34 components; some of these were aggregated or disaggregated to help balance the model (see *Balancing the model*), and some new ones recommended by reviewers were added (see **MODEL REVIEW**). The initial set of parameter estimates used in ETP1 are presented in the following tables. Our subjective confidence ratings of the parameters in Appendix Tables 1a and 2a are noted.

**ANEXO**

La primera versión del modelo del ecosistema de Océano Pacífico tropical oriental pelágico (ETP1) tenía 34 componentes; algunos fueron agregados o desagregados para ayudar a balancear el modelo (ver *Balance del modelo*), y fueron añadidos unos nuevos recomendados durante la revisión del modelo (ver **REVISIÓN DEL MODELO**). En las tablas siguientes se presentan las estimaciones iniciales de los parámetros usadas en ETP1. Se señala nuestra clasificación subjetiva de confianza en los parámetros en Anexo Tablas 1b y 2b.

**APPENDIX TABLE 1a.** Initial parameter estimates for the first version of the model (ETP1). The abbreviations are as follows: *B* = biomass; *P/B* = production/biomass ratio; *Q/B* = consumption/biomass ratio; *EE* = ecotrophic efficiency; *U/Q* = unassimilated fraction of the diet of each component. Our relative confidence in the estimates is identified by footnotes. See Table 2a for the parameter estimates used in the final version of the model (ETP7).

Component	<i>B</i> (tons·million km <sup>-2</sup> )	<i>P/B</i> (year <sup>-1</sup> )	<i>Q/B</i> (year <sup>-1</sup> )	<i>EE</i>	<i>U/Q</i>
Pursuit birds		0.10 <sup>2</sup>	56.90 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Grazing birds		0.15 <sup>3</sup>	73.00 <sup>3</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Toothed whales	30,540.27 <sup>1</sup>	0.03 <sup>3</sup>	8.09 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Spotted dolphin	3,469.12 <sup>1</sup>	0.04 <sup>3</sup>	16.50 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Mesopelagic dolphins	16,885.76 <sup>1</sup>	0.04 <sup>3</sup>	16.50 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Sea turtles		0.15 <sup>2</sup>	3.50 <sup>3</sup>	0.70 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Large yellowfin tuna	6,522.07 <sup>1</sup>	2.35 <sup>1</sup>	15.60 <sup>1</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Large bigeye tuna	13,738.17 <sup>2</sup>	0.76 <sup>2</sup>	13.03 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Large marlins		1.00 <sup>3</sup>	8.74 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Large sailfish		1.73 <sup>3</sup>	9.78 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Large dorado		0.80 <sup>3</sup>	15.60 <sup>3</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Large miscellaneous piscivores	658.84 <sup>2</sup>	1.75 <sup>2</sup>	5.87 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Large sharks	401.86 <sup>2</sup>	0.44 <sup>2</sup>	7.81 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Rays	230.49 <sup>2</sup>	0.25 <sup>2</sup>	3.91 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Skipjack tuna		1.88 <sup>2</sup>	21.50 <sup>3</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
<i>Auxis</i> spp.	54,834.91 <sup>2</sup>	1.50 <sup>2</sup>	21.50 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Small yellowfin tuna	8,184.27 <sup>2</sup>	1.14 <sup>1</sup>	18.30 <sup>1</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Small bigeye tuna	4,679.79 <sup>2</sup>	0.72 <sup>2</sup>	15.25 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Small marlins		0.50 <sup>3</sup>	10.23 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Small sailfish		0.57 <sup>3</sup>	11.44 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Small dorado	1,423.41 <sup>2</sup>	0.84 <sup>2</sup>	18.30 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Small miscellaneous piscivores	167.38 <sup>2</sup>	1.75 <sup>2</sup>	10.36 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Small sharks	271.13 <sup>2</sup>	0.31 <sup>2</sup>	9.76 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Anchovies		0.92 <sup>1</sup>	16.40 <sup>1</sup>	0.80 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Flyingfishes	32,616.87 <sup>3</sup>	2.88 <sup>3</sup>	25.78 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Miscellaneous epipelagic fishes		2.07 <sup>3</sup>	10.78 <sup>2</sup>	0.80 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Miscellaneous mesopelagic fishes	2,000,000.00 <sup>3</sup>	2.00 <sup>3</sup>	10.78 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Epipelagic cephalopods		1.04 <sup>2</sup>	26.83 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Mesopelagic cephalopods		1.04 <sup>2</sup>	26.83 <sup>2</sup>	0.70 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Crabs		2.28 <sup>3</sup>	3.61 <sup>3</sup>	0.80 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Zooplankton		46.23 <sup>1</sup>	282.00 <sup>3</sup>	0.80 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Phytoplankton		56.00 <sup>3</sup>		0.46 <sup>2</sup>	
Available detritus					
Deep detritus					

1 High confidence

2 Medium confidence

3 Low confidence

**ANEXO TABLA 1b.** Estimaciones iniciales de los parámetros de la primera versión del modelo (ETP1). *B* = biomasa; *P/B* = cociente producción/biomasa; *Q/B* = cociente consumo/biomasa; *EE* = eficacia ecotrófica; *U/Q* = fracción no asimilada de la dieta de cada componente. Se señala con superíndices nuestra confianza relativa en las estimaciones. Ver Tabla 2b para las estimaciones de los parámetros usados en la versión final del modelo (ETP7).

Componente	<i>B</i> (toneladas·millón km <sup>-2</sup> )	<i>P/B</i> (año <sup>-1</sup> )	<i>Q/B</i> (año <sup>-1</sup> )	<i>EE</i>	<i>U/Q</i>
Aves de caza		0.10 <sup>2</sup>	56.90 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Aves forrajeras		0.15 <sup>3</sup>	73.00 <sup>3</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Ballenas dentadas	30,540.27 <sup>1</sup>	0.03 <sup>3</sup>	8.09 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Delfín manchado	3,469.12 <sup>1</sup>	0.04 <sup>3</sup>	16.50 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Delfines mesopelágicos	16,885.76 <sup>1</sup>	0.04 <sup>3</sup>	16.50 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Tortugas marinas		0.15 <sup>2</sup>	3.50 <sup>3</sup>	0.70 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Atún aleta amarilla grande	6,522.07 <sup>1</sup>	2.35 <sup>1</sup>	15.60 <sup>1</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Atún patudo grande	13,738.17 <sup>2</sup>	0.76 <sup>2</sup>	13.03 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Marlines grandes		1.00 <sup>3</sup>	8.74 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Pez vela grande		1.73 <sup>3</sup>	9.78 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Dorado grande		0.80 <sup>3</sup>	15.60 <sup>3</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Piscívoros misceláneos grandes	658.84 <sup>2</sup>	1.75 <sup>2</sup>	5.87 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Tiburones grandes	401.86 <sup>2</sup>	0.44 <sup>2</sup>	7.81 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Rayas	230.49 <sup>2</sup>	0.25 <sup>2</sup>	3.91 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Atún barrilete		1.88 <sup>2</sup>	21.50 <sup>3</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
<i>Auxis</i> spp.	54,834.91 <sup>2</sup>	1.50 <sup>2</sup>	21.50 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Atún aleta amarilla pequeño	8,184.27 <sup>2</sup>	1.14 <sup>1</sup>	18.30 <sup>1</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Atún patudo pequeño	4,679.79 <sup>2</sup>	0.72 <sup>2</sup>	15.25 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Marlines pequeños		0.50 <sup>3</sup>	10.23 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Pez vela pequeño		0.57 <sup>3</sup>	11.44 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Dorado pequeño	1,423.41 <sup>2</sup>	0.84 <sup>2</sup>	18.30 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Piscívoros misceláneos pequeños	167.38 <sup>2</sup>	1.75 <sup>2</sup>	10.36 <sup>2</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Tiburones pequeños	271.13 <sup>2</sup>	0.31 <sup>2</sup>	9.76 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Anchoas		0.92 <sup>1</sup>	16.40 <sup>1</sup>	0.80 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Peces voladores	32,616.87 <sup>3</sup>	2.88 <sup>3</sup>	25.78 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Peces epipelágicos misceláneos		2.07 <sup>3</sup>	10.78 <sup>2</sup>	0.80 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Peces mesopelágicos misceláneos	2,000,000.00 <sup>3</sup>	2.00 <sup>3</sup>	10.78 <sup>3</sup>		0.20 <sup>3</sup>
Cefalópodos epipelágicos		1.04 <sup>2</sup>	26.83 <sup>2</sup>	0.90 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Cefalópodos mesopelágicos		1.04 <sup>2</sup>	26.83 <sup>2</sup>	0.70 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Cangrejos		2.28 <sup>3</sup>	3.61 <sup>3</sup>	0.80 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Zooplancton		46.23 <sup>1</sup>	282.00 <sup>3</sup>	0.80 <sup>3</sup>	0.20 <sup>3</sup>
Fitoplancton		56.00 <sup>3</sup>		0.46 <sup>2</sup>	
Detritos disponibles					
Detritos profundos					

1 Confianza alta  
 2 Confianza mediana  
 3 Confianza baja



APPENDIX TABLE 2a. (continued)

	Predator															
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
1 Pursuit birds																
2 Grazing birds																
3 Toothed whales																
4 Spotted dolphin																
5 Mesopelagic dolphins																
6 Sea turtles				0.010 <sup>3</sup>												
7 Large yellowfin tuna				0.010 <sup>3</sup>												
8 Large bigeye tuna				0.010 <sup>3</sup>												
9 Large marlins				0.050 <sup>3</sup>	0.050 <sup>1</sup>											
10 Large sailfish				0.010 <sup>3</sup>												
11 Large dorado				0.050 <sup>3</sup>												
12 Large miscellaneous piscivores				0.050 <sup>3</sup>												
13 Large sharks				0.050 <sup>3</sup>												
14 Rays				0.200 <sup>3</sup>	0.100 <sup>1</sup>			0.127 <sup>1</sup>								
15 Skipjack tuna	0.010 <sup>3</sup>	0.002 <sup>1</sup>		0.200 <sup>3</sup>	0.050 <sup>1</sup>	0.053 <sup>1</sup>	0.0502	0.046 <sup>1</sup>								
16 <i>Aziris</i> spp.	0.050 <sup>3</sup>	0.019 <sup>1</sup>		0.060 <sup>3</sup>		0.022 <sup>1</sup>		0.520 <sup>1</sup>								
17 Small yellowfin tuna		0.002 <sup>1</sup>		0.050 <sup>3</sup>				0.009 <sup>1</sup>								
18 Small bigeye tuna				0.010 <sup>3</sup>				0.003 <sup>1</sup>								
19 Small marlins				0.010 <sup>3</sup>				0.003 <sup>1</sup>								
20 Small sailfish				0.010 <sup>3</sup>				0.003 <sup>1</sup>								
21 Small dorado		0.006 <sup>1</sup>		0.100 <sup>3</sup>	0.050 <sup>1</sup>	0.027 <sup>1</sup>		0.018 <sup>1</sup>								
22 Small miscellaneous piscivores		0.007 <sup>1</sup>	0.020 <sup>1</sup>	0.200 <sup>3</sup>	0.200 <sup>1</sup>	0.074 <sup>1</sup>		0.071 <sup>1</sup>				0.100 <sup>3</sup>	0.050 <sup>3</sup>			
23 Small sharks				0.005 <sup>3</sup>												
24 Anchovies	0.250 <sup>3</sup>			0.030 <sup>3</sup>			0.0302						0.050 <sup>3</sup>			
25 Flyingfishes	0.100 <sup>3</sup>	0.072 <sup>1</sup>	0.035 <sup>1</sup>			0.434 <sup>1</sup>	0.0702	0.010 <sup>1</sup>					0.030 <sup>3</sup>			
26 Miscellaneous epipelagic fishes	0.395 <sup>3</sup>	0.442 <sup>1</sup>	0.218 <sup>1</sup>	0.100 <sup>3</sup>	0.150 <sup>1</sup>	0.096 <sup>1</sup>	0.4502	0.064 <sup>1</sup>					0.100 <sup>3</sup>	0.050 <sup>3</sup>		
27 Miscellaneous mesopelagic fishes		0.252 <sup>1</sup>	0.570 <sup>1</sup>		0.100 <sup>1</sup>	0.121 <sup>1</sup>	0.0302						0.345 <sup>3</sup>	0.450 <sup>3</sup>		
28 Epipelagic cephalopods	0.030 <sup>3</sup>	0.146 <sup>1</sup>	0.124 <sup>1</sup>	0.100 <sup>3</sup>	0.245 <sup>1</sup>	0.140 <sup>1</sup>	0.1202	0.092 <sup>1</sup>					0.150 <sup>3</sup>	0.150 <sup>3</sup>		
29 Mesopelagic cephalopods		0.034 <sup>1</sup>	0.008 <sup>1</sup>		0.050 <sup>1</sup>	0.006 <sup>1</sup>		0.005 <sup>1</sup>					0.040 <sup>3</sup>	0.130 <sup>3</sup>		
30 Crabs	0.060 <sup>3</sup>	0.010 <sup>1</sup>	0.020 <sup>1</sup>			0.022 <sup>1</sup>		0.012 <sup>1</sup>			0.150 <sup>3</sup>		0.060 <sup>3</sup>			
31 Zooplankton	0.100 <sup>3</sup>	0.003 <sup>1</sup>					0.2202			0.9602	0.9952	0.900 <sup>3</sup>	0.120 <sup>3</sup>	0.120 <sup>3</sup>	0.550 <sup>3</sup>	0.5552
32 Phytoplankton									0.0302		0.200 <sup>3</sup>				0.100 <sup>3</sup>	0.3282
33 Available detritus	0.005 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.030 <sup>3</sup>	0.020 <sup>3</sup>	0.010 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.100 <sup>3</sup>	0.100 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.050 <sup>3</sup>	0.350 <sup>3</sup>	0.117 <sup>3</sup>
34 Deep detritus																

1 High confidence  
 2 Medium confidence  
 3 Low confidence



ANEXO TABLA 2b. (continuación)

Presa	Depredador																
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
1 Aves de caza																	
2 Aves forrajeras																	
3 Ballenas dentadas																	
4 Delfín manchado																	
5 Delfines mesopelágicos																	
6 Tortugas marinas				0.010 <sup>3</sup>													
7 Atún aleta amarilla grande				0.010 <sup>3</sup>													
8 Atún patudo grande																	
9 Marlines grandes																	
10 Pez vela grande																	
11 Dorado grande				0.010 <sup>3</sup>													
12 Piscívoros misceláneos grandes				0.050 <sup>3</sup>	0.050 <sup>1</sup>												
13 Tiburones grandes																	
14 Rayas																	
15 Atún barrilete	0.010 <sup>3</sup>	0.002 <sup>1</sup>		0.050 <sup>3</sup>	0.100 <sup>1</sup>			0.127 <sup>1</sup>									
16 <i>Axax</i> spp.	0.050 <sup>3</sup>	0.019 <sup>1</sup>		0.200 <sup>3</sup>	0.050 <sup>1</sup>	0.053 <sup>1</sup>	0.0502	0.046 <sup>1</sup>									
17 Atún aleta amarilla pequeño		0.002 <sup>1</sup>		0.060 <sup>3</sup>		0.022 <sup>1</sup>		0.520 <sup>1</sup>									
18 Atún patudo pequeño				0.050 <sup>3</sup>				0.009 <sup>1</sup>									
19 Marlines pequeños				0.010 <sup>3</sup>				0.003 <sup>1</sup>									
20 Pez vela pequeño				0.010 <sup>3</sup>				0.003 <sup>1</sup>									
21 Dorado pequeño		0.006 <sup>1</sup>		0.100 <sup>3</sup>	0.050 <sup>1</sup>	0.027 <sup>1</sup>		0.018 <sup>1</sup>									
22 Piscívoros misceláneos pequeños		0.007 <sup>1</sup>	0.020 <sup>1</sup>	0.200 <sup>3</sup>	0.200 <sup>1</sup>	0.074 <sup>1</sup>		0.071 <sup>1</sup>				0.100 <sup>3</sup>	0.050 <sup>3</sup>				
23 Tiburones pequeños				0.005 <sup>3</sup>													
24 Anchoas	0.250 <sup>3</sup>			0.030 <sup>3</sup>			0.0302						0.050 <sup>3</sup>				
25 Peces voladores	0.100 <sup>3</sup>	0.072 <sup>1</sup>	0.055 <sup>1</sup>			0.434 <sup>1</sup>	0.0702	0.101 <sup>1</sup>				0.030 <sup>3</sup>					
26 Peces epipelágicos misceláneos	0.395 <sup>3</sup>	0.442 <sup>1</sup>	0.218 <sup>1</sup>	0.100 <sup>3</sup>	0.150 <sup>1</sup>	0.096 <sup>1</sup>	0.4502	0.064 <sup>1</sup>				0.100 <sup>3</sup>	0.050 <sup>3</sup>				
27 Peces mesopelágicos misceláneos		0.252 <sup>1</sup>	0.570 <sup>1</sup>		0.100 <sup>1</sup>	0.121 <sup>1</sup>	0.0302					0.345 <sup>3</sup>	0.450 <sup>3</sup>				
28 Cefalópodos epipelágicos	0.030 <sup>3</sup>	0.146 <sup>1</sup>	0.124 <sup>1</sup>	0.100 <sup>3</sup>	0.245 <sup>1</sup>	0.140 <sup>1</sup>	0.1202	0.092 <sup>1</sup>				0.150 <sup>3</sup>	0.150 <sup>3</sup>				
29 Cefalópodos mesopelágicos		0.034 <sup>1</sup>	0.008 <sup>1</sup>		0.050 <sup>1</sup>	0.006 <sup>1</sup>		0.005 <sup>1</sup>				0.040 <sup>3</sup>	0.130 <sup>3</sup>				
30 Cangrejos	0.060 <sup>3</sup>	0.010 <sup>1</sup>	0.020 <sup>1</sup>			0.022 <sup>1</sup>		0.012 <sup>1</sup>			0.150 <sup>3</sup>	0.060 <sup>3</sup>					
31 Zooplankton	0.100 <sup>3</sup>	0.003 <sup>1</sup>					0.2202				0.550 <sup>3</sup>	0.120 <sup>3</sup>	0.120 <sup>3</sup>	0.550 <sup>3</sup>	0.5552		
32 Fitoplankton									0.0302		0.200 <sup>3</sup>	0.900 <sup>3</sup>		0.100 <sup>3</sup>	0.3282		
33 Detritos disponibles	0.005 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.030 <sup>3</sup>	0.020 <sup>3</sup>	0.010 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.100 <sup>3</sup>	0.100 <sup>3</sup>	0.005 <sup>3</sup>	0.050 <sup>3</sup>	0.350 <sup>3</sup>	0.117 <sup>3</sup>	
34 Detritos profundos																	

1 Confianza alta  
 2 Confianza mediana  
 3 Confianza baja

**APPENDIX TABLE 3.** Minimum and maximum times that animals spend in the small stages relative to expectations from growth models, for the first version of the model (ETP1). These were estimated from visual assessments of variation in age at length (see references in Table 8a).

**ANEXO TABLA 3.** Período máximo y mínimo pasado en la etapa pequeña relativo a lo esperado de modelos de crecimiento, para la primera versión del modelo (ETP1); estimados a partir de evaluaciones visuales de variación en edad a talla (ver referencias en Tabla 8b).

<b>Split-pool component</b>	<b>Minimum</b>	<b>Maximum</b>
<b>Componente dividido</b>	<b>Mínimo</b>	<b>Máximo</b>
Yellowfin tuna–Atún aleta amarilla	0.99	1.28
Bigeye tuna–Atún patudo	1.19	1.19
Marlins–Marlines	0.72	1.44
Sailfish–Pez vela	0.68	0.88
Swordfish–Pez espada	Not a component in ETP1 No fue componente en ETP1	
Dorado–Dorado	0.89	1.71
Wahoo–Peto	1.04	1.44
Sharks–Tiburones	0.33	1.97



The IATTC's responsibilities are met with two programs, the Tuna-Billfish Program and the Tuna-Dolphin Program. The principal responsibilities of the Tuna-Billfish Program are (1) to study the biology of the tunas and related species of the eastern Pacific Ocean to estimate the effects that fishing and natural factors have on their abundance, (2) to recommend appropriate conservation measures so that the stocks of fish can be maintained at levels that will afford maximum sustainable catches, and (3) to collect information on compliance with Commission resolutions. The principal responsibilities of the Tuna-Dolphin Program are (1) to monitor the abundance of dolphins and their mortality incidental to purse-seine fishing in the eastern Pacific Ocean, (2) to study the causes of mortality of dolphins during fishing operations and promote the use of fishing techniques and equipment that minimize these mortalities, (3) to study the effects of different modes of fishing on the various fish and other animals of the pelagic ecosystem, and (4) to provide a secretariat for the International Dolphin Conservation Program.

An important part of the work of the IATTC is the prompt publication and wide distribution of its research results. The Commission publishes its results in its Bulletin, Special Report, and Data Report series, all of which are issued on an irregular basis, and its Stock Assessment Reports, which are published annually.

The Commission also publishes Annual Reports and Quarterly Reports, which include policy actions of the Commission, information on the fishery, and reviews of the year's or quarter's work carried out by the staff. The Annual Reports also contain financial statements and a roster of the IATTC staff.

Additional information on the IATTC's publications can be found in its web site.

La CIAT cumple sus obligaciones mediante dos programas, el Programa Atún-Picudo y el Programa Atún-Delfín. Las responsabilidades principales del primero son (1) estudiar la biología de los atunes y especies afines en el Océano Pacífico oriental a fin de determinar los efectos de la pesca y los factores naturales sobre su abundancia, (2) recomendar medidas apropiadas de conservación para permitir mantener los stocks de peces a niveles que brinden las capturas máximas sostenibles, (3) reunir información sobre el cumplimiento de las resoluciones de la Comisión. Las responsabilidades principales del segundo son (1) dar seguimiento a la abundancia de los delfines y la mortalidad de los mismos incidental a la pesca con red de cerco en el Océano Pacífico oriental, (2) estudiar las causas de la mortalidad de delfines durante las operaciones de pesca y fomentar el uso de técnicas y aparejo de pesca que reduzcan dicha mortalidad al mínimo, (3) estudiar los efectos de distintas mortalidades de pesca sobre los varios peces y otros animales del ecosistema pelágico, (4) proporcionar la Secretaría para el Programa Internacional para la Conservación de los Delfines.

La pronta publicación y amplia distribución de los resultados de investigación forman un aspecto importante de las labores de la Comisión, la cual publica los resultados en su serie de Boletines, Informes Especiales, e Informes de Datos, los cuales son emitidas en forma irregular, y sus Informes de Evaluación de Stocks, que son publicados anualmente.

La Comisión publica también Informes Anuales e Informes Trimestrales; éstos incluyen información sobre las labores de la Comisión, la pesquería, y las investigaciones realizadas en el año o trimestre correspondiente. Los Informes Anuales incluyen también un resumen financiero y una lista del personal de la CIAT.

Información adicional de las publicaciones de la CIAT puede ser encontrado en su sitio de internet.

*Editor—Redactor*  
William H. Bayliff

Inter-American Tropical Tuna Commission  
Comisión Interamericana del Atún Tropical  
8604 La Jolla Shores Drive  
La Jolla, California 92037-1508, U.S.A.  
[www.iattc.org](http://www.iattc.org)