

INTER - AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin — Boletín
Vol. IX, No. 1

**SOME ASPECTS OF THE AGE AND GROWTH OF THE
ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS*,
IN THE GULF OF PANAMA**

**ALGUNOS ASPECTOS DE LA EDAD Y DEL CRECIMIENTO
DE LA ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS*,
EN EL GOLFO DE PANAMA**

by — por
WILLIAM H. BAYLIFF

La Jolla, California
1964

CONTENTS — INDICE
ENGLISH VERSION — VERSION EN INGLES

	Page
SUMMARY.....	3
INTRODUCTION.....	3
MATERIALS AND METHODS.....	3
POTENTIAL SOURCES OF ERROR.....	4
RESULTS AND DISCUSSION.....	5
Growth in individual years.....	6
1956.....	6
1957.....	6
1958.....	7
1959.....	7
1960.....	7
1961.....	7
1962.....	8
1963.....	8
Discussion.....	9
Compensatory growth.....	9
Age distribution by years.....	9
Age distribution by months.....	10
Factors influencing the amount of growth.....	11
Factors influencing the time of the period of accelerated growth.....	13
FIGURES — FIGURAS.....	15
TABLES — TABLAS.....	23

SPANISH VERSION — VERSION EN ESPAÑOL

	Página
RESUMEN.....	38
INTRODUCCION.....	38
MATERIAL Y METODOS.....	39
FUENTES POTENCIALES DE ERROR.....	39
RESULTADOS Y DISCUSION.....	40
Crecimiento en los años individuales.....	41
1956.....	41
1957.....	42
1958.....	42
1959.....	42
1960.....	42
1961.....	43
1962.....	42
1963.....	44
Discusión.....	44
Crecimiento compensatorio.....	44
Distribución de edades por años.....	45
Distribución de la edad por meses.....	46
Factores que influencian la tasa del crecimiento.....	47
Factores que influencian el tiempo del periodo de crecimiento acelerado....	50
LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA.....	50

**SOME ASPECTS OF THE AGE AND GROWTH OF THE ANCHOVETA,
CETENGRAULIS MYSTICETUS, IN THE GULF OF PANAMA**

by

William H. Bayliff

SUMMARY

Length-frequency samples of anchovetas were collected from January 1956 to March 1963. The findings for the most part corroborate those of previous studies in regard to the general pattern of age and growth. Recent tag returns demonstrate that some of the fish survive at least to the beginning of their fourth year of life. In 1961 and 1962 the fish were considerably larger than in any previous year for which data are available. The annual variation in the size of the young of the year is apparently related to the amount of upwelling and the density of the population during the early months of the year.

INTRODUCTION

Howard and Landa (1958) investigated the life history of the anchoveta in the Gulf of Panama, using length-frequency data taken during 1951 to 1956 for analysis of the age and growth. The present study includes an analysis of length-frequency data collected during 1956 to 1963. These were collected incidental to other projects as circumstances permitted during 1956 to mid-1961, and hence are rather scanty for that period. From June 1961 to March 1963, however, more extensive data were gathered.

Acknowledgement is extended to Dr. Milner B. Schaefer, formerly Director of Investigations, Inter-American Tropical Tuna Commission (now Director, Institute of Marine Resources, University of California), Mr. Clifford L. Peterson, Assistant Director of Investigations, and Messrs. Bruce M. Chatwin and Franklin G. Alverson for advice and assistance rendered to the study. Messrs. Gerald V. Howard (now with the U. S. Bureau of Commercial Fisheries), Antonio Landa, Izadore Barrett, Edward F. Klima (now with the U. S. Bureau of Commercial Fisheries), and Gabriel G. Gamboa, in addition to the writer, made most of the measurements. The fish landed at the reduction plants were made available for measurement through the courtesy of Messrs. Roberto Novey, Carlos A. Arosemena L., Ingemar Lundberg, and Sven O. Fahlgren. The hydrographic data were furnished by Mr. W. H. Esslinger, Chief Hydrographer, Panama Canal Company.

MATERIALS AND METHODS

The samples were obtained mostly from catches made by Commission personnel with cast nets and otter trawls and from the catches of shrimp boats, purse-seine boats fishing for anchovetas for reduction, and tuna boats, which use anchovetas for bait. The fish were usually measured

fresh within a few hours after capture. The tuna-boat samples, however, were nearly always received frozen, and thawed before measuring. In a few cases the fish were preserved in formalin before measuring. In most instances, with the exception of the purse seine-caught fish, all the fish in the samples were measured.

The fish from the purse-seine boats were obtained at the reduction plants. As they were transferred from the boats to the storage bin a number of subsamples of about 20 to 50 fish were taken at intervals until the unloading was finished. In the few cases when one or more boats had already unloaded when the sampler arrived at the plant, several subsamples of fish were taken from different parts of the bin.

The fish were measured in millimeters from the tip of the snout to the end of the silvery area on the caudal peduncle. Most of the measurements were made with a measuring board of the type described by Sette (1941).

The samples of fish are listed in Table 1, and the locations of the areas are shown in Figure 1. The numbers in parentheses in the table correspond to the numbers in parentheses in the figure.

POTENTIAL SOURCES OF ERROR

The samples of fish came from all parts of the Gulf of Panama, but the sampling was by no means proportional to the amounts of fish present in the various areas. There is no evidence to indicate that there were any differences in size of the fish from area to area, however. In 1961 and 1962 the fish were considerably larger than they had been in any previous year for which data are available, and this phenomenon was observed among fish from all parts of the Gulf of Panama. Thus an adequate representation of the size composition of the population of fish of the Gulf of Panama can probably be obtained even when the samples are taken from that population without regard to area.

Schools of anchovetas with members sufficiently small to escape through the meshes of the nets are never fished by purse-seine boats or tuna boats because individuals not quite small enough to escape would get gilled in the meshes of the nets. From this standpoint, then, selectivity of the gear is probably not a source of error. Evidence will be presented later, however, to show that in many cases incorrect representation of the relative proportions of young of the year and older fish in the population resulted from the nature of the fishery.

Howard and Landa (1958) demonstrated that anchovetas from the same schools tended to be more nearly the same size than did anchovetas from different schools. This was also observed in the present study. Accordingly, as many small samples as feasible were collected, rather than lesser numbers of larger ones, since the former method gives a better representation of the size composition of the population when there is schooling according to size.

Any catch landed by a purse-seine boat at a particular time consisted of fish from several schools, except in the few cases when only one set of the net was made. The fish did not become randomly mixed by size in the holds of the boats or during the process of unloading, but the stratification of the subsampling throughout the unloading tended to compensate for this.

Fish almost invariably shrink when preserved in formalin, but this shrinkage is slight (Carlander, 1950), and could not have been enough to affect the results of the present investigation. Cursory observations have indicated that anchovetas shrink about 1 per cent when refrigerated overnight, so it is likely that freezing also causes them to shrink. This shrinkage also could not have been sufficient to affect the results of the investigation, however.

Digit bias was almost certainly absent in the measurements taken with the bias-proof measuring board. Even if it was present to some extent in the measurements taken with other types of measuring boards, the results of none of the statistical tests which were performed could have been affected by digit bias.

RESULTS AND DISCUSSION

Howard and Landa (1958) described the general pattern of growth of the anchoveta in the Gulf of Panama. The spawning occurs chiefly in November and December, and juveniles of about 20 to 30 millimeters in length are first encountered in January. The fish grow rapidly to approximately 125 millimeters by about May or June, and then there is very little additional growth until about the following January. The growth is again rapid from about January to March, and then nearly ceases again. The periods of accelerated growth correspond rather closely to the annual period of upwelling, which takes place mostly during January, February, March, and April (Schaefer, Bishop, and Howard, 1958; Forsbergh, 1963).

Fish in their first year of life are much more abundant than older ones, from which they can be distinguished by their lengths. It was not possible for Howard and Landa (1958) to determine whether the larger fish were all in their second year of life, or if some of them were older. Hence they depicted growth curves based on two different hypotheses: (1) that all the older fish were in their second year of life (except after the spawning period, when they would have been in their third year of life); (2) that the older fish consisted of a mixture of fish in their second and third years of life (except after the spawning period, when they would have been in their third and fourth years of life). The returns of tags from experiments conducted by the Commission in the Gulf of Panama in 1960 and 1961 have demonstrated that the latter hypothesis is the correct one. The last recoveries of tags put on fish in 1960 were made in January 1963, indicating that some of the fish survive at least to the beginning of their fourth year of life.

Growth in individual years

Figures 2 through 9 show the length distributions of the fish sampled for this study. The numbers at the right side of each panel indicate the numbers of fish measured and the numbers of samples taken each month, respectively. Following Howard and Landa (1958), vertical arrows were drawn between the modes to separate what were considered most likely to be different age groups. Howard and Landa did not know whether or not any of the fish survived to their third year of life, and so did not make any attempt to delimit age groups among the older fish. Such an attempt was made in the present study, however, since it is now known that some of the fish live for more than 2 years. The locations of the arrows separating the age groups are rather arbitrary in most cases, however, since the modes are not distinct. It may be noted that the arrows do not always make an orderly temporal progression; this is undoubtedly the result of inadequate sampling.

Table 2 lists the average lengths of the fish of the different age groups by month for each year. Since the spawning occurs principally in November and December, the young of the year are considered to enter their second year of life, the fish in their second year to enter their third year of life, etc., on December 1.

1956

This year was the first in which young of the year were collected in January.

The February and March data might be considered to indicate the presence of two and three age groups, respectively. However the single 110-millimeter fish of February was collected, along with some smaller ones, on February 27 at Isla Taboguilla. This is not normally a habitat of adult fish, so it was almost certainly a young of the year. The same applies to four of the larger fish of March, 110 to 111 millimeters in length, collected at Isla Taboguilla on March 1. The other 13, 113 to 128 millimeters in length, were from a collection obtained on March 29. The growth is rapid during March, so young of the year of this size are not uncommon late in the month (Howard and Landa, 1958). It is virtually certain, then, that these fish were also young of the year.

1957

The 1957 data provide the first good opportunity to observe the accelerated growth of the fish in their second year of life during January to April. The fish of the January sample were slightly larger than those of the December 1956 sample, which would indicate that the period of accelerated growth began in late December or early January. The sample for January was so small, however, that it is unlikely that the difference in size of the fish caught in the two months is significant.

These data illustrate well the lack of growth of the older fish from April to December.

The length-frequency distributions in November and December do not correspond well with the general pattern exhibited by most of the other data, and it is possible that the vertical arrows are misplaced for these months.

1958

The data for January 1958, for the first time, indicate almost certainly the presence of three age groups at the same time.

By comparison of the length frequencies for December 1957 and January 1958, it appears that the growth of the older fish began to accelerate in late December or early January, for the January fish were slightly larger than those of December.

The length-frequency distributions for 1958 do not correspond very closely to those of previous years, the young of the year appearing to have been larger in 1958. The length distributions of the young of the year and the older fish overlap more than in the previous years, so the placement of the vertical arrows from May to December is more uncertain than usual.

1959

The fish of January 1959 were larger than those of December 1958, which again indicates that the period of accelerated growth commenced in late December or early January.

1960

The 1960 data provide a very good demonstration of the accelerated growth of the older fish during the first three months of the year. The December 1959 and January 1960 data again indicate that the period of accelerated growth began in late December or early January.

The young of the year were of about average size in 1960.

1961

In 1961 the young of the year were considerably larger than they had been in any previous year of study. The average length was about 140 millimeters from July through November, whereas it had been about 120 to 130 millimeters for these months in all previous years. It was thought at first, if fact, that these fish were in their second year of life, and that there might have been no recruitment of young of the year. A tagging program had been carried out in 1960, however, and the ratio of recoveries of these tags was much lower in 1961 than it had been in 1960, indicating that there had been recruitment of a new age group.

Most of the samples taken in 1961 were from fish caught in the Isla Verde area. Enough samples and superficial observations from other areas were available, however, to demonstrate that the fish were larger than usual in all parts of the Gulf of Panama.

It is of interest to observe the gradual disappearance of the fish of less than 125 millimeters in length from June to September. This was probably due to compensatory growth.

The fish in their second year of life averaged about 155 to 160 millimeters in length from July through November, as compared to about 145 millimeters in previous years. It was especially difficult to separate the young of the year and the older fish in this year on account of the larger size of the young of the year, but it is virtually certain that the average size of the fish in their second year of life was considerably greater than 145 millimeters.

The data for October, November, and December had been rather scanty for previous years, but adequate samples for these months were obtained in 1961.

1962

The fish sampled in January 1962 were about the same size as those sampled in December 1961, indicating that the accelerated growth of these fish did not begin in late December or early January, as was apparently the case in the previous years for which data are available. Examination of the original length-frequency data, taken at intervals of approximately 1 week, reveals that the growth began to accelerate in early February.

The young of the year averaged about 135 millimeters in length from July through November. Thus they were about 5 millimeters shorter than the young of the year in 1961, but about 5 to 15 millimeters longer than the young of the year of the other years for which data are available. Significant amounts of fish smaller than 120 millimeters in length were caught only in April and May, after which they virtually disappeared, probably due to compensatory growth.

The fish of the 1960 year class averaged about 155 to 160 millimeters in length. The two modes were a little further apart in 1962 than they had been in 1961, so it was easier to distinguish the fish of the two age groups in 1962.

A unique feature of 1962 is that the fish measured in December of that year were about 5 millimeters longer than those measured in July through November. Examination of the original data revealed that the growth began to accelerate in early December, about 1 month earlier than in any previous year for which data are available.

1963

Fish were measured only in January, February, and March of 1963. The growth was rapid in January, but virtually ended by the end of that month. Thus the accelerated growth in 1962-1963 took place almost entirely in December and January, whereas in previous years for which data are available it had taken place mostly in January, February, and March.

It might appear questionable that any fish were in their fourth year of life, as indicated in Figure 9 and Table 2. As mentioned previously, however, two tags put on fish in 1960 were recovered in January 1963, so obviously some of the fish did survive to that age.

Discussion

Compensatory growth

The curve corresponding to the growth in length of the anchoveta is convex throughout the size range that has been studied (Howard and Landa, 1958), so the growth rate decreases as the age and size increase. Consequently the smaller fish of a given age group occurring at a given time would be expected to grow more rapidly immediately after that time than would the larger ones of that age group, and thus the range of lengths occurring at a later time would tend to be narrower than that at the original time. This phenomenon is sometimes called compensatory growth. Howard and Landa (1958) observed that the range of lengths was extremely wide during February and March of each year, and then gradually decreased as the year progressed. They explained that this might be the result of compensatory growth. A considerable portion of it, however, was the result of their combining all the samples taken during February and all the samples taken during March, when the growth rate was rapid. A curve indicating the growth of the young of the year from January to June was constructed, utilizing the average lengths shown in Howard and Landa's (1958) Table 3 for February through June and the value of 30 millimeters given on page 400 of the same paper for January. These values were plotted at the *middle* of each month and connected with a curve drawn by eye. From this curve the following approximate values were obtained for the *beginning* of each month: February, 48 millimeters; March, 82 millimeters; April, 104 millimeters; May, 115 millimeters; June, 119 millimeters. Thus the fish would average about 48 millimeters on February 1, while on February 28 or 29 they would average about 82 millimeters. Likewise, they would average about 82 and 104 millimeters, respectively, on March 1 and 31. On the other hand, those on May 1 and 31 would average about 115 and 119 millimeters, respectively, a very slight difference. Hence it is virtually inevitable that, when data for different dates of the months are combined, the ranges of the length distributions are wider for the months of more rapid growth.

In some cases, however, the fish of a single sample taken in February or March, or several samples taken within a few days of each other in these months, exhibited wide ranges in lengths. A good example is provided by the data for February 1961 (Figure 7). This is probably the result of spawning over a rather lengthy period of time. It is apparent, then, that the variation in size actually is greater in February and March than it is later in the year.

Age distribution by years

Table 3 lists, for the seasons of 1951 through 1962, the numbers and percentages of fish measured of the three age groups of adults. (Following the terminology of Bayliff (1963), the young of the year in their pelagic phase of existence are called juveniles, while the young of the year and older fish that inhabit the regions of mud flats are considered to be

adults.) The data were obtained from Table 3 of Howard and Landa (1958) and Table 2 of the present report. Only the data for the months of May through the following January were used, because in February, March, and April the young of the year are in their pelagic phase of existence. The adults and juveniles being separated, it is not possible to sample them in proportion to the relative abundance of the two groups, as Howard and Landa (1958) have pointed out.

It is apparent that the proportions of fish in their second and third years of life were higher in the samples taken in the 1961 and 1962 seasons, when the purse-seine catches were the principal source of the samples, than in most of the preceding years. More reliance can be placed upon the 1961 and 1962 data because of the more extensive sampling in those years. In addition, the technique of stratified subsampling from the large samples taken by the purse-seine boats probably provided better representation of the size composition of the population.

In addition, at least some of the variation in the proportions of the various age groups present during a given season was undoubtedly caused by variations in the relative strengths of the year classes involved.

Age distribution by months

A noteworthy contrast is provided by the relative proportions of young of the year and older fish in the catches of the different months of 1961, 1962, and 1963 (Table 4). In 1961 the relative proportions of these two groups remained more or less constant from about June through September, after which the proportion of older fish gradually decreased. In 1962 the proportion of older fish decreased rapidly from April to June, and then gradually increased to September, after which it again decreased. If the mortality rates of the two age groups were constant and equal, and the two groups were equally available and vulnerable to the fishing gear, then the proportions of the two groups would remain the same throughout the year. (The terms "abundance," "availability," and "vulnerability" are used in this report with the same connotations employed by Ahlstrom (1960). He defined abundance as a measure of the numbers of a species of fish of catchable size present throughout its range, availability as a measure of the numbers within the range of the fishery, and vulnerability as a measure of the degree of ease with which they can be captured.) The variations in the proportions of older fish from April to September were probably due to a combination of the tendency of the fish to school according to size, and hence also according to age, and differences in the vulnerability to capture of the two groups, both of these factors varying with time. The greater variation in 1962, as compared to 1961, was probably due to the greater difference in size of fish of the two age groups in 1962. In addition, practically all the 1962 samples were taken from purse-seine catches in the Isla Verde area, while many of the 1961 samples were taken with cast nets in different parts of the Gulf of Panama, and hence may have provided a more nearly accurate representation of the true size composition of the population.

The decrease in the proportion of older fish in October, November, and December could have been due to decreasing availability or vulnerability, or to higher mortalities, relative to the young of the year, of these fish at that time. Howard and Landa (1958) have shown that the older fish begin spawning earlier than the young of the year. Since little spawning occurs in the Isla Verde area (Simpson, 1959), the older fish probably left that area to spawn earlier than did the young of the year, thus becoming relatively less available in October and November. They failed to reappear at their former proportion in December, January, and February, however, making it appear likely that they experienced heavier natural mortalities than did the young of the year at about the end of the calendar year, or shortly before. Beverton and Holt (1957: 68) point out, "As fish grow old they may become senile and hence more susceptible to predation, disease, or to unfavourable environmental conditions in general; also the physiological demands of spawning may become progressively greater with increasing age."

Factors influencing the amount of growth

Variations in the amount of growth in different years have been recorded for many species of fish. These variations have been attributed to such environmental factors as productivity of the water, density of the population of fish, and length of the growing season, and to factors inherent within the individual fish (Brown, 1957). It is of interest to examine the factors possibly affecting the amount of growth of the anchoveta, particularly in order to investigate the cause or causes of its great variation in size in different years.

The older fish (1959 year class), as well as the young of the year (1960 year class), were unusually large in 1961, even though the fish of the 1959 year class had been of average size in 1960. It appears from these data, therefore, that some aspect of the environment, which probably occurred during the season of rapid growth, from about January to May 1961, was responsible for the larger size of the fish in 1961. (In 1962 both the young of the year and the older fish were again larger than average. It was to be expected that the older fish (1960 year class) would be larger, however, because the fish of this year class had been larger the previous year.)

Since the period of accelerated growth more or less coincides with the period of upwelling, it might be hypothesized that upwelling is the dominant environmental factor, and that the size attained by the fish is directly related to the amount of upwelling. The best indices of upwelling available for the years of concern are the sea-surface temperature and sea level data collected at Balboa by the Panama Canal Company (Tables 5 and 6). Both of these are inversely related to the amount of upwelling. (November and December are not normally months of upwelling. These are the months of spawning and larval existence, however, and hence likely to be critical in determining the year-class strength and growth, so the data for these months are also included in the tables. Also, it is

desirable to determine if the upwelling began earlier than usual in any of the years.) In Figures 10 and 11 are shown the relationships between the sea-surface temperatures and sea levels for different months and combinations of months and the sizes of the adult fish in their first year of life recruited during the upwelling seasons corresponding to these months. The sizes of the fish (Table 7) were obtained by averaging the lengths of the young of the year for the months of July through November, this being a period when there is very little growth. The data for each month were given equal weights when computing the averages, but the data for no month for which measurements of less than 27 young of the year were available were used. Only for the months of February and March does there appear from the graphs to be any relationship between the amount of upwelling and the size of the fish. The product-moment correlation coefficients for the data for these months of 1951 through 1962 are shown in Table 8. While there may be some relationship, it is obvious that there must be important factors other than the amount of upwelling influencing the size of the fish.

The hypothesis was advanced above that some aspect of the environment, probably occurring during the season of rapid growth, was responsible for the larger size of the fish in some years. Those of the 1960 year class were apparently exposed to unusually favorable conditions in both 1961 and 1962, judging from the size attained by the young of the year in those years. They were no larger in their second year of life, however, than the fish of the 1959 year class, which grew more rapidly than normal during the period of accelerated growth in 1961, but not in 1960. Perhaps there is an upper asymptote which the fish cannot exceed, no matter how favorable the environmental conditions.

For a number of species of marine and freshwater fish it has been demonstrated that the size attained at a given age is inversely related to the density of the population (Hile, 1936; Beverton and Holt, 1957). If this were the case for the anchoveta, then the abundance of the juveniles during the first four months of the year would probably have a considerable influence upon the size attained by the adults of that year class, as these are the months when most of the growth takes place. Table 9 shows data on the catch of anchovetas per standard day's fishing by tuna boats in the Gulf of Panama, calculated by the methods of Alverson and Shimada (1957), which is the best available index of abundance. Only the data of February, March, and April are included. The data of January are omitted because the catches of anchovetas during that month consist almost exclusively of older fish, whereas the catches during February, March, and April consist mostly of young of the year. The relationship between the population density and the size of the fish is shown in Figure 12 and Table 8. The data for 1951 are omitted, as no fish were caught in February, March, or April of that year. Surprisingly enough, the relationship is a positive one. If the data for 1959, which comprise the point at the extreme left in the figure, were omitted a correlation coefficient of 0.622 with eight

degrees of freedom, which is barely lacking in significance at the 5-per cent level, would result. The value for the average lengths of the fish for this year was based upon a single sample of 104 fish, so it may be a poor estimate of their size in that year.

It is more likely that some environmental factor would be the common cause of greater size of the population and of the individual fish in certain years, rather than that greater density of the population would cause the fish to grow larger, or vice versa. The fish of the 1959 year class achieved greater than average growth during the first four months of 1961, after having been of average size in 1960. Greater abundance of the fish of the 1960 year class is not likely to have been responsible for the greater than average growth of the fish of both this year class and of the 1959 year class during January through April 1961, for the adults and the young of the year do not occupy the same habitat during this period, so there is probably little competition for food or space between them at that time (Howard and Landa, 1958; Bayliff, 1963).

In Table 8 are shown multiple correlation coefficients testing the relationship between both the amount of upwelling and the density of the population and the size attained by the fish. Again there appears to be some relationship, but again it is obvious that there must be other important factors influencing the size of the fish.

It might be hypothesized that greater growth of the young of the year of a particular year class would be achieved by earlier spawning of their parents. Simpson (1959) observed that the spawning took place about 3 weeks earlier in 1957 than it had in 1956, and the data in Table 7 indicate that the fish of the 1957 year class were larger than those of the 1956 year class. At about the time of spawning it becomes difficult to catch anchovetas, so the commercial fishing effort is devoted largely to thread herring, *Opisthonema* spp., at that time. Figure 13 shows the percentage composition by species of the purse-seine catches, by 10-day intervals, from September through December for the years for which adequate data are available. If this is a valid criterion for judging the time of spawning, then it does not appear that the spawning was much earlier in 1960 and 1961 than it had been in 1959, and yet the fish of these year classes were much larger in their first year of life than had been those of the 1959 year class. Therefore this hypothesis does not appear to be a valid one.

Some inherent physiological factor or factors associated with the age of the fish or the maturation of the gonads and spawning, and only slightly related to the environment, might be partially responsible for the amount of growth in a particular year. What these factors might be, or how they might operate, however, is not known.

Factors influencing the time of the period of accelerated growth

It is also of interest to examine the variation in the time at which the accelerated growth takes place. The most obvious hypothesis is that the time of the period of accelerated growth is related to the time of the

period of upwelling, beginning earlier in the seasons when the upwelling begins earlier. In 1961-1962 the accelerated growth did not begin until early February, although the amount of upwelling in January was apparently about normal (Tables 5 and 6). In 1962-1963, on the other hand, the accelerated growth began in early December, well before the upwelling had begun. This hypothesis, therefore, apparently has no validity.

It might be hypothesized that the time of the period of accelerated growth is related to the time of spawning, beginning earlier in the seasons when the spawning is earlier. The spawning apparently occurred about 1 month earlier than usual in 1962 (Figure 13) and the accelerated growth also began about 1 month earlier in 1962-1963, which tends to corroborate this hypothesis. On the other hand, though the spawning took place about 3 weeks earlier in 1957 than it had in 1956 (Simpson, 1959), there is no evidence that the accelerated growth began earlier in 1957-1958 than it had in 1956-1957. The fish appear to have spawned at about the regular time in 1961 (Figure 13), but the accelerated growth did not begin until February 1962. The time of the period of accelerated growth, then, does not appear to be related to the time of spawning.

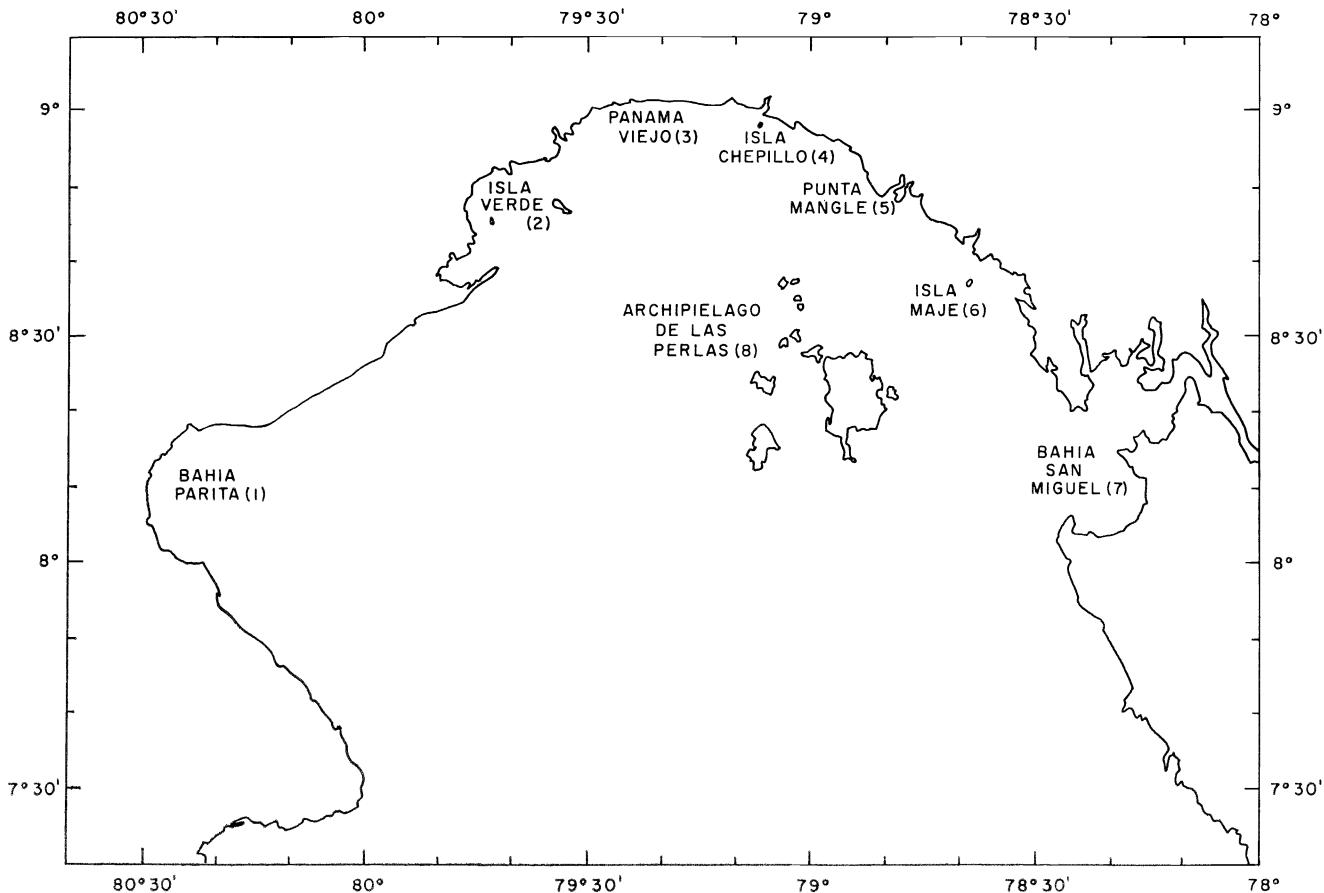


FIGURE 1. Map of the Gulf of Panama, showing the areas listed in Table 1.

FIGURA 1. Mapa del Golfo de Panamá, mostrando las áreas enumeradas en la Tabla 1.

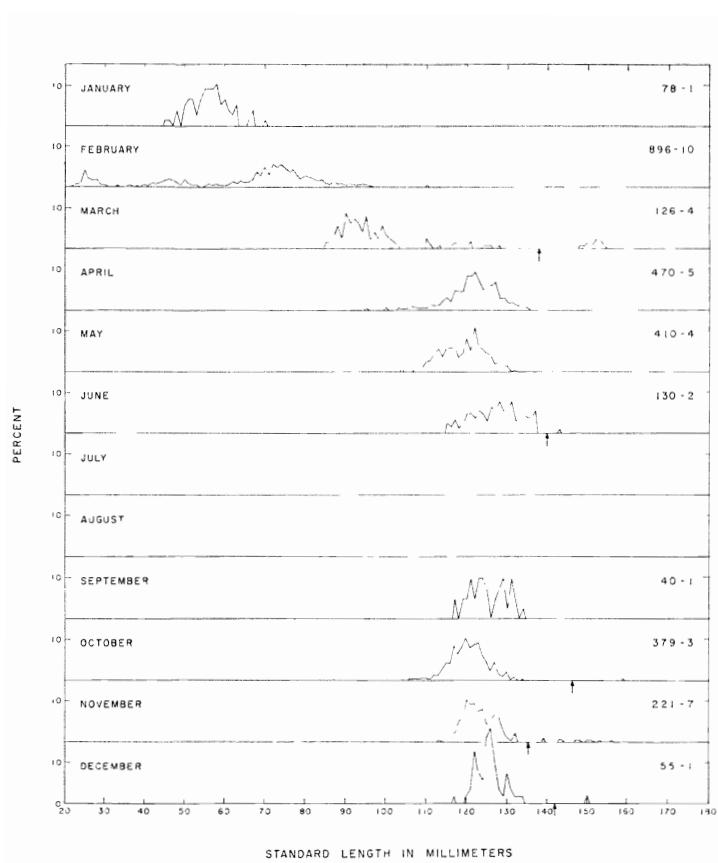


FIGURA 2. Distribución de las frecuencias de longitud de las anchovetas recolectadas en el Golfo de Panamá en 1956.

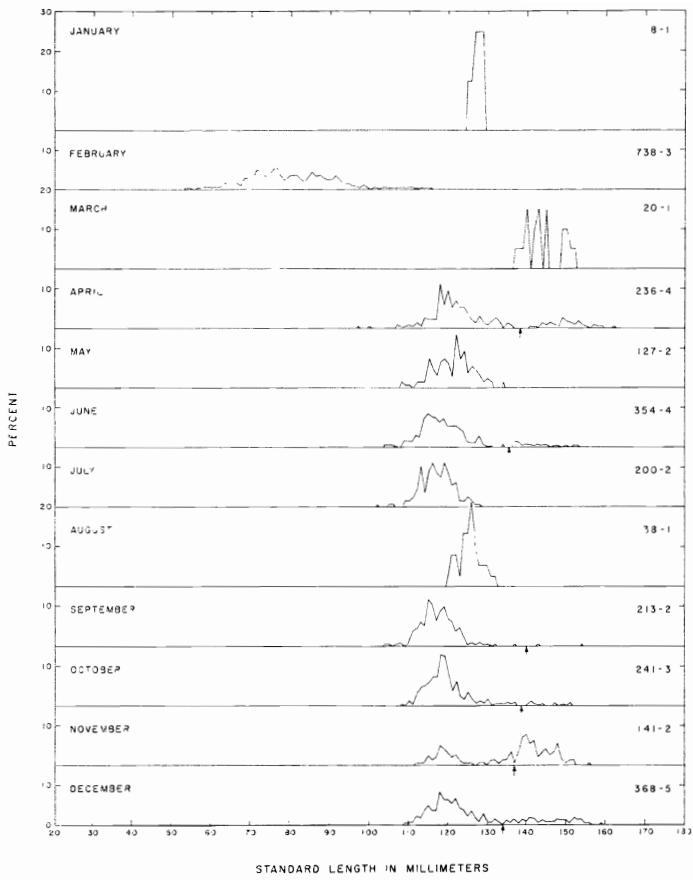


FIGURA 3. Distribución de las frecuencias de longitud de las anchovetas recolectadas en el Golfo de Panamá en 1957.

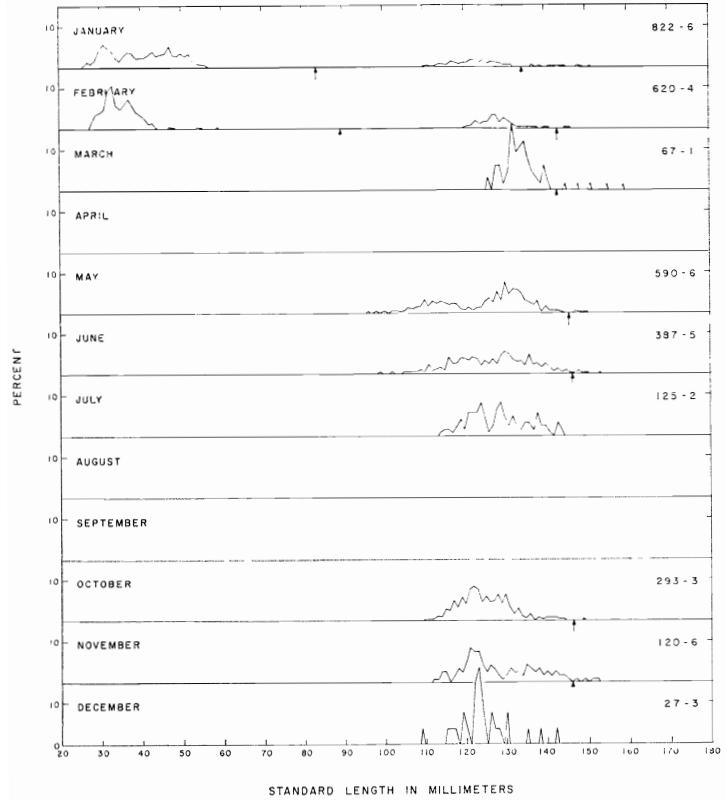


FIGURE 4. Length-frequency distributions of anchovetas collected in the Gulf of Panama in 1958.

FIGURA 4. Distribución de las frecuencias de longitud de las anchovetas recolectadas en el Golfo de Panamá en 1958.

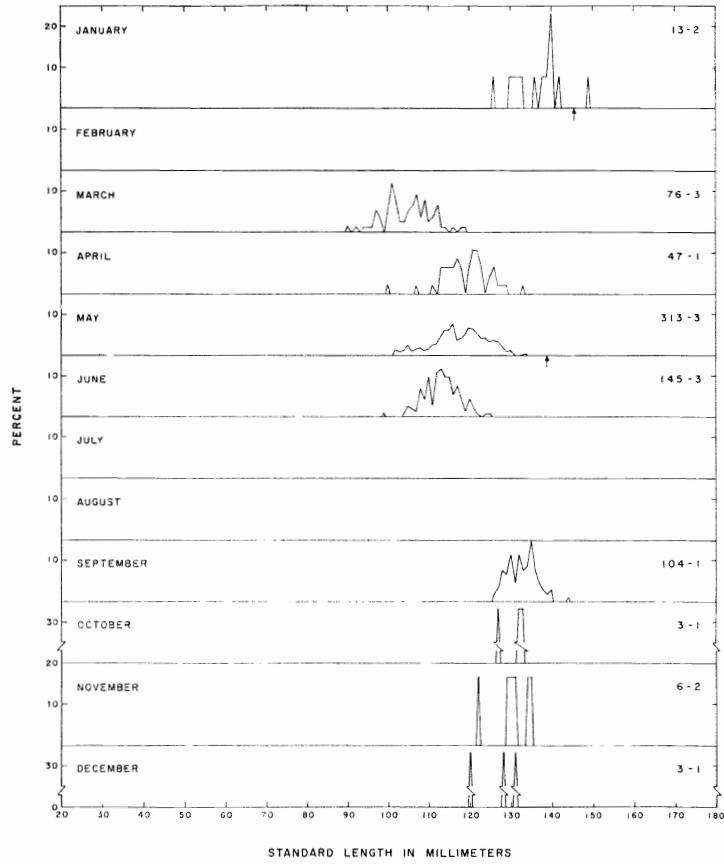
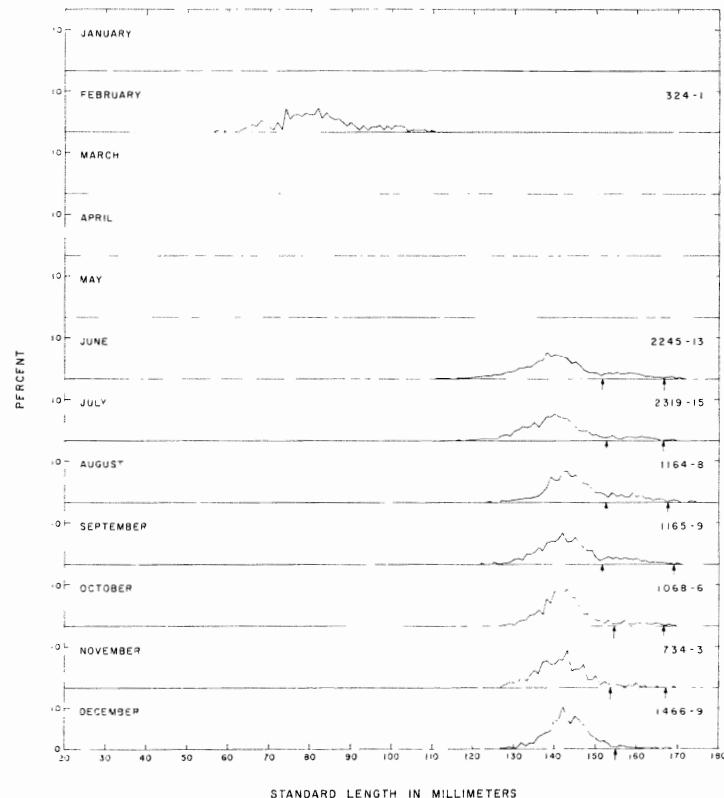
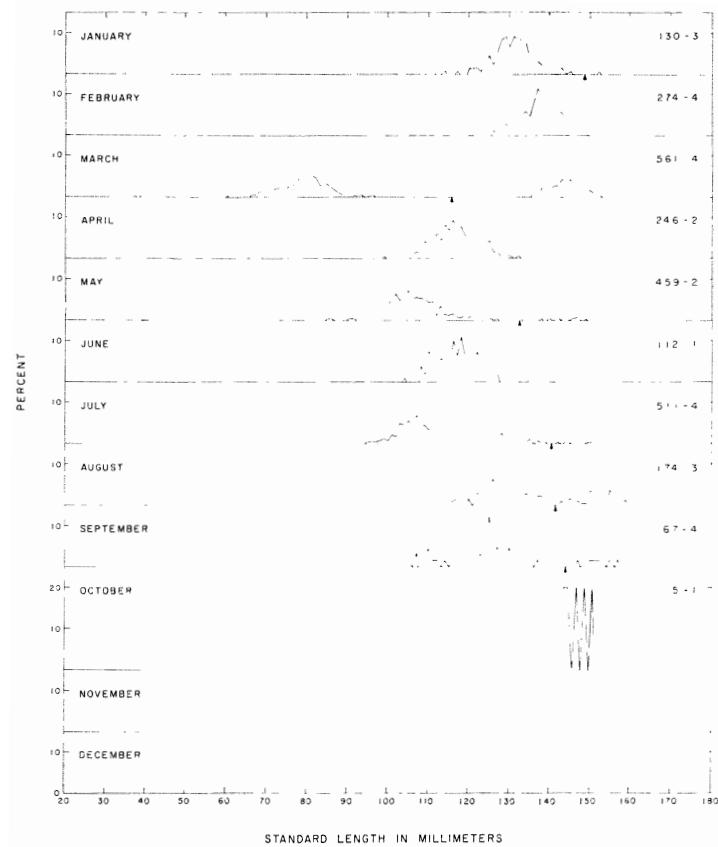


FIGURE 5. Length-frequency distributions of anchovetas collected in the Gulf of Panama in 1959.

FIGURA 5. Distribución de las frecuencias de longitud de las anchovetas recolectadas en el Golfo de Panamá en 1959.



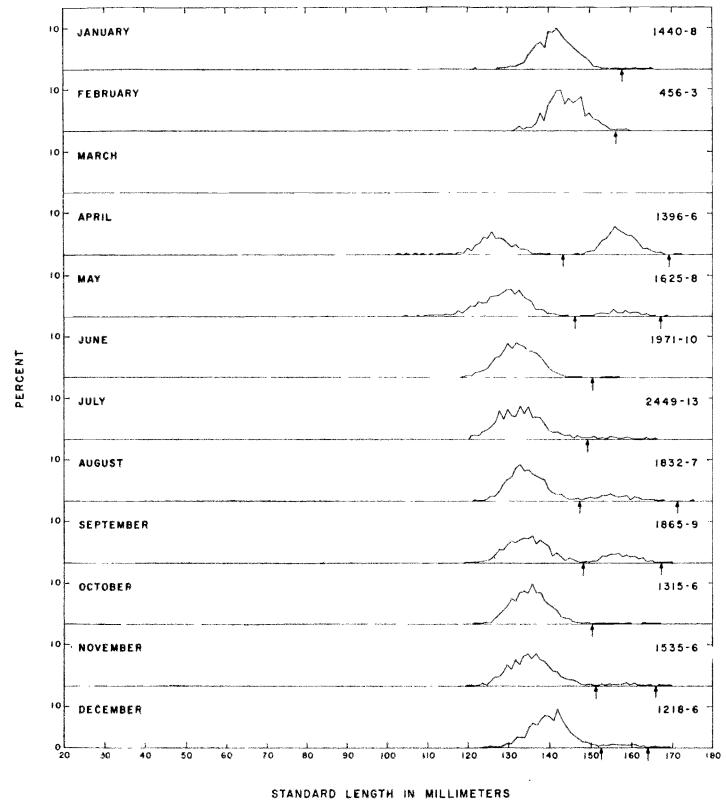


FIGURE 8. Length-frequency distributions of anchovetas collected in the Gulf of Panama in 1962.

FIGURA 8. Distribución de las frecuencias de longitud de las anchovetas recolectadas en el Golfo de Panamá en 1962.

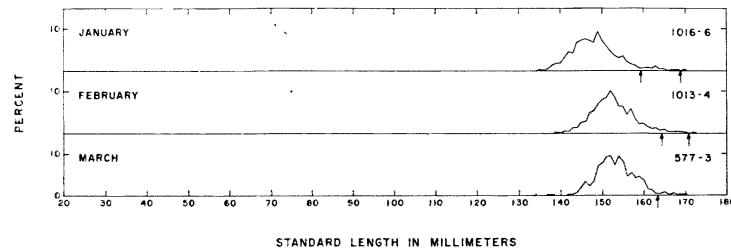


FIGURE 9. Length-frequency distributions of anchovetas collected in the Gulf of Panama in 1963.

FIGURA 9. Distribución de las frecuencias de longitud de las anchovetas recolectadas en el Golfo de Panamá en 1963.

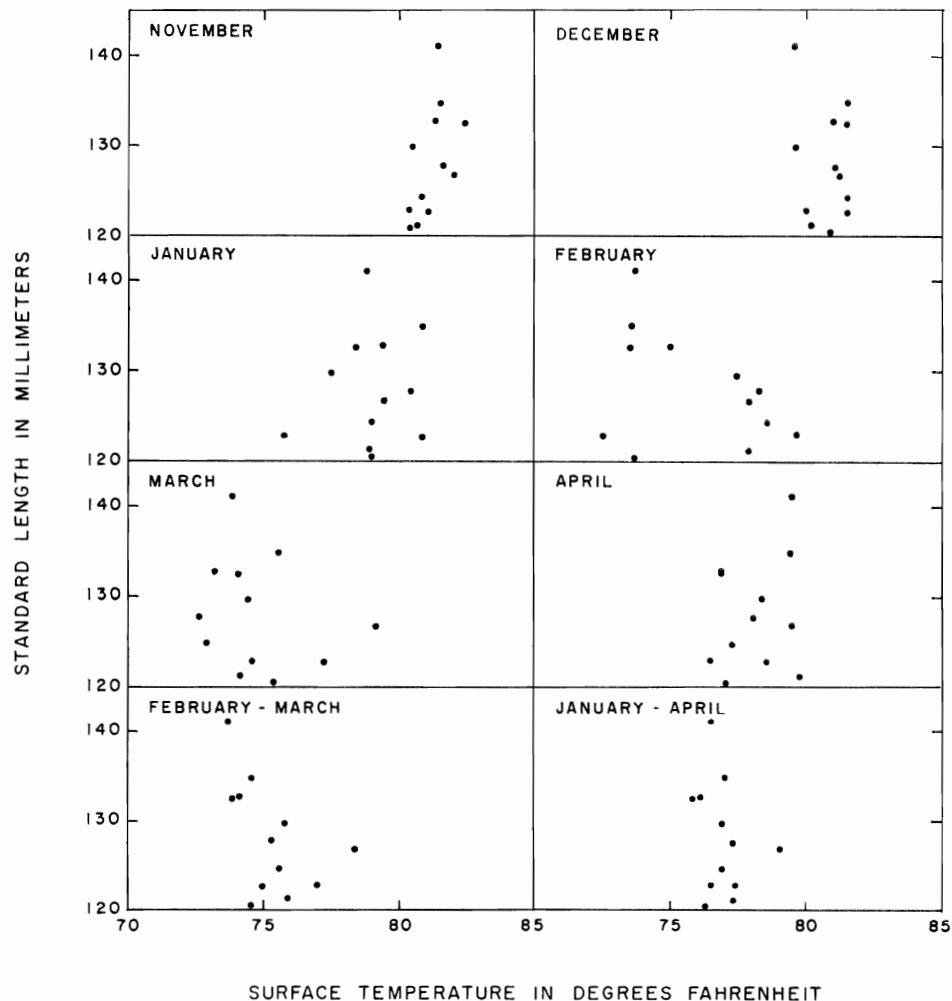


FIGURE 10. Relationships between sea-surface temperatures for different months and combinations of months and sizes of fish recruited during the upwelling seasons corresponding to those months, for 1951 through 1962.

FIGURA 10. Relación entre las temperaturas de la superficie del mar en diferentes meses y combinación de los meses y los tamaños de los peces reclutados durante las épocas de afloramiento correspondientes a esos meses, de 1951 a 1962.

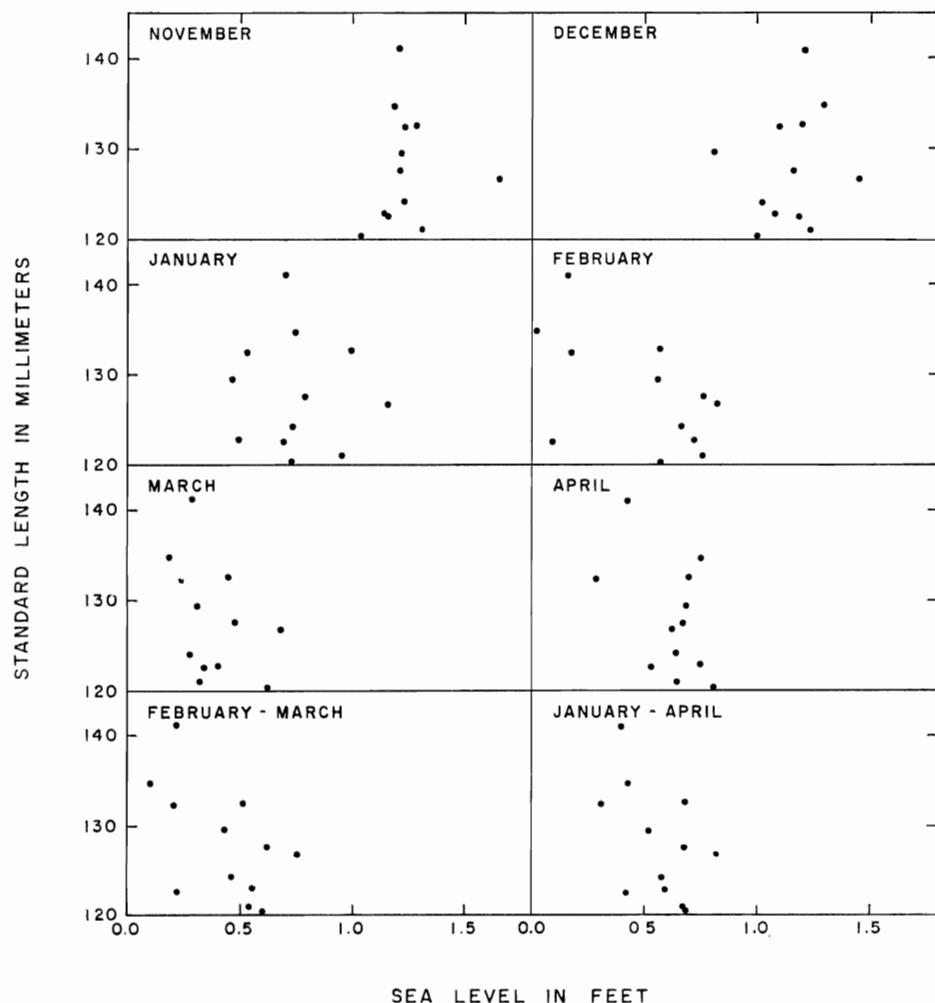


FIGURE 11. Relationships between sea levels for different months and combinations of months and sizes of fish recruited during the upwelling seasons corresponding to those months, for 1951 through 1962.

FIGURA 11. Relación entre los niveles del mar en diferentes meses y combinación de los meses y los tamaños de los peces reclutados durante las épocas del afloramiento correspondientes a esos meses, de 1951 a 1962.

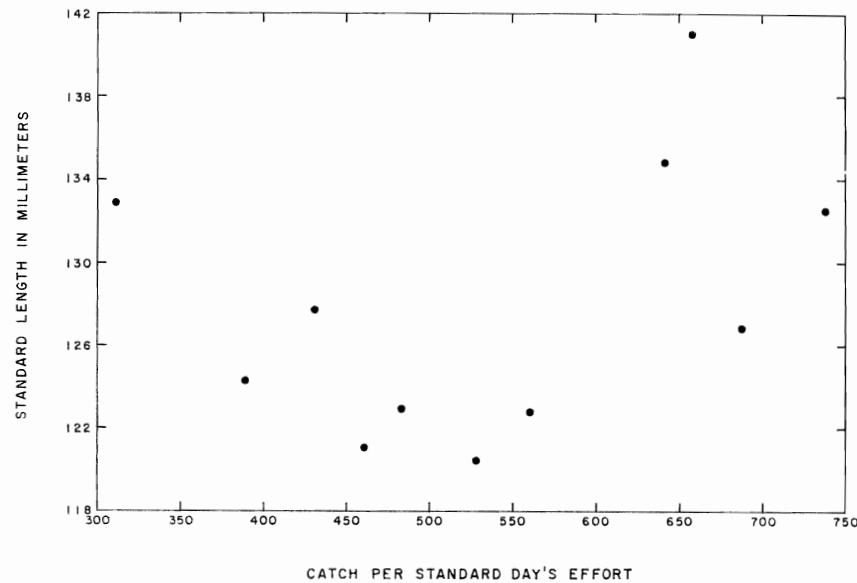


FIGURE 12. Relationship between population density of anchovetas during February, March, and April and sizes of the fish recruited during this period, for 1952 through 1962.

FIGURA 12. Relación entre la densidad de la población de anchovetas durante febrero, marzo y abril y los tamaños de los peces reclutados durante ese periodo, de 1952 a 1962.

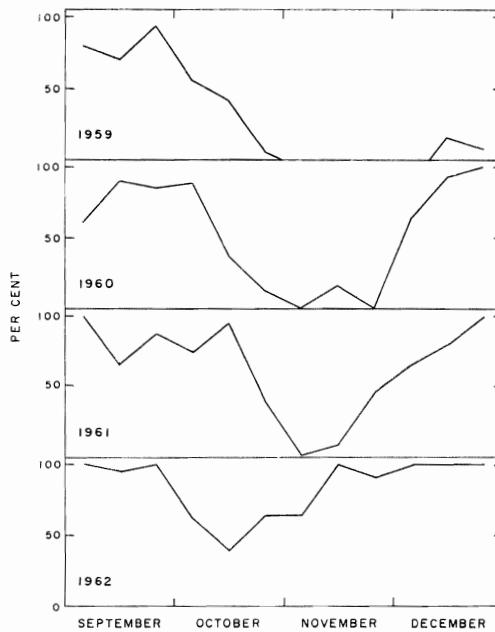


FIGURE 13. Per cent of purse-seine catches comprised of anchovetas, by 10-day intervals, for September through December of 1959 through 1962.

FIGURA 13. Porcentaje de las capturas de los barcos rederos constituidas por anchovetas, a intervalos de 10 días, de septiembre a diciembre de los años 1959 a 1962.

TABLE 1 Continued

Date	Area	Gear	Number measured	Length range
27 March	Ensenada Garachiné (7)	cast net	20	137-152
2 April	Isla San José (8)	tuna boat	64	110-128
22	Isla San José (8)	tuna boat	54	112-128
27	Río Antón (1)	tuna boat	39	97-128
30	Isla Verde (2)	?	79	107-162
Total			236	97-162
2 May	Gulf of Panama	tuna boat	77	115-131
28	Río Antón (1)	tuna boat	50	108-134
Total			127	108-134
14 June	Río Antón (1)	tuna boat	89	109-127
17	Isla Chepillo (4)	cast net	98	104-142
18	Bella Vista (3)	beach seine	107	104-125
25	Bahía San Miguel (7)	tuna boat	60	120-153
Total			354	104-153
19 July	Isla Verde (2)	?	135	102-126
28	Isla Pelado (6)	tuna boat	65	113-128
Total			200	102-128
25 August	Río Antón (1)	tuna boat	38	120-132
5 September	Isla Chepillo (4)	cast net	100	107-137
9	Isla Pelado (6)	tuna boat	113	104-154
Total			213	104-154
11 October	Río Pacora (3)	cast net	88	110-129
13	Isla Pelado (6)	tuna boat	33	117-151
31	Río Tapia (3)	cast net	120	108-140
Total			241	108-151
6 November	Río Pacora (3)	?	35	112-140
20	Ensenada Garachiné (7)	cast net	106	120-156
Total			141	112-156
1 December	Río Chame (2)	shrimp boat	71	111-159
4	Río Juan Díaz (3)	?	94	111-140
13	Punta Mangle (5)	shrimp boat	159	109-156
30	Río Juan Díaz (3)	otter trawl	23	118-133
30	Río Pacora (3)	otter trawl	21	117-149
Total			368	109-159
8 January 1958	Playa Miramar (3)	stranded on beach	89	114-151
9	Río Sabana (7)	otter trawl	3	122-130
10	Río Congo (7)	otter trawl	20	114-145
10	Río Sucio (7)	otter trawl	55	111-143
30	Balboa Harbor (3)	cast net	223	26-38
30	Balboa Harbor (3)	cast net	432	34-56
Total			822	26-151
6 February	Balboa Harbor (3)	cast net	349	28-59
6	Tocumen (3)	cast net	91	120-146
20	Río Juan Díaz (3)	cast net	59	122-145
20	Isla Taboga (2)	cast net	121	32-44
Total			620	28-146
17 March	Puerto de Panamá (3)	cast net	67	126-159
4 May	Isla Pelado (6)	tuna boat	56	105-143
11	Gulf of Panama	tuna boat	132	108-147
13	Isla Pelado (6)	tuna boat	113	108-148
17	Isla Pelado (6)	tuna boat	164	102-147
21	Isla Pelado (6)	tuna boat	35	108-150
21	Isla Majé (6)	tuna boat	90	96-131
Total			590	96-150

TABLE 1 Continued

Date	Area	Gear	Number measured	Length range
2 June	Isla Pelado (6)	tuna boat	122	105-146
6	Isla Pelado (6)	tuna boat	55	107-153
9	Ensenada Vieque (2)	cast net	58	99-148
17	Ensenada Vieque (2)	cast net	11	111-126
19	Punta Garachiné (7)	tuna boat	141	109-150
Total			387	99-153
17 July	Panamá Viejo (3)	cast net	21	118-144
18	Panamá Viejo (3)	cast net	104	114-144
Total			125	114-144
1 October	Río Juan Díaz (3)	cast net	100	110-144
8-9	Panamá Viejo (3)	cast net	111	113-149
29	Panamá Viejo (3)	cast net	82	113-140
Total			293	110-149
12 November	Panamá Viejo (3)	shrimp boat	40	114-152
13-14	Panamá Viejo (3)	cast net	15	115-139
20-21	Panamá Viejo (3)	cast net	33	114-145
23-24	Panamá Viejo (3)	cast net	18	112-151
25-26	Panamá Viejo (3)	otter trawl	9	124-142
27-28	Panamá Viejo (3)	otter trawl	5	118-138
Total			120	112-152
3-4 December	Panamá Viejo (3)	otter trawl	7	115-130
4-5	Panamá Viejo (3)	otter trawl	18	109-142
28 Nov.-11 Dec.	Panamá Viejo (3)	otter trawl	2	122-123
Total			27	109-142
30 January 1959	Río Pacora (3)	otter trawl	2	133-140
31	Punta Mangle (5)	otter trawl	11	126-149
Total			13	126-149
26 March	Punta Chame (2)	tuna boat	23	90-118
28	Punta Chame (2)	tuna boat	52	92-119
28 March-1 April	Isla Pacheca (8)	tuna boat	1	114
Total			76	90-119
20 April	Punta Chame (2)	tuna boat	47	100-133
10 May	Isla Chepillo (4)	tuna boat	45	113-130
11-13	Ensenada Vieque (2)	cast net	199	102-133
16	Isla Chepillo (4)	tuna boat	69	112-144
Total			313	102-144
8 June	Ensenada Vieque (2)	cast net	6	99-116
8-9	Ensenada Vieque and Panamá Viejo (2 and 3)	cast net	47	105-124
9-10	Panamá Viejo (3)	cast net	92	106-125
Total			145	99-125
30 September	Punta Chame (2)	purse seine	104	126-144
15 October	Isla Verde (2)	purse seine	3	127-133
9 November	Panamá Viejo (3)	cast net	4	129-135
26	Panamá Viejo (3)	cast net	2	122-131
Total			6	122-135
7 December	Panamá Viejo (3)	cast net	3	120-131
7 January 1960	Isla Verde (2)	bird stomach	10	128-143
26	Río Juan Díaz (3)	cast net	66	112-152
29	Punta Chame (2)	purse seine	54	120-145
Total			130	112-152
2 February	Panamá Viejo (3)	purse seine	26	129-143
6	Panamá Viejo (3)	purse seine	26	126-144
13	Río Pacora (3)	purse seine	110	126-146
22	Panamá Viejo (3)	purse seine	112	129-149
Total			274	126-149

TABLE 7. Average lengths of fish in their first year of life measured during July through November of 1951 through 1962.**TABLA 7.** Longitudes promedias de los peces en su primer año de vida, medidos durante el mes de julio a noviembre desde 1951 hasta 1962.

	July Julio	August Agosto	September Septiembre	October Octubre	November Noviembre	Mean Promedio
1951	125.3	129.6	—	—	133.8	129.6
1952	—	140.4	128.4	—	128.6	132.5
1953	125.0	—	129.9	128.0	—	127.6
1954	124.5	119.9	123.4	124.4	121.4	122.7
1955	122.5	125.1	124.8	123.7	125.0	124.2
1956	—	—	125.2	120.6	122.8	122.9
1957	117.1	125.5	117.4	119.2	122.9	120.4
1958	128.4	—	—	124.5	127.4	126.8
1959	—	—	132.8	—	—	132.8
1960	113.4	128.2	121.6	—	—	121.1
1961	138.8	142.8	141.1	141.5	140.8	141.0
1962	133.2	134.6	134.8	135.6	135.8	134.8

TABLE 9. Calculated catch, calculated fishing intensity, and catch per standard day's effort of anchovetas in the Gulf of Panama in February, March, and April of 1951 through 1962.**TABLA 9.** Captura calculada, intensidad de pesca calculada, y captura de anchovetas por esfuerzo de día estándar en el Golfo de Panamá en febrero, marzo y abril de 1951 a 1962.

Year	Calculated catch in scoops	Calculated fishing intensity in class 4 days	Catch per standard day's effort
Año	Captura calculada en scoops	Intensidad de pesca calculada en días de la clase 4	Captura por día de esfuerzo estándar
1951	0	2.5	0.0
1952	309,741	419.4	738.5
1953	283,961	659.1	430.8
1954	418,381	745.6	561.1
1955	218,200	561.6	388.5
1956	164,331	340.4	482.8
1957	192,658	364.4	528.7
1958	87,042	126.5	688.1
1959	16,762	53.7	312.1
1960	39,461	85.6	461.0
1961	26,985	41.0	658.2
1962	27,740	43.2	642.1

**ALGUNOS ASPECTOS DE LA EDAD Y DEL CRECIMIENTO DE LA
ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS*, EN EL
GOLFO DE PANAMA**

por

William H. Bayliff

RESUMEN

De enero de 1956 a marzo de 1963 se recolectaron muestras de las frecuencias de longitud de las anchovetas. Las investigaciones, en su mayor parte, corroboran los resultados de los estudios anteriores referentes a los patrones generales de la edad y el crecimiento. Recobros recientes de marcas demuestran que algunos de los peces sobreviven por lo menos hasta el comienzo de su cuarto año de vida. En 1961 y 1962 los peces fueron considerablemente más grandes que en cualquiera de los años anteriores de los que se tienen datos disponibles. La variación anual en el tamaño de los peces jóvenes del año está aparentemente relacionada con el volumen del afloramiento y la densidad de la población durante los primeros meses del año.

INTRODUCCION

Howard y Landa (1958) investigaron la historia natural de la anchoveta en el Golfo de Panamá, usando los datos de las frecuencias de longitud obtenidos durante el período 1951 a 1956 para el análisis de la edad y el crecimiento. El presente estudio comprende un análisis de los datos de las frecuencias de longitud recolectados durante 1956 a 1963. Estos fueron obtenidos incidentalmente durante el desarrollo de otros proyectos, conforme las circunstancias lo permitían, durante el período de 1956 hasta mediados de 1961, por lo que resultan muy insuficientes para ese período. Sin embargo, desde junio de 1961 a marzo de 1963, se recogieron datos más extensos.

Se hace extensivo un reconocimiento al Dr. Milner B. Schaefer, antiguo Director de Investigaciones de la Comisión Interamericana del Atún Tropical (ahora Director del Institute of Marine Resources, University of California), al Sr. Clifford L. Peterson, asistente del Director de Investigaciones, y a los Sres. Bruce M. Chatwin y Franklin G. Alverson por el consejo y ayuda que han proporcionado a este estudio. Los Sres. Gerald V. Howard (ahora con el U. S. Bureau of Commercial Fisheries), Antonio Landa, Izadore Barrett, Edward F. Klima (ahora con el U. S. Bureau of Commercial Fisheries) y Gabriel G. Gamboa, que además del autor, hicieron la mayoría de las mediciones. Se dispuso de los peces descargados en las plantas de reducción para ser medidos, gracias a la cortesía de los Sres. Roberto Novey, Carlos A. Arosemena L., Ingemar Lundberg y Sven O. Fahlgren. Los datos hidrográficos fueron suministrados por el Sr. W. H. Esslinger, jefe hidrógrafo del Panama Canal Company.

MATERIAL Y METODOS

Las muestras fueron obtenidas en su mayoría de las capturas efectuadas por el personal de la Comisión con atarrayas y redes de arrastre y de las capturas de los barcos camarones, de los barcos rederos que pescan anchovetas para su reducción y de los barcos atuneros que emplean anchovetas como carnada. Los peces fueron medidos generalmente frescos, pocas horas después de su captura. Sin embargo las muestras de los barcos atuneros se recibieron casi siempre congeladas, siendo entonces desheladas antes de ser medidas. En unos pocos casos los peces fueron conservados en formalina antes de ser medidas. En la mayoría de los casos fueron medidos todos los peces que integraban las muestras, con excepción de los peces capturados por barcos rederos.

Los peces procedentes de los barcos rederos fueron obtenidos en las plantas de reducción. Conforme eran transportados de los barcos a la bodega de la planta, se tomaron a intervalos algunas submuestras de más o menos 20 a 50 peces, hasta que se terminó el desembarque. En los pocos casos en que uno o más barcos ya habían descargado a la llegada del muestreador a la planta, se tomaron varias submuestras de peces de diferentes partes de la bodega.

Los pescados fueron medidos en milímetros desde la punta del hocico al final del área plateada del pedúnculo caudal. La mayoría de las medidas fueron efectuadas con una regla del tipo descrito por Sette (1941).

Las muestras de peces aparecen enumeradas en la Tabla 1, y las localidades de las áreas se muestran en la Figura 1. Los números entre paréntesis en la tabla corresponden a los números entre paréntesis en la figura.

FUENTES POTENCIALES DE ERROR

Las muestras de peces provinieron de todas las partes del Golfo de Panamá, pero el muestreo no fue en ninguna forma proporcional a las cantidades de peces que se encuentran en las diversas áreas. Sin embargo, no hay evidencia que indique de que hubiera diferencias en el tamaño de los peces de un área a otra. En 1961 y 1962 los peces fueron considerablemente más grandes de lo que habían sido en cualquiera de los años anteriores cuyos datos eran disponibles, y este fenómeno fue observado entre los peces de todas las partes del Golfo de Panamá. Por lo tanto, puede probablemente obtenerse una representación adecuada de la composición de tamaños de la población de peces del Golfo de Panamá aun cuando las muestras sean tomados de esa población sin tomar en cuenta las áreas.

Los cardúmenes de anchovetas con miembros suficientemente pequeños para escaparse a través de las aberturas de la malla de las redes no son pescados por los barcos rederos o barco atuneros, porque los ejemplares que no son lo suficientemente pequeños como para escapar quedarían atrapados por las agallas en el tejido de la red. En consecuencia, desde este punto de vista, la selectividad del aparejo no es probablemente una fuente de error. No obstante, más adelante se presentaran evidencias

para demostrar que en muchos casos la representación incorrecta de las proporciones relativas de los peces jóvenes del año y de los peces de más edad en la población eran el resultado de la naturaleza de la pesquería.

Howard y Landa (1958) demostraron que las anchovetas de los mismos cardúmenes tienden a ser casi del mismo tamaño que las anchovetas de diferentes cardúmenes. Esto se observó también en el presente estudio. De acuerdo, así como era posible, se recolectaban numerosas muestras pequeñas en vez de cantidades menores de muestras grandes, ya que el método precedente daba una representación mejor de la composición de tamaños de la población cuando hay un acuerdo en el tamaño de los peces en los cardúmenes.

Cualquier captura desembarcada por un barco redero en un momento determinado se formó por peces de diversos cardúmenes, excepto en los pocos casos en que se hizo una sola calada de la red. Los peces no llegaron a mezclarse al azar por tamaños en las bodegas de los barcos o durante el proceso de desembarque, pero la estratificación del submuestreo a través del descargue tendió a compensar esto.

Los peces se encogen casi invariablemente cuando son conservados en formalina, pero esta reducción es ligera (Carlander, 1950) y no pudo ser lo suficiente como para afectar los resultados de la presente investigación. Observaciones a la ligera han indicado que las anchovetas se encogen alrededor del uno por ciento cuando son refrigeradas durante la noche, por lo que parece que la congelación también es causa de encogimiento en ellas. Sin embargo, este encogimiento tampoco ha podido ser lo suficiente como para afectar los resultados de la investigación.

La tendencia a leer ciertos dígitos (por ejemplo: 5, 0,) con preferencia a los demás ("digit bias") estuvo ciertamente casi ausente en las medidas tomadas con la regla especial. Aún si hubiera hasta cierto punto existido este error en las medidas tomadas con otras clases de reglas, ninguno de los resultados de las pruebas estadísticas que se efectuaron pudo haber sido afectado por un error digital.

RESULTADOS Y DISCUSION

Howard y Landa (1958) han descrito la pauta general del crecimiento de la anchoveta en el Golfo de Panamá. El desove ocurre principalmente en noviembre y diciembre, y los juveniles de unos 20 a 30 milímetros de longitud se encuentran por primera vez en enero. Los peces crecen rápidamente hasta unos 125 milímetros por ahí cerca del mes de mayo o junio y luego el crecimiento adicional es muy pequeño hasta alrededor del próximo mes de enero. El crecimiento vuelve a ser rápido desde cerca de enero hasta marzo y se detiene de nuevo casi por completo. Los períodos de crecimiento acelerado corresponden muy de cerca al período anual de afloramiento, que toma lugar generalmente durante enero, febrero, marzo y abril (Schaefer, Bishop y Howard, 1958; Forsbergh, 1963).

Los peces en su primer año de vida son mucho más abundantes que los de más edad, de los que pueden ser distinguidos por su longitud. No

fue posible para Howard y Landa (1958) determinar si los peces más grandes estaban todos en su segundo año de vida, o si algunos de ellos eran mayores. De ahí que representaran las curvas del crecimiento sobre la base de dos diferentes hipótesis: (1) que todos los peces de más edad se encontraban en su segundo año de vida (excepto después del período de desove, cuando deberían estar en su tercer año); (2) que los peces de más edad constituían una mezcla de peces en su segundo y tercer año de vida (excepto después de la época del desove, cuando deberían encontrarse en su tercer y cuarto año de vida). El recobro de marcas de los experimentos efectuados por la Comisión en el Golfo de Panamá en 1960 y 1961 ha demostrado que esta última hipótesis es la correcta. Los últimos recobros de las marcas colocadas en peces durante 1960 se lograron en enero de 1963, lo que indica que algunos de los peces sobreviven por lo menos hasta el comienzo de su cuarto año de vida.

Crecimiento en los años individuales

Las Figuras 2 hasta 9 presentan las distribución de la longitud de los peces muestreados para este estudio. Los números al lado derecho de cada panel indican las cantidades de peces medidos y el número de muestras tomadas cada mes, respectivamente. Siguiendo a Howard y Landa (1958), se dibujaron flechas verticales entre los modos para separar los que se consideraron ser, con mayor probabilidad, los grupos de edad diferente. Howard y Landa ignoraron si algunos de los peces sobrevivieron o no hasta su tercer año de vida, por lo que no hicieron ningún intento para delimitar los grupos de edad entre los peces más viejos. Sin embargo, en el presente estudio se hizo ese intento, ya que ahora se sabe que algunos de los peces viven más de 2 años. No obstante, la colocación de las flechas que separan los grupos de edad es bastante arbitraria en la mayoría de los casos, ya que los modos no son distintos. Puede notarse que las flechas no siempre marcan una progresión temporal ordenada; ésto, indudablemente, es el resultado de un muestreo inadecuado.

La Tabla 2 enumera las longitudes promedio de peces de los diferentes grupos de edades, por mes en cada año. Como el desove ocurre principalmente en noviembre y diciembre, se considera que los peces jóvenes del año entran en su segundo año de vida, los peces que se encuentran en su segundo año se consideran que entran en su tercer año, etc., el 1º de diciembre.

1956

Este fue el primer año en que los peces jóvenes del año fueron recolectados en enero.

Los datos de febrero y marzo podrían considerarse como indicadores de la presencia de dos y de tres grupos de edad, respectivamente. No obstante, el único pez en febrero de 110 milímetros fue recolectado, junto con algunos peces más pequeños, el 27 de dicho mes en Isla Taboguilla. Esta no es normalmente una región para peces adultos, por lo que casi con entera certeza puede decirse que era uno de los peces jóvenes del año.

Lo mismo puede decirse en el mes de marzo de cuatro de los peces más grandes, de 110 a 111 milímetros de longitud, recogidos en Isla Taboguilla el 1° de ese mes. Los otros 13, de 113 a 128 milímetros de longitud, eran de una recolección efectuada el 29 de marzo. El crecimiento es rápido durante marzo, así que los peces jóvenes del año de esos tamaños no son raros en los últimos días del mes (Howard y Landa, 1958). Es virtualmente cierto, entonces, que esos eran también peces jóvenes del año.

1957

Los datos de 1957 proporcionan la primera oportunidad buena de observar el crecimiento acelerado de los peces en su segundo año de vida, durante el lapso de enero a abril. Los peces de la muestra de enero eran ligeramente más grandes que los de la muestra de diciembre de 1956, lo que indicaría que el período de crecimiento acelerado comenzó a fines de diciembre o a principios de enero. La muestra correspondiente a enero fue, sin embargo, tan pequeña que no parece que la diferencia en tamaño de los peces capturados en los dos meses sea significativa.

Estos datos ilustran bastante la falta de crecimiento de los peces más viejos de abril a diciembre.

La distribución de las frecuencias de longitud en noviembre y diciembre no corresponden bien a la pauta general exhibida por la mayoría de los otros datos, y es posible que las flechas verticales estén mal colocadas para estos meses.

1958

Los datos de enero de 1958 indican, por primera vez, casi con certitud la presencia de tres grupos de edad al mismo tiempo.

Al comparar las frecuencias de longitud correspondientes a diciembre de 1957 y las de enero de 1958, parece que el crecimiento de los peces más viejos comenzó a acelerar a fines de diciembre o a principios de enero, porque los peces del mes de enero eran ligeramente más grandes que los de diciembre.

La distribución de las frecuencias de longitud correspondientes a 1958 no corresponde muy cercanamente a la de los años anteriores, ya que los peces jóvenes del año parecen haber sido más grandes en 1958. La distribución de longitud de los peces jóvenes del año y de los peces de más edad se traslapan más que en los años anteriores, así que la colocación de las flechas verticales de mayo a diciembre es más incierta que de costumbre.

1959

Los peces del mes de enero de 1959 eran más grandes que los de diciembre de 1958, lo que indica de nuevo que el período de crecimiento acelerado comenzó a fines de diciembre o a principios de enero.

1960

Los datos de 1960 proporcionan una demostración muy buena del crecimiento acelerado de los peces más viejos durante los tres primeros meses del año. Los datos de diciembre de 1959 y de enero de 1960 vuelven

a indicar que el período de crecimiento acelerado empezó a fines de diciembre o a principios de enero.

Los peces jóvenes del año tenían más o menos el tamaño promedio en 1960.

1961

En 1961 los peces jóvenes del año fueron considerablemente más grandes que lo que habían sido en cualquier año anterior de estudio. La longitud promedio fue de unos 140 milímetros de julio a noviembre, ya que había sido de 120 a 130 milímetros en estos meses en todos los años precedentes. Se pensó al principio, en realidad, que esos peces estaban en su segundo año de vida que podría no haber habido reclutamiento de peces jóvenes del año. Sin embargo, se llevó a cabo un programa de marcación en 1960, y la proporción de recobros de estas marcas fue mucho más baja en 1961 que lo que había sido en 1960, lo que indica que había habido reclutamiento de un nuevo grupo de edad.

La mayoría de las muestras recogidas en 1961 eran de peces capturados en el área de Isla Verde. Suficientes muestras y observaciones superficiales de otras áreas fueron disponibles, sin embargo, para demostrar que los peces eran más grandes de lo corriente en todas las partes del Golfo de Panamá.

Es interesante observar la desaparición gradual de los peces de menos de 125 milímetros de longitud, de junio a septiembre. Esto se debió probablemente al crecimiento compensatorio.

Los peces en su segundo año de vida tuvieron un promedio de unos 155 a 160 milímetros de longitud de julio a noviembre, lo que se compara a unos 145 milímetros en años anteriores. Fue especialmente difícil separar los peces jóvenes del año y los peces de más edad en este año debido al tamaño más grande que tenían los jóvenes del año, pero si es virtualmente cierto que el tamaño promedio de los peces en su segundo año de vida fue mayor de 145 milímetros.

Los datos correspondientes a octubre, noviembre y diciembre habían sido muy escasos en los años anteriores, pero en 1961 se obtuvieron durante esos meses muestras adecuadas.

1962

Los peces muestreados en enero de 1962 fueron más o menos del mismo tamaño que los muestreados en diciembre de 1961, lo que indica que el crecimiento acelerado de estos peces no comenzó a fines de diciembre o a principios de enero, como fue aparentemente el caso en los años precedentes cuyos datos son disponibles. El examen de los datos originales sobre las frecuencias de longitud, obtenidos a intervalos de una semana aproximadamente, revela que el crecimiento empezó a acelerarse a principios de febrero.

Los peces jóvenes del año tuvieron un promedio de unos 135 milímetros de longitud de julio a noviembre, ya que fueron unos 5 milímetros más pequeños que los peces jóvenes del año en 1961, pero de unos 5 a 15

milímetros más grandes que los de otros años cuyos datos son disponibles. Solamente en abril y mayo se capturaron cantidades significativas de peces menores que los 120 milímetros de longitud, después de lo cual virtualmente desaparecieron, debido probablemente al crecimiento compensatorio.

Los peces de la clase anual de 1960 tuvieron un promedio de unos 155 a 160 milímetros de longitud. Los dos modos estuvieron en 1962 un poco más apartados que lo que habían estado en 1961, por lo que fue más fácil distinguir los peces de los dos grupos de edad en 1962.

Una característica única de 1962 es que los peces medidos en diciembre de ese año eran unos 5 milímetros más largos que los medidos en el período de julio a noviembre. El examen de los datos originales reveló que el crecimiento comenzó a acelerarse a principios de diciembre, más o menos un mes antes que en cualquiera de los años anteriores de cuyos datos se dispone.

1963

Los peces fueron medidos solamente en enero, febrero y marzo de 1963. El crecimiento fue rápido en enero, pero se terminó virtualmente a fines de ese mes. Así que el crecimiento acelerado en 1962-1963 tomó lugar casi todo en diciembre y enero, mientras que en los años anteriores de cuyos datos se dispone ha tomado lugar en su mayoría en enero, febrero y marzo.

Puede parecer dudoso que ninguno de los peces estuviera en su cuarto año de vida, como se indica en la Figura 9 y la Tabla 2. Sin embargo, según se dijo anteriormente, dos marcas colocadas en peces en 1960 fueron recobradas en enero de 1963, por lo que algunos de los peces efectivamente sobrevivieron hasta aquella edad.

Discusión

Crecimiento compensatorio

La curva correspondiente al crecimiento en longitud de la anchoveta es convexa en todo la extensión de tamaños que ha sido estudiada (Howard y Landa, 1958), por lo que la tasa del crecimiento disminuye conforme aumentan la edad y el tamaño. Consecuentemente, los peces más pequeños de un grupo de edad determinado que se presentan en un momento dado se podría esperar que crecieran más rápidamente inmediatamente después de ese momento que lo que podrían crecer los peces de tamaños mayores de dicho grupo de edad, así que el margen de longitudes que aparece más tarde tendería a ser más angosto que el margen observado en el momento original. Este fenómeno es llamado, algunas veces, crecimiento compensatorio. Howard y Landa (1958) observaron que el margen de longitudes fue extremadamente amplio durante febrero y marzo de cada año, y luego disminuía gradualmente conforme el año avanzaba. Explicaron que ésto podía ser el resultado del crecimiento compensatorio. Sin embargo, una parte considerable de ese crecimiento fue el resultado de la combinación que hicieron de todas las muestras recogidas durante febrero y de todas

las obtenidas durante marzo, cuando la tasa de crecimiento fue rápida. Se dibujó una curva indicando el crecimiento de los peces jóvenes del año desde enero a junio, utilizando las longitudes promedio indicadas en la Tabla 3 de Howard y Landa (1958), correspondientes al período de febrero a junio y el valor de 30 milímetros dado en la página 449 del mismo estudio para el mes de enero. Estos valores fueron graficados a *mediados* de cada mes y conectados con una curva dibujada al ojo. Según esta curva, se obtuvieron los siguientes valores aproximados al *principio* de cada mes: febrero, 48 milímetros; marzo, 82 milímetros; abril, 104 milímetros; mayo, 115 milímetros; junio 119 milímetros, así que los peces tendrían un promedio de unos 48 milímetros el 1º de febrero, mientras que el 28 o el 29 de febrero este promedio sería de unos 82 milímetros. De esta manera su promedio sería de unos 82 y 104 milímetros, respectivamente, el 1º y el 31 de marzo. Por otra parte, los peces el 1º y el 31 de mayo tendrían un promedio de unos 115 y 119 milímetros, respectivamente, una diferencia muy ligera. De allí que sea virtualmente inevitable que, cuando los datos correspondientes a las diferentes fechas en los meses son combinados, el margen de la distribución de longitud es más amplio en los meses de crecimiento más rápido.

En algunas casos, sin embargo, los peces de una sola muestra recogida en febrero o marzo, o varias muestras tomadas con pocos días de diferencia una de otra en estos meses, exhibieron amplios márgenes en longitud. Los datos correspondientes a febrero de 1961 constituyen un buen ejemplo (Figura 7). Este es probablemente el resultado del desove sobre un período de tiempo más bien muy largo. Es aparente, entonces, que en general la variación de tamaño es mayor en febrero y marzo que más tarde en el año.

Distribución de edades por años

La Tabla 3 contiene las cantidades y porcentajes de peces medidos de los tres grupos de edad de los peces adultos en las estaciones de los años 1951 a 1962. (Siguiendo la terminología de Bayliff (1963), los peces jóvenes del año en la fase pelágica de su existencia son llamados juveniles, mientras que los jóvenes del año y los peces de más edad que habitan las regiones de bajos fangosos son considerados adultos.) Los datos se obtuvieron en la Tabla 3 de Howard y Landa (1958) y en la Tabla 2 del presente informe. Solamente se utilizaron los datos correspondientes a los meses de mayo a enero siguiente, porque en febrero, marzo y abril los jóvenes del año se encuentran en la fase pelágica de su existencia. Como lo han puntualizado Howard y Landa (1958), estando los adultos y los juveniles separados, no es posible muestrearlos en proporción a la relativa abundancia de los dos grupos.

Es aparente que las proporciones de peces en su segundo y tercer año de vida fueron más altas en las muestras recogidas en las temporadas de 1961 y 1962, cuando las capturas de los barcos rederos fueron la fuente principal de las muestras, lo que no ocurrió en la mayoría de los años precedentes. Puede tenerse aún más confianza en los datos de 1961 y 1962, debido a que el muestreo fue más extenso en esos años. Además, la técnica

del submuestreo estratificado de las muestras más grandes tomadas por los barcos rederos probablemente dieron una representación mejor de la composición de tamaños de la población.

También, por lo menos algunas de las variaciones en las proporciones de los diversos grupos de edad presentes durante una época determinada fueron indudablemente causadas por variaciones en la fuerza relativa de las clases anuales comprendidas.

Distribución de la edad por meses

Las proporciones relativas de los peces jóvenes del año y los peces mayores en las capturas de los diferentes meses de 1961, 1962 y 1963, presentan un notable contraste (Tabla 4). En 1961 las proporciones relativas de estos dos grupos se mantuvieron más o menos constantes desde cerca de junio hasta septiembre, y después la proporción de los peces más viejos disminuyó gradualmente. En 1962 la proporción de los peces de más edad mermó rápidamente de abril a junio, y luego aumentó en forma gradual hasta septiembre, después del cuál disminuyó de nuevo. Si las tasas de mortalidad de los dos grupos de edad fuesen constantes e iguales y los dos grupos fuesen igualmente disponibles y vulnerables a los equipos de pesca, entonces las proporciones de los grupos se mantendrían iguales durante el año. (Los términos "abundancia," "disponibilidad" y "vulnerabilidad" se usan en este informe con las mismas connotaciones empleadas por Ahlstrom (1960). Definió la abundancia como una medida de las cantidades de una especie de pez de tamaño capturable en toda su extensión, la disponibilidad como una medida de las cantidades dentro del alcance de la pesquería y la vulnerabilidad como una medida del grado de facilidad con el que pueden ser capturados.) Las variaciones en las proporciones de los peces mayores de abril a septiembre se debieron probablemente a una combinación de la tendencia de los peces a agruparse de acuerdo al tamaño y por lo tanto también de acuerdo con la edad y a las diferencias en la vulnerabilidad a la captura de los dos grupos, ambos factores variando con el tiempo. La variación mayor en 1962, con respecto a 1961, fue debida probablemente a la diferencia más grande en el tamaño de los peces de los dos grupos de edad en 1962. Además, prácticamente todas las muestras de 1962 fueron obtenidas de las capturas de los barcos rederos en el área de Isla Verde, mientras que muchas de las muestras de 1961 se recogieron con atarrayas en diferentes partes del Golfo de Panamá, por lo que pueden haber proporcionado una representación casi más precisa de la verdadera composición de tamaños de la población.

La merma en la proporción de los peces mayores en octubre, noviembre y diciembre pudo haberse debido al descenso en la disponibilidad o vulnerabilidad, o bien a una mortalidad más alta, con relación a los peces jóvenes del año, de aquellos peces en esa época. Howard y Landa (1958) han demostrado que los peces de más edad comienzan el desove más temprano que los peces jóvenes del año. Como hay poco desove en el área de Isla Verde (Simpson, 1959), los peces mayores probablemente abandonaron esa área para desovar antes que los peces jóvenes del año, así

que llegaron a ser relativamente menos disponibles en octubre y noviembre. Sin embargo, no lograron reaparecer en su previa proporción en diciembre, enero y febrero, haciendo parecer como si hubieran experimentado una mortalidad natural más alta que los peces jóvenes del año al terminarse el año calendario, o poco antes. Beverton y Holt (1957: 68) hacen notar que, "Conforme los peces se hacen mayores, se pueden volver seniles y por lo tanto más susceptibles de convertirse en presa, enfermarse o rodearse en general de condiciones ambientales desfavorables; también los requerimientos fisiológicos del desove pueden llegar a ser progresivamente mayores con el aumento de la edad."

Factores que influencian la tasa del crecimiento

Las variaciones en la tasa del crecimiento en diferentes años han sido registradas para muchas especies de peces. Estas variaciones han sido atribuidas a tales factores ambientales como la productividad del agua, la densidad de la población de los peces y la extensión de la época del crecimiento, así como a los factores inherentes dentro de la individualidad de los peces (Brown, 1957). Es interesante examinar los factores que posiblemente afectan la tasa del crecimiento de la anchoveta, particularmente con el objeto de investigar la causa o causas de la gran variación que experimentan en su tamaño en diferentes años.

Los peces más viejos (clase anual 1959), así como los jóvenes del año (clase anual 1960), eran desusadamente grandes en 1961, aun cuando los peces de la clase anual de 1959 habían sido de un tamaño promedio en 1960. Parece, en consecuencia, por estos datos que algún aspecto ambiental que ocurrió probablemente durante la época del crecimiento rápido, desde por ahí de enero a mayo de 1961, fue el responsable por el tamaño mayor de los peces en 1961. (En 1962, tanto los peces jóvenes del año como los peces de mayor edad fueron nuevamente más grandes que el promedio. Sin embargo, era de esperarse que los peces más viejos (clase anual de 1960) serían más grandes, porque los peces de esta clase anual habían sido más grandes el año anterior.)

Como el período de crecimiento acelerado coincide más o menos con el período del afloramiento, podría darse la hipótesis de que el afloramiento es el factor ambiental dominante y que el tamaño alcanzado por los peces está directamente relacionado al volumen del afloramiento. Los mejores índices del afloramiento disponible de los años de interés son los datos de la temperatura de la superficie del mar y del nivel del mar recolectados en Balboa por el Panama Canal Company (Tablas 5 y 6). Ambos tipos de datos están en relación inversa con el volumen del afloramiento. (Noviembre y diciembre no son normalmente meses de afloramiento. Sin embargo, estos son los meses de desove y de existencia larval y por lo tanto parecen ser los decisivos en la determinación de la abundancia y crecimiento de las clases anuales, por lo que los datos correspondientes a estos meses se incluyen también en las tablas. Así mismo, se desea determinar si el afloramiento comenzó más temprano que de costumbre en cualquiera de los años.) En las Figuras 10 y 11 se muestran las relaciones entre

las temperaturas de la superficie del mar y el nivel del mar en diferentes meses y en la combinación de los meses y los tamaños de los peces adultos en su primer año de vida reclutados durante las estaciones de afloramiento correspondientes a estos meses. Los tamaños de los peces (Tabla 7) fueron obtenidos al promediar las longitudes de los peces jóvenes del año correspondientes a los meses de julio a noviembre, siendo éste un período en el que hay muy poco crecimiento. Los datos de cada mes se consideraron iguales al computar los promedios, pero no fueron utilizados los datos de ningún mes en el que se dispuso de las medidas de menos de 27 peces jóvenes del año. Solamente en los meses de febrero y marzo aparece en los gráficos que haya alguna relación entre el volumen del afloramiento y el tamaño de los peces. Los coeficientes de la correlación producto-momento correspondientes a los datos de estos meses de 1951 a 1962 aparecen en la Tabla 8. Aunque puede existir alguna relación, es obvio que debe haber otros factores importantes que tengan influencia en el tamaño de los peces que el del volumen del afloramiento.

Anteriormente se avanzó la hipótesis de que algún aspecto del ambiente, que se presenta probablemente durante la época del crecimiento rápido, podía ser la causa del tamaño más grande de los peces en ciertos años. Los de la clase anual de 1960 aparentemente estuvieron expuestos a condiciones desusadamente favorables tanto en 1961 como en 1962, a juzgar por el tamaño alcanzado por los peces jóvenes en esos años. Sin embargo, esos peces no fueron más grandes en su segundo año de vida que los peces de la clase anual de 1959, los cuales crecieron más rápidamente que lo normal durante el período del crecimiento acelerado en 1961, pero no en 1960. Tal vez haya una asíntota superior que los peces no puedan exceder, no importando que tan favorables sean las condiciones ambientales.

En algunas especies de peces marinos y de agua dulce se ha demostrado que el tamaño alcanzado a una edad determinada está en relación inversa con la densidad de la población (Hile, 1936; Beverton y Holt, 1957). Si este fuera el caso de la anchoveta, entonces la abundancia de los juveniles durante los primeros cuatro meses del año tendría probablemente una influencia considerable en el tamaño alcanzado por los adultos de aquella clase anual, ya que esos son los meses en que la mayor parte del crecimiento toma lugar. La Tabla 9 indica los datos de la captura de anchovetas por día de pesca estándar realizada por barcos atuneros en el Golfo de Panamá, calculada por los métodos de Alverson y Shimada (1957), que es el mejor índice de abundancia disponible. Solamente los datos de febrero, marzo y abril han sido incluidos. Los datos de enero fueron omitidos debido a que las capturas de anchovetas durante ese mes consistieron casi exclusivamente de peces mayores, mientras que las pescas durante febrero, marzo y abril están constituidas en su mayor parte por peces jóvenes del año. La relación entre la densidad de la población y el tamaño de los peces se indica en la Figura 12 y en la Tabla 8. Los datos correspondientes a 1951 están omitidos, ya que no se cap-

turaron peces en febrero, marzo o abril de ese año. Suficientemente sorprendente, la relación es positiva. Si los datos correspondientes a 1959, que comprenden el punto al extremo izquierdo de la figura, fueran omitidos, resultaría un coeficiente de correlación de 0.622 con ocho grados de libertad, que es lo que falta escasamente en significación a un nivel del 5 por ciento. El valor de las longitudes promedio de los peces en ese año estuvo basado en una sola muestra de 104 pescados, por lo que puede ser una estimación deficiente de los tamaños de esos peces en dicho año.

Parece más probable que algún factor ambiental sea la causa común del mayor tamaño de la población y de los peces individuales en ciertos años, en vez de que la mayor densidad de la población sea la causa de que los peces crezcan más, o viceversa. Los peces de la clase anual de 1959 alcanzaron un crecimiento mayor que el promedio durante los primeros cuatro meses de 1961, después de haber estado dentro del tamaño promedio en 1960. No parece probable que una abundancia mayor de los peces de la clase anual de 1960 haya sido la responsable del crecimiento mayor que el promedio de los peces de esta clase anual y de la clase anual de 1959 durante el período de enero a abril de 1961, porque los adultos y los peces jóvenes del año no ocupan la misma zona durante este período, así que probablemente hay poca competencia por la alimentación o el espacio entre ellos en dicho período (Howard y Landa, 1958; Bayliff, 1963).

La Tabla 8 contiene los coeficientes de correlación múltiple que prueban la relación tanto del volumen del afloramiento como de la densidad de población y el tamaño alcanzado por los peces. Nuevamente parece existir alguna relación, pero también es obvio que debe haber otros factores importantes que influyen en el tamaño de los peces.

Sería posible hipotetizar que podría alcanzarse un crecimiento mayor de los peces jóvenes del año de determinada clase anual por un desove más temprano de sus progenitores. Simpson (1959) observó que el desove se efectuó en 1957 unas 3 semanas antes que en 1956, y los datos de la Tabla 7 indican que los peces de la clase anual de 1957 fueron más grandes que los de la clase anual de 1956. Cerca a la época del desove llega a ser difícil capturar anchovetas, por lo que el esfuerzo de la pesca comercial se dedica en gran parte al arenque de hebra, *Opisthonema* spp., en ese tiempo. La Figura 13 presenta la composición de porcentajes por especies de las capturas de los barcos rederos, por intervalos de 10 días, de septiembre a diciembre durante los años de los que se tienen datos adecuados. Si éste es un criterio válido para juzgar la época del desove, entonces no parece que el desove se efectúe mucho más temprano en 1960 y en 1961 de lo que fue en 1959 y, aún así los peces de esas clases anuales fueron mucho más grandes en su primer año de vida que lo que fueron los de la clase anual de 1959. Consecuentemente, esta hipótesis no parece tener un buen soporte.

Algún factor o factores fisiológicos inherentes, relacionados con la edad de los peces o con la maduración de las gónadas y el desove, pero solo ligeramente relacionados con el ambiente, podrían ser parcialmente respon-

sables de la tasa del crecimiento en un año determinado. Sin embargo, no se sabe cuales podrían ser esos factores ni como podrían operar.

Factores que influencian el tiempo del periodo de crecimiento acelerado

También es interesante examinar la variación en el tiempo en el que toma lugar el crecimiento acelerado. La hipótesis más obvia es la de que el lapso de tiempo del crecimiento acelerado está relacionado con el lapso de tiempo del afloramiento, comenzando más temprano en las épocas en que el afloramiento se adelanta. En el período 1961-1962 el crecimiento acelerado no comenzó hasta los primeros días de febrero, a pesar de que el volumen del afloramiento en enero fue aparentemente más o menos normal (Tablas 5 y 6). En el período 1962-1963, por otra parte, el crecimiento acelerado comenzó a principios de diciembre, mucho antes de que hubiera comenzado el afloramiento. Esta hipótesis, en consecuencia, aparentemente no tiene validez.

Podría hipotetizarse que el lapso de tiempo del crecimiento acelerado está relacionado con el tiempo del desove, empezando temprano en las épocas en que el desove se adelanta. El desove aparentemente ocurrió como un mes antes de lo acostumbrado en 1962 (Figura 13) y el crecimiento acelerado también comenzó como un mes antes en ese año, lo que tiende a corroborar esta hipótesis. Por otro lado, a pesar de que el desove se efectuó unas 3 semanas más temprano en 1957 que en 1956 (Simpson, 1959), no hay evidencia de que el crecimiento acelerado comenzara en el período 1957-1958 más temprano que en el período 1956-1957. Los peces parecen haber desovado más o menos en la época regular en 1961 (Figura 13), pero el crecimiento acelerado no comenzó hasta febrero de 1962. No parece, entonces, que el lapso de tiempo del crecimiento acelerado esté relacionado con la época del desove.

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA

Ahlstrom, E. H.

1960 Fluctuations and fishing.

Proc. World Sci. Meeting Biol. Sard. Rel. Spec., F.A.O., Vol. 3, Method. Pap. 5, pp. 1353-1371.

Alverson, F. G. and B. M. Shimada

1957 A study of the eastern Pacific fishery for tuna baitfishes, with particular reference to the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*). Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Vol. 2, No. 2, pp. 21-61 (English), 62-79 (Spanish).

Bayliff, W. H.

1963 The food and feeding habits of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama.

Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Vol. 7, No. 6, pp. 397-432 (English), 433-459 (Spanish).

- Beverton, R. J. H. and S. J. Holt
1957 On the dynamics of exploited fish populations.
Fish. Inves. Minis. Agri. Fish. Food, Ser. 2, Vol. 19, 533 pp.
- Brown, M. E.
1957 Experimental studies on growth.
pp. 361-400. In M. E. Brown, The Physiology of Fishes, Vol. 1,
Metabolism, New York, Academic Press, Inc., xiii, 447 pp.
- Carlander, K. D.
1950 Handbook of Freshwater Fishery Biology.
Dubuque, Iowa, Wm. C. Brown Company, v, 281 pp.
- Forsbergh, E. D.
1963 Some relationships of meteorological, hydrographic, and biological
variables in the Gulf of Panama.
Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Vol. 7, No. 1, pp. 1-54
(English), 55-109 (Spanish).
- Hile, R.
1936 Age and growth of the cisco, *Leucichthys artedi* (Le Sueur), in
the lakes of the northeastern highlands, Wisconsin.
Bull. U. S. Bur. Fish., Vol. 48, No. 19, pp. 211-317.
- Howard, G. V. and A. Landa
1958 A study of the age, growth, sexual maturity, and spawning of the
anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) in the Gulf of Panama.
Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Vol. 2, No. 9, pp. 389-437
(English), 438-467 (Spanish).
- Schaefer, M. B., Y. M. M. Bishop, and G. V. Howard
1958 Some aspects of upwelling in the Gulf of Panama.
Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Vol. 3, No. 2, pp. 77-111
(English), 112-132 (Spanish).
- Sette, O. E.
1941 Digit bias in measuring and a device to overcome it.
Copeia, No. 2, pp. 77-80.
- Simpson, J. G.
1959 Identification of the egg, early life history and spawning areas of
the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus* (Günther), in the Gulf of
Panama.
Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Vol. 3, No. 10, pp. 437-538
(English), 539-580 (Spanish).