

ISSN: 0074-0993

**INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION  
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL**

Bulletin—Boletín

Vol. 21, No. 5

**REPRODUCTIVE BIOLOGY OF YELLOWFIN TUNA (*THUNNUS ALBACARES*)  
IN THE EASTERN PACIFIC OCEAN**

**BIOLOGIA REPRODUCTORA DEL ATUN ALETA AMARILLA (*THUNNUS ALBACARES*)  
EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL**

**by—por  
Kurt M. Schaefer**

La Jolla, California

1998

The Inter-American Tropical Tuna Commission 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 1991, and El Salvador in 1997. Mexico withdrew from the Commission in 1978 and Canada in 1984.

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 and (2) to recommend appropriate conservation measures so that the stocks of fish can be maintained at levels which will afford maximum sustainable catches. The principal responsibilities of the Tuna-Dolphin Program are (1) to monitor the abundance of dolphins and their mortality incidental to fishing through the collection of data aboard tuna purse seiners fishing in the eastern Pacific Ocean, (2) to analyze these data and make appropriate recommendations for the conservation of dolphins, (3) to study the causes of mortality of dolphins during fishing operations and encourage fishermen to adopt the techniques of fishing which minimize these mortalities, and (4) to study the effects of different modes of fishing on the various fish and other animals of the pelagic ecosystem.

The Commissioners serving at the time of publication are:

**COSTA RICA**

Herbert Nanne  
Jaime Basadre Oreamuno

**ECUADOR**

**EL SALVADOR**

**FRANCE**

Philippe Peronne  
Sébastien Surun

**JAPAN**

Junichiro Okamoto  
Yasuo Takase  
Yamato Ueda

**NICARAGUA**

Sergio Martínez Casco

La Comisión Interamericana del Atún Tropical funciona bajo la autoridad y dirección de un convenio establecido originalmente por Costa Rica y los Estados Unidos. El convenio, vigente desde 1950, está abierto 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, y El Salvador en 1997. México se retiró de la Comisión en 1978 y Canadá en 1984.

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 para estimar las consecuencias de la pesca y los factores naturales sobre su abundancia y (2) recomendar las medidas de conservación apropiadas para que los stocks de peces puedan mantenerse a niveles que permitan capturas máximas sostenibles. Las responsabilidades principales del segundo son (1) controlar la abundancia de los delfines y su mortalidad incidental a la pesca, mediante la toma de datos a bordo de embarcaciones atuneras de cerco que pescan en el Océano Pacífico oriental, (2) analizar esos datos y hacer recomendaciones adecuadas para la conservación de los delfines, (3) estudiar las causas de la mortalidad de delfines durante las faenas de pesca e instar a los pescadores a adoptar aquellas técnicas de pesca que minimicen esa mortalidad, y (4) estudiar los efectos de los distintos modos de pesca sobre las poblaciones de peces y otros animales del ecosistema pelágico.

Los Comisionados actuales son:

**PANAMA**

Arnulfo Franco

**UNITED STATES OF AMERICA**

Barbara H. Britten  
M. Austin Forman  
James T. McCarthy  
Michael F. Tillman

**VANUATU**

Julian Ala

**VENEZUELA**

Hugo Alsina Lagos  
María Estela Bermúdez  
Francisco Ortisi, Jr.  
Jean-François Pulvenis

*Director*

James Joseph

*Headquarters and Main Laboratory—Oficina y Laboratorio Principal*

Scripps Institution of Oceanography  
La Jolla, California 92037-1508, U.S.A.

**Price per copy—\$2.00—Precio del ejemplar**

**INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION  
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL**

Bulletin—Boletín

Vol. 21, No. 5

**REPRODUCTIVE BIOLOGY OF YELLOWFIN TUNA (*THUNNUS ALBACARES*)  
IN THE EASTERN PACIFIC OCEAN**

**BIOLOGIA REPRODUCTORA DEL ATUN ALETA AMARILLA (*THUNNUS ALBACARES*)  
EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL**

**by—por  
Kurt M. Schaefer**

La Jolla, California

1998



## CONTENTS—INDICE

### ENGLISH VERSION—VERSION EN INGLES

	Page
ABSTRACT .....	205
INTRODUCTION .....	205
MATERIALS AND METHODS .....	206
Field sampling .....	206
Post-stratification .....	206
Anatomical methods .....	207
Histological methods .....	207
Female classification .....	207
Male classification .....	208
Batch fecundity .....	208
Sex ratios .....	208
RESULTS .....	209
Spatiotemporal patterns in spawning .....	209
Length at maturity .....	209
Batch fecundity .....	210
Spawning periodicity .....	212
Spawning frequency .....	213
Sex ratios .....	214
DISCUSSION .....	214
Spatiotemporal patterns of spawning .....	214
Length at maturity .....	215
Batch fecundity and spawning frequency .....	217
Sex ratios .....	220
CONCLUSIONS .....	221
ACKNOWLEDGEMENTS .....	221

---

FIGURES—FIGURAS .....	222
-----------------------	-----

---

TABLES—TABLAS .....	243
---------------------	-----

---

## CONTENTS—INDICE

### VERSION EN ESPAÑOL—SPANISH VERSION

	Página
RESUMEN . . . . .	250
INTRODUCCION . . . . .	250
MATERIALES Y METODOS . . . . .	251
Muestreo . . . . .	251
Posestratificación . . . . .	252
Métodos anatómicos . . . . .	252
Métodos histológicos . . . . .	252
Clasificación de las hembras . . . . .	252
Clasificación de los machos . . . . .	253
Fecundidad por camada . . . . .	253
Proporciones de sexos . . . . .	254
RESULTADOS . . . . .	254
Patrones espaciotemporales del desove . . . . .	254
Longitud de madurez . . . . .	255
Fecundidad por camada . . . . .	256
Periodicidad del desove . . . . .	258
Frecuencia del desove . . . . .	258
Proporciones de sexos . . . . .	259
DISCUSION . . . . .	260
Patrones espaciotemporales del desove . . . . .	260
Longitud de madurez . . . . .	261
Fecundidad por camada y frecuencia de desove . . . . .	263
Proporciones de sexos . . . . .	266
CONCLUSIONES . . . . .	267
RECONOCIMIENTOS . . . . .	267

---

LITERATURE CITED—BIBLIOGRAFIA CITADA . . . . .	269
--	-----

# REPRODUCTIVE BIOLOGY OF YELLOWFIN TUNA (*THUNNUS ALBACARES*) IN THE EASTERN PACIFIC OCEAN

by

Kurt M. Schaefer

## ABSTRACT

The reproductive biology of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, was investigated by sampling 19,990 fish caught by purse-seine vessels throughout the eastern Pacific Ocean during October 1987 through September 1989. Histological examinations of ovaries from 7,121 females and testes from 7,077 males provided the foundation for the estimates of length-specific reproductive characteristics. Spawning was widespread from 26°N to 14°S and from the coast to 140°W, the western edge of the fishery. Between 0° and 20°N spawning occurred continuously throughout the year, with no pronounced seasonal patterns in intensity. North of 20°N spawning took place primarily during July through November, when sea-surface temperatures (SSTs) exceeded about 24°C. South of 0° spawning occurred during November through February, again when SSTs exceeded about 24°C. The proportions of reproductively-active females found within an area were correlated with monthly SSTs. 85.3% of the spawning occurred between 26°C and 30°C. Spawning occurs almost entirely at night between 2200 h and 0600 h. For the fish caught between 0° and 20°N, the estimated length at which 50% of the fish were mature was significantly less for males (69 cm) than for females (92 cm). For both females and males captured between 0° and 20°N, the estimated lengths at which 50% are mature are shorter for fish captured west of 110°W. The estimated average batch fecundity, based on counts of migratory-nucleus and hydrated stages of oocytes, was 2.5 million oocytes, or 67.3 oocytes per gram of body weight. Significant spatiotemporal differences were found in the relationships between batch fecundity and length. The fraction of mature females with postovulatory follicles was 0.66, indicating the average female spawned every 1.52 d. The fraction of mature females caught between 0° and 20°N which had postovulatory follicles was significantly higher west of 110°W (0.79) than east of 110°W (0.58), indicating that spawning rates may be higher west of 110°W. There was a positive nonlinear relationship between the fraction of mature females spawning per day and length. Sex ratios based on histological information indicated that the overall sex ratio did not deviate from 1:1. However, there was a preponderance of females in the length class of 50 to 54.9 cm, and a preponderance of males in the length classes greater than 134.9 cm.

**Key words:** FECUNDITY, HISTOLOGY, MATURITY, PACIFIC OCEAN, REPRODUCTIVE BIOLOGY, SPAWNING, *THUNNUS ALBACARES*, YELLOWFIN TUNA

## INTRODUCTION

Yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, an epipelagic oceanic species belonging to the family Scombridae (Collette and Nauen, 1983), is found worldwide in tropical and subtropical seas. Yellowfin is the preferred species of tuna for canning, and is the primary target of the purse-seine tuna fishery of the eastern Pacific Ocean (EPO). The yellowfin fishery in the EPO is one of the most important in the world; the annual catch has varied over the period of 1980 to 1994 from 95,125 to 289,315 metric tons, and averaged 216,300 metric tons, or about 25 percent of the world production in recent years (Joseph, 1996; Anonymous, 1997: Table 1).

Understanding and quantifying the reproductive potential of yellowfin tuna is of great importance in population dynamics and management models for this species. Although research has been published on various aspects of the reproductive biology of yellowfin tuna in the EPO

(Wild, 1994), most of those studies did not utilize precise methodologies, such as histological examinations of gonadal tissues, and do not provide adequate information for use in stock assessment.

Accurate information on reproductive biology of yellowfin tuna, coupled with length- or age-specific abundance estimates, should make it possible to evaluate the effect of fishing on the reproductive potential of the population and contribute to an understanding of the link between spawning and recruitment. Since there is a lack of complete mixing of yellowfin tuna in the EPO (Joseph *et al.*, 1964; Schaefer, 1992), it is important to evaluate the degree of variation in spatiotemporal reproductive characteristics. To estimate potential egg production for yellowfin tuna in the EPO, estimates of annual reproductive effort or fecundity are needed over the length range of individuals.

A pilot project designed to verify the utility of histological and other modern methodological techniques (Schaefer, 1996), provided the necessary foundation for the large-scale investigation described in this paper of the length-specific reproductive characteristics of yellowfin throughout the EPO.

The objectives of this paper were to classify by reproductive status both female and male yellowfin throughout the size range caught by the purse-seine fishery in the EPO to define, with precision: (1) spatiotemporal dynamics of spawning; (2) maturation schedules; (3) batch fecundities; (4) spawning frequency; (5) sex ratios.

## MATERIALS AND METHODS

### *Field sampling*

Yellowfin tuna gonads were collected from throughout the range of the purse-seine fishery in the EPO during October 1987 through September 1989 (Figure 1). Gonads were sampled from 15,336 yellowfin by scientific observers of the IATTC who were aboard purse seiners to collect data on dolphins during 150 observed trips. Gonads from an additional 5,660 yellowfin were sampled from fish captured north of 17°N by IATTC personnel at canneries at Ensenada, Baja California, and Terminal Island, California.

The at-sea sampling program called for the scientific observer to collect gonads from approximately 10 males and 10 females from each 10-cm length interval between 50 and 150 cm FL during each trip. When possible, 10 or more fish were sampled from individual sets. Each fish was measured with calipers to the nearest centimeter. The gonads were removed, sex determined, and a central section approximately 1 cm in length was cut from the right or left gonad and placed in a 60-ml jar with 10% neutral buffered formalin. A Nalgene Polypaper label with the pertinent capture information was placed in the bottle. The ovaries from the fish were placed in a plastic bag with a duplicate label and frozen. The remaining testes were discarded. For all sets in which gonad samples were collected, capture locations, dates, times, set types (dolphin, log, or school), and sea-surface temperatures (SSTs) were recorded.

At the canneries 10 males and 10 females from each 10-cm length interval between 50 and 150 cm FL were sampled each month. Each fish was measured to the nearest centimeter. The gonads were removed, sex determined, and the ovaries or testes were placed in a plastic bag with identification labels and frozen. For 1,042 of the fish the ovaries or testes were separated and labeled as to whether they came from the right or left side of the fish. The capture locations, dates, times, set types, and SSTs were obtained from logbook records of the IATTC.

### *Post-stratification*

The areas utilized in spatial analyses of yellowfin reproductive parameters are shown in Figure 2. These were chosen on the basis of physical oceanographic features of the EPO (Fiedler, 1992).



Length frequencies of males and females captured in each of the above-mentioned areas are shown in Figure 3.

### **Anatomical methods**

When histological material was not available, reproductive activity was assessed for females by anatomical characteristics. Classification of reproductive activity from anatomical information was carried out with a staging system based on oocyte diameters from the most advanced mode of oocytes and histological data (see next subsection) from the same females (Table 2). In the laboratory, frozen ovaries were thawed, blotted dry, and weighed to the nearest centigram on a Mettler electronic balance. Chi-square contingency tests were employed to compare distributions of oocyte diameters from tissue samples from the rostral, medial, and caudal regions of both ovaries from 30 fish. Since no significant differences were found ( $P > 0.05$ ), oocytes from an approximately 1-g tissue sample from the medial region of the right or left ovary were measured to the nearest 0.033 mm at 30X magnification with an ocular micrometer mounted in a Nikon SMZ-10 stereoscopic dissecting microscope. The mean diameter (random axis) was determined from 20 oocytes per fish (with oocytes  $\geq 0.10$  mm) present in the most advanced mode of oocytes. Ovaries were slit longitudinally and the ovarian lumen examined microscopically for the presence of residual hydrated oocytes, indicative of recent spawning activity.

A representative ovary in each of the developmental stages of oogenesis which occur during a 24-hour period in a reproductively-active yellowfin was selected, the diameter of 500 oocytes  $\geq 0.2$  mm were measured to the nearest 0.033 mm from each of these, and the frequency distributions were plotted. Photomicrographs were taken of a single oocyte from the largest modal group of oocytes from each of these ovaries.

### **Histological methods**

A portion of each sample of preserved gonadal tissue was embedded in paraffin, sectioned at approximately 6  $\mu\text{m}$ , and stained with Harris hematoxylin, followed by eosin counterstain. The resulting slides were examined by light microscopy with a Nikon Optiphot microscope. Photomicroscopy was performed with a Nikon Microflex HFX-II photographic attachment and Kodak T-max 100 film.

### **Female classification**

The histological classification of yellowfin ovaries was based on the system of Hunter and Macewicz (1985a), as modified by Schaefer (1996). The yellowfin ovary is considered asynchronous because oocytes in various developmental stages are present in the ovary simultaneously (Wallace and Selman, 1981). For each ovary, the oocytes in the most-developed mode were classified as (1) unyolked, (2) early yolked, (3) advanced yolked, (4) migratory-nucleus stage, or (5) hydrated (Figure 4). Postovulatory follicles identified in ovaries were classified into one of three age groups (0 h, <12 h old, or >12 h old) (Figure 5). Identification of alpha ( $\alpha$ ) atresia was restricted to advanced yolked oocytes. Ovaries were classified into one of three categories of  $\alpha$  atresia (none, <50%, or >50%) and presence or absence of beta ( $\beta$ ) atresia (Figure 6). The histological analyses of ovaries were used to estimate the maturity and reproductive activity stages for individual females (Table 1).

Females were classified as active when the ovary contained advanced yolked oocytes, and there was no atresia or only minor  $\alpha$  atresia present. Active females were then classified, using additional histological criteria, into spawning and nonspawning classes. Females whose ovaries showed evidence of past spawning (postovulatory follicles present) or imminent spawning (hydrated or migratory-nucleus oocytes present), were classified as spawning, whereas those whose ovaries showed no evidence of past or imminent spawning were classified as nonspawning. The fraction spawning per day is estimated from the proportion of mature females with postovulatory follicles present in their ovaries. A spawning-rate

index is estimated from the proportion of active females classed as spawning. Spawning performance was also assessed by evaluating the number of females whose ovaries showed more than one spawning state, e.g. migratory nucleus or hydrated-stage oocytes, and also postovulatory follicles present.

Females with ovaries histologically classified as inactive can be either immature or mature, since an active mature female can resorb the ovary and regress to an inactive state. The histological classification utilized for inactive ovaries provides the best opportunity to distinguish between mature and immature conditions. The inactive-mature class included ovaries with histological evidence of previous reproductive activity. Ovaries with oocytes in developmental stages of either unyolked or early yolked also contained  $\alpha$  atresia of yolked oocytes, and/or  $\beta$  atresia. Also included in this class were ovaries with advanced yolked oocytes, of which more than 50% were atretic (major atresia). The immature class consists of females whose ovaries contained unyolked or early yolked oocytes, but no signs of atresia.

### ***Male classification***

Histological analyses of testes were used to estimate the maturity and reproductive activity stages for individual males (Table 3). The yellowfin testis is considered as an unrestricted spermatogonial testis type, since the distribution of spermatogonia may occur along the entire length of the tubule (Grier, 1981). The histological classification of yellowfin testes was based on the degree of spermatogenesis as described by Grier (1981) and a modification of the system of Schaefer (1996). For each testis, the most advanced stage of testicular development with respect to sperm maturation was recorded for the portion of the testis within the germinal compartments of the lobules. The stages which were differentiated and recorded as to their relative abundance within the cysts were: spermatogonia, spermatocytes, spermatids, and spermatozoa (Figure 7). The presence or absence of spermatozoa within seminiferous tubules and the relative amount or absence of sperm within the central longitudinal sperm duct (vas deferens) were also recorded (Figure 8).

Histological evidence of recent spawning in males is apparently detectable for only about 12 hours after the spawning event (Schaefer, 1996). Males were classified as immature if there was no sperm in the sperm duct. Mature males were classified in accordance with the following criteria: uncertain activity - sperm duct relatively full of sperm and time of sampling between 1201 and 2400 h; active nonspawning - sperm duct relatively full of sperm and the time of sampling between 0001 and 1200 h; active spawning - sperm duct partly empty and the time of sampling between 0001 and 1200 h.

### ***Batch fecundity***

The batch fecundity for a female was considered to be the number of migratory-nucleus or hydrated oocytes in the ovary (Hunter *et al.*, 1985). For each female, counts were made of migratory-nucleus or hydrated oocytes in two subsamples of about 0.05 g each weighed to the nearest 0.1 mg. Ovaries were not used for batch fecundity estimation when postovulatory follicles  $\geq 12$  h age were identified through histological examination, or loose hydrated oocytes were observed in the lumen of the ovary.

Each of the two subsamples yielded an estimate of batch fecundity for each female, calculated from the product of the number of migratory-nucleus or hydrated oocytes per unit weight of the subsample and the total weight of the ovaries. The mean of these two estimates provided the batch fecundity estimate for each fish. The weight of each fish used to estimate batch fecundity was estimated from the weight-length relationship of Chatwin (1959) to derive a batch fecundity-weight relationship and to calculate relative fecundity (oocytes per gram of body weight).

### ***Sex ratios***

Sex ratio analyses were based solely on yellowfin specimens sampled at sea, from purse-seine sets in which a minimum of 10 fish were sampled. Sex identification for each fish was based on light microscopy examinations of histological sections of the gonads.

## RESULTS

*Spatiotemporal patterns in spawning*

The data from 4,701 mature females were utilized in the description of the spatiotemporal patterns of spawning. The spawning distribution for October 1987 through September 1989 is shown in Figure 9. Spawning was widespread from about 26°N to 14°S and from the coast to at least 140°W. The quarterly spawning distributions for the two years combined are shown in Figure 10. These data indicate that spawning occurs throughout the year in Areas 2 and 3, between 0° and 20°N. For Area 1, north of 20°N, the data indicate that spawning takes place primarily during July through December, although some fish were reproductively active during March through June. The most northerly location where reproductively-active yellowfin were captured was 26°11'N-113°09'W. The data for Area 4, south of the 0°, are limited because of the paucity of fishing effort in this region during several months. For Area 4, there appears to have been considerable spawning activity during January and February, and some females collected during November and December of 1988 were reproductively active. The most southerly location where reproductively-active yellowfin were captured was 13°45'S-83°04'W. The primary area where reproductively-active yellowfin were captured in Area 4 was between 10°S and 14°S and 82°W and 90°W.

The monthly mean SSTs and proportions of mature females that are reproductively active, by area, are shown in Figure 11. For Area 1, the seasonal trends in SSTs appear quite variable, but are closely matched by the levels of reproductive activity. Yellowfin spawning in this area is restricted mostly to months with SSTs greater than 25°C. However, a limited amount of spawning also occurred during months in which the mean SSTs were as low as 22° to 23°C. There is a significant correlation between SSTs and proportions reproductively active ( $r = 0.82$ ,  $P < 0.001$ ). In Area 2, where the average monthly proportion of reproductive activity is 0.67, the monthly mean SSTs show considerable variability, fluctuating between about 24° and 29°C. There is a significant correlation between SSTs and proportion reproductively active ( $r = 0.83$ ,  $P < 0.001$ ). In Area 3, where the average monthly proportion of reproductive activity is 0.60, the monthly mean SSTs show less variability, fluctuating between about 26° and 29°C. There is a significant correlation between SSTs and proportions reproductively active ( $r = 0.51$ ,  $P < 0.01$ ). For Area 4, although there is a limited amount of data, the periods of spawning appear to correspond with the greatest mean SSTs, 24° to 26°C. There is a significant correlation between SSTs and proportions reproductively active ( $r = 0.58$ ,  $P < 0.005$ ).

The SSTs where female yellowfin were sampled and those where spawning occurred are shown in Figure 12. The females classified as spawning in these analyses would have spawned within several hours, since their ovaries contained either migratory-nucleus oocytes or hydrated oocytes, or had already spawned within 24 hours, as indicated by the presence of postovulatory follicles. Although spawning occurred from 21.5° to 30.5°C, 85.3% of the spawning took place between 26.0° and 30.0°C. The fishery for yellowfin in the EPO concentrates in the region of highest SSTs, and thus SSTs where spawning takes place are obviously correlated with fishing success. However, considerable numbers of mature females were collected at the northern and southern edges of the fishery where SSTs were below 25.0°C and there was almost no reproductive activity (Figures 11 and 12).

*Length at maturity*

The Richards (1959) function, with  $Y_{\infty} = 1$ , was fitted to each of the non-transformed data sets of proportions mature for female and male yellowfin in each 5-cm interval, using a weighted nonlinear regression procedure:

$$Y_x = [1 - (1 - m)e^{-K(x - x_*)}]^{1/(1 - m)}$$

where  $Y_x$  = proportion mature at length  $x$ , and  $K$ ,  $x_*$ , and  $m$  are parameters. The weighting employed consisted of the reciprocal of the variance about the proportions at each length interval.

The parameters for the Richards model derived for each of the data sets, with estimates of lengths at 50% maturity and 95% confidence intervals, employing the inverse prediction for a single point (Seber and Wild, 1989), are given in Tables 4 and 5 for females and males, respectively. For both sexes and time periods, the estimated lengths at 50% maturity are less in Area 2 than in Area 3. The estimated lengths at 50% maturity are greater for period 2 than for period 1 within individual areas and for the areas combined, although there is considerable overlap in the 95% confidence intervals about those estimates. An approximate  $F$ -ratio statistic (Zar, 1974) was employed for testing null hypotheses that sample regression functions, given in Tables 4 and 5, are estimating the same population regression functions. For females and males, the sample regression functions for the two periods for the two areas separately and combined, and for the two areas for the periods separately and combined do not estimate the same population regression functions (Tables 6 and 7).

The Richards, logistic, Gompertz, and von Bertalanffy functions (Seber and Wild, 1989), with  $Y_\infty = 1$ , were fitted to the non-transformed combined data for proportions mature for females in each 5-cm interval, using a weighted nonlinear regression procedure. The following Gompertz function was selected as the best fit with the fewest number of parameters, based on an approximate  $F$ -ratio statistic (Schnute, 1981):

$$Y_x = e^{-e^{-K(x-x_*)}}$$

where  $Y_x$  = proportion mature at length  $x$ ,  $K = 0.059347$ , and  $x_* = 85.901241$ . The relationship between length and the estimated proportion of mature female fish is well described by the Gompertz curve (Figure 13). The minimum observed length at sexual maturity in females was 59 cm. Initially, there is a gradual increase in the proportion mature until just before the estimated length at 50% mature (92.1 cm), at which point the proportion mature increases rapidly in relation to length. After that point, a decline in the rate of maturation is observed, with 90% of the females estimated to be mature at 123.9 cm.

The Richards, logistic, Gompertz, and von Bertalanffy functions (Seber and Wild, 1989), with  $Y_\infty = 1$ , were fitted to the non-transformed combined data for proportions mature for males in each 5-cm interval, using a weighted nonlinear regression procedure. The Richards function was selected as the best fit with the fewest number of parameters, based on an approximate  $F$ -ratio statistic (Schnute, 1981). The relationship between length and the estimated proportion of mature male fish is well described by the Richards curve (Figure 14). Males mature at shorter lengths than do females. The minimum length at sexual maturity in males is less than 50 cm. There is a rapid increase in proportion mature up to the length at 50% mature (69.0 cm), and 90% of the males are estimated to be mature at 89.8 cm. For the combined data of Areas 2 and 3 for the two-year period the estimated length at 50% mature, as predicted from the Richards equations, was significantly less for males (69.0 cm) than for females (91.8 cm) (Tables 4 and 5).

### **Batch fecundity**

Migratory-nucleus and hydrated oocytes can be easily distinguished from other oocytes by their larger size ( $\geq 0.75$  mm) and by their appearance (Figure 15).

Initially, it was necessary to determine whether migratory-nucleus and hydrated oocytes are randomly distributed in yellowfin ovaries. This was tested by comparing the densities of these two types of oocytes from five locations in the ovaries of 10 fish. Analysis of variance (ANOVA) (Table 8) indicated no significant differences among these locations. Two ovarian tissue samples, each weighing approxi-

mately 0.05 gram and weighed to the nearest milligram, were routinely taken from the central portion of a lamella from the medial region of the left or right ovary of each suitable female for batch fecundity estimation. About 50 to 300 migratory-nucleus or hydrated oocytes were counted in each sample.

The batch fecundity data consist of two consecutive years of data, October 1987 through September 1988 (period 1) and October 1988 through September 1989 (period 2). Samples were not available for all quarters within years and areas.

The following equation for the power function was fitted to each of the non-transformed data sets of batch fecundity and length using a weighted nonlinear regression procedure:

$$Y = aL^b$$

where  $Y$  is the predicted batch fecundity and  $L$  is the length in millimeters. The weighting employed consisted of the reciprocal of the variance about the mean batch fecundity within each 5-cm length interval.

The estimated parameters,  $a$  and  $b$ , for each of the data sets are given in Table 9, with the predicted estimates and 95% confidence intervals for a 1250-mm female. The estimated batch fecundities for a 1250-mm female are less in period 1 than period 2 in Area 2, and less in Area 2 than Area 3 for period 2. There are also some apparent geographical differences for the two periods combined among the four areas, indicated in the predicted estimates and corresponding confidence intervals (Table 9). An approximate  $F$ -ratio statistic (Zar, 1974) was employed for testing null hypotheses that sample regression functions, given in Table 9, are estimating the same population regression functions. The sample regression functions for the two periods for Area 2, for Areas 2 and 3 for period 2, and for the four areas with periods combined do not estimate the same population regression functions (Table 10).

Although there are some statistically-significant annual and geographical differences in the relationships between batch fecundity and length, combining the data for the 345 females (Table 9; Figure 16) provides the following equation for yellowfin batch fecundity in the EPO:

$$Y = 0.0003747L^{3.180758}$$

The distribution of the data points indicates the high variation in batch fecundity estimates among yellowfin of similar size. The observed batch fecundity estimates ranged from 162,918 oocytes for a 1180-mm female to 8,026,026 oocytes for a 1460-mm female. The average size of the 345 females was 1202 mm, and the average batch fecundity was 2,502,066 oocytes.

The nonlinear weighted power function for the 345 females is preferable to a weighted linear regression for the relationship between batch fecundity and length because the standard error of estimate ( $s_{Y,X}$ ) was less, 1.01 versus 1.22. This indicates that the accuracy of the fitted power function is greater for prediction of batch fecundity from length than for the linear regression. Furthermore, the power function is preferable biologically because the relationship between fecundity and length, based on theoretical grounds and empirical evidence for numerous fish species, is nonlinear and should approximate a cubic relationship (Bagenal, 1968).

The regression model for the 345 females, expressed as a power function, was further evaluated with respect to the adequacy of the number of tissue samples processed per female and the number of females included, employing statistical procedures of Hunter *et al.* (1992). The procedure to determine the adequacy of the two subsamples from each ovary utilizes the ratio of the variance of oocyte counts between tissue samples within fish to the variance about the general regression line. The within-sample variance of the oocyte density ( $s_e^2$ ) was obtained from the mean square error (MSE) term from an ANOVA for the two tissue samples processed for each of the 345 females. The variance about the regres-

sion line ( $s^2_{\xi}$ ) comes from the MSE term from the regression analysis.  $\theta$ , which is  $(s^2_e)/(s^2_{\xi})$ , is 0.039 for these data. This indicates that for two subsamples the variance within samples is only 3.9% of the variance around the regression line. The excess variance due to subsampling  $K = s^2_{\xi}/s^2_A = 1.04$ . This indicates that the variance around the regression line is about 1.04 times that of an equation based on counts of all migratory-nucleus or hydrated oocytes in the ovary. These analyses infer that two subsamples were sufficient for estimating batch fecundity from the general regression model. The statistical procedure for estimating the number of females required for a regression model of batch fecundity, with  $r^2 = 0.35$  and a coefficient of variation of 0.10 for  $b$ , indicates that 186 females are required. Thus, the two tissue samples processed for each of 345 yellowfin females were sufficient for deriving the general regression model between batch fecundity and length.

The relation between batch fecundity and weight for the 345 females (Figure 16) for which batch fecundity estimates were derived can be expressed by the following weighted linear regression:

$$Y = 150400 + 62941W$$

where  $Y$  is the predicted batch fecundity,  $W$  is the estimated weight of the fish in kilograms, and  $r^2 = 0.35$ . The weighting employed consisted of the reciprocal of the variance about the mean batch fecundity within each 5-kg weight interval.

To further evaluate the apparent high variation in batch fecundity estimates among individuals, a stepwise general linear model, which included the two factors, weight and presence or absence of  $\alpha$  atresia in the ovaries for the 345 females, was employed. The results of the analysis indicated that, in addition to weight of the fish ( $F = 17.47$ ,  $P = 0.00$ ), the presence of  $\alpha$  atresia ( $F = 8.26$ ,  $P = 0.01$ ) was a significant factor in the model. The increase in  $r^2$  to 0.38 indicates that only an additional 3% of the variation in the data is explained by this factor. Of the 345 females for which batch fecundity estimates were derived, only 22 had  $\alpha$  atresia present in the ovaries, but of those 18, or 82%, had lower-than-average batch fecundity values.

The estimated mean relative fecundity and 95% confidence intervals for the 345 females were 67.3 (67.1-67.4) oocytes per gram of body weight. The estimates of relative fecundity ranged from 4.9 oocytes per gram of body weight for a 1180-mm fish to 174.0 oocytes per gram of body weight for a 1260-mm fish. No significant relationship was observed between the relative fecundity (number of oocytes per gram of body weight) and predicted body weight for the 345 females, based upon graphical presentation of these data and the ANOVA table from a simple linear regression analysis ( $F = 0.21$ ,  $P = 0.65$ ). Thus, it does not appear that larger females allocate relatively more energy to batch fecundities than do smaller females. The average percent body weight for ovaries containing hydrated oocytes was 2.2% (95% CI 1.9-2.5) for a 900-1000 mm female and 2.6% (95% CI 2.4-2.8) for a 1400-1500-mm female.

### **Spawning periodicity**

The times of day at which yellowfin spawn can be estimated by examining the times of day at which the various reproductive states occur (Figure 17). The times of occurrence are obtained from the records for the times at which sets were completed and at which ovarian tissue were fixed. There are almost no data from 2200 to 0600 h, since purse-seine fishing operations occur primarily during daylight hours or just previous to sunrise. Migratory nucleus-stage ovaries were observed to occur between 1030 h and 2300 h, with a mean time of 1835 h (Figure 17A). Hydrated-stage ovaries, which are the final stage of oogenesis previous to ovulation, were observed to occur between 1200 h and 2300 h, with a mean time of 1951 h (Figure 17B). There were 7 females with new (time 0) postovulatory follicles, which occurred between 1949 h and 2244 h, with a mean time of 2043 h.

Ovaries containing postovulatory follicles which are classified as less than 12 hours old, but not as time 0, were observed to occur between 0750 h and 2242 h, with a mean time of 1219 h (Figure 17C). Ovaries containing postovulatory follicles which are classified as between 12 and 24 hours old were observed to occur between 0851 and 2318 h, with a mean time of 1626 h (Figure 17D). Based on these data, it appears that spawning of yellowfin occurs almost entirely at night, between approximately 2200 h and 0600 h.

The diel pattern in ovarian maturation and spawning is also illustrated by examining the frequency distributions of oocyte diameters for yellowfin ovaries representing the various reproductive stages (Figure 18). The largest modal group of oocytes can be seen to progress in size from the advanced yolked stage (Figures 18A, 19A) at 1103 h to the hydrated stage (Figures 18D, 19D) at 1928 h. Figures 18E and 19E illustrate the size and appearance of the most advanced oocytes remaining in the ovary following ovulation and spawning of the hydrated batch of oocytes.

### *Spawning frequency*

The fraction of mature females with postovulatory follicles observed in their ovaries was quite variable among quarters within periods (October 1987-September 1988 and October 1988-September 1989) in Areas 2 and 3, between periods in Area 2, and between Areas 2 and 3 within quarters and periods (Table 11). For the combined data of Areas 2 and 3 grouped by periods, the fraction of mature females with postovulatory follicles was significantly greater for Area 2 (0.79) than for Area 3 (0.58), and the fraction of reproductively-active females with postovulatory follicles for Area 2 (0.89) and Area 3 (0.80) (Table 11).

For the combined data of Areas 2 and 3 for both time periods, the fraction of mature females with postovulatory follicles was 0.66, equivalent to a mean spawning interval of 1.52 d (approximate 95% CI: 1.47-1.56 d) (Table 11). If only females which are classified as reproductively active are considered, the fraction spawning per day is 0.84, equivalent to a mean spawning interval of 1.19 d (approximate 95% CI: 1.18-1.20 d). Of the 565 females with migratory-nucleus or hydrated oocytes in their ovaries, 81% also had postovulatory follicles present, so the average interval between spawnings for these fish was 1.23 days.

The following von Bertalanffy (1957) function was fitted to each of the non-transformed data sets of fraction of mature females spawning per day in each 5-cm length class interval, using a weighted nonlinear regression procedure:

$$Y_x = Y_\infty (1 - e^{-K(x-x_0)})$$

where  $Y_x$  = fraction spawning per day at length  $x$ , and  $Y_\infty$ ,  $K$ , and  $x_0$  are parameters. The weighting employed consisted of the reciprocal of the variance about the fractions at each length interval.

The von Bertalanffy model parameters derived for each of the data sets are given in Table 12. An approximate  $F$ -ratio statistic (Zar, 1974) was employed for testing null hypotheses that sample regression functions, given in Table 12, are estimating the same population regression functions. The sample regression functions, for the two periods for the two areas separately and combined, estimate the same population regression functions (Table 13). However, the sample regression functions for the two areas for the periods separately and combined do not estimate the same population regression functions (Table 13).

For the combined data of Areas 2 and 3 for the two periods the relationship between length and the fraction of mature yellowfin females spawning per day is well described by the von Bertalanffy curve (Figure 20). The minimum observed length at which postovulatory follicles were observed was 60 cm. From that length interval (60-64.9 cm), there is a fairly rapid increase in the fraction spawning per day up to the estimated length at which 50% of the females are mature (92.1 cm) where the predicted

fraction of mature females spawning per day is 0.61. The curve for the relationship slowly approaches the asymptote following that point, and 71% of the females are predicted to be spawning per day at 123.9 cm, the estimated length at which 90% of the females are mature (Figure 20).

The fraction of mature active males classified as spawning showed almost no variation among quarters within periods in Areas 2 and 3, between periods in Areas 2 and 3, or between Areas 2 and 3 within quarters and periods (Table 3). For the combined data of Areas 2 and 3 grouped by periods, the fraction of mature active males classified as spawning was similar to those for Area 2 (0.99) and Area 3 (0.96). For the combined data of Areas 2 and 3 for both periods the fraction of mature active males classified as spawning was 0.97, equivalent to a mean spawning interval of 1.03 d.

### Sex ratios

There were 588 purse-seine sets on schools of yellowfin in which a minimum of 10 fish and a maximum of 50 fish were sampled ( $\bar{x} = 13.6$ ,  $SD = 4.9$ ). The proportion of males in the samples ranged from 0.1 to 0.9 ( $\bar{x} = 0.507$ ,  $SD = 0.15$ ) (Figure 21).

A stepwise general linear model was utilized to evaluate the factors which may have had significant effects on the estimated sex ratio in each of the 588 schools sampled. Those factors tested were year, area, set type, SST, time of day, mean length of fish, and whether reproductively-active females were present. Dummy variables were used for years, areas, set types, and reproductive activity, whereas the other factors were continuous variables. The results of the analysis indicated that mean length ( $F = 31.4$ ,  $P < 0.05$ ) and reproductive activity ( $F = -4.45$ ,  $P < 0.05$ ) were the only significant factors in the model. The sex ratios in relation to the mean length of fish in samples is extremely variable (Figure 22), and thus the model explains only 5.8% of the variation for sex ratios in the samples. For the 588 samples the range in mean lengths was 51.3 to 144.8 cm ( $\bar{x} = 91.7$ ,  $SD = 23.1$ ).

To further evaluate the estimated sex ratios in samples from individual schools, the data were edited and only those samples in which reproductively-active females were present were included in another stepwise general linear model employing the above factors. The results of the analysis for the 323 schools remaining indicated that mean length ( $F = 10.6$ ,  $P < 0.05$ ) was the only significant factor in the model, and only 3.2% of the variation in the sex ratios is explained by the model.

The overall sex ratio for the sampling period of October 1987 to September 1989 did not deviate significantly ( $\chi^2_{.05,1} = 1.58$ ) from the expected 1:1 ratio; 4089 (50.7%) of the fish were males and 3976 (49.3%) were females. Chi-square tests of males and females grouped into 5-cm length classes for the pooled data (Table 14) indicated a significant deviation in the 50 to 54.9-cm class (41.9% males), the 135 to 139.9-cm class (60.7% males), the 140 to 144.9-cm class (66.4% males), and the 145 to 149.9-cm class (64.5% males).

## DISCUSSION

### Spatiotemporal patterns of spawning

Yellowfin tuna, like bigeye tuna (*Thunnus obesus*), and skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) spawn over extensive areas of the world's oceans and essentially continuously in tropical waters. Northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) and southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*), both highly-migratory species, exhibit restricted spawning activity, confined to discrete areas. Although spawning of bluefin tunas is protracted over several months, it is noncontinuous (Sund *et al.*, 1981; Nishikawa *et al.*, 1985). A common factor among each of these species is that spawning takes place at SSTs of 24°C or higher.

Spawning of yellowfin tuna in the EPO occurs continuously between 0° and 20°N and from the coast to at least 140°W, with no apparent seasonality. Spawning activity is temporally restricted to the north and south of this region to the respective northern and southern summer months, when SSTs



exceed 24°C. The proportions of reproductively-active females in the region of 0°-20°N, however, is positively correlated with fluctuations in elevated SSTs. The minimum temperature at which yellowfin spawning occurred was 22°C, although 85.3% of the spawning took place at temperatures between 26° and 30°C. Similar to the findings in this study for yellowfin spawning temperatures, minimum temperatures where *Thunnus* larvae have been captured with nets are around 24°C (Richards and Simmons, 1971; Davis *et al.*, 1990; Boehlert and Mundy, 1994). The expansion of suitable spawning habitat for yellowfin in the EPO with the northward and southward movements of the 24°C surface isotherms during the northern and southern hemisphere summer months into the subtropical regions north of 20°N and south of 0° and the apparent movement of yellowfin into these regions (Fink and Bayliff, 1970) and subsequent spawning, is possibly the mechanism which generates the two observed cohorts at about 6 months apart in the yellowfin length-frequency data (Anonymous, 1995: 54).

Previous studies on the gonadal development of yellowfin in the EPO utilizing gonad indices from fish captured in the surface fishery indicated that spawning occurred throughout the year off Mexico and Central America, but also indicated some apparent seasonal peaks within relatively small areas (Schaefer and Orange, 1956; Orange, 1961). Knudsen (1977), who utilized the data from those investigations, plus gonad indices from yellowfin caught further offshore by the surface fishery, reported that spawning in coastal areas of Mexico and Central America appeared sporadic and restricted, but between 0° to 20°N and west of about 110°W spawning females were observed during most months. It appears from the data presented by Orange (1961) that the sporadic seasonal and annual variation within coastal strata is more a function of the limited numbers of fish sampled within months and areas than spawning activity patterns between 0° and 20°N. Suzuki (1994) and Wild (1994) who summarized studies on yellowfin spawning areas and times in the central and western Pacific, reported that spawning occurs over vast areas and throughout the year in northern equatorial waters, but in the more northern and southern regions is restricted to the summer months when the SSTs exceed 24°C.

The continuous spawning of yellowfin in tropical surface waters of the EPO, along 10°N, apparently occurs because the relatively stable surface temperature, mixed-layer depth, and thermocline depth (Fiedler, 1992), along with the relatively high levels of biological production and food availability, support yellowfin reproduction in this region (Blackburn *et al.*, 1970; Ahlstrom, 1971 and 1972). Enrichment of the surface layer in the EPO is in general associated with a thin mixed layer which is characteristic for the equator, the northern boundary of the Equatorial Countercurrent, the Costa Rica Dome, several other locations along the coast of Central America and a large area off the Gulf of Tehuantepec (Reid, 1962; Wyrтки, 1966 and 1967). Phosphate and zooplankton distributions for the entire Pacific Ocean demonstrate the very high fertility of the eastern tropical Pacific Ocean (Reid, 1962). There is a tongue of water with low dissolved oxygen concentration at the sea surface extending from 5° to 20°N along the coast out to 150° W centered at 10°N, indicative of the high productivity (Wyrтки, 1966). These conditions make it suitable for continuous spawning by adults and subsequent survival of larvae in the region of the EPO from 5° to 15°N.

### ***Length at maturity***

Histological examinations and criteria are necessary to attempt to correctly classify female and male yellowfin tuna as to sexual maturity. For females, histological information is required because of the inadequacy of gonad indices or oocyte diameters for separating developing ovaries, in a stage of early vitellogenesis, from post-spawning ovaries, in atretic stages of resorption. If histological examinations were not the basis of classification a significant upward bias in estimates of lengths at maturity would result, because post-spawning females would be classified as immature. Although the residence time of atretic stages in post-spawning ovaries is unknown, histological preparation prolongs the period that postspawning fish can be identified. In addition, inadequate sampling can produce

bias. In the present study estimates of length at maturity were based upon samples collected throughout the year within each area. However, if sampling had been restricted to the wrong area and/or the wrong period such as when SSTs were below minimum spawning temperatures, there would have been a potential upward bias in length at maturity estimates. For both sexes it is important for researchers to precisely specify the histological criteria used for classification as to immature or mature so as to permit geographical and/or temporal comparisons for such statistics as lengths and ages at 50% mature.

In this study, the minimum length at sexual maturity of females in the EPO, based on histological information, was 59 cm and the predicted length at 50% maturity from the general regression model was 92 cm. Orange (1961) reported the minimum length at which females were apparently mature, based on his gonad index scale, was about 50 cm for fish from off Central America and around 70 to 80 cm for fish from near the Revillagigedo Islands. He reported that 20% of the fish from off Central America of the 50-60 cm length class were mature, and that the length at 50% maturity was about 120 cm near the Revillagigedo Islands. The estimated length at 50% maturity for female yellowfin is reported to be 110-120 cm in the central and western Pacific (Yuen and June, 1957; Kikawa, 1962). Many of the past length-at-maturity estimates for yellowfin tuna are higher than the estimates provided in this study. Those estimates are subject to doubt, however, since there was no valid biological basis to assign sexual maturity for individuals and no valid statistical basis for these projected estimates. Unfortunately, the majority of the previous research (Wild, 1994; Suzuki, 1994) reported on length at maturity for yellowfin was based on anatomical criteria which is an imprecise method, and did not enable discrimination between post-spawning and immature fish. It appears that longline-caught female yellowfin have significantly lower gonad indices than purse seine-caught female yellowfin of the same sizes caught in the same area-time strata in the EPO and western Pacific (Suzuki *et al.*, 1978; Koido and Suzuki, 1989; Anonymous, 1994: 30). It seems likely that these differences reflect behavioral differences in reproductively-active and inactive yellowfin tuna. These differences suggest that mature, but reproductively-inactive, yellowfin seldom inhabit the near-surface warmer waters of the mixed layer, where they would be vulnerable to capture by purse-seine gear. Thus it appears that longline-caught yellowfin alone are not appropriate for estimation of length at maturity, and suggests that estimates of length at 50% maturity based on studies of longline-caught fish are overestimates. McPherson (1991), who utilized histological examinations, estimated the lengths at 50% sexual maturity of handline- and longline-caught female yellowfin caught in the Coral Sea were 107.9 cm and 120.0 cm, respectively. His sample sizes were small, however.

The minimum size at sexual maturity has no practical value except perhaps in establishing the minimum size at which fish should be sampled for investigations of reproductive biology. The functional relationships between proportion mature and length and/or age should be incorporated into stock assessment models.

For both periods the lengths at which both males and females reach 50% maturity are significantly less in Area 2 than in Area 3 (Tables 4 and 5). Yellowfin tagged in Areas 2 and 3 demonstrate movements primarily restricted to several hundred miles, with no strong tendency for the fish to move in an east-west direction as they grow (Bayliff, 1979 and 1984). The majority of the fish tagged and recaptured in these studies were close to the size at 50% maturity, since the principal mode in lengths at release was around 80 cm. Data for tagged yellowfin released between 0° and 20°N appear to indicate that growth is more rapid for fish west of 105°W than from the coast to 105°W (Bayliff, 1988). A faster growth rate in Area 2 may lead to a shorter length at 50% maturity than that found in Area 3, where the growth rate is apparently slower. Attention should be focused on assessing growth and reproductive dynamics of tunas, since the reproductive output and rate of population growth is a function of the variability in growth rates and the size at which individuals reach sexual maturity (Murphy, 1968; Stearns, 1976). Research on geographic variation in length at maturity of yellowfin in the EPO, taking

into account the relationships between length at maturity, growth, and age, is in progress (Anonymous, 1997: 26-27).

The potential advantage of males attaining sexual maturity at shorter lengths than females (Tables 4 and 5) and contributing to the population's gene pool earlier is that it could increase the overall fitness and reproductive success of the population, through exchange of genetic material among different age groups.

### ***Batch fecundity and spawning frequency***

Yellowfin tuna, skipjack tuna (Hunter *et al.*, 1986), black skipjack *Euthynnus lineatus* (Schaefer, 1987), bigeye tuna (Nikaido *et al.*, 1991), and southern bluefin tuna (Farley and Davis, 1998), when reproductively active, release discrete batches of hydrated oocytes in rhythmic intervals. Annual fecundity of individual yellowfin is indeterminate (Hunter *et al.*, 1985) since it is a function of the batch fecundity and the number of spawning events during the year, which clearly exceeds the standing stock of oocytes within the ovary at any given time. In fact, as demonstrated later, female yellowfin produce more than twice their body weight in spawn each year.

Batch fecundity for yellowfin in this study was estimated by the procedures of Hunter *et al.* (1985), where the batch fecundity (number of oocytes released per spawning) is estimated for each fish from counts of migratory-nucleus or hydrated oocytes. This method is essential for accurate estimation of batch fecundity in multiple spawners, such as tunas, because only in this developmental stage of oogenesis is there a hiatus in the oocyte size-frequency distributions permitting unequivocal counts of oocytes in samples from the spawning batch. Ovaries in these developmental stages were available primarily from 1600 h to 2200 h (Figure 17) because spawning in yellowfin occurs at night, and the migratory-nucleus phase preceding hydration does not typically occur until late afternoon. Since the purse-seine fishery operates primarily during daylight hours, this leaves a relatively narrow window of opportunity to obtain samples for batch fecundity determinations.

Aside from batch fecundity estimates based upon migratory-nucleus and hydrated oocytes for 12 yellowfin caught near Clipperton Island (Schaefer, 1996), the only other estimates of batch fecundity for yellowfin in the eastern Pacific (Joseph, 1963) were based upon counts of yolked oocytes or more advanced stages from ovarian tissue samples that had been placed in Gilson's fluid. Analysis of covariance (Zar, 1974) applied to the log-transformed batch fecundity and length data from the present study, truncated to the length range of Joseph's data, 905 mm to 1228 mm ( $n = 163$ ), and the log-transformed data set from Joseph ( $n = 57$ ), indicated no significant difference in the test for equality of slopes ( $F = 1.97$ ,  $P = 0.16$ ), although the adjusted mean batch fecundity of 1,551,527 oocytes for the data from the present study is significantly less ( $F = 41.02$ ,  $P = 0.00$ ) than the adjusted mean batch fecundity of 2,626,677 oocytes from the data set of Joseph (1963). The difference in these estimates is probably due to the methodologies employed, rather than to spatial or temporal variation. The bias associated with the method used by Joseph created an overestimate of the number of oocytes in the spawning batch. Furthermore, the estimate of mean relative batch fecundity for yellowfin obtained from this study (67.3 oocytes per gram of body weight) was comparable to the estimate of Schaefer (1996) (68.0 oocytes per gram of body weight), but significantly less ( $F = 75.09$ ,  $P = 0.00$ ) than that of Joseph (1963) (106.4 oocytes per gram of body weight). An estimate of mean relative batch fecundity for southern bluefin tuna, based upon counts of hydrated oocytes (57 oocytes per gram of body weight) (Farley and Davis, 1998), is similar to that found for yellowfin in this study. However, an estimate of mean relative batch fecundity for bigeye tuna (Nikaido *et al.*, 1991), based upon counts of hydrated oocytes (31 oocytes per gram of body weight) is substantially less than the estimate for yellowfin in this study. For species of tunas in which batch fecundity determinations were made using advanced yolked oocytes, which were not yet in the final stages of oogenesis, late migratory-nucleus or hydration, the estimates should be considered as

substantial overestimates.

Batch fecundity in yellowfin tuna is reduced by the process of atresia, as observed in this study. Of the 345 females which were utilized for estimating batch fecundity, only 6.6% had minor  $\alpha$  atresia, which indicates that this condition is not common. The process of atresia in the ovary of yellowfin is most likely an indicator of the energy reserves in somatic tissues, particularly in Areas such as 2 and 3 of this study, where SSTs are consistently above minimum spawning temperatures. In areas where SSTs fall below spawning temperatures, however, atresia most likely occurs even when energy reserves remain at reasonable levels to support continued reproductive activity. The low percentage, 7.5%, of reproductively-active females with minor  $\alpha$  atresia (Table 1) indicates the apparent rapid cessation of reproductive activity once the process of atresia begins. Research conducted on rates of atresia based on starvation of captive northern anchovy, *Engraulis mordax*, along with rates of recommencement of spawning after resuming feeding (Hunter and Macewicz, 1985b), provides insight into relationships between feeding, somatic energy reserves, and egg production. Similar laboratory studies on tunas should be encouraged, as well as sampling of tissues from wild tunas to investigate relationships between body composition and egg production.

Interannual and geographic differences were found in the yellowfin batch fecundity estimates. Even with the high variability in batch fecundity of fish of the same size within strata, the statistical comparisons indicated significant differences. For example, the batch fecundity estimate for a 125-cm female in Area 2 during period 1 (1.454 million oocytes) was much less than that during period 2 (2.495 million oocytes), illustrating the high interannual variability. The information on annual variation in batch fecundity for marine fish, especially tunas, is very limited because in most instances batch fecundity and other reproductive characteristics are derived from a single year of sampling. In northern anchovy, whose reproductive biology has been investigated extensively, significant interannual variation in batch fecundity has been observed, the average number of eggs produced per spawning by a standard female varying by a factor of 2 during the 1978-1984 period (Hunter *et al.*, 1985). Temporal variation in batch fecundity estimates may be associated with factors such as temperature and prey availability (Wootton, 1982), although there is little empirical evidence for either in the literature pertaining to pelagic marine species sampled in the field. During period 2 the batch fecundity was significantly less in Area 2 than in Area 3. The batch fecundities were significantly greater in Areas 1 and 3 than in Areas 2 and 4, respectively (Table 9). The area with the greatest predicted estimates of batch fecundity was Area 1. Geographical variation in fecundity has been reported for several species of fish, with higher fecundities commonly found at higher latitudes. The batch fecundity of northern anchovies off Oregon is significantly greater than for those off California (Laroche and Richardson, 1980; Hunter and Goldberg, 1980), and batch fecundity of black skipjack was also significantly greater at higher latitudes in the EPO (Schaefer, 1987). The differences in batch fecundity and length at sexual maturity of yellowfin suggest a lack of complete mixing of fish among areas. These differences appear to reflect genetic variation, although environmental effects may also be partially responsible.

The spawning rate for reproductively-active yellowfin tuna in the EPO is estimated to be 1.19 d. The fraction of mature females in the population spawning per day is estimated to be 0.66, which is equivalent to a spawning frequency of 1.52 d. This is a mean spawning interval for the average mature female in the population during the 2-year period of this study, and does not imply that individual fish are spawning at this rate throughout the year. The ovaries of 81% of the 565 females collected with migratory-nucleus or hydrated oocytes (evidence for spawning within a few hours) also had postovulatory follicles present (evidence of spawning within 24 h) which is equivalent to a spawning frequency of 1.23 d. This implies that reproductively-active yellowfin spawn almost daily. Similar spawning frequencies have been reported for yellowfin in the Coral Sea, 1.53 d (McPherson, 1991) and for other scombrid species that spawn in tropical waters, e.g. 1.18 d for skipjack tuna (Hunter *et al.*, 1986), 1.09 d for

bigeye tuna (Nikaido *et al.*, 1991), and 1.62 d for southern bluefin tuna (Farley and Davis, 1998). For chub mackerel, *Scomber japonicus*, spawning in the Southern California Bight during April-July at SSTs presumably less than 20°C, the spawning frequency is 10.9 d (Dickerson *et al.*, 1992). Temperature is a controlling factor in physiological processes, and tropical tunas, which have high metabolic rates, have evolved to maximize reproductive success within their habitat (Brill, 1996). Undoubtedly, yellowfin and other tropical tunas reproduce in regions of near maximum SSTs enabling high spawning rates, reproductive output, and growth.

Geographic variation in spawning frequency was pronounced for the combined data of Areas 2 and 3 grouped by time periods, with significantly higher fractions of mature females with postovulatory follicles for Area 2 (0.79) than for Area 3 (0.58), and significantly higher fractions of reproductively-active females with postovulatory follicles for Area 2 (0.89) than for Area 3 (0.80). Spawning potential in Area 2, when considering this relatively high spawning frequency, the short length at sexual maturity, and the abundance of mature fish (Punsly and Deriso, 1991), would be expected to contribute a significant proportion of the annual recruitment to the yellowfin population in the EPO. It is also interesting that Knudsen (1977) found a much higher percentage of yellowfin spawners in the EPO offshore area, 0° to 20°N and west of 120°W, than in the more coastal areas.

The expected annual egg production for females of 92.1 cm and 123.9 cm, which are the estimated lengths at 50% and 90% mature, corresponding to 2 and 3 years of age (Wild, 1986) can be predicted from the product of the number of spawning events during the year and the batch fecundity. The number of spawning events during the year are estimated for specific lengths by using the von Bertalanffy equation for the fraction of mature females spawning per day as a function of length. The expected number of days during a year in which 92.1 cm and 123.9 cm females spawn are 222 d and 260 d, respectively. The expected spawning batch fecundities for 92.1 cm and 123.9 cm females as calculated from the overall general equation for batch fecundity are  $1.00525 \times 10^6$  and  $2.58223 \times 10^6$ , respectively. The product of these estimates yields the annual egg production estimates for the 2- and 3-year-old female of  $223 \times 10^6$  and  $671 \times 10^6$  oocytes, respectively. The annual relative batch fecundity (number of oocytes/gram body weight/year) is estimated to be 14,141 and 17,280 for the average 2- and 3-year-olds, respectively. These estimates illustrate that the annual egg production is far greater for the average 3-year-old than for the average 2-year-old. It should be recognized that the expected annual egg production from the population of yellowfin in the EPO is almost entirely dependent upon the 2- and 3-year-old fish. Based upon the estimated abundances for year classes from cohort analysis (Anonymous, 1995: Table 17), and the estimated age-specific reproductive characteristics from this study, the expected average annual egg production for 1986 to 1995 should have been about equal for the 2- and 3-year annual classes.

The energetic cost of spawning by females (excluding behavioral activities) can be estimated by the product of relative batch fecundity and oocyte weight. The mean wet weight of a yellowfin tuna oocyte in the migratory-nucleus stage, just before the hydration process begins, was estimated to be 0.157 mg (Schaefer, 1996). The costs of a single spawning and of the annual egg production are estimated to be 1.0% and 222.0% body weight for the average 2-year old, and 1.04% and 271.3% body weight for the average 3-year old yellowfin. Estimates of total daily and annual energy costs for reproductively-active yellowfin can also be obtained from a bioenergetics approach. Olson and Boggs (1986) estimated a mean daily ration of 5.2% body weight from a bioenergetics model incorporating energy expenditures for swimming, standard metabolism, growth, excretion, egestion, and food assimilation. The estimated mean energy expenditure for growth was about 0.41% of body weight per day. If the estimated daily cost of spawning for a female of about 1% of body weight per day is added to the overall bioenergetics estimate, a daily ration estimate of about 6.2% of body weight is obtained for total energy expenditure. The annual investments of energy in reproduction as a proportion of total energy is then

estimated to be about 9.8% for the average 2-year old, and 12.0% for the average 3-year old female. In comparison, the annual investment of energy in growth as a proportion of total energy is estimated to be about 6.6%. These values are within the range of those reported for other fishes (Wootton, 1990).

### **Sex ratios**

Analyses of sex ratios within schools of yellowfin tuna appear to indicate that a significant factor in the observed sex ratios is the presence of reproductively-active females. Significant deviations from an expected 1:1 sex ratio within schools of northern anchovy have been attributed to behavioral factors such as spawning aggregations (Klingbeil, 1978). There may be some segregation of yellowfin schools by sex and/or a higher proportion of males within schools with reproductively-active females present. The data available from this study, however, are insufficient for resolution of these questions. The approximate 95% confidence limits for a proportion of 0.50 males with a sample size of 14 is 0.24-0.76. Thus, the distribution of data and high variability in sex ratios within schools of yellowfin, as seen in Figure 22, is as expected. In future studies, designed to understand differences in sex ratios within schools of yellowfin, it will be necessary to increase the minimum sample sizes so as to minimize the natural variance among schools and make it possible to investigate various factors which may contribute to these apparent differences. It appears that a sample size of about 100 individuals per school, for which the approximate 95% confidence limits about the proportion of 0.50 males is 0.40-0.60, may be required.

The overall sex ratios did not deviate significantly from the expected 1:1. However, the analysis of sex ratios by length class intervals indicates a preponderance of females in yellowfin tuna in the 50 to 54.9-cm class and preponderances of males in the 135 to 139.9, 140 to 144.9, and 145 to 149.9-cm classes. The preponderance of females in the 50-54.9 cm interval may be related to differences in growth rates between the sexes. Wild (1986) found significant differences in the growth rates of males and females, with the females initially growing more rapidly than the males, and the two growth curves crossing at 94.9 cm, when the males start growing more rapidly than the females. In that study, however, there are very limited data for identified males and females within the 50-54.9 cm length class or for smaller sizes of fish. The preponderance of males above 135 cm in the surface fishery does not appear to be related to availability of females, at least from movement into deeper waters, since the sex ratios of yellowfin tuna above this length captured by longline gear in the Pacific Ocean also indicate a preponderance of males beyond 140 cm (Murphy and Shomura, 1972). Differential growth in yellowfin tuna above 94.9 cm (Wild, 1986), with the estimated growth of females being only slightly less than that of males, does not explain the disappearance of female yellowfin tuna beginning in the length interval of 135 to 139.9 cm. The absence of females within the large size classes of yellowfin tuna seems to be caused by differential natural mortality, rather than differential growth or availability to capture. The higher natural mortality rate for female yellowfin tuna may be due to the much higher estimated energetic costs of spawning for females (0.97% of body weight/d) than for males (0.28% of body weight/d) (Schaefer, 1996), and possibly aggressive reproductive behavior of the males causing injuries to females before and during spawning events. Since the estimated length at 50% mature for female yellowfin tuna is 92.1 cm, there is the possibility that the differences in growth between the sexes occurring at 94.9 cm is also related to the higher energetic costs of spawning for females than males.

Orange (1961) reported sex ratios of yellowfin from the surface fishery in the EPO to be close to 1:1 from 70 cm to 130 cm, but above 130 cm the percentage of males rapidly increases. There were problems in that study, as in the study by Wild (1986), in identification of males and females for fish lengths less than about 70 cm and 60 cm, respectively. Sex ratios of yellowfin tuna from the central and western Pacific Ocean are about 1:1 until a length of about 120 cm, after which males predominate (Suzuki, 1994). A preponderance of males in larger size classes has been reported for other tuna species investigated, some examples being: bigeye (Kume and Joseph, 1966), albacore, *Thunnus alalunga* (Otsu and

Sumida, 1968), skipjack (Brock, 1954), and black skipjack (Schaefer, 1987).

### CONCLUSIONS

The large-scale sampling program conducted for this study, extending over a period of two years and over a large portion of the yellowfin tuna spawning habitat in the EPO, along with histological examinations of gonadal tissues was required to achieve sufficient precision in estimates of length-specific reproductive characteristics. The spatiotemporal coverage is important because of the labile nature of the reproductive characteristics to be estimated, and the necessity to attempt to account for that variation, within the predictive regression models to be used for the population.

An understanding of the spatiotemporal pattern of spawning and the relationship between reproductive activity and SSTs, along with the predictive models for length at maturity, batch fecundity, and spawning frequency, can be used with abundance estimates from cohort analyses to produce estimates of the potential annual egg production of yellowfin tuna in the EPO. In addition, these length-specific reproductive characteristics utilized with results from cohort analyses should provide the precision, previously unavailable, necessary for estimating the numbers of spawners and assessing the effect of fishing on the spawning-stock biomass and the reproductive potential of the yellowfin population in the EPO.

Length at maturity and growth are important sources of geographic variation in the life history and population dynamics of tropical tunas and will have important fecundity and demographic consequences producing population differences on regional scales. Studies focusing on these aspects of the biology of tunas are needed. In addition, investigations of spatiotemporal variability in environmental data (SSTs and primary productivity) as it relates to spawning habitat of tropical tunas may help explain recruitment variability and population abundance.

### ACKNOWLEDGEMENTS

I gratefully acknowledge the many owners and captains of purse-seine vessels for permitting the gonad sampling aboard their vessels. I am also grateful to the Commission's Director, James Joseph, and Chief Scientist of the Tuna-Billfish Program, Rick Deriso, for their support and patience throughout this investigation. I would like to thank numerous members of the Commission's staff, past and present, who in one way or another assisted in this project, including Lisa Ruddick and Kenton Heldorn for their laboratory assistance. I am especially thankful to Pat Tomlinson for many helpful suggestions regarding sampling and statistical analysis. I also wish to thank Robin Allen, Bill Bayliff, Tim Davis, Rick Deriso, and John Hunter for constructive comments on drafts of the manuscript. Last, but definitely not least, I thank the many scientific observers who sampled yellowfin gonads at sea.

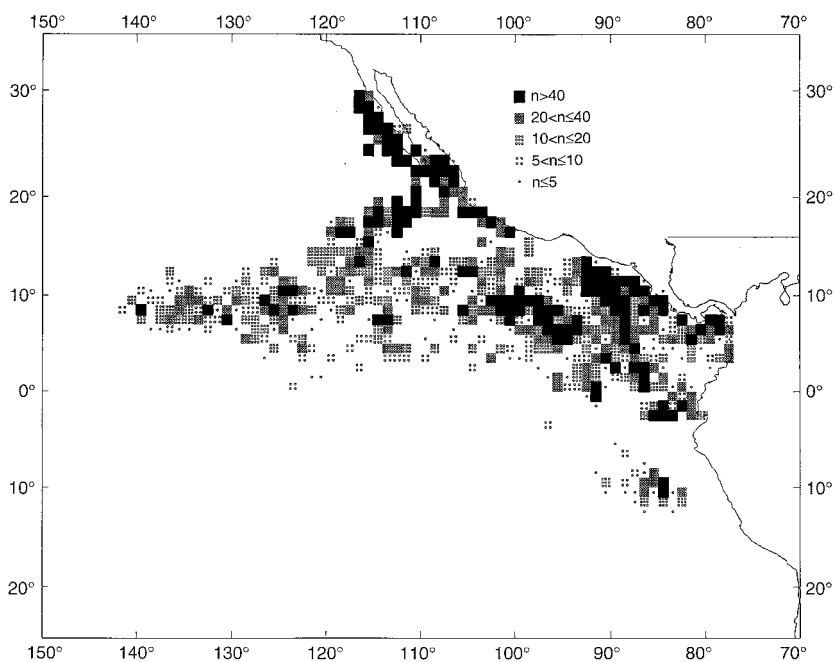


FIGURE 1. Distribution of yellowfin tuna sampled.

FIGURA 1. Distribución de los atunes aleta amarilla muestreados.

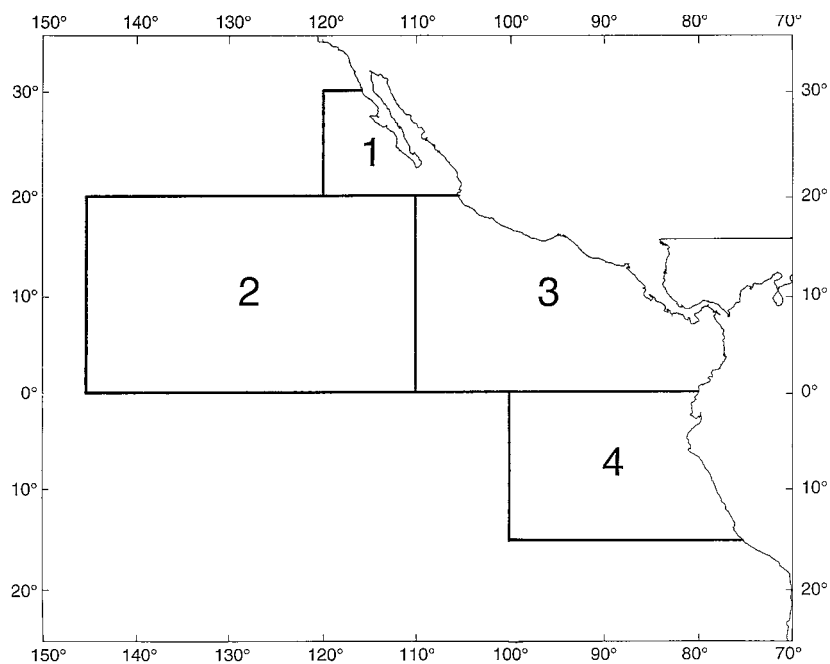


FIGURE 2. Boundaries of the study areas.

FIGURA 2. Límites de las áreas de estudio.



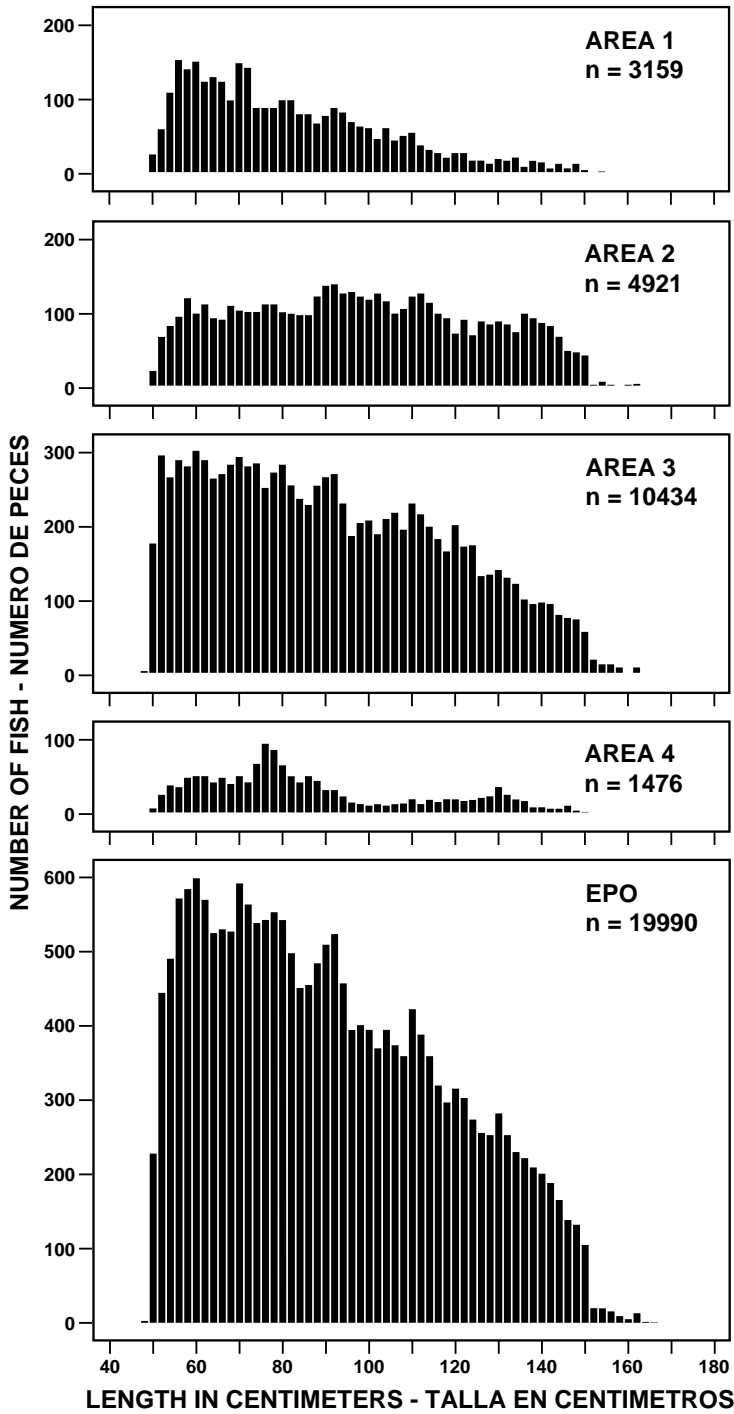
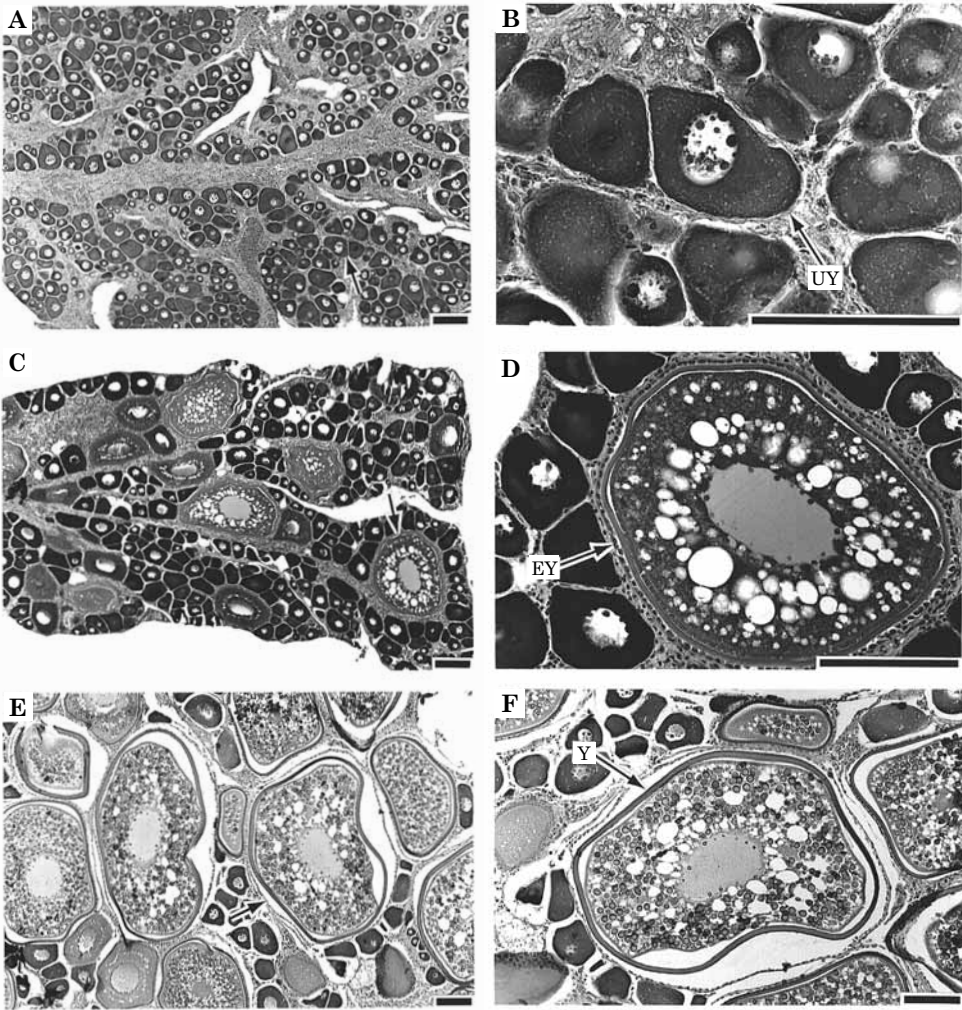


FIGURE 3. Length distributions of female and male yellowfin tuna sampled.

FIGURA 3. Distribuciones de longitud de atunes aleta amarilla hembra y machos muestreados.



**FIGURE 4.** Developmental stages of oocytes in yellowfin tuna ovaries. Arrows in left panels indicate the oocytes shown under higher magnifications in right panels. (A and B) immature ovary with un-yolked oocytes (UY). (C and D) immature ovary with early yolked oocytes (EY) and un-yolked oocytes. (E and F) mature ovary with advanced yolked (Y), early yolked, and un-yolked oocytes present. (G and H) prespawning ovary with oocytes in the migratory-nucleus stage (M). (I and J) imminent-spawning ovary with hydrated oocytes (H). Bar = 0.1 mm in A-F, and 0.5 mm in G-J.

**FIGURA 4.** Etapas de desarrollo de ovocitos en ovarios de atunes aleta amarilla. Las flechas en los recuadros izquierdos indican los ovocitos presentados bajo mayor aumento en los recuadros derechos: (A y B) ovario inmaduro con ovocitos sin yema (UY); (C y D) ovario inmaduro con ovocitos con yema temprana (EY) y ovocitos sin yema; (E y F) ovario maduro con ovocitos con yema avanzada (Y), con yema temprana, y sin yema; (G y H) ovario en predesove con ovocitos en etapa de núcleo migratorio (M); (I y J) ovario de desove inminente con ovocitos hidratados (H). Barra = 0,1 mm en A-F, y 0,5 mm en G-J.

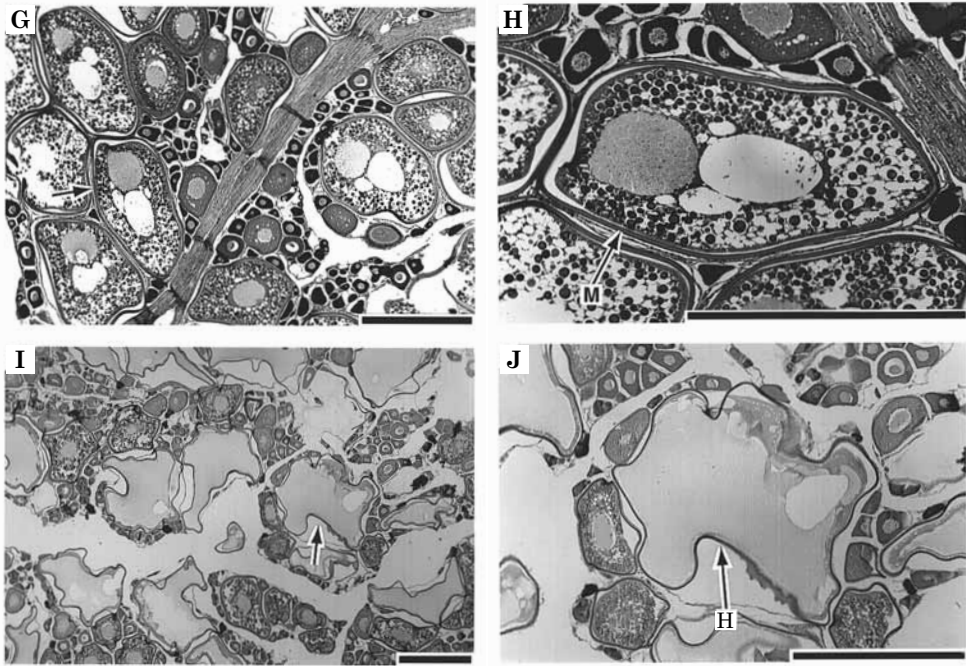
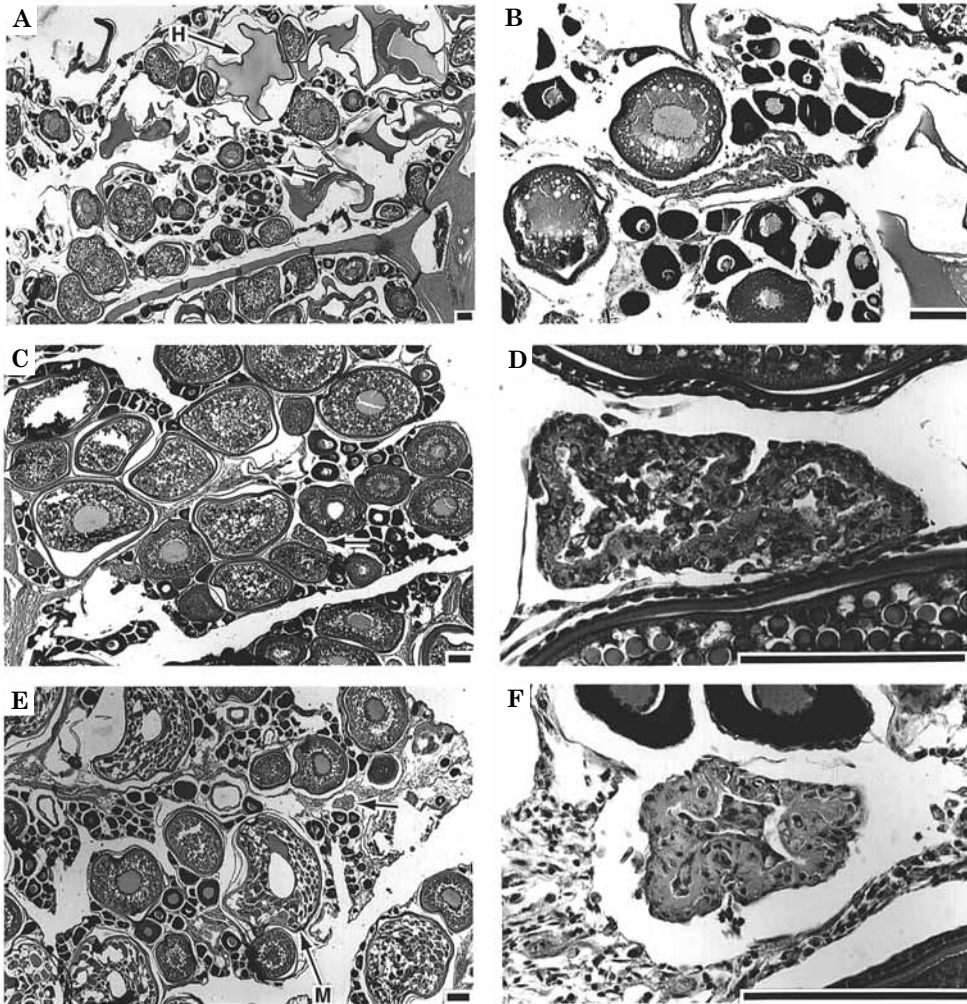
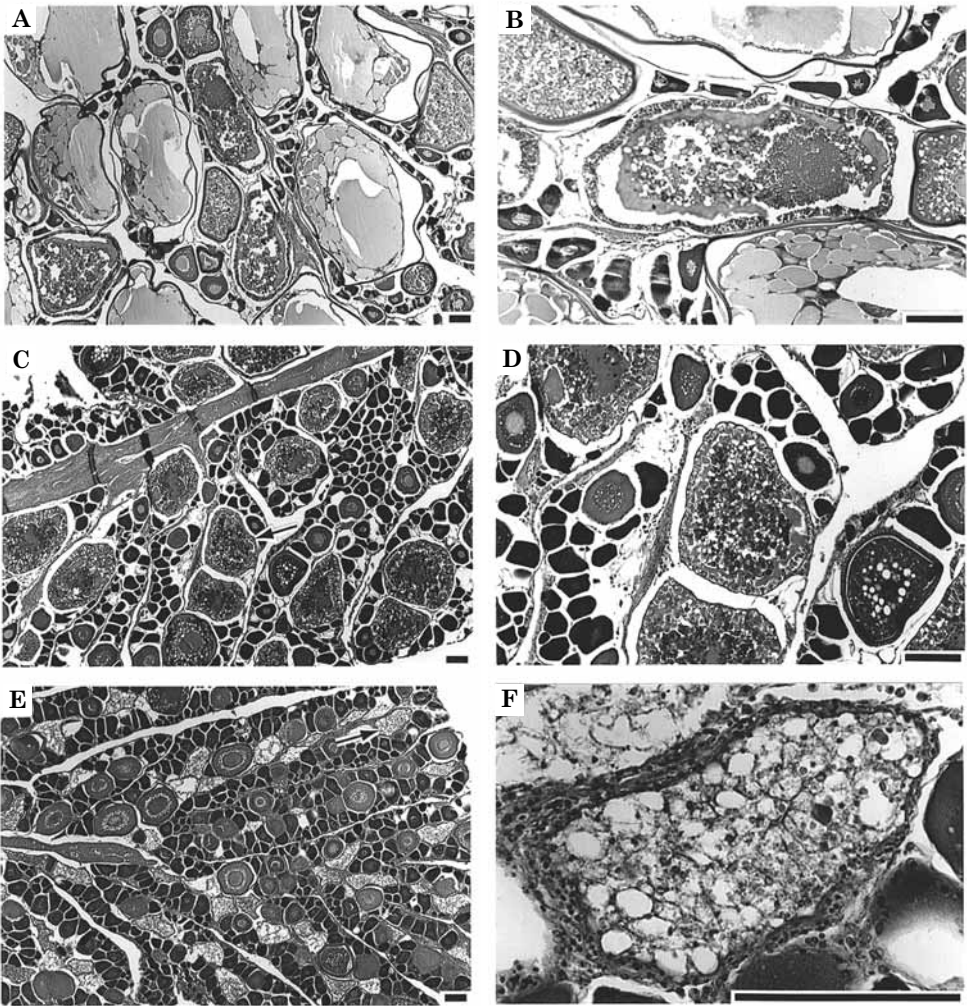


FIGURE 4. (continued)  
FIGURA 4. (continuación)



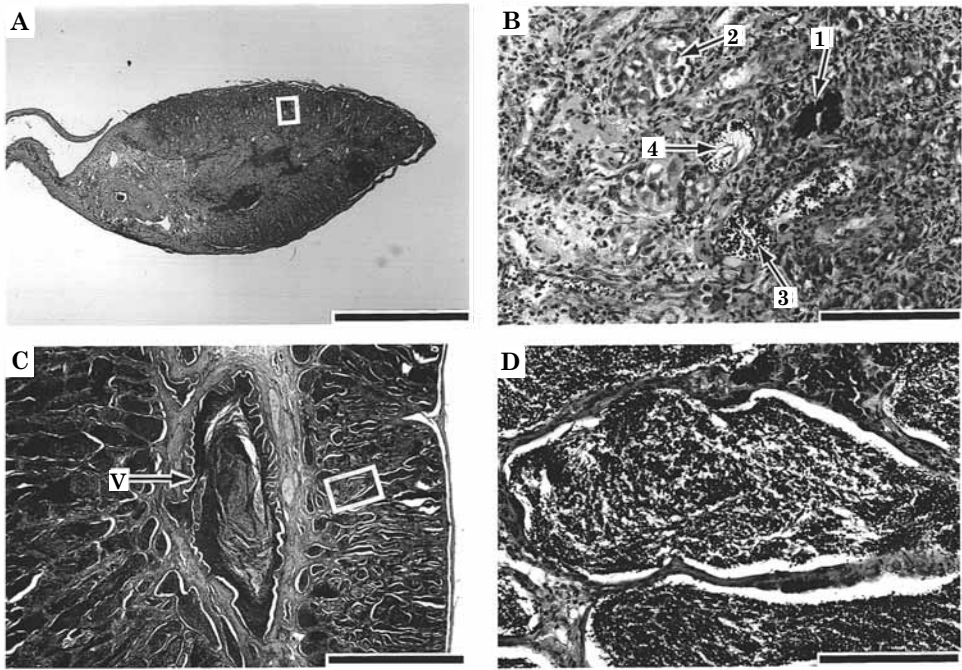
**FIGURE 5.** Postovulatory follicles of yellowfin tuna at three stages after spawning. Arrows in left panels indicate the postovulatory follicles shown under higher magnifications in right panels. (A and B) at ovulation with some hydrated oocytes (H) still present. (C and D) less than 12 h after spawning. (E and F) between 12 and 24 h after spawning with migratory-nucleus oocytes (M) present. Bar = 0.1 mm.

**FIGURA 5.** Folículos postovulatorios de atunes aleta amarilla en tres etapas después del desove. Las flechas en los recuadros izquierdos indican los folículos postovulatorios presentados bajo mayor aumento en los recuadros derechos: (A y B) en ovulación con algunos ovocitos hidratados (H) todavía presentes; (C y D) menos de 12 horas después del desove; (E y F) entre 12 y 24 horas después del desove con ovocitos de núcleo migratorio (M) presente. Barra = 0.1 mm.



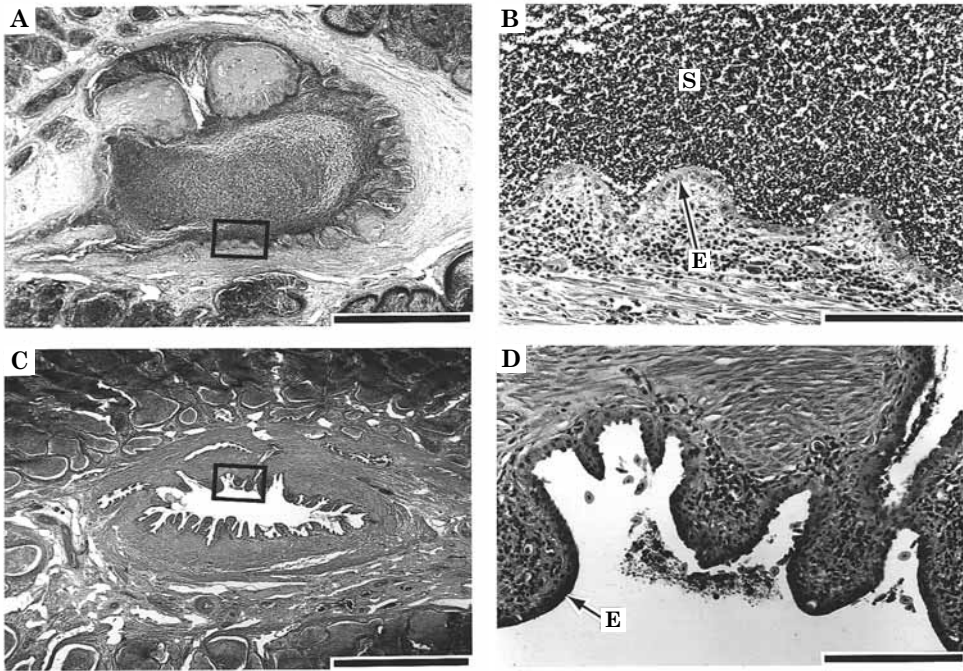
**FIGURE 6.** Alpha ( $\alpha$ ) and beta ( $\beta$ ) stage atresia in yolked oocytes of yellowfin tuna. Arrows in left panels indicate the atretic oocytes shown under higher magnifications in right panels. (A and B)  $\alpha$  atresia of less than 50% of the yolked oocytes. (C and D)  $\alpha$  atresia of more than 50% of the yolked oocytes. (E and F)  $\beta$  atresia of yolked oocytes. Bar = 0.1 mm.

**FIGURA 6.** Atresia en etapa alfa ( $\alpha$ ) y beta ( $\beta$ ) en ovocitos con yema de atunes aleta amarilla. Las flechas en los recuadros izquierdos indican los ovocitos atréticos presentados bajo mayor aumento en los recuadros derechos: (A y B) atresia  $\alpha$  de menos de 50% de los ovocitos con yema; (C y D) atresia  $\alpha$  de más de 50% de los ovocitos con yema; (E y F) atresia  $\beta$  de ovocitos con yema. Barra = 0.1 mm.



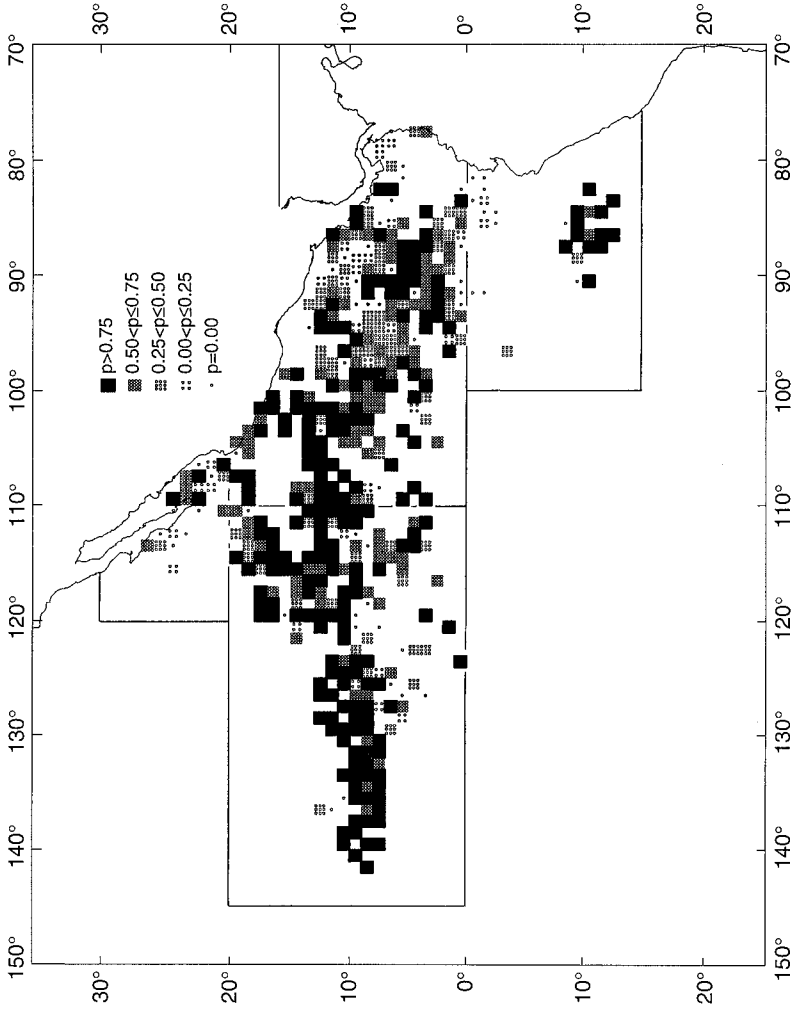
**FIGURE 7.** Developmental stages in the yellowfin tuna testes. Rectangles in left panels indicate the regions shown under higher magnifications in right panels. (A and B) immature testis with spermatogonia (1), spermatocytes (2), spermatids (3), and sperm (4) within germinal compartments. (C and D) mature testis with sperm present in the lobules and filling the vas deferens (V). Bar = 1 mm in A and C; 0.1 mm in B and D.

**FIGURA 7.** Etapas de desarrollo en los testículos de atunes aleta amarilla atunes. Los rectángulos en los recuadros izquierdos indican las regiones presentadas bajo mayor aumento en los recuadros derechos: (A y B) testículo inmaduro con espermatogonia (1), espermatocitos (2), espermátidos (3), y esperma (4) en compartimientos germinales; (C y D) testículo maduro con esperma presente en los lóbulos y llenando el vas deferens (V). Barra = 1 mm en A y C; 0.1 mm en B y D.



**FIGURE 8.** Prespawning and postspawning stages in mature yellowfin tuna testes. Rectangles in left panels indicate the regions shown under higher magnifications in right panels. (A and B) prespawning stage in the mature testis with the vas deferens filled with sperm (S) and a relatively smooth and light-staining cuboidal epithelium (E) present. (C and D) postspawning stage (<12 h) in a mature testis with the vas deferens almost completely devoid of sperm and an irregular-looping and relatively dark staining cuboidal epithelium present. Bar = 1 mm in A and C; 0.1 mm in B and D.

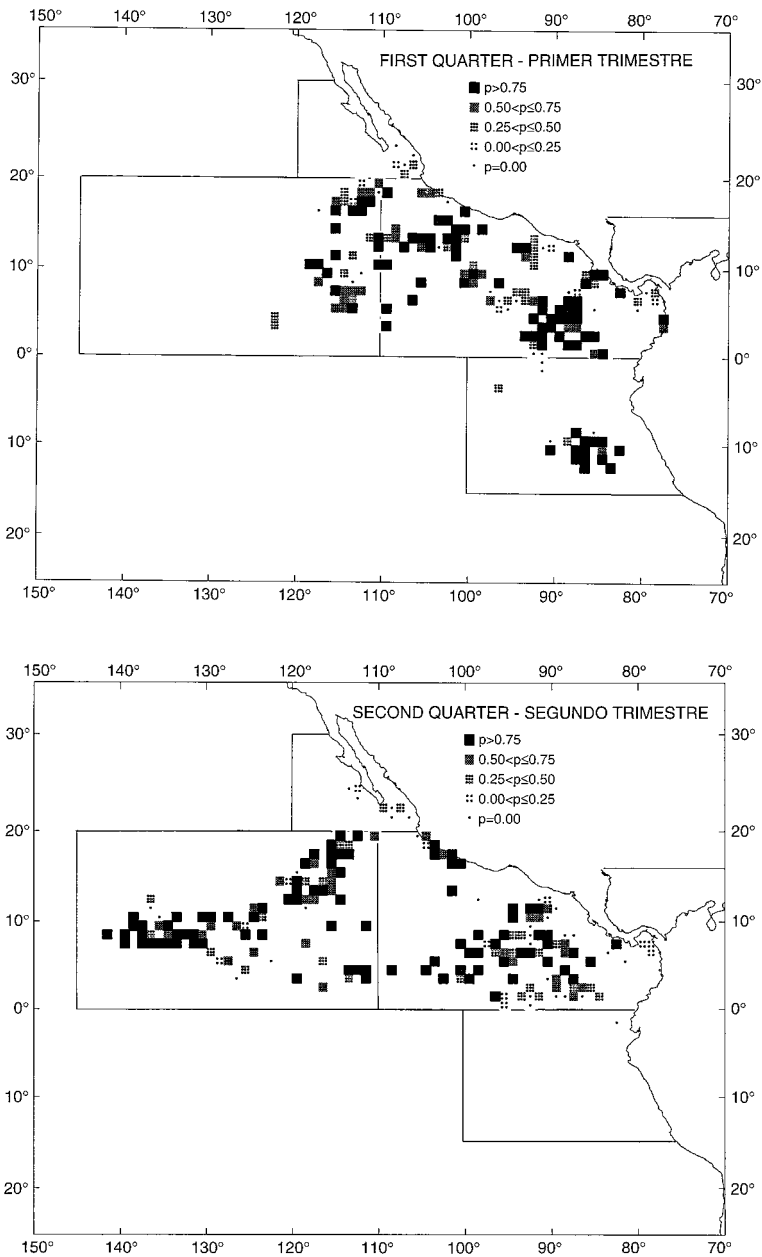
**FIGURA 8.** Etapas de predesove y posdesove en testículos de atunes aleta amarilla maduros. Los rectángulos en los recuadros izquierdos indican las regiones presentadas bajo mayor aumento en los recuadros derechos: (A y B) etapa de predesove en el testículo maduro con el vas deferens lleno de esperma (S) y un epitelio (E) cuboide relativamente liso que se tiñe de color claro presente; (C y D) etapa de postdesove (<12 h) en un testículo maduro con el vas deferens casi completamente sin esperma y un epitelio cuboide con curvas irregulares que se tiñe de color relativamente oscuro presente. Barra = 1 mm en A y C; 0,1 mm en B y D.



**FIGURE 9.** Annual spawning distribution of yellowfin tuna. The data are presented as the proportions ( $p$ ) of reproductively-active females relative to the total numbers of mature females captured within the 1-degree areas.

**FIGURA 9.** Distribución anual del desove de atunes aleta amarilla. Se presentan los datos como las proporciones ( $p$ ) de hembras reproductivamente activas relativas al número total de hembras maduras capturadas en las áreas de 1°.





**FIGURE 10.** Quarterly spawning distributions of yellowfin tuna for the combined data for October 1987 through September 1989. The data are presented as the proportions (p) of reproductively-active females relative to the total numbers of mature females captured within the 1-degree areas.

**FIGURA 10.** Distribuciones trimestrales del desove de atunes aleta amarilla para los datos combinados de octubre de 1987 a septiembre de 1989. Se presentan los datos como las proporciones (p) de hembras reproductivamente activas relativas al número total de hembras maduras capturadas en las áreas de 1°.

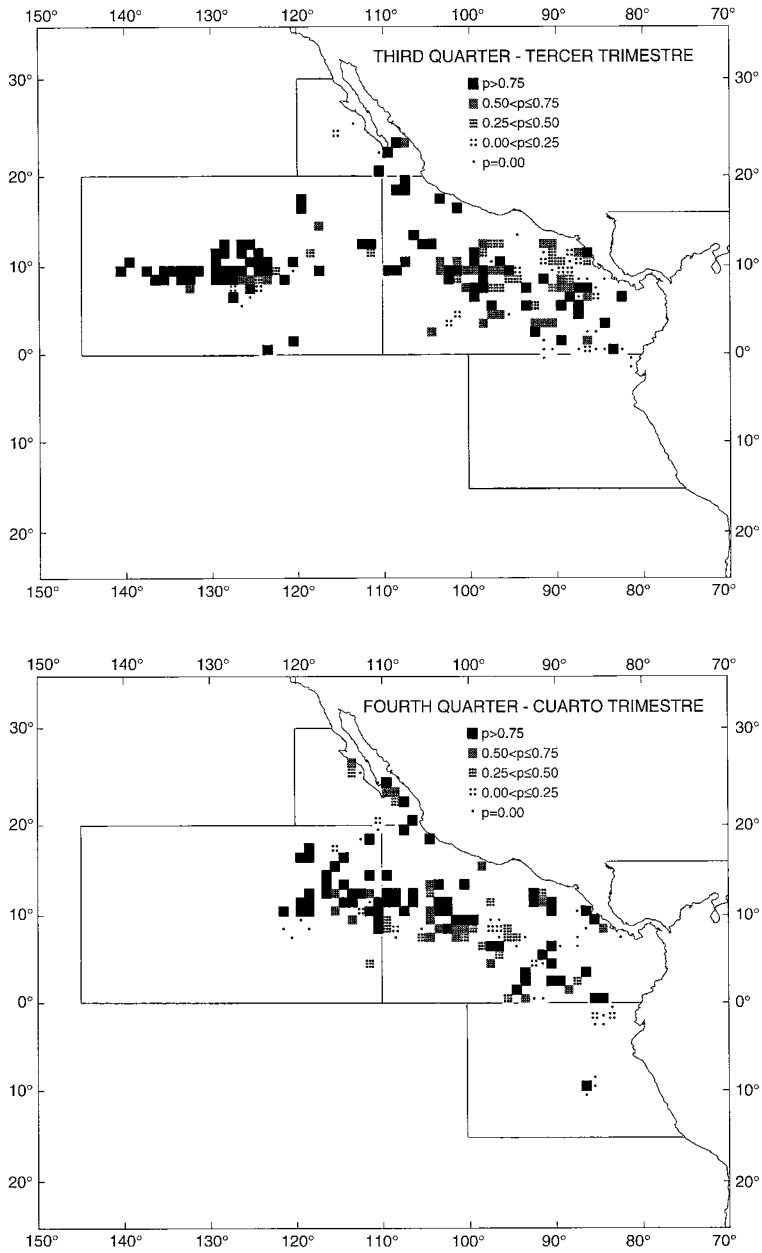
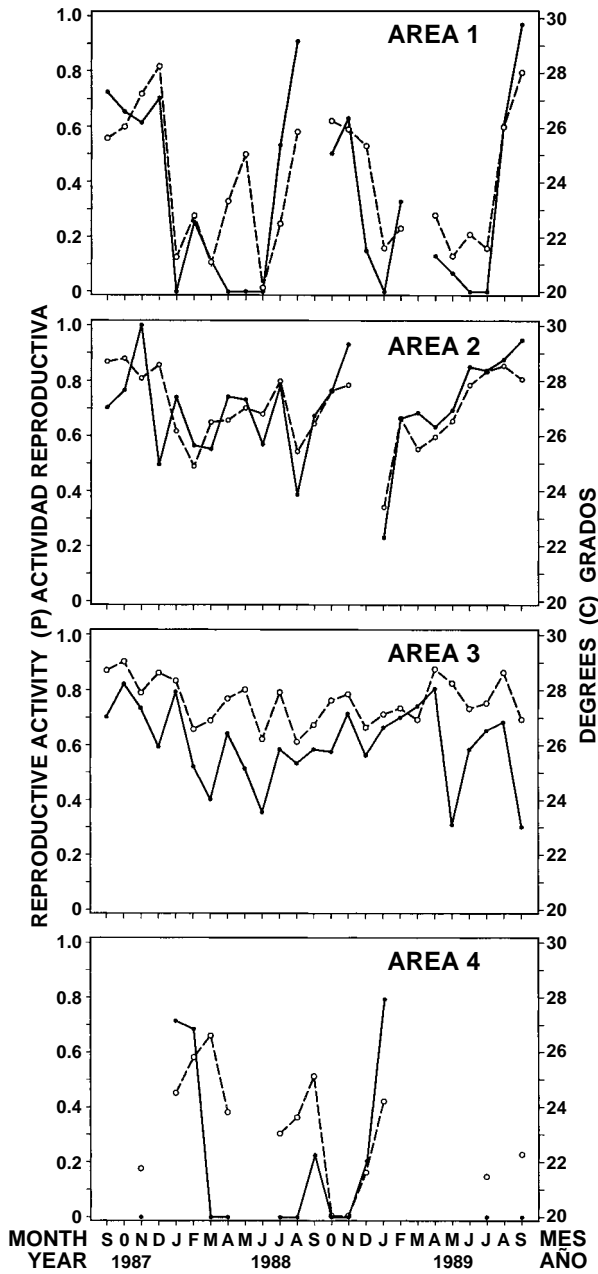


FIGURE 10. (continued)  
FIGURA 10. continuación



**FIGURE 11.** Reproductive activity (solid lines) of yellowfin tuna and mean SSTs (dashed lines). The reproductive activity data are presented as the proportions (p) of reproductively-active females relative to the total numbers of mature females captured.

**FIGURA 11.** Actividad reproductora (líneas sólidas) de atunes aleta amarilla y TSM medias (líneas de trazos). Se presentan los datos de actividad reproductora como las proporciones (p) de hembras reproductivamente activas relativas al número total de hembras maduras capturadas.

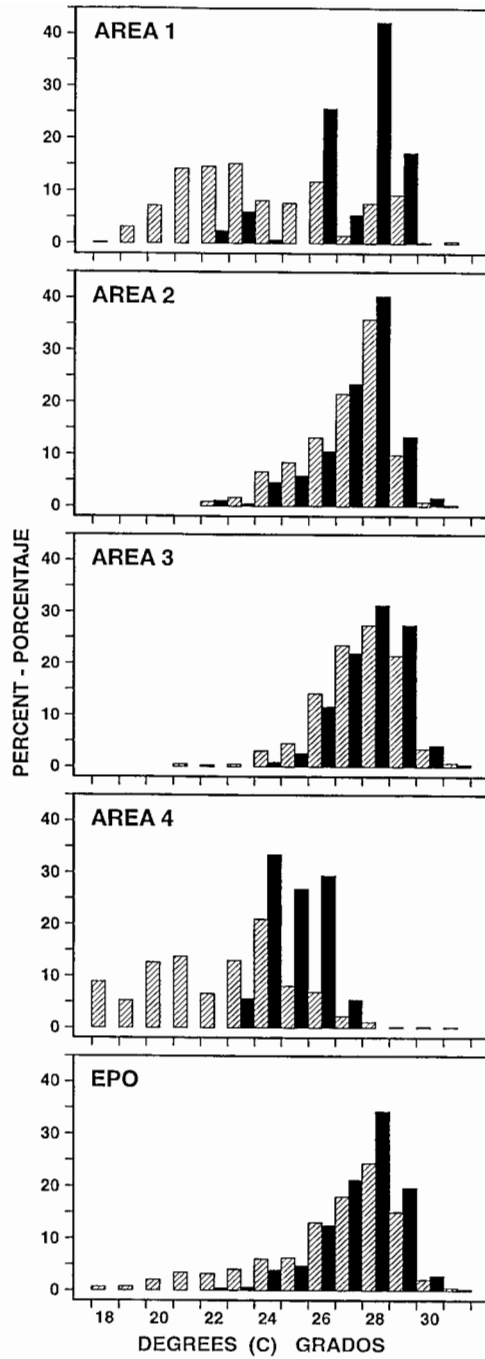
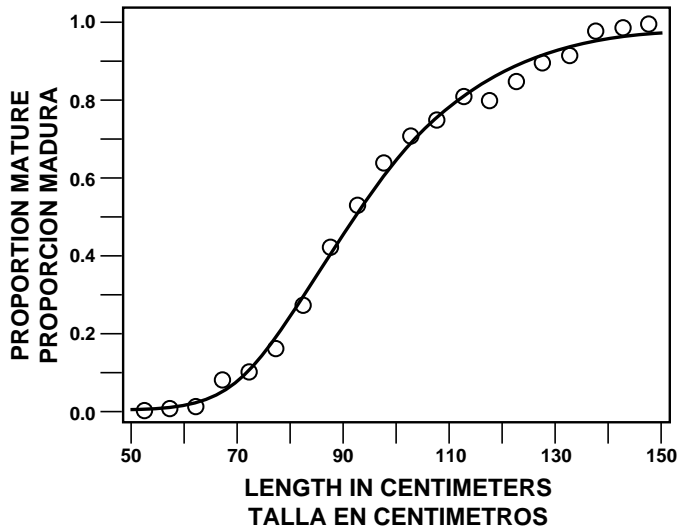


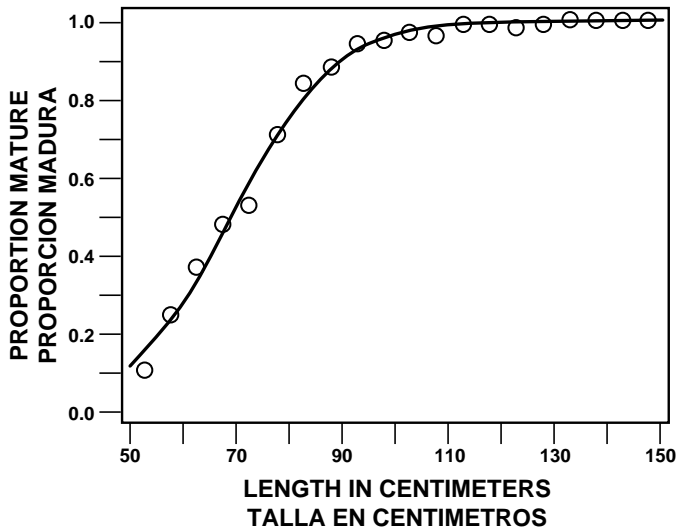
FIGURE 12. Sea-surface temperatures at which yellowfin tuna were captured (hatched bars) and where spawning was detected (solid bars).

FIGURA 12. Temperaturas superficiales del mar a las cuales se capturaron atunes aleta amarilla (barras sombreadas) y donde se detectó desove (barras sólidas).



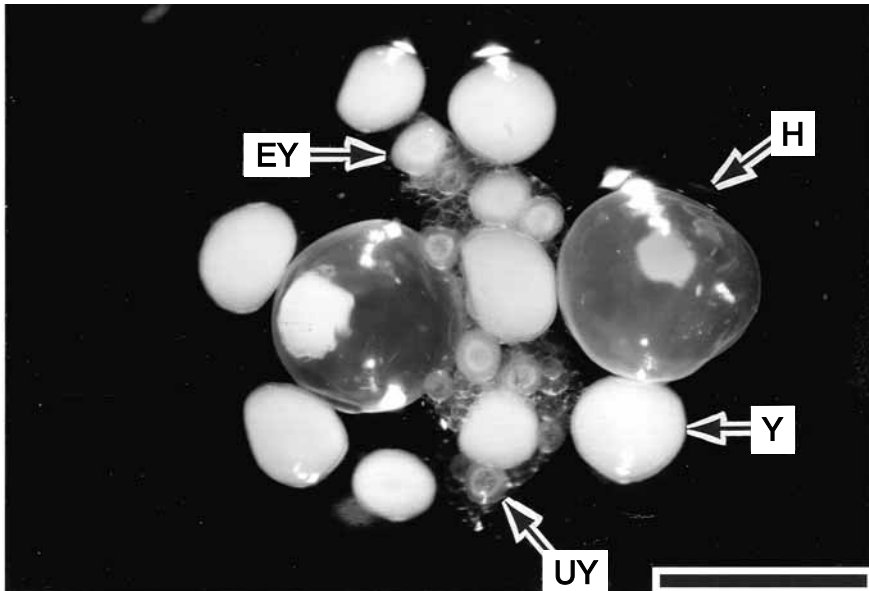
**FIGURE 13.** Relationship between proportion of female yellowfin tuna mature and length. The circles are for 5-cm length-class intervals. The curve is for the modified Gompertz equation given in the text.

**FIGURA 13.** Relación entre proporción de atunes aleta amarilla hembra maduras y longitud. Los círculos corresponden a intervalos de clase de longitud de 5 cm. La curva corresponde a la ecuación modificada de Gompertz presentada en el texto.



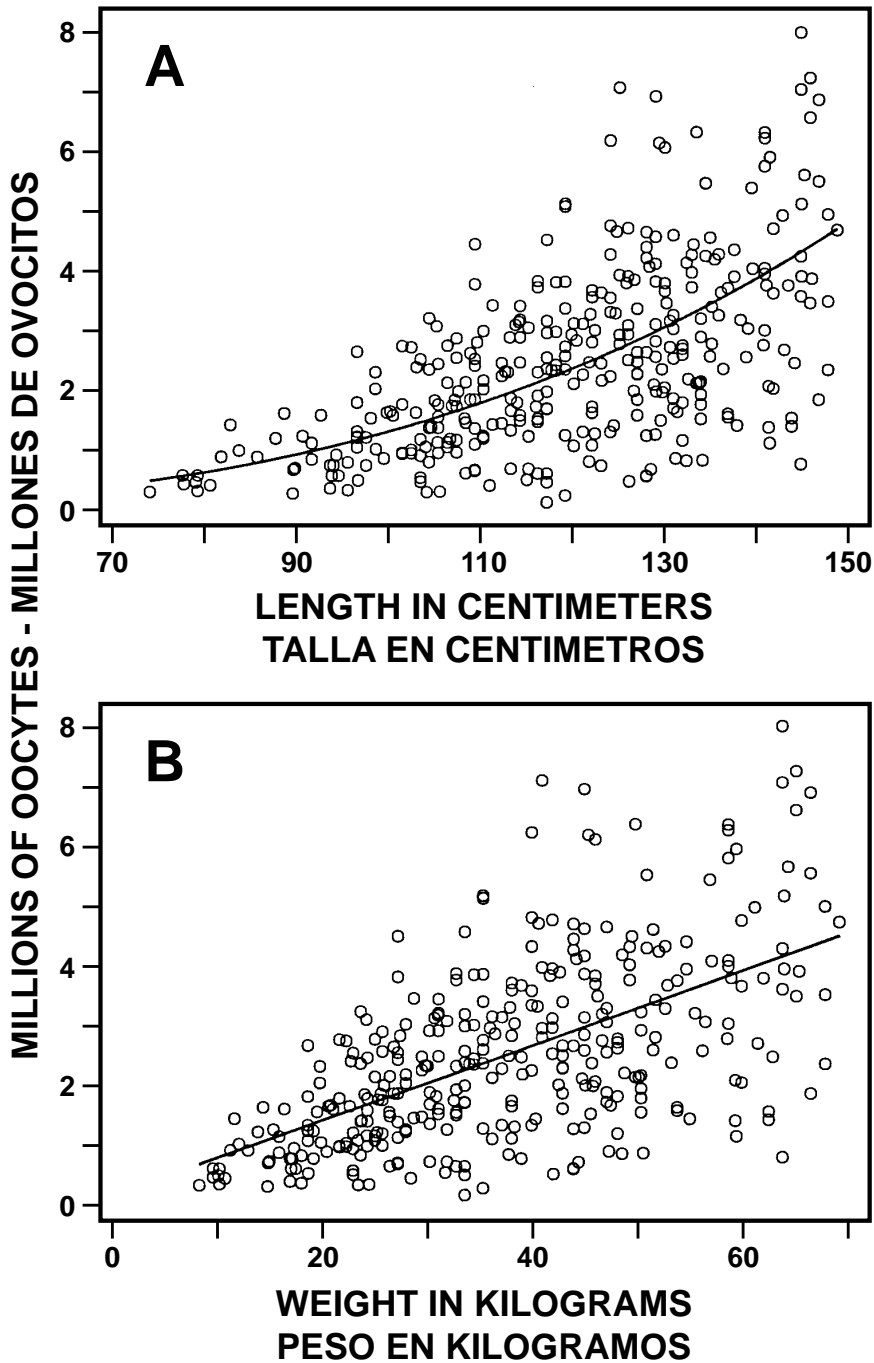
**FIGURE 14.** Relationship between proportion of male yellowfin tuna mature and length. The circles are for 5-cm length-class intervals. The curve is for the modified Richards equation given in the text.

**FIGURA 14.** Relación entre proporción de atunes aleta amarilla machos maduros y longitud. Los círculos corresponden a intervalos de clase de longitud de 5 cm. La curva corresponde a la ecuación modificada de Richards presentada en el texto.



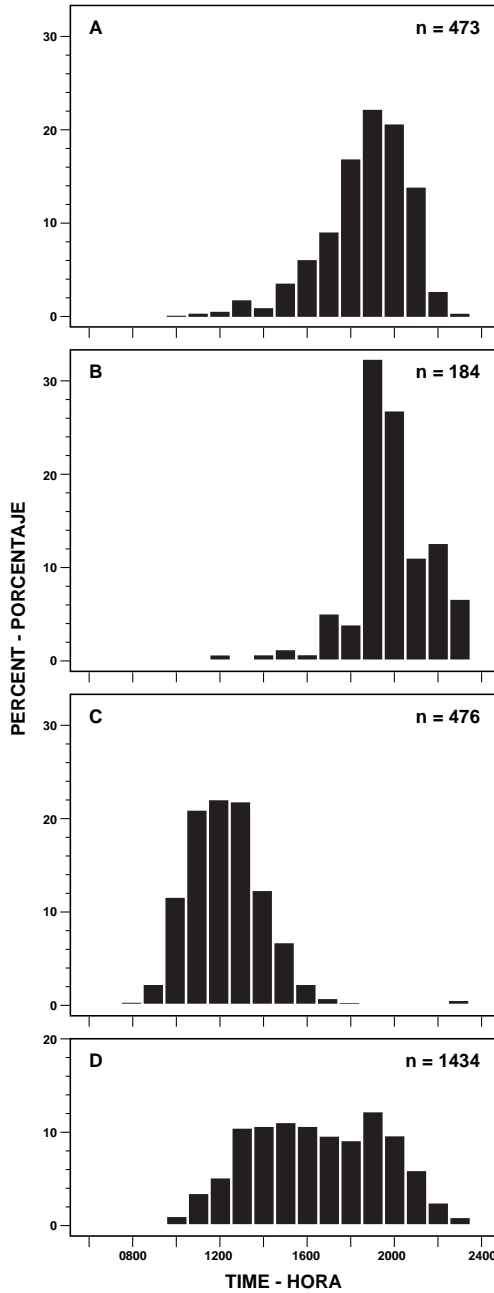
**FIGURE 15.** Four stages of preserved whole oocytes of yellowfin tuna; unyolked (UY), early yolked (EY), advanced yolked (Y), and hydrated (H). Bar = 1.0 mm.

**FIGURA 15.** Cuatro etapas de ovocitos de atún aleta amarilla enteros conservados: sin yema (UY), con yema temprana (EY), con yema avanzada (Y), e hidratados (H). Barra = 1,0 mm.



**FIGURE 16.** Relationships between batch fecundity and length (A) and batch fecundity and weight (B) for 345 yellowfin tuna. The equations for the relationships are given in the text.

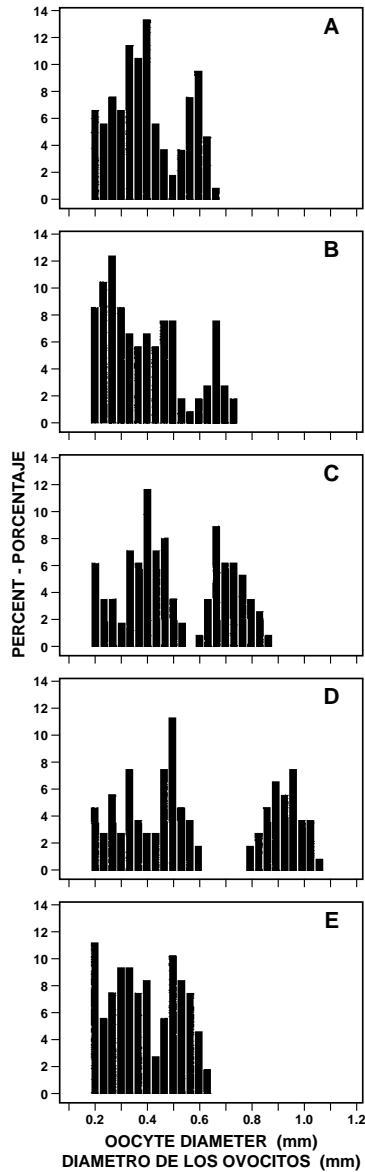
**FIGURA 16.** Relaciones entre fecundidad por camada y longitud (A) y fecundidad por camada y peso (B) para 345 atunes aleta amarilla. En el texto se presentan las ecuaciones para las relaciones.



**FIGURE 17.** Time of day when yellowfin tuna ovaries were observed to be in the following reproductive states. A) migratory-nucleus stage, B) hydrated stage, C) postovulatory follicles less than 12 h old, and D) postovulatory follicles 12 h to 24 h old.

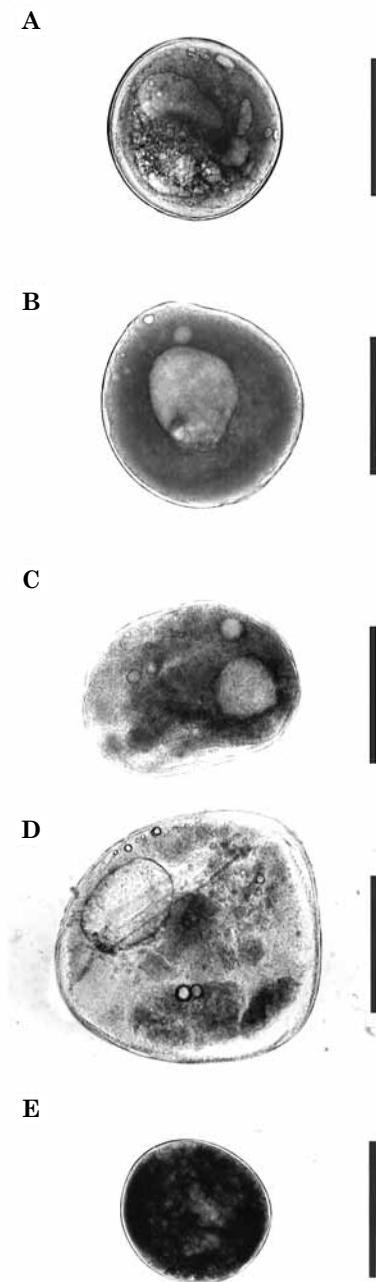
**FIGURA 17.** Horas del día cuando se observaron ovarios en las siguientes condiciones reproductoras: A) etapa de núcleo migratorio; B) etapa hidratada; C) foliculos postovulatorios de menos de 12 horas; y D) foliculos postovulatorios de de 12 a 24 horas.





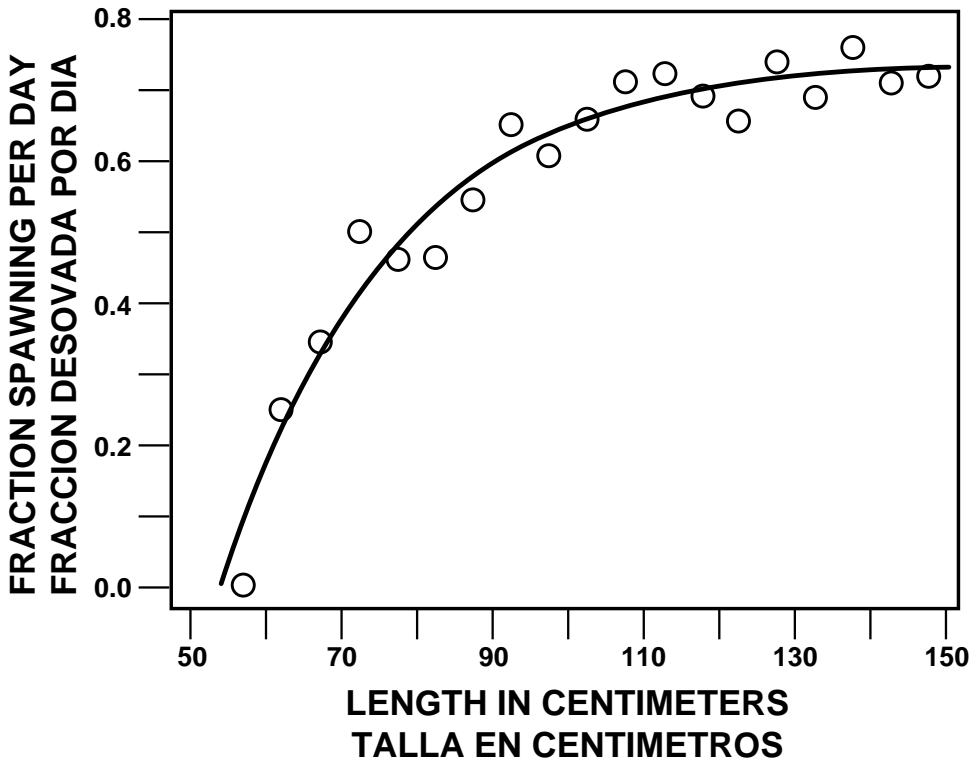
**FIGURE 18.** Frequency distributions of oocyte diameter in the ovaries of yellowfin for five reproductive stages observed in the temporal pattern of spawning. Each histogram is based on 500 oocytes  $> 0.2$  mm. A) advanced yolked stage, 1103 h, 1010 mm, B) early migratory-nucleus stage, 1552 h, 1340 mm, C) late migratory-nucleus stage, 1854 h, 930 mm, D) hydrated stage, 1928 h, 1190 mm, E) new postovulatory follicles, 2143 h, 1360 mm.

**FIGURA 18.** Distribuciones de frecuencia de diámetro de los ovocitos en los ovarios correspondientes a cinco etapas reproductoras observadas en el patrón temporal de desove. Cada histograma se basa en 500 ovocitos  $> 0,2$  mm. A) etapa con yema avanzada, 1103 h, 1010 mm; B) etapa temprana de núcleo migratorio, 1552 h, 1340 mm; C) etapa tardía de núcleo migratorio, 1854 h, 930 mm; D) etapa hidratada, 1928 h, 1190 mm; E) folículos postovulatorios nuevos, 2143 h, 1360 mm.



**FIGURE 19.** Oocytes from the largest modal group of oocytes from the yellowfin ovaries utilized in Figure 18A-E. Bar = 0.5 mm.

**FIGURA 19.** Ovocitos del mayor grupo modal en los ovarios de aleta amarilla utilizados en la Figura 18A-E. Barra = 0,5 mm.



**FIGURE 20.** Relationship between fraction of mature yellowfin tuna females spawning per day and length. The circles are for 5-cm length intervals. The curve is for the von Bertalanffy equation given in the text.

**FIGURA 20.** Relación entre fracción de hembras maduras desovando por día y longitud. Los círculos corresponden a intervalos de clase de longitud de 5 cm. La curva corresponde a la ecuación de von Bertalanffy presentada en el texto.

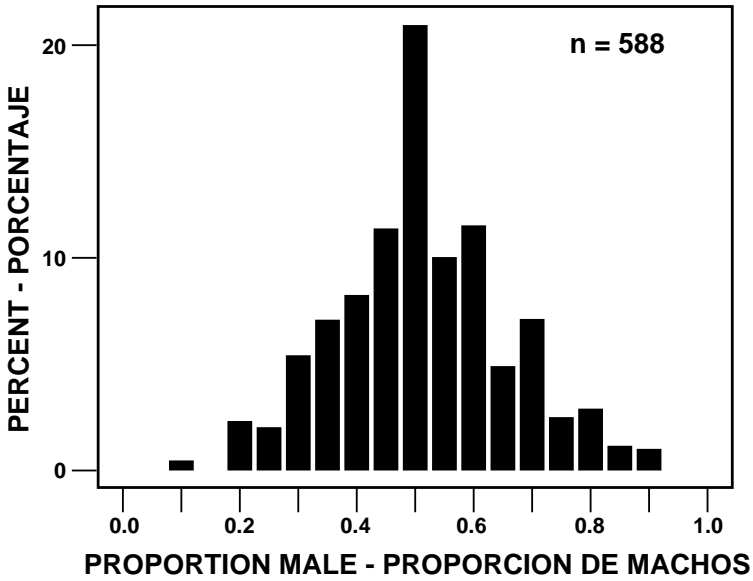


FIGURE 21. Sex ratios for yellowfin tuna schools estimated from samples of 10 or more fish per set.  
FIGURA 21. Proporciones de sexos en cardúmenes de atunes aleta amarilla estimadas a partir de muestras de 10 o más peces por lance.

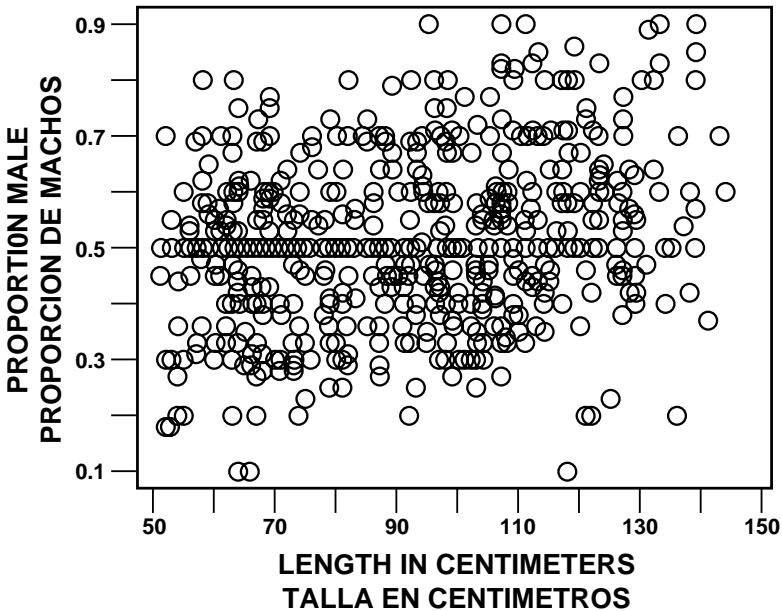


FIGURE 22. Relationship between sex ratios for yellowfin tuna schools and the mean length for the individuals in the sample.  
FIGURA 22. Relación entre proporciones de sexos en cardúmenes de atunes aleta amarilla y la longitud media de los peces en la muestra.

TABLE 1. Numbers of female yellowfin in various histological subclasses.  
 TABLA 1. Número de aletas amarillas hembra en varias subclases histológicas.

Area	Year/ quarter	Inactive						Active				Total	
		Immature		Mature		Advanced yolked		Nonspawning		Spawning			
		Unyolked	Early yolked	Unyolked	Early yolked	$\alpha$ atresia	$\beta$ atresia	$\alpha$ atresia	$\beta$ atresia	Major atresia	Minor atresia	Minor atresia	Atresia menor
		Inactivas						Activas				Total	
		Inmaduras		Maduras		Yema avanzada		No desovando		Desovando			
		Sin yema	Yema temprana	Sin yema	Yema temprana	Yema avanzada	Atresia $\alpha$	Atresia $\beta$	Atresia $\alpha$	Atresia $\beta$	Atresia menor	Atresia menor	
1	88/3	36	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38
1	89/1	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
2	87/4	27	3	2	1	1	1	1	1	1	2	2	73
2	88/1	6	4	0	0	3	1	5	1	3	5	1	25
2	88/2	126	54	2	3	9	9	12	13	14	10	171	425
2	88/3	19	12	0	0	3	3	1	4	2	1	42	85
2	88/4	18	10	2	4	3	3	2	10	1	7	78	127
2	89/1	67	35	0	2	3	3	5	14	7	7	218	220
2	89/2	56	51	1	2	5	5	3	8	27	3	209	382
2	89/3	53	31	0	1	1	1	1	18	1	1	209	319
3	87/4	166	12	3	12	2	2	7	29	6	12	59	331
3	88/1	221	18	2	8	2	2	9	19	4	5	63	367
3	88/2	270	65	2	6	9	9	13	9	17	18	68	489
3	88/3	398	71	1	12	24	24	27	23	14	16	12	719
3	88/4	236	49	1	8	6	6	8	16	19	4	132	492
3	89/1	215	90	3	9	21	14	14	33	51	24	290	766
3	89/2	434	47	4	23	19	15	15	11	24	16	128	731
3	89/3	464	57	2	24	36	26	17	17	32	6	127	799
4	87/4	42	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	46
4	88/1	49	5	0	1	1	1	1	1	1	2	32	97
4	88/2	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18
4	88/3	99	1	0	15	2	2	6	0	0	1	2	126
4	88/4	194	5	0	7	4	4	6	1	1	0	3	221
4	89/1	80	13	0	0	1	1	0	4	2	1	45	147
4	89/2	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21
4	89/3	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50
Total		3372	635	25	138	154	162	208	250	1891	154	154	7121

**TABLE 2.** Summary statistics of mean oocyte diameters for the five histological classes of oocytes in yellowfin ovaries.  
**TABLA 2.** Datos resumidos de los diámetros medios de los ovocitos correspondientes a las 5 clases histológicas de ovocitos en ovarios de aletas amarillas.

Histological class	Oocyte diameter				Number of fish
	Mean	Standard deviation	Minimum	Maximum	
Clase histológica	Diámetro del ovocito				Número de peces
	Promedio	Desviación estándar	Mínimo	Máximo	
Unyolked—Sin yema	0.23	0.06	0.1	0.35	360
Early yolked—Yema temprana	0.39	0.06	0.3	0.55	560
Advanced yolked—Yema avanzada	0.67	0.06	0.5	0.8	2102
Migratory-nucleus—Núcleo migratorio	0.75	0.05	0.68	0.89	354
Hydrated—Hidratado	0.88	0.12	0.7	1.17	211

**TABLE 3.** Numbers of male yellowfin in various histological subclasses.  
**TABLA 3.** Número de aletas amarillas machos en varias subclases histológicas.

Area	Year/quarter	Immature	Mature			Total
			Activity uncertain	Active		
		Nonspawning		Spawning		
Area	Año/trimestre		Inmaduros		Maduros	
		Actividad desconocida		Activos		
			No en puesta	En puesta		
1	88/3	30			2	0
1	89/1	9	1	0	0	10
2	87/4	14	25	1	29	69
2	88/1	3	2	2	9	16
2	88/2	42	76	9	258	385
2	88/3	6	11	3	56	76
2	88/4	5	15	0	109	129
2	89/1	25	10	2	143	180
2	89/2	29	13	1	385	428
2	89/3	18	12	1	291	322
3	87/4	92	58	10	133	293
3	88/1	115	77	7	133	332
3	88/2	161	105	26	224	516
3	88/3	233	65	33	371	702
3	88/4	159	39	9	357	564
3	89/1	145	30	7	643	825
3	89/2	262	22	5	411	700
3	89/3	305	48	28	421	802
4	87/4	28	3	0	5	36
4	88/1	13	22	4	62	101
4	88/2	24	3	0	5	32
4	88/3	95	4	1	20	120
4	88/4	179	4	0	30	213
4	89/1	57	3	0	71	131
4	89/2	14	0	0	0	14
4	89/3	44	0	0	3	47
Total		2107	650	149	4171	7077

**TABLE 4.** Richards model parameters for predicting female yellowfin maturity from length, with estimates of length at 50% maturity.

**TABLA 4.** Parámetros del modelo de Richards para predecir la madurez de aletas amarillas hembra a partir de la longitud, con estimaciones de longitud al 50% de madurez.

Area	Period	<i>K</i>	cv	<i>x*</i>	cv	<i>m</i>	cv	Pseudo <i>r</i> <sup>2</sup>	<i>n</i>	50% mature	95% CI
Area	Período	<i>K</i>	cv	<i>x*</i>	cv	<i>m</i>	cv	Seudo <i>r</i> <sup>2</sup>	<i>n</i>	50% maduro	IC 95%
2	1	0.091	0.258	75.244	0.082	1.045	0.761	0.973	608	79.1	75.3-82.8
2	2	0.182	0.132	89.824	0.013	3.001	0.167	0.996	1048	87.6	83.1-92.1
2	1 + 2	0.128	0.068	84.447	0.012	1.929	0.124	0.994	1656	84.7	81.7-87.7
3	1	0.046	0.102	86.674	0.017	0.904	0.172	0.961	1896	95.4	89.5-101.3
3	2	0.068	0.118	95.286	0.023	1.492	0.180	0.993	2785	98.1	93.5-102.7
3	1 + 2	0.049	0.069	87.581	0.020	0.858	0.154	0.997	4678	96.1	92.5-99.7
2 + 3	1	0.057	0.107	85.261	0.016	1.102	0.148	0.960	2504	91.1	85.8-96.4
2 + 3	2	0.070	0.071	89.277	0.016	1.252	0.131	0.997	3833	93.3	90.6-96.0
2 + 3	1 + 2	0.056	0.077	84.508	0.021	0.871	0.181	0.996	6337	91.8	88.6-95.0

**TABLE 5.** Richards model parameters for predicting male yellowfin maturity from length, with estimates of length at 50% maturity.

**TABLA 5.** Parámetros del modelo de Richards para predecir la madurez de aletas amarillas machos a partir de la longitud, con estimaciones de longitud al 50% de madurez.

Area	Period	<i>K</i>	cv	<i>x*</i>	cv	<i>m</i>	cv	Pseudo <i>r</i> <sup>2</sup>	<i>n</i>	50% mature	95% CI
Area	Período	<i>K</i>	cv	<i>x*</i>	cv	<i>m</i>	cv	Seudo <i>r</i> <sup>2</sup>	<i>n</i>	50% maduro	IC 95%
2	1	0.143	0.186	53.202	0.041	0.684	0.819	0.982	546	56.6	50.5-62.7
2	2	0.083	0.144	49.392	0.046	0.052	0.873	0.948	1059	57.6	50.7-64.5
2	1 + 2	0.095	0.065	49.575	0.012	0.011	0.804	0.974	1605	56.9	50.3-63.5
3	1	0.094	0.187	68.116	0.033	1.576	0.302	0.988	1843	69.9	64.9-74.9
3	2	0.149	0.132	75.744	0.018	2.733	0.167	0.995	2891	73.8	70.6-76.9
3	1 + 2	0.119	0.109	72.834	0.019	2.233	0.155	0.996	4734	72.1	69.2-74.9
2 + 3	1	0.084	0.136	63.586	0.039	1.348	0.295	0.989	2389	66.5	61.1-71.9
2 + 3	2	0.126	0.121	71.958	0.021	2.425	0.175	0.994	3950	70.7	66.2-75.2
2 + 3	1 + 2	0.106	0.122	69.037	0.026	2.028	0.199	0.993	6339	69.0	64.4-73.6

**TABLE 6.** Statistical comparisons of whether the sample regression functions indicated, and given in Table 4, estimate the same population regression function.

**TABLA 6.** Comparaciones estadísticas de que si las funciones de regresión de la muestra indicadas, y detalladas en la Tabla 4, estiman la misma función de regresión de la población.

Area	Period—Período	<i>F</i>	<i>P</i>
2	1 vs. 2	14.52	<0.0005
3	1 vs. 2	9.19	<0.0005
2 + 3	1 vs. 2	9.11	<0.0005
2 vs. 3	1	6.19	<0.001
2 vs. 3	2	7.50	<0.0005
2 vs. 3	1 + 2	7.28	<0.0005

**TABLE 7.** Statistical comparisons of whether the sample regression functions indicated, and given in Table 5, estimate the same population regression function.

**TABLA 7.** Comparaciones estadísticas de que si las funciones de regresión de la muestra indicadas, y detalladas en la Tabla 5, estiman la misma función de regresión de la población.

Area	Period—Período	<i>F</i>	<i>P</i>
2	1 vs. 2	6.82	<0.0025
3	1 vs. 2	7.43	<0.0025
2 + 3	1 vs. 2	6.13	<0.005
2 vs. 3	1	5.51	<0.01
2 vs. 3	2	7.70	<0.0025
2 vs. 3	1 + 2	5.59	<0.01

**TABLE 8.** Analysis of the effect of tissue sample location within the ovaries of yellowfin on oocyte density (number of hydrated oocytes per unit sample weight).

**TABLA 8.** Análisis del efecto del lugar de muestreo de tejido en el ovario sobre la densidad de los ovocitos (número de ovocitos hidratados por peso de unidad de muestreo).

Position	Tissue sample location			<i>n</i>	Oocyte density	
	Lobe	Plane of section			Mean	S.D.
		Longitudinal	Cross			
Posición	Lugar de muestreo de tejido			<i>n</i>	Densidad de los ovocitos	
	Lóbulo	Plano de sección			Promedio	D.E.
		Longitudinal	Transversal			
1	Left—Izq.	Caudal	Internal & external	10	1902.6	687.4
2	Left—Izq.	Medial	External	10	1990.2	732.7
3	Left—Izq.	Medial	Internal	10	2084.0	758.5
4	Left—Izq.	Rostral	External	10	1870.0	746.3
5	Right—Derecho	Medial	Internal	10	2171.0	745.8
Analysis of variance at five locations						
Source	DF	SS	MS	<i>F</i>	<i>P</i>	
Análisis de varianza en cinco localidades						
Fuente	DF	SS	MS	<i>F</i>	<i>P</i>	
Position—Posición	4	630,250	157,562	0.29	0.882	
Error	45	24,281,672	539,593			
Total	49	24,911,922				



**TABLE 9.** Power function parameters for predicting yellowfin batch fecundity from length, and predicted estimates of batch fecundity ( $\times 10^6$ ) for a 1250-mm female.

**TABLA 9.** Parámetros de la función de potencia para predecir la fecundidad por camada del aleta amarilla a partir de la longitud, y estimaciones predichas de esa fecundidad ( $\times 10^6$ ) para una hembra de 1250 mm.

Area	Period	<i>a</i>	<i>cv</i>	<i>b</i>	<i>cv</i>	Pseudo $r^2$	<i>n</i>	Batch fecundity	95% CI
Area	Período	<i>a</i>	<i>cv</i>	<i>b</i>	<i>cv</i>	Seudo $r^2$	<i>n</i>	Fecundidad por camada	IC 95%
2	1	0.000209	9.837	3.178160	0.398	0.15	72	1.454	1.002-1.906
2	2	0.005766	2.801	2.788658	0.153	0.30	104	2.495	2.252-2.738
3	2	0.009205	3.546	2.753390	0.190	0.31	74	3.098	2.752-3.444
1	1 + 2	0.020882	4.410	2.647521	0.244	0.32	41	3.303	2.811-3.795
2	1 + 2	0.000562	2.742	3.111950	0.114	0.41	176	2.439	2.242-2.636
3	1 + 2	0.056848	3.072	2.488103	0.181	0.27	86	2.885	2.585-3.185
4	1 + 2	0.031480	9.038	2.542859	0.511	0.19	42	2.361	1.757-2.965
1-4	1 + 2	0.0003747	0.371	3.180758	0.047	0.35	345	2.656	2.516-2.796

**TABLE 10.** Statistical comparisons of whether the sample regression functions indicated, and given in Table 9, estimate the same population regression function.

**TABLA 10.** Comparaciones estadísticas de que si las funciones de regresión de la muestra indicadas, y detalladas en la Tabla 9, estiman la misma función de regresión de la población.

Area	Period—Período	<i>F</i>	<i>P</i>
2	1 vs. 2	41.65	<0.0005
2 vs. 3	2	11.84	<0.0005
1 vs. 2 vs. 3 vs. 4	1 + 2	6.94	<0.0005

**TABLE 11.** Fraction of mature yellowfin females spawning per day.  
**TABLA 11.** Fracción de aletas amarillas maduras desovando por día.

Area	Year/Quarter	Number of females			Fraction spawning per day		
		Mature	Active	Mature	95% C.I.	Active	95% C.I.
Area	Año/Trimestre	Número de hembras			Fracción desovando por día		
		Maduras	Activas	Maduras	I.C. 95%	Activas	I.C. 95%
2	87/4	43	35	0.77	0.64-0.89	0.94	0.87-1.0
2	88/1	15	9	0.4	0.15-0.65	0.67	0.36-0.97
2	88/2	245	206	0.74	0.69-0.80	0.88	0.84-0.93
2	88/3	54	46	0.80	0.69-0.90	0.94	0.86-1.0
2	87/4-88/3	357	296	0.74	0.69-0.78	0.89	0.86-0.93
2	88/4	99	88	0.78	0.70-0.86	0.88	0.81-0.94
2	89/1	118	94	0.68	0.59-0.76	0.85	0.78-0.92
2	89/2	275	256	0.82	0.78-0.87	0.88	0.84-0.92
2	89/3	235	231	0.90	0.86-0.94	0.92	0.88-0.95
2	88/4-89/3	727	669	0.82	0.79-0.85	0.89	0.87-0.91
2	87/4-89/3	1084	965	0.79	0.77-0.82	0.89	0.87-0.91
3	87/4	153	100	0.54	0.46-0.62	0.82	0.74-0.90
3	88/1	128	88	0.62	0.53-0.70	0.90	0.83-0.96
3	88/2	154	115	0.52	0.44-0.60	0.70	0.61-0.78
3	88/3	250	163	0.53	0.47-0.59	0.82	0.76-0.88
3	87/4-88/3	685	466	0.55	0.51-0.59	0.80	0.77-0.84
3	88/4	207	168	0.70	0.64-0.76	0.86	0.81-0.92
3	89/1	461	381	0.66	0.62-0.71	0.80	0.76-0.84
3	89/2	250	178	0.55	0.49-0.61	0.78	0.71-0.84
3	89/3	278	173	0.49	0.43-0.54	0.78	0.72-0.84
3	88/4-89/3	1196	900	0.61	0.58-0.63	0.80	0.78-0.83
3	87/4-89/3	1881	1366	0.58	0.56-0.61	0.80	0.78-0.83

**TABLE 12.** Von Bertalanffy model parameters for predicting fraction of mature yellowfin females spawning per day from length.  
**TABLA 12.** Parámetros del modelo de von Bertalanffy para predecir la fracción de aletas amarillas hembra maduras desovando por día a partir de longitud

Area	Period	$Y_B$	cv	$K$	cv	$x_0$	cv	Pseudo $r^2$	$n$
Area	Período	$Y_B$	cv	$K$	cv	$x_0$	cv	Seudo $r^2$	$n$
2	1	0.869	0.068	0.048	0.285	63.689	0.055	0.79	357
2	2	0.951	0.067	0.043	0.289	65.233	0.065	0.87	727
2	1 + 2	0.920	0.048	0.042	0.227	61.747	0.055	0.90	1084
3	1	0.613	0.107	0.043	1.336	37.753	1.212	0.30	685
3	2	0.646	0.036	0.058	0.387	55.518	0.146	0.79	1196
3	1 + 2	0.641	0.039	0.052	0.375	53.076	0.158	0.80	1881
2 + 3	1	0.677	0.052	0.067	0.470	57.259	0.127	0.58	1042
2 + 3	2	0.747	0.018	0.051	0.658	59.183	0.092	0.87	1923
2 + 3	1 + 2	0.742	0.034	0.046	0.228	54.892	0.086	0.92	2965

**TABLE 13.** Statistical comparisons of whether the sample regression functions indicated, and given in Table 12, estimate the same population regression function.

**TABLA 13.** Comparaciones estadísticas de que si las funciones de regresión de la muestra indicadas, y detalladas en la Tabla 12, estiman la misma función de regresión de la población.

Area	Period—Período	<i>F</i>	<i>P</i>
2	1 vs. 2	2.58	>0.05
3	1 vs. 2	2.73	>0.05
2 + 3	1 vs. 2	2.94	>0.05
2 vs. 3	1	3.65	<0.05
2 vs. 3	2	3.42	<0.05
2 vs. 3	1 + 2	3.79	<0.05

**TABLE 14.** Sex ratios of yellowfin.

**TABLA 14.** Proporciones de sexos de aletas amarillas.

Length (cm)	Number observed		Percent male	Chi-square
	Male	Female		
Longitud (cm)	Número observado		Porcentaje macho	Ji cuadrado
	Machos	Hembras		
50.0-54.9	166	230	41.9	10.35*
55.0-59.9	280	292	49.0	0.25
60.0-64.9	314	316	49.8	0.01
65.0-69.9	307	303	50.3	0.03
70.0-74.9	304	274	52.6	1.56
75.0-79.9	307	283	52.0	0.98
80.0-84.9	242	279	46.4	2.63
85.0-89.9	260	243	51.7	0.58
90.0-94.9	253	235	51.8	0.67
95.0-99.9	199	203	49.5	0.04
100.0-104.9	186	206	47.4	1.02
105.0-109.9	201	210	48.9	0.20
110.0-114.9	224	206	52.1	0.76
115.0-119.9	165	152	52.1	0.54
120.0-124.9	156	140	52.7	0.87
125.0-129.9	132	105	55.7	3.08
130.0-134.9	119	99	54.6	1.84
135.0-139.9	122	79	60.7	9.20*
140.0-144.9	87	44	66.4	14.12*
145.0-149.9	80	44	64.5	10.46*
150.0-154.9	9	3	75.0	3.08
155.0-159.9	5	1	83.3	2.83

\**P*<0.05

BIOLOGIA REPRODUCTORA DEL ATUN ALETA AMARILLA (*THUNNUS ALBACARES*)  
EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL

por

Kurt M. Schaefer

## RESUMEN

Se investigó la biología reproductora del atún aleta amarilla, *Thunnus albacares*, mediante el muestreo de 19.990 ejemplares capturados por barcos cerqueros en todas partes del Océano Pacífico oriental entre octubre de 1987 y septiembre de 1989. El examen histológico de los ovarios de 7.121 hembras y testículos de 7.077 machos formó la base para las estimaciones de las características reproductoras por longitud. El desove fue general entre 26°N y 14°S y desde el litoral hasta 140°O, el extremo occidental de la pesquería. Entre 0° y 20°N ocurrió continuamente durante todo el año, sin variaciones estacionales marcadas en su intensidad. Al norte de 20°N tuvo lugar principalmente entre julio y noviembre, cuando la temperatura superficial del mar (TSM) superaba los 24°C. Al sur de 0° ocurrió entre noviembre y febrero, igualmente cuando las TSM superaban los 24°C. Las proporciones de hembras reproductivamente activas encontradas en un área estaban correlacionadas con las TSM mensuales. El 85,3% del desove ocurrió entre 26°C y 30°C. El desove ocurre casi exclusivamente de noche, entre las 2200 y 0600 horas. Para los peces capturados entre 0° y 20°N, la longitud estimada a la cual el 50% de los peces eran maduros fue significativamente menor para los machos (69 cm) que para las hembras (92 cm). En el caso de peces de ambos sexos capturados entre 0° y 20°N, esta longitud fue menor para peces capturados al oeste de 110°O. La fecundidad por camada media estimada, basada en conteos de ovocitos en etapas de núcleo migratorio e hidratada, fue 2,5 millones de ovocitos, o 67,3 ovocitos por gramo de peso del pez. Se descubrieron diferencias espaciotemporales significativas en las relaciones entre fecundidad por camada y longitud. La fracción de hembras maduras con folículos postovulatorios era 0,66, indicando que una hembra típica desova cada 1,52 días. La fracción de hembras maduras capturadas entre 0° y 20°N con folículos postovulatorios fue significativamente mayor al oeste de 110°O (0,79) que al este del mismo (0,58), señalando que las tasas de desove sean quizá más elevadas al oeste de 110°O. Había una relación no lineal positiva entre la fracción de hembras maduras desovando por día y longitud. Proporciones de sexos basadas en información histológica indicaron que la proporción de sexos general fue 1:1. Sin embargo, hubo una preponderancia de hembras en el intervalo de longitud de 50 a 54,9 cm, y una preponderancia de machos en los intervalos de más de 134,9 cm.

**Palabras clave:** FECUNDITY, HISTOLOGY, MATURITY, PACIFIC OCEAN, REPRODUCTIVE BIOLOGY, SPAWNING, *THUNNUS ALBACARES*, YELLOWFIN TUNA

## INTRODUCCION

El atún aleta amarilla, *Thunnus albacares*, especie oceánica epipelágica de la familia de los Scombridae (Collette y Nauen, 1983), se encuentra distribuido por todos los mares tropicales y subtropicales del mundo. Es la especie de atún preferida para enlatar, y es el blanco principal de la pesquería atunera con red de cerco en el Océano Pacífico oriental (OPO). La pesquería de aleta amarilla en el OPO es una de las más importantes del mundo; entre 1980 y 1994 la captura anual ha variado entre unas 95.125 y 289.315 toneladas, con un promedio de 216.300 toneladas, o un 25% de la producción anual a nivel mundial en los últimos años (Joseph, 1996; Anónimo, 1997: Tabla 1).

Comprender y cuantificar el potencial reproductor del atún aleta amarilla es de gran importancia en los modelos de dinámica de poblaciones y modelos de manejo para esta especie. Se han publicado los

resultados de investigaciones de varios aspectos de la biología reproductora del atún aleta amarilla en el OPO (Wild, 1994), pero la mayoría de estos estudios no usaron metodologías precisas, tal como el examen histológico de tejido gonadal, y no proporcionan información adecuada para usar en la evaluación de los stocks.

Información exacta sobre la biología reproductora del atún aleta amarilla, junto con estimaciones de abundancia por longitud o edad, debería posibilitar la evaluación del efecto de la pesca sobre el potencial reproductor de la población y contribuir a la comprensión del vínculo entre desove y reclutamiento. Ya que los aletas amarillas en el OPO no se mezclan completamente (Joseph *et al.*, 1964; Schaefer, 1992), es importante evaluar el grado de variación en las características reproductoras espaciotemporales. Para poder estimar la producción potencial de huevos para la especie en el OPO son necesarias estimaciones del esfuerzo reproductor anual o fecundidad que abarcan el rango de tamaños de los especímenes.

Un proyecto piloto ideado para verificar la utilidad de técnicas histológicas y otras metodologías modernas (Schaefer, 1996) estableció las bases para la investigación a gran escala descrita en este trabajo de las características reproductoras por longitud de atunes aleta amarilla en todas partes del OPO.

Las metas del trabajo fueron clasificar, por condición reproductora, aletas amarillas de ambos sexos representativos de todos los tamaños capturados en la pesca con red de cerco en el OPO a fin de definir, con precisión: (1) la dinámica espaciotemporal del desove; (2) el calendario de maduración; (3) la fecundidad por camada; (4) la frecuencia de desove; (5) las proporciones de sexos.

## MATERIALES Y METODOS

### **Muestreo**

Se obtuvieron gónadas de atunes aleta amarilla de toda el área cubierta por la pesquería con red de cerco en el OPO entre octubre de 1987 y septiembre de 1989 (Figura 1). Observadores científicos de la CIAT a bordo de barcos cerqueros para reunir datos sobre delfines muestrearon las gónadas de 15.336 aletas amarillas en 150 viajes de pesca. Técnicos de la CIAT obtuvieron gónadas de 5.660 aletas amarillas adicionales capturados al norte de 17°N en plantas enlatadoras en Ensenada, Baja California (México), y Terminal Island, California (EE.UU.).

En el programa de muestreo en el mar los observadores colectaron en cada viaje las gónadas de unos 10 machos y 10 hembras de cada intervalo de 10 cm de longitud furcal (LF) entre 50 y 150 cm. En todo caso posible se muestreó 10 peces o más de cada lance. Cada pez fue medido con calibre al centímetro más cercano. Se extrajeron las gónadas, se determinó el sexo, y se cortó una sección central de aproximadamente 1 cm de largo de una de las dos gónadas y se colocó en un frasco de 60 ml con formol neutro al 10%. Se puso en cada frasco una etiqueta de Nalgene Polypaper con la información de captura pertinente. Los ovarios fueron colocados en una bolsa de plástico con una copia de la etiqueta y congelados; los testículos fueron desechados. Para todos los lances de los que se obtuvo muestras de gónadas, se anotó la posición, fecha, y hora de captura, el tipo de lance (sobre delfines, objeto flotante, o atunes no asociados), y la temperatura superficial del mar (TSM).

En las plantas enlatadoras se muestreó cada mes 10 machos y 10 hembras de cada intervalo de longitud de 10 cm entre 50 y 150 cm LF. Se midió cada pez al centímetro más cercano. Se extrajeron las gónadas, se determinó el sexo, y los ovarios o testículos fueron colocados en una bolsa de plástico con una etiqueta identificadora y congelados. Se separaron los ovarios y testículos de 1.042 de los peces y se anotó si provenían del lado derecho o izquierdo del pez. Se obtuvo la posición, fecha, y hora de la captura, tipo de lance, y la TSM de los registros de cuadernos de bitácora de la CIAT.

### ***Posestratificación***

En la Figura 2 se ilustran las áreas utilizadas en los análisis espaciales de los parámetros reproductores del aleta amarilla. Fueron seleccionadas con base en las características oceanográficas físicas del OPO (Fiedler, 1992).

En la Figura 3 se presentan las frecuencias de longitud de machos y hembras capturados en cada una de estas áreas.

### ***Métodos anatómicos***

Cuando no se disponía de material histológico, se evaluó la actividad reproductora de las hembras a partir de características anatómicas. Se realizó esta clasificación con un sistema de etapas basado en el diámetro de los ovocitos de la moda más avanzada y datos histológicos (ver próxima subsección) de las mismas hembras (Tabla 2). En el laboratorio, los ovarios congelados fueron descongelados, secados con papel secante, y pesados al centígramo más cercano en una báscula electrónica marca Mettler. Se usaron pruebas de contingencia de ji cuadrado para comparar las distribuciones de los diámetros de los ovocitos de muestras de tejido de las regiones rostral, media, y caudal de ambos ovarios de 30 peces. Dado que no se descubrió ninguna diferencia significativa ( $P > 0,05$ ), se midieron ovocitos de una muestra de tejido de aproximadamente 1 g de la región media del ovario derecho o izquierdo al 0,033 mm más cercano bajo un aumento de 30X con un micrómetro ocular montado en un microscopio estereoscópico de disección modelo Nikon SMZ-10. Se determinó el diámetro promedio (eje aleatorio) de 20 ovocitos por pez (con ovocitos  $> 0,10$  mm) en la moda más avanzada de ovocitos presente. Se hizo un corte longitudinal y se examinó el lumen del ovario con microscopio para detectar la presencia de ovocitos hidratados residuales, indicadores de actividad de desove reciente.

Se seleccionó un ovario representativo en cada una de las etapas de ovogénesis que ocurren durante un período de 24 horas en aletas amarillas reproductivamente activos, se midió el diámetro de 500 ovocitos  $> 0,2$  mm de cada ovario al 0,033 mm más cercano, y se graficaron las distribuciones de las frecuencias. Se tomaron fotomicrografías de un solo ovocito del grupo modal de ovocitos mayor de cada ovario.

### ***Métodos histológicos***

Se fijó en cera de parafina una porción de cada muestra de tejido gonadal conservado, se seccionó en aproximadamente 6  $\mu\text{m}$ , y se tiñó primero con hematoxilina de Harris y luego con eosina. Las secciones fueron examinadas con microscopio de luz tipo Nikon Optiphot. Se realizó la fotomicroscopía con un accesorio fotográfico Nikon Microflex HFX-II y película Kodak T-max 100.

### ***Clasificación de las hembras***

La clasificación histológica de los ovarios de aleta amarilla se basó en el sistema de Hunter y Macewicz (1985a), modificado por Schaefer (1996). Se considera asíncrono el ovario del aleta amarilla porque están presentes en el mismo simultáneamente ovocitos en varias etapas de desarrollo (Wallace y Selman, 1981). Para cada ovario, se clasificó a los ovocitos en la moda más desarrollada como (1) sin yema, (2) con yema temprana, (3) con yema avanzada, (4) en etapa de núcleo migratorio, o (5) hidratados (Figura 4). Se clasificó a los folículos postovulatorios identificados en los ovarios en uno de tres grupos de edad (0 horas,  $< 12$  horas, o  $> 12$  horas) (Figura 5). Se limitó la identificación de atresia alfa ( $\alpha$ ) a los ovocitos con yema avanzada. Se clasificó a los ovarios en una de tres categorías de atresia  $\alpha$  (ninguna,  $< 50\%$ , o  $> 50\%$ ) y presencia o ausencia de atresia beta ( $\beta$ ) (Figura 6). Se usaron los análisis histológicos de los ovarios para estimar la madurez y la etapa de actividad reproductora de hembras individuales (Tabla 1).

Se clasificó de activas a las hembras cuando el ovario contenía ovocitos con yema avanzada, y había poca o ninguna atresia presente. A continuación se clasificó a las hembras activas, usando criterios histológicos adicionales, en clases en y sin desove. Aquellas hembras cuyos ovarios mostraban indicios de desove anterior (folículos postovulatorios presentes) o inminente (ovocitos hidratados o de núcleo migratorio presentes), fueron clasificadas como en desove, mientras que aquellas cuyos ovarios no mostraban ningún indicio de desove anterior o inminente fueron clasificadas como sin desove. Se estima la fracción de desove por día a partir de la proporción de hembras maduras con folículos postovulatorios presentes en los ovarios. Se estima un índice de la tasa de desove a partir de la proporción de hembras activas clasificadas como en desove. Se estimó también el desempeño de desove, evaluando la cantidad de hembras cuyos ovarios mostraban más de una etapa de desove, por ejemplo, ovocitos de núcleo migratorio o hidratados y también folículos postovulatorios presentes.

Hembras con ovarios clasificados histológicamente como inactivos pueden ser maduras o inmaduras, ya que una hembra activa madura puede resorber el ovario y volver a una condición inactiva. La clasificación histológica utilizada para los ovarios inactivos brinda la mejor oportunidad para distinguir entre las condiciones de madurez e inmadurez. La clase inactiva-madura incluyó ovarios con evidencia histológica de actividad reproductora previa. Ovarios con ovocitos en etapas de desarrollo de sin yema o con yema temprana también contenían atresia  $\alpha$  de ovocitos con yema, y/o atresia  $\beta$ . También incluidos en esta clase fueron los ovarios con ovocitos con yema avanzada, más del 50% de los cuales eran atréticos (atresia mayor). La clase inmadura consiste de hembras cuyos ovarios contenían ovocitos sin yema o con yema temprana, pero ningún indicio de atresia.

### ***Clasificación de los machos***

Se usaron análisis histológicos de los testículos para estimar las etapas de madurez y actividad reproductora para machos individuales (Tabla 3). Los testículos del aleta amarilla son considerados de tipo con espermatogonia no restringida, ya que la distribución de espermatogonias puede ocurrir a todo lo largo del túbulo (Grier, 1981). La clasificación histológica de los testículos de aleta amarilla se basó en el grado de espermatogénesis descrito por Grier (1981) y una modificación del sistema de Schaefer (1996). Para cada testículo, la etapa más avanzada de desarrollo testicular con respecto a la maduración del esperma fue anotada para la porción del testículo dentro de los compartimientos germinales de los lóbulos. Las etapas cuya abundancia relativa en los quistes fue distinguida y anotada fueron: espermatogonia, espermatocitos, espermátidos, y espermatozoa (Figura 7). También se determinó la presencia o ausencia de espermatozoa en los túbulos seminíferos y la cantidad relativa o ausencia de esperma en el conducto deferente, el conducto de esperma longitudinal central (*vas deferens*) (Figura 8).

La evidencia histológica de puesta reciente en los machos aparentemente puede ser detectada hasta solamente unas 12 horas después del evento (Schaefer, 1996). Se clasificó de inmaduros a los machos sin esperma en el conducto deferente. Se clasificó a los machos maduros usando los criterios siguientes: actividad desconocida – conducto de esperma relativamente lleno de esperma y hora de muestreo entre las 1201 y 2400 h; sin puesta activa – conducto de esperma relativamente lleno de esperma y hora de muestreo entre las 0001 y 1200 h; puesta activa – conducto de esperma parcialmente vacío y hora de muestreo entre las 0001 y 1200 h.

### ***Fecundidad por camada***

Se define la fecundidad por camada para las hembras como el número de ovocitos de núcleo migratorio o hidratados en el ovario (Hunter *et al.*, 1985). Para cada hembra se contaron los ovocitos en estas categorías en dos submuestras de unos 0,05 g cada uno, pesados al 0,1 mg más cercano. No se usaron ovarios para la estimación de la fecundidad por camada si se identificaron mediante examen

histológico folículos postovulatorios de %12 h de edad, o se observaron ovocitos hidratados sueltos en el lumen del ovario.

Cada una de las dos submuestras arrojó una estimación de la fecundidad por camada para cada hembra, calculada del producto del número de ovocitos de núcleo migratorio o hidratados por unidad de peso de la submuestra y el peso total de los ovarios. El promedio de estas dos estimaciones es la fecundidad por camada estimada para cada pez. El peso de cada pez usado para estimar la fecundidad por camada fue estimado con la relación peso-longitud de Chatwin (1959) para derivar una relación fecundidad por camada-peso y calcular la fecundidad relativa (ovocitos por gramo de peso del cuerpo).

### ***Proporciones de sexos***

Los análisis de las proporciones de sexos se basan en las muestras tomadas en el mar solamente, de lances de red de cerco en los cuales se muestreó un mínimo de 10 peces. Se determinó el sexo de los peces mediante un examen con microscopio de luz de secciones histológicas de las gónadas.

## **RESULTADOS**

### ***Patrones espaciotemporales del desove***

Se usaron datos de 4.701 hembras maduras en la descripción de los patrones espaciotemporales del desove. En la Figura 9 se presenta la distribución del desove desde octubre de 1987 hasta septiembre de 1989. El desove fue general desde 26°N hasta 14°S y desde la costa hasta al menos 140°O. En la Figura 10 se presentan las distribuciones trimestrales del desove para los dos años combinados. Estos datos indican que ocurre desove durante todo el año en las Áreas 2 y 3, entre 0° y 20°N. Para el Área 1, al norte de 20°N, los datos indican que el desove tiene lugar principalmente desde julio hasta diciembre, aunque algunos peces están reproductivamente activos desde marzo hasta junio. El punto más norteño donde se capturaron aletas amarillas reproductivamente activos fue 26°11'N-113°09'O. Los datos del Área 4, al sur de 0°, son escasos debido al bajo nivel de esfuerzo de pesca en esta región durante varios meses. En dicha área parece haber ocurrido actividad de desove considerable durante enero y febrero, y algunas hembras capturadas en noviembre y diciembre de 1988 estaban reproductivamente activas. El punto más sureño donde se capturaron aletas amarillas reproductivamente activos fue 13°45'S-83°04'O. El área principal para la captura de aletas amarillas reproductivamente activos en el Área 4 fue entre 10°S y 14°S y 82°O y 90°O.

En la Figura 11 se ilustran las TSM mensuales medias y las proporciones de hembras maduras reproductivamente activas, por área. Para el Área 1, las tendencias estacionales de las TSM parecen ser bastante variables, pero corresponden estrechamente con los niveles de actividad reproductora. El desove del aleta amarilla en esta área está limitado generalmente a los meses con TSM superiores a los 25°C. Sin embargo, también ocurrió un desove limitado durante meses con TSM medias bajas, de hasta 22° a 23°C. Hay una correlación significativa entre las TSM y la proporción reproductivamente activa ( $r = 0,82, P < 0,001$ ). En el Área 2, donde la proporción mensual media de actividad reproductora es 0,67, las TSM medias mensuales muestran una variabilidad considerable, fluctuando entre unos 24° y 29°C. Hay una correlación significativa entre la TSM y la proporción reproductivamente activa ( $r = 0,83, P < 0,001$ ). En el Área 3, donde la proporción mensual media de actividad reproductora es 0,60, las TSM medias mensuales muestran menos variabilidad, fluctuando entre unos 26° y 29°C. Hay una correlación significativa entre la TSM y la proporción reproductivamente activa ( $r = 0,51, P < 0,01$ ). Para el Área 4, aunque los datos son limitados, parece que los períodos de desove corresponden con las TSM medias máximas, 24° a 26°C. Hay una correlación significativa entre la TSM y la proporción reproductivamente activa ( $r = 0,58, P < 0,005$ ).



En la Figura 12 se presentan las TSM a las cuales se muestreó aletas amarillas y aquéllas a las cuales ocurrió desove. Las hembras clasificadas como en desove en estos análisis hubieran desovado dentro de unas pocas horas, ya que sus ovarios contenían ovocitos de núcleo migratorio o hidratados, o habían desovado en las 24 horas precedentes, fenómeno indicado por la presencia de folículos postovulatorios. Aunque ocurrió algún desove entre 21,5° y 30,5°C, el 85,3% tuvo lugar entre 26,0° y 30,0°C. La pesquería de aleta amarilla en el OPO se concentra en las región con las TSM más altas, y por lo tanto las TSM en las áreas donde ocurre desove están obviamente correlacionadas con el éxito de la pesca. Sin embargo, se capturaron cantidades considerables de hembras maduras en los extremos norte y sur de la pesquería, donde las TSM estaban por debajo de los 25,0°C y no había casi ninguna actividad reproductora (Figuras 11 y 12).

### **Longitud de madurez**

Se ajustó la función de Richards (1959), con  $Y_{\infty} = 1$ , a cada conjunto de datos no transformados de proporciones maduras correspondientes a aletas amarillas de ambos sexos en cada intervalo de 5 cm, usando un procedimiento de regresión no lineal ponderado:

$$Y_x = [1 - (1 - m)e^{-K(x - x_*)}]^{1/(1 - m)}$$

donde  $Y_x$  = proporción madura en longitud  $x$ , and  $K$ ,  $x_*$ , y  $m$  son parámetros. La ponderación usada consistió de la recíproca de la varianza alrededor de las proporciones en cada intervalo de longitud.

En la Tablas 4 y 5 se detallan los parámetros del modelo de Richards derivados para cada conjunto de datos, con estimaciones de la longitud al 50% de madurez e intervalos de confianza de 95%, usando la predicción inversa para un solo punto (Seber y Wild, 1989), para hembras y machos, respectivamente. Para ambos sexos y períodos, las longitudes estimadas al 50% de madurez son menores en el Área 2 que en el Área 3. Las longitudes estimadas al 50% de madurez son mayores en el período 2 que en el período 1 en las áreas individuales y para las áreas combinadas, aunque los intervalos de confianza de 95% se sobrepone considerablemente alrededor de esas estimaciones. Se usó una estadística aproximada de razón de  $F$  (Zar, 1974) para comprobar las hipótesis nulas de que las funciones de regresión de la muestra, detalladas en las Tablas 4 y 5, están estimando las mismas funciones de regresión de la población. Para hembras y machos, las funciones de regresión de la muestra para los dos períodos correspondientes a las dos áreas separadas y combinadas, y para las dos áreas correspondientes a los dos períodos separados y combinados, no estiman las mismas funciones de regresión de la población (Tablas 6 y 7).

Se ajustaron las funciones de Richards, logística, de Gompertz, y von Bertalanffy (Seber y Wild, 1989), con  $Y_{\infty} = 1$ , a los datos combinados no transformados de proporciones de hembras maduras en cada intervalo de 5 cm, usando un procedimiento de regresión no lineal ponderado. Se seleccionó la siguiente función de Gompertz como el mejor ajuste con el menor número de parámetros, con base en una estadística aproximada de razón de  $F$  (Schnute, 1981):

$$Y_x = e^{-e^{-K(x - x_*)}}$$

donde  $Y_x$  = proporción madura en longitud  $x$ ,  $K = 0.059347$ , and  $x_* = 85.901241$ . La curva de Gompertz describe bien la relación entre longitud y la proporción estimada de hembras maduras (Figura 13). La longitud mínima de madurez sexual observada en las hembras fue 59 cm. Al principio, la proporción madura aumenta paulatinamente hasta justo antes de la longitud estimada al 50% de madurez (92,1 cm), en cual punto la proporción madura se incrementa rápidamente con respecto a longitud. A partir

de ese punto se observa una reducción en la tasa de madurez, con el 90% de las hembras estimadas maduras a los 123,9 cm.

Se ajustaron las funciones de Richards, logística, de Gompertz, y von Bertalanffy (Seber y Wild, 1989), con  $Y_{\infty} = 1$ , a los datos combinados no transformados de proporciones de machos maduros en cada intervalo de 5 cm, usando un procedimiento de regresión no lineal ponderado. Se seleccionó la función de Richards como el mejor ajuste con el menor número de parámetros, con base en una estadística aproximada de razón de  $F$  (Schnute, 1981). La curva de Richards describe bien la relación entre longitud y la proporción estimada de machos maduros (Figura 14). Los machos maduran a tamaño menor que las hembras. La longitud mínima de madurez sexual en los machos es menos de 50 cm. Ocurre un aumento rápido en la proporción madura hasta la longitud de 50% de madurez (69,0 cm), y se estima que el 90% de los machos son maduros a los 89,8 cm. Para los datos combinados de las áreas 2 y 3 en el bienio, la longitud estimada de 50% de madurez, predicha por las ecuaciones de Richards, fue significativamente menor para los machos (69,0 cm) que para las hembras (91,8 cm) (Tablas 4 y 5).

### ***Fecundidad por camada***

Los ovocitos de núcleo migratorio e hidratados pueden ser fácilmente distinguidos de los demás ovocitos por su mayor tamaño ( $\approx 0,75$  mm) y por su aspecto (Figura 15).

Inicialmente, fue necesario determinar si los ovocitos de núcleo migratorio e hidratados están distribuidos al azar en los ovarios de los aletas amarillas. Se comprobó mediante una comparación de la densidad de estos dos tipos de ovocitos en cinco lugares en los ovarios de 10 peces. Un análisis de varianza (ANOVA) (Tabla 8) no señaló ninguna diferencia significativa entre los lugares. Dos muestras de tejido de ovario, de aproximadamente 0,05 gramos, pesados al miligramo más cercano, fueron tomadas rutinariamente de la porción central de una lámina de la región media del ovario derecho o izquierdo de cada hembra adecuada para la estimación de la fecundidad por camada. En cada muestra se contaron de unos 50 a 300 ovocitos de núcleo migratorio o hidratados.

Los datos de fecundidad por camada consisten de dos años consecutivos de datos, octubre de 1987 a septiembre de 1988 (período 1) y octubre de 1988 a septiembre de 1989 (período 2). No se dispuso de muestras para todos los trimestres en años y áreas.

Se ajustó la siguiente ecuación de la función de potencia a cada conjunto de datos no transformados de fecundidad por camada y longitud, usando un procedimiento de regresión no lineal ponderado:

$$Y = aL^b$$

donde  $Y$  es la fecundidad por camada predicha y  $L$  es la longitud en milímetros. La ponderación usada consistió de la recíproca de la varianza alrededor de la fecundidad por camada promedio en cada intervalo de 5 cm de longitud.

En la Tabla 9 se presentan los parámetros estimados,  $a$  y  $b$ , para cada uno de los conjuntos de datos, con las estimaciones predichas e intervalos de confianza de 95% correspondientes a una hembra de 1250 mm. Las fecundidades por camada estimadas para una hembra de ese tamaño son menores en el período 1 que en el período 2 en el Área 2, y menores en el Área 2 que en la 3 en el período 2. Hay también ciertas diferencias geográficas aparentes para los dos períodos combinados entre las cuatro áreas, indicadas en las estimaciones predichas y los intervalos de confianza correspondientes (Tabla 9). Se usó una estadística aproximada de razón de  $F$  (Zar, 1974) para comprobar las hipótesis nulas de que las funciones de regresión de la muestra, detalladas en la Tabla 9, están estimando las mismas funciones de regresión de la población. Las funciones de regresión de la muestra para los dos períodos en el Área 2, para las Áreas 2 y 3 en el período 2, y para las cuatro áreas con los períodos combinados, no estiman

las mismas funciones de regresión de la población (Tabla 10).

Aunque existen algunas diferencias geográficas anuales estadísticamente significativas en las relaciones entre fecundidad por camada y longitud, el combinar los datos de las 345 hembras (Tabla 9; Figura 16) produce la ecuación siguiente para la fecundidad por camada del aleta amarilla en el OPO:

$$Y = 0.0003747L^{3.180758}$$

La distribución de los puntos de datos indica la alta variación en las estimaciones de la fecundidad por camada entre aletas amarillas de tamaño similar. Las estimaciones de la fecundidad por camada observada oscilaron entre 162.918 ovocitos para una hembra de 1180 mm y 8.026.026 ovocitos para una de 1460 mm. El tamaño promedio de las 345 hembras fue 1202 mm, y la fecundidad por camada promedio 2.502.066 ovocitos.

La función de potencia no lineal ponderada para las 345 hembras es preferible a una regresión lineal ponderada para la relación entre fecundidad por camada y longitud porque el error estándar de la estimación ( $s_{YX}$ ) fue menor, 1,01 contra 1,22. Esto indica que la precisión de la función de potencia ajustada es mayor para la predicción de la fecundidad por camada basada en la longitud que para la regresión lineal. Además, la función de potencia es preferible del punto de vista biológico porque la relación entre fecundidad y longitud, según la teoría y la evidencia empírica para numerosas especies de peces, no es lineal y debería aproximar una relación cúbica (Bagenal, 1968).

El modelo de regresión para las 345 hembras, expresado como función de potencia, fue evaluado además con respecto a la suficiencia del número de muestras de tejido procesado por hembra y el número de hembras incluidas, usando los procedimientos estadísticos de Hunter *et al.* (1992). El procedimiento para determinar la suficiencia de las dos submuestras de cada ovario utiliza la razón de la varianza del número de ovocitos contados entre muestras de tejido de peces individuales a la varianza alrededor de la línea general de regresión. Se obtuvo la varianza en cada pez de la densidad de ovocitos ( $s^2_e$ ) del término de error cuadrado medio (ECM) de un ANOVA para las dos muestras de tejido procesadas para cada una de las 345 hembras. La varianza alrededor de la línea de regresión ( $s^2_\xi$ ) proviene del término de ECM del análisis de regresión.  $\theta$ , definido como  $(s^2_e)/(s^2_\xi)$ , es 0,039 para estos datos. Esto indica que para las dos submuestras la varianza en cada muestra es solamente el 3,9% de la varianza alrededor de la línea de regresión. La varianza sobrante debida a submuestreo  $K = s^2_\xi/s^2_A = 1.04$  Esto indica que la varianza alrededor de la línea de regresión es unas 1,04 veces mayor que la de una ecuación basada en el número de todos los ovocitos de núcleo migratorio o hidratados en el ovario. Estos análisis sugieren que dos submuestras son suficientes para estimar la fecundidad por camada con el modelo general de regresión. El procedimiento estadístico para estimar el número de hembras necesarias para un modelo de regresión de la fecundidad por camada, con  $r^2 = 0.35$  y un coeficiente de variación de 0,10 para  $b$ , indica que se requiere 186 hembras. Por lo tanto, las dos muestras de tejido procesadas para cada una de las 345 aletas amarillas hembras fue suficiente para derivar el modelo general de regresión entre fecundidad por camada y longitud.

La relación entre fecundidad por camada y peso para las 345 hembras (Figura 16) para las cuales se derivó una estimación de la fecundidad por camada puede ser expresada por la siguiente regresión lineal ponderada:

$$Y = 150400 + 62941W$$

donde  $Y$  es la fecundidad por camada predicha,  $W$  es el peso estimado del pez, en kilogramos, y  $r^2 = 0,35$ . La ponderación usada consistió de la recíproca de la varianza alrededor de la fecundidad por camada promedio en cada intervalo de 5 kg de peso.

A fin de evaluar más a fondo la alta variación aparente en las estimaciones de la fecundidad por

camada entre individuos, se usó un modelo lineal general por pasos que incluía los dos factores de peso y presencia o ausencia de atresia ( en los ovarios de las 345 hembras. Los resultados del análisis indican que, además del peso del pez ( $F = 17.47$ ,  $P = 0.00$ ), la presencia de atresia  $\alpha$  ( $F = -8.26$ ,  $P = 0.01$ ) fue un factor significativo en el modelo. Un aumento de  $r^2$  a 0,38 indica que este factor explica solamente un 3% adicional de la variación en los datos. De las 345 hembras para las que se derivó una estimación de la fecundidad por camada, solamente 22 tenían atresia ( presente en los ovarios, pero 18 de éstas (82%) presentaban valores de fecundidad por camada inferiores al promedio.

La fecundidad relativa (número de ovocitos por gramo de peso del cuerpo) promedio estimada y los intervalos de confianza (IC) de 95% para las 345 hembras fueron 67,3 (67,1-67,4). Las estimaciones de la fecundidad relativa oscilaron entre 4,9 ovocitos para un pez de 1180 mm y 174,0 para otro de 1260 mm. No se observó ninguna relación significativa entre la fecundidad relativa y el peso predicho para las 345 hembras, con base en una presentación gráfica de estos datos y la tabla de ANOVA de un análisis sencillo de una regresión lineal ( $F = 0,21$ ,  $P = 0,65$ ). Por lo tanto, no parece que las hembras más grandes asignen una cantidad de energía relativamente mayor a la fecundidad por camada que las más pequeñas. El peso promedio porcentual de ovarios con ovocitos hidratados fue 2,2% (IC de 95% 1,9-2,5) para una hembra de 900 a 1000 mm y 2,6% (IC de 95% 2,4-2,8) para una de 1400 a 1500 mm.

### ***Periodicidad del desove***

Es posible estimar las horas del día cuando desovan los aletas amarillas mediante un análisis de la hora cuando ocurren las varias etapas reproductoras (Figura 17). Se obtiene la información de los registros de hora de terminar el lance y de fijar el tejido del ovario. Hay muy pocos datos de entre las 2200 y 0600 horas, ya que los lances con red de cerco tienen lugar principalmente de día o justo antes del amanecer. Ovarios en etapa de núcleo migratorio ocurrieron entre las 1030 y 2300 horas, con las 1835 como hora promedio (Figura 17A). Ovarios en etapa hidratada, la etapa final de la ovogénesis antes de la ovulación, ocurrieron entre las 1200 y 2300 horas (promedio 1951) (Figura 17B). Las 7 hembras con folículos postovulatorios nuevos (hora 0) ocurrieron entre las 1949 y 2244 horas (promedio 2043). Ovarios con folículos postovulatorios clasificados como de menos de 12 horas, pero no de hora 0, ocurrieron entre las 0750 y 2242 horas (promedio 1219) (Figura 17C), mientras que los ovarios con folículos postovulatorios de entre 12 y 24 horas ocurrieron entre las 0851 y 2318 horas (promedio 1626) (Figura 17D). A partir de estos datos, parece que el desove del aleta amarilla ocurre casi exclusivamente de noche, entre las 2200 y 0600 horas aproximadamente.

Se puede confirmar el patrón diario de la maduración de los ovarios y el desove examinando las distribuciones de frecuencia de los diámetros de los ovocitos en ovarios de aleta amarilla que representan las distintas etapas reproductoras (Figura 18). Se puede ver que el tamaño del mayor grupo modal de ovocitos aumenta desde la etapa con yema avanzada (Figuras 18A, 19A) a las 1103 horas a la etapa hidratada (Figuras 18D, 19D) a las 1928 horas. Las Figuras 18E y 19E ilustran el tamaño y aspecto de los ovocitos más avanzados todavía en el ovario después de la ovulación y desove de la camada de ovocitos hidratados.

### ***Frecuencia del desove***

La fracción de hembras maduras con folículos postovulatorios observados en los ovarios fue bastante variable entre trimestres en los períodos (octubre 1987-septiembre 1988 y octubre 1988-septiembre 1989) en las Áreas 2 y 3, entre períodos en el Área 2, y entre las Áreas 2 y 3 en trimestres y períodos (Tabla 11). Para los datos combinados de las Áreas 2 y 3 agrupados por períodos, la fracción de hembras maduras con folículos postovulatorios fue significativamente mayor para el Área 2 (0,79) que para el Área 3 (0,58), y la fracción de hembras reproductivamente activas con folículos postovulatorios para el Área 2 (0,89) y Área 3 (0,80) (Tabla 11).

Para los datos combinados de las Áreas 2 y 3 para ambos períodos, la fracción de hembras

maduras con folículos postovulatorios fue 0,66, equivalente a un intervalo promedio entre desoves de 1,52 días (IC de 95% aproximados: 1,47-1,56 días) (Tabla 11). Si se considera solamente las hembras clasificadas de reproductivamente activas, la fracción desovando por día es 0,84, equivalente a un intervalo promedio entre desoves de 1,19 días (IC de 95% aproximados: 1,18-1,20 días). De las 565 hembras con ovocitos de núcleo migratorio o hidratados en los ovarios, el 81% tenía también folículos postovulatorios presentes, por lo que el intervalo promedio entre desoves para estos peces era 1,23 días.

Se ajustó la siguiente ecuación de la función de von Bertalanffy (1957) a cada conjunto de datos no transformados de fracción de hembras maduras desovando por día en cada intervalo de 5 cm de longitud, usando un procedimiento de regresión no lineal ponderado:

$$Y_x = Y_{\infty} (1 - e^{-K(x-x_0)})$$

donde  $Y_x$  = fracción de longitud  $x$  desovando por día, y  $Y_{\infty}$ ,  $K$ , y  $x_0$  son parámetros. La ponderación usada consiste de la recíproca de la varianza alrededor de las fracciones en cada intervalo de longitud.

En la Tabla 12 se presentan los parámetros del modelo de von Bertalanffy derivados para cada conjunto de datos. Se usó una estadística aproximada de razón de  $F$  (Zar, 1974) para comprobar las hipótesis nulas de que las funciones de regresión de la muestra, detalladas en la Tabla 12, están estimando las mismas funciones de regresión de la población. Las funciones de regresión de la muestra para los dos períodos correspondientes a las dos áreas separadas y combinadas estiman las mismas funciones de regresión de la población (Tabla 13), mientras que las funciones de regresión de la muestra para las dos áreas correspondientes a los dos períodos separados y combinados no estiman las mismas funciones de regresión de la población (Tabla 13).

Para los datos combinados de las Áreas 2 y 3 para los dos períodos la relación entre longitud y la fracción de aletas amarillas hembras maduras desovando por día es bien descrita por la curva de von Bertalanffy (Figura 20). La longitud mínima a la cual se observaron folículos postovulatorios fue 60 cm. A partir de ese intervalo de longitud (60-64,9 cm) ocurre un aumento bastante rápido en la fracción desovando por día hasta la longitud a la cual se estima que el 50% de hembras son maduras (92,1 cm), donde la fracción predicha de hembras maduras desovando por día es 0,61. La curva de la relación se aproxima lentamente a la asíntota a partir de ese punto, y se pronostica que el 71% de las hembras están desovando por día a los 123,9 cm, la longitud a la cual se estima que el 90% de hembras son maduras (Figura 20).

La fracción de machos maduros activos clasificados como en puesta no mostró casi ninguna variación entre trimestres en los períodos en las Áreas 2 y 3, entre períodos en las Áreas 2 y 3, ni entre las Áreas 2 y 3 en trimestres y períodos (Tabla 3). Para los datos combinados de las Áreas 2 y 3 agrupados por períodos, dicha fracción fue similar a aquellas de las Áreas 2 (0,99) y 3 (0,96). Para los datos combinados de las Áreas 2 y 3 en ambos períodos la fracción fue 0,97, equivalente a un intervalo promedio entre puestas de 1,03 días.

### **Proporciones de sexos**

Hubo 588 lances cerqueros sobre cardúmenes de aletas amarillas de los que se muestreó un mínimo de 10 pescados y un máximo de 50 ( $\bar{x} = 13,6$ ,  $DE = 4,9$ ). La proporción de machos en las muestras varió de 0,1 a 0,9 ( $\bar{x} = 0,507$ ,  $DE = 0,15$ ) (Figura 21).

Se usó un modelo general lineal por pasos para evaluar los factores que pudieran afectar de forma significativa la proporción de sexos estimada en cada uno de los 588 cardúmenes muestreados. Los factores comprobados fueron año, área, tipo de lance, TSM, hora del día, longitud promedio del pez, y la presencia de hembras reproductivamente activas. Se usaron variables ficticias para años, áreas, tipo de lance, y actividad reproductora; los demás factores eran variables continuas. Los resultados

del análisis indican que longitud promedio ( $F = 31,4$ ,  $P < 0,05$ ) y actividad reproductora ( $F = -4,45$ ,  $P < 0,05$ ) fueron los únicos factores significativos en el modelo. La proporción de sexos en relación a la longitud promedio del pez en las muestras es extremadamente variable (Figura 22), y por lo tanto el modelo explica solamente el 5,8% de la variación para la proporción de sexos en las muestras. En las 588 muestras el rango de longitud promedio fue de 51,3 a 144,8 cm ( $\bar{x} = 91,7$ ,  $DE = 23,1$ ).

A fin de evaluar más a fondo las proporciones de sexos en las muestras de cardúmenes individuales, se editaron los datos y se incluyeron solamente las muestras con hembras reproductivamente activas en otro modelo lineal general por pasos usando los mismos factores. Los resultados del análisis de los 323 cardúmenes restantes indicó que la longitud promedio ( $F = 10,6$ ,  $P < 0,05$ ) era el único factor significativo en el modelo, y que el modelo explica solamente el 3,2% de la variación en las proporciones de sexos.

La proporción de sexos general en el período de muestreo de octubre de 1987 a septiembre de 1989 no se desvió significativamente ( $\chi^2_{0,5,1} = 1,58$ ) de la razón esperada de 1:1; 4.089 (50,7%) de los peces eran machos y 3.976 (49,3%) hembras. Pruebas de ji cuadrado de machos y hembras juntos en clases de longitud de 5 cm para los datos agrupados (Tabla 14) indicaron una desviación significativa en las clases de 50 a 54,9 cm (41,9% machos), 135 a 139,9 cm (60,7% machos), 140 a 144,9 cm (66,4% machos), y 145 a 149,9 cm (64,5% machos).

## DISCUSION

### *Patrones espaciotemporales del desove*

Los atunes aleta amarilla, al igual que los atunes patudo (*Thunnus obesus*), y barrilete (Katsuwonus pelamis), desovan en áreas extensas de los océanos del mundo y esencialmente continuamente en aguas tropicales. Los atunes aleta azul del norte (*Thunnus thynnus*) y del sur (*Thunnus maccoyii*), especies altamente migratorias, demuestran una actividad de desove restringida, limitada a áreas discretas. Aunque el desove del aleta azul se extiende varios meses, no es continuo (Sund *et al.*, 1981; Nishikawa *et al.*, 1985). Un factor común entre todas estas especies es que el desove tiene lugar a TSM de 24°C o más.

El desove del atún aleta amarilla en el OPO ocurre ininterrumpidamente entre 0° y 20°N y desde la costa hasta al menos 140°O, sin patrones estacionales aparentes. Al norte y sur de esta región la actividad de desove está limitada a los meses de verano septentrional y meridional respectivos, cuando las TSM están por encima de 24°C. Sin embargo, las proporciones de hembras reproductivamente activas en la región de 0°-20°N están positivamente correlacionadas con las fluctuaciones en TSM elevadas. La temperatura mínima a la cual ocurrió desove del aleta amarilla fue 22°C, pero el 85,3% del desove tuvo lugar a temperaturas entre 26° y 30°C. De forma similar a lo descubierto en este estudio acerca de las temperaturas de desove del aleta amarilla, las temperaturas mínimas a las cuales se han capturado larvas de *Thunnus* con redes están alrededor de 24°C (Richards y Simmons, 1971; Davis *et al.*, 1990; Boehlert y Mundy, 1994). La expansión del hábitat apto para el desove del aleta amarilla en el OPO con los desplazamientos hacia norte y sur del isóbaro de superficie de 24°C durante los meses de verano en los dos hemisferios hacia las regiones subtropicales al norte de 20°N y sur de 0° y el desplazamiento aparente de los aletas amarillas a esas regiones (Fink y Bayliff, 1970) y el desove subsecuente, es posiblemente el mecanismo que genera las dos cohortes observadas a intervalos de unos 6 meses en los datos de frecuencia de longitud correspondientes a esa especie (Anónimo, 1995: 240).

Estudios anteriores del desarrollo gonadal del aleta amarilla en el OPO utilizando índices gonadales de peces capturados en la pesquería de superficie indicaron que el desove ocurría durante todo el año frente a México y Centroamérica, pero también señaló picos estacionales aparentes en áreas relativamente pequeñas (Schaefer y Orange, 1956; Orange, 1961). Knudsen (1977), utilizando los datos

de esas investigaciones, más índices gonadales de aletas amarillas capturados a mayor distancia de la costa por la pesquería de superficie, reportó que el desove en las áreas costeras de México y Centroamérica parecía esporádico y restringido, pero que entre 0° y 20°N y al oeste de aproximadamente 110°O se observaban hembras en desove durante la mayoría de los meses. A partir de los datos presentados por Orange (1961), parece que la variación esporádica estacional y anual en los estratos costeros es más una función de la cantidad limitada de peces muestreados dentro de meses y áreas que de los patrones de actividad de desove entre 0° y 20°N. Suzuki (1994) y Wild (1994), en un resumen de los estudios de las áreas y horas de desove del aleta amarilla en el Pacífico central y occidental, reportaron que el desove tiene lugar por toda un área muy extensa y durante todo el año en las aguas ecuatoriales del norte, pero que en las regiones más al norte y al sur se encuentra restringido a los meses de verano cuando las TSM superan los 24°C.

El desove continuo del aleta amarilla en las aguas superficiales tropicales del OPO, a lo largo de 10°N, ocurre aparentemente gracias a la estabilidad relativa de la temperatura superficial, la profundidad de la capa de mezcla, y la profundidad de la termoclina (Fiedler, 1992), y a los niveles relativamente altos de producción biológica y disponibilidad de alimento, las que sostienen la reproducción de la especie en esta región (Blackburn *et al.*, 1970; Ahlstrom, 1971 y 1972). El enriquecimiento de la capa de superficie en el OPO está generalmente asociado con una capa de mezcla delgada, característica del ecuador, el límite norte de la Contracorriente Ecuatorial, el Domo de Costa Rica, varios otros puntos a lo largo del litoral centroamericano, y un área grande frente al Golfo de Tehuantepec (Reid, 1962; Wyrтки, 1966 y 1967). Las distribuciones de fosfatos y zooplancton del Océano Pacífico entero demuestran la fertilidad muy elevada del Océano Pacífico oriental tropical (Reid, 1962). Hay una lengua de agua que se extiende desde 5° hasta 20°N en la costa hasta 10°N en 150°O con una concentración baja de oxígeno disuelto en la superficie del mar, indicativa de alta productividad (Wyrтки, 1966). Estas condiciones favorecen el desove continuo en los adultos y la supervivencia subsiguiente de las larvas en la región del OPO entre 5° y 15°N.

### ***Longitud de madurez***

Son necesarios exámenes y criterios histológicos para determinar la madurez sexual de los atunes aleta amarilla de ambos sexos. Para las hembras se requiere información histológica porque ni índices gonadales ni diámetros de los ovocitos sirven para distinguir los ovarios en desarrollo (en etapa temprana de vitelogénesis) de los ovarios en posdesove (en etapas atréticas de resorción). Si no se basara la clasificación en exámenes histológicos el resultado sería un sesgo positivo significativo en las estimaciones de la longitud de madurez, ya que se clasificarían las hembras en posdesove de inmaduras. Aunque se ignora el tiempo de residencia de las etapas atréticas en ovarios en posdesove, la preparación histológica prolonga el período durante el cual se puede identificar los peces en posdesove. Además, un muestreo insuficiente puede producir sesgos. En el presente estudio las estimaciones de longitud de madurez se basaron en muestras tomadas durante todo el año en cada área. Sin embargo, si se hubiera restringido el muestreo al área y/o al período incorrecto, como por ejemplo cuando la TSM era inferior a la temperatura mínima de desove, el resultado hubiera sido un sesgo positivo potencial en las estimaciones de longitud de madurez. Para ambos sexos es importante que se especifiquen exactamente los criterios histológicos usados para la clasificación de inmaduro o maduro, para permitir comparaciones geográficas y/o temporales de estadísticas tales como longitud y edad al 50% de madurez.

En este estudio, la longitud mínima de madurez sexual de hembras en el OPO, basada en información histológica, era 59 cm, y la longitud predicha al 50% de madurez, a partir del modelo general de regresión, era 92 cm. Orange (1961) reportó que la longitud mínima a la cual las hembras eran aparentemente maduras, según su escala de índices gonadales, era aproximadamente 50 cm para peces provenientes de aguas frente a Centroamérica y alrededor de 70 a 80 cm para peces provenientes de la zona

de las Islas Revillagigedo. Reportó que el 20% de los peces de Centroamérica en la clase de longitud de 50-60 cm eran maduras, y que la longitud al 50% de madurez era aproximadamente 120 cm cerca de las Islas Revillagigedo. Para el Pacífico central y occidental se reportó una longitud estimada de 50% de madurez de 110-120 cm para aletas amarillas hembra (Yuen y June, 1957; Kikawa, 1962). Muchas de las estimaciones anteriores de la longitud de madurez del atún aleta amarilla son más elevadas que las que se presentan en este estudio. Esas estimaciones están abiertas a dudas, ya que no había ninguna base biológica válida para asignar madurez sexual a individuos ni una base estadística válida para las estimaciones proyectadas. Desgraciadamente, la mayoría de las investigaciones previas (Wild, 1994; Suzuki, 1994) reportadas sobre longitud de madurez del aleta amarilla se basan en criterios anatómicos, método impreciso que no permite distinguir entre peces posdesove e inmaduros. Parece que aletas amarillas hembra capturadas con palangre tienen índices gonadales significativamente más bajos que aletas amarillas hembra de los mismos tamaños capturados con red de cerco en los mismos estratos de área-tiempo en el OPO y el Pacífico occidental (Suzuki *et al.*, 1978; Koido y Suzuki, 1989; Anónimo, 1994: 221). Parece probable que estas diferencias reflejen diferencias de comportamiento en atunes aleta amarilla reproductivamente activos e inactivos. Estas diferencias sugieren que aletas amarillas maduros pero reproductivamente inactivos rara vez ocupan las aguas más cálidas cercanas a la superficie de la capa de mezcla, donde serían vulnerables a la captura con red de cerco. Parece por lo tanto que aletas amarillas capturados con palangre no son por sí solos apropiados para la estimación de longitud de madurez, y sugiere que estimaciones de longitud al 50% de madurez basadas en estudios de peces capturados con palangre son demasiado altas. McPherson (1991), usando exámenes histológicos, estimó la longitud al 50% de madurez sexual de aletas amarillas hembra capturadas con línea de mano y palangre en el Mar de Coral en 107,9 cm y 120,0 cm, respectivamente. Sin embargo, sus muestras fueron pequeñas.

El tamaño mínimo de madurez sexual no posee valor práctico excepto quizá para establecer el tamaño mínimo al cual se debería muestrear los peces para investigaciones de la biología reproductora. Se deberían incorporar las relaciones funcionales entre proporción madura y longitud y/o edad en los modelos de evaluación de stocks.

Para ambos períodos las longitudes a las cuales los machos y hembras alcanzaron el 50% de madurez son significativamente menores en el Área 2 que en el Área 3 (Tablas 4 y 5). Aletas amarillas marcadas en las Áreas 2 y 3 mostraron desplazamientos limitados principalmente a varios centenares de millas, sin tendencias fuertes hacia desplazamientos en dirección este-oeste a medida que crecían (Bayliff, 1979 y 1984). La mayoría de los peces marcados y recapturados en estos estudios eran de tamaño cercano al de 50% de madurez, ya que la moda principal en la longitud de liberación era alrededor de 80 cm. Datos de aletas amarillas marcados liberados entre 0° y 20°N parecen indicar que el crecimiento es más rápido para peces al oeste de 105°O que entre la costa y 105°O (Bayliff, 1988). Una tasa de crecimiento mayor en el Área 2 podría llevar a una longitud al 50% de madurez menor en esa área que en el Área 3, donde la tasa de crecimiento es aparentemente más baja. Se debería enfocar atención en la evaluación de la dinámica de crecimiento y reproducción de los atunes, ya que la producción reproductora y la tasa de crecimiento de poblaciones es una función de la variabilidad en las tasas de crecimiento y el tamaño al cual los peces alcanzan la madurez sexual (Murphy, 1968; Stearns, 1976). Se está investigando la variación geográfica en la longitud de madurez del aleta amarilla en el OPO, tomando en cuenta las relaciones entre longitud de madurez, crecimiento, y edad (Anónimo, 1997: 236-238).

La ventaja potencial de que los machos alcancen la madurez sexual a una longitud menor que las hembras (Tablas 4 y 5) y contribuyan más temprano al caudal de genes de la población es que podría mejorar la condición general y éxito reproductor de la población, mediante intercambio



de material genético entre distintos grupos de edad.

### ***Fecundidad por camada y frecuencia de desove***

Los atunes aleta amarilla, barrilete (Hunter *et al.*, 1986), barrilete negro (*Euthynnus lineatus*) (Schaefer, 1987), patudo (Nikaido *et al.*, 1991), y aleta azul del sur (Farley y Davis, 1998) reproductivamente activos ponen camadas discretas de ovocitos hidratados a intervalos rítmicos. La fecundidad anual de un aleta amarilla individual es indeterminada (Hunter *et al.*, 1985), ya que es una función de la fecundidad por camada y el número de eventos de desove durante el año, claramente mayor que la cantidad de ovocitos en el ovario en cualquier hora dada. De hecho, tal como se demuestra más adelante, los aletas amarillos hembra producen más del doble de su peso en freza cada año.

Se estimó la fecundidad por camada del aleta amarilla en este estudio con los procedimientos de Hunter *et al.* (1985), donde se estima la fecundidad por camada (número de ovocitos puesto por desove) para cada pez a partir de conteos de ovocitos de núcleo migratorio o hidratados. Este método es esencial para la estimación precisa de la fecundidad por camada en desovadores múltiples, como son los atunes, porque solamente en esta etapa de desarrollo de ovogénesis ocurre una interrupción en las distribuciones de frecuencia del tamaño de los ovocitos, permitiendo conteos inequívocos de ovocitos en muestras de camadas desovadas. Los ovarios en estas etapas de desarrollo estaban disponibles principalmente entre las 1600 h y las 2200 h (Figura 17) porque el desove del aleta amarilla ocurre de noche, y la fase de núcleo migratorio que precede la hidratación típicamente no ocurre hasta fines de la tarde. Ya que la pesca con red de cerco tiene lugar principalmente de día, esto permite una ventana de oportunidad relativamente estrecha para obtener muestras para la determinación de la fecundidad por camada.

Aparte de las estimaciones de fecundidad por camada basadas en ovocitos de núcleo migratorio e hidratados para 12 aletas amarillas capturados cerca de la Isla Clipperton (Schaefer, 1996), las únicas otras estimaciones de fecundidad por camada para el aleta amarilla en el Pacífico oriental (Joseph, 1963) se basaron en conteos de ovocitos con yema o en etapas más avanzadas de muestras de tejido de ovario conservadas en fluido de Gilson. Análisis de covarianza (Zar, 1974) aplicados a datos de fecundidad por camada y longitud del presente estudio transformados a logaritmos, truncados al rango de longitudes de los datos de Joseph, 905 mm a 1228 mm ( $n = 163$ ), y al conjunto de datos de Joseph transformados a logaritmos ( $n = 57$ ), no indicaron ninguna diferencia significativa en la prueba de igualdad de pendientes ( $F = 1,97$ ,  $P = 0,16$ ), aunque la fecundidad por camada promedio ajustada de 1.551.527 ovocitos para los datos del presente estudio es significativamente menor ( $F = 41,02$ ,  $P = 0,00$ ) que la de 2.626.677 ovocitos de los datos de Joseph (1963). La diferencia en estas estimaciones se debe probablemente a las metodologías usadas más que a variación espacial o temporal. El sesgo asociado con el método usado por Joseph creó una sobreestimación del número de ovocitos en el desove por camada. Además, la estimación de la fecundidad por camada relativa promedio del aleta amarilla obtenida de este estudio (67,3 ovocitos por gramo de peso del cuerpo) es comparable a la estimación de Schaefer (1996) (68,0 ovocitos por gramo de peso del cuerpo), pero significativamente inferior ( $F = 75,09$ ,  $P = 0,00$ ) al de Joseph (1963) (106,4 ovocitos por gramo de peso del cuerpo). Una estimación de la fecundidad por camada relativa promedio del atún aleta azul del sur, basada en conteos de ovocitos hidratados (57 ovocitos por gramo de peso del cuerpo) (Farley y Davis, 1998), es similar a aquella determinada para el aleta amarilla en este estudio. No obstante, una estimación de la fecundidad por camada relativa promedio del atún patudo (Nikaido *et al.*, 1991), basada en conteos de ovocitos hidratados (31 ovocitos por gramo de peso del cuerpo) es sustancialmente menor que aquella determinada para el aleta amarilla en este estudio. En el caso de especies de atunes para las cuales se determinó la fecundidad por camada usando ovocitos con yema avanzada, todavía no en las etapas finales de ovogénesis (de núcleo migratorio tardío o hidratación), las estimaciones deberían ser consideradas sustancialmente

demasiado elevadas.

La fecundidad por camada en los atunes aleta amarilla es reducida por el proceso de atresia, tal como se observó en este estudio. De las 345 hembras usadas para estimar la fecundidad por camada, solamente el 6,6%, tenían atresia  $\alpha$  menor, indicando que esta condición no es común. Lo más probable es que el proceso de atresia en el ovario del aleta amarilla sea un indicador de las reservas de energía en tejidos somáticos, particularmente en áreas como las 2 y 3 de este estudio, donde las TSM están consistentemente por encima de la temperatura mínima de desove. En áreas donde las TSM caen debajo de esa mínima, empero, es muy probable que ocurra la atresia aun cuando las reservas de energía permanecen a niveles razonables para sostener actividad reproductora continuada. El bajo porcentaje (7,5%) de hembras reproductivamente activas con atresia  $\alpha$  menor (Tabla 1) indica el cese rápido aparente de actividad reproductora una vez comenzado el proceso de atresia. Investigación de las tasas de atresia resultando de inanición en anchovetas de California (*Engraulis mordax*) cautivas, junto con las tasas de reanudación de desove tras reiniciar la alimentación (Hunter y Macewicz, 1985b), proporciona indicios de las relaciones entre la alimentación, las reservas de energía somática, y la producción de huevos. Se deberían fomentar estudios de laboratorio similares sobre atunes, y también el muestreo de tejidos de atunes silvestres para investigar las relaciones entre la composición del cuerpo y la producción de huevos.

Se descubrieron diferencias interanuales y geográficas en las estimaciones de la fecundidad por camada del aleta amarilla. Aun con la alta variabilidad en la fecundidad por camada de peces del mismo tamaño dentro de estratos, las comparaciones estadísticas indicaron diferencias significativas. Por ejemplo, la estimación de la fecundidad por camada de una hembra de 125 cm en el Área 2 durante el período 1 (1,454 millones de ovocitos) fue mucho más baja que durante el período 2 (2,495 millones de ovocitos), ilustrando la alta variabilidad interanual. La información sobre la variación anual en la fecundidad por camada de peces marinos, especialmente atunes, es muy limitada porque en la mayoría de las instancias la fecundidad por camada y otras características reproductoras son derivadas de un solo año de muestreo. En la anchoveta, cuya biología reproductora ha sido extensamente investigada, se ha observado variación interanual significativa en la fecundidad por camada, con el número promedio de huevos producido por desove por una hembra estándar variando por un factor de 2 durante el período de 1978-1984 (Hunter *et al.*, 1985). Es posible que la variación temporal en las estimaciones de fecundidad por camada esté asociada con factores como temperatura y disponibilidad de presas (Wootton, 1982), aunque hay poca evidencia empírica en la literatura sobre especies marinas pelágicas muestreadas en el mar. Durante el período 2 la fecundidad por camada fue significativamente menor en el Área 2 que en el Área 3. Las fecundidades por camada fueron significativamente mayores en las Áreas 1 y 3 que en las Áreas 2 y 4, respectivamente (Tabla 9). El área con las mayores estimaciones predichas de fecundidad por camada fue el Área 1. Se ha reportado variación geográfica en la fecundidad para varias especies de peces, con fecundidades más elevadas encontradas generalmente en latitudes más altas. La fecundidad por camada de anchovetas frente a Oregón es significativamente más alta que para aquéllas frente a California (Laroche y Richardson, 1980; Hunter y Goldberg, 1980), y la fecundidad por camada del barilete negro fue asimismo significativamente más elevada en latitudes más altas en el OPO (Schaefer, 1987). Las diferencias en fecundidad por camada y longitud de madurez sexual del aleta amarilla sugieren que la mezcla de peces entre áreas no es completa. Estas diferencias parecen reflejar variación genética, aunque es posible que efectos ambientales sean también parcialmente responsables.

Se estima la frecuencia de desove de atunes aleta amarilla reproductivamente activos en el OPO en 1,19 días. Se estima la fracción de hembras maduras en la población desovando por día en 0,66, equivalente a una frecuencia de desove de 1,52 días. Esto representa el intervalo promedio de desove para una hembra madura media en la población durante el período de 2 años de este estudio, y no implica que peces individuales desoven con esta frecuencia durante todo el año. Los ovarios del 81% de las 565

hembras muestreadas con ovocitos de núcleo migratorio o hidratados (evidencia de desove dentro de pocas horas) tenían también folículos postovulatorios presentes (evidencia de desove dentro de 24 horas), equivalente a una frecuencia de desove de 1,23 días. Esto implica que aletas amarillas reproductivamente activas desovan casi a diario. Se han reportado frecuencias de desove similares para aletas amarillas en el Mar de Coral, 1,53 días (McPherson, 1991), y para otras especies de escómbridos que desovan en aguas tropicales, por ejemplo 1,18 días para atunes barrilete (Hunter et al., 1986), 1,09 días para atunes patudo (Nikaido *et al.*, 1991), y 1,62 días para atunes aleta azul del sur (Farley y Davis, 1998). Para el estornino (*Scomber japonicus*) desovando en el Golfo de California del Sur durante abril-julio a TSM presuntamente inferiores a los 20°C, la frecuencia de desove es 10,9 días (Dickerson *et al.*, 1992). La temperatura es un factor que controla los procesos fisiológicos, y los atunes tropicales, con sus elevadas tasas metabólicas, han evolucionado para maximizar el éxito de reproducción en su hábitat (Brill, 1996). Indudablemente, el aleta amarilla y otros atunes tropicales se reproducen en regiones de TSM cercanas al máximo, permitiendo tasas altas de desove, producción reproductora, y crecimiento.

La variación geográfica en la frecuencia de desove fue pronunciada para los datos combinados de las Áreas 2 y 3 agrupados por períodos de una hora, con fracciones significativamente más altas de hembras maduras con folículos postovulatorios en el Área 2 (0,79) que en el Área 3 (0,58), y fracciones significativamente más altas de hembras reproductivamente activas con folículos postovulatorios en el Área 2 (0,89) que en el Área 3 (0,80). Se esperaría que el potencial de desove en el Área 2, considerando esta frecuencia de desove relativamente alta, la baja longitud de madurez sexual, y la abundancia de peces maduros (Punsly y Deriso, 1991), contribuiría una proporción significativa del reclutamiento anual a la población de aleta amarilla en el OPO. Es asimismo interesante que Knudsen (1977) descubrió un porcentaje mucho más elevado de aletas amarillas reproductores en el área de altura del OPO, de 0° a 20°N y al oeste de 120°O, que en las áreas más costeras.

La producción anual esperada de huevos por hembras de 92,1 cm y 123,9 cm, las longitudes estimadas a 50% y 90% de madurez, correspondientes a 2 y 3 años de edad (Wild, 1986), puede ser predicha a partir del producto del número de eventos de desove durante el año y la fecundidad por camada. Se estima el número de eventos de desove durante el año para longitudes específicas usando la ecuación de von Bertalanffy para la fracción de hembras maduras desovando por día como función de longitud. El número esperado de días durante un año en los que desovan hembras de 92,1 cm y 123,9 cm es 222 y 260, respectivamente. Las fecundidades por camada para las mismas hembras, calculadas con la ecuación general para fecundidad por camada, son  $1,00525 \times 10^6$  y  $2,58223 \times 10^6$ , respectivamente. El producto de estas estimaciones arroja estimaciones de producción anual de huevos para hembras de 2 y 3 años de edad de  $223 \times 10^6$  y  $671 \times 10^6$  ovocitos, respectivamente. Se estima la fecundidad por camada anual relativa (número de ovocitos/gramo de peso de cuerpo/año) en 14.141 y 17.280 para las hembras medias de 2 y 3 años de edad, respectivamente. Estas estimaciones señalan que la producción anual de huevos es mucho mayor para una hembra media de 3 años de edad que para una de 2 años. Cabe señalar que la producción anual de huevos esperada de la población de aletas amarillas en el OPO depende casi completamente de los peces de estas edades. A partir de las abundancias de clases anuales calculadas con análisis de cohortes (Anónimo, 1995: Tabla 17), y las características reproductoras por edad estimadas en este estudio, la producción anual de huevos media esperada para 1986 a 1995 debería haber sido aproximadamente igual para las clases anuales de 2 y 3 años.

Se puede estimar el costo energético del desove para hembras (excluyendo actividades de comportamiento) con el producto de fecundidad por camada relativa y peso de ovocitos. Se estimó el peso húmedo promedio de un ovocito de aleta amarilla en la etapa de núcleo migratorio, justo antes de comenzar el proceso de hidratación, en 0,157 mg (Schaefer, 1996). Se estiman los costos de un solo desove y de la producción anual de huevos en el 1,0% y 222,0% del peso del cuerpo para un aleta amarilla

medio de 2 años, y en el 1,04% y 271,3% del peso del cuerpo para uno de 3 años. Se puede también obtener estimaciones de los costos energéticos totales diarios y anuales para aletas amarillas reproductivamente activos con un enfoque bioenergético. Olson y Boggs (1986) estimaron una ración media diaria de 5,2% del peso del cuerpo con un modelo bioenergético que incorpora gastos energéticos para natación, metabolismo estándar, crecimiento, excreción, egestión, y asimilación de alimento. El gasto promedio estimado de energía para el crecimiento era aproximadamente 0,41% del peso del cuerpo por día. Si se añade el costo diario estimado del desove para una hembra de aproximadamente 1% del peso del cuerpo por día a la estimación bioenergética general, se obtiene una estimación de ración diaria de aproximadamente 6,2% del peso del cuerpo para gasto energético total. Se estima la inversión anual de energía en la reproducción como proporción de la energía total en aproximadamente 9,8% para una hembra media de 2 años, y 12,0% para una de 3 años. En comparación, se estima la inversión anual de energía en crecimiento como proporción de la energía total en aproximadamente 6,6%. Estos valores caen dentro del rango de los valores reportados para otros peces (Wootton, 1990).

### ***Proporciones de sexos***

Análisis de proporciones de sexos en cardúmenes de atunes aleta amarilla parecen indicar que un factor significativo en las proporciones de sexos observadas es la presencia de hembras reproductivamente activas. Se han atribuido desviaciones significativas de la proporción esperada de 1:1 en cardúmenes de anchovetas de California a factores de comportamiento tales como agregaciones desovadoras (Klingbeil, 1978). Es posible que haya cierta segregación de cardúmenes de aleta amarilla por sexo y/o una mayor proporción de machos en cardúmenes con hembras reproductivamente activas presentes. Sin embargo, los datos disponibles de este estudio son insuficientes para resolver estas cuestiones. Los límites de confianza de 95% aproximados para una proporción de 0,50 machos con un tamaño de muestra de 14 es 0,24-0,76. Por lo tanto, la distribución de datos y alta variabilidad en las proporciones de sexos en cardúmenes de aleta amarilla, ilustrada en la Figura 22, son las esperadas. En estudios futuros, diseñados para entender diferencias en proporciones de sexos en cardúmenes de aleta amarilla, será necesario incrementar el tamaño mínimo de las muestras para minimizar la varianza natural entre cardúmenes y posibilitar la investigación de varios factores que quizá contribuyan a estas diferencias aparentes. Parece que sería necesaria una muestra de unos 100 individuos por cardumen, para el cual los límites de confianza de 95% aproximados alrededor de la proporción de 0,50 machos es 0,40-0,60.

Las proporciones generales de sexos no se desviaron significativamente del 1:1 esperado. Sin embargo, el análisis de proporciones de sexos por intervalos de clase de longitud indica una preponderancia de hembras en la clase de 50 a 54,9 cm y preponderancias de machos en las clases de 135 a 139,9, 140 a 144,9, y 145 a 149,9 cm. La preponderancia de hembras en el intervalo de 50 a 54,9 cm podría estar relacionada con diferencias en las tasas de crecimiento entre los sexos. Wild (1986) descubrió diferencias significativas en las tasas de crecimiento de machos y hembras, con las hembras creciendo inicialmente más rápidamente que los machos, y las dos curvas de crecimiento cruzándose en 94,9 cm, cuando los machos comienzan a crecer más rápidamente que las hembras. Sin embargo, en ese estudio hay datos muy limitados para machos y hembras identificados en la clase de longitud de 50-54,9 cm y para peces más pequeños. La preponderancia de machos de más de 135 cm en la pesquería de superficie no parece estar relacionada con la disponibilidad de hembras, al menos de desplazamientos a aguas más profundas, ya que las proporciones de sexos de atunes aleta amarilla de longitud mayor capturados con palangre en el Océano Pacífico también indican una preponderancia de machos en las clases de más de 140 cm (Murphy y Shomura, 1972). Crecimiento diferencial en atunes aleta amarilla de más de 94,9 cm (Wild, 1986), con el crecimiento estimado de las hembras solamente un poco menor que el de los machos, no explica la desaparición de hembras a partir del intervalo de longitud de 135 a 139,9

cm. La ausencia de hembras en las clases de tamaño mayores parece ser causada por mortalidad natural diferencial, no por crecimiento diferencial o disponibilidad a la captura. La tasa mayor de mortalidad natural para hembras podría ser debida al costo energético del desove, mucho más alto para las hembras (0,97% de peso del cuerpo/día) que para los machos (0,28% de peso del cuerpo/día) (Schaefer, 1996), y posiblemente a que el comportamiento agresivo de reproducción de los machos cause lesiones en las hembras antes de y durante eventos de desove. Ya que la longitud estimada de 50% de madurez para hembras es 92,1 cm, existe la posibilidad que las diferencias en crecimiento entre los sexos que ocurre a los 94,9 cm esté también relacionado con el mayor costo energético del desove para las hembras que para los machos.

Orange (1961) reportó que las proporciones de sexos de aleta amarilla en la pesquería de superficie en el OPO eran cercanas al 1:1 entre los 70 cm y 130 cm, pero que a tamaños mayores el porcentaje de machos aumenta rápidamente. Hubieron problemas en ese estudio, al igual que en el de Wild (1986), en la identificación de machos y hembras de menos de unos 70 cm y 60 cm, respectivamente. La proporción de sexos de atunes aleta amarilla del Océano Pacífico central y occidental es aproximadamente 1:1 hasta los 120 cm, a partir de cual punto predominan los machos (Suzuki, 1994). Se ha reportado una preponderancia de machos en las clases mayores de tamaño para otras especies de atunes investigadas, por ejemplo el patudo (Kume y Joseph, 1966), albacora (*Thunnus alalunga*) (Otsu y Sumida, 1968), barrilete (Brock, 1954), y barrilete negro (Schaefer, 1987).

## CONCLUSIONES

El programa de muestreo a gran escala realizado para este estudio, abarcando un período de dos años y una gran porción del hábitat de desove de los atunes aleta amarilla en el OPO, junto con exámenes histológicos de tejidos gonadales, fue necesario para lograr suficiente precisión en las estimaciones de características reproductoras por longitud. La cobertura espaciotemporal es importante debido a la naturaleza lábil de las características reproductoras por estimar, y la necesidad de intentar explicar esa variación, en los modelos de regresión predictivos que se usarían para la población.

Un conocimiento del patrón espaciotemporal de desove y la relación entre actividad reproductora y TSM, junto con los modelos predictivos de longitud de madurez, fecundidad por camada, y frecuencia de desove, puede ser usado con estimaciones de abundancia de análisis de cohortes para producir estimaciones de la producción anual potencial de huevos del atún aleta amarilla en el OPO. Además, características reproductoras por longitud, utilizadas con resultados de análisis de cohortes, deberían brindar la precisión, antes imposible de conseguir, necesaria para estimar los números de reproductores y evaluar el efecto de la pesca sobre la biomasa del stock de reproductores y el potencial de reproducción de la población de aleta amarilla en el OPO.

La longitud de madurez y el crecimiento son fuentes importantes de variación geográfica en el ciclo vital y dinámica poblacional de los atunes tropicales y conllevan consecuencias importantes para la fecundidad y demografía, produciendo diferencias en la población a escala regional. Son necesarios estudios enfocados en estos aspectos de la biología de los atunes. Además, investigaciones de la variabilidad espaciotemporal en datos ambientales (TSM y productividad primaria) en lo que afecta al hábitat de desove de los atunes tropicales podría ayudar a explicar la variabilidad en el reclutamiento y la abundancia de la población.

## RECONOCIMIENTOS

Reconozco con aprecio los muchos armadores y capitanes de barcos cerqueros que permitieron que se realizara el muestreo de gónadas a bordo. También agradezco el apoyo y paciencia durante esta

investigación del Director de la Comisión, James Joseph, y el jefe del Programa Atún-Picudo, Rick Deriso. Quisiera expresar mi agradecimiento a numerosos miembros del personal de la Comisión, antiguos y actuales, que de una u otra forma contribuyeron a este proyecto, entre ellos Lisa Ruddick y Kenton Heldorn por su ayuda en el laboratorio. Quisiera reconocer especialmente a Pat Tomlinson por sus muchas sugerencias útiles con respecto al muestreo y análisis estadístico. Gracias también a Robin Allen, Bill Bayliff, Tim Davis, Rick Deriso, y John Hunter por sus comentarios sobre el manuscrito. Finalmente, pero sin restarles nada de importancia, quisiera agradecer los esfuerzos de los muchos observadores que tomaron las muestras de gónadas en el mar, y particularmente los muchos observadores que tomaron las muestras de gónadas de aleta amarilla en el mar.

## LITERATURE CITED—LITERATURA CITADA

- Ahlstrom, E.H. 1971. Kinds and abundance of fish larvae in the eastern tropical Pacific, based on collections made on EASTROPAC I. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 69(1): 3-77.
- Ahlstrom, E.H. 1972. Kinds and abundance of fish larvae in the eastern tropical Pacific on the second multivessel EASTROPAC survey, and observations on the annual cycle of larval abundance. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 70(4): 1153-1242.
- Anonymous—Anónimo. 1994. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Ann. Rep. for 1993: 316 pp.
- Anonymous—Anónimo. 1995. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Ann. Rep. for 1994: 296 pp.
- Anonymous—Anónimo. 1997. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Ann. Rep. for 1995: 334 pp.
- Bagenal, T.B. 1968. Fecundity. In Ricker, W.E. (editor), Methods for Assessment of Fish Production in Freshwater. Int. Biol. Programme Handb. 3, Blackwell Scien. Publ., Oxford: 160-169.
- Bayliff, W.H. 1979. Migrations of yellowfin tuna in the eastern Pacific Ocean as determined from tagging experiments initiated during 1968-1974. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 17(6): 447-506.
- Bayliff, W.H. 1984. Migrations of yellowfin and skipjack tuna released in the central portion of the eastern Pacific Ocean, as determined by tagging experiments. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Intern. Rept., 18: 107 pp.
- Bayliff, W.H. 1988. Growth of skipjack, *Katsuwonus pelamis*, and yellowfin, *Thunnus albacares*, tunas in the eastern Pacific Ocean, as estimated from tagging data. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 19(4): 311-385.
- von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. Quart. Rev. Biol., 32(3): 217-231.
- Blackburn, M., R.M. Laurs, R.W. Owen, and B. Zeitschel. 1970. Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton, and micronekton in the eastern tropical Pacific. Mar. Biol., 7(1): 14-31.
- Boehlert, G.W., and B.C. Mundy. 1994. Vertical and onshore-offshore distributional patterns of tuna larvae in relation to physical habitat features. Mar. Ecol. Prog. Ser., 107: 1-13.
- Brill, R.W. 1996. Selective advantages conferred by the high performance physiology of tunas, billfishes, and dolphin fish. Comp. Biochem. Physiol., 113(1): 3-15.
- Brock, V.E. 1954. Some aspects of the biology of the aku, *Katsuwonus pelamis*, in the Hawaiian Islands. Pac. Sci., 8(1): 93-104.
- Chatwin, B.M. 1959. The relationships between length and weight of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) and skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) from the eastern tropical Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 3(7): 305-352.
- Collette, B.B. and C.E. Nauen. 1983. FAO species catalogue. Vol. 2. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. FAO Fish. Synop. 125, Vol. 2: 137 pp.

- Davis, T.L.O., G.P. Jenkins, and J.W. Young. 1990. Patterns of horizontal distribution of the larvae of southern bluefin (*Thunnus maccoyi*) and other tuna in the Indian Ocean. *J. Plankton Res.*, 12(6): 1295-1314.
- Dickerson, T.L., B.J. Macewicz, and J.R. Hunter. 1992. Spawning frequency and batch fecundity of chub mackerel, *Scomber japonicus*, during 1985. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest., Rep.*, 33: 130-140.
- Farley, J.H. and T.L.O. Davis. 1998. Reproductive dynamics of southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull.*, 96(2): 223-236.
- Fiedler, P.C. 1992. Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Tech. Rep.*, 109: 1-65.
- Fink, B.D. and W.H. Bayliff. 1970. Migrations of yellowfin and skipjack tuna in the eastern Pacific Ocean as determined by tagging experiments, 1952-1964. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 15(1): 1-227.
- Grier, H.J. 1981. Cellular organization of the testis and spermatogenesis in fishes. *Am. Zool.*, 21(2): 345-357.
- Hunter, J.R. and S.R. Goldberg. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull.*, 77(3): 641-652.
- Hunter, J.R., N.C.H. Lo, and R.J.H. Leong. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. In Lasker, R. (editor). *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, Engraulis mordax*. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Nat. Oceanic Atmos. Adm., Tech. Rep.*, 36: 67-78.
- Hunter, J.R., and B.J. Macewicz. 1985a. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In Lasker, R. (editor). *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, Engraulis mordax*. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Nat. Oceanic Atmos. Adm., Tech. Rep.*, 36: 79-94.
- Hunter, J.R., and B.J. Macewicz. 1985b. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull.*, 83(2): 119-136.
- Hunter, J.R., B.J. Macewicz, N.C.H. Lo, and C.A. Kimbrell. 1992. Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull.*, 90(1): 101-128.
- Hunter, J.R., B.J. Macewicz, and J.R. Sibert. 1986. The spawning frequency of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, from the South Pacific. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull.*, 84(4): 895-903.
- Joseph, J. 1963. Fecundity of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) from the eastern Pacific Ocean. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 7(4): 255-292.
- Joseph, J. 1996. Tuna fisheries towards the 21st century—an overview. In Nambiar, K.P.P. and N. Krishnasamy (editors), *TUNA 95 Manila. Papers of the 4th World Tuna Trade Conference 25-27 October 1995, Manila, Phillipines*. INFOFISH: 3-15.
- Joseph, J., F.G. Alverson, B.D. Fink, and E.B. Davidoff. 1964. A review of the population structure of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the eastern Pacific Ocean. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 9(2): 53-112.



- Kikawa, S. 1962. Studies on the spawning activity of Pacific tunas, *Parathunnus mebachi* and *Neothunnus macropterus*, by the gonad index examination. Occas. Rep. Nankai Fish. Reg. Lab., 1: 43-56.
- Klingbeil, R.A. 1978. Sex ratios of the northern anchovy, *Engraulis mordax*, off Southern California. Calif. Fish Game, 64(3): 200-209.
- Knudsen, P.F. 1977. Spawning of yellowfin tuna and the discrimination of subpopulations. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 17(2): 117-169.
- Koido, T., and Z. Suzuki. 1989. Main spawning season of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the western tropical Pacific Ocean based on the gonad index. Bull. Far. Seas Fish. Res. Lab., 26: 153-164.
- Kume, S. and J. Joseph. 1966. Size composition, growth and sexual maturity of bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Lowe), from the Japanese longline fishery in the eastern Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 11(2): 45-99.
- Laroche, J.L. and S.L. Richardson. 1980. Reproduction of northern anchovy, *Engraulis mordax*, off Oregon and Washington. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 78(3): 603-618.
- McPherson, G.R. 1991. Reproductive biology of yellowfin tuna in the eastern Australian fishing zone, with special reference to the north-western Coral Sea. Aust. J. Mar. Freshwater Res., 42(5): 465-477.
- Murphy, G.I. 1968. Pattern in life history and the environment. Am. Nat., 102(927): 391-403.
- Murphy, G.I. and R.S. Shomura. 1972. Pre-exploitation abundance of tunas in the equatorial central Pacific. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 70(3): 875-913.
- Nikaido, H., N. Miyabe and S. Ueyanagi. 1991. Spawning time and frequency of bigeye tuna, *Thunnus obesus*. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish., Bull., 28: 47-73.
- Nishikawa, Y., M. Honma, S. Ueyanagi, and S. Kikawa. 1985. Average distribution of larvae of oceanic species of scombroid fishes, 1956-1981. Far Seas Fish. Res. Lab., S Ser., 12: 99 pp.
- 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.
- Orange, C.J. 1961. Spawning of yellowfin tuna and skipjack in the eastern tropical Pacific, as inferred from studies of gonad development. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 5(6): 457-526.
- Otsu, T. and R.F. Sumida. 1968. Distribution, apparent abundance, and size composition of albacore (*Thunnus alalunga*) taken in the longline fishery based in American Samoa, 1954-65. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull., 67(1): 47-69.
- Punsly, R.G. and R.B. Deriso. 1991. Estimation of the abundance of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, by age groups and regions within the eastern Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 20(2): 99-131.
- Reid, J.L. 1962. On circulation, phosphate-phosphorus content, and zooplankton volumes in the upper part of the Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr., 7(3): 287-306.
- Richards, F.J. 1959. A flexible growth function for empirical use. J. Exp. Bot., 10(29): 290-300.
- Richards, W.J. and D.C. Simmons. 1971. Distribution of tuna larvae (Pisces, Scombridae) in the north-western Gulf of Guinea and off Sierra Leone. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 69(3): 555-568.

- Schaefer, K.M. 1987. Reproductive biology of black skipjack, *Euthynnus lineatus*, an eastern Pacific tuna. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 19(2): 169-260.
- Schaefer, K.M. 1992. An evaluation of geographic and annual variation in morphometric characters and gill-raker counts of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from the Pacific Ocean. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 20(3): 135-163.
- Schaefer, K.M. 1996. Spawning time, frequency, and batch fecundity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, near Clipperton Atoll in the eastern Pacific Ocean. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull., 94(1): 98-112.
- Schaefer, M.B. and C.J. Orange. 1956. Studies of the sexual development and spawning of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) in three areas of the eastern Pacific Ocean, by examination of gonads. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 1(6): 281-349.
- Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38(9): 1128-1140.
- Seber, G.A.F. and C.J. Wild. 1989. Nonlinear Regression. John Wiley and Sons, Inc.: 768 pp.
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol., 51(1): 3-47.
- Sund, P.N., M. Blackburn, and F. Williams. 1981. Tunas and their environment in the Pacific Ocean: a review. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 19: 443-512.
- Suzuki, Z. 1994. A review of the biology and fisheries for yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the western and central Pacific Ocean. FAO Fish. Tech. Pap., 336(2): 108-137.
- Suzuki, Z., P.K. Tomlinson, and M. Honma. 1978. Population structure of Pacific yellowfin tuna. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 17(5): 273-441.
- Wallace, R.A. and K. Selman. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. Am. Zool., 21(2): 325-343.
- Wild, A. 1986. Growth of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the eastern Pacific Ocean based on otolith increments. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 18(6): 423-482.
- Wild, A. 1994. A review of the biology and fisheries for yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the eastern Pacific Ocean. FAO Fish. Tech. Pap., 336(2): 52-107.
- Wootton, R.J. 1982. Environmental factors in fish reproduction. In Richter, C.J.J. and H.J. Th. Goos (editors), Proceedings of the International Symposium on Reproductive Physiology of Fish. Wageningen, the Netherlands 2-6 August 1982: 210-219.
- Wootton, R.J. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman and Hall, New York, NY: 404 pp.
- Wyrtki, K. 1966. Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 4: 33-68.
- Wyrtki, K. 1967. Circulation and water masses in the eastern equatorial Pacific Ocean. Int. Jour. Ocean. Limnol., 1: 117-147.
- Yuen, H.S.H. and F.C. June. 1957. Yellowfin tuna spawning in the central equatorial Pacific. U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull., 57(112): 251-264.
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey: 620 pp.

An important part of the work of the Inter-American Tropical Tuna Commission is the prompt publication and wide distribution of its research results. The Commission publishes its results in its Bulletin and Special Report series. The Bulletins contain reports of original research carried out by members of its staff and other scientists. These are reviewed by scientists of other organizations before being accepted for publication. They are issued on an irregular basis, and the volumes are closed when they reach about 500 to 600 pages. The Special Reports contain material other than original scientific research, which is nevertheless of interest to a wide segment of the scientific community.

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.

The Bulletins, Special Reports, and Annual Reports are distributed on an exchange basis to a selected list of governmental organizations, libraries, laboratories, and universities. A nominal cost is set for individuals desiring the publications. Remittances must be in advance, payable in U.S. funds to the order of the Inter-American Tropical Tuna Commission. The distribution of the Quarterly Reports is much more restricted than those of the Bulletins, Special Reports, and Annual Reports, but these may also be purchased. Requests for these publications, as well as a list of all publications, may be directed to the editor.

Some recent publications in the Bulletin series are:

Vol. 21, No. 2—\$2.00

Estimates of the age and growth, and an assessment of ageing techniques, for northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Pacific Ocean, by Terry Foreman, 1996

Estimaciones de la edad y crecimiento, y una evaluación de las técnicas de determinar la edad, del atún aleta azul del norte, *Thunnus thynnus*, en el Océano Pacífico, por Terry Foreman, 1996

Vol. 21, No. 3—\$2.00

Distribution and abundance of larval Scombridae in relation to the physical environment in the northwestern Panama Bight, by Robert R. Lauth and Robert J. Olson, 1996

Distribución y abundancia de escombridos larvales en relación al ambiente físico en el noroeste del recodo de Panamá, por Robert R. Lauth y Robert J. Olson, 1996

Vol. 21, No. 4—\$2.00

Standardizing catch and effort statistics using physiological, ecological, or behavioral constraints and environmental data, with an application to blue marlin (*Makaira nigricans*) catch and effort data from Japanese longline fisheries in the Pacific, by Michael G. Hinton and Hideki Nakano, 1996

Estandarización de estadísticas de captura y esfuerzo usando restricciones fisiológicas, ecológicas, o de comportamiento y datos ambientales, con aplicación a datos de captura y esfuerzo del marlín azul (*Makaira nigricans*) de las pesquerías palangreras japonesas en el Pacífico, por Michael G. Hinton y Hideki Nakano, 1996

Editor—Redactor  
William H. Bayliff

Inter-American Tropical Tuna Commission  
Comisión Interamericana del Atún Tropical  
Scripps Institution of Oceanography  
La Jolla, California 92037-1508, U.S.A.

Price per copy—\$2.00—Precio del ejemplar

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 e Informes Especiales. Los Boletines incluyen informes sobre la investigación original emprendida por los miembros del personal y otros científicos; son revisados por científicos de otras organizaciones antes de ser aceptados para la publicación. Se concluye cada volumen al llegar a unas 500 o 600 páginas, y se publican a intervalos irregulares. Los Informes Especiales contienen material aparte de investigación científica original, que es sin embargo de interés para una gran parte de la comunidad científica.

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.

Los Boletines, Informes Especiales, e Informes Anuales se envían a base de intercambio a entidades gubernamentales, bibliotecas, laboratorios, y universidades seleccionadas. Se ha fijado un costo nominal para individuos que desean estas publicaciones. Se debe pagar por adelantado en moneda de los EE.UU., remitido a la Comisión Interamericana del Atún Tropical. La repartición de los Informes Trimestrales es más limitada que la de los Boletines, Informes Especiales, e Informes Anuales, pero también se pueden comprar. Se deben dirigir al Redactor los pedidos tanto de estas publicaciones como de la lista de las mismas.

Las publicaciones recientes en la serie de Boletines son: