

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



TESIS DOCTORAL

**CRECIMIENTO DE LA CABALLA
SCOMBER JAPONICUS (HOULTUYN, 1782)
EN AGUAS DEL ARCHIPIÉLAGO CANARIO**

JOSÉ MARÍA LORENZO NESPEREIRA

Las Palmas de Gran Canaria, Junio de 1992

Título de la tesis:

*CRECIMIENTO DE LA CABALLA SCOMBER JAPONICUS
(HOULTUYN, 1782) EN AGUAS DEL ARCHIPIÉLAGO
CANARIO*

Thesis title:

*GROWTH OF THE MACKEREL SCOMBER JAPONICUS
(HOULTUYN, 1782) IN THE WATERS OF THE CANARY
ISLANDS*

Resumen

Para llevar a cabo el estudio se analizaron 4.010 ejemplares de caballa colectados a lo largo de la costa de la isla de Gran Canaria entre 1988 y 1990. Se abordaron diversos aspectos de la biología de esta especie, haciendo énfasis en el crecimiento.

El intervalo de tallas de los individuos muestreados varió entre los 4 y 48 cm. de longitud total y 0,28 y 1.184,1 gr. de peso total. La relación talla-peso indica una clara alometría positiva ($b = 3,26$). Los valores más bajos del factor de condición relativo se registran en los meses de invierno, los más altos en abril y mayo.

La proporción de sexos no difiere significativamente de 1. La talla de primera madurez es prácticamente igual para machos y hembras, correspondiendo a los 19,8 y 19,9 cm. de longitud total, respectivamente. La época de freza es única y tiene lugar durante el periodo invernal, ocurriendo de forma masiva durante los meses de diciembre y enero.

La forma del cuerpo experimenta cambios a lo largo de la vida del animal, presentando tres periodos vitales de crecimiento.

Los otolitos pueden ser utilizados para determinar satisfactoriamente la edad de la caballa de las Islas Canarias. La formación del anillo de crecimiento rápido ocurre durante los meses de primavera y verano, mientras en los de otoño e invierno se forma el de crecimiento lento.

Para estimar el crecimiento se emplearon tres métodos alternativos. La curva de crecimiento calculada por retrocálculo es mas confiable que la obtenida por lectura de otolitos y que la estimada mediante análisis de frecuencia de tallas.

El crecimiento es muy activo durante el primer año de vida, alcanzando aproximadamente los 20 cm. de talla (40% de la longitud máxima teórica). La intensidad del crecimiento disminuye con la edad. La talla media correspondiente a los 1, 2, 3, 4, 5 y 7 años de edad es, en promedio, 20,3; 25,9; 30,7; 34,8; 37,0 y 42,1 cm. respectivamente. Los parámetros de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy para el stock de la especie estudiada son: $l_{inf} = 49,22$ cm., $k = 0,21$ y $t_0 = -1,40$.

El crecimiento de machos y hembras es prácticamente igual. El crecimiento de los individuos es muy similar en los distintos años estudiados y entre las diversas cohortes participantes.

16-1991/92

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

UNIDAD DE TERCER CICLO Y POSTGRADO

Reunido el día de la fecha, el Tribunal nombrado por el Excmo. Sr. Rector Magfo. de esta Universidad, el aspirante expuso esta TESIS DOCTORAL.

Terminada la lectura y contestadas por el Doctorando las objeciones formuladas por los señores jueces del Tribunal, éste calificó dicho trabajo con la nota de Apto. "Cum laude" por unanimidad

Las Palmas de G. C., a 22 de junio de 1992

El Presidente: Dr. D. Jacinto Nadal y Puig de Fábregas

El Secretario: Dr. D. Santiago Hernández León.

El Vocal, Dr. D. Jordi Lleonart Aliberas

La Vocal: Dra. Dña. Beatriz Morales-Nin

El Vocal: Dr. D. Luis Felipe López Jurado

El Doctorando, Dr. Jose maria Lorenzo Nespereira



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

CRECIMIENTO DE LA CABALLA
Scomber japonicus (Houttuyn, 1782)
EN AGUAS DEL ARCHIPIELAGO CANARIO

**MEMORIA PRESENTADA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
EN CIENCIAS DEL MAR**

JOSE MARIA LORENZO NESPEREIRA

JUNIO, 1992

Memoria que presenta José María Lorenzo Nespereira para optar al grado de Doctor en Ciencias del Mar por la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Las Palmas de Gran Canaria, Junio de 1992

CARLOS BAS PEIRED, DOCTOR EN BIOLOGIA Y PROFESOR DE INVESTIGACION DEL CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS

CERTIFICA: Que la presente Memoria "Crecimiento de la caballa *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782 en aguas del Archipiélago canario" que presenta el Licenciado D. José María Lorenzo Nespereira para optar al grado de Doctor en Ciencias del Mar ha sido realizada bajo mi dirección en el Laboratorio de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Y para que así conste firmo el presente certificado en Las Palmas de Gran Canaria, a cinco de Junio de mil novecientos noventa y dos

*A Carmen,
a mis padres.*

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, deseo expresar mi gratitud al Dr. D. Carlos Bas Peired, director de este trabajo, por su constante apoyo y, sobre todo, por haber depositado su confianza en mí.

A la Dra. Beatriz Morales del Centro de Estudios Avanzados de Balcares por ayudarme a dar los primeros pasos en el mundo de la edad y crecimiento de los peces y, además, por mostrarse siempre tan amable conmigo. También por sus comentarios sobre este trabajo.

A D. José González Pajuelo, cuya inestimable colaboración ha hecho posible la realización de este trabajo.

Al Dr. Jordi Lleonart del Instituto de Ciencias del Mar de Barcelona por sus enseñanzas sobre aspectos teóricos y prácticos del Análisis Multivariante de Datos y por su ayuda desinteresada en el tratamiento de los datos morfométricos con esos métodos. También quiero expresarle mi agradecimiento por haberme entregado una copia de sus programas de Análisis Multivariante de Datos.

A mis compañeros D. Antonio Juan González Ramos y D. José Juan Castro por la colaboración y amistad prestadas. Por idénticas razones a Dña. Teresa Moreno y a D. Vicente Hernández.

Al Dr. Angelo Santana por su permanente disposición a mis consultas de índole matemático.

A todo el personal de la Unidad de Edad y Crecimiento del Northeast Fisheries Center (NMFS, NOAA) de Woods Hole (Massachusetts, EE.UU.) y, en especial, a los Doctores Jay Burnett, Steve Clark y Frank Almeida por las enseñanzas científicas y el trato afectuoso dispensados durante mi estancia en dicho Centro.

Al Dr. Ivan Valiela del Marine Biological Laboratory de Woods Hole (Massachusetts, EE.UU.) por la amabilidad y amistad prestadas y las facilidades ofrecidas para utilizar las dependencias del citado Centro.

Al personal del Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria por su ayuda.

A D. Miguel Muñoz, jefe de la estación meteorológica de Mogán, por haberme proporcionado desinteresadamente los datos de temperatura del agua de mar que se manejan en este trabajo.

A mis suegros y a todos mis amigos por el apoyo incondicional que siempre he recibido de ellos.

A Polo y a Maleni por el estímulo que me han dispensado constantemente. También a Sarita, la más pequeña de mis animadores.

A Carmen y a mis padres por la inmensa ayuda que ha significado para mí el apoyo y cariño que me han brindado en todo momento. A Carmen también por su paciencia.

También quiero agradecer a la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria y al Ministerio de Educación y Ciencia la concesión de las becas que me han permitido realizar estudios de postgrado y llevar a cabo el presente trabajo.

Finalmente, deseo expresar mi agradecimiento al Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria por ofrecerme los medios necesarios.

INDICE GENERAL

PRIMERA PARTE

I. INTRODUCCION GENERAL	2
1.1 Introducción y objetivo	3
1.2 La especie	4
1.2.1 Identidad	4
1.2.1.1 Nomenclatura	4
1.2.1.2 Sinónimos	4
1.2.1.3 Taxonomía	5
1.2.2 Descripción	6
1.2.3 Características generales	8
1.2.4 Distribución geográfica	9
1.2.5 Importancia económica y ecológica	11
1.2.6 Antecedentes	12
1.3 El área de estudio	14
1.3.1 Localización	14
1.3.2 Características oceanográficas	14
II. MATERIALES Y METODOS GENERALES	21
2.1 Metodología de campo	22
2.1.1 Procedencia de las muestras	22
2.1.1.1 Descripción de los puertos	24
2.1.2 Estrategia en la toma de muestras	25
2.2 Metodología de laboratorio	26

SEGUNDA PARTE

III. ASPECTOS BIOLOGICOS	30
3.1 Talla y peso	31
3.1.1 Introducción	31
3.1.2 Material y métodos	31
3.1.3 Resultados	33
3.1.4 Discusión	40

3.2 Reproducción	43
3.2.1 Introducción	43
3.2.2 Material y métodos	44
3.2.3 Resultados	47
3.2.4 Discusión	51
3.3 Morfometría	53
3.3.1 Introducción	53
3.3.2 Material y métodos	55
3.3.3 Resultados	60
3.3.4 Discusión	71
IV. RELACIONES ECOLOGICAS	76
4.1 Relación con otras especies	77
4.2 Competidores	78
4.3 Depredadores	79
4.4 Distribución batimétrica y movimientos verticales	80
TERCERA PARTE	
V. INTRODUCCION AL ESTUDIO DEL CRECIMIENTO	83
5.1 Introducción	84
5.2 Fisiología del crecimiento	84
5.3 Determinación del crecimiento	85
5.3.1 Estructuras de crecimiento	88
5.3.1.1 Otolitos	90
VI. DETERMINACION DEL CRECIMIENTO POR LECTURA DIRECTA DE LOS OTOLITOS	93
6.1 Introducción	94
6.2 Material y métodos	95
6.3 Resultados	99
6.4 Discusión	132

**VII. DETERMINACION DEL CRECIMIENTO A TRAVES DEL ANALISIS
DE FRECUENCIAS DE TALLA** 139

- 7.1 Introducción 140
7.2 Material y métodos 141
7.3 Resultados 146
7.4 Discusión 149

**VIII. DETERMINACION DEL CRECIMIENTO POR
RETROCALCULO** 153

- 8.1 Introducción 154
8.2 Material y métodos 155
8.3 Resultados 158
8.4 Discusión 169

CUARTA PARTE

IX. CONCLUSIONES 174

BIBLIOGRAFIA 179

PRIMERA PARTE

I. INTRODUCCION GENERAL

1.1 INTRODUCCION Y OBJETIVO

La caballa, *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782, posee una gran importancia, tanto económica como ecológica, en las Islas Canarias. Desde el punto de vista económico, cabe significar que la caballa es la especie pelágica de tamaño medio más abundante y frecuente de la pesca con cerco en el Archipiélago canario, constituyendo el segundo recurso pesquero de mayor importancia (Barrera *et al.*, 1983; Anónimo, 1985; Pastor & Delgado de Molina, 1985). En cuanto a su relevancia ecológica, esta especie es importante en aguas de Canarias por su notable posición en la cadena trófica, ocupando un eslabón intermedio entre los grandes predadores, básicamente túnidos, y los componentes del zooplancton marino (Ramos *et al.*, 1990; Castro, 1991).

Cabe destacar, sin embargo, que, a pesar de la considerable significación que tiene la caballa en las Islas Canarias, son muy pocos los trabajos de investigación que se refieren a la población de esa especie en esta área. Por lo tanto, el escaso conocimiento que se tiene sobre determinados aspectos de su biología exige un estudio detallado de los mismos, aportando así mayores antecedentes biológicos.

En ese sentido, pues, el presente trabajo pretende ser una contribución al conocimiento bioecológico de la población de *S. japonicus* en el Archipiélago canario, haciendo énfasis en el estudio del crecimiento. Es preciso señalar, al respecto, que este estudio constituye la primera aportación sobre ese particular para la caballa de las Islas.

En este trabajo, por lo tanto, se analiza detalladamente el crecimiento de esta especie en las Islas Canarias, lo cual resulta, sin duda, fundamental para ahondar en el conocimiento de su biología. Además, previo al estudio del crecimiento, se analizan la composición de tallas y pesos de la población en esta área y sus características reproductivas, aspectos que, amén de ser importantes para el conocimiento de la biología de la especie, constituyen una base sólida e

indispensable para la determinación del crecimiento. Asimismo, también se estudia, por otra parte, la forma del cuerpo de la caballa y sus variaciones a lo largo del ciclo de vida, aspectos de extraordinaria relevancia para el conocimiento bioecológico de la especie, pues dichas variaciones son reflejo de las características en parte fenotípicas y en parte genotípicas del propio ser. Cabe señalar, por último, que en este trabajo también se describen brevemente algunas relaciones de la caballa de las Islas con otras especies, a fin de conocer el contexto ecológico en el que se encuentra.

1.2 LA ESPECIE

1.2.1 Identidad

1.2.1.1 Nomenclatura

Scomber japonicus Houttuyn, 1782.

1.2.1.2 Sinónimos

Scomber colias Gmelin, 1789; *Scomber pneumatophorus* Delaroche, 1809; *Scomber macrophthalmus* Rafinesque, 1810; *Scomber grex* Mitchill, 1815; *Scomber capensis* Cuvier, 1831; *Scomber maculatus* Couch, 1832; *Scomber undulatus* Swainson, 1839; *Scomber gracilis* Swainson, 1839; *Scomber saba* Bleeker, 1854; *Scomber janesaba* Bleeker, 1854; *Scomber dekayi* Storer, 1855; *Scomber diego* Ayres, 1857; *Pneumatophorus japonicus* Starks, 1922; *Pneumatophorus colias* Starks, 1922; *Pneumatophorus grex* Jordan & Hubbs, 1925; *Pneumatophorus diego* Jordan & Hubbs, 1925; *Pneumatophorus peruanus* Jordan & Hubbs, 1925; *Scomber gigas* Fowler, 1935; *Pneumatophorus japonicus marplatensis* López, 1955; *Scomber japonicus colias* Padoa, 1956; *Scomber*

peruanus Fitch & Craig, 1964 (Collette & Nauen, 1983).

1.2.1.3 Taxonomía

Taxonómicamente esta especie puede ser descrita de la siguiente manera:

Phylum	<i>Chordata</i>
Clase	<i>Teleostomi</i>
Orden	<i>Perciformes</i>
Familia	<i>Scombridae</i>
Subfamilia	<i>Scombrinae</i>
Tribu	<i>Scombrini</i>
Género	<i>Scomber</i>

La subfamilia *Scombrinae* está compuesta por dos grupos de dos tribus. El primero está constituido por las tribus *Sardini* y *Thunnini*, mientras el segundo y más primitivo está conformado por las tribus *Scombrini* y *Scomberomorini*. En la tribu *Scombrini* se distinguen dos géneros de caballas, *Scomber* y *Rastrelliger*. En el primero de ambos han sido reconocidas, sólomente, tres especies: *S. scombrus* Linnaeus, 1758, *S. japonicus* Houttuyn, 1782, y *S. australasicus* Cuvier, 1831 (Collette & Nauen, 1983; Matsui, 1967).

Las características que diferencian a esas tres especies han sido dadas por Matsui (1967). Este mismo autor ha descrito, además, la distribución geográfica de cada una de ellas, señalando, en general, que *S. scombrus* es abundante en aguas templadas del Océano Atlántico norte, *S. japonicus* es más frecuente en áreas más cálidas de los Océanos Atlántico, Indico y Pacífico, y *S. australasicus* es la única especie del género que habita aguas del Océano Pacífico sudoccidental, Australia y Tasmania.

1.2.2 Descripción

Scomber japonicus tiene cuerpo fusiforme, con hocico puntiagudo y pedúnculo caudal afilado (figura 1.1). La cabeza es pequeña y la mandíbula inferior ligeramente prominente. La boca es amplia y está provista de dientes pequeños y cónicos. Los ojos son relativamente grandes y están cubiertos por un párpado adiposo en sus márgenes anterior y posterior (Lozano-Rey, 1952; Kramer, 1969; Macpherson y Allué, 1980; Collette & Nauen, 1983; Collette, 1986).

Presenta dos aletas dorsales, una anal y una caudal independiente. Las aletas dorsales están bien separadas, siendo el espacio entre ellas aproximadamente igual a la longitud de la base de la primera. Su fórmula radial es: D. 1^a., IX a XI; D. 2^a., 9 a 13 + 5 a 6 pínulas; A., II + 9 a 11 + 5 a 6 pínulas; V., I + 5; C., 8 a 11 + 9 + 8 + 10; P., 17 a 21. A cada lado del pedúnculo caudal presenta una pequeña carena. Posee 14 vértebras precaudales más 17 caudales y de 12 a 15 huesos interneurales bajo la primera aleta dorsal. Las vértebras caudales son todas, aproximadamente, del mismo tamaño (Lozano-Rey, 1952; Kramer, 1969; Macpherson y Allué, 1980; Collette & Nauen, 1983; Collette, 1986).

El intestino está plegado. No posee arteria cutánea. El hígado es simple, de un lóbulo. Presenta vejiga natatoria provista de un conducto neumático (Lozano-Rey, 1952; Collette, 1986).

Las escamas son muy pequeñas, si bien en la región gular y alrededor de las aletas pectorales son mayores y más visibles que en el resto del cuerpo, sin presentar un corselete bien desarrollado. El color es azul-acero con bandas ondulantes oscuras en el dorso y plateado-amarillento con manchas en los flancos y vientre. Tales manchas, oscuras, pequeñas y lenticulares, faltan en los individuos muy jóvenes (Lozano-Rey, 1952; Macpherson y Allué, 1980; Collette, 1986).

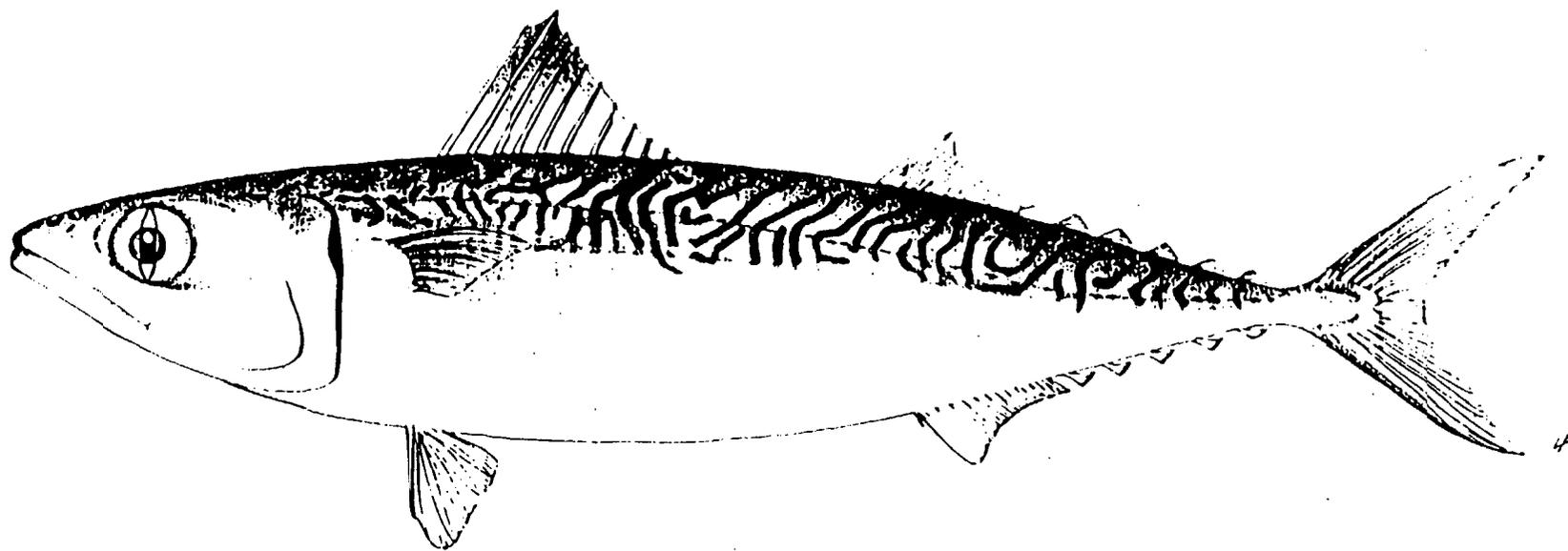


Figura 1.1. *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782 (de Collette & Nauen, 1972).

1.2.3 Características generales

S. japonicus es un escómbrido de hábitos pelágico-costeros. Vive sobre el talud continental, distribuyéndose desde la superficie hasta los 300 m de profundidad (Lozano-Rey, 1952; Macpherson y Allué, 1980; Collette & Nauen, 1983; Collette, 1986).

Es una especie típicamente gregaria y migratoria. Comienza la formación de bancos, aproximadamente, a los 3 cm de talla y presenta una desarrollada tendencia a formar cardúmenes por clases de talla (Watanabe, 1970). En ocasiones puede ocurrir que las caballas se mezclen con grupos de otros peces de costumbres semejantes (Kramer, 1969). Los individuos de esta especie realizan migraciones estacionales, principalmente para frezar, invernar y alimentarse (Usami, 1973; Schaefer, 1980; Collette & Nauen, 1983). En el Océano Pacífico han sido descritos, para *Scomber japonicus*, gran cantidad de movimientos migratorios, tanto en la costa japonesa (Schaefer, 1980; Watanabe, 1970; Usami, 1973) como en la americana (Fry & Roedel, 1949, citado por Schaefer, 1980).

S. japonicus es una especie oportunista y no selectiva, que preda principalmente sobre zooplancton y pequeños peces. Puede competir por el alimento con aquellas especies con las que forma cardúmenes mixtos (Kramer, 1969). Se ha observado canibalismo en esta especie (Schaefer, 1980; Castro, 1991).

Esta especie es heterosexual, sin evidencias de dimorfismo sexual. La fertilización es externa (Kramer, 1969). La freza ocurre en aguas costeras cuyas temperaturas varían entre los 15 y 20°C (Collette & Nauen, 1983). Los huevos son pelágicos (Kramer, 1969). El número de huevos por hembra madura varía entre 100.000 y 400.000 (Usami, 1973). El tiempo de desarrollo embrionario se ha cifrado, mediante experiencias de laboratorio, en 53-55 horas a 18-20°C (Ciechomski, 1971).

1.2.4 Distribución geográfica

S. japonicus es una especie cosmopolita que habita aguas de transición cálidas y templadas de los Océanos Atlántico, Indico y Pacífico y mares adyacentes (Collette & Nauen, 1983) (figura 1.2).

En el Océano Pacífico nororiental esta especie se distribuye desde el sudeste de Alaska hasta Bahía Banderas, Méjico (Kramer, 1969) y en el Golfo de California hasta Puerto Peñasco (Kramer, 1960). En el Pacífico suroriental se extiende desde Panamá hasta Chile (Matsui, 1967), incluyendo las Islas Galápagos (Hildebrand, 1946, citado por Schaefer, 1980). En el oeste del Océano Pacífico está presente desde las Islas Curiles, en el norte, hasta el Mar de la China Oriental y Taiwan, y hacia el sur hasta Filipinas. Watanabe (1970) señaló que esta especie es muy abundante lejos de la costa de la Isla de Houshu (Japón).

En el Océano Indico *S. japonicus* se distribuye alrededor de las costas de la Península arábiga, siendo muy importante su presencia en el Mar Rojo (Ben-Tuvia, 1983).

En la costa atlántica del Continente americano esta especie es frecuente desde Massachusetts (Estados Unidos de America) hasta Florida (Estados Unidos de America), Islas Bahamas, Golfo de Méjico y sur de Venezuela (Fry, 1936; Matsui, 1967). También es importante su presencia en Argentina y Uruguay (Sánchez, 1982; Goberna, 1987), así como en la costa de Brasil (Seckendorff e Zavala-Camín, 1985). En el Océano Atlántico oriental *S. japonicus* es frecuente en toda la costa africana, distribuyéndose desde Marruecos hasta Sudáfrica (Lozano-Rey, 1952; Razniewski, 1967; Habashi & Wojciechowski, 1973; Baird, 1978a). Hacia el norte se extiende hasta el Golfo de Vizcaya y, ocasionalmente, hasta el sur de las Islas Británicas, Mar de Irlanda y costas de Bélgica (Collette, 1986). Se encuentra también en el Mediterráneo y parte sur del Mar Negro (Rodríguez-Roda, 1982; Collette, 1986).

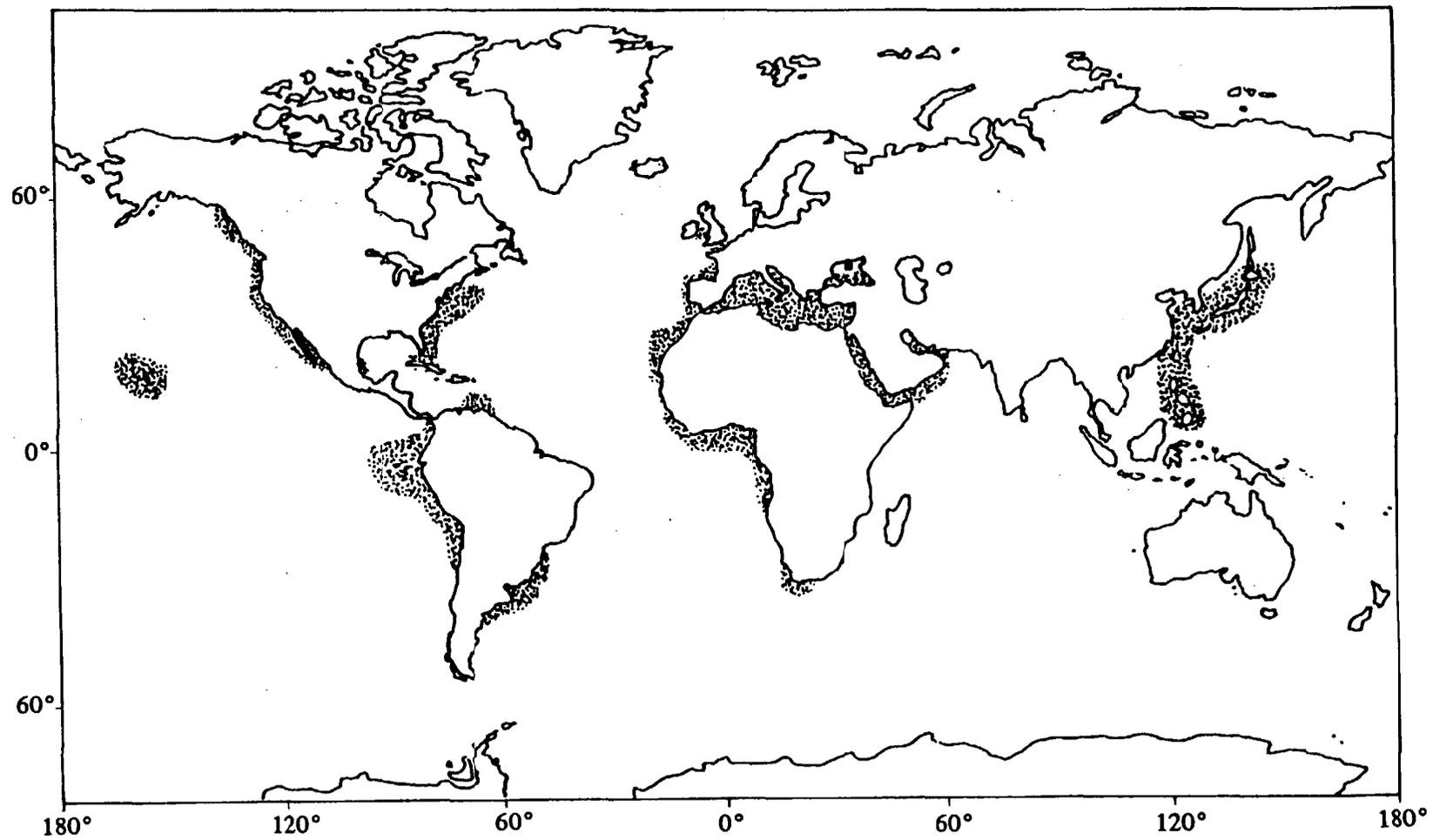


Figura 1.2. Distribución geográfica de *Scomber japonicus*.

1.2.5 Importancia económica y ecológica

Desde el punto de vista económico, *S. japonicus* tiene una gran importancia en las pesquerías mundiales. En este sentido, cabe señalar que en 1978 la caballa ocupó el tercer lugar en importancia entre las capturas por especies (2.8 millones de Tm), después de *Theragra chalcogramma* (3.9 millones de Tm) y *Mollotus villosus* (3.5 millones de Tm). En los años 1979 y 1980 se ubicó en el cuarto y quinto lugar entre las especies más capturadas, con 2.5 y 2.3 millones de Tm respectivamente (Mendo, 1984).

Aunque las mayores capturas de *S. japonicus* se registran en el Océano Pacífico (Collette & Nauen, 1983), la importancia de esta especie es, sin duda, mundial. Por ejemplo, en Argentina, la caballa constituye un recurso de fundamental importancia económica, particularmente en lo que hace referencia a la industria conservera (Sánchez, 1982). En Brasil, Rijavec e Carvalho-Amaral (1977) observaron, en las capturas, que la caballa ocupa el segundo lugar en importancia tras la sardina (*Sardinella brasiliensis*). En el noroeste africano, *S. japonicus* representó entre el 20.7 y el 7.3 % de las capturas de peces pelágicos costeros del área 34 de CEECAF entre 1964 y 1986 (FAO, 1976, 1981, 1988). En esa área, además, esta especie constituyó más del 20 % de las capturas comerciales efectuadas por la flota rumana (Staicu et Maxim, 1974) y cerca del 15 % de las realizadas por la flota polaca (Habashi & Wojciechowski, 1973).

En las Islas Canarias, la caballa, como ya se ha indicado, es la especie pelágica de tamaño medio más abundante y frecuente de la pesca con cerco. Pastor & Delgado de Molina (1985) estimaron, utilizando métodos acústicos, la biomasa total de caballa en el Archipiélago en 38.000 Tm, cantidad que representó más del 50 % de la biomasa total de pelágicos medianos (73.000 Tm). Esta especie constituye, además, el 60 % de las capturas de pelágicos medianos en aguas del Archipiélago canario (Pastor & Delgado de Molina, 1985) y el 70 % en aguas de la provincia de Las Palmas (Islas Canarias) (Barrera *et al.*, 1983). Es de destacar que, si bien el valor económico de la

caballa en las Islas Canarias no es alto, el gran volumen de capturas hace que esta especie sea comercialmente interesante y, por tanto, objeto particular de una pesquería.

Cabe señalar que de los países dedicados a la pesca de esta especie, Japón, con más del 50 % de las capturas mundiales, se situó en 1981 en el primer lugar, seguido por la URSS, Chile y Perú, que ocuparon el segundo, tercer y cuarto puesto, respectivamente (Collette & Nauen, 1983).

En cuanto a la significación ecológica de *S. japonicus* se refiere, es de destacar su importante papel en las cadenas tróficas, ocupando una situación notable en las mismas. En este sentido, se ha observado, en aguas de Canarias, que esta especie constituye un eslabón intermedio entre los grandes predadores, básicamente túnidos, y los pequeños componentes del zooplancton marino (Ramos *et al.*, 1990; Castro, 1991).

1.2.6 Antecedentes

Sin duda, la abundancia e importancia, tanto económica como ecológica, de *S. japonicus* han motivado el interés por el estudio de su biología desde hace bastantes años.

La mayoría de los trabajos que se refieren a esta especie han sido realizados, no obstante, en poblaciones del Océano Pacífico. Ahí, *S. japonicus* ha sido intensamente estudiado por numerosos investigadores. Así, Fitch (1951), Kramer (1969), Knaggs (1972), Parrish & Knaggs (1972), Knaggs & Parrish (1973), Kotlyar & Abramov (1983), Pizarro de Rodriguez (1983), Mendo (1984) y Aguayo y Steffens (1986) han abordado estudios relacionados con la edad y crecimiento de esta especie en diferentes áreas de la costa oeste del continente americano. En aguas de Japón, esos aspectos han sido analizados por Aikawa (1937), Ouchi (1954, 1978), Hatanaka *et al.* (1957), Kondo (1966), Iizuka

(1967), Alagarwami *et al.* (1969), Ann (1971) y Belyaev & Ryabov (1987). Los aspectos relacionados con la alimentación de esta especie también han sido tratados ampliamente en el Océano Pacífico, tanto en aguas de Japón (Takano, 1954; Hatanaka & Takahashi, 1956, 1960; Hatanaka *et al.*, 1957; Takahashi & Hatanaka, 1958;) como en diferentes zonas de la costa oeste americana (Fry, 1936; Fitch, 1956; O'Connell & Zweifel, 1972; Hunter & Kimbrell, 1980; Konchina, 1982; Mendo, 1984). Otros aspectos investigados en poblaciones de *S. japonicus* del Océano Pacífico han sido el comportamiento (Kramer, 1969; Watanabe, 1970; Usami, 1973; Hunter & Kimbrell, 1980), el parasitismo (Silas, 1967; Silas & Ummerkuty, 1967), la reproducción (Kramer, 1960; Kramer, 1969; Knaggs & Parrish, 1973; Usami, 1973; Leong, 1977; Kuroda *et al.*, 1982; Mendo, 1984) y las relaciones tróficas (Kramer, 1969). En la sinopsis preparada por Schaefer (1980) puede encontrarse una completa recopilación de los trabajos realizados en el Océano Pacífico hasta 1980.

En el Océano Atlántico, la mayor parte de los estudios sobre esta especie se han llevado a cabo en poblaciones que viven en la costa americana, principalmente en aguas de Argentina (López, 1959; Angelescu y Gneri, 1965; Gagliardi y Cousseau, 1968, 1970; Ciechomski y Capezzani, 1969; Ciechomski, 1971; Castello y Cousseau, 1976; Angelescu, 1979, 1980; Sánchez, 1982) y Brasil (Matsuura & Sato, 1981; Seckendorff e Zavala-Camín, 1985; Zavala-Camín & Seckendorff, 1985), habiéndose tratado, básicamente, aspectos relacionados con el crecimiento, la alimentación y la reproducción. En el litoral africano del Atlántico son menos los trabajos referidos a esta especie. Baird (1977, 1978a, 1978b), en aguas de Sudáfrica, y Falk (1967), Razniewski (1967), Habashi & Wojciechowski (1973), Staicu et Maxim (1974), Weiß (1974), Morales y Sánchez (1980), Anonyme (1983), Belvèze (1983) y Martins & Serrano-Gordo (1984) en aguas del noroeste africano, han analizado diversos aspectos de la biología del *S. japonicus*.

En el litoral peninsular español la biología del *S. japonicus* ha sido estudiada por Rodríguez-Roda (1982), quien analizó la edad y la reproducción de esta especie en el Golfo de Cádiz. En las Islas Canarias, como ya se ha indicado, a

pesar de la importancia económica y ecológica que tiene la caballa, son muy pocos los trabajos que se refieren a ella. Entre éstos cabe destacar, sin duda, el realizado por Lozano (1978), donde se analizan algunos aspectos biométricos, anatómicos e inmunotaxonómicos de la caballa del Banco Pesquero Sahariano y del Archipiélago canario. Cabe señalar, por otra parte, que Delgado de Molina *et al.* (1983) también trataron, aunque someramente, diversos aspectos biológicos de esta especie en un trabajo realizado en la provincia de Santa Cruz de Tenerife y enmarcado en el Plan Regional de Evaluación de Recursos Pesqueros. Los aspectos relacionados con la alimentación de *S. japonicus* en aguas de las Islas Canarias han sido ampliamente descritos por Castro (1991).

Mención aparte y especial merecen los trabajos de Cressey & Cressey (1980) y Cressey *et al.* (1983) sobre el parasitismo en ésta y otras especies de escómbridos del mundo.

1.3 EL AREA DE ESTUDIO

1.3.1 Localización

Las Islas Canarias constituyen un archipiélago atlántico africano situado entre los 27°40' y 29°25' de latitud Norte y los 13°25' y 18°16' de longitud Oeste de Greenwich, a unos 115 km de la costa Marroquí (figura 1.3). Entre las siete islas principales que conforman el Archipiélago se encuentra Gran Canaria, que ocupa el área central.

1.3.2 Características oceanográficas

Las Islas Canarias, de origen volcánico, se elevan bruscamente desde el suelo oceánico, alcanzándose profundidades del orden de 3.000 m entre ellas. Las

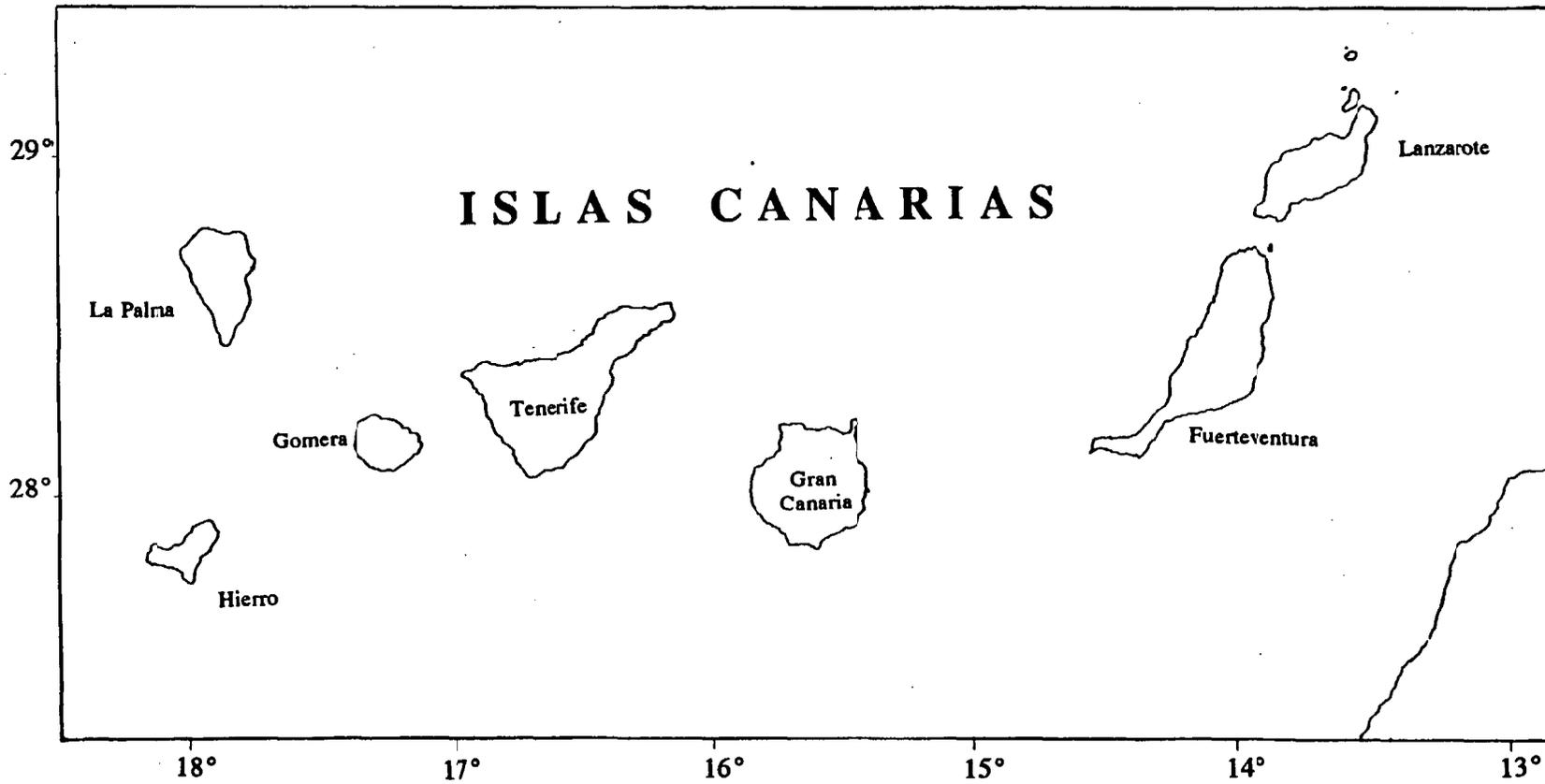


Figura 1.3. Situación geográfica del Archipiélago canario.

características volcánicas de Canarias se manifiestan en la ausencia de plataformas insulares notables. Estas son generalmente exiguas y están seguidas de un talud que alcanza 200 m de profundidad a poca distancia de la costa. En el caso concreto de Gran Canaria, el área de mayor plataforma se ubica al sur de la misma, pero a partir de la isobata de 30 m se produce un aumento rápido de la profundidad, encontrándose la de 200 m muy cerca de la anterior.

El agua que baña a las Islas es caracterizada como Agua Central del Atlántico norte, tal y como han observado diversos autores a través de los valores de temperatura y salinidad medidos en los primeros 600 m de la columna de agua (Mascareño et Molina, 1970; Mascareño, 1972; Braun, 1980; Fernández de Puelles, 1987). La temperatura del agua en superficie oscila a lo largo del año entre los 18°C y 24°C. Fernández de Puelles (1987) describió la existencia de una termoclina situada entre los 50 y 130 m de profundidad según el momento del año. Dicha termoclina comienza su formación a mediados de primavera y no desaparece hasta principios del invierno, alcanzándose una máxima estratificación durante el verano. En profundidad la temperatura disminuye desde 16-17°C, a 200 m, hasta alrededor de 11°C a 600 m de profundidad (Braun, 1980). Los valores de salinidad en los primeros metros de la columna de agua varían muy poco. Braun (1980) apuntó variaciones de 0.3 ‰ (36.6 ‰-36.9 ‰) en los primeros 100 m. La salinidad disminuye con la profundidad, alcanzando un valor de 36.5 ‰ entre los 100 y 200 m y 35.6 ‰ a 600 m de profundidad.

Desde el punto de vista de los nutrientes, las aguas que circundan a las Canarias se caracterizan por su condición oligotrófica. En este sentido, Braun (1980), estudiando la distribución de nutrientes, observó que en los primeros 100 m de la columna de agua los fosfatos varían desde cantidades no detectables hasta 0.10 $\mu\text{atom-g P-PO}_4/\text{l}$, los nitratos desde cantidades no detectables hasta 2.5 $\mu\text{atom-g N-NO}_3/\text{l}$ y los silicatos desde cantidades no detectables hasta 2.0 $\mu\text{atom-g Si-SiO}_4/\text{l}$. Los valores de nitritos entran en el intervalo 0.05-0.10 $\mu\text{atom-g N-NO}_2/\text{l}$, mostrando máximos típicos en agua profunda (50-150 m de profundidad) a lo largo del año; mientras los de amonio son inferiores a 1.00 $\mu\text{atom-g N-NH}_4/\text{l}$ en los primeros 600 m.

Por otra parte, los resultados de trabajos dedicados al estudio de la clorofila *a* y producción primaria muestran que los valores medios de la biomasa estimada como clorofila *a* son muy bajos (0.15-0.25 mg Ca/m³) (Bordes *et al.*, 1987; Arístegui, 1990). A este respecto, Arístegui (1990) observó que, si bien en general se aprecia un ligero gradiente de aumento de clorofila *a* hacia las islas más orientales, los valores medios son siempre bajos y las diferencias entre islas no son grandes.

De otro lado, los valores de biomasa mesozooplanctónica observados en estudios realizados en las Islas también corroboran el carácter oligotrófico de sus aguas. Aunque en determinadas zonas se han detectado valores considerables, en general, se han observado débiles biomásas (Bordes *et al.*, 1987; Hernández-León y Miranda-Rodal, 1987). Hernández-León y Miranda-Rodal (1987) observaron que la biomasa mesozooplanctónica muestra valores desiguales según sea el área de muestreo elegida alrededor de las Islas y según su cercanía a la plataforma de cada una.

Las características del plancton, tanto animal como vegetal, han sido estudiadas por diversos autores. La distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica, en las estaciones más costeras, sobre la plataforma, suele estar concentrada en los primeros 15 m de profundidad. En las estaciones situadas sobre el borde del talud, la clorofila *a* se encuentra concentrada en profundidad, formando máximos que se sitúan entre los 50 y 120 m (Bordes *et al.*, 1987). En aguas costeras la producción planctónica puede ser elevada durante parte del año debido a la acción de los alisios, que actúan mezclando el agua superficial de forma continua; en el área oceánica, sin embargo, la estación productiva se registra entre finales de invierno y principios de primavera. En cuanto a la composición del fitoplancton, se ha observado que el 80 % corresponde a la fracción menor de 10 μm y el 77 % de la clorofila pertenece al ultraplancton (Braun *et al.*, 1985, citado por Fernández de Puelles, 1987). El fitoplancton de red tiene poca importancia, incluyendo el periodo de florecimiento primaveral, lo que puede asociarse con la ausencia de nutrientes en las aguas oligotróficas de la Corriente de Canarias (Braun y Real, 1981).

La distribución vertical del zooplancton en tres niveles, hasta 1000 m, en aguas al sur de Gran Canaria ha sido estudiada por Hernández-León *et al.* (1984), quienes señalaron que en los 200 m iniciales de la columna de agua sólo se encuentra, en valor medio, el 51.1 por ciento de la biomasa. Esos autores observaron, además, una sucesión de máximos en profundidad que podían estar relacionados con la migración del zooplancton hacia capas más profundas. El máximo estacional de biomasa se encuentra a finales de invierno y principios de primavera (Braun, 1981; Hernández-León *et al.*, 1984; Hernández-León, 1988 b). Sobre la composición del plancton animal, tanto Hernández-León (1988b) como Fernández de Puelles (1987), observaron, en el sur de Gran Canaria y noreste de Tenerife respectivamente, que los copépodos constituyen el grupo más importante de esta comunidad.

En cuanto a la dinámica oceanográfica de las Islas Canarias, se puede decir que está ligada a la del norte del Continente africano, especialmente en las islas más orientales. Esta situación genera grandes variaciones espacio-temporales en las condiciones oceanográficas de las Islas, al encontrarse bajo la influencia del afloramiento (Molina y Laatzén, 1986, 1989). En este sentido, Fernández de Puelles (1987) y Arístegui (1990) observaron que la influencia del afloramiento africano se deja notar con mayor intensidad en las Islas más orientales, en especial en lo que se refiere a los valores de clorofila y mesozooplancton. Así, los valores de biomasa mesozooplanctónica observados por Fernández de Puelles (1987) para las islas de Lanzarote, Fuerteventura y Gran Canaria fueron 6.76, 8.40 y 6.85 mg/m³, respectivamente; mientras en Tenerife y La Gomera fueron 2.91 y 3.19 mg/m³ (Hernández-León, 1983, citado por Fernández de Puelles, 1987) y 1.95 mg/m³ (Braun, 1981, citado por Fernández de Puelles, 1987), respectivamente. También Braun *et al.* (1986) observaron, de forma general, las mayores concentraciones de nutrientes en las áreas más próximas al Continente.

Una característica oceanográfica de las aguas que circundan al Archipiélago es la presencia de estelas o zonas de calma, más o menos notables, en los lados resguardados de las islas. Dichas estelas se caracterizan por tener una mayor temperatura superficial y se generan por efecto de los vientos alisios procedentes

del noreste, los cuales causan la formación de frentes marinos que separan dos áreas, una turbulenta y otra de calma. En el área de cizallamiento, lugar donde el viento es cortado por la isla, se produce un proceso de acumulación del plancton animal; posteriormente y debido a la variación de los vientos, así como al consiguiente desplazamiento del área de sotavento, el zooplancton tiende a acumularse en la zona central de la calma de la isla. Este fenómeno se puede apreciar en el sur de Gran Canaria, Fuerteventura, Tenerife, La Gomera y el Hierro, donde los valores de biomasa son superiores a los hallados al norte de las mismas (Bordes *et al.*, 1987). Arístegui *et al.* (1989) estudiando la estela generada al suroeste de Gran Canaria observaron una diferencia térmica superficial de 1°C entre el área de calma y la turbulenta, y advirtieron diferencias significativas en las concentraciones de fitoplancton entre ambas, siendo menores en la turbulenta. Hernández-León *et al.* (1984) observaron al sur de Gran Canaria valores medios de biomasa zooplanctónica muy superiores a los dados por Braun (1981) para las aguas del norte de Tenerife, señalando que dicha diferencia era debida a la influencia de la plataforma insular. Esto fue verificado en trabajos posteriores (Hernández-León, 1986, 1988a, 1988b; Hernández-León y Miranda-Rodal, 1987; Gómez-Cabrera, 1991). Los valores de concentración de nutrientes, producción primaria y biomasa del mesozooplancton medidos al suroeste de Gran Canaria son más altos que los proporcionados por otros autores para las aguas oceánicas del Archipiélago (Arístegui *et al.*, 1989).

Otro fenómeno hidrodinámico de relevancia lo constituyen la formación de dos giros, uno ciclónico al suroeste y otro anticiclónico al sureste de Gran Canaria, que tienen también un papel importante en la hidrografía de esta zona del Archipiélago. Ambos giros se originan como consecuencia, entre otras causas, del choque frontal que sufre la Corriente de Canarias con la Isla de Gran Canaria. Estos giros podrían motivar, posiblemente, la concentración y/o dispersión de zooplancton y larvas (Lobel & Robinson, 1986; Crawford *et al.*, 1990; Gómez-Cabrera, 1991). La presencia y magnitud de estos giros en las proximidades de Gran Canaria fueron determinadas durante las campañas EMIAC 9006 y EMIAC 9103 (Efecto de Masa de Isla en el Archipiélago

canario) realizadas en el B/O García del Cid (datos no publicados).

II. MATERIALES Y METODOS GENERALES

2.1 METODOLOGIA DE CAMPO

2.1.1 Procedencia de las muestras

Los ejemplares de caballa utilizados para realizar el presente trabajo procedieron de capturas comerciales desembarcadas en diversos lugares de la Isla de Gran Canaria -Puertos de Arguineguín y Mogán y Playa de San Cristóbal (figura 2.1)- durante el periodo comprendido entre los meses de Marzo de 1988 y Julio de 1990.

Cabe indicar que, de todos los ejemplares colectados para llevar a cabo el estudio, aproximadamente el 90 % fueron obtenidos en el Puerto de Arguineguín y el resto en el Puerto de Mogán y en la Playa de San Cristóbal. Esto se explica por ser el Puerto de Arguineguín base de la flota artesanal insular que se dedica a la pesca de caballa durante todo el año. En este sentido, cabe significar que en un estudio llevado a cabo en los siete principales puertos pesqueros de Gran Canaria se observó que el 94.1 % del total de las capturas de caballa de la isla eran desembarcadas en el Puerto de Arguineguín (Barrera *et al.*, 1983). Por lo que se refiere al Puerto de Mogán y a la Playa de San Cristóbal, es preciso indicar que la dedicación de sus respectivas flotas a la pesca de la caballa es ocasional, ya que dirigen sus esfuerzos, principalmente, hacia la captura de otras especies.

Hay que significar, por otra parte, que los ejemplares obtenidos en los Puertos de Arguineguín y Mogán procedieron de pescas efectuadas por la flota artesanal, con el arte de cerco denominado *traíña*, en aguas de la plataforma insular, en una zona denominada área principal de pesca (Castro, 1991) situada al sur-suroeste de la Isla y cuyos fondos oscilan entre los 30 y 100 m de profundidad. Las embarcaciones que utilizan esta modalidad de pesca, denominadas también *traíñas*, salen siempre al atardecer acompañadas de un bote auxiliar denominado lucero, siendo la pesca atraída por la luz artificial de éste y regresando después de la medianoche. En cuanto a los especímenes

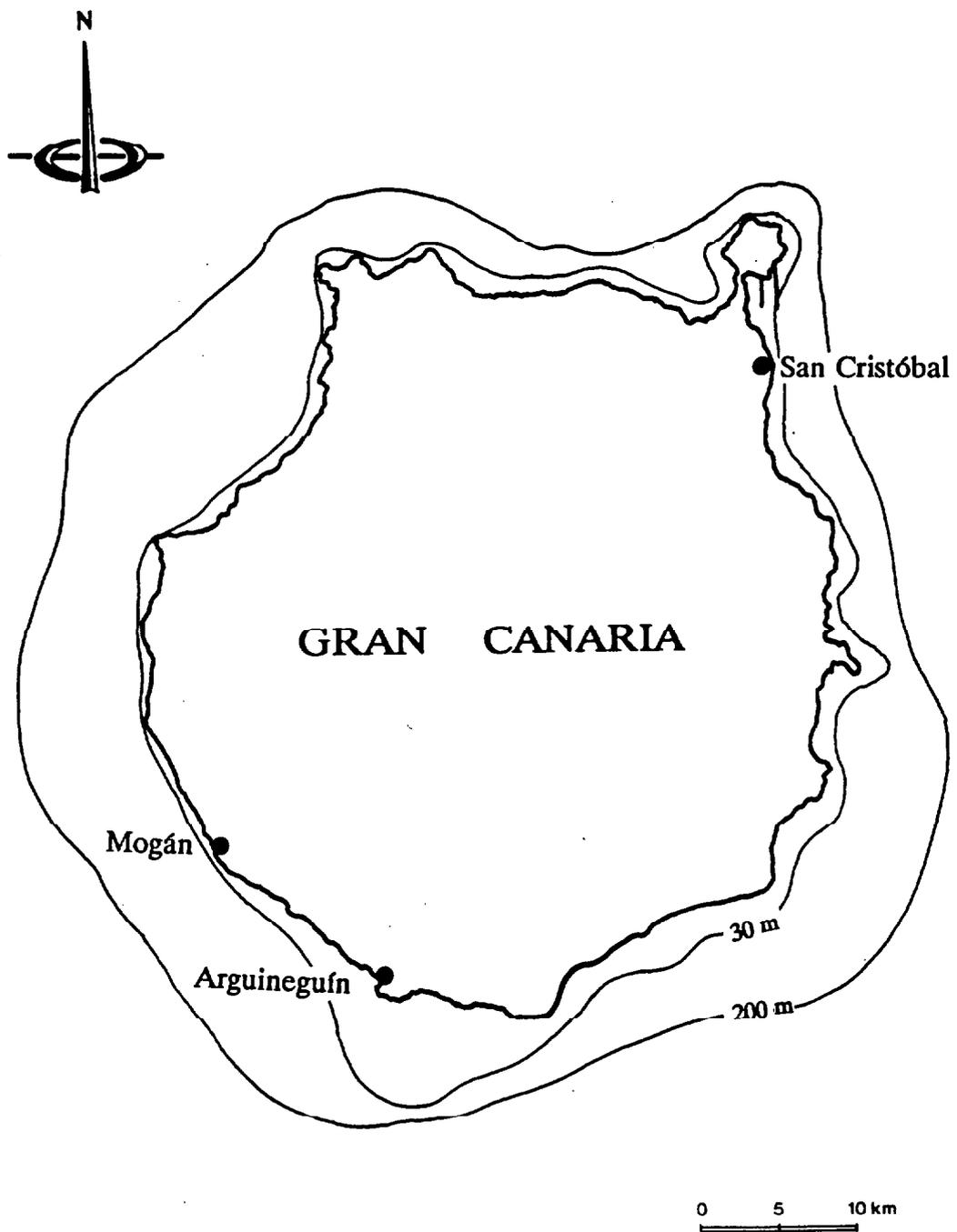


Figura 2.1. Isla de Gran Canaria. Localización de los puntos de muestreo.

colectados en la Playa de San Cristóbal, cabe señalar que siempre fueron capturados en aguas muy próximas a la orilla (profundidades inferiores a los 15 m) con el arte de arrastre denominado *chinchorro*. Este se cala en cerco y se recoge desde la playa, interviniendo dos embarcaciones y participando, aproximadamente, diez hombres en la operación.

2.1.1.1 Descripción de los puertos

Arguineguín es un pueblo situado al sur de Gran Canaria (figura 2.1). Posee, sin duda, el puerto de pescadores mejor dotado de la Isla, con un espigón de 100 m dotado de rampa de varado y pantalanes. Los barcos (unos 30), de aproximadamente 10 m de eslora y 7 Tm de registro bruto, están, en su inmensa mayoría, dedicados a la pesca de la caballa y, en la época de zafra, también a la del atún. Los artes más utilizados son la *trafña*, la caña, el cordel y la nasa (Barrera *et al.*, 1983).

Mogán, situado en el área suroeste de la Isla (figura 2.1), es actualmente un puerto de pesca y recreo. La flota pesquera de este puerto la constituyen unos 50 barcos, casi todos con motor dentro-borda y esloras de más de 8 m. La gran mayoría de éstos dedican su esfuerzo pesquero a la captura de especies demersales de alto valor económico y, en la época de zafra, a la del atún. Entre los artes empleados destacan las nasas, palangres, liñas y cañas (Barrera *et al.*, 1983).

San Cristóbal es un barrio eminentemente pescador de la ciudad de Las Palmas de Gran Canaria (figura 2.1). Posee una playa pedregosa protegida por un pequeño refugio pesquero. La flotilla está compuesta por unos 50 barcos de muy pequeñas dimensiones, aunque sólo un 50 % de ellos son los que faenan habitualmente y poseen motor. Estas embarcaciones están destinadas, principalmente, a la pesca de especies demersales y utilizan, para ello, nasas y trasmallos. También es frecuente el uso de *chinchorros* en la playa (Barrera *et al.*, 1983).

2.1.2 Estrategia en la toma de muestras

A fin de adquirir el material necesario para llevar a cabo el presente trabajo, se efectuaron, durante el periodo de estudio (Marzo de 1988 - Julio de 1990), visitas periódicas -aproximadamente cada quince días- al Puerto de Arguineguín. Además, se visitaron, una vez cada mes, el Puerto de Mogán y la Playa de San Cristóbal, donde se obtuvieron muestras en contadas ocasiones. Durante el periodo señalado se colectaron un total de 4.010 ejemplares de caballa distribuidos en 52 lotes. En la tabla II.1 se indica el número de ejemplares colectados cada mes en los diferentes puntos de muestreo. Es preciso señalar que en el mes de Junio de 1990 no se obtuvo ningún lote de ejemplares debido a la ausencia de muestreos durante el mismo.

Tabla II.1. Número de ejemplares muestreados durante el periodo de estudio por meses y lugares de procedencia (ARG, Puerto de Arguineguín; MOG, Puerto de Mogán; PSC, Playa de San Cristóbal).

Mes	1988			1989			1990		
	ARG	MOG	PSC	ARG	MOG	PSC	ARG	MOG	PSC
Enero				105			140		
Febrero				114		133	132		
Marzo	131			169			82		
Abril	115			175			12		
Mayo	262			36			49		21
Junio	159	118		151					
Julio	200			75			74		
Agosto	211			161					
Septiembre	202			166					
Octubre	161			238					
Noviembre	169			81					
Diciembre	39			129					

Cabe indicar que los muestreos efectuados en los puertos de Arguineguín y Mogán, por exigencia de la modalidad de pesca utilizada por las flotas de ambos puertos para la captura de caballa (*traíña*), hubieron de realizarse en horas próximas a la medianoche. Los efectuados en la Playa de San Cristóbal, por su parte, se llevaron a cabo de día. Los ejemplares se obtuvieron siempre en el momento de ser desembarcada la pesca, si ésta había sido capturada con *traíña*, o tras recoger el *chinchorro*, si había sido éste el arte utilizado. En cualquier caso, el muestreo trató de verificarse de manera que resultara lo más representativo posible de la pesca desembarcada, evitando toda selección. Ello parece haberse logrado, ya que las muestras procedentes de Arguineguín y Mogán se tomaron directamente de la cubierta del barco, donde se almacenaba la captura, con ayuda de un salabardo, utensilio que carece de poder seleccionador. Por su parte, cada lote tomado en la Playa de San Cristóbal comprendió el total de ejemplares de caballa presentes en la captura, ya que el número de ellos fue siempre escaso.

Para cada lote se anotó la fecha y el lugar de procedencia, así como el tipo de arte utilizado para la captura. Además, se tomaron, con cuidado, la profundidad y posición aproximadas del lugar en que se realizó la pesca.

2.2 METODOLOGIA DE LABORATORIO

El estudio de las muestras obtenidas se efectuó en el Laboratorio de Biología de la Facultad de Ciencias del Mar de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Los ejemplares siempre fueron analizados cuando apenas llevaban dos o tres horas de capturados, lo cual posibilitó que se efectuara en la condición fresca y mojada, que es la más parecida a la del pez vivo. Cabe destacar, además, que el tratamiento fue hecho siempre por los mismos observadores trabajando en

equipo, uno de los cuales tomaba los datos y medidas convenidas y el otro registraba las lecturas realizadas por el primero en planillas diseñadas para el caso.

En primer lugar se midió, para todos los ejemplares de cada lote, la longitud total; esto es, la distancia desde el extremo anterior del hocico, con la boca cerrada, hasta el extremo de los lóbulos caudales situados en posición normal. Esta medida fue tomada cuidadosamente sobre un ictiómetro sencillo, colocando cada ejemplar sobre su costado derecho y siguiendo una dirección paralela al eje antero-posterior del cuerpo. La apreciación fue de un mm para todos los ejemplares. A los mismos individuos, tras ser medidos, se les tomó el peso con el máximo cuidado. Este peso, llamado peso total o con vísceras, pues se mide antes de abrir los ejemplares, fue tomado con apreciación de 0.01 g en una balanza electrónica de precisión A&D modelo FX-3000.

A continuación, se seleccionaron, de cada lote, una serie de ejemplares para los análisis biológicos. Estos individuos, a diferencia de los anteriores, fueron escogidos arbitrariamente, a fin obtener un grupo de tallas cuyo rango fuese lo más amplio posible en su distribución. Por tanto, el número de individuos de cada submuestra varió en función de las tallas, habiendo sido seleccionados un total de 1.803 ejemplares.

Para todos los individuos de cada submuestra, se tomaron, siguiendo el criterio utilizado por otros investigadores, una serie de medidas consideradas significativas para el estudio morfométrico. Estas fueron las siguientes: longitud a la bifurcación caudal, distancia a inserción anal, distancia a inserción ventral, distancia a inserción primera dorsal, distancia a inserción segunda dorsal, longitud de la cabeza, distancia pectoral, altura del cuerpo y diámetro del ojo. Es preciso indicar que las cuatro últimas medidas fueron tomadas, al mm, con ayuda de un pie de rey o calibrador; el resto se midieron sobre el ictiómetro sencillo con la misma apreciación. En cualquier caso, las medidas se tomaron colocando cada ejemplar sobre su costado derecho y siguiendo una dirección paralela al eje antero-posterior del cuerpo.

Una vez efectuadas las mediciones descritas, se tomaron, de cada submuestra, algunos individuos con el objeto de analizar sus características sexuales. Para ello, los ejemplares seleccionados fueron abiertos cuidadosamente por la línea media abdominal, haciendo una incisión desde el orificio anal hasta la región gular. En esos ejemplares, 1.353 en total, se examinaron el sexo y el estado de madurez. Este último fue reseñado utilizando la escala de reproducción, dividida en cinco estadios, dada por Arriaga *et. al.* (1983). Además, para algunos de esos individuos (445) se tomó el peso de las gónadas. Dicho peso fue medido, tras ser extraídas las gónadas con ayuda de unas pinzas finas, en la balanza anteriormente descrita. La apreciación fue de centésima de g para todas las gónadas.

Por último, les fueron extraídos, a todos los ejemplares de cada submuestra, los otolitos. Para ello, en cada pez se practicó un corte transversal, entre el borde posterior de los ojos y el anterior de las branquias, que permitió acceder a las cámaras óticas. Tras eliminar la masa encefálica, se extrajeron los otolitos con unas pinzas finas de punta aguda. Siempre se obtuvo el par *sagitta*, dado que su mayor tamaño lo hace fácilmente manejable. Luego, cada otolito se limpió, mediante frotación entre los dedos, de los restos orgánicos que llevaba adheridos. Para facilitar esta operación, se tuvieron previamente inmersos en agua durante un tiempo (5-10 minutos) a fin de reblandecer los tejidos, resultando la limpieza más rápida y eficaz. Una vez limpios y secos, se guardaron dentro de pequeños viales para su posterior examen. En cada vial, donde se almacenaron sólo los otolitos de un ejemplar, se anotó el número de referencia del mismo.

SEGUNDA PARTE

III. ASPECTOS BIOLÓGICOS

3.1 TALLA Y PESO

3.1.1 Introducción

Es sabido que la talla y el peso representan los datos más importantes que se pueden tomar en un pez. Conociendo tan sólo la composición de tallas o pesos de una población se llega, a menudo, a obtener conclusiones que permiten profundizar en el conocimiento de la estructura de la misma; pues, las distribuciones de esas medidas son reflejo de las interacciones de las tasas de reproducción, crecimiento y mortalidad de los individuos. Además, el conocimiento de las relaciones e índices surgidos de la consideración de ambas medidas conjuntamente, es también de gran importancia teórica y práctica. En este sentido, la Relación Talla-Peso y el Factor de Condición son especialmente útiles en el estudio de la biología de las especies. La talla y el peso constituyen, además, una base segura para la determinación del crecimiento (Anderson & Gutreuter, 1983).

Cabe indicar, al respecto, que ambos parámetros, talla y peso, han sido objeto de estudio para *S. japonicus* en diferentes áreas. Los trabajos realizados por Ciechomski & Capezzani (1969), Gagliardi y Cousseau (1970), Castello y Cousseau (1976), Angelescu (1979) y Sánchez (1982) en aguas del Mar de Argentina, Habashi & Wojciechowki (1973), Anonyme (1983) y Belvèze (1983) en la costa noroeste africana, Baird (1978a) y Crawford & De Villiers (1984) en aguas de Sudáfrica, Rodríguez-Roda (1982) en el Golfo de Cádiz, Pizarro de Rodríguez (1983) en aguas de Ecuador y Kotlyar & Abramov (1983) en Perú son prueba de ello.

3.1.2 Material y métodos

Como ya se ha indicado, la longitud total y el peso total fueron medidos en

4.010 ejemplares de caballa tomados al azar de las capturas comerciales desembarcadas en los diversos puntos de muestreo a lo largo del periodo estudiado. Dichas medidas fueron tomadas siguiendo las pautas descritas en el capítulo anterior.

Las tallas de los ejemplares medidos fueron, en primer lugar, agrupadas en clases de 1 cm y sus frecuencias se distribuyeron por meses y también de forma global, esto es, para todo el periodo de estudio. De esta manera, pues, se obtuvieron las distribuciones mensual y global de las tallas de los individuos capturados. En ambos casos, las distribuciones se expresaron en tantos por ciento, a fin de hacerlas comparables.

También se calculó, para todos los individuos, la relación entre la longitud total y el peso total. Como es bien sabido, esta relación está descrita por la función potencial (Ricker, 1973):

$$P = a L^b$$

donde: P es el peso total (g), L es la longitud total (cm) y a y b son los coeficientes de la relación entre L y P . Para determinar ambos coeficientes se ajustó el modelo a las series de datos transformados a logaritmos. Para ello se realizó un análisis de regresión, utilizando el método de los mínimos cuadrados.

Por último, se analizaron las variaciones del valor medio mensual del Factor de Condición Relativo (Kn). Este factor, que es indicativo de los cambios fisiológicos que sufre el organismo, se caracteriza por compensar los cambios de forma, y se calcula, para cada individuo, de la siguiente manera (Anderson & Gutreuter, 1983):

$$Kn = P / P_s$$

siendo: P el peso total del individuo y P_s su peso teórico, estimado para cada individuo a partir de la Relación Talla/Peso anterior. Para cada ejemplar, por

tanto, se calculó dicho factor y, a partir de los datos individuales obtenidos, se estimó, para cada mes, el valor promedio.

Todos los análisis fueron realizados, utilizando el paquete estadístico SPSS/PC+, en un ordenador HEWLETT PACKARD modelo Vectra 286/12.

3.1.3 Resultados

Distribución mensual de las frecuencias de talla.

En la figura 3.1, donde se representa la distribución mensual de las frecuencias de talla durante el periodo estudiado, se observa, en líneas generales, la presencia de un grupo de tallas predominante cada mes, con valores de frecuencia relativamente altos. Se advierte, además, que los individuos mayores de 26 cm están escasamente representados; constatándose su presencia durante los meses de invierno y primavera de cada año. Asimismo, se aprecia que los individuos menores de 14 cm están también poco representados, coincidiendo su presencia en los primeros meses. Esos grupos de tallas pequeñas corresponden siempre a ejemplares capturados con *chinchorro* en la Playa de San Cristóbal y son los únicos que se encuentran ahí.

De manera general, todos los años, y especialmente durante el segundo año de estudio, se observa que a partir de junio existe un predominio, no absoluto, de individuos de la clase cero (mayores de 14 cm). Este grupo, al que de manera anticipada se ha llamado cero, hace descender los valores de modas y medias de tallas mensuales en el segundo semestre de cada año.

Distribución global de las frecuencias de talla.

La distribución global de las frecuencias de talla se muestra en la figura 3.2.

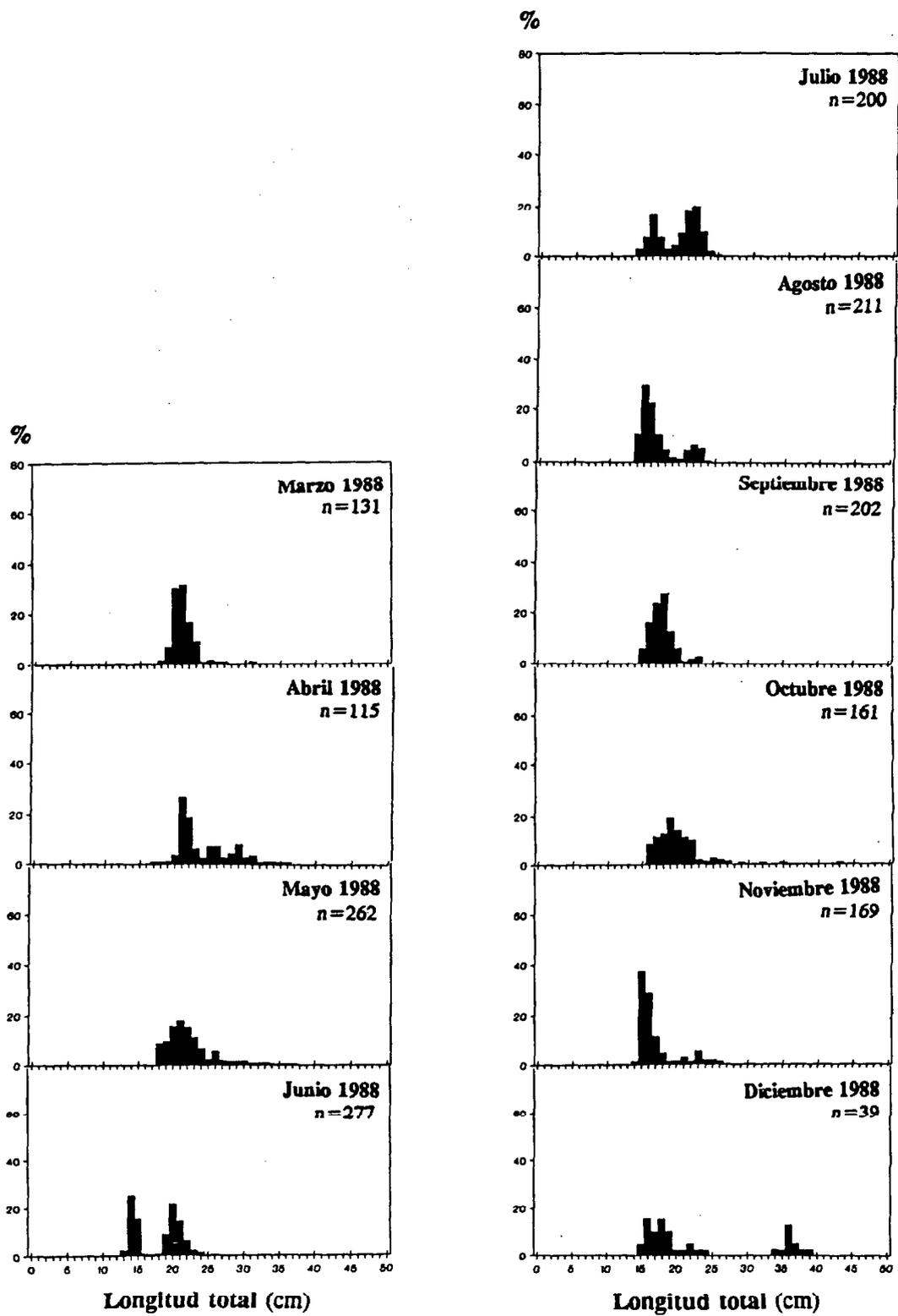


Figura 3.1. Distribución mensual de las frecuencias de talla (Marzo 1988-Julio 1990).

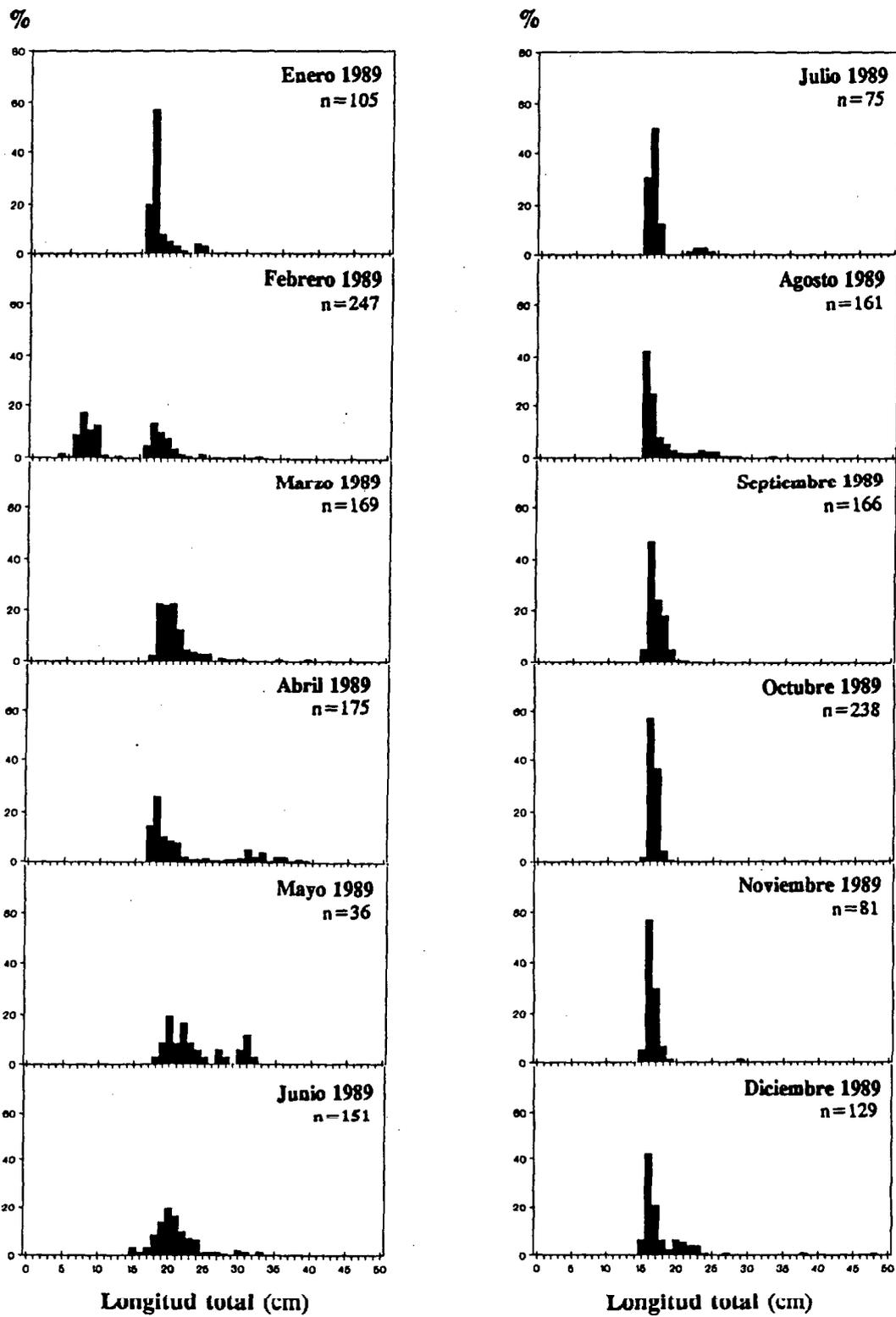


Figura 3.1. (Continuación 1).

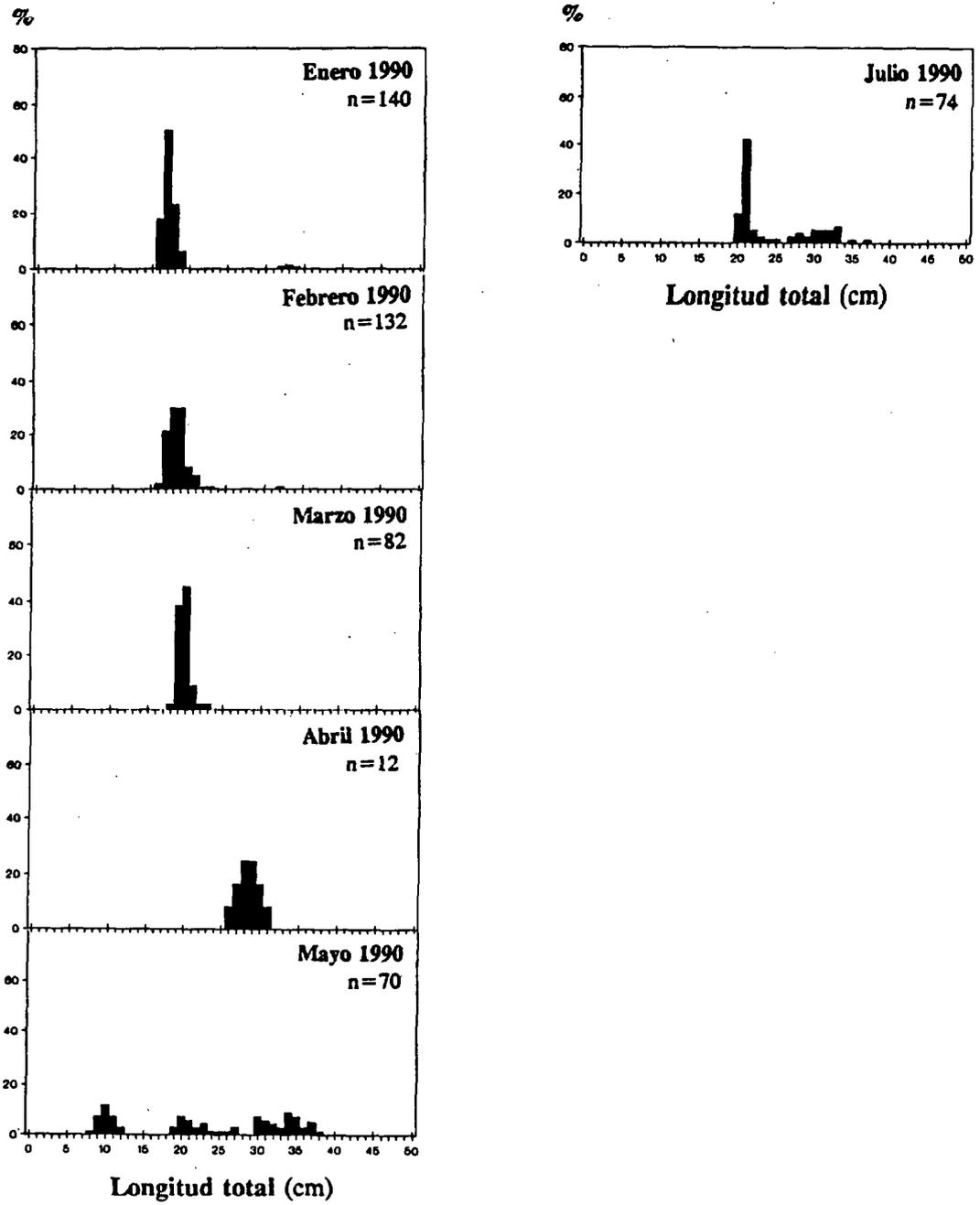


Figura 3.1. (Continuación 2).

En ella se observa que el rango de tallas es muy amplio a lo largo del periodo estudiado (4-48 cm); no obstante, se advierte que, aproximadamente, el 95 % de los individuos capturados pertenecen a los grupos de tallas comprendidos entre los 14 y 25 cm.

Los valores máximos de frecuencia corresponden a los grupos de tallas incluidos entre 15 y 18 cm de longitud total -moda en 16 cm-, que son los más abundantes. Hacia las tallas más altas los porcentajes disminuyen, primero bruscamente y luego de una manera más regular. En cuanto a las tallas menores, se puede apreciar que presentan una mayor dispersión. En principio se observa que las frecuencias son crecientes debido a la mayor facilidad de captura, pero luego se presentan valores muy bajos. Estos últimos corresponden a ejemplares de tallas comprendidas entre los 12 y 13 cm de longitud total, los cuales escasean en las zonas próximas a la orilla donde han sido pescados los ejemplares menores y tampoco se encuentran en la zona de pesca propiamente dicha.

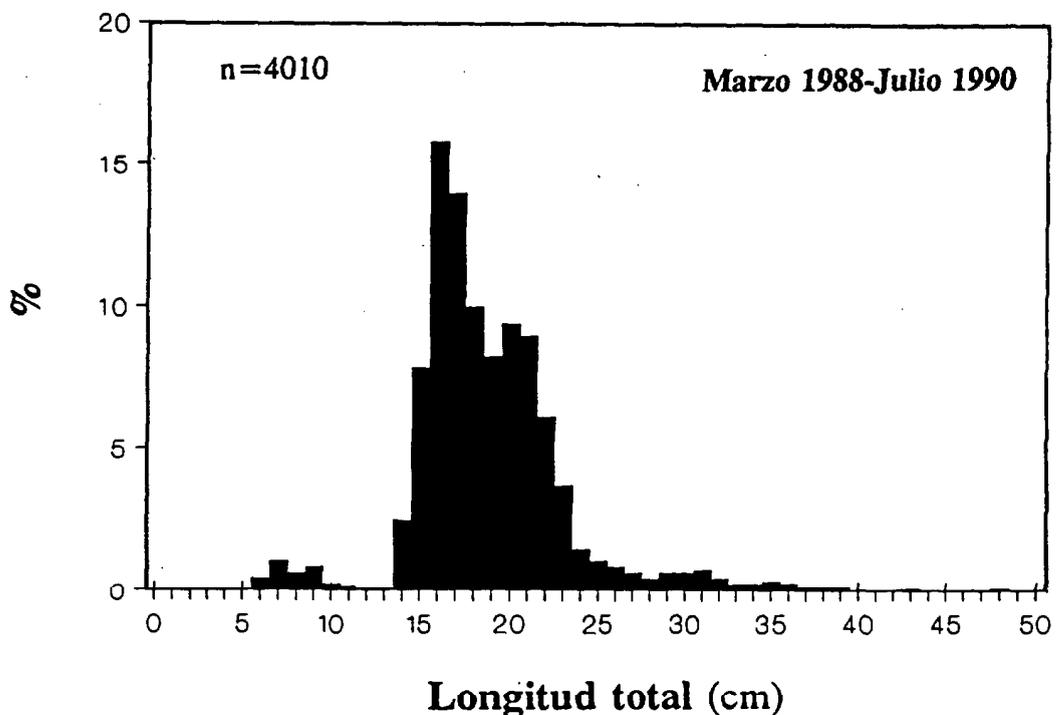


Figura 3.2. Distribución global de las frecuencias de talla (Marzo 1988-Julio 1990).

. Relación Longitud total/Peso total.

Para el rango de tallas descrito (4-48 cm), los pesos oscilan entre 0.28 y 1184.10 g.

La relación entre la longitud total y el peso total se expresa, para la caballa de las Islas, mediante la ecuación:

$$P = 0.00347 L^{3.25917}$$

La representación gráfica correspondiente se muestra en la figura 3.3. El coeficiente de correlación, $\rho = 0.994$, es altamente significativo.

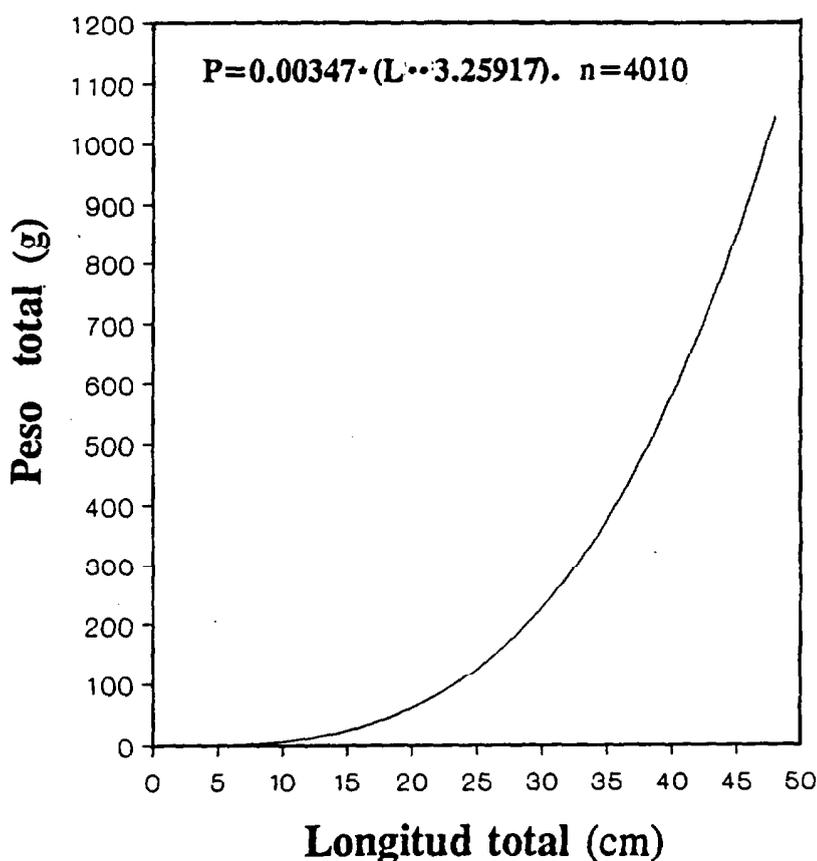


Figura 3.3. Relación Longitud total/Peso total.

. Factor de Condición Relativo.

La variación del valor medio mensual del Factor de Condición Relativo se muestra, para todo el periodo estudiado (Marzo 1988-Julio 1990), en la figura 3.4.

En general se observa que los valores del Factor fluctúan alrededor de 1 y siguen, cada año, la misma tónica. Los valores más bajos se registran durante el invierno (noviembre-marzo), en especial entre los meses de diciembre y enero; mientras los más altos se detectan inmediatamente después (abril-mayo). Entre los meses de junio y septiembre, los valores, si bien continúan siendo altos, no difieren mucho de 1, principalmente durante el segundo año de estudio.

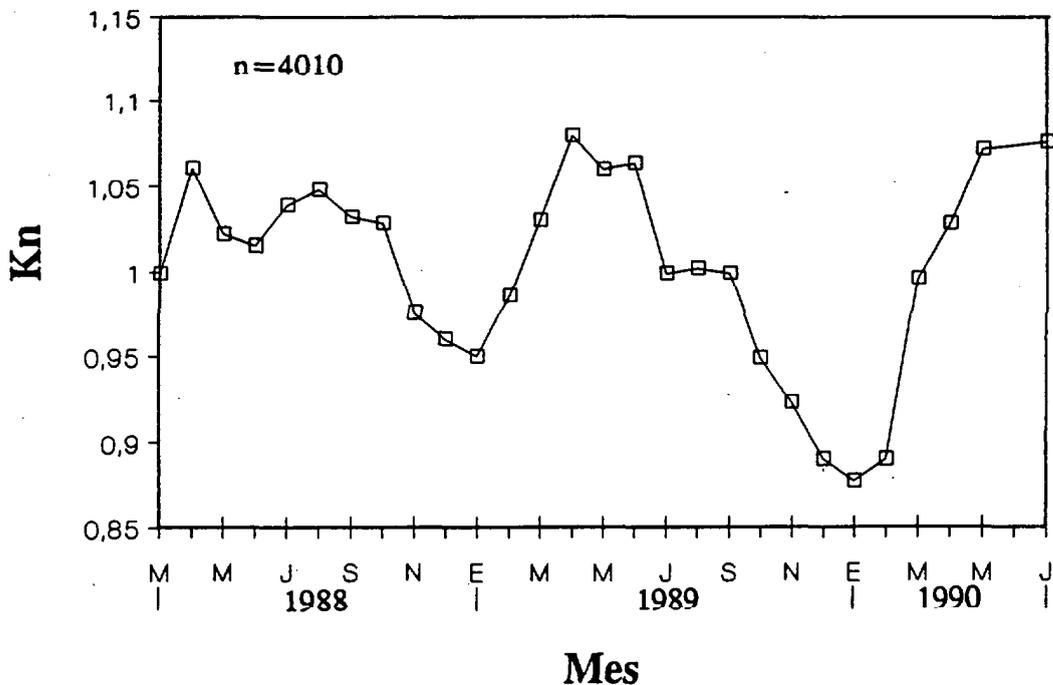


Figura 3.4. Variación mensual del Factor de Condición Relativo (Marzo 1988-Julio 1990).

3.1.4 Discusión

A la vista de los resultados, se advierte que la distribución espacio-temporal de la caballa de las Islas Canarias es comparable a la descrita por Bas (1959, 1964) para la caballa (*Scomber scombrus*) del Mediterráneo Occidental. Para ambas especies se distinguen, de manera general, tres fases o hábitats diferentes, dejando entre ellas aquellas tallas o grupos de tallas considerados de transición.

La primera de esas fases, que se extiende hasta que los individuos alcanzan una talla próxima a los 11 cm de longitud total, corresponde a un periodo de vida costera. Los animales comienzan a ser capturados, a partir de los 4 cm, en aguas muy próximas a la orilla, utilizándose para ello artes de pesca accionados desde el litoral. Estos individuos jóvenes de caballa, que constituyen la población renovadora, permanecen en esa zona sumamente costera durante los primeros meses del año.

Al periodo de vida costera sigue una etapa de tránsito, en la cual los individuos abandonan esa zona para dirigirse hacia aguas más alejadas de la costa. Esta etapa se caracteriza por ser dispersa, de ahí la escasez en las capturas de ejemplares correspondientes a esas tallas (12-13 cm). En realidad lo que sucede es que, no teniendo para la obtención de las muestras otro recurso que la pesca, la disgregación con que se efectúa esta migración dificulta la captura de los ejemplares.

Posteriormente, los individuos, al alcanzar una talla próxima a los 14 cm, comienzan a ser capturados en otra zona -área principal de pesca- localizada sobre la plataforma insular, en el área relacionado con el cambio brusco de la pendiente. El ingreso de éstos en esa área hace descender los valores medios y modales de las distribuciones mensuales de talla a partir de junio de cada año, momento en que comienzan a hacer aparición. Los individuos permanecen concentrados ahí hasta que alcanzan una talla próxima a los 26 cm.

A partir de ese momento los individuos desaparecen, quizás en busca de

áreas de alimentación (Habashi & Wojciechowski, 1973; Sánchez, 1982), regresando cada invierno al área principal de pesca, donde permanecen hasta finales de la primavera. El retorno de esos individuos de tallas mayores a dicha zona está, posiblemente, relacionado con la puesta. Los bajos valores medios del Factor de Condición Relativo registrados durante el periodo invernal corroboran esa hipótesis (figura 3.4). Sin duda, la maduración sexual se verifica a costa de ciertos tejidos del cuerpo y, por tanto, repercute en el estado fisiológico de los individuos. Por otra parte, cabe señalar que los valores más altos de dicho factor se registran, cada año, durante abril y mayo y están, probablemente, asociados al inicio del reposo sexual, tras el cual los individuos vuelven a abandonar el área de pesca. Gagliardi y Cousseau (1970) y Angelescu (1979) observaron, para la caballa del Mar de Argentina, valores del Factor de Condición que oscilaron entre 0.90 y 1.05 y 0.55 y 1.08, respectivamente, y apuntaron que los mínimos coincidían durante el periodo de crecimiento de las gónadas y los máximos al iniciarse el periodo de reposo sexual. En cualquier caso, en el siguiente apartado, donde se abordan los aspectos reproductivos, se podrá confirmar lo expuesto.

Es preciso indicar que, para esta especie, diversos autores han observado modelos de distribución espacio-temporal similares en otras áreas. Así, Sánchez (1982); para la caballa del Mar de Argentina, observó que el tránsito de la fase costera a la pelágica ocurre en juveniles secundarios (8-16 cm) y apuntó que los cardúmenes de adultos se acercan a las aguas del sector bonaerense en el periodo de maduración sexual, desove e iniciación del reposo gonadal, dispersándose luego hacia aguas más profundas y septentrionales. Dicho autor indicó, además, que los juveniles siguen a los cardúmenes de adultos tras la primera maduración. En la misma área, Ciechowski & Capezzani (1969) y Castello y Cousseau (1976) también observaron la aproximación de cardúmenes adultos a la costa con fines reproductivos. En aguas del noroeste africano, muy próximas a Canarias, Habashi & Wojciechowski (1973) señalaron que la presencia de adultos de *S. japonicus* en las capturas coincide con el periodo de freza y que después de ésta, que tiene lugar en aguas poco profundas, esos individuos adultos se dispersan en busca de áreas de alimentación.

Respecto a la escasa representatividad de los grupos de tallas menores de 14 cm y mayores de 26 cm en las distribuciones, parece claro, a la vista de lo expuesto, que es consecuencia, principalmente, de la estrategia de muestreo. En realidad, lo que ocurrió fue que, de los diferentes hábitats que ocupa la caballa a lo largo de su vida, tan sólo uno de ellos -el área principal de pesca- se muestreó con regularidad, ya que las capturas comerciales constituyeron el único medio disponible para la obtención de ejemplares. En cuanto a la ausencia de individuos de tallas grandes, además de la razón expuesta, hay que tener presente que los ejemplares de tallas comprendidas entre los 14 y 26 cm, por su carácter menos disperso y, en especial, por su fácil localización, están sujetos a un esfuerzo de pesca que ha de hacerse patente posteriormente. La escasa representatividad de esos individuos de tallas mayores incluso durante el periodo de freza, es posible que tenga relación, además, con el particular comportamiento de la especie frente al sistema de pesca utilizado para su captura. A este respecto, Castro (1991) indicó que los ejemplares de caballa, al ser atraídos por la luz artificial procedente del barco, presentan comportamientos distintos en función de la talla, observando que los ejemplares de tallas mayores, si bien se disponen en las proximidades de la embarcación, se sitúan a mayor distancia de ésta que los individuos más jóvenes.

Para concluir, cabe señalar que el valor del coeficiente de alometría de la Relación Talla/Peso ($b=3.25917$), al que corresponde la verdadera significación de la ecuación, es muy similar a los estimados por otros autores para la misma especie en áreas próximas a las Islas. Así, Anonyme (1983) y Belvèze (1983) obtuvieron valores muy parecidos ($b=3.278$ el primero y $b=3.300$ el segundo) para el *S. japonicus* en la zona norte de CECAF y en la costa atlántica marroquí (29-33° N), respectivamente. Por lo tanto, y aunque los valores de los parámetros de la Relación Talla/Peso dependen, en gran medida, de la composición de longitudes en las capturas de cada área, no se puede obviar la influencia de las características ambientales. En este sentido, es preciso indicar que la dinámica oceanográfica de las Islas Canarias está ligada a la del norte del Continente africano (Molina y Laatzén, 1986, 1989; Fernández de Puellas, 1987) y, por tanto, esto ha de reflejarse en esas relaciones. No se descartan, incluso,

posibles vínculos genéticos entre los *stocks* de esas localidades vecinas.

3.2 REPRODUCCION

3.2.1 Introducción

La reproducción es el proceso, en el ciclo de vida de cualquier ser vivo, que asegura la continuidad de la especie. De ahí la importancia que el estudio de las cuestiones reproductivas tiene, en general, en cualquier área de la Biología.

En el campo de la Biología Pesquera, además, el estudio de los aspectos reproductivos, en general, y más concretamente la determinación del periodo de reproducción, constituyen, como se confirmará más adelante, una base sólida e indispensable para estudiar el crecimiento de los peces.

Numerosos han sido los autores que han mostrado interés por el estudio de los aspectos reproductivos de la caballa en diferentes áreas. En este sentido, Razniewski (1967) y Habashi & Wojciechowski (1973) en el noroeste africano, Kramer (1969) en el Pacífico nororiental, Watanabe (1970) en Japón, Ciechomski (1971) en Argentina, Staicu et Maxim (1974) en aguas del Atlántico este-central, Baird (1977) en Sudáfrica, Delgado de Molina *et al.* (1983) en las Islas Canarias, Kotlyar & Abramov (1983) y Mendo (1984) en Perú y Seckendorff e Zavala-Camín (1985) en Brasil dieron prueba de ello. Mención especial merece la sinopsis preparada por Schaefer (1980), donde puede encontrarse una excelente recopilación de trabajos sobre diversos aspectos de la reproducción de *S. japonicus* en aguas del Océano Pacífico. Las cuestiones relacionadas con el desarrollo, distribución y abundancia de larvas en diferentes áreas han sido ampliamente tratados por Kramer (1960), Watanabe (1970), Berrien (1978), Matsuura & Sato (1981) y Belyaev & Rygalov (1987). Una buena descripción del desarrollo y morfología del huevo de *S. japonicus* puede

encontrarse en los trabajos de Kramer (1960) y Kuroda *et al.* (1982).

3.2.2 Material y métodos

Como se apuntó en el capítulo anterior, el sexo y el estado de madurez fueron determinados, durante el periodo de estudio, para un total de 1.353 ejemplares. Para algunos individuos diferenciados sexualmente, concretamente para 445, se registró, además, el peso de las gónadas. La escala de Arriaga *et al.* (1983), utilizada para reseñar el estado de madurez, se presenta en la tabla III.1.

Con los datos obtenidos, se calculó, en primer lugar, el número de ejemplares de cada sexo e indeterminados que fueron muestreados en cada año y durante todo el periodo de estudio. Para determinar en cada caso si la proporción de machos y hembras difería significativamente de la relación teórica 1:1 se aplicó el test ji-cuadrado.

A continuación, para establecer la época de desove, se realizó un seguimiento del estado de madurez de los individuos a lo largo del tiempo, utilizando para ello dos métodos alternativos muy conocidos.

El primero de ellos consiste en estudiar las variaciones del valor medio mensual del Índice Gonadosomático Relativo, que se calcula, para cada ejemplar, como la relación entre el peso de la gónada, G , y el peso teórico del individuo, P , (Anderson & Gutreuter, 1983); es decir:

$$IGR = (G / P) 100$$

Para cada ejemplar, por tanto, se estimó dicho índice y, a partir de los datos individuales obtenidos, se calculó, el valor promedio en cada mes.

El segundo método empleado se basa en el análisis de las variaciones mensuales de los valores de frecuencia de individuos en cada estado de madurez, determinados éstos mediante observación macroscópica. Para ello simplemente se calculó el número de ejemplares en cada estadio y sus frecuencias, expresadas en porcentajes, se distribuyeron por meses.

Cabe destacar que, en ambos casos, para determinar la época de puesta se consideraron todos los individuos sin distinción de sexos y, además, sólo se tuvieron en cuenta los datos correspondientes al periodo comprendido entre Marzo de 1988 y Junio de 1989, ya que la escasez de datos, tanto de estados de madurez como de pesos gonadales, registrados posteriormente no hicieron recomendable la inclusión de los mismos.

Por último, se construyó, para cada sexo por separado, la curva de madurez, a fin de determinar, tanto para los machos como para las hembras, la talla de primera freza. En cada caso se calculó, para ello, el porcentaje acumulado por clase de talla (tomadas de 1 cm en 1 cm) de individuos maduros, y los datos así obtenidos se ajustaron a una curva normal acumulada mediante un análisis de regresión no lineal iterativo. En base a la curvas obtenidas se determinó, para cada sexo, la longitud media en la cual el 50 % de los individuos presentaban actividad gonadal (talla de primera madurez). Además, a fin de detectar posibles diferencias entre las tallas de primera madurez de machos y hembras, se realizó un test de comparación de medias.

Para el ajuste de las curvas de madurez se empleó el programa estadístico STATGRAPHICS. Los cálculos restantes mencionados en este apartado se efectuaron utilizando el paquete estadístico SPSS/PC+. Todos los análisis descritos anteriormente fueron realizados, utilizando los programas referidos, en un ordenador personal HEWLETT PACKARD modelo Vectra 286/12.

Tabla III.1. Escala de madurez sexual (de Arriaga *et al.*, 1983).**Estadio I. VIRGINAL.**

Caracteres anatómicos: gónadas pequeñas y filamentosas, adheridas entre la vejiga natatoria y el eje vertebral, en la zona media de la cavidad visceral. Están protegidas por una envoltura adiposa, son traslúcidas y la irrigación sanguínea no es visible.

Ovarios finos y redondeados, con leve coloración rosácea; ovocitos no visibles a simple vista.

Testículos finos y más bien aplanados, con leve coloración blanquecina.

Estadio II. MADUREZ VIRGINAL-RECUPERACION.

Caracteres anatómicos: gónadas definibles a simple vista, ocupan aproximadamente la mitad de la cavidad visceral. Traslúcidas en las hembras, opacas en los machos.

Los ovarios en madurez virginal (V), presentan coloración rosácea, tejido ligeramente granuloso al tacto, irrigación sanguínea poco manifiesta.

Los ovarios en recuperación (R), además de las características antes citadas, presentan una tonalidad sanguinolenta, y poseen un volumen ligeramente mayor al que presentan los ovarios virginales.

Testículos blanquecinos; blanquecino sanguinolento cuando se trata de recuperación, escasa irrigación sanguínea.

Estadio III. MADURACION.

Caracteres anatómicos: gónadas voluminosas, que pueden ocupar 2/3 o más de la cavidad visceral. Irrigación sanguínea visible, abundante y muy ramificada.

Ovarios grandes, con abundante irrigación sanguínea, coloración amarillo-naranja, ovocitos pequeños y opacos, visibles a simple vista, tejido granuloso al tacto.

Testículos blancos cremosos, ligeramente sanguinolentos en algunos casos, semen denso que no fluye libremente, pudiendo salir por presión.

Estadio IV. DESOVE.

Caracteres anatómicos: gónadas voluminosas que ocupan toda la cavidad visceral o más de las dos terceras partes, cubriendo muchas veces el intestino por su parte ventral. Irrigación abundante muy ramificada.

Ovarios frágiles, color amarillo a naranja, sanguinolentos, con abundante irrigación sanguínea, ovocitos traslúcidos visibles que salen con facilidad.

Testículos blanco cremosos, sanguinolentos en las zonas caudales, consistencia blanda, semen fluye con facilidad al hacer un corte, sin necesidad de presión.

Estadio V. DESOVADO.

Caracteres anatómicos: gónadas hemorrágicas, flácidas, pueden mantener el tamaño del estadio IV o verse bastante reducidas; irrigación visible.

Ovarios amarillo-naranja, sanguinolentos, vacíos, a manera de sacos, bastante traslúcidos. Se pueden observar escasos ovocitos hidratados remanentes.

Testículos flácidos, blanco cremosos, sanguinolentos, consistencia muy blanda y frágil al tacto, semen remanente que puede fluir libremente.

3.2.3 Resultados

Proporción de sexos.

En la tabla III.2 se indican, para cada año y para todo el periodo de estudio, el número de individuos de cada sexo e indeterminados. En general, se observa que la proporción de sexos varía anualmente y que existe un ligero predominio de hembras; no obstante, de acuerdo con el test ji-cuadrado, se aprecia que en ningún caso la caballa de las Islas Canarias presenta diferencias significativas (al nivel del 95 %) entre el número de machos y de hembras, siendo, por tanto, su proporción de 1:1 siempre.

Es de destacar, por otra parte, el elevado porcentaje de ejemplares indeterminados (33.1 %).

Tabla III.2. Número de individuos de cada sexo e indeterminados muestreados en cada año y en todo el periodo de estudio y proporción de sexos en esos periodos.

	Año			
	1988	1989	1990	1988-90
Machos	259	119	56	434
Hembras	289	131	51	471
Indeterminados	285	129	34	448
(n machos/n hembras)	0.986	0.908	1.098	0.921
ji-cuadrado	0.820	0.576	0.232	1.512

$$ji\text{-cuadrado}_{0.05,1} = 3.84$$

. Época de desove.

Para establecer la época de desove se emplearon, como ya se hizo constar, dos métodos alternativos.

En la figura 3.5 se observan las variaciones del valor medio mensual del Índice Gonadosomático Relativo para la caballa de las Islas durante los primeros dieciséis meses de muestreo. En ella se advierte que el mencionado índice alcanza su valor más alto en diciembre, disminuyendo progresivamente hasta marzo. Entre junio y noviembre es prácticamente cero.

Por otro lado, en la figura 3.6, donde se muestra la variación mensual de las partes porcentuales de los estados de madurez durante el mismo periodo, se puede apreciar que el estadio III (Maduración) se presenta con un porcentaje

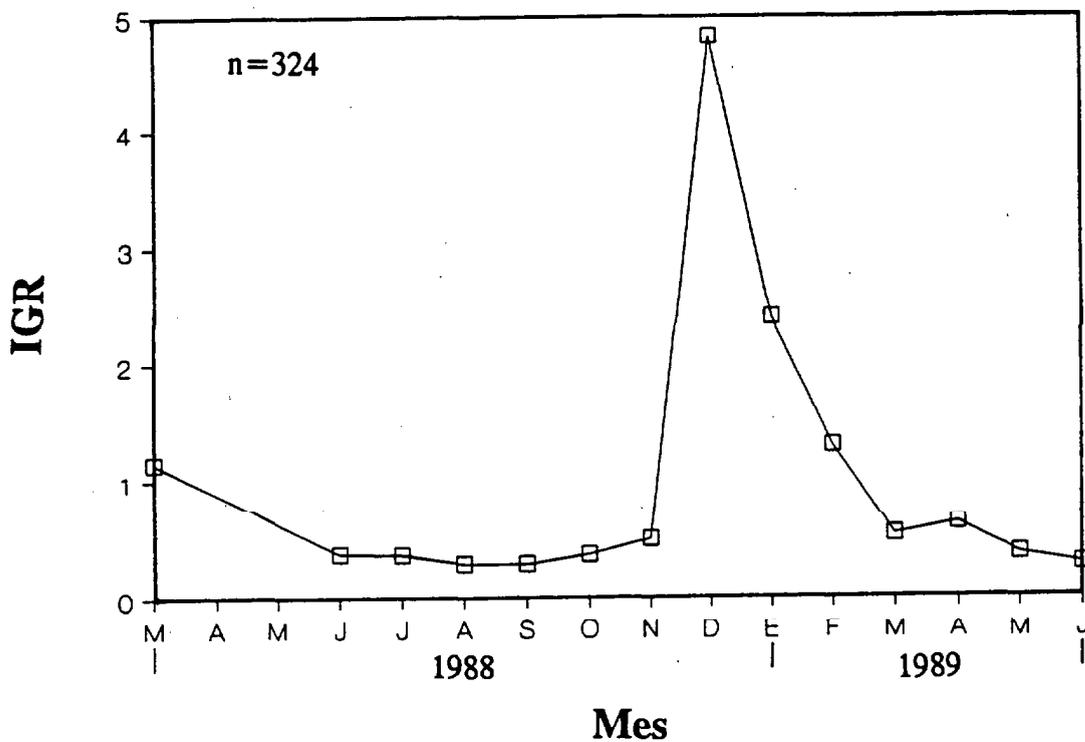


Figura 3.5. Variación mensual del Índice Gonadosomático Relativo (Marzo 1988-Junio 1989).

alto sólo en los meses de invierno (diciembre-febrero) y, en especial, durante diciembre y enero. De igual modo, el estadio IV (desove) se presenta con un

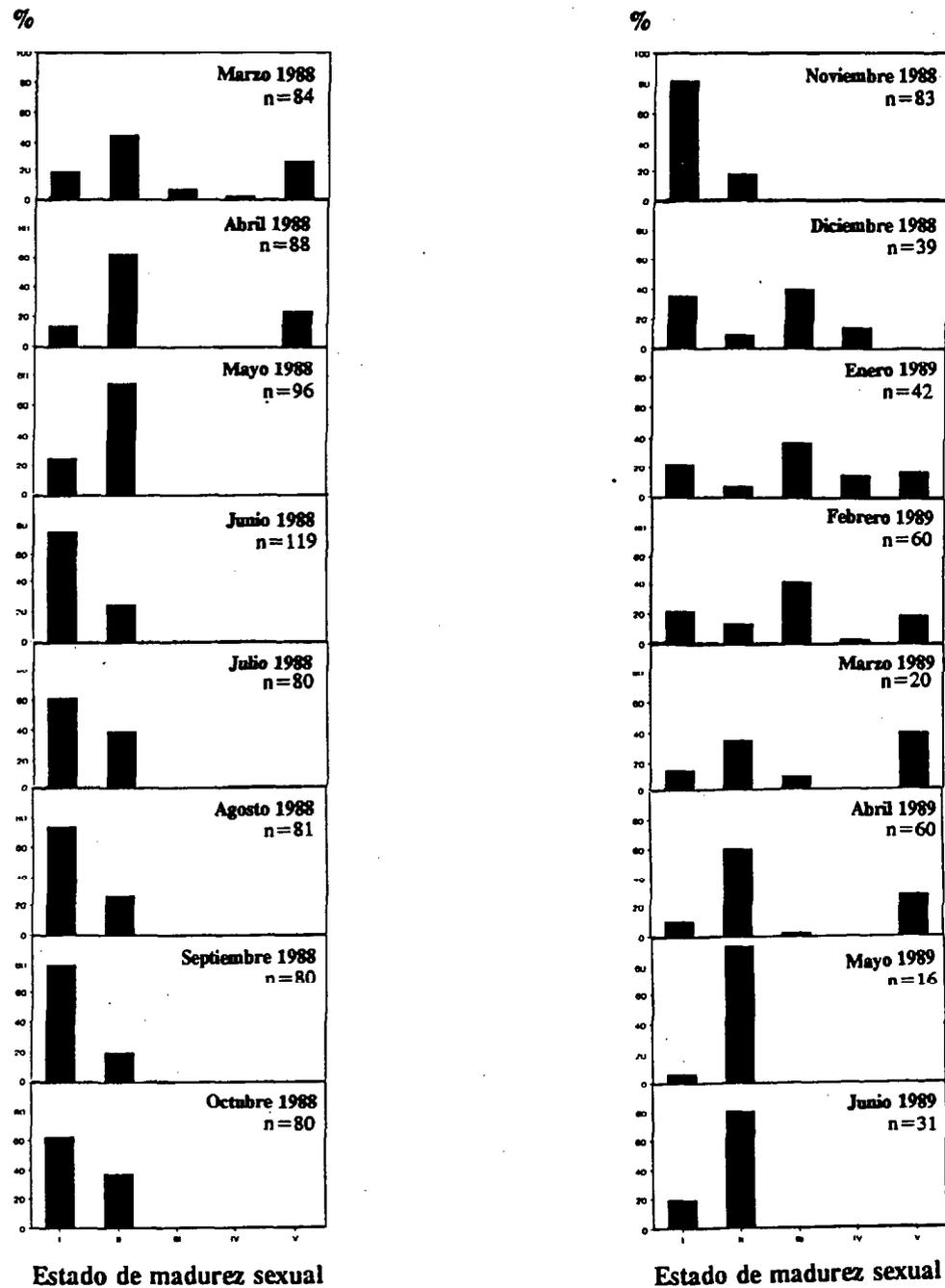


Figura 3.6. Variación mensual de las partes porcentuales de los estadios de madurez sexual (Marzo 1988-Junio 1989).

porcentaje relativamente alto en los mismos meses. El estadio V (desovado) se presenta con mayor incidencia entre enero y abril. Durante el verano y otoño (Junio-Noviembre) sólo se observan individuos que presentan estadios de madurez sexual I (virginal) y II (Madurez virginal o Recuperación).

. Talla de primera madurez.

En las figuras 3.7 y 3.8 se muestran las curvas de madurez sexual de machos y hembras, respectivamente. En ellas se aprecia que las tallas medias de primera madurez (50 %) corresponden para machos a los 19.85 cm de longitud total y para hembras a los 19.90 cm. Además, se observa, tanto para machos como para hembras, que a partir de los 16 cm de talla existen individuos desarrollados sexualmente y en ambos casos se advierte, también, que hasta los 26 cm, aproximadamente, no son todos (95 %) maduros.

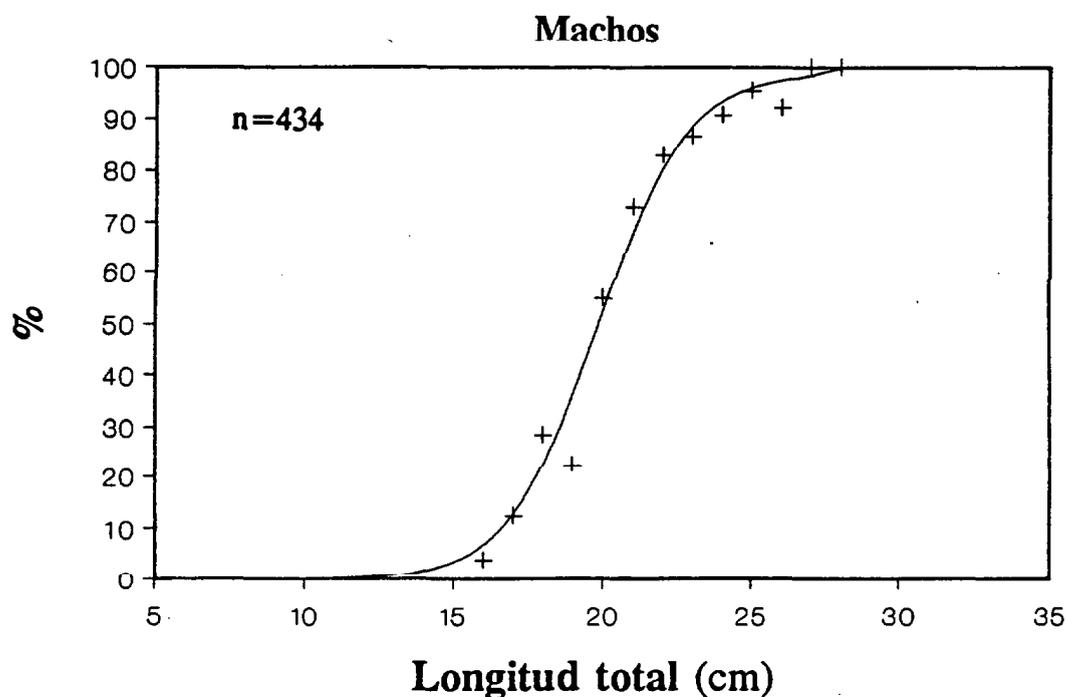


Figura 3.7. Curva de madurez sexual para machos.

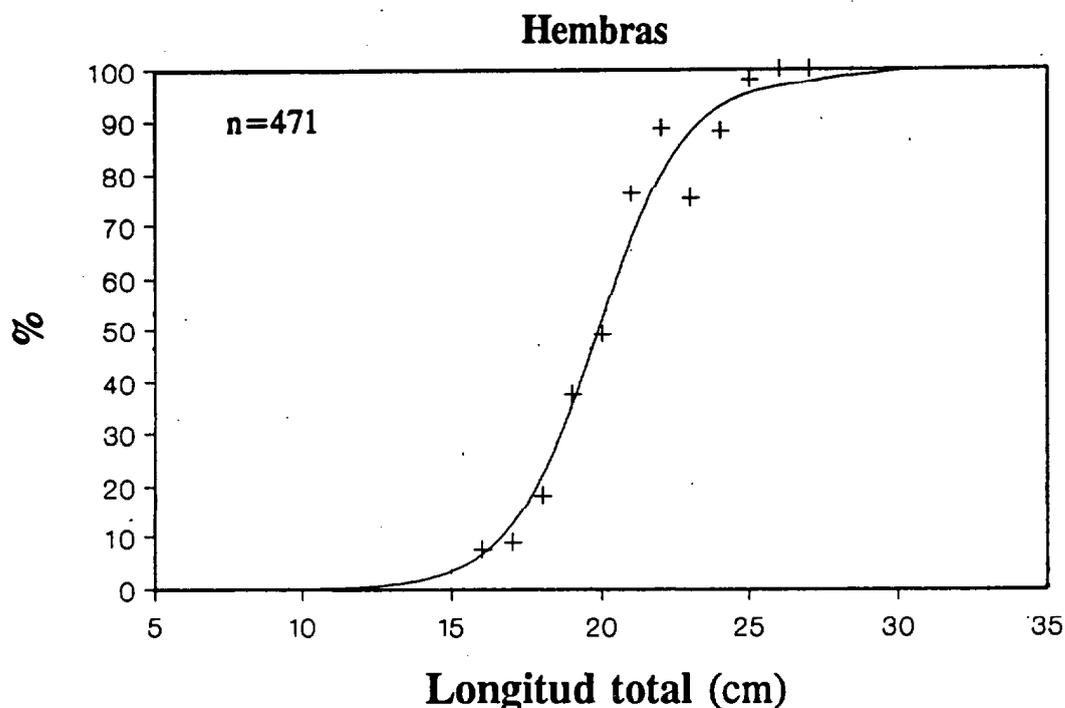


Figura 3.8. Curva de madurez sexual para hembras.

El test de comparación de medias muestra que las tallas de primera madurez de machos y hembras no presentan diferencias significativas (al nivel del 95 %) para la caballa de las Islas Canarias.

3.2.4 Discusión

Aunque en el caso estudiado no se descarta que existan diferencias estacionales en la proporción de sexos; en general, no se advierten diferencias significativas entre el número de machos y de hembras. A este respecto, cabe señalar que, para esta especie, no se tienen referencias sobre la mayor proporción de individuos de uno u otro sexo. Así, Kramer (1969), Watanabe

(1970) y Mendo (1984), quienes analizaron la proporción de machos y hembras para el *S. japonicus* del noroeste del Pacífico, Mar de Japón y Callao (Perú) respectivamente, tampoco observaron diferencias significativas entre el número de individuos de ambos sexos.

En cuanto a la época de puesta se refiere, se ha observado que la caballa de las Islas Canarias presenta un periodo único, ocurriendo durante el invierno. Esto coincide bien con lo observado en aguas de la Isla de Tenerife (Islas Canarias) por Delgado de Molina *et al.* (1983), quienes apuntaron que la puesta de *S. japonicus* tiene lugar en el primer trimestre del año. El desove de la caballa en aguas del Archipiélago, por tanto, parece estar estrechamente asociado a la temperatura del agua (18-19°C), que durante ese periodo oscila dentro del rango establecido como óptimo para que la freza ocurra en esta especie (Collette & Nauen, 1983). En áreas muy próximas a las Islas Canarias, otros autores han observado, también, que la puesta de caballa ocurre durante el periodo invernal. Así, Habashi & Wojciechowski (1973), en aguas del noroeste africano, localizaron la puesta de *S. japonicus* entre diciembre y abril, mientras Staicu *et Maxim* (1974), por su parte, apuntaron que la caballa del Atlántico este-central nace durante los meses de invierno.

Cabe significar, además, que si bien la época de desove comprende, tal y como se ha indicado, todo el periodo invernal, la puesta ocurre, de forma masiva, durante los meses de diciembre y enero. En este sentido, cabe destacar que, a pesar de la dificultad que entraña encontrar individuos en estado de desove (IV) (Seckendorff e Zavala-Camín, 1985), la mayor presencia de éstos se ha constatado durante esos meses. Además, los valores mensuales más altos del Índice Gonadosomático Relativo también se han registrado durante los meses de diciembre y enero. Esto concuerda bien con lo observado para esta especie por Razniewski (1967) en aguas próximas a las Islas. Según este autor, la caballa del noroeste africano tiene un periodo de puesta no muy prolongado con un pico en diciembre-enero.

Por otro lado, en lo que se refiere a la talla media de primera madurez, los

valores obtenidos, tanto para machos como para hembras, son muy razonables. Es de destacar, sin duda, la gran similitud observada entre las tallas medias de primera madurez estimadas para los individuos de ambos sexos (19.85 cm y 19.90 cm para machos y hembras, respectivamente). Hay que significar, también, que tanto para machos como para hembras se han detectado individuos desarrollados a partir de los 16 cm de longitud total y, en ambos casos, además, se ha observado que no todos los individuos (95 %) son maduros hasta los 26 cm de talla. Aunque, sin duda, la talla de maduración puede, para una misma especie, variar bastante de unas localidades a otras debido a las diferentes condiciones oceanográficas y al carácter propio de cada población, en el caso estudiado se ha observado que los resultados correspondientes concuerdan bien con los obtenidos por Razniewski (1967) para la caballa del noroeste africano. Este autor encontró muchos ejemplares de grupos de talla media (16-22 cm de longitud total) en estado de madurez avanzado y, además, observó que la mayoría de los individuos de tallas comprendidas entre los 20 y 30 cm eran maduros.

Cabe señalar, para concluir, que la caballa del Archipiélago canario presenta, en general, un comportamiento reproductivo muy similar a la del noroeste africano.

3.3 MORFOMETRIA

3.3.1 Introducción

Sin duda, el estudio de la forma del cuerpo de los animales y las variaciones que ésta experimenta a lo largo de la vida tienen una extraordinaria importancia en el conocimiento de la biología de las especies, pues son reflejo de las características en parte fenotípicas y en parte genotípicas del propio ser (Bas, 1959). De ahí, por tanto, que el estudio del régimen de crecimiento relativo de los organismos haya tenido un gran auge en las últimas décadas (Muñoz-Chapuli

y Blasco-Ruiz, 1984).

La forma es, en realidad, el resultado del crecimiento diferencial en sentido dimensional y en sus múltiples direcciones. Además, es sabido que la forma en los seres vivos representa una faceta del equilibrio entre su actividad y el ambiente. Ello entraña, por una parte, que la forma constituye un valor de adaptación; por otra, por representar un equilibrio dinámico, cualquier variación introducida repercutirá en el establecimiento de un nuevo tipo de forma equilibrada o bien en su destrucción. Así, cualquier variación biológica referida al tiempo puede tener una variación en su sentido dimensional y ésta, alterando el equilibrio de la forma, obligar a una evolución hacia una fase de estabilidad. En este sentido, el estudio de la forma o al menos de algunas de las medidas consideradas como mejores indicadoras de la forma, relación siempre un tanto subjetiva, tiene un considerable valor, especialmente si puede relacionarse con el hábitat en que se desarrollan los individuos estudiados (Bas, 1964).

El concepto de alometría relacionado con diversos aspectos de la vida de los animales ha sido muy utilizado para el análisis de las variaciones de las diferentes partes en el estudio del crecimiento relativo. Las relaciones alométricas no son, en general, válidas para todo un ciclo vital, sino que se ajustan, con mayor o menor exactitud, durante periodos más o menos largos de la vida del animal. Entonces, cada uno de estos periodos podrá venir representado por una relación alométrica determinada entre las dos medidas o partes en estudio. La variación de esos valores alométricos es de gran importancia en la comprensión de cómo evoluciona la forma a lo largo del ciclo vital. Precisamente, al comparar esas variaciones en las relaciones alométricas de una misma parte del cuerpo a lo largo del ciclo de vida se ve claramente un más profundo sentido de estas relaciones. En realidad, la alometría implica algo más que una simple relación; ella lleva implícita el sentido de un impulso desencadenado en una dirección: si la variación de los valores alométricos se estudia sobre el cuerpo de los animales y se distribuye en el tiempo -ciclo vital- aparecerá un gradiente alométrico indicador de un flujo de variación morfogénica que será preciso relacionar con el estado funcional y con el

ambiente de los animales objeto de análisis (Bas, 1964).

Aquí se pretende, pues, realizar un análisis, tan completo como sea posible, de la forma del cuerpo de la caballa de las Islas Canarias y sus variaciones a lo largo del ciclo de vida. En este sentido, es preciso significar que no se tienen referencias sobre estudios anteriores de este tipo aplicados ni a ésta ni a otras poblaciones de esta especie.

3.3.2 Material y métodos

Como ya se señaló en el capítulo segundo, para llevar a cabo el estudio morfométrico se dispuso de un total de 1.803 ejemplares seleccionados especialmente para el caso. En cada ejemplar se tomaron, siguiendo las pautas descritas en el citado capítulo, una serie de medidas localizadas en puntos importantes del cuerpo. Tales medidas, que ya fueron detalladas en susodicho capítulo, se definen a continuación (entre paréntesis se da el código que se utiliza en este trabajo) (figura 3.9):

-*Longitud a la bifurcación caudal (L_1)*: Distancia desde el extremo del hocico, con la boca cerrada, al extremo de los radios centrales de la aleta caudal.

-*Distancia a la inserción anal (L_2)*: Distancia desde el extremo del hocico, con la boca cerrada, a la inserción del borde anterior de la aleta anal.

-*Distancia a la inserción ventral (L_3)*: Distancia desde el extremo del hocico, con la boca cerrada, a la inserción del borde anterior de la aleta ventral.

-*Distancia a la inserción de la primera aleta dorsal (L_4)*: Distancia desde el extremo del hocico, con la boca cerrada, a la inserción del primer radio de la primera aleta dorsal.

-*Distancia a la inserción de la segunda aleta dorsal (L_5)*: Distancia desde el extremo del hocico, con la boca cerrada, a la inserción del primer radio de la segunda aleta dorsal.

-*Longitud de la cabeza (L_6)*: Distancia desde el extremo del hocico, con la

boca cerrada, al borde más posterior del hueso opercular.

-*Distancia a la pectoral (L_7)*: Distancia desde el extremo del hocico, con la boca cerrada, hasta el punto central de la base de inserción de la aleta pectoral.

-*Altura del cuerpo (H)*: En la cintura pélvica y por delante de las aletas ventral y primera dorsal, la mayor distancia entre el dorso y el vientre.

-*Diámetro del ojo (D)*: Diámetro horizontal de la parte visible del ojo, medida entre los bordes anterior y posterior.

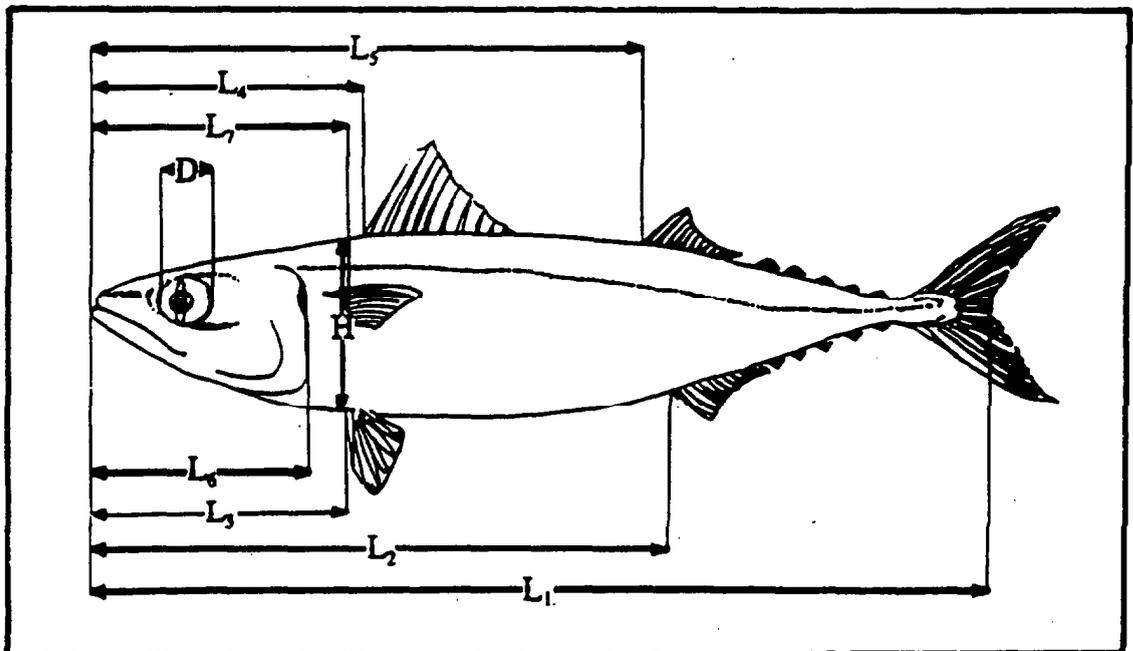


Figura 3.9. Esquema de las medidas tomadas para el estudio morfométrico.

Es de destacar la facilidad en la obtención de las medidas, así como la homogeneidad dimensional de las mismas. Cabe señalar que de la totalidad de ejemplares considerados se tomaron para los análisis 1.731, pues el resto presentaba alguna de las medidas erróneamente tomada o anotada.

Para el tratamiento de los datos se utilizaron dos métodos complementarios.

El primero de ellos, el Modelo de Regresión de Huxley (Bas, 1959, 1964; Zar, 1968; Fuiman, 1983; Rodríguez-Roda, 1983), es el que mejor y de manera más simple representa la relación alométrica; no obstante, presenta algunas limitaciones. La más importante es aquella relacionada con el límite de dos variables impuesto por el modelo, cuando, en realidad, se dispone de muchas más, por lo que se debe recurrir a un número importante de aplicaciones, lo cual hace difícil la síntesis. De ahí, pues, que se haya aplicado como método complementario el Análisis de Correspondencias (Lebart et Fenelon, 1971), que permite el manejo simultáneo de un conjunto grande de variables. Con este método se pretende conseguir una simplificación óptima del sistema representado por los datos, lo cual se logra, en general, sin tener que recurrir a hipótesis demasiado restrictivas respecto de los mismos (Lleonart *et. al.*, 1980).

Ambos métodos se describen por separado a continuación:

. Modelo de Regresión de Huxley.

Según este modelo, la relación entre las medidas que se comparan es de tipo potencial. La expresión de dicha relación viene dada por la siguiente ecuación:

$$Y = a X^k$$

En general, y en particular en este trabajo, X es siempre la longitud total e Y cualquiera de las medidas descritas anteriormente. Por su parte, a y k son los coeficientes de las relaciones entre X e Y . El valor de a posee interés, pues permite detectar cambios en la forma; no obstante, la verdadera significación de esta ecuación corresponde a k , constante que mide la relación entre las medidas que se comparan. De las variaciones en este valor de k arranca precisamente la apreciación del valor alométrico en las diversas partes del organismo. Así, k menor que 1 es expresión de crecimiento lento, llamándose heterogonía o alometría negativa o bradyauxesis; k mayor que 1 es expresión de crecimiento rápido y se denomina alometría o heterogonía positiva o tachiauxesis; y k igual a 1 es isogonía, isometría o isoauxesis (Rodríguez-Roda, 1957; Bas, 1959;

Rodríguez-Roda y Andreu, 1973).

En el caso estudiado, pues, se utilizó esa ecuación para representar la relación entre la longitud total (L_t) y cada una de las restantes medidas consideradas. Para calcular los valores de los coeficientes a y k , se ajustó el modelo a las series de datos transformadas a logaritmos. Para ello se realizó un análisis de regresión utilizando el método de los mínimos cuadrados. Dicho análisis se efectuó de manera iterativa, de 1 cm en 1 cm, con el objeto de identificar distintos periodos de crecimiento a lo largo del ciclo de vida del animal; es decir, detectar variaciones en los valores del coeficiente de alometría. El test de comparación de los coeficientes de regresión permitió establecer diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre los distintos periodos (Sachs, 1981). Se calcularon, además, los coeficientes de correlación (ρ) en cada uno de los segmentos para comprobar la ligazón entre las dos series de datos comparados.

Los análisis fueron realizados en un ordenador personal HEWLETT PACKARD modelo Vectra 286/12, utilizando el paquete de análisis estadístico SPSS/PC+.

. Análisis de Correspondencias.

El Análisis de Correspondencias, clasificado entre los métodos de Análisis de Inercia, considera, como se dijo anteriormente, un conjunto grande de variables simultáneamente a fin de conseguir una simplificación óptima del sistema representado por los datos. Este análisis se caracteriza por utilizar la distancia ji-cuadrado como medida para comparar caracteres. Dicha distancia se define entre dos columnas cualesquiera, j y j' , de la matriz A cuyo término general es a_{ij} ($i=1, \dots, m; j=1, \dots, n$), como:

$$d^2(j, j') = \sum 1/P_i (P_{ij} / P_j - P_{ij'} / P_{j'})^2$$

siendo P_i y P_j los vectores de sumas marginales pasados a probabilidades y P_{ij}

los elementos de la matriz convertidos también a probabilidades. De forma intuitiva se puede decir que esta distancia es la varianza de la diferencia de dos vectores, o dicho de otro modo, es una medida de la diferencia de los perfiles de las dos columnas considerando sus diferencias relativas en cada fila. En Lebart et Fenelon (1971) puede encontrarse la justificación matemática de dicha expresión. Esos autores muestran, además, que para realizar el Análisis de Inercia de un sistema multidimensional de puntos donde se ha definido la distancia ji-cuadrado y obtener su representación euclidiana y sus componentes principales, se debe diagonalizar la matriz S , cuyo término general $s_{jj'}$ ($j=1,\dots,n; j'=1,\dots,n$) se define del siguiente modo:

$$s_{jj'} = \sum (P_{ij} P_{ij'}) / (P_i \sqrt{P_j P_{j'}})$$

Por tanto, el Análisis de Correspondencias no es más que un Análisis de Componentes Principales realizado sobre esa matriz.

En el caso estudiado, este método de análisis se aplicó, pues, sobre el sistema multidimensional de datos (10 variables en un espacio de 1.731 dimensiones), habiéndose tomado en consideración únicamente los primeros vectores propios (de más elevado valor propio), que son los ejes que por sí solos explican la mayor parte de la inercia del sistema (o su varianza). De este modo se consiguió reducir de manera drástica el número de dimensiones del espacio de variables, describiendo un porcentaje elevado de la inercia del sistema con un par de dimensiones solamente. Es preciso indicar que previo al análisis, la matriz de datos fue transformada con el objeto de eliminar el efecto de tamaño y compensar las alometrías. De esta manera se aseguró que todas las variables tuvieran el mismo peso, evitando que aquellas que presentaban mayor variación dominaran el análisis.

Los análisis han sido realizados en un ordenador HEWLETT PACKARD Vectra 286/12. El programa utilizado provicnc, modificado, de Lebart et Fenelon (1971).

3.3.3 Resultados

Seguidamente se exponen con detalle, y por separado, los resultados de ambos análisis:

Modelo de Regresión de Huxley.

Las medidas consideradas sobre el cuerpo de las caballas se pueden incluir en tres grupos distintos, a razón de los resultados obtenidos.

- En el primer grupo se engloban aquellas medidas que crecen isométricamente respecto a la longitud total del pez. Tales medidas, además, se muestran invariables a lo largo de la vida del animal, no habiéndose detectado cambios significativos en el índice de alometría (k).

La primera medida considerada en este grupo ha sido la longitud a la bifurcación caudal, L_1 . Del valor del índice de regresión ($k=0.985$), se deduce que el crecimiento relativo de la parte propiamente corporal es prácticamente isométrico con la longitud total (figura 3.10); por tanto, el crecimiento de la cola es también paralelo al del organismo. No se advierten cambios a lo largo de la vida del animal. El valor del coeficiente de correlación es muy próximo a 1 ($\rho=0.999$).

La distancia al borde anterior de la aleta anal también se muestra muy homogénea en su crecimiento relativo; así, la longitud del pez hasta la espina anal se extiende de manera uniforme entre las tallas extremas consideradas, de forma que una sólo línea marca la función de regresión entre los dos valores (figura 3.11). El valor de la constante k para L_2 es prácticamente isométrico e igual a 1.013. El valor del coeficiente de correlación es prácticamente igual a la unidad ($\rho=0.999$).

La distancia desde el hocico hasta la parte anterior de la segunda aleta dorsal, L_3 , también presenta un desarrollo uniforme entre las tallas extremas

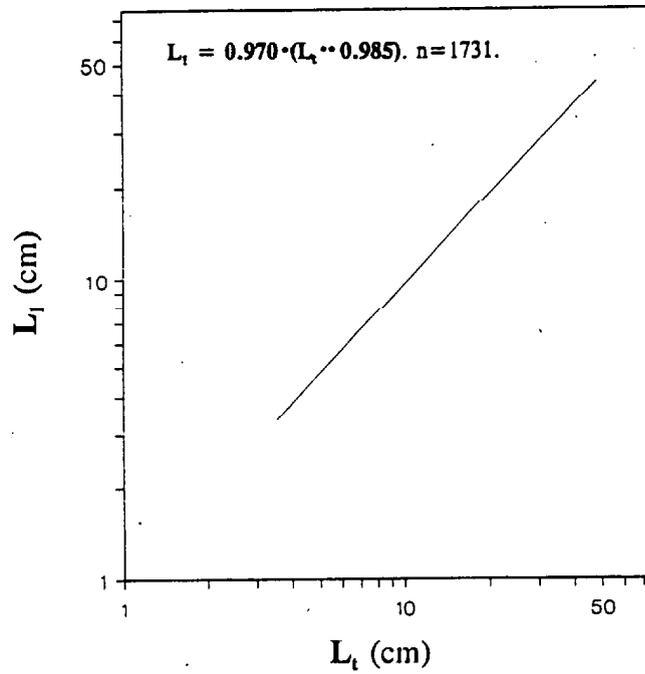


Figura 3.10. Relación entre la longitud total (L_t) y la longitud a la bifurcación caudal (L_1).

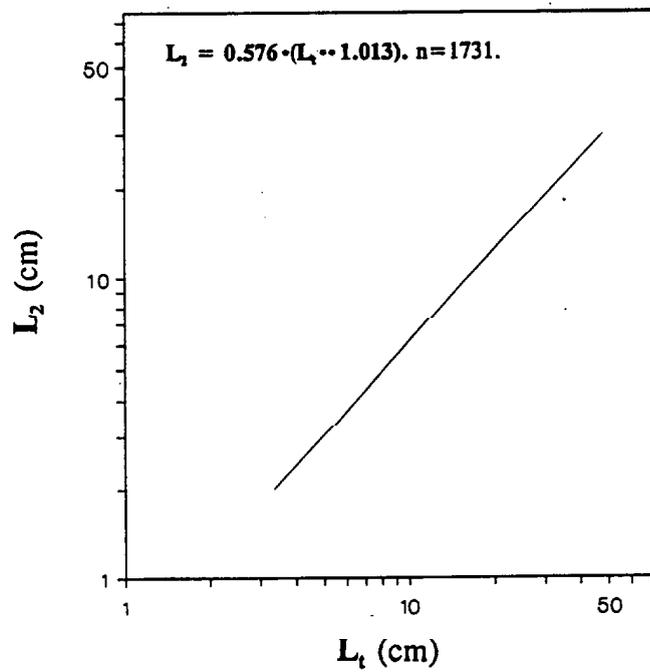


Figura 3.11. Relación entre la longitud total (L_t) y la distancia a la inserción anal (L_2).

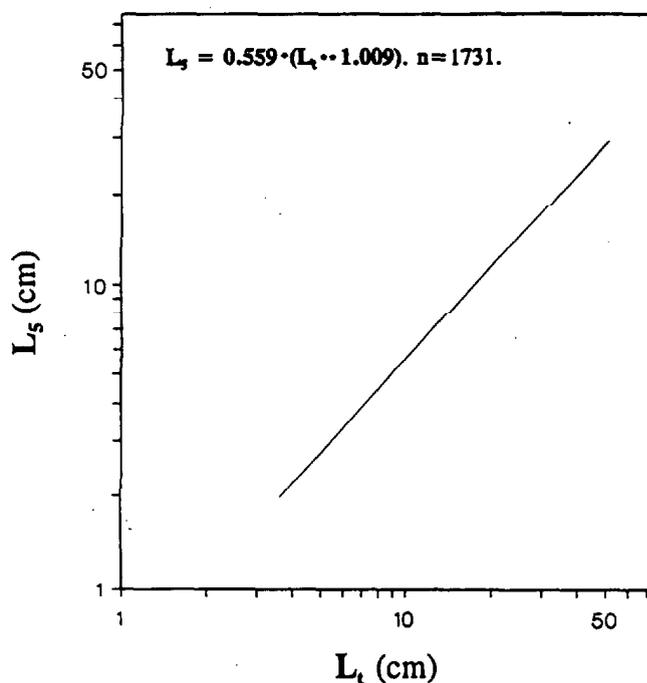


Figura 3.12. Relación entre la longitud total (L_t) y la distancia a la inserción de la segunda aleta dorsal (L_s).

(figura 3.12). El coeficiente de alometría es $k=1.009$ y, por tanto, se puede considerar que esta medida crece isométricamente respecto a la longitud total del pez. El valor del coeficiente de correlación es muy alto ($\rho=0.999$).

- En el segundo grupo se incluyen aquellas medidas que muestran tendencia a retrasarse -alometría negativa- respecto de la longitud total del pez. Todas ellas se caracterizan, además, por presentar diferentes periodos vitales de desarrollo, como demuestran los valores del test de comparación de pendientes (tabla III.3). En todos los casos en que los segmentos comparados son diferentes, los valores calculados (\bar{t}) son mayores que los tabulados (t), rechazándose, por tanto, la hipótesis nula ($k=k'$; $\bar{t} < t_{n_1+n_2-4;0.05}$).

Dentro de este grupo se consideró, en primer lugar, la cabeza, por ser ésta la que presenta la máxima capacidad de diferenciación y variabilidad en la

mayoría de las especies (Bas, 1964). El desarrollo de esta parte del cuerpo muestra la existencia de dos periodos de crecimiento bien diferenciados, observándose una discontinuidad muy notable a nivel de los 14 cm de longitud total (figura 3.13). Anteriormente a ese momento de la vida de las caballas, el desarrollo de la cabeza se muestra rápido respecto al del cuerpo, como indica el carácter positivo del índice de alometría obtenido para este periodo ($k=1.056$). Aproximadamente a los 14 cm de talla este índice cambia radicalmente, alcanzando valores de $k=0.864$. Por lo tanto, la cabeza, en conjunto, presenta un crecimiento relativo negativo, si bien inicialmente muestra su máxima capacidad de desarrollo. Los valores de los coeficientes de correlación en cada una de las fases son muy próximos a la unidad ($\rho=0.994$ en el primer segmento y $\rho=0.986$ en el segundo).

La distancia desde el hocico al borde anterior de la primera aleta dorsal, L_6 , muestra también una variación en la ley que rige su desarrollo, si bien ésta no es tan acentuada como en el caso anterior (figura 3.14). El cambio, no obstante, también se observa, aproximadamente, a los 14 cm de longitud total (figura

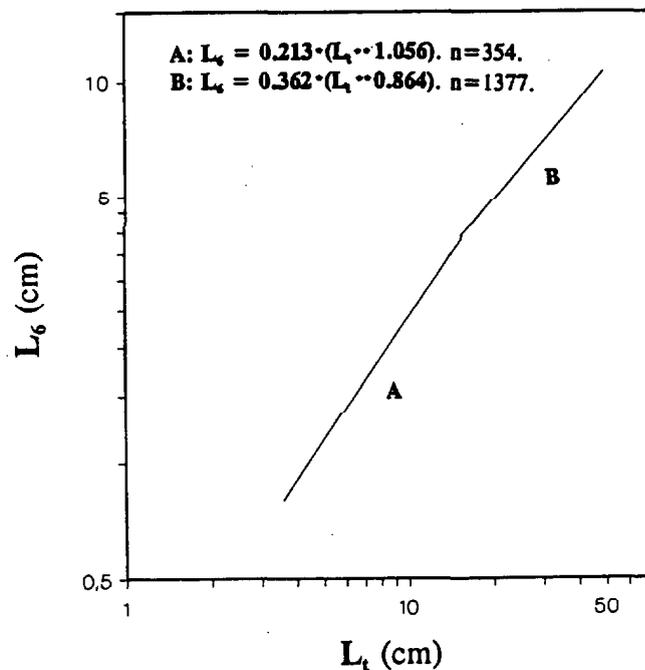


Figura 3.13. Relación entre la longitud total (L_t) y la longitud de la cabeza (L_6).

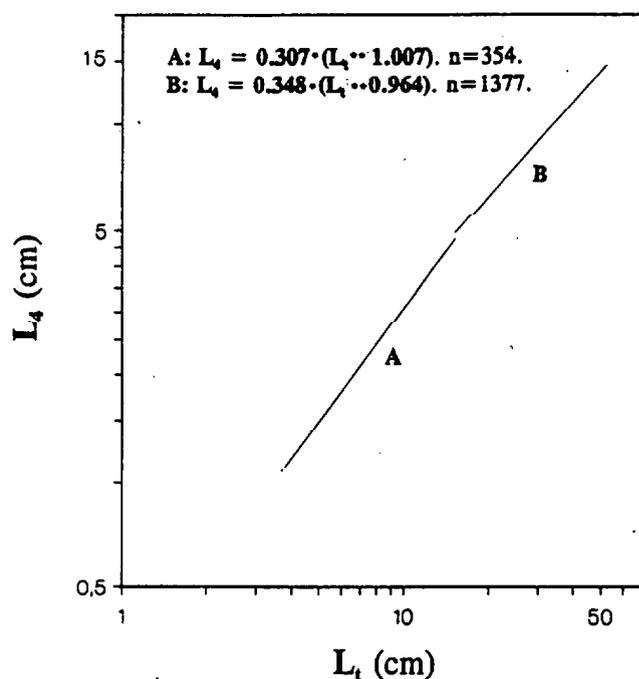


Figura 3.14. Relación entre la longitud total (L_t) y la distancia a la inserción de la primera aleta dorsal (L_4).

3.14). La primera etapa se caracteriza por su isometría y la segunda por su tendencia a la alometría negativa. Efectivamente, el coeficiente k de la relación alométrica pasa de 1.007, en el primer periodo, a 0.964 en el segundo. Los coeficientes de correlación obtenidos en los dos segmentos, $\rho=0.995$ en el primero y $\rho=0.994$ en el segundo, son muy altos.

La distancia a la aleta pectoral presenta, en su crecimiento relativo, tres periodos bien diferenciados a lo largo de la vida del animal (figura 3.15). Hasta los 14 cm de longitud total, L_7 presenta una ligera tendencia a la alometría positiva ($k=1.055$). A partir de esa talla y hasta los 27 cm su crecimiento relativo disminuye notablemente, reduciéndose el valor de k hasta 0.901. En el último periodo (27-48 cm), el desarrollo de esta parte se hace aún más lento respecto al del cuerpo, pasando el valor del coeficiente alométrico a ser $k=0.836$. En los tres fragmentos los valores de los coeficientes de correlación son también altos ($\rho=0.988$, $\rho=0.981$, $\rho=0.963$, en el primer, segundo y tercer

tramos).

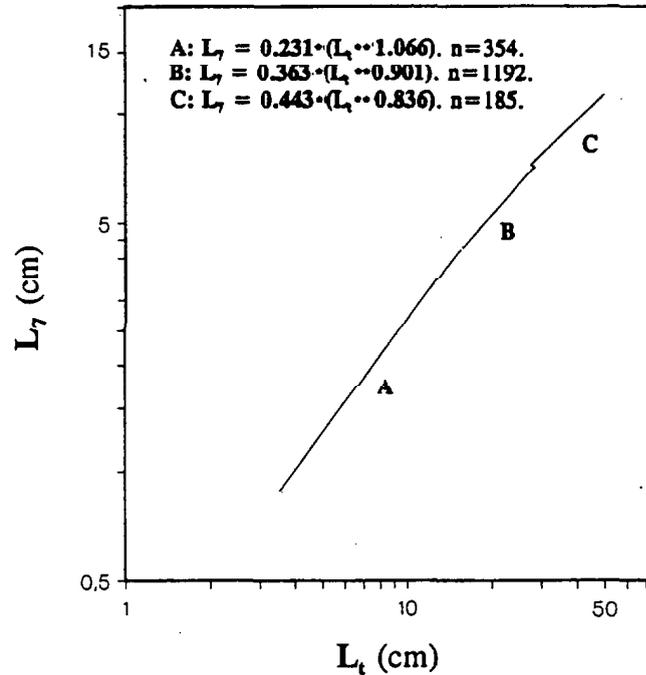


Figura 3.15. Relación entre la longitud total (L_t) y la distancia a la pectoral (L_7).

La distancia a la inserción de la aleta ventral presenta, en conjunto, un crecimiento relativo muy similar al descrito en la anterior medida considerada (figura 3.16). En la primera parte, hasta los 14 cm de longitud total, el desarrollo de L_7 se muestra ligeramente positivo respecto al del cuerpo ($k=1.036$) y, a partir de esa talla, el valor del coeficiente de alometría se hace negativo. Así, en la segunda etapa, que se extiende hasta los 27 cm, dicho coeficiente toma un valor de $k=0.946$. En la última fase se hace más notable la tendencia de crecimiento alométrico negativo ($k=0.808$). De ahí, pues, se deduce que la relación entre esta medida y el crecimiento general es negativa. Los coeficientes de correlación presentan valores próximos a 1 ($\rho=0.986$, $\rho=0.975$ y $\rho=0.934$, en el primer, segundo y tercer segmentos respectivamente).

El crecimiento del diámetro del ojo es, en conjunto, negativo y muestra

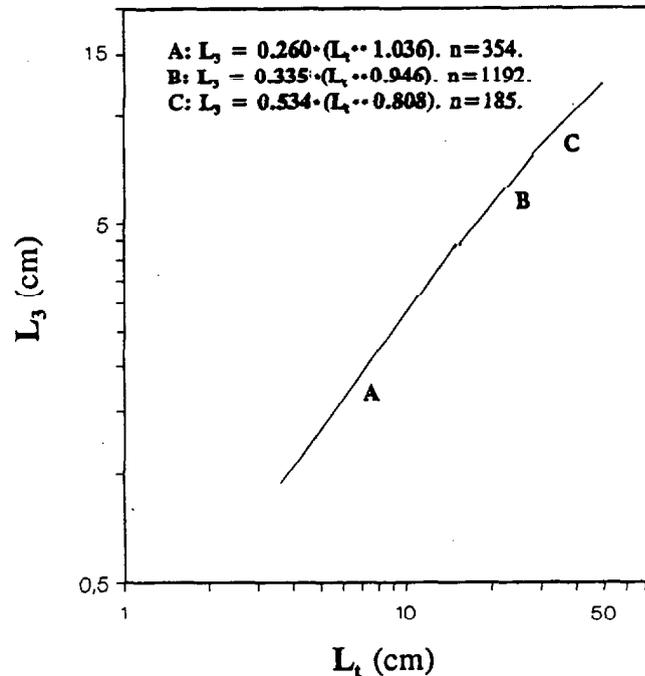


Figura 3.16. Relación entre la longitud total (L_t) y la distancia a la inserción ventral (L_3).

también una serie de variaciones (figura 3.17). En la primera parte, hasta los 15 cm de talla, esta medida experimenta un crecimiento alométrico positivo acusado, con un valor de k igual a 1.091. Entre los 15 y 27 cm la relación se invierte y el crecimiento del tamaño del ojo respecto del cuerpo se hace lento ($k=0.905$). En el último periodo (27-48 cm), al igual que ocurre con las dos medidas precedentes, el ritmo de desarrollo decrece ostensiblemente, haciéndose $k=0.668$. Los valores del coeficiente de correlación son $\rho=0.975$, $\rho=0.934$ y $\rho=0.902$ en el primer, segundo y tercer segmentos, respectivamente.

- Por último, la altura del cuerpo, H , excluida en los dos grupos anteriores, se caracteriza por su tendencia general a la alometría positiva. Se distinguen, para esta medida, tres fases de desarrollo bien caracterizadas (figura 3.18), como confirman los valores del estadístico de comparación de pendientes (tabla III.3).

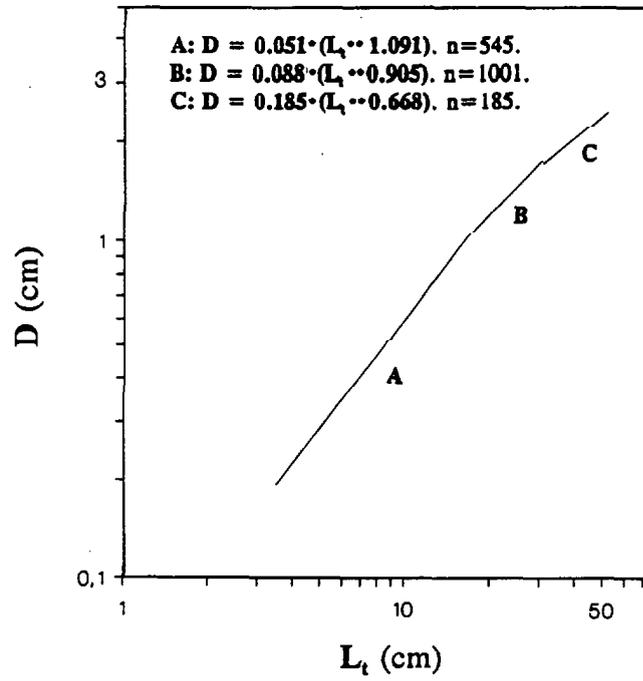


Figura 3.17. Relación entre la longitud total (L_t) y el diámetro del ojo (D).

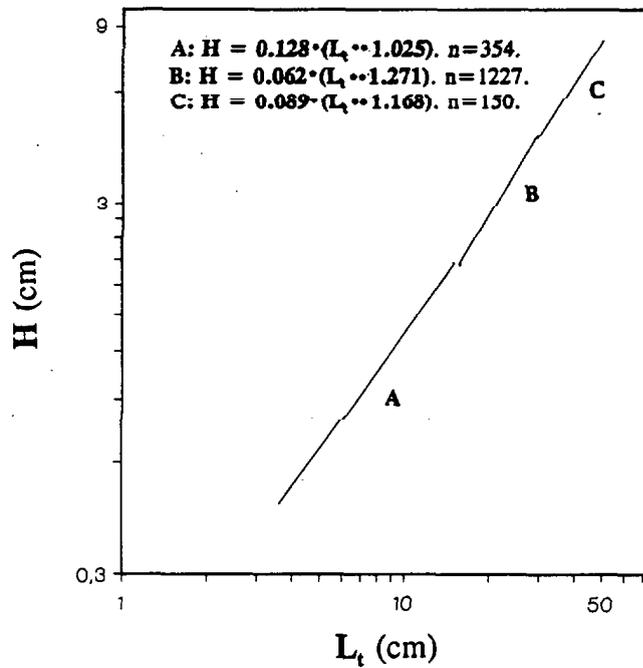


Figura 3.18. Relación entre la longitud total (L_t) y la altura del cuerpo (H).

La primera fase, hasta los 14 cm de longitud total, se caracteriza por una tendencia al alargamiento, siendo el aumento en altura prácticamente isométrico en relación a la longitud del cuerpo ($k=1.025$). El segundo periodo (14-28 cm) muestra la tónica normal de tendencia al aumento de altura ($k=1.271$), especialmente notable en esta especie. Inmediatamente después sigue un periodo de caída en el valor del coeficiente de alometría ($k=1.168$); no obstante, la tendencia al aumento de altura continúa siendo notable. Los valores de los coeficientes de correlación son muy altos en los tres segmentos: $\rho=0.984$ en el primero, $\rho=0.968$ en el segundo y $\rho=0.890$ en el tercero.

Tabla III.3. Resultados de la comparación estadística de los coeficientes de regresión.

Medida considerada	Segmentos 1-2			Segmentos 2-3		
	\bar{t}	n_1	n_2	\bar{t}	n_2	n_3
L_6	25.5	354	1377			
L_4	7.7	354	1377			
L_7	19.9	354	1192	2.5	1192	185
L_3	12.8	354	1192	6.4	1192	185
D	11.3	545	1001	4.5	1001	185
H	20.0	354	1227	2.3	1227	150

. Análisis de Correspondencias.

En la tabla III.4 se presentan los porcentajes de varianza explicada por los tres primeros ejes factoriales. En ella se aprecia que los dos primeros ejes explican un porcentaje de la variabilidad total que se puede considerar suficiente para la representación.

Tabla III.4. Resultado general del porcentaje de varianza explicada por los tres primeros ejes factoriales.

Factores		
1	2	3
65.23	18.68	7.08

La disposición de las variables sobre una parábola en el plano 1-2 (figura 3.19) sugiere la existencia de efecto Guttman; es decir, la presencia en los datos de un gradiente de variación. En un extremo del gradiente se localiza el tamaño del ojo, en el otro la altura, y el resto de las variables se disponen en la parte central próximas entre sí. En esa situación, el primer factor se muestra más importante y discrimina más que el segundo. Aquél opone la altura del cuerpo al tamaño del ojo y separa, a pesar de la proximidad entre ellas, las medidas localizadas en la parte anterior del cuerpo de las situadas en la región posterior. Estas últimas se disponen en la parte negativa del factor, más próximas al lugar que ocupa la altura corporal; mientras, L_3 , L_4 , L_6 , L_7 quedan en la parte positiva, ocupando posiciones más cercanas al extremo donde se sitúa el diámetro del ojo. El segundo factor, por su parte, opone la altura y el tamaño del ojo al resto de variables.

En la figura 3.20, donde se representa la longitud total de los individuos

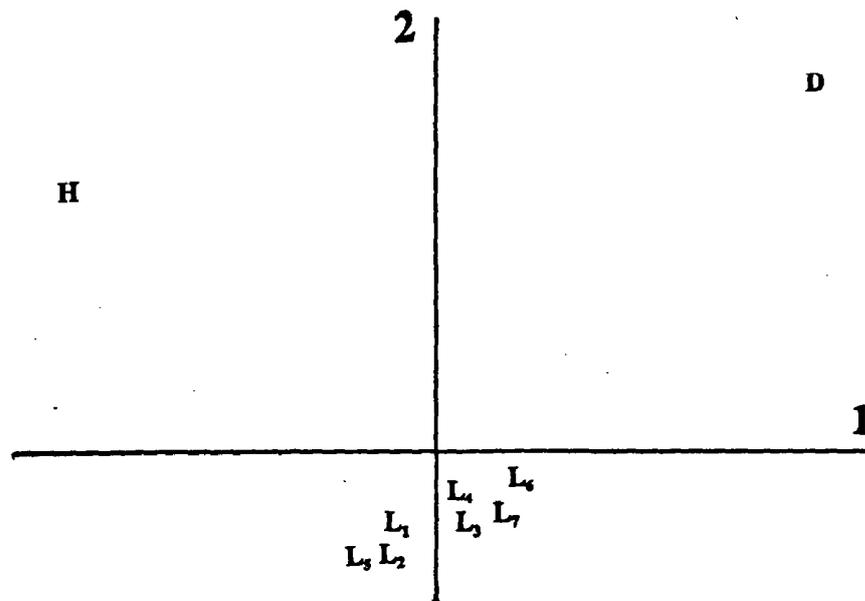


Figura 3.19. Análisis de Correspondencias. Disposición de las variables en el plano 1-2.

frente al primer factor, que a la vista de lo expuesto se deduce que es de forma, se observa que los individuos jóvenes menores de 14 cm y los adultos mayores de 27 cm están situados, de forma mayoritaria, en la parte negativa del factor; mientras, los de tallas comprendidas entre los 15 y 27 cm se encuentran, principalmente, en la zona de los valores positivos. Teniendo, pues, en consideración que el primer factor es de forma, es evidente que ésta experimenta cambios a lo largo de la vida del animal. Como este método no permite conocer, para cada uno de los grupos de tallas referidos, cómo se produce ese cambio en cada una de las partes del cuerpo, no fue posible establecer diferencias morfológicas entre dichos grupos. No obstante, es preciso apuntar que aunque los individuos más jóvenes y los mayores se encuentren en su mayoría en la misma parte del factor, sus formas no han de guardar necesariamente relación.

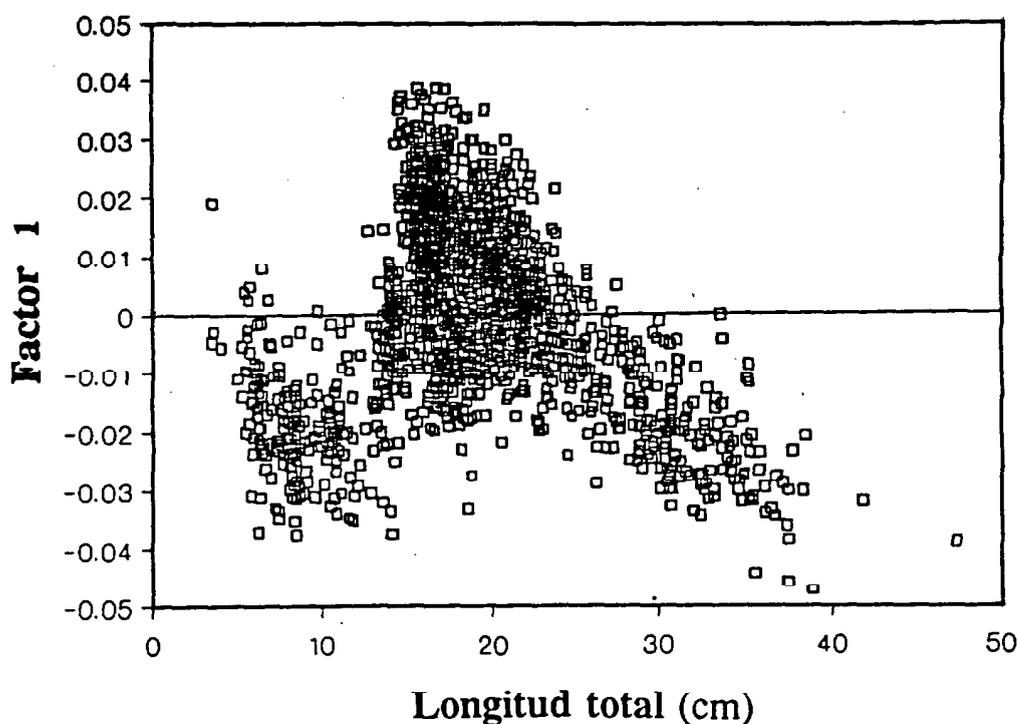


Figura 3.20. Análisis de Correspondencias. Representación gráfica de la longitud total de los individuos frente al factor 1.

Comparado con el método de regresión, se puede decir que el Análisis de Correspondencias proporciona un modelo descriptivo y no explicativo. No obstante, este análisis resulta de gran interés, ya que corrobora los resultados obtenidos por el método de regresión. Ello cobra mayor importancia toda vez que el Análisis de Correspondencias considera simultáneamente todas las variables.

3.3.4 Discusión

Los resultados obtenidos revelan que la caballa de las Islas Canarias experimenta cambios en la forma del cuerpo a lo largo de su vida, presentando

tres periodos vitales de crecimiento bien diferenciados. Esos periodos están delimitados por dos discontinuidades notables en el crecimiento relativo, la primera de ellas observada entorno a los 14-15 cm de longitud total y la segunda entre los 27 y 28 cm. La naturaleza de estas variaciones no aparece muy clara al comparar cómo se produce en las diferentes medidas, aunque es posible que sean debidas a procesos de tipo ecológico y/o sexual fijados en la estructura de desarrollo del animal (Bas, 1964; Ricker, 1979).

Cabe señalar, en ese sentido, que las fases más jóvenes de la caballa de las Islas habitan aguas someras muy próximas a la línea de costa y al alcanzar una talla próxima a los 11 cm migran hacia alta mar, localizándose sobre la plataforma insular -en el área relacionada con el cambio brusco de pendiente- cuando su longitud total es aproximadamente de 14 cm. Sin duda, ese cambio de hábitat conlleva cambios en la composición de la dieta (Castro, 1991; Castro & Lorenzo, 1991) y en las condiciones que rodean al animal, manifestándose en una variación importante de la forma. A este respecto, Bas (1964) señaló que los cambios en la alimentación, en las condiciones externas, en el ambiente en conjunto e incluso en el modo de vida, más o menos gregario, son factores que influyen en la determinación de esas transformaciones. Así, dicho autor (Bas, 1959; 1964) observó, para la caballa (*S. scombrus*) del Mediterráneo occidental español, la existencia de un periodo crítico (12-18 cm) asociado con el tránsito de hábitat. De igual modo, Sánchez (1982) advirtió, para la caballa del Mar Argentino (*S. japonicus*), variaciones en la relación talla-peso vinculadas al tránsito de la fase costera a la pelágica (8-16 cm). En aguas del Archipiélago canario, Castro (1991) observó, también entre los 13-15 cm de talla, variaciones en la forma de las estructuras bucales de *S. japonicus* relacionadas con el cambio de hábitat de aguas costeras hacia aguas más oceánicas.

Por otra parte, como se ha indicado anteriormente, los individuos de caballa que habitan sobre la plataforma insular, al alcanzar los 26 cm de longitud total, talla que coincide con la de maduración masiva, migran hacia una zona de alimentación de adultos aún desconocida. Este movimiento conlleva también, como se indicó más arriba, una serie de cambios que se manifiestan en forma

de una nueva discontinuidad en el crecimiento relativo de estos peces.

A partir de los 28 cm de longitud total ya no se detectaron variaciones notables en el crecimiento relativo de estos animales, a pesar de que cada año regresan al área de pesca, localizada sobre la plataforma insular. Quizás, para un examen minucioso de esos individuos de tallas mayores se requiera, en primer lugar, mayor número de ejemplares y, en segundo, una distribución más detallada de los mismos que permita separar fases en un momento de la vida en que el crecimiento general de estos animales disminuye con rapidez.

Como ya se hizo saber, el estudio de las variaciones de las diferentes partes del cuerpo permite intuir la forma en cada uno de esos periodos de crecimiento. Así, en el primero, que se extiende hasta que los peces pequeños alcanzan los 14 cm de talla, los animales se caracterizan por el intenso desarrollo relativo de su parte anterior y, en especial, de la región cefálica. Esto parece indicar que en la cabeza existe una especial sensibilidad morfogenética, posiblemente debida a su estructura más consistente y quizás, con mayor motivo, por albergar órganos esenciales en la emisión de impulsos vitales. En apoyo a este último punto de vista es interesante insistir en que la mayoría de las glándulas secretoras de sustancias estimulantes del desarrollo se encuentran en la región anterior (Bas, 1964). Cabe significar, además, que durante esta fase inicial el crecimiento relativo de la región posterior del animal es prácticamente isométrico, permaneciendo invariable a lo largo de su vida. Posiblemente, la mayor masa muscular localizada en la parte posterior del animal constituya un obstáculo en las variaciones morfogenéticas. En este periodo, la caballa se caracteriza, también, por su tendencia notable al estiramiento. Ello, unido al rápido crecimiento de que están dotados en este momento los animales, hace que se presenten como peces de cuerpo alargado.

En el segundo periodo (15-28 cm) la circunstancia más destacable es el aumento considerable en altura que experimentan estos animales. Sin duda, este periodo corresponde al de la primera evolución sexual y, por tanto, al aumento de la altura concurre el aumento de volumen de los órganos sexuales que

presionan la pared visceral. Ese aumento en altura contrasta, sin embargo, con la tendencia a la alometría negativa que exhiben durante esta fase el resto de las medidas situadas en la región anterior del cuerpo. Ello está en consonancia con la norma general de la cabeza a disminuir de manera proporcional respecto al cuerpo tras la primera crisis (Bas, 1964).

El último periodo sigue la tónica del anterior. La tendencia al aumento en anchura continúa siendo notable, si bien es menos acusada que en la segunda fase. Aunque, evidentemente, durante este periodo prosiguen los procesos de maduración sexual; el aumento en grosor, respecto a la longitud total, ha de ser más acusado al entrar por primera vez en esos procesos. Durante esta fase llama la atención sobremanera la alometría extremadamente negativa que exhibe el diámetro del ojo. Los cambios experimentados por este órgano están en consonancia con la norma general que exhiben las especies pelágicas (Bas, 1964). El crecimiento del ojo, que en los periodos inicial e intermedio había estado ligado al de la cabeza, muestra también una clara alometría negativa respecto de ésta durante la última fase.

A la vista de lo expuesto resultó sencillo establecer la disposición del gradiente de desarrollo en estos animales. La región anal y posterior poseen una mayor intensidad de desarrollo y estabilidad a lo largo del ciclo vital, seguramente relacionada con el importante papel que tiene la cola en la natación y ésta en la vida de estos peces. El gradiente se muestra regresivo hacia la región cefálica, con la excepción del periodo inicial en que la región escapular y la cefálica muestran una mayor actividad. Por otra parte, el aumento en altura corporal es muy notable, especialmente en el periodo de crecimiento intermedio, y comunica a la caballa un perfil muy característico. El tamaño del ojo, sin embargo, exhibe una alometría extremadamente negativa, a excepción del periodo inicial. Se puede decir, pues, que existe un flujo morfogenético, caracterizado por una gran inestabilidad en la región cefálica que tiende a regularizarse en la cola. La disposición de las variables en el plano (1-2) mostrada en el apartado de resultados del Análisis de Correspondencias refleja claramente ese gradiente de desarrollo.

La caballa de las Islas Canarias presenta, por tanto, una permanente inestabilidad caracterizada por la presencia de alometrías variables en su desarrollo. Según Bas (1964), quien observó un comportamiento análogo en el *S. scombrus* del Mediterráneo español, las formas inestables son frecuentes en animales con una gran capacidad de reproducción y de crecimiento y sustitución, en los cuales son precisos cambios de hábitat en relación con sus necesidades vitales. Dicho autor apuntó, además, que esas especies se encuentran, en general, en la región más costera y de aguas poco estables, mientras las especies de mayor estabilidad son propias de las partes más profundas y de régimen hidrográfico más regular.

IV. RELACIONES ECOLOGICAS

4.1 RELACION CON OTRAS ESPECIES

Mejor que la 'comunidad natural' a la que pertenece la caballa de las Islas Canarias se conoce la 'comunidad de pesca' en la que se desenvuelve; no obstante, la relación entre ambas es muy estrecha. En este sentido, pues, la caballa se incluye dentro de la subcomunidad pelágico-costera.

Cabe señalar que las fases más jóvenes de la caballa de las Islas, que viven en aguas costeras de escasa profundidad, son capturadas junto a juveniles de tallas similares de otras especies de peces, tales como sardina (*Sardina pilchardus*) y boga (*Boops boops*), y preadultos y adultos de guelpe blanco (*Atherina presbyter*) también de tamaño semejante. Según Castro (1991), esos individuos jóvenes de caballa forman bancos mixtos con especímenes de tallas similares de esas otras especies, lo cual les permite protegerse de sus predadores; pues, como señaló Radovich (1979), la eficiencia para reducir la predación aumenta con el tamaño de los bancos de las presas. Por tanto, es posible que estas fases de caballa, además de compartir su entorno con individuos de las especies mencionadas, interaccionen con ellos.

Por otro lado, las especies que, habitual o esporádicamente, acompañan en las capturas a los preadultos y adultos de caballa que se encuentran sobre el área de influencia de la plataforma insular (30-100 m de profundidad) son, principalmente, la sardina (*Sardina pilchardus*), el chicharro (*Trachurus trachurus*), la alacha (*Sardinella aurita*) y la boga (*Boops boops*); no obstante, la representación de esas especies en las capturas es casi anecdótica si se compara con la cantidad de caballa. Para estas fases se desconoce si la caballa forma o no bancos mixtos con individuos de esas otras especies; ahora bien, dado que todas se encuentran en el mismo área, es probable que exista algún tipo de interacción entre ellas.

Por último, como ya se ha indicado, cabe señalar que se desconoce el hábitat que ocupan los adultos de caballa cuando abandonan el área principal de pesca

y, por tanto, no se tiene conocimiento sobre las especies que se relacionan con esas fases.

4.2 COMPETIDORES

Sin duda, en el caso de la especie estudiada resulta difícil establecer la existencia de competencia debido tanto a la diversidad de su dieta como a la de las otras especies de la comunidad (Castro, 1991). No obstante, todas las especies de peces que tienen el mismo tipo de régimen alimentario y actividad trófica que la caballa y que se encuentran en el área del mismo hábitat trófico, pueden ser consideradas como sus competidores.

Desde ese punto de vista, en el Archipiélago canario, entre los competidores de los juveniles de caballa que viven próximos a la línea de costa deben considerarse aquellas especies que se capturan con ellos y que ya han sido citadas en el apartado anterior. De la misma manera, cuando se trata de los preadultos y adultos que habitan en el área principal de pesca, hay que tener en cuenta a todas las especies que comparten el hábitat con esas fases; es decir, a la sardina, la alacha, la boga y el chicharro. En general y en cada ambiente en particular, por tanto, todas aquellas especies que viven en el entorno donde habita la caballa y tienen un régimen alimentario similar son competidores potenciales suyos.

En la escasa bibliografía existente sobre este particular en otras áreas, también destacan, entre los competidores de la caballa, varias especies de clupeidos y carángidos y, en general, todas aquellas especies de peces pelágicos costeros que se alimentan de organismos del zooplancton y de postlarvas y juveniles de otras especies de peces (Watanabe, 1970; Angelescu, 1980; Collette & Nauen, 1983; Pizarro de Rodríguez, 1983).

4.3 DEPRADORES

En cuanto a los depredadores de la caballa en las Islas Canarias tampoco se dispone de mucha información.

En aguas del Archipiélago, los túnidos son, sin duda, los principales predadores de la caballa. En este sentido, Ramos *et al.* (1990) observaron que *S. japonicus* representa, aproximadamente, el 70 % de la dieta del bonito listado *Katsuwonus pelamis* durante su periodo de estancia en aguas de las Islas. El pez espada (*Xiphias gladius*) y algunas especies de la familia *Istiophoridae*, en concreto la aguja azul (*Makaira nigricans*) y la aguja blanca (*Tetrapturus albidus*) también ejercen una notable acción depredadora sobre la caballa en esta área (V. Hernández-García, comunicación personal). En general, pues, todas aquellas especies de peces pelágicos que realizan grandes migraciones se constituyen, en sus arribadas a las Islas Canarias, en los principales depredadores de la caballa. Además, es posible también que algunas especies de tiburones y mamíferos e incluso de aves marinas preden sobre la caballa de las Islas.

En otras áreas del mundo, también se apunta a los grandes predadores marinos y, en especial, a los túnidos, como los principales predadores de *S. japonicus* (Angelescu, 1979; Schaefer, 1980; Zavala Camín & Seckendorff, 1985). Iverson (1971, citado por Schaefer, 1980) encontró caballa en los estómagos de *Thunnus alalunga* y *Thunnus thynnus* al sur de California. En esta misma área y en el Mar de China, Eldridge & Wares (1974, citado por Schaefer, 1980) y Morita (1960, citado por Schaefer, 1980) respectivamente, detectaron la presencia de caballa en los estómagos de distintas especies de la familia *Istiophoridae*. En aguas californianas, Frey (1971) observó que los leones marinos y tiburones predaban sobre la caballa; mientras Gress *et al.* (1980, citado por Schaefer, 1980) advirtieron, por su parte, que el pelícano marrón (*Pelecanus occidentalis californicus*) también incluía a esta especie en su dieta.

4.3 DISTRIBUCION BATIMETRICA Y MOVIMIENTOS VERTICALES

Sin duda, el análisis de los movimientos y distribución de cualquier especie constituye una valiosa información, tanto para mejorar la explotación del recurso como para la comprensión de su biología. En cuanto a la optimización de la pesca se refiere, tal análisis permite sugerir estrategias en función de la localización de los individuos de talla comercial más apropiada, de modo que no se afecten a aquellos individuos que no hayan alcanzado la madurez sexual o que se encuentren en periodo de freza. Por lo que respecta al conocimiento de su biología, es fundamental conocer la distribución de tallas, las relaciones tróficas y otros factores en función de su posición.

La distribución y los movimientos horizontales de la caballa en aguas del Archipiélago canario ya fueron reseñados en el capítulo anterior (ver apartado 3.1). En este apartado se pretende, por tanto, describir la distribución batimétrica y los movimientos en la vertical. El análisis batimétrico permitirá definir la profundidad de mayor concentración, migraciones verticales diarias o cambios de hábitat.

En aguas de las Islas Canarias, los juveniles de caballa que habitan muy próximos a la costa, ocupan aguas de escasa profundidad (hasta 15 m).

Los preadultos y adultos, por su parte, habitan sobre la plataforma insular, pero en el área relacionada con el cambio brusco de pendiente de la misma, entre las isobatas de 30 y 100 m. Ahí, estos individuos se encuentran en aguas profundas durante el día, migrando por la noche hacia la superficie (Castro, 1991). Este movimiento vertical está, posiblemente, asociado con la alimentación. En este sentido, hay que tener en cuenta que durante la noche las caballas coinciden en aguas superficiales con gran cantidad de crustáceos de migración vertical nocturna (misidáceos, cumáceos, eufausiáceos y gran cantidad de anfípodos), los cuales pueden ser fácilmente predados dada la gran capacidad que posee la caballa para cazar a bajos niveles de intensidad luminosa (Castro,

1991). Esto permite a la caballa, por tanto, explotar un recurso poco accesible para otros peces en otro momento del día, lo cual concede a esta especie una gran importancia ecológica en esta área, no obstante, a través de ella se realiza un trasvase energético desde los sistemas oceánicos profundos hacia los niveles pelágicos superficiales (Castro, 1991). Angelescu (1980) también observó desplazamientos verticales de ritmo nictemeral para la caballa del Atlántico sudoccidental. Según este autor, los cardúmenes de adultos y juveniles secundarios se mantienen durante la noche en la capa superior del mar, entre 3 y 10 m, y en las horas del día de mayor luminosidad descienden hacia los niveles de 10 a 30 m.

Finalmente, cabe señalar que la zona de alimentación que ocupan los adultos cuando abandonan el área principal de pesca no ha sido localizada y, por tanto, se desconoce su distribución. No obstante, en otras regiones donde la caballa presenta una distribución similar, se ha observado que los adultos durante su estancia en las áreas de alimentación se distribuyen en aguas más profundas, pudiendo llegar a los 300 m (Watanabe, 1970; Sánchez, 1982). Watanabe (1970) observó, en aguas de Japón, que *S. japonicus* se distribuye a diferentes profundidades dependiendo de la época del año, encontrándose en los niveles más superficiales durante el periodo de freza. Por otra parte, para la caballa del Mediterráneo occidental, Bas (1959, 1960) indicó que los individuos de mayor tamaño forman cardúmenes durante el verano en aguas más profundas que los juveniles. Para esa misma especie, Mackay (1976) también observó una distribución similar en aguas del Atlántico noroccidental.

TERCERA PARTE

V. INTRODUCCION AL ESTUDIO DEL CRECIMIENTO

5.1 INTRODUCCION

El crecimiento ha sido y continúa siendo uno de los aspectos más ampliamente tratados en el estudio de las poblaciones marinas, existiendo una vasta literatura al respecto. Ello se debe, básicamente, a su importancia en el conocimiento de la biología de las especies y en la ordenación de los recursos pesqueros, así como a la relativa facilidad de investigar en este campo en comparación con otros.

Aunque los primeros trabajos referidos al estudio del crecimiento de poblaciones de peces datan de tiempos lejanos, no fue hasta comienzos del presente siglo cuando la investigación en este campo de la biología adquirió verdadero auge. En los últimos años el estudio del crecimiento ha cobrado aún mayor protagonismo.

Cabe indicar que, en la actualidad, las líneas de investigación en este campo están haciendo especial énfasis en el estudio de las relaciones del crecimiento con el ambiente. En este sentido, en el presente trabajo se pretende, en la medida en que sea posible, relacionar el crecimiento de la caballa de las Islas Canarias con las características medioambientales.

5.2 FISILOGIA DEL CRECIMIENTO

El crecimiento constituye una de las actividades más complejas del organismo que, en términos sencillos, se podría definir como la diferencia entre lo que entra y lo que sale.

En realidad, el crecimiento representa el resultado neto de una serie de procesos, fisiológicos y de conducta, que comienzan con la ingestión del

alimento y finalizan con la deposición de los excrementos. En la figura 5.1 se representa el sistema metabólico general implicado en el crecimiento de los seres marinos (Brett, 1979), desde las fuentes de entrada (alimento y oxígeno) a los productos de salida (crecimiento, trabajo y excrementos), mostrando algunos de los factores internos y externos que afectan al sistema (cuadro interno). La temperatura se muestra como el principal factor controlador del metabolismo y la salinidad como el factor que demanda energía para la regulación. Brett (1979) describe ampliamente el efecto de los principales factores, tanto bióticos como abióticos, sobre el crecimiento. Fry (1971, citado por Brett, 1979) clasifica los factores en cuatro categorías: controladores, limitantes, distorsionadores y directivos.

Jobling (1985, citado por Calderón, 1989) resume así el proceso de crecimiento:

1) Hay una correlación positiva significativa entre las tasas de ganancia en peso y el metabolismo.

2) Existen diferentes patrones de metabolismo entre individuos de estados nutricionales similares (alimentos parecidos) pero que crecen a ritmos distintos.

3) Los individuos que crecen más lentamente, ya sea por restricciones nutricionales o por efectos relacionados con la edad, muestran poco o ningún incremento en la tasa metabólica después de la ingestión de alimento.

5.3 DETERMINACION DEL CRECIMIENTO

Determinar el crecimiento consiste en estudiar la relación que existe entre la talla o el peso de los peces y su edad (Pereiro, 1982). Por lo tanto, el crecimiento será más fácil y directamente evaluado en peces cuyas edades se

conocen. Así, para aquéllos que viven en cautividad, el crecimiento puede estimarse con relativa facilidad, ya que la fecha de nacimiento es conocida y, en consecuencia, puede determinarse la edad. En caso contrario, es decir, para aquellos peces cuya edad es desconocida, el crecimiento puede determinarse bien mediante experimentos de marcado y recaptura, a través de métodos de análisis de frecuencias de talla o, en el caso de los osteíctios, por interpretación de las marcas presentes en los tejidos calcificados.

En cuanto se refiere a la interpretación de las marcas presentes en los tejidos calcificados de los osteíctios, cabe señalar que el primer apunte serio sobre la base teórica y empírica de este método fue publicado en 1759 por el Reverendo danés Hans Hederström, quien demostró que la edad de un pez podía ser determinada a partir de marcas en sus vértebras (Jearld, 1983). Este método, basado en el recuento de los anillos formados en las estructuras calcificadas del animal, parte del supuesto de que esos anillos se forman con frecuencia constante y que la distancia entre dos consecutivos es proporcional al crecimiento del pez (Lux, 1971; Pereiro, 1982; Gulland, 1983; Jearld, 1983; Casselman, 1987; Morales-Nin, 1987; entre otros). Cabe significar, además, que en esas estructuras es posible estimar la talla del pez en edades anteriores a la de captura mediante retrocálculo y, por tanto, estimar también el crecimiento (Gulland, 1983; Jearld, 1983; Morales-Nin, 1987; entre otros).

Por lo que respecta a los métodos de análisis estadístico de las distribuciones de frecuencias de talla, éstos han sido utilizados para determinar el crecimiento de los peces desde finales del siglo XIX. Dichos métodos han sido desarrollados a partir del 'Método de Petersen', que se basa en la correspondencia de las sucesivas modas de distribución de frecuencias de talla de una población con las tallas medias de los distintos grupos de edad. Estos métodos son útiles para especies con una época de nacimiento única y corta en el tiempo y con tasas de crecimiento individuales muy similares, de forma que el solapamiento de tallas entre grupos de edad sucesivos sea mínimo (Lux, 1971; Gulland, 1983; Jearld, 1983; Royce, 1984; Casselman, 1987; Morales-Nin, 1987; entre otros).

El estudio de marcado y recaptura, por su parte, consiste en marcar los peces de alguna forma y liberarlos tras apuntar su talla, peso y otros detalles de interés complementario. Si se produce la recaptura, se podrá observar el aumento en talla y/o peso en el periodo transcurrido entre la captura y la recaptura (Gulland, 1983). Este método está limitado por el coste y el reducido número de ejemplares a los que puede ser aplicado. Además, es necesario comprobar que las tasas de crecimiento no son alteradas por el proceso experimental (Lux, 1971; Pereiro, 1982; Jearld, 1983; Casselman, 1987; Morales-Nin, 1987; entre otros).

Cabe señalar que, de los métodos de determinación del crecimiento, sin duda el más utilizado en el caso de los peces osteíctios es la interpretación de las marcas presentes en sus estructuras de crecimiento. Los otros, tanto el análisis de frecuencias de talla como el estudio de marcado y recaptura, no se utilizan frecuentemente dadas sus limitaciones, pero son muy útiles.

Como es sabido, en el caso de las poblaciones naturales de peces, el estudio del crecimiento empleando diversas técnicas, cuantas más mejor, no sólo está ampliamente justificado, sino que debe considerarse obligatorio. En el presente trabajo, se determina el crecimiento de la caballa de las Islas Canarias tanto mediante los métodos de análisis de frecuencias de talla como a través de la interpretación de las marcas presentes en sus otolitos, empleando en este caso, la lectura directa y el retrocálculo. Por tanto, se considera oportuno hacer mención a las estructuras de crecimiento en el siguiente apartado, haciendo énfasis en los otolitos.

5.3.1 Estructuras de crecimiento

Los tejidos calcificados de los osteíctios presentan, en torno a un núcleo central formado durante las primeras fases del desarrollo, una serie de anillos consecutivos. Estos anillos corresponden alternadamente a periodos de

crecimiento rápido y lento. La distinta densidad óptica de los anillos se origina por diferencias en la composición relativa de la materia que los integra. Así, los anillos de crecimiento lento presentan mayor proporción de sales minerales, mientras en los de crecimiento rápido la materia orgánica es la más abundante (ICSEAF, 1983, 1986; Morales-Nin, 1987; entre otros).

Los tejidos más frecuentemente empleados para determinar el crecimiento en osteíctios son las escamas y los otolitos, aunque también pueden ser utilizadas otras estructuras tales como radios espinosos, vértebras y huesos operculares (Nikolsky, 1963; Ricker, 1979; Jearld, 1983; Royce, 1984; Morales-Nin, 1987; entre otros). Cabe indicar, sin embargo, que recientemente ha sido puesta en entredicho la validez de los estudios de crecimiento realizados a partir de las escamas, a pesar de haber sido, durante muchos años, las estructuras más utilizadas. Así, Beamish & McFarlane (1987) evidenciaron la escasa fiabilidad en la determinación de las edades estimadas a partir de esas estructuras y desaconsejaron su uso en los estudios de crecimiento. Además, el uso de las escamas en este tipo de estudios conlleva un problema, ya que la pérdida de éstas en circunstancias ajenas a la captura origina la formación de escamas regenerativas, que dan lugar a estimaciones erróneas de la edad (Mendo, 1984). Cabe significar, además, que mientras los otolitos se forman durante la etapa embrionaria y, por tanto, en ellos se registran todos los eventos que ocurren en la vida del pez, las escamas aparecen más tarde.

Por todo eso y teniendo en cuenta, además, que las escamas de *S. japonicus* son muy pequeñas y se pierden fácilmente en el momento de la captura, el uso de los otolitos en este trabajo está sobradamente justificado. En este sentido, cabe indicar que en la mayoría de los estudios de crecimiento de caballa realizados en otras áreas, los autores han utilizado los otolitos. Sólomente Ouchi (1954, 1978), Hatanaka *et al.* (1957), Kondo (1966), Ann (1971) y Staicu et Maxim (1974) utilizaron las escamas. Aikawa (1937), por su parte, prefirió el uso de las vértebras.

5.3.1.1 Otolitos

Los otolitos son cuerpos policristalinos que forman parte del sistema laberíntico de los teleosteos, en el que actúan como estatolitos. La mayoría de las especies poseen tres pares de otolitos: *lapillus*, *asteriscus* y *sagitta*, siendo éste último el más utilizado, ya que su mayor tamaño lo hace fácilmente manejable (Jearld, 1983; Morales-Nin, 1987).

Los otolitos están compuestos por cristales de carbonato cálcico (aragonito) y una matriz orgánica (una proteína fibrosa conocida con el nombre de otolina) que actúa como núcleo de cristalización. El carbonato se dispone concéntricamente en las tres direcciones del espacio en torno a un núcleo central que se forma durante el periodo embrionario. Los cristales crecen a través de la matriz, estando rodeados y entrecruzados por ella. La estructura de la matriz y de los cristales puede variar en el seno del otolito. Precisamente, las variaciones cíclicas en la tasa de depósito de estos dos materiales dan lugar a la formación de estructuras de crecimiento (Morales-Nin, 1987).

Dependiendo del nivel de observación, en los otolitos se apreciarán estructuras de corta periodicidad, incrementos de crecimiento diario, o estructuras estacionales como *annuli* o anillos de crecimiento estacional (Williams & Bedford, 1974; ICSEAF, 1983, 1986; Morales-Nin, 1987; entre otros)

Incrementos de crecimiento diario.

El descubrimiento de los incrementos de crecimiento diario (Pannella, 1971) constituye, sin duda, el avance más significativo de los estudios de crecimiento en los últimos años. Cabe señalar, al respecto, que la ritmicidad de estos incrementos, que puede llegar a perderse en los ejemplares adultos, permite determinar con gran exactitud la edad de las larvas y juveniles, identificar la duración de las fases vitales y establecer tasas de crecimiento diario (Pannella, 1974; Brothers *et al.*, 1976; Pannella, 1980; Morales-Nin, 1987; entre otros).

Los incrementos de crecimiento diario son estructuras con algunos micrómetros de grosor que se depositan de acuerdo con las variaciones diarias del metabolismo. Estos incrementos están integrados por dos unidades, una incremental y otra discontinua, depositadas durante el periodo de calcificación activo y el periodo de baja calcificación, respectivamente. La primera es relativamente más gruesa y con predominancia de aragonito. (Beamish & McFarlane, 1987; Morales-Nin, 1987; entre otros)

Se sabe poco sobre la influencia de los factores ambientales en la formación de incrementos diarios de crecimiento, a pesar de haber sido estudiada por diversos autores. No obstante, la temperatura, la alimentación y los ritmos de luz son señalados como factores determinantes en la formación de tales incrementos (Taubert & Coble, 1977; Campana & Neilson, 1982; Neilson & Geen, 1982; Eckmann & Rey, 1987; entre otros). Cabe indicar que, en ocasiones, en otolitos de ciertas especies pueden reconocerse patrones de agrupamiento de los incrementos de crecimiento diario con ritmo semanal. Estos fenómenos rítmicos son causados por variaciones ambientales periódicas, probablemente lunares (Pannella, 1980; Morales-Nin, 1987).

Desde que Pannella (1971) describió, por primera vez, la presencia de anillos de crecimiento en los otolitos de algunos peces, numerosos autores han confirmado su presencia en otros. En el presente trabajo se constata, por vez primera, la presencia de estos incrementos en los otolitos de la caballa de las Islas Canarias.

Anillos de crecimiento estacional.

Las marcas observadas en los otolitos han sido utilizadas, desde hace mucho tiempo, para determinar el crecimiento de los osteíctios (Jearld, 1983).

Se pueden distinguir dos tipos de marcas de crecimiento estacional: anillos de crecimiento rápido y anillos de crecimiento lento. Los primeros, más densos

y con mayor proporción relativa de proteína, se forman en los periodos favorables; mientras los segundos, menos densos y con predominancia de carbonato, se forman en los periodos desfavorables. Cada año normalmente se forma, por tanto, un *annulus* integrado por los dos anillos mencionados, el de crecimiento rápido correspondiente al periodo de verano y el otro al de invierno (Ricker, 1979; Pannella, 1980; ICSEAF, 1983, 1986; Morales-Nin, 1987; entre otros). Durante la primera parte de la vida, cuando el crecimiento es más intenso, los anillos opacos son notablemente más anchos que los hialinos; pero a medida que el desarrollo continúa, el grosor de los anillos opacos disminuye, para ser finalmente similar al de los hialinos (Williams & Bedford, 1974; Morales-Nin, 1987).

A pesar de haber sido utilizados los otolitos desde hace muchos años en los estudios de crecimiento de los osteíctios, aún no se tienen conocimientos concluyentes sobre las causas exactas de los ciclos de crecimiento estacional, si bien se sabe que están relacionados con los periodos de maduración sexual y con los cambios estacionales del medio. No obstante, quizás todo el proceso se realice de acuerdo con un ritmo biológico interno, ya que los peces sexualmente inmaduros también forman anillos anuales. Factores tales como variaciones anormales en la temperatura, enfermedades y periodos de ayuno parecen tener también incidencia, ya sobre la anchura de los anillos anuales, ya traduciéndose en la formación de anillos falsos que rompen el esquema normal de crecimiento del otolito (Pannella, 1980; ICSEAF, 1983; Royce, 1984; Casselman, 1987; Morales-Nin, 1987; entre otros). La importancia de los factores citados la demuestran las huellas que dejan las variaciones en el ciclo de vida sobre el otolito.

La presencia de ambos anillos de crecimiento, hialino y opaco, es más marcada en organismos de latitudes templadas, si bien también han sido detectados en numerosas especies tropicales (Pannella, 1980). Para la caballa de las Islas Canarias también se constata en este trabajo la formación, en sus otolitos, de una zona de crecimiento lento y otra de crecimiento rápido, asociadas al invierno y verano respectivamente.

VI. DETERMINACION DEL CRECIMIENTO POR LECTURA DIRECTA DE LOS OTOLITOS

6.1 INTRODUCCION

Como ya se ha indicado en el capítulo anterior, en el caso de los peces osteíctios, uno de los métodos más ampliamente utilizados para determinar el crecimiento es a través de la interpretación de las marcas presentes en los tejidos calcificados del animal. Este método, tal y como ya se señaló entonces, parte del supuesto de que esos anillos se forman con frecuencia constante y que la distancia entre anillos consecutivos es proporcional al crecimiento del pez.

En los estudios de crecimiento en *Scomber japonicus* llevados a cabo en distintas áreas, el método utilizado con mayor frecuencia ha sido precisamente la interpretación, por lectura directa, de los anillos presentes en los otolitos. Así, en el Océano Pacífico, Knaggs & Parrish (1973), Pizarro de Rodríguez (1983) y Dawson (1986) y Kotlyar & Abramov (1983) y Mendo (1984) han empleado esa metodología para determinar el crecimiento de las poblaciones de *S. japonicus* de California, Ecuador y Perú, respectivamente. Asimismo, la mayoría de los autores que han estudiado la edad y el crecimiento de *S. japonicus* en diferentes áreas del Océano Atlántico han utilizado, también, dicho método. Los trabajos realizados por Castello y Cousseau (1976) en aguas de Argentina, Baird (1977) en Sudáfrica y Morales y Sánchez (1980), Anonyme (1983) y Martins & Serrano Gordo (1984) en la zona norte de la costa Atlántica africana, son prueba de lo indicado.

En el presente capítulo, se pretende, por tanto, realizar un estudio tan completo como sea posible del crecimiento de la caballa de las Islas Canarias a través de los anillos que se marcan en los otolitos durante los diferentes períodos de crecimiento anual.

6.2 MATERIAL Y METODOS

Como se indicó en el capítulo segundo, los otolitos *sagitta* fueron extraídos, siguiendo las pautas descritas en el mismo, a un total de 1.803 ejemplares de caballa capturados durante el periodo de estudio (Marzo 1988-Julio 1990). Dichos ejemplares fueron seleccionados arbitrariamente, tal y como se indicó en el mencionado capítulo.

Los otolitos obtenidos fueron leídos directamente a fin de establecer la edad de los correspondientes individuos. Previo a la lectura de edades, se realizó, con ayuda de una lupa binocular WILD HEERBRUGG M8 a 18 aumentos, una descripción de la morfología de dichas estructuras. Además, para observar detalles morfológicos imperceptibles con ese método, se examinó una muestra al Microscopio Electrónico de Barrido en el Marine Biological Laboratory de Woods Hole, Massachusetts (EE.UU.). Para ello, el otolito entero fue pulido, por su cara externa, utilizando primero una serie de fieltros impregnados de pasta de diamante de grosores decrecientes y, posteriormente, alúmina, a fin conseguir una superficie perfectamente lisa. Luego, para eliminar los restos calcáreos, la muestra se trató con ácido clorhídrico 0.1 N durante 2 minutos, se aclaró con agua destilada y se deshidrató con alcohol absoluto. Finalmente, para su observación, se fijó con plata coloidal a un estativo y se metalizó con oro-paladio.

Para la lectura de los otolitos, se siguieron, en líneas generales, las directrices básicas dadas por otros autores para esta especie, a fin de garantizar la aplicación de normas similares que pudieran conducir a resultados comparables (Habashi & Wojciechowski, 1973; Morales y Sánchez, 1980; Kotlyar & Abramov, 1983; Pizarro de Rodríguez, 1983; Dawson, 1986). Así, pues, los otolitos fueron situados en una pequeña cubeta de cristal sumergidos en agua de mar filtrada y se examinaron con una lupa binocular WILD HEERBRUGG M8 a 18 aumentos utilizando luz reflejada (directa) sobre fondo negro. Siempre que fue posible, se observaron, para cada pez, ambos otolitos, derecho e izquierdo simultáneamente. Las lecturas se realizaron en los otolitos

enteros y siempre por su cara externa o cóncava, por ser en ésta más visibles los anillos de crecimiento. La edad se determinó por recuento de los anillos de crecimiento lento y de crecimiento rápido y se consideró que cada par de anillos correspondía a un período anual. Sólo fueron considerados como anillos anuales verdaderos aquéllos que eran visibles alrededor de una parte sustancial del otolito.

En cada otolito se realizaron tres lecturas, siguiendo siempre las pautas descritas en líneas anteriores. Todas las lecturas fueron efectuadas por el mismo observador y la repetición de las mismas se realizó en tiempos espaciados, a fin de evitar interpretaciones subjetivas. Las lecturas se efectuaron siguiendo el orden cronológico de los lotes y sin conocer ningún detalle acerca del pez correspondiente, con el objeto de evitar la influencia de unos datos con otros. Los resultados de cada lectura se tomaron en listas distintas y se utilizaron, para ello, la terminología y notaciones dadas por Morales-Nin (1987). Cabe destacar, además, que, para cotejar las lecturas, varios otolitos (110) fueron examinados por el Dr. J. Burnett del Northeast Fisheries Center (NMFS, NOAA) de Woods Hole, Massachusetts (EE.UU.)

De la totalidad de otolitos examinados, para este estudio sólo se consideraron aquéllos en los que, habiéndose contabilizado anillos de crecimiento, al menos dos de las tres lecturas habían resultado coincidentes. Los demás otolitos, es decir, tanto aquéllos en los que las tres lecturas resultaron diferentes como los que no mostraron zonas de crecimiento reconocibles, fueron desechados y considerados ilegibles. Bajo la consideración de esos criterios, se calcularon el porcentaje de otolitos legibles y el porcentaje promedio de error (APE), que es un índice de la precisión en la determinación de edades. Este índice se caracteriza por ser dependiente de la edad y se expresa de la siguiente manera (Beamish & Fournier, 1981; Libby, 1985):

$$(1/N) \sum [(1/R) \sum |X_{ij} - X_j| / X_j]$$

siendo: N el número de otolitos leídos, R el número de lecturas realizadas en

cada uno, X_{ij} es la determinación i para el pez j y X_j es la edad asignada al pez j .

Una vez establecida la edad de cada individuo, para validar el método de determinación, es decir, verificar si cada par de anillos correspondía a un periodo anual tal y como se había considerado, se analizó mensualmente el carácter del borde de los otolitos, ya que así es posible conocer la época y la periodicidad de la formación de los anillos de crecimiento (Williams & Bedford, 1974; Morales-Nin, 1987; entre otros). Para ello se contabilizó el número de otolitos con borde hialino y con borde opaco y sus frecuencias, expresadas en porcentajes, se distribuyeron por meses durante todo el periodo de estudio. Es preciso indicar que de los otolitos clasificados como legibles, tan sólo fueron considerados para validar el método aquéllos correspondientes a individuos capturados en el área principal de pesca, pues los capturados cerca de la orilla presentaban únicamente núcleo y, por tanto, su relativa elevada presencia en determinados meses pudiera haber conducido a resultados engañosos.

Amén de probar la validez del método, se compararon interanualmente los periodos de formación de las bandas, a fin de detectar posibles desfases temporales entre ellos en los distintos años estudiados. Para esto se efectuaron análisis de correlación cruzada entre las series de porcentajes mensuales de otolitos con borde opaco en cada año.

Además, a fin de relacionar la formación de cada una de las bandas con algunos factores, tales como temperatura superficial del agua y Factor de Condición Relativo, se analizaron las representaciones conjuntas de los valores mensuales del porcentaje de otolitos con borde opaco y los valores medios mensuales de cada uno de los factores citados.

Habiéndose establecido la edad de cada ejemplar y demostrado la validez del método, a continuación se clasificó cada pez dentro de su grupo o clase de edad adecuado, pues, como es sabido, la edad por sí sola no constituye información suficiente para poder estimar el crecimiento (Williams & Bedford, 1974;

ICSEAF, 1983, 1986; Morales-Nin, 1987; entre otros). Para ello, se asignó arbitrariamente como fecha de nacimiento el 1 de enero y se consideraron los periodos de formación de los anillos de crecimiento. Bajo estas consideraciones, los otolitos de peces capturados antes del 1 de enero (1 de julio-31 de diciembre) se atribuyeron a un grupo de edad igual al número de bandas hialinas anuales rodeadas por una zona opaca; mientras los capturados después del 1 de enero (1 de enero-30 de junio) se asignaron a un grupo de edad igual al número de bandas hialinas contabilizadas.

Tras ser asignado cada individuo a su grupo de edad correspondiente, se elaboraron las claves talla-edad anuales por sexos y para todos los individuos. Además, a modo de resumen, se construyó, para cada sexo y para todos los individuos, una clave talla-edad global en la que se consideran todas las observaciones realizadas durante el periodo de estudio. En cada caso, pues, los datos correspondientes a cada grupo de edad se ordenaron en una tabla de doble entrada en la que se presentaron las tallas, agrupadas en clases de 1 cm, y los grupos de edad (en años). En todos los casos, además, para cada clase de edad se determinó la longitud media y su desviación típica, así como el número de individuos.

Para todos los casos considerados, a continuación, se ajustó a los datos de talla-edad la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (Beverton & Holt, 1957), cuya expresión matemática para el caso de crecimiento en longitud es como sigue:

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

donde L_t es la longitud del pez en cualquier instante t , L_{∞} la longitud asintótica, k una constante de crecimiento que indica la tasa a la cual el incremento en longitud disminuye y t_0 es el momento en el cual el pez tendría longitud 0 según la expresión anterior. La estimación de los parámetros se realizó, en todos los casos, mediante un análisis de regresión no lineal iterativo, utilizando el algoritmo de Marquardt.

Por último, a fin de establecer comparaciones entre las curvas de crecimiento obtenidas para esta especie en distintas localidades, incluyendo las Islas Canarias (se considera como representativa en este caso la estimada a partir de la clave talla-cdad global), los valores de los parámetros de crecimiento calculados en los diferentes casos se presentaron en la misma tabla. Además, como L_{∞} y k están correlacionados, para establecer comparaciones entre esos valores se calculó en cada caso el índice de actividad del crecimiento (θ) (Pauly & Munro, 1984), que permite determinar la similitud entre ellos. Este índice se define de la siguiente manera:

$$\theta = 2 \log_{10} L_{\infty} + \log_{10} k$$

Cabe indicar que, en todos los casos que se compararon, la estimación del crecimiento se realizó a través de la lectura directa de los otolitos.

Todos los análisis fueron realizados en un ordenador HEWLETT PACKARD modelo Vectra 286/12. Para estimar los parámetros de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy se emplearon, dependiendo del número de datos, los programas FISHPARM (Prager *et al.*, 1987) (hasta 500 datos) o STATGRAPHICS (más de 500 datos) que utilizan, para el ajuste, el mismo algoritmo. El resto de los cálculos se efectuaron utilizando el paquete estadístico SPSS/PC+.

6.3 RESULTADOS

Descripción del otolito.

Las *sagittas* de *Scomber japonicus* son alargadas, tamaño pequeño y aspecto frágil (figura 6.1). En el borde anterior presentan un rostro muy alargado que se continúa en una cisura marcada que lo separa del antirrostro. La región

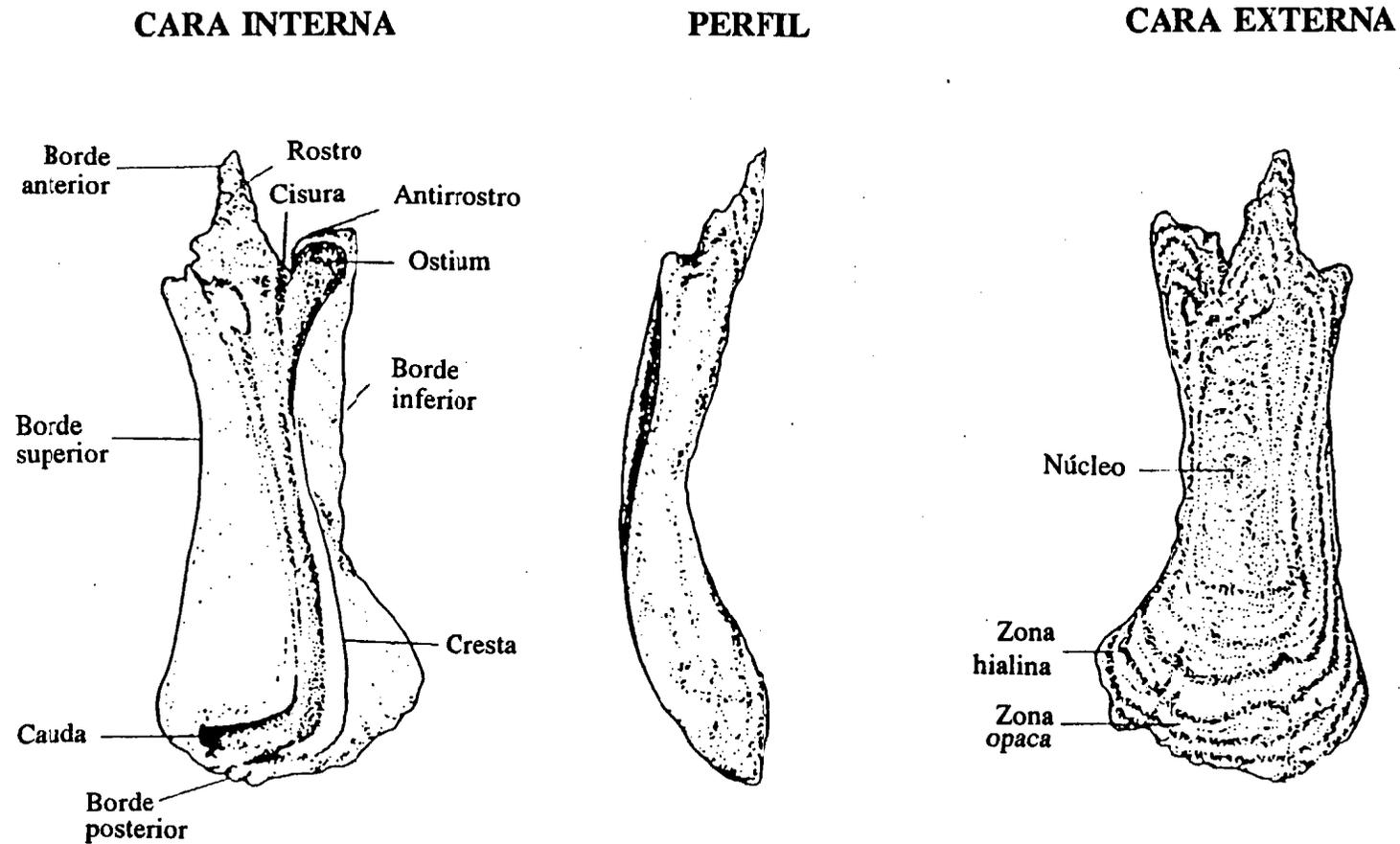


Figura 6.1 . Vista general del otolito derecho de *S. japonicus*.

terminal es roma y generalmente lisa, aunque en peces grandes se hace dentada. Los lados dorsal (superior) y ventral (inferior) tienen recorrido curvo, aproximándose en el centro del otolito, donde se forma un estrechamiento muy marcado. El borde de estos lados es, generalmente, liso.

La cara interna es convexa y está recorrida longitudinalmente por un surco acústico bien diferenciado. El *ostium* es amplio y está rodeado de dos crestas muy desarrolladas. El final de la cauda tiene forma redondeada.

La cara externa presenta un relieve más uniforme, con un núcleo central del que parten crestas en dirección anterior y posterior. Los anillos de crecimiento son más visibles en la región terminal.

Las electromicrofotografías (figuras 6.2 y 6.3) muestran que esta especie presenta en sus *sagittas* incrementos de crecimiento diario nítidos y bien diferenciados. Las diferencias en la composición de las sub-unidades de esos incrementos diarios son la causa de que las sub-unidades con mayor proporción de otolina, al estar menos afectadas por la desmineralización, aparezcan en relieve. En esas microfotografías también se aprecia con claridad el nucleolo.

Lectura de otolitos.

Los otolitos *sagitta* de *Scomber japonicus* son, por su delgadez, bastante transparentes, lo cual resultó ventajoso para su observación sin tratamiento previo.

Bajo las condiciones de lectura establecidas, los anillos de crecimiento lento, -hialinos- presentaron un aspecto oscuro, ya que su transparencia dejaba ver el fondo negro; mientras los de crecimiento rápido -opacos- aparecían como zonas de color blanco lechoso, pues reflejaban la luz. Cabe significar que tanto la variación del ángulo de incidencia de la luz sobre los otolitos como la mayor o menor luminosidad contribuyeron a aclarar el examen. Asimismo, es de destacar

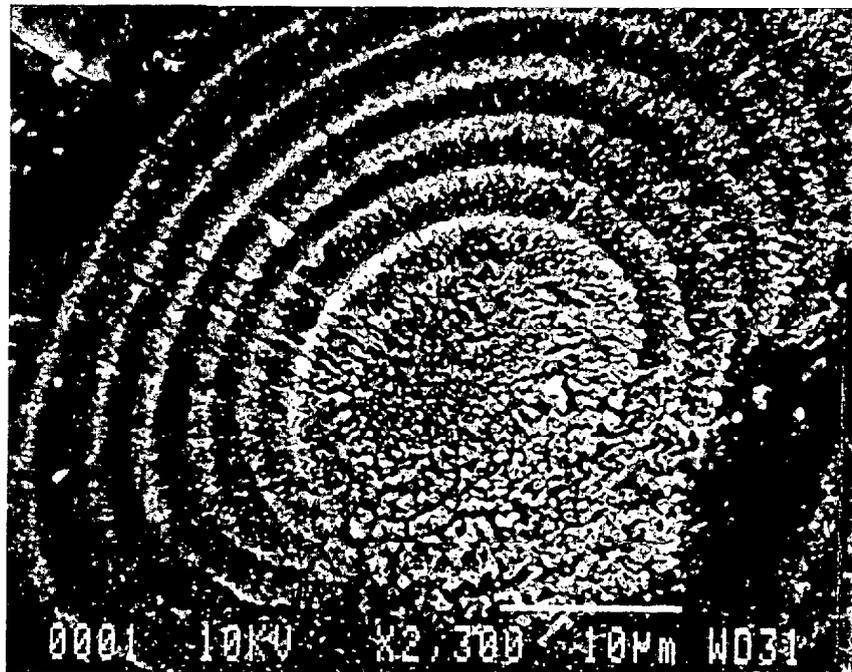


Figura 6.2. Electromicrofotografía de la *sagitta* de *S. japonicus*. Detalle del nucleolo y primeros incrementos de crecimiento diario.

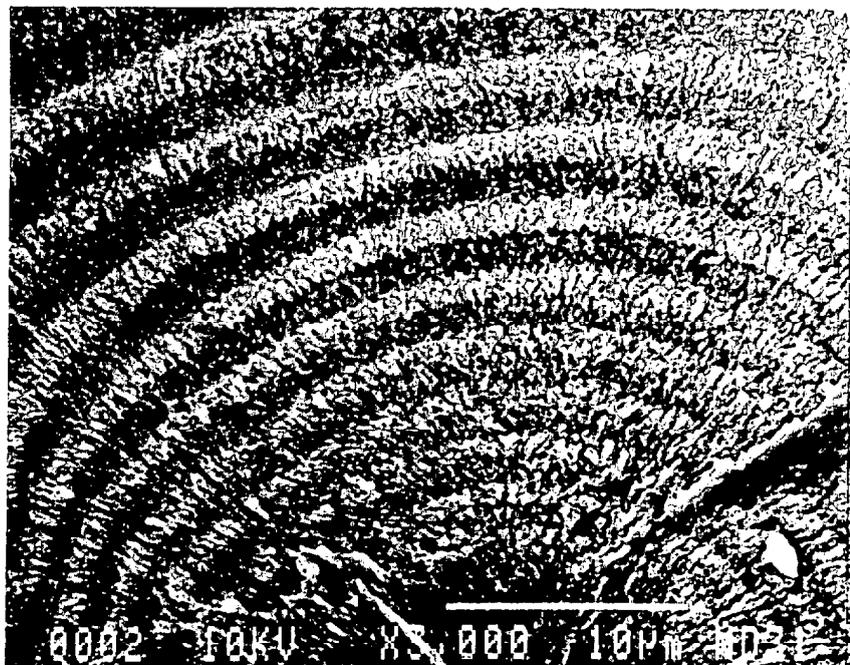


Figura 6.3. Electromicrofotografía de la *sagitta* de *S. japonicus*. Incrementos de crecimiento diario con las unidades ricas en proteína en relieve.

que los anillos de crecimiento se apreciaron mejor cuando los otolitos llevaban un tiempo, entre uno y dos minutos, inmersos en el agua; sin embargo, cuando permanecían sumergidos demasiado tiempo (superior a cinco minutos), se volvían muy transparentes e inservibles para la determinación de la edad, aunque después de secados recobraban su opacidad. Cabe indicar, también, que en todos los casos en que se examinaron ambos otolitos, derecho e izquierdo, de un mismo ejemplar, las lecturas fueron idénticas.

En general, las marcas de crecimiento se apreciaron con bastante claridad y su interpretación resultó relativamente fácil. Sin embargo, en algunos casos, la identificación del primer anillo de crecimiento lento resultó problemática por la variación, con la edad, de la opacidad en la zona central. En esos casos, no obstante, gracias a la disminución de la visibilidad del anillo nuclear fue posible reconocerlo. Cabe señalar, además, que en los peces de mayor edad se requirió una atenta observación de las bandas, en especial de las últimas, ya que éstas se encuentran muy próximas entre sí. También se encontraron algunos otolitos anormales en los que parte o toda su estructura estaba alterada (mal cristalizada) y, por tanto, la determinación de la edad no fue posible en ellos. Estos otolitos, denominados cristalinos, pues en ellos el carbonato cálcico está cristalizado en forma de calcita dispuestos en gruesos cristales translúcidos, se encuentran en todas las especies, aunque siempre su frecuencia de aparición es muy baja (Morales-Nin, 1987). En el caso estudiado, tan sólo se encontraron cuatro pares de otolitos cristalinos (0.0022 %).

Cabe señalar que, de la totalidad de otolitos examinados, aproximadamente el 90 % fueron considerados legibles. El porcentaje promedio de error fue sólo del 4 %, lo cual evidencia una gran precisión en la determinación de edades. Hay que destacar, además, el alto grado de coincidencia (88 %) con las lecturas efectuadas por el Dr. J. Burnett del Northeast Fisheries Center (NMFS, NOAA) de Woods Hole, Massachusetts (EE.UU.).

. Validación del método.

Como ya se indicó, la validación del método de determinación de edades se realizó a través del análisis mensual del carácter del borde de los otolitos. En la tabla VI.1 se entregan, por meses, las frecuencias (en porcentajes) de otolitos con borde hialino y con borde opaco, así como el número de otolitos considerados. En las figuras 6.4 a-c se muestran, por años, las representaciones gráficas correspondientes. En ellas se aprecia que los tres años exhiben un patrón general muy similar, mostrando una clara variación estacional en la formación de las bandas. Así, cada año, los meses en que el tanto por ciento de otolitos con borde opaco es mayor son los correspondientes a la primavera y al verano, mientras que el mayor porcentaje de otolitos con borde hialino ocurre entre los meses de octubre y febrero.

Tabla VI.1. Porcentaje de otolitos con borde opaco (O) e hialino (H) en cada mes (Marzo 1988-Julio 1990). Se indica también el número de otolitos examinados (n).

Mes	1988			1989			1990		
	%O	%H	n	%O	%H	n	%O	%H	n
Enero				13	87	27	23	77	52
Febrero				31	69	29	27	73	80
Marzo	59	41	88	63	37	37	47	53	36
Abril	65	35	90	74	26	62	75	25	11
Mayo	70	30	80	73	27	26	82	18	40
Junio	81	19	48	86	14	28			
Julio	85	15	63	78	22	33	89	11	28
Agosto	76	24	69	83	17	61			
Septiembre	61	39	79	41	59	75			
Octubre	37	63	79	36	64	83			
Noviembre	8	92	78	14	86	36			
Diciembre	14	86	37	10	90	40			

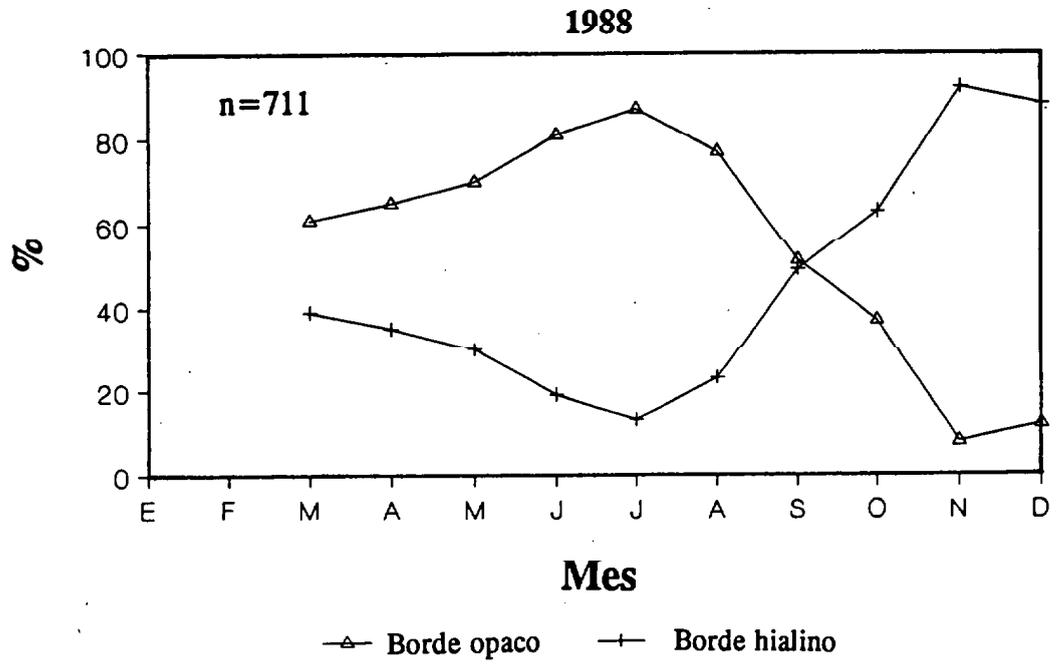


Figura 6.4 a. Variación mensual del porcentaje de otolitos con borde opaco e hialino en el año 1988.

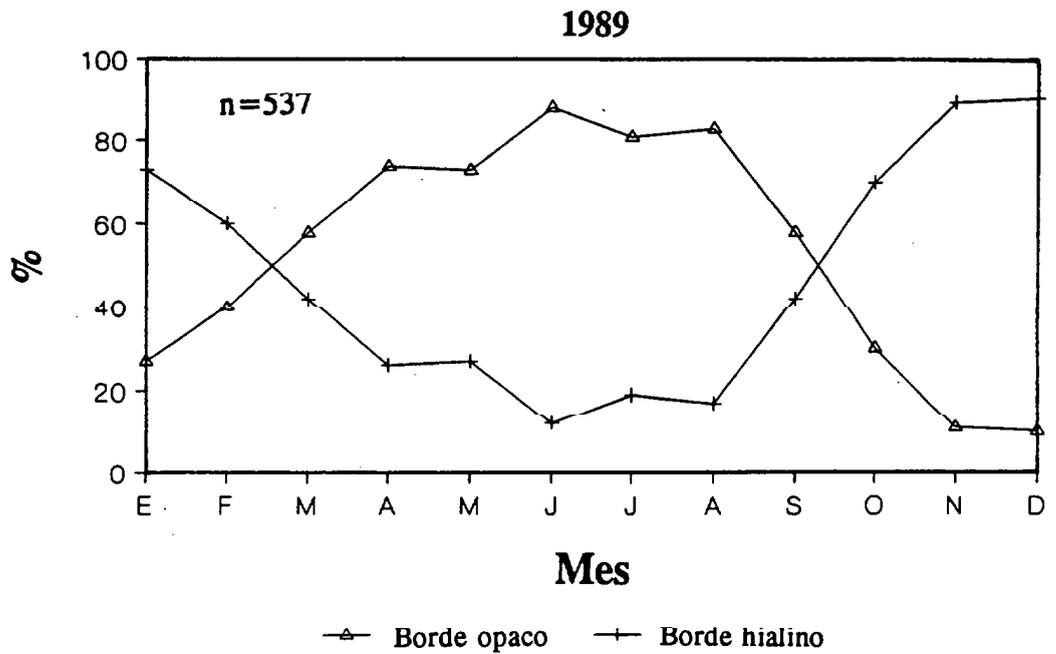


Figura 6.4 b. Variación mensual del porcentaje de otolitos con borde opaco e hialino en el año 1989.

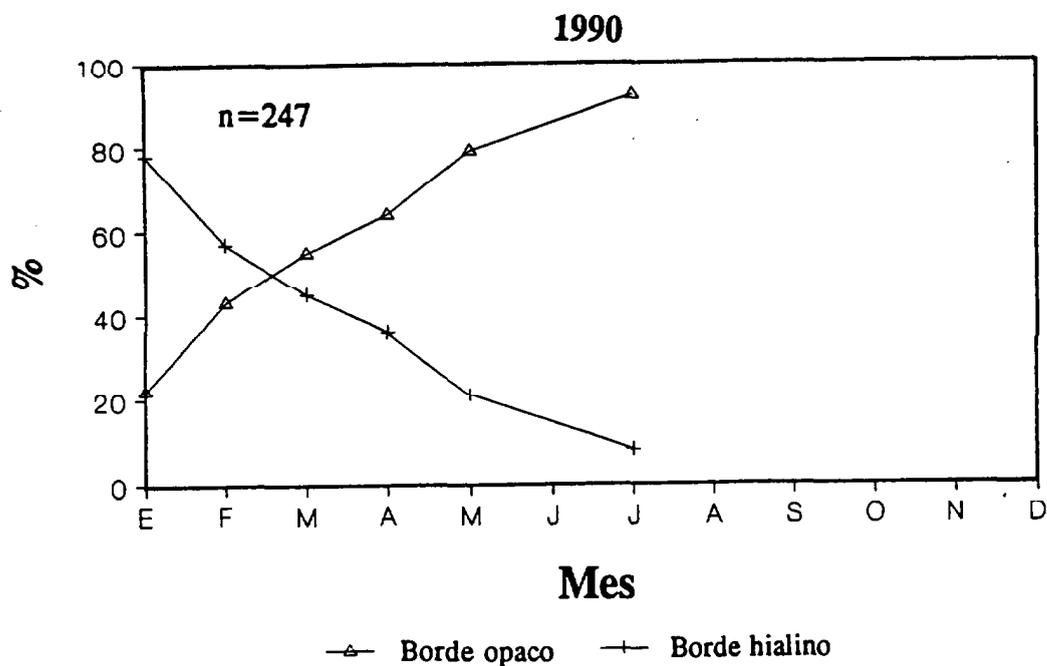


Figura 6.4 c. Variación mensual del porcentaje de otolitos con borde opaco e hialino en el año 1990.

En cuanto se refiere al análisis de correlación cruzada entre las series anuales del porcentaje de otolitos con borde opaco en cada mes, los resultados muestran que, durante el periodo de estudio, la época de formación de cada una de las bandas coincidió todos los años exactamente durante los mismos meses, sin desfases temporales (tabla VI.2). En todos los casos se aprecia que los valores más altos de los coeficientes de correlación se presentan sin desfase. Es de destacar, también, la alta correlación entre todas las series de datos.

Por otra parte, se observó, además, que los periodos de formación de las bandas están asociados a diversos factores. Así, en la figura 6.5, donde se representan conjuntamente, para todo el periodo de estudio, la variación mensual del porcentaje de otolitos con borde opaco y la del Factor de Condición Relativo (K_n), se advierte que ambas series están correlacionadas. Cada año, los valores más altos, tanto del factor de condición relativo como del porcentaje de otolitos con borde opaco, se registran durante los meses de

Tabla VI.2. Resultados del análisis de correlación cruzada entre las series anuales del porcentaje de otolitos con borde opaco en cada mes.

Desfase (en meses)	Años		
	1988-89	1989-90	1988-90
-5	-0.387		
-4	-0.337		
-3	-0.122	-0.329	
-2	0.301	-0.061	-0.222
-1	0.721	0.430	0.379
0	0.980	0.957	0.947
1	0.729	0.504	0.055
2	0.263	-0.194	-0.312
3	-0.108	-0.206	
4	-0.372		
5	-0.395		

primavera y verano; mientras los más bajos coinciden entre octubre y febrero. También se aprecia una buena relación, aunque con un ligero desfase, entre el porcentaje de otolitos con borde opaco y la temperatura superficial del agua, coincidiendo los mayores porcentajes de otolitos con borde opaco con los valores más altos de temperatura y viceversa (figura 6.6).

Estructura de edades.

Como es sabido, las claves talla-edad constituyen la herramienta básica para los estudios de crecimiento y, por tanto, de ellas dependerán todas las conclusiones que al respecto se obtengan posteriormente. De ahí que, en el caso estudiado, la asignación de los individuos a los grupos de edad se haya realizado con sumo cuidado, considerando los periodos de formación de las bandas y tomando como fecha de nacimiento el 1 de enero, fecha muy conveniente y que

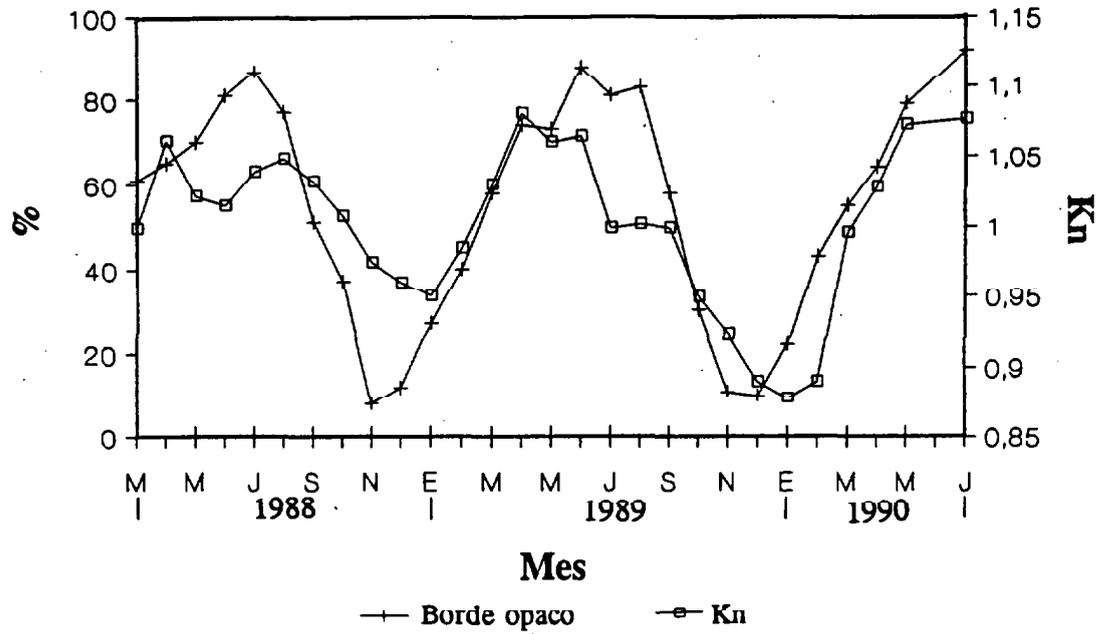


Figura 6.5. Representación conjunta de la variación mensual del porcentaje de otolitos con borde opaco y de la variación mensual del Factor de Condición Relativo (Marzo 1988-Julio 1990).

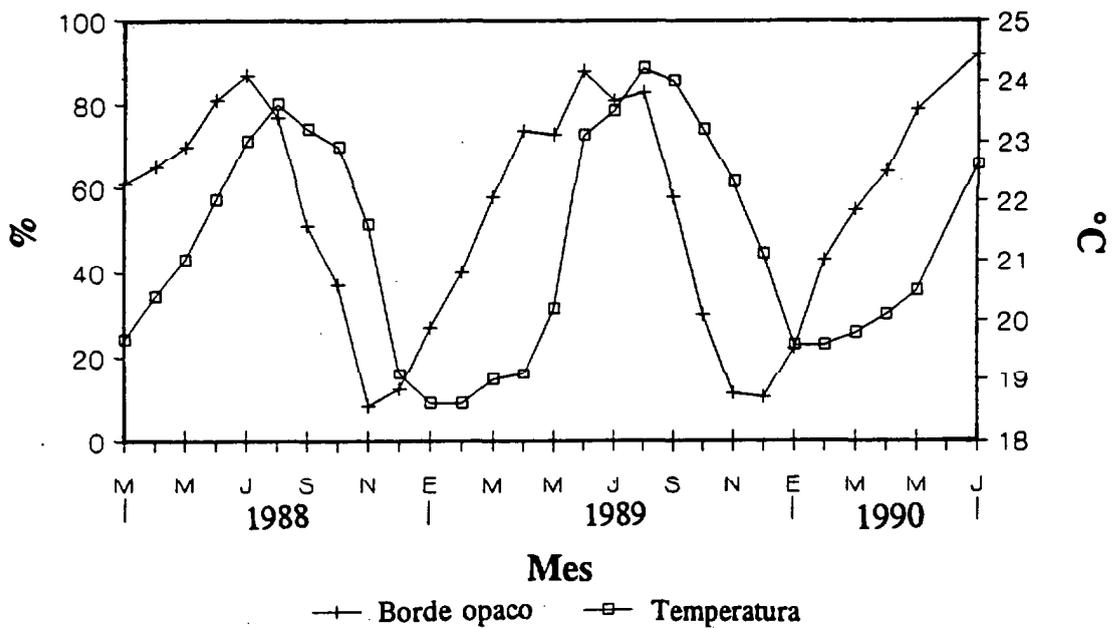


Figura 6.6. Representación conjunta de la variación mensual del porcentaje de otolitos con borde opaco y de la variación mensual de la temperatura del agua (Marzo 1988-Julio 1990).

coincide bien con la época central de freza (ver apartado 3.2).

En las tablas VI.3 a-1 se presentan las claves talla-edad anuales y global para cada sexo y para todos los individuos. En todas ellas se muestran, para cada grupo de edad, la talla media (\bar{x}) con su desviación típica (sd) y el número de otolitos leídos (n).

En ellas se observa que en la mayoría de los casos están representados los grupos de edad de 0 a V años; sin embargo, no todos los años tienen los mismos grupos de edad representados e incluso en algunos años ni siquiera coinciden los grupos representados en ambos sexos. Así, comparando las claves talla-edad anuales obtenidas para todos los individuos sin distinción de sexos, se advierte que el año 1988 presenta un grupo de edad más (clase de edad VII) que los restantes años; no obstante, dicho grupo comprende a un sólo individuo. A su vez, al comparar en cada año las claves talla-edad obtenidas para cada sexo, se observa que en los años 1988 y 1990 las hembras tienen representado un grupo de edad más (clases de edad VII y V, respectivamente) que los machos, aunque también en ambos casos esos grupos están conformados por un sólo individuo. El número de otolitos leídos difiere, también, tanto entre años como, en cada año, entre sexos.

En general se advierte, además, que existe una fuerte desproporción de organismos muestreados entre las distintas clases anuales, apreciándose que los grupos de edad más frecuentes son, generalmente, los de 0 y I años; mientras los grupos de edad mayores son poco frecuentes, especialmente los de IV y más años. La clase de edad 0, a pesar de ser abundante, en ningún caso está bien representada, pues los individuos menores de 14 cm son poco frecuentes. Además, éstos no están representados en ninguna de las claves talla-edad en las que se considera el sexo de los individuos, pues en esas tallas no es posible distinguir entre machos y hembras. Hay que significar, además, la ausencia de ejemplares mayores de 14 cm en el grupo de edad 0 de 1990. Esto se explica, conocida la distribución espacio-temporal de esta especie en las Islas (ver apartado 3.1), porque durante ese año sólo se tomaron muestras durante

Tabla VI.3 a. Clave talla-edad para machos correspondiente al año 1988.

Longitud total (cm)	Machos 1988							
	Clases de edad (años)							
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13								
14	2							
15	9							
16	20							
17	14	1						
18	12	1						
19	7	9						
20	3	29						
21		24						
22		19	1					
23		8						
24		6						
25			2					
26			3					
27			3					
28			1					
29			1					
30				2				
31				2				
32				2				
33						1		
34				1		1		
35						3		
36						1		
37							1	
38								
39							1	
40								
41								
42								
43								
44								
45								
\bar{x}	16.9	20.8	25.9	30.5	34.6	37.1		
sd	1.4	1.4	1.9	1.6	0.9	1.4		
n	67	97	11	7	6	3		

Tabla VI.3 b. Clave talla-edad para hembras correspondiente al año 1988.

		Hembras 1988						
Longitud total (cm)	Clases de edad (años)							
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13								
14	4							
15	7							
16	18							
17	13							
18	13	2						
19	6	7						
20	1	24						
21		35						
22		26						
23		18	3					
24		4	6					
25			6					
26			6					
27			8					
28			4	1				
29			3	6				
30				2				
31				2				
32				3	1			
33				1	1			
34					1			
35					2			
36						2		
37								
38							1	
39								
40								
41								
42								1
43								
44								
45								
\bar{x}	16.8	21.1	26.0	30.5	34.3	36.7		42.1
sd	1.4	1.3	1.8	1.5	1.3	1.0		
n	62	116	36	15	5	3		1

Tabla VI.3 c. Clave talla-edad para todos los individuos correspondiente al año 1988.

		Todos 1988						
Longitud total (cm)	Clases de edad (años)							
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13	5							
14	78							
15	47							
16	60							
17	61	2						
18	40	15						
19	18	30						
20	4	72						
21	1	77						
22		59	1					
23		27	3					
24		12	10					
25		1	11					
26			12					
27			10					
28			7	1				
29			5	8				
30				5				
31				5				
32				3	1			
33				1	2			
34				1	2			
35					4			
36					2	3		
37						2		
38						1		
39						1		
40								
41								
42								1
43								
44								
45								
\bar{x}	16.0	20.7	26.0	30.4	34.6	36.9		42.1
sd	1.7	2.0	1.7	1.4	1.1	1.0		
n	314	295	59	24	11	7		1

Tabla VI.3 d. Clave talla-edad para machos correspondiente al año 1989.

		Machos 1989						
Longitud total (cm)	Clases de edad (años)							
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13								
14	1							
15	4							
16	10							
17	8	5						
18		8						
19		3						
20		3						
21		3						
22		3						
23		1	1					
24		1	3					
25			1					
26			1					
27			1					
28			2					
29				2				
30				4				
31				4				
32				4				
33				1				
34					1			
35					2			
36					1			
37								
38						1		
39								
40								
41								
42								
43								
44								
45								
\bar{x}	16.2	19.4	25.6	30.9	35.0	37.8		
sd	0.8	2.0	1.9	1.3	0.7			
n	23	27	9	15	4	1		

Tabla VI.3 e. Clave talla-edad para hembras correspondiente al año 1989.

Longitud total (cm)	Hembras 1989							
	Clases de edad (años)							
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13								
14								
15	2							
16	8	2						
17		5						
18	2	4						
19	1	10						
20		5						
21		3						
22		4						
23		4	3					
24		2	2					
25			2					
26								
27			1					
28				1				
29				2				
30				3				
31				7				
32				2				
33				2	1			
34								
35					2	1		
36					1	1		
37						1		
38						1		
39								
40								
41								
42								
43								
44								
45								
X	16.5	19.8	24.1	30.9	34.5	36.7		
sd	1.1	2.3	1.4	1.3	1.2	1.4		
n	13	39	8	17	4	4		

Tabla VI.3 f. Clave talla-edad para todos los individuos correspondiente al año 1989.

		Todos 1989						
Longitud total (cm)	Clases de edad (años)							
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII
1								
2								
3								
4	2							
5	1							
6	20							
7	32							
8	20							
9	11							
10								
11								
12	1							
13								
14	2							
15	55							
16	160	2						
17	61	13						
18	14	19						
19	10	29						
20	1	30						
21		28						
22		15						
23		15	5					
24		6	6					
25		1	5					
26			4					
27			3					
28			4					
29				1				
30				4				
31				8				
32				12				
33				6				
34				4		2		
35						1		
36						4		
37						2		
38							1	
39							1	
40							2	
41								
42								
43								
44								
45								
\bar{x}	14.2	20.3	25.3	30.9	34.8	36.9		
sd	4.0	2.1	1.7	1.3	1.1	1.3		
n	390	158	27	35	9	5		

Tabla VI.3 g. Clave talla-edad para machos correspondiente al año 1990.

		Machos 1990						
Longitud total (cm)	Clases de edad (años)							
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13								
14								
15								
16		1						
17		3						
18		5						
19		5						
20		7						
21		4						
22								
23		1						
24			1					
25			1					
26								
27			1					
28			2					
29			1		1			
30					2			
31					3			
32					2			
33								
34					1			
35						1		
36						2		
37								
38								
39								
40								
41								
42								
43								
44								
45								
\bar{x}		19.4	26.6	30.9	35.7			
sd		1.6	2.1	1.4	0.3			
n		26	6	9	3			

Tabla VI.3 h. Clave talla-edad para hembras correspondiente al año 1990.

Longitud total (cm)	Hembras 1990						
	Clases de edad (años)						
	0	I	II	III	IV	V	VI
1							
2							
3							
4							
5							
6							
7							
8							
9							
10							
11							
12							
13							
14							
15							
16							
17							
18		2					
19		2					
20		7					
21							
22		3					
23		1					
24							
25			1				
26			2				
27			3				
28			2				
29			1	2			
30				4			
31				5			
32				1			
33				1	1		
34					2		
35					1		
36							
37					1		
38						1	
39							
40							
41							
42							
43							
44							
45							
x	20.2	26.7	30.7	34.7	37.8		
sd	1.6	1.3	1.5	1.4			
n	15	9	13	5	1		

Tabla VI.3 i. Clave talla-edad para todos los individuos correspondiente al año 1990.

Todos 1990								
Longitud total (cm)	Clases de edad (años)							
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8	1							
9	5							
10	8							
11	5							
12	2							
13								
14								
15								
16		9						
17		18						
18		28						
19		45						
20		39						
21		34						
22		8						
23		6						
24		1	1					
25			4					
26			7					
27			7					
28			4					
29			2	3				
30			1	6				
31				8				
32				4				
33				2		1		
34				1		2		
35						2		
36						2		
37						1		
38							1	
39								
40								
41								
42								
43								
44								
45								
\bar{x}	9.6	19.6	26.5	30.8	35.2	37.8		
sd	0.9	1.7	1.4	1.2	1.0			
n	21	188	26	24	8	1		

Tabla VI.3 j. Clave talla-edad para machos correspondiente a todo el periodo de estudio.

		Machos 1988-90						
Longitud total (cm)	Clases de edad (años)							
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13								
14	3							
15	13							
16	30	1						
17	22	9						
18	12	14						
19	7	17						
20	3	39						
21		31						
22		22	1					
23		10	1					
24		7	6					
25			5					
26			4					
27			2					
28			5					
29			2					
30				5				
31				8				
32				9				
33				6				
34				1	1			
35				2	2			
36					6			
37					4			
38						1		
39						1		
40						1		
41								
42								
43								
44								
45								
\bar{x}	16.7	20.3	26.0	30.8	35.0	37.3		
sd	1.3	1.7	1.9	1.4	0.8	1.2		
n	90	150	26	31	13	4		

Tabla VI.3 k. Clave talla-edad para hembras correspondiente a todo el periodo de estudio.

Hembras 1988-90								
Longitud total (cm)	Clases de edad (años)							
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII
1								
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
11								
12								
13								
14	4							
15	9							
16	26	2						
17	13	5						
18	15	8						
19	7	19						
20	1	36						
21		38						
22		33						
23		23	6					
24		6	8					
25			9					
26			8					
27			12					
28			6	2				
29			4	10				
30			1	9				
31				14				
32				6	1			
33				4	3			
34					3			
35					5	1		
36					1	3		
37					1	1		
38						3		
39								
40								
41								
42								1
43								
44								
45								
\bar{x}	16.7	20.7	25.8	30.7	34.5	36.9		42.1
sd	1.3	1.7	1.8	1.3	1.2	1.1		
n	75	170	53	45	14	8		1

Tabla VI.3 1. Clave talla-edad para todos los individuos correspondiente a todo el periodo de estudio.

Longitud total (cm)	Clases de edad (años)							
	0	I	II	III	IV	V	VI	VII
	1							
2								
3								
4	2							
5	1							
6	20							
7	32							
8	21							
9	16							
10	8							
11	5							
12	3							
13	5							
14	80							
15	102							
16	220	11						
17	122	33						
18	54	62						
19	28	104						
20	5	141						
21	1	139						
22		82	1					
23		48	8					
24		19	17					
25		2	20					
26			23					
27			20					
28			15	2				
29			7	15				
30			1	19				
31				25				
32				13	1			
33				7	5			
34				2	5			
35					10	1		
36					6	4		
37					1	3		
38						4		
39						1		
40								
41								
42								1
43								
44								
45								
\bar{x}	14.8	20.3	25.9	30.7	34.8	37.0		42.1
sd	3.3	1.9	1.7	1.3	1.0	1.1		
n	725	641	112	83	28	13		1

el primer semestre. Las clases de edad IV y mayores, por su parte, tampoco están, comúnmente, bien representadas.

En cuanto a la distribución de tallas en cada grupo de edad, se observa que, en general, es más o menos normal, a excepción de la del grupo 0 del año 1989 que presenta una clara bimodalidad. Téngase en cuenta que ese grupo está conformado por individuos capturados en dos áreas diferentes con sistemas de pesca distintos. Se aprecia, por otro lado, que el espectro de tallas que comprende cada grupo de edad es, en general, relativamente estrecho y, además, se observa que los mayores intervalos corresponden a los grupos más jóvenes. Los valores de dispersión (desviación típica) de las tallas medias de los distintos grupos de edad son, en la mayoría de los casos, bastante bajos y, en general, también muestran una clara tendencia a disminuir hacia los grupos de mayor edad.

De los valores de las tallas medias se deduce que los individuos experimentan el mayor incremento en longitud durante el primer año de vida, decreciendo la tasa posteriormente con la edad. Así, de acuerdo con la clave talla-edad global en la que se sumarizan todas las observaciones y que, por tanto, se puede considerar como representativa en el caso estudiado, se aprecia que en el primer año de vida alcanzan una longitud media de 20.3 cm, en el segundo 25.9 cm, en el tercero 30.7 cm, 34.8 cm en el cuarto año, 37 cm en el quinto y 42.1 en el séptimo. Por otra parte, se observa que los valores medios de talla calculados para las clases de edad I a V no varían significativamente durante los tres años estudiados. Los correspondientes a la clase 0, por la razones ya indicadas, sí mostraron claras diferencias.

Crecimiento.

Sin duda, por su reconocida tradición e importancia y porque sus parámetros son la base de muchos modelos de aplicación en el estudio de las pesquerías, se utilizó el modelo de von Bertalanffy para describir el crecimiento. Es preciso

indicar que el grupo de edad 0, por no estar en ningún caso bien representado, no fue considerado en los ajustes.

En todos los casos, se logró ajustar la curva de crecimiento a los datos con el método empleado. En la tabla VI.4 se muestran, por sexos y para todos los individuos, los valores de los parámetros de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy (L_{∞} , k y t_0) obtenidos para cada año y para todo el periodo de estudio. En cada caso se indican, además, el número de lecturas consideradas (n) y la cantidad de clases anuales presentes (N).

Las curvas teóricas de crecimiento correspondientes a los casos reseñados y construidas, por tanto, empleando los parámetros de la tabla VI.4, se presentan en las figuras 6.7 a-1. En cada una de ellas se representa, además, el valor de la talla media observada por grupo de edad y su desviación típica. En general, en todos los casos que se presentan se advierte que el ajuste es satisfactorio para todos los grupos de edad considerados y, por tanto, existe concordancia entre las tallas observadas y las estimadas a partir de las correspondientes ecuaciones de crecimiento.

En general, los valores de L_{∞} varían en torno a los 50 cm, los de k alrededor de 0.2 y los de t_0 entre 1 y 2 años. Es de destacar, no obstante, que se advierten diferencias en los valores tanto entre sexos como entre años. Así, al comparar, para cada año y para todo el periodo de estudio, los valores estimados para machos y hembras, respectivamente, se aprecia que existen diferencias entre el crecimiento de ambos sexos. Sin embargo, esas diferencias son siempre pequeñas y, además, se observa que ninguno de ambos sexos presenta en todos los casos un crecimiento más rápido que el otro. Por otra parte, cuando se comparan entre años las curvas de crecimiento estimadas tanto para cada sexo como para todos los individuos, también se observan diferencias, aunque en este caso son más acusadas.

Tabla VI.4. Parámetros de la ecuación de von Bertalanffy obtenidos para cada año y para todo el periodo de estudio, por sexos y para todos los individuos, mediante lectura directa de los otolitos.

Año	Machos					Hembras					Total				
	L_{∞}	k	t_0	n	N	L_{∞}	k	t_0	n	N	L_{∞}	k	t_0	n	N
1988	54.77	0.168	-1.84	124	5	55.14	0.160	-2.02	176	6	53.41	0.175	-1.81	397	6
1989	51.28	0.222	-1.13	56	5	51.42	0.204	-1.37	72	5	53.54	0.187	-1.52	234	5
1990	48.16	0.266	-0.93	44	4	46.64	0.260	-1.20	43	5	46.64	0.275	-0.98	247	5
1988-90	51.76	0.203	-1.45	224	5	52.62	0.184	-1.71	291	6	50.69	0.208	-1.45	878	6

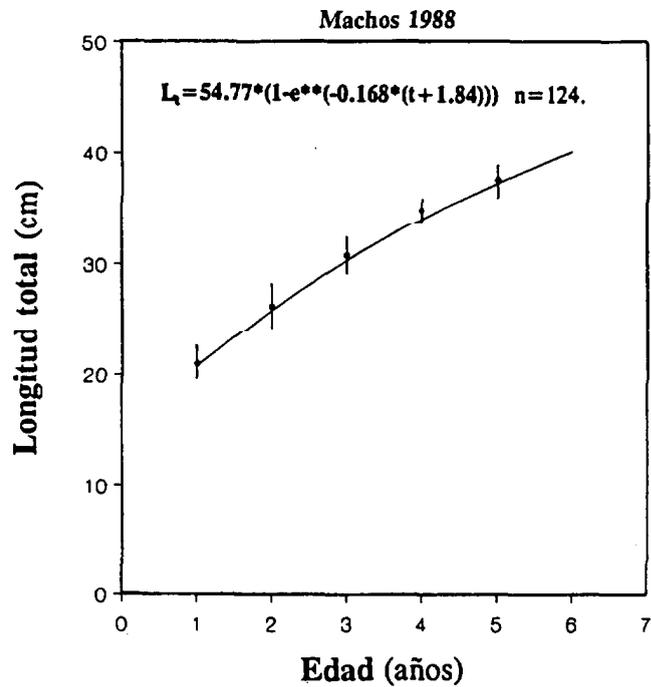


Figura 6.7 a. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para machos correspondiente al año 1988.

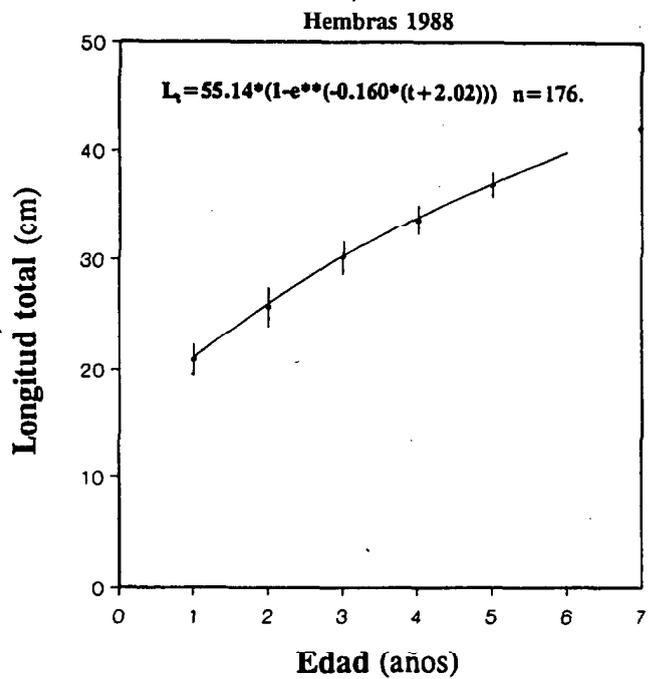


Figura 6.7 b. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para hembras correspondiente al año 1988.

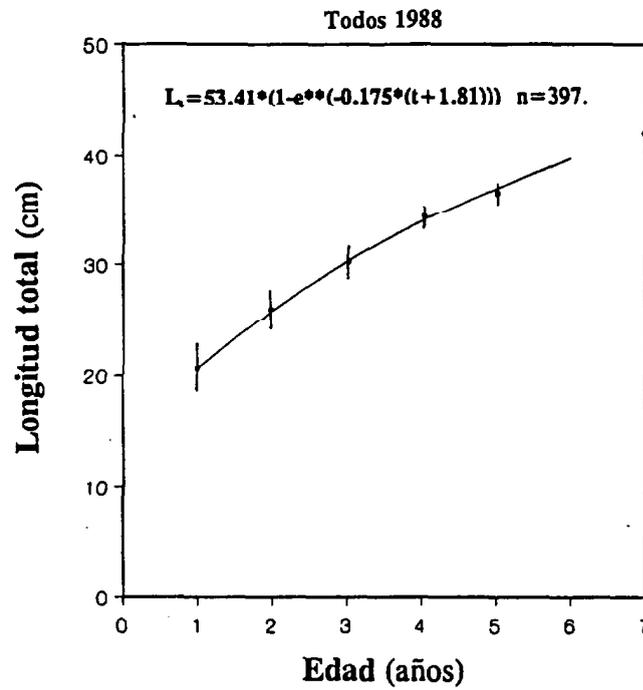


Figura 6.7 c. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para todos los individuos correspondiente al año 1988.

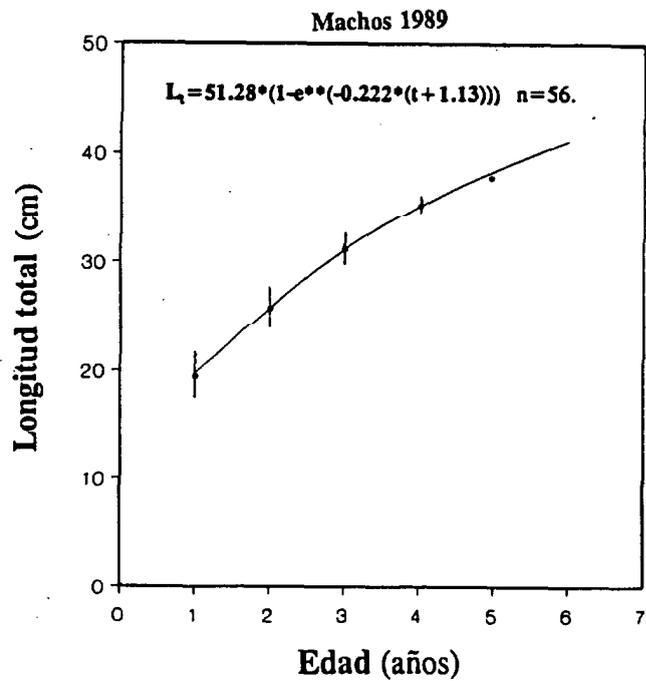


Figura 6.7 d. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para machos correspondiente al año 1989.

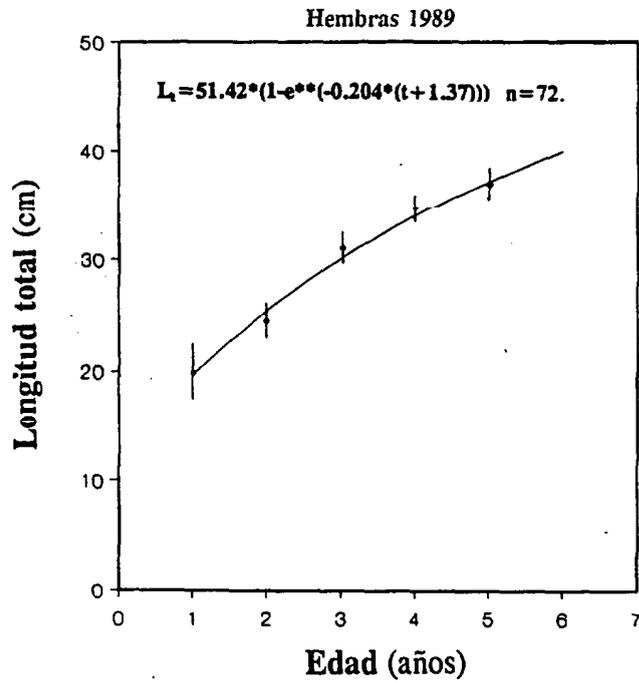


Figura 6.7 e. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para hembras correspondiente al año 1989.

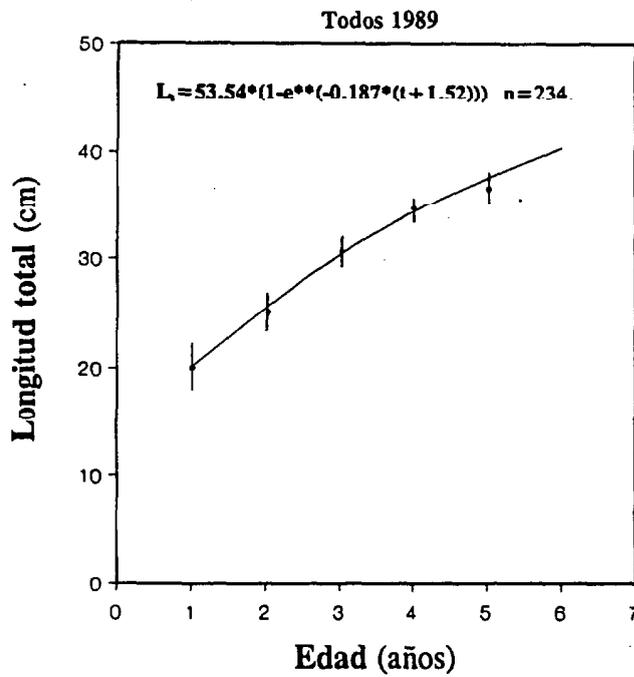


Figura 6.7 f. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para todos los individuos correspondiente al año 1989.

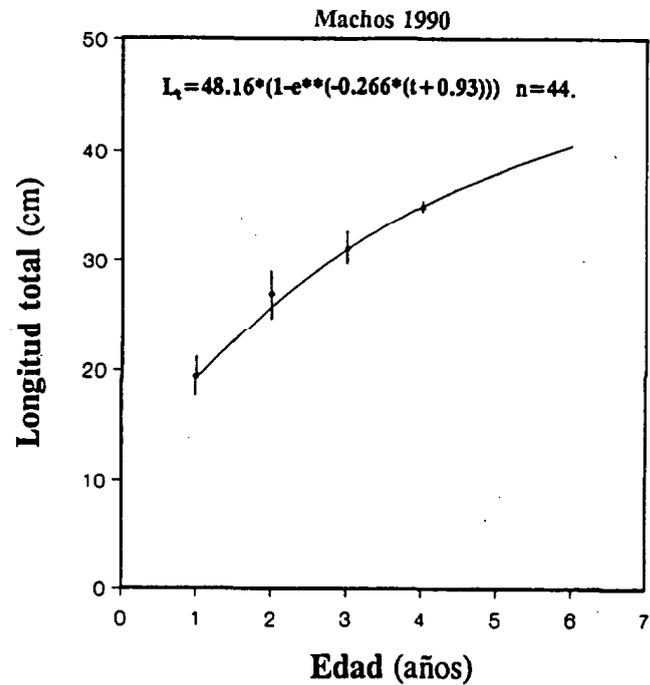


Figura 6.7 g. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para machos correspondiente al año 1990.

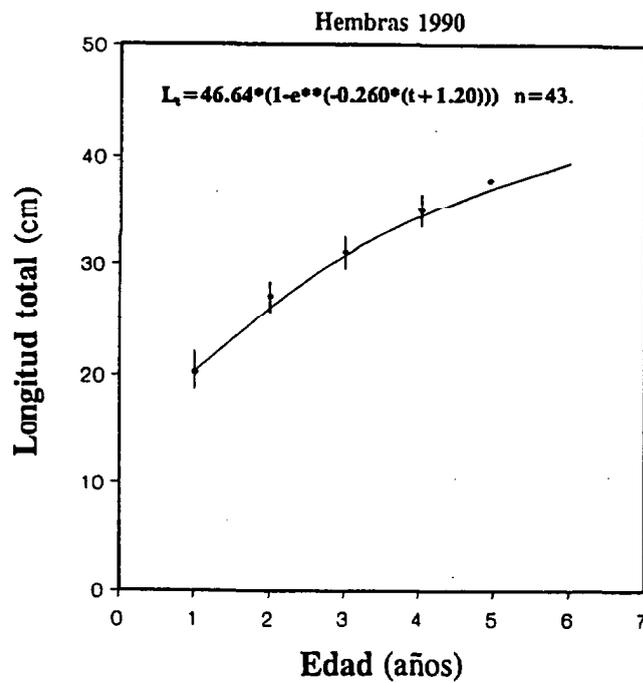


Figura 6.7 h. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para hembras correspondiente al año 1990.

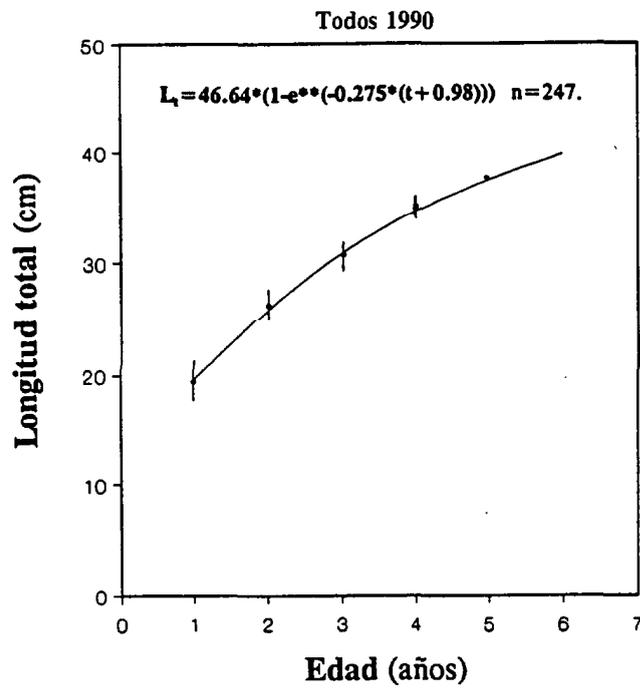


Figura 6.7 i. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para todos los individuos correspondiente al año 1990.

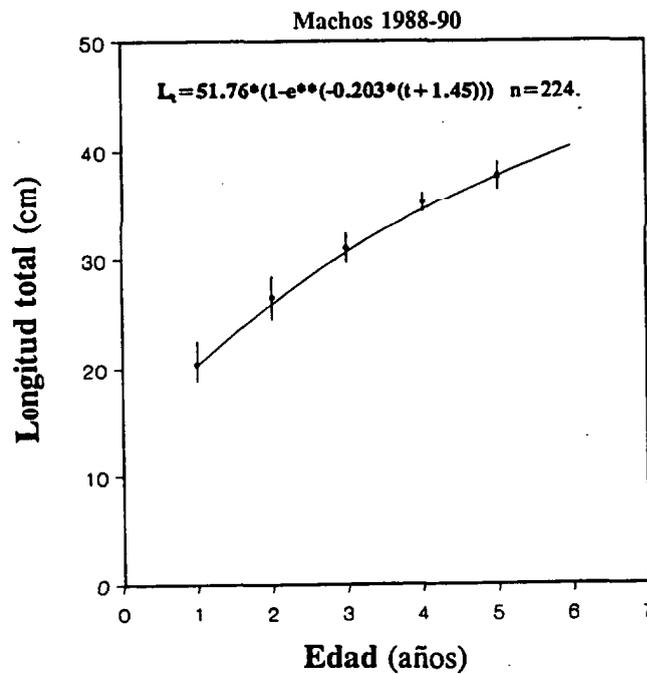


Figura 6.7 j. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para machos correspondiente a todo el periodo de estudio.

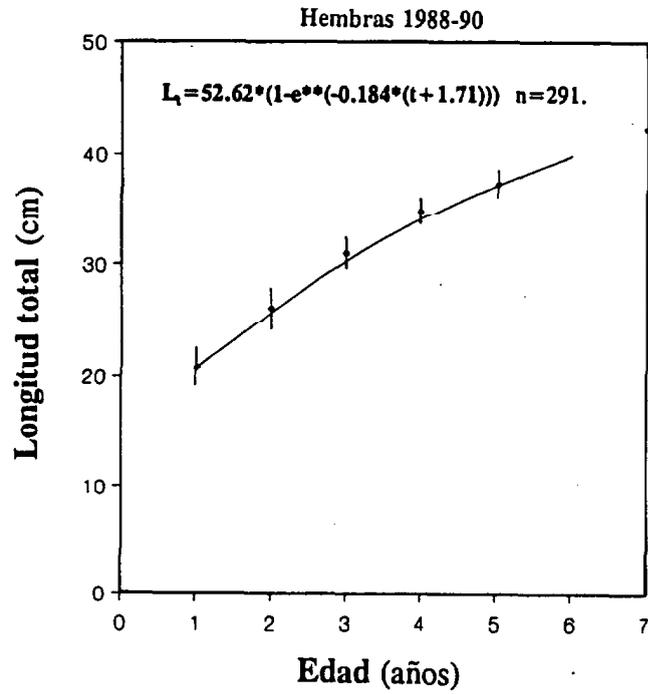


Figura 6.7 k. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para hembras correspondiente a todo el periodo de estudio.

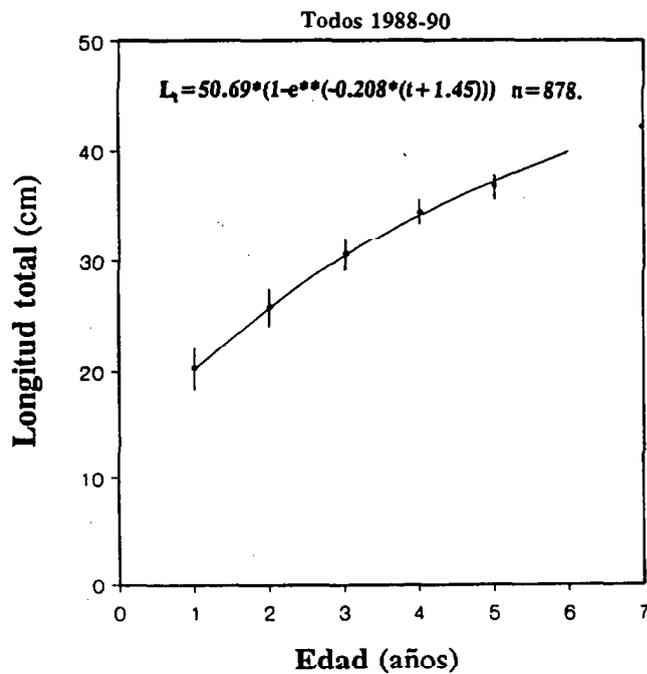


Figura 6.7 l. Curva de crecimiento de von Bertalanffy para todos los individuos correspondiente a todo el periodo de estudio.

Por otra parte, en la tabla VI.5 , donde se entregan los valores de L_{∞} y k obtenidos para *S. japonicus* en diferentes áreas así como los correspondientes valores del índice de actividad del crecimiento (θ), se observa que el crecimiento de esta especie varía bastante dependiendo de la zona geográfica en la que habitan los organismos. En general, se advierte que existen diferencias entre las poblaciones de ambos océanos e incluso, tanto en uno como en otro, los valores de los parámetros de crecimiento varían bastante entre áreas. Así, en el Océano Pacífico se han determinado tasas de crecimiento que van desde 0.24 para la caballa de California (Knaggs & Parrish, 1973) hasta 0.41 para la de Perú (Mendo, 1984) y en el Atlántico desde 0.04 para la caballa del área ICSEAF 1.5 (Morales y Sánchez, 1980) hasta 0.26 para la de Mar del Plata (Argentina) (Castello y Cousscau, 1976). En cuanto a los valores del índice de actividad del crecimiento (θ), cabe indicar que los calculados para las caballas de Mauritania,

Tabla VI.5. Parámetros de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy e índice de actividad del crecimiento para *S. japonicus* en diferentes áreas.

Area	L_{∞}	k	θ	Autor
California	43.6	0.24	2.65	Knaggs & Parrish, 1973
Ecuador	38.4	0.27	2.60	Pizarro de Rodríguez, 1983
Perú	40.6	0.41	2.83	Mendo, 1984
Argentina	44.6	0.26	2.71	Castello y Cousseau, 1976
Sudáfrica	68.0	0.20	2.96	Baird, 1977
ICSEAF 1.5	88.7	0.04	2.49	Morales y Sánchez, 1980
Mauritania	48.8	0.20	2.68	Anonyme, 1986
Marruecos	51.2	0.20	2.72	Martins & Serrano-Gordo, 1984
Islas Canarias	50.7	0.20	2.71	Este estudio

Marruecos e Islas Canarias son similares entre sí (2.68, 2.72 y 2.71, respectivamente) y no difieren mucho del estimado para la caballa de California (2.65). Se observa, además, que los valores mayores de dicho índice corresponden a las poblaciones de Sudáfrica (2.96) y Perú (2.83), mientras el más bajo se registra para la caballa del área ICSEAF 1.5 (2.49).

6.4 DISCUSION

En los estudios de crecimiento de poblaciones de peces resulta fundamental, sin duda, determinar correctamente la edad de los individuos, ya que los datos sobre la edad son básicos para estimar los parámetros de crecimiento. En ese sentido, hay que significar que la determinación de la edad del *S. japonicus* de las Islas Canarias a través de la lectura de los otolitos, se caracterizó por su gran precisión; pues, afortunadamente, bajo las condiciones de lectura establecidas, las bandas de crecimiento se apreciaron en dichas estructuras con bastante claridad, no presentando, en general, dificultades para su interpretación. Además, en el caso estudiado, la determinación de la edad se caracterizó también por su exactitud en cuanto se refiere al acuerdo entre el valor estimado y la edad real. La perioricidad y estacionalidad observadas en la formación de las bandas de crecimiento de los otolitos lo evidencian, habiéndose constatado la formación de dos anillos cada año, uno opaco durante los meses de primavera y verano (marzo-septiembre) y otro hialino en la época invernal (octubre-febrero), correspondientes a los periodos de crecimiento rápido y lento, respectivamente (Van Oosten, 1957). Por lo tanto, para la caballa de las Islas Canarias, tal y como han observado otros autores para poblaciones de esta misma especie que habitan en otras áreas (Fitch, 1951; Habashi & Wojciechowski, 1973; Knaggs & Parrish, 1973; Baird, 1977; Rodríguez-Roda, 1982; Pizarro de Rodríguez, 1983; Martins & Serrano-Gordo, 1984; Aguayo y Steffens, 1986) la lectura de otolitos puede ser utilizada satisfactoriamente como método para la determinación de la edad; pues, afortunadamente, los anillos

formados en esas estructuras presentan un patrón reconocible y asignable a una escala de tiempo regular.

Las causas exactas de los ciclos de crecimiento estacional no son bien conocidas, aunque, como ya se ha indicado, se sabe que están relacionados con cambios fisiológicos inducidos por la influencia de factores tales como temperatura, régimen alimentario y ciclo reproductivo (Pannella, 1980; ICSEAF, 1983; Casselman, 1987; Morales-Nin, 1987; entre otros). En el caso estudiado se ha observado, a este respecto, que la formación de la banda de crecimiento rápido ocurre cuando el alimento es más abundante y la temperatura del agua más alta (marzo-septiembre); mientras la de crecimiento lento se forma en los meses en los que se da el *stress* debido a la reproducción, es menor la disponibilidad de alimento y más baja la temperatura del agua (octubre-febrero). Aunque, sin duda, es muy difícil determinar el efecto de cada uno de esos factores, pues amén de ellos intervienen otros muchos y están todos interrelacionados, su influencia es, no obstante, clara. Alagarwami *et al.* (1969), Baird (1977), Rodríguez-Roda (1982), Seckendorff e Zavala-Camín (1985) y Aguayo y Steffens (1986) también han constatado, para las poblaciones de *S. japonicus* de Japón, Sudáfrica, Golfo de Cádiz, Brasil y Chile respectivamente, que la formación de las bandas de crecimiento en los otolitos está, asimismo, relacionada con esos factores. En el caso la caballa de las Islas Canarias, cabe significar, por otra parte, que durante el periodo estudiado la época de formación de cada uno de los anillos de crecimiento -anillo de crecimiento rápido y anillo de crecimiento lento- coincidió, todos los años, exactamente en los mismos meses. Esto sugiere, por tanto, que los factores que influyen sobre la formación de esos anillos (todos en general, y los mencionados antes, en particular) presentaron, durante ese periodo, una marcada estacionalidad, sin variaciones entre años.

Por otra parte, en lo que a la estructura de edades respecta, cabe significar que, en el caso estudiado, las claves talla-edad obtenidas son muy confiables en cuanto se refiere a los datos que en ellas se presentan, pues, como ya se indicó, la determinación de edades fue exacta y precisa y la asignación de los individuos

a sus respectivos grupos de edad se realizó con cuidado. En general, es de destacar la abundancia de individuos de la clase de edad 0 mayores de 14 cm y de la clase I, así como, por contra, la escasa representación de los de la clase de edad 0 menores de 14 cm y de las clases II y mayores. Esto obedece, más que nada, a la estrategia de muestreo. Dada la distribución espacio-temporal que presenta la caballa de las Islas Canarias (ver apartado 3.1), la escasa abundancia tanto de organismos de la clase 0 menores de 14 cm como de las clases II y mayores, se explica, principalmente, porque las pescas comerciales -único medio disponible para la obtención de muestras- se realizan, en su gran mayoría, sobre la plataforma insular, en el área relacionada con el cambio brusco de pendiente (área principal de pesca). Son, en consecuencia, los individuos jóvenes de los grupos de edad 0, mayores de 14 cm, y I los que sostienen, básicamente, la pesquería de caballa en las Islas. Respecto a las edades mayores, es preciso significar que aunque en este trabajo no se hayan encontrado individuos de más de 7 años (42.1 cm), se sabe que existen (J. González-Pajuelo, comunicación personal). En este sentido, cabe apuntar que entre las muestras obtenidas se dispuso de un ejemplar de 47.5 cm cuya edad no fue posible determinar dada la dificultad para interpretar sus anillos de crecimiento. En otras áreas, algunos autores han reportado ejemplares de *S. japonicus* de hasta 10 años de edad (Castello y Cousseau, 1976; Anonymous, 1979, citado por Schaefer, 1980; Aguayo y Steffens, 1986).

Cabe destacar, por otro lado, que los valores de talla media por clase de edad fueron, en general, muy coherentes y coincidieron bien con los estimados, utilizando el mismo método, por Habashi & Wojciechowski (1973) y Martins & Serrano-Gordo (1984) para la caballa de Mauritania y Marruecos, respectivamente. Esto indica que el crecimiento de los individuos de los *stocks* de esas poblaciones vecinas, incluyendo la de las Islas Canarias, es similar (más adelante se establecen comparaciones entre los parámetros de crecimiento obtenidos por diferentes autores en diversas áreas para esta especie) y, además, pone de manifiesto la uniformidad de criterios entre los distintos autores en la interpretación de las bandas de crecimiento, evidenciando así la confiabilidad del método de determinación de edades.

Los valores de talla media por edad mostraron con claridad que los individuos de esta especie en las Islas experimentan durante su primer año de vida un gran incremento en longitud, decreciendo la tasa luego con la edad. Esto, sin duda, debe tener un carácter adaptativo, ya que los individuos, por su posición en la cadena trófica, están sometidos a la acción de un gran número de depredadores y, por tanto, han de adoptar una estrategia vital de rápido crecimiento que les permita alcanzar la madurez sexual con prontitud. Además, este rápido crecimiento en las fases más tempranas les confiere a los individuos una mayor eficiencia natatoria para escapar a la predación, así como para actuar sobre sus presas, en especial cuando se tratan de peces. Esta estrategia es característica de la especie, pues en todos los estudios de edad y crecimiento de *S. japonicus* se ha observado que los individuos durante su primer año de vida logran el mayor incremento en largo (Aikawa, 1937; Fitch, 1951; Alagarwami *et al.*, 1969; Habashi & Wojciechowski, 1973; Knaggs & Parrish, 1973; Staicu et Maxim, 1974; Castello y Cousseau, 1976; Baird, 1977; Rodríguez-Roda, 1982; Anonyme, 1983; Kotlyar & Abramov, 1983; Pizarro de Rodríguez, 1983; Martins & Serrano-Gordo, 1984; Mendo, 1984; Aguayo y Steffens, 1986; Dawson, 1986; entre otros).

Se ha observado en el caso estudiado, por otra parte, que la dispersión de los valores de la talla media en las distintas edades son siempre bastante bajos y, en general, tienden a disminuir hacia los grupos de mayor edad. Sin duda, esa baja variabilidad también pone de manifiesto la fiabilidad del método y sugiere que, para la especie estudiada, la tasa de crecimiento no varía fuertemente. Dado, además, que la dispersión es menor en los grupos de edad mayores, cabe pensar que el crecimiento tiende a regularizarse a medida que envejecen los individuos. Esto parece indicar, pues, que cuanto más jóvenes son los individuos, la respuesta a una variación externa es más fuerte, o sea, que son más susceptibles a cualquier cambio.

Por otro lado, en lo que se refiere a la descripción del crecimiento, es preciso indicar, en líneas generales, que la curva de von Bertalanffy representa bien el crecimiento de los individuos tras su primer año de vida; sin embargo, no

describe fielmente las primeras fases de desarrollo. Nótese que los valores de t_0 son siempre muy bajos (tabla VI.4) y, en consecuencia, las edades a partir de las cuales toman valores positivos corresponden a tallas relativamente grandes. Este problema es propio de la curva de von Bertalanffy, que se ha mostrado incapaz de describir el crecimiento en edades tempranas. Según Yamaguchi (1975), la curva de crecimiento en el periodo inicial de la vida de los peces es del tipo sigmoideo, con un punto de inflexión y, por tanto, la curva de von Bertalanffy es incapaz de describirlo.

En general, cabe indicar que tanto los valores de longitud asintótica como de tasa de crecimiento son bastante razonables. Así, el valor de L_∞ estimado para todos los individuos durante el periodo de estudio (50.69 cm) es muy coherente con lo que cabía esperar, teniendo en cuenta el valor de la longitud máxima observada (47.5 cm). Se estima, no obstante, que hubiera sido importante aumentar el número de otolitos correspondientes a individuos de tallas extremas, pues, se apreció una desproporción de organismos muestreados entre las distintas clases anuales.

Es de destacar aquí, además, que los valores de los parámetros de crecimiento mostraron diferencias tanto entre sexos como entre años. En cuanto a las diferencias observadas entre los valores de los parámetros de crecimiento de machos y hembras, en cada año y en todo el periodo de estudio, cabe indicar que es posible que sean debidas a las características de las muestras. Téngase en cuenta que el número de otolitos y/o el número de grupos de edad representados fueron diferentes para ambos sexos tanto en cada año como en todo el periodo de estudio y, como es sabido, ese desigual muestreo constituye un factor de sesgo considerable. Además, en algunos casos el número de otolitos se puede considerar insuficiente. Por tanto, es muy probable que sean esas las causas de las diferencias entre el crecimiento de ambos sexos más que la influencia de factores medioambientales y/o genéticos. En este sentido, es importante significar que, en el caso estudiado, tanto los machos como las hembras están sometidos a los mismos factores ambientales. También es importante tener en cuenta que los individuos de ambos sexos alcanzan la madurez a la misma talla

(edad) (ver apartado 3.2). Cabe apuntar al respecto, además, que para esta especie no se tienen referencias en cuanto al mayor crecimiento de los individuos de uno u otro sexo.

Por lo que respecta a las diferencias observadas entre años, tanto para cada sexo como para todos los individuos, es muy probable también que sean producto de las características de las muestras. En este sentido, hay que significar que el número de clases de edad representadas en cada año fue desigual tanto para cada sexo como para todos los individuos. Además, en esos casos, el tamaño de muestra (número de otolitos) fue notablemente distinto; de ahí, por tanto, que las diferencias entre las curvas correspondientes fueran también acusadas. Hay que tener en cuenta, además, que en el año 1990 sólo se muestreó durante el primer semestre. Sin duda, pues, estas razones justifican de sobra las diferencias interanuales observadas; no obstante, no se descarta la influencia de los factores ambientales y/o antrópicos. Incluso no se desestima que exista crecimiento diferencial entre cohortes; es decir, que los organismos nacidos en un año manifiesten un crecimiento distinto a los nacidos en otros años (téngase en cuenta que la estimación de una clave talla-edad por año calendario de muestreo involucra varias cohortes). Por tanto, a fin de establecer si las diferencias interanuales son debidas únicamente a las características de las muestras, se considera que estos resultados necesitan ser confirmados.

Por otra parte, en cuanto a las diferencias observadas en el crecimiento de *S. japonicus* en las diversas zonas geográficas comparadas, incluyendo las Islas Canarias, cabe indicar que, dada la cantidad de factores que pueden influir, resulta muy difícil establecer las causas que las justifiquen. Es posible que tales diferencias sean debidas a factores genéticos y/o ambientales e incluso a otros tales como cantidad y calidad del alimento disponible, eficiencia ecológica de la población, depredación, competencia o presión pesquera. Tampoco se descarta que sean debidas a la metodología empleada en la estimación de los parámetros o, incluso, a las características de las muestras (fecha de muestreo, profundidad, composición de edades, ...).

Aún cuando, como se ha indicado, el crecimiento varía bastante en general de unas localidades a otras, es de destacar que para las caballas de las Islas Canarias (este estudio), Mauritania (Anonyme, 1983) y Marruecos (Martins & Serrano Gordo, 1984) se han obtenido curvas de crecimiento muy similares. Téngase en cuenta que estas localidades del noroeste Africano están ligadas entre sí por la dinámica oceanográfica (Molina y Laatzén, 1986, 1989) y, de alguna manera, esto ha de reflejarse en el crecimiento de los individuos. No se descartan incluso posibles relaciones genéticas entre los *stocks* de esas localidades vecinas. Cabe señalar, además, que los valores del índice de actividad del crecimiento (θ) obtenidos para esta especie en esas localidades no difieren mucho del observado para la misma en aguas de California (Knaggs & Parrish, 1973). En este sentido, hay que tener en consideración la posible influencia de áreas con condiciones similares: Corriente de Canarias y de California. Por cuanto se refiere a las curvas de crecimiento estimadas en aguas de Sudáfrica y Perú para *S. japonicus*, a las cuales corresponden los mayores valores del índice de actividad del crecimiento (θ), las diferencias respecto a las demás áreas comparadas pueden ser atribuidas a sus condiciones mucho más productivas. En cuanto a los parámetros de crecimiento dados por Morales y Sánchez (1980) para el *S. japonicus* de la división 1.5 de ICSEAF, que son exageradamente diferentes a los restantes y para los que el valor del índice de actividad del crecimiento (θ) es con diferencia el menor de los comparados, es preciso reseñar que han de ser tomados con mucha cautela. En este sentido, los propios autores indicaron que para estimar el crecimiento sólo dispusieron de individuos pertenecientes a los grupos de edad mayores (IV-VIII) y, por tanto, al faltar la primera parte de la curva se produjo una cierta desviación.

Para concluir, cabe apuntar que las aseveraciones realizadas en este capítulo se refieren a la muestra con la que se han efectuado los análisis, que sólo puede considerarse representativa de la población pescable. Esto, sin embargo, no debe entenderse, ni mucho menos, como una falta de validez a lo aquí expuesto, pues la principal fuente de información y base de los trabajos son, sin duda, los muestreos de desembarque (Holden & Raitt, 1974; Ricker, 1975).

**VII. DETERMINACION DEL CRECIMIENTO
A TRAVES DEL ANALISIS DE FRECUENCIAS
DE TALLA**

7.1 INTRODUCCION

Como es sabido, los métodos de análisis de frecuencias de talla son de gran utilidad en el estudio del crecimiento de las poblaciones naturales de peces, en especial de aquellas cuyos individuos presentan un crecimiento rápido y su época de nacimiento abarca un periodo de tiempo corto (Lux, 1971; Jearld, 1983; Royce, 1984; Casselman, 1987; MacDonald, 1987; Morales-Nin, 1987 entre otros).

Los métodos de análisis de frecuencias de talla han sido empleados desde finales del siglo pasado, concretamente desde 1891, año en que el biólogo danés C. G. John Petersen aportó dos técnicas básicas en el desarrollo de los mismos: el 'Método de Petersen' (*sensu stricto*) y el denominado en la actualidad 'Análisis de Progresión Modal' (Pauly & David, 1980; Pereiro, 1982; Jearld, 1983; Royce, 1984; Casselman, 1987; Pauly, 1987; entre otros). Desde entonces, numerosos autores han desarrollado métodos de análisis de frecuencias de talla más sofisticados, aunque todos ellos basados en las técnicas fundamentales mencionadas (Harding, 1949; Cassie, 1954; Tanaka, 1956; Hasselblad, 1966; Bhattacharya, 1967; McNew & Summerfelt, 1978; MacDonald & Pitcher, 1979; Schnute & Fournier, 1980; Pauly & David, 1981; Sheperd, 1987; Fournier *et al.*, 1990; entre otros).

Cabe significar que estos métodos, a pesar de presentar ciertas limitaciones y no ser tan precisos como otras técnicas de determinación del crecimiento, constituyen una herramienta muy útil; pues, son fáciles de manejar, utilizan datos básicos y su aplicación es rápida y nada costosa. De ahí, por tanto, que su uso haya sido impulsado por diversas organizaciones internacionales en los países en desarrollo. Además, estos métodos son, a menudo, empleados para validar los resultados de edad y crecimiento estimados en base a las estructuras calcificadas (Brothers, 1983; Casselman, 1987; Morales-Nin, 1987; entre otros).

En el caso de la especie estudiada, sin embargo, se conocen muy pocos

trabajos en los que haya hecho uso de estas técnicas para determinar su crecimiento. Entre ellos, cabe destacar, sin duda, el realizado por Morales-Nin (1988), quien consideró la aplicabilidad del análisis de frecuencias de talla para el estudio del crecimiento de *S. japonicus* en aguas de Ecuador. Mendo (1984), Aguayo y Steffens (1986) y Dawson (1986) también han empleado distintos métodos de análisis de frecuencias de talla para determinar el crecimiento de esta especie en aguas de Perú, Chile y Ecuador, respectivamente.

En el presente capítulo se considera, pues, la aplicabilidad de los métodos de análisis de frecuencias de talla para el estudio del crecimiento de la caballa del Archipiélago canario.

7.2 MATERIAL Y METODOS

Como se indicó en el capítulo segundo, la longitud total fue medida en 4.010 ejemplares de caballa tomados al azar, con frecuencia casi quincenal, de las capturas comerciales desembarcadas en los diversos puntos de muestreo durante el periodo de estudio (Marzo 1988-Julio 1990). Dicha medida fue tomada siguiendo las pautas descritas en el mencionado capítulo.

Las tallas de los ejemplares medidos fueron agrupadas en intervalos de longitud de 1 cm y sus frecuencias se distribuyeron por meses (tabla VII.1). A las frecuencias de talla así distribuidas y expresadas en porcentajes les fueron, entonces, aplicados diversos métodos de análisis. Cabe indicar que los aspectos y características generales de esas distribuciones fueron analizados con detalle en el capítulo tercero (ver apartado 3.1), por lo que en éste no se insistirá más sobre ello.

En primer lugar, se separaron los componentes normales correspondientes a clases de edad de cada distribución mensual de frecuencias de talla. Para ello se

aplicó el método de Bhattacharya (1967), que utiliza las diferencias de los logaritmos de las frecuencias de talla de dos clases consecutivas para obtener una serie de líneas rectas correspondientes a los componentes de la curva de Gauss y a partir de las cuales se obtienen la longitud media y su desviación típica. Se consideró, para los cálculos, cada una de las distribuciones mensuales de frecuencias de talla y se empleó el programa MPA (Gayanilo *et al.*, 1989), que provee un índice de separación, cuyo valor ha de ser mayor que 2 (valor crítico) para que la diferencia entre grupos sea significativa. Las tallas modales mensuales obtenidas se hicieron corresponder a distintos grupos de edad, teniendo en cuenta las longitudes medias mayoritarias por clase de edad halladas por lectura de otolitos (ver apartado 6.3).

Seguidamente, se estimó la longitud asintótica (L_{∞}) de la ecuación de von Bertalanffy (Beverton & Holt, 1957) a través del método de Wetherall *et al.* (1987), que determina dicho parámetro a partir de la relación lineal que existe entre la talla media de la captura superior a la talla de reclutamiento total y esta talla. Para ello se empleó el programa ELEFAN II (Gayanilo *et al.*, 1989).

Por último, se ajustó, mediante el método de Pauly & David (1981), una curva de crecimiento a las clases modales de las distribuciones mensuales de frecuencias de talla correspondientes a todo el periodo de estudio. Dicho método consiste, fundamentalmente, en reestructurar las frecuencias de talla a fin de enfatizar los picos modales y sobre las distribuciones obtenidas 'trazar' curvas de crecimiento para seleccionar la que pasa por mayor número de picos. Para esto se utilizó el programa ELEFAN I (Gayanilo *et al.*, 1989) que utiliza una forma modificada de la ecuación de von Bertalanffy que incluye oscilaciones estacionales (Pauly & Gaschütz, 1979):

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)} + (Ck / 2\pi) \sin(2\pi(t-t_s)))$$

siendo: $t_s = WP + 0.5$; donde WP es el punto de mínimo crecimiento. C es la amplitud de la oscilación y el resto de los parámetros del crecimiento son los de la ecuación de von Bertalanffy. El programa provee, también, un índice de

Tabla VII.1. Frecuencias de talla estudiadas.

Longitud total (cm)	Fecha (mes/año)									
	3/88	4/88	5/88	6/88	7/88	8/88	9/88	10/88	11/88	12/88
1										
2										
3										
4										
5										
6										
7										
8										
9										
10										
11										
12										
13				6						
14				70	6	24			2	
15				42	15	64	13		63	2
16				2	32	47	33	13	49	6
17		1		1	15	24	48	19	19	4
18	2	1	22	2	6	10	56	21	8	6
19	9	1	24	25	9	4	26	31	2	4
20	39	4	39	60	18	2	13	23	2	1
21	41	31	38	40	35	10	2	19	5	1
22	22	22	47	18	40	14	4	17	2	2
23	12	7	28	6	19	11	6	3	9	1
24	1	3	17	4	4	1		2	3	1
25	2	8	6		1			4	3	
26	1	8	14	1			1	3	2	
27	1	3	5					2		
28		5	4							
29		9	4					1		
30		3	4							
31	1	4	2							
32		1	2							
33		1	2							
34		1	1							1
35		1	1					1		1
36		1	1							5
37			1							2
38										1
39										1
40										
41										
42								1		
43										
44										
45										
46										
47										
48										
49										
50										

Tabla VII.1. (Continuación 1).

Longitud total (cm)	Fecha (mes/año)									
	1/89	2/89	3/89	4/89	5/89	6/89	7/89	8/89	9/89	10/89
1										
2										
3										
4		2								
5		1								
6		20								
7		32								
8		20								
9		11								
10										
11										
12		1								
13										
14										
15						5	23	68	8	4
16	21	12				2	37	40	78	136
17	60	33	4	26		5	9	13	40	87
18	8	25	38	46	1	13		9	30	10
19	5	19	37	19	3	18		5	8	1
20	3	9	38	16	7	25		3	1	
21	1	4	21	15	3	35	1	3	1	
22		2	8	4	6	21	2	3		
23	4		6	2	3	11	2	5		
24	3	4	5	2	2	2	1	4		
25			5	3	1	2		4		
26		1		1		2		1		
27			2	1	2	2		1		
28		1	1	2	1	1		1		
29		1	1	2						
30			1	3	2	3				
31		1		9	4	2				
32		2		4	1					
33				7		2		1		
34				1						
35			1	4						
36				4						
37				1						
38				2						
39			1	1						
40										
41										
42										
43										
44										
45										
46										
47										
48										
49										
50										

Tabla VII.1. (Continuación 2).

Longitud total (cm)	Fecha (mes/año)								
	11/89	12/89	1/90	2/90	3/90	4/90	5/90	6/90	7/90
1									
2									
3									
4									
5									
6									
7									
8							1		
9							5		
10							8		
11							5		
12							2		
13									
14									
15	4	8							
16	46	54	24	3					
17	24	27	70	28					
18	5	8	34	40	2				
19	1	3	9	40	31		2		
20		8		11	37		5		9
21		7		7	8		4		31
22		5		1	2		2		4
23		5		1	2		3		2
24		1					1		1
25							1		1
26						1	1		
27		1				2	2		2
28						3			3
29	1					3			2
30						2	5		4
31						1	4		4
32			1	1			3		4
33			2				2		5
34			1				6		
35							5		1
36							2		
37							3		1
38		1					1		
39									
40									
41									
42									
43									
44									
45									
46									
47									
48		1							
49									
50									

ajuste, R_n .

Es conveniente tener en cuenta que el programa asume que: 1) las muestras son representativas de la población, 2) las diferencias en longitud son debidas principalmente a diferencias en la edad, 3) el crecimiento es similar cada año; es decir, no hay factores que introduzcan cambios notables en el crecimiento entre años, y 4) la ecuación de von Bertalanffy de crecimiento estacional oscilatorio proporciona una aproximación apropiada para describir el crecimiento de los peces (Pauly & David, 1981; Gayanilo *et al.*, 1989).

Para la curva obtenida se calculó el valor del índice de actividad del crecimiento (θ) (Pauly & Munro, 1984), a fin de establecer comparaciones entre esa curva y la estimada por lectura directa de los otolitos en el capítulo anterior. La expresión de dicho índice puede encontrarse en el apartado 6.2.

En todos los casos los análisis fueron realizados en un ordenador HEWLETT PACKARD modelo Vectra 286/12.

7.3 RESULTADOS

Tallas modales.

Las longitudes medias correspondientes a clases modales obtenidas para cada mes mediante el método de Bhattacharya (1967) se muestran, con sus desviaciones, en la tabla VII.2. Como se puede observar en ella, dicho método permitió discriminar en un mes hasta seis clases modales (Mayo 1990); sin embargo, en la mayoría de los meses, principalmente en los de verano y otoño, sólo se identificaron dos modas, e incluso en algunos tan sólo una.

Las tallas modales corresponden a los grupos de edad de cero a cinco años.

Tabla VII.2. Clases modales obtenidas por el Método de Bhattacharya (1967) en cada mes (Marzo 1988-Julio 1990).

Mes	Clases modales (cm)					
	0	1	2	3	4	5
03/88		20.9 (1.1)	25.3 (0.6)			
04/88		21.6 (0.8)	25.5 (1.0)	29.2 (1.4)	33.7 (1.3)	
05/88		21.2 (1.9)	26.3 (0.5)	29.5 (1.2)	32.8 (1.0)	35.9 (0.7)
06/88	14.4 (0.6)	20.8 (1.0)				
07/88	15.9 (1.1)	21.3 (1.4)				
08/88	15.5 (1.0)	21.8 (0.9)				
09/88	17.4 (1.4)	23.0 (0.6)				
10/88	18.7 (2.0)	25.0 (1.3)				
11/88	15.8 (0.7)	23.0 (2.3)				
12/88	17.2 (1.4)	22.7 (1.5)				36.1 (0.6)
01/89		16.9 (0.6)				
02/89	7.7 (0.9)	18.0 (1.8)				
03/89		19.7 (1.2)	24.1 (1.4)	29.6 (2.6)		
04/89		18.2 (1.8)	24.4 (1.2)	30.9 (2.0)	35.5 (0.9)	37.5 (0.6)
05/89		21.1 (1.6)	26.5 (1.2)	30.8 (0.7)		
06/89	14.5 (1.0)	20.6 (1.9)	26.7 (1.1)	29.5 (1.5)		
07/89	15.7 (0.7)	22.5 (1.2)				
08/89	14.5 (1.3)	23.2 (1.2)	28.2 (2.3)			
09/89	16.3 (0.6)					
10/89	16.4 (0.5)					
11/89	16.5 (0.7)					
12/89	16.7 (1.0)	22.5 (0.8)				
01/90		17.2 (0.9)			33.0 (0.8)	
02/90		18.7 (1.2)	23.5 (1.3)			
03/90		20.0 (0.8)				
04/90				28.5 (1.7)		
05/90	10.2 (1.1)	21.1 (1.7)	25.8 (1.5)	29.5 (2.1)	34.4 (0.7)	36.6 (0.8)
07/90		20.9 (0.5)	28.0 (1.1)	31.6 (2.0)		

Las asignadas a la clase de edad 0 fueron discriminadas, principalmente, a partir del mes de junio de cada año, con la excepción de dos grupos, de modas 7.7 y 10.2 cm, correspondientes a ejemplares muy jóvenes capturados con *chinchorro*

desde la orilla de la Playa de San Cristóbal en Febrero de 1989 y Mayo de 1990, respectivamente. Por lo que se refiere a las modas correspondientes al grupo de un año de edad, éstas fueron discriminadas, en general, en todos los meses estudiados; mientras las de las clases II y mayores se identificaron, de forma casi exclusiva, durante los primeros meses de cada año. Cabe destacar, además, que, en líneas generales, es posible seguir de manera aproximada la evolución de las modas a través de los meses del año, en especial las correspondientes a las clases de edad más jóvenes.

Cabe señalar, por otra parte, que los valores de dispersión (desviación típica) de las longitudes modales son, en general, bastante bajos y tienden a disminuir hacia las clases de mayor edad.

Hay que significar, finalmente, que la separación de las clases modales por medio del método de Bhattacharya (1967) no resultó, en general, problemática. En todos los casos, el valor del índice de separación fue mayor que el valor crítico.

. Longitud asintótica.

El valor de la longitud asintótica (L_{∞}) obtenido mediante el método de Wetherall *et al.* (1987) fue de 49.12 cm. Este valor se utilizó como primer estima de L_{∞} en el posterior y último análisis.

. Crecimiento.

En la tabla VII.3 se entregan los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy de crecimiento estacional oscilatorio estimados mediante el método de Pauly & David (1981). Los valores de C y WP indican estacionalidad del crecimiento.

Tabla VII.3. Parámetros de la ecuación de von Bertalanffy de crecimiento estacional oscilatorio obtenidos para todo el periodo de estudio mediante el método de Pauly & David (1981).

L_{∞}	k	C	WP
49.22	0.22	0.44	0.9

La curva de crecimiento no presentó un ajuste muy alto, $R_n=0.245$ (R_n es un índice parecido al coeficiente de correlación, y cuanto más cercano a 1 sea su valor mayor variación estará explicada por el modelo).

El valor del índice de actividad del crecimiento (Pauly & Munro, 1984) para la curva obtenida fue $\theta=2.72$.

7.4 DISCUSION

La aplicabilidad de los métodos de análisis de frecuencias de talla depende, sin duda, de la estructura de los datos.

En el caso estudiado, se ha observado que las distribuciones de frecuencias de talla están afectadas por la estrategia de muestreo. Como ya se ha indicado (ver apartado 3.1), lo que ocurrió en realidad fue que, de las diversas áreas que ocupan las caballas a largo de su vida, tan sólo uno -donde únicamente se encuentran ejemplares de tallas medias (17-25 cm) de manera permanente- fue

muestreado con regularidad, ya que las pescas comerciales constituyeron el único medio disponible para la obtención de muestras. No obstante, a pesar de que en esa zona, denominada área principal de pesca y localizada sobre la plataforma insular (en la zona relacionada con el cambio brusco de pendiente), sólo vivan permanentemente ejemplares de esas tallas, durante el invierno y la primavera también se encuentran individuos mayores, a causa de las migraciones que éstos realizan en relación con los periodos de maduración sexual. Por otra parte, además, los ejemplares de tallas menores ingresan en esa zona a mediados de cada año (14 cm de talla, aproximadamente), tras migrar desde aguas muy costeras donde habitan durante los primeros meses de vida. En el caso estudiado, por tanto, a pesar del sesgo en el muestreo, el estudio del crecimiento en base a las series de frecuencias de longitudes fue posible gracias a la presencia en el área principal de pesca de esos individuos de tallas extremas durante determinados periodos del año.

Así pues, para la caballa de las Islas Canarias, el método de Bhattacharya (1967) ha ofrecido buenos resultados. Cabe significar al respecto, que, en general, éstos concuerdan muy bien con los estimados por lectura directa de los otolitos. En este sentido, es preciso indicar que las tallas modales obtenidas para cada mes por el método de Bhattacharya (1967) son similares a las longitudes medias por grupo de edad obtenidas por interpretación de las marcas presentes en los otolitos y entran dentro del margen de variación observado para éstas (ver apartado 6.3). El número de grupos de edad determinados por ambos métodos no coincide, habiéndose detectado uno más (grupo de edad VII) por lectura de otolitos; no obstante, dicho grupo está constituido por un sólo individuo y, por tanto, dada su bajísima representatividad en la muestra, no fue posible su discriminación con la técnica de análisis de frecuencia de talla.

Cabe señalar, por otra parte, que la baja variabilidad observada en los valores modales permite considerar al método como aceptable y, además, implica que, en el caso de la especie estudiada, el crecimiento no varía fuertemente. Esto coincide también con lo observado en el capítulo anterior (ver apartado 6.3). Además, tal y como se observó entonces, los valores de dispersión disminuyen

en las tallas modales correspondientes a las clases de mayor edad y, por tanto, se corrobora lo indicado allí respecto a que el crecimiento de los individuos se estabiliza a medida que envejecen.

En cuanto a la ausencia de ejemplares de ciertos grupos de edad durante determinados periodos del año, en concreto de la clase 0 en el primer semestre y de las clases II y mayores en el segundo, huelga decir que son consecuencia, como se indicó más arriba, de la estrategia de muestreo.

Es preciso destacar, por otra parte, que, afortunadamente, la separación de las distintas clases modales mediante el método de Bhattacharya (1967) no resultó problemática a causa del notable aumento en la talla anual y la baja dispersión de las tallas medias en cada grupo de edad. Este hecho tiene, sin duda, gran relevancia, pues un problema reconocido en el análisis de frecuencias de talla es la difícil separación de las clases modales cuando el incremento de longitud entre las sucesivas tallas medias es pequeño y la dispersión alta (MacDonald, 1989).

Por lo que hace referencia al método de Wetherall *et al.* (1987), éste también ha proporcionado un buen resultado en el caso estudiado, pues la longitud asintótica estimada empleando dicho método (49.1 cm) es aproximadamente igual a la longitud máxima observada para la caballa en aguas de Canarias (47.5 cm).

El método de Pauly & David (1981), por su parte, ha ofrecido asimismo un resultado muy satisfactorio para el *S. japonicus* de las Islas Canarias, pues los valores de los parámetros estimados utilizando dicho método describen adecuadamente su crecimiento. Esos valores fueron, también, muy similares a los obtenidos a través de la lectura de los anillos anuales presentes en los otolitos (ver apartado 6.3). Obsérvese, al respecto, que el valor del índice de actividad del crecimiento (Pauly & Munro, 1984) calculado para la curva obtenida por análisis de frecuencias de talla ($\theta=2.72$) es prácticamente igual al estimado para la curva obtenida a través de la lectura de los otolitos ($\theta=2.71$). Es preciso

significar, por otra parte, que las oscilaciones del crecimiento, indicadas por los parámetros estacionales (C y WP), justifican la formación de los anillos anuales detectados en los otolitos, coincidiendo el punto de menor crecimiento durante el periodo invernal.

El bajo valor del índice de ajuste (R_n) es difícil de interpretar, aunque, posiblemente, esté relacionado con el sesgo en el muestreo. Es probable, también, que ese bajo valor de R_n sea debido al algoritmo que utiliza el programa para el ajuste de los datos.

A la vista de lo expuesto hasta aquí en el presente capítulo, cabe apuntar, para concluir, que los métodos de análisis de frecuencias de talla han ofrecido, no obstante el sesgo en el muestreo, resultados muy satisfactorios en el caso estudiado. En este sentido, es importante señalar que, afortunadamente, los individuos de caballa de las Islas Canarias presentan un crecimiento rápido y su época de puesta abarca un periodo de tiempo relativamente corto. Es de destacar, además, la concordancia observada entre los resultados obtenidos aplicando estos métodos y los obtenidos por lectura directa de los otolitos, lo cual confirma la validez de éstos últimos. Por tanto, a pesar de sus limitaciones, los métodos basados en el análisis de frecuencias de talla pueden considerarse adecuados para el estudio del crecimiento de la caballa de las Islas Canarias y, por tanto, tomarse como validación y complemento de otros más precisos.

VIII. DETERMINACION DEL CRECIMIENTO POR RETROCALCULO

8.1 INTRODUCCION

Como es sabido, el crecimiento puede ser estimado no sólo a partir de la talla del organismo sino también a través de alguna estructura que se relacione con la talla.

En ese sentido, desde comienzos de siglo, numerosos autores se han ocupado de estudiar la aplicabilidad y utilidad del retrocálculo en la *determinación del crecimiento* de poblaciones naturales de pcccs (Dahl, 1909, citado por Bartlett *et al.*, 1984; Lea, 1910, citado por Bagenal & Tesch, 1978; Lee, 1912, citado por Casselman, 1987; Hile, 1970; Bagenal & Tesch, 1978; Bartlett *et al.*, 1984, Campana, 1990; Francis, 1990; entre otros). Como ya se ha indicado, esta técnica permite estimar las longitudes teóricas en edades anteriores a la de captura en base a la relación que exista entre el tamaño de la estructura que se considere y la talla del pez. La condición para utilizar el retrocálculo es que exista una alta correlación entre la talla del pez y el tamaño de la estructura de crecimiento y, además, se pruebe la validez de ésta a efectos de determinación de la edad. Francis (1990), en un completo trabajo de recopilación, presentó una revisión crítica muy profunda sobre la metodología empleada por diferentes investigadores que han utilizado el retrocálculo. Además, en el mismo trabajo ese autor se refirió a otras aplicaciones que se han dado a esta técnica.

Cabe señalar que las estructuras empleadas con mayor frecuencia para el retrocálculo son las escamas y los otolitos; ahora bien, el uso de estos últimos resulta más apropiado. Una ventaja, entre varias otras, de la utilización de los otolitos radica en que éstos se forman desde la etapa embrionaria y, por tanto, en ellos se registra la información de todos los eventos que suceden en la vida del pez (Casselman, 1987; Gutreuter, 1987; Rice, 1987; Francis, 1990; entre otros).

Han sido diversos los autores que han aplicado la técnica de retrocálculo para estudiar el crecimiento de *Scomber japonicus* en diferentes áreas. Así,

Alagarswami *et al.* (1969), Baird (1977), Rodríguez-Roda (1982), Pizarro de Rodríguez (1983), Aguayo y Steffens (1986) han empleado dicho método para determinar el crecimiento de esa especie en aguas de Japón, Sudáfrica, Golfo de Cádiz, Ecuador y Chile, respectivamente. En cualquier caso, los citados autores han empleado para ello los otolitos.

En el presente capítulo se considera, pues, la aplicabilidad del retrocálculo, a partir la relación que existe entre el tamaño del otolito y la talla del pez, para el estudio del crecimiento de la caballa de las Islas Canarias.

8.2 MATERIAL Y METODOS

Como se indicó en el capítulo sexto, de la totalidad de otolitos considerados en este trabajo (1.803), aproximadamente en el 90 % de ellos (1.603) se apreciaron las marcas de crecimiento con bastante claridad. De éstos, para el desarrollo de este capítulo, fueron seleccionados aquéllos que mostraron con mayor nitidez las zonas de crecimiento, disponiéndose de un total de 909 otolitos (sólo se contabiliza uno por animal, aunque para la mayoría de los ejemplares se dispusiera de ambos).

En cada uno de los otolitos seleccionados se tomaron una serie de medidas características de los estudios de retrocálculo, siguiendo para ello las pautas dadas por los autores que han utilizado esta técnica para estudiar el crecimiento de *S. japonicus* (Alagarswami *et al.*, 1969; Baird, 1977; Rodríguez-Roda, 1982; Pizarro de Rodríguez, 1983; Aguayo y Steffens, 1986). Se midió, en primer lugar, el radio total del otolito, R_0 , (distancia desde el centro o núcleo hasta el margen posterior del otolito), y sobre éste se midieron, a continuación, los radios de los respectivos anillos anuales, R_1 , R_2 , ..., R_n (distancias desde el núcleo o centro al borde externo de cada anillo hialino) (figura 8.1). Sólomente se consideraron bandas anuales completamente formadas, pues en caso contrario,

para efectos de retrocálculo, podría subestimarse la talla. Todas las medidas se tomaron a lo largo del mismo eje, a fin de hacerlas comparables.

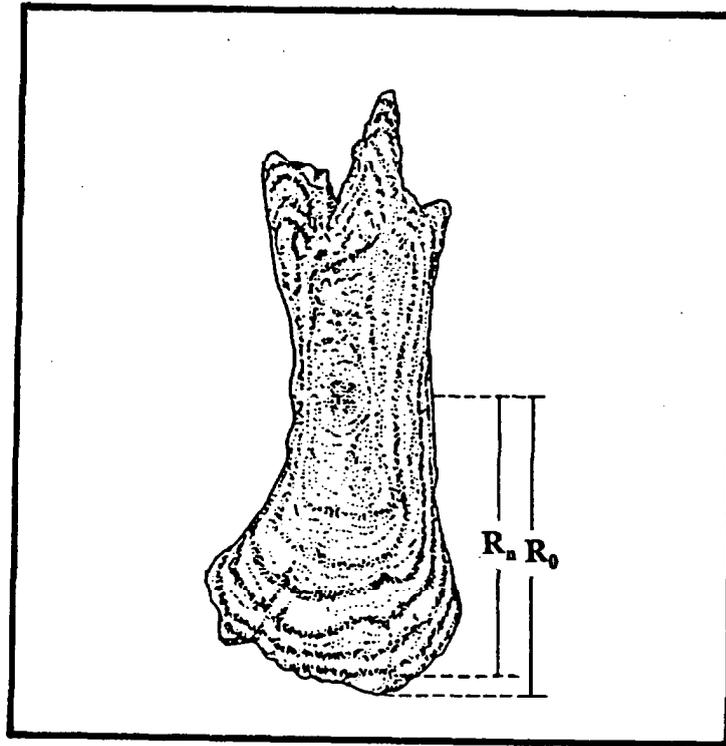


Figura 8.1. Esquema de las mediciones realizadas en el otolito.

Las medidas siempre fueron tomadas en los otolitos enteros y por su cara externa, utilizando un ocular micrométrico acoplado a una lupa binocular marca WILD HEERBRUGG M8 a 18 aumentos. Para ello, los otolitos fueron situados en una pequeña cubeta de cristal sumergidos en agua de mar filtrada y se utilizó luz reflejada sobre fondo negro. Se emplearon, indistintamente, el otolito derecho o izquierdo. Todas las mediciones fueron realizadas siempre por el mismo observador. Dada la precisión que se requiere en este tipo de trabajos, las distancias se expresaron en mm, teniendo en consideración que, para la combinación de objetivo y ocular utilizados, cada división del micrométrico correspondía a 0.0645 mm.

Una vez realizadas las mediciones descritas, a modo de resumen, se calculó, para cada clase de edad, el valor medio de la longitud del radio de cada anillo anual y su desviación típica. Para ello se consideraron, conjuntamente, todas las mediciones efectuadas. Huelga indicar que, de los otolitos seleccionados, las medidas sólo fueron tomadas, como es obvio, en aquéllos que al menos presentaban un anillo anual completamente formado (538 en total). Estos fueron, además, los empleados en el retrocálculo, lógicamente.

Seguidamente, se estableció la relación entre el crecimiento del otolito y el del pez, para lo cual se graficó el radio de cada otolito, R_o , (en mm) frente a la longitud total del pez correspondiente, L_t , (en mm) y se buscó la expresión que mejor describiera la relación entre ambas variables. Para esto se probaron varios modelos (lineal, potencial, exponencial y logarítmico) y de ellos se seleccionó aquél que mejor describía la relación, teniendo en cuenta para ello, la representatividad de las líneas de regresión (Galindo, 1984). Para ajustar los modelos a los datos, en cada caso se realizaron las transformaciones oportunas a fin de reducir el problema al de la función lineal para todos los casos. Las correspondientes regresiones se realizaron mediante el método de los mínimos cuadrados. Se consideró la talla como variable dependiente, porque es a partir del radio del otolito que se desea encontrar la longitud del pez (Bagenal & Tesch, 1978; Thakur, 1981, citado por Francis, 1990).

Una vez establecida la relación entre el crecimiento del otolito y el del pez y conocidas, para cada individuo, las medidas de los radios de los anillos anuales presentes en sus otolitos, se estimaron, siguiendo las pautas recomendadas por Bagenal & Tesch (1978) y Francis (1990), las longitudes en las edades correspondientes a cada uno de esos anillos (retrocálculo). Con los datos obtenidos, se calculó, seguidamente, el valor medio de talla por edad dentro de cada cohorte y su desviación típica.

Los datos de longitud-edad resultantes del retrocálculo fueron utilizados, entonces, para calcular los parámetros de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy (Beverton & Holt, 1957), cuya expresión ya se ha dado

anteriormente (ver apartado 6.2). Dichos parámetros fueron estimados tanto para los distintos años de muestreo como para diversas cohortes participantes. También se calcularon los correspondientes a todo el periodo de muestreo. Para estimar, en cada caso, el valor de los parámetros de crecimiento, se ajustó el modelo de von Bertalanffy a las series de datos correspondientes, efectuándose para ello un análisis de regresión no lineal iterativo mediante el algoritmo de Marquardt.

Por último, para la curva correspondiente a todo el periodo de estudio se calculó el valor del índice de actividad del crecimiento (θ) (Pauly & Munro, 1984), a fin de establecer comparaciones entre esa curva y las estimadas, también para todo el periodo de estudio, tanto por lectura directa de los otolitos como a través del análisis de frecuencias de talla. La expresión del referido índice puede encontrarse en el apartado 6.2.

Todos los análisis fueron realizados en un ordenador HEWLETT PACKARD modelo Vectra 286/12. Para estimar los parámetros de crecimiento se empleó, en todos los casos, el programa FISHPARM (Prager *et al.*, 1987). Los restantes cálculos se efectuaron utilizando el paquete estadístico SPSS/PC+.

8.3 RESULTADOS

. Valores medios del tamaño de los anillos anuales (por clases de edad).

En la tabla VIII.1 se presentan, por clases de edad, los valores medios de la longitud del radio de cada uno de los anillos anuales y las desviaciones típicas correspondientes (entre paréntesis). También se da el número de otolitos de cada clase de edad que fueron medidos.

De los datos que se presentan ahí se deduce que la distancia entre anillos

consecutivos tiende a disminuir con la edad.

Tabla VIII.1. Valores medios del tamaño de los anillos anuales (por clases de edad).

Clase de edad (años)	R_1	R_2	R_3 (mm)	R_4	R_5	n
I	1.80 (0.07)					345
II	1.82 (0.05)	2.15 (0.05)				100
III	1.78 (0.08)	2.12 (0.06)	2.37 (0.04)			58
IV	1.77 (0.06)	2.13 (0.06)	2.36 (0.05)	2.57 (0.04)		24
V	1.81 (0.07)	2.14 (0.06)	2.37 (0.06)	2.56 (0.03)	2.69 (0.03)	11

Además se advierte, por otra parte, que las distancias medias a cada anillo, medidas tanto en individuos viejos como en individuos jóvenes, son muy similares; por tanto, las longitudes retrocalculadas correspondientes han de ser también prácticamente iguales. Esto implica, pues, que en el caso estudiado no se presenta el 'Fenómeno de Lee', que indica que en poblaciones muy explotadas los individuos con mayor tasa de crecimiento son capturados antes, de tal modo que las longitudes promedios a edades retrocalculadas de individuos viejos son menores que las obtenidas en individuos jóvenes a la misma edad (Lee, 1912, citado por Casselman, 1987).

Los valores de desviación típica son, en general, muy bajos y muestran una clara tendencia a disminuir hacia las edades mayores.

. Relación entre la longitud del radio del otolito y la longitud total del pez.

Tal y como se indicó en el apartado anterior, a fin de establecer la dependencia entre el crecimiento del otolito y el del pez, se buscó la expresión que mejor describiera la relación entre la longitud del radio del otolito (R_o) y la talla del pez (L_t), probándose para ello varios modelos. En la tabla VIII.2 se entregan las distintas ecuaciones obtenidas, así como los valores del coeficiente de determinación y del error estándar correspondientes.

Tabla VIII.2. Modelos de la relación entre la longitud del radio del otolito (R_o) y la longitud total del pez (L_t) (ambas variables expresadas en mm).

Modelo	n	r ²	error (mm)
$L_t = 153.255 R_o - 83.411$	909	0.953	15.447
$L_t = 51.522 (2.05^{R_o})$	909	0.962	0.293
$L_t = 83.333 (R_o^{1.410})$	909	0.960	0.262
$L_t = 6.511 + 733.563 \log (R_o)$	909	0.934	18.233

En todos los casos se observa que existe una alta correlación entre las dos variables comparadas, R_o y L_t . El error de la talla estimada es, sin embargo, considerablemente distinto según se trate de los modelos lineal y logarítmico o exponencial y potencial, siendo en los primeros superior a los 15 mm y en los segundos menor de 1 mm. El análisis de residuos no mostró anomalía en ningún caso, pero evidentemente fue mucho menor en los modelos exponencial y potencial.

En el caso estudiado, pues, los modelos que mejor describen la relación entre

la longitud del radio del otolito y la longitud total del pez son el exponencial y el potencial. El empleo de este último puede resultar, no obstante, más apropiado, ya que se trata de un caso típico de alometría (figura 8.2). Además, el modelo exponencial presenta un error ligeramente mayor.

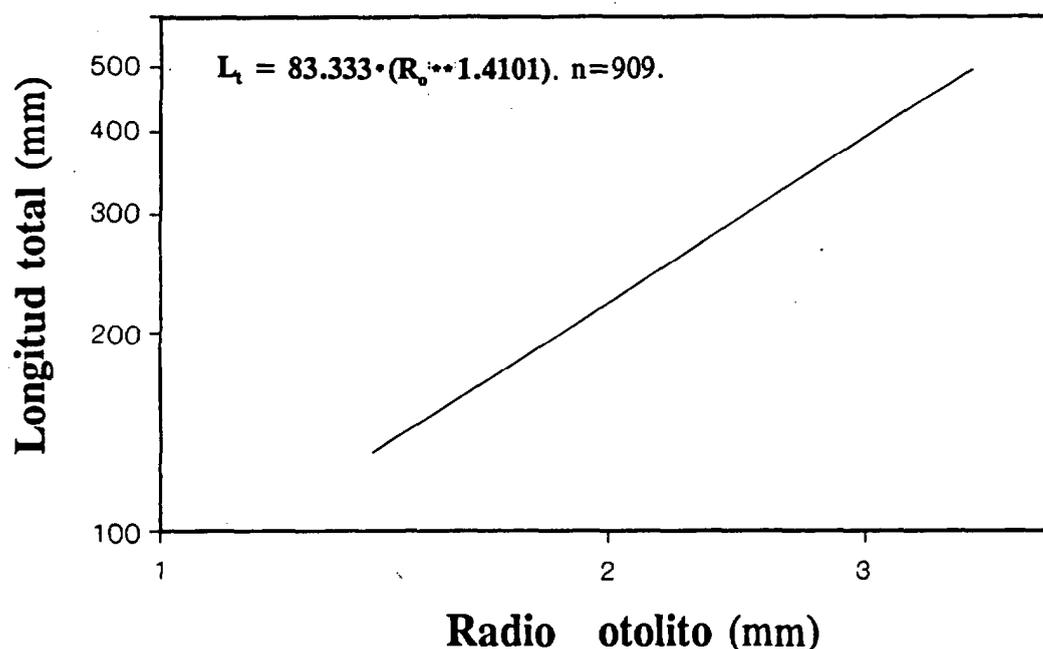


Figura 8.2. Modelo potencial de la relación entre la longitud del radio del otolito (R_o) y la longitud total del pez (L_t) (ambas variables expresadas en mm).

Longitudes a edades pretéritas.

Las longitudes en edades anteriores a la de captura se obtuvieron, para cada individuo, por retrocálculo. Para ello, dado que la relación entre la longitud del radio del otolito y la talla del pez es una curva potencial, se utilizó la fórmula propuesta por Hile (1941) y recomendada por Bagenal & Tesch (1978) y Francis (1990) para tal caso. Dicha fórmula es como sigue:

$$l_n = ((S_n / S)^b) l$$

siendo: l_n la longitud total del pez cuando se formó el anillo n , S_n el radio del anillo n , S el radio total del otolito, l la longitud total del pez en el momento de la captura y b el coeficiente de la regresión entre la longitud del radio del otolito y la talla del pez.

Como se indicó anteriormente, a partir de los datos obtenidos se calculó el valor medio de talla por edad dentro de cada cohorte y su desviación típica. Los resultados correspondientes se presentan, por cohortes, en la tabla VIII.3. Téngase presente que esos resultados pueden referirse también a los años muestreados, pues cada uno de ellos comprende, como ya se ha señalado, a individuos de las distintas cohortes. Así, por ejemplo, en el año 1990 están involucrados los organismos de edad 1 de la cohorte de 1989, los de edad 2 de la de 1988, los de edad 3 de la de 1987 y los de edad 4 y 5 de las cohortes de 1986 y 1985, respectivamente.

Tabla VIII.3. Talla media (en cm) por edad determinada por retrocálculo dentro de cada cohorte.

Cohorte	Edad (años)				
	1	2	3	4	5
1983	19.7 (1.4)	25.2 (1.2)	30.0 (0.8)	33.4 (0.9)	36.6 (1.0)
1984	20.0 (1.3)	25.4 (1.0)	29.7 (0.9)	33.6 (1.0)	36.2 (1.0)
1985	19.8 (1.5)	25.6 (1.2)	29.8 (1.2)	34.0 (0.7)	36.8 (0.8)
1986	19.4 (1.4)	25.2 (1.5)	29.6 (1.0)	33.9 (1.2)	
1987	19.6 (1.3)	25.0 (1.2)	29.9 (1.1)		
1988	19.7 (1.4)	25.3 (1.3)			
1989	19.5 (1.2)				

Para las cohortes de 1983, 1984 y 1985 se obtuvieron organismos de 1 a 5 años de edad y para las de 1986, 1987 y 1988 desde 1 hasta 4, 3 y 2 años de edad, respectivamente. Para la cohorte de 1989 sólo se obtuvieron individuos de 1 año. La ausencia de individuos de determinadas edades en la cohorte de 1986 y posteriores es debida, tan sólo, a la falta de muestreos en años subsecuentes a los de la clase anual. Resulta obvio indicar que para cada año calendario de muestreo (1988, 1989 y 1990) se dispuso de individuos de 1 a 5 años de edad.

En general, se observa que el valor medio de talla por edad no varía significativamente en las distintas cohortes participantes (o, lo que es igual, en los distintos años muestreados). De esos valores de talla media se deduce, además, que los individuos experimentan el mayor incremento en longitud durante el primer año de vida, decreciendo la tasa con la edad posteriormente. Por otra parte, cabe destacar que los valores de dispersión (desviación típica) de las tallas medias en las distintas edades son, en todos los casos, muy bajos y, en general, muestran una clara tendencia a disminuir hacia las edades mayores.

Crecimiento.

Tal y como se indicó en el tercer apartado de este capítulo, los datos de longitud-edad resultantes del retrocálculo fueron utilizados para estimar los parámetros de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy (L_{∞} , k , t_0), tanto para cada año calendario de muestreo como para algunas cohortes involucradas en ellos. Asimismo, como ya se señaló, también se calcularon los correspondientes a todo el periodo muestreado.

En la tabla VIII.4 se entregan los valores de esos parámetros obtenidos para aquellas cohortes, para las que, dado el número de datos disponibles, fue posible la estimación de los parámetros con la metodología empleada (se requieren al menos 5 datos de longitud-edad para ajustar la curva de crecimiento). Los correspondientes a cada año calendario de muestreo, así como los obtenidos para todo el periodo muestreado, se dan en la tabla VIII.5.

Tabla VIII.4. Parámetros de la ecuación de von Bertalanffy obtenidos para las cohortes de 1983, 1984 y 1985 por retrocálculo.

Cohorte	L_{∞}	k	t_0
1983	49.70	0.206	-1.44
1984	48.70	0.209	-1.51
1985	50.42	0.203	-1.45

Tabla VIII.5. Parámetros de la ecuación de von Bertalanffy obtenidos para cada año de muestreo (1988, 1989 y 1990) y para todo el periodo de estudio por retrocálculo.

Año	L_{∞}	k	t_0
1988	50.22	0.203	-1.43
1989	49.37	0.209	-1.41
1990	49.85	0.212	-1.33
1988-90	49.22	0.210	-1.40

En general se observa que los valores de los parámetros de crecimiento obtenidos para las cohortes de 1983, 1984 y 1985 son prácticamente iguales

entre sí, advirtiéndose que los valores de L_{∞} varían muy poco en torno a los 49 cm, los de k entre 0.203 y 0.209 y los de t_0 entre 1.44 y 1.51 años (tabla VIII.4). Por su parte, los correspondientes a los distintos años de muestreo (1988, 1989 y 1990) son también muy similares entre ellos (tabla VIII.5) y, además, coinciden muy bien con los estimados para las tres cohortes mencionadas.

Las curvas teóricas de crecimiento correspondientes a los casos reseñados se muestran en las figuras 8.3 a-c y 8.4 a-d. En cada una de ellas se representa, además, el valor medio de talla por edad estimado por retrocálculo y su desviación típica. En todos los casos que se presentan se advierte que el ajuste es muy satisfactorio en todas las edades consideradas.

El valor del índice de actividad del crecimiento (Pauly & Munro, 1984) correspondiente a la curva obtenida para todo el periodo de estudio fue $\theta=2.71$.

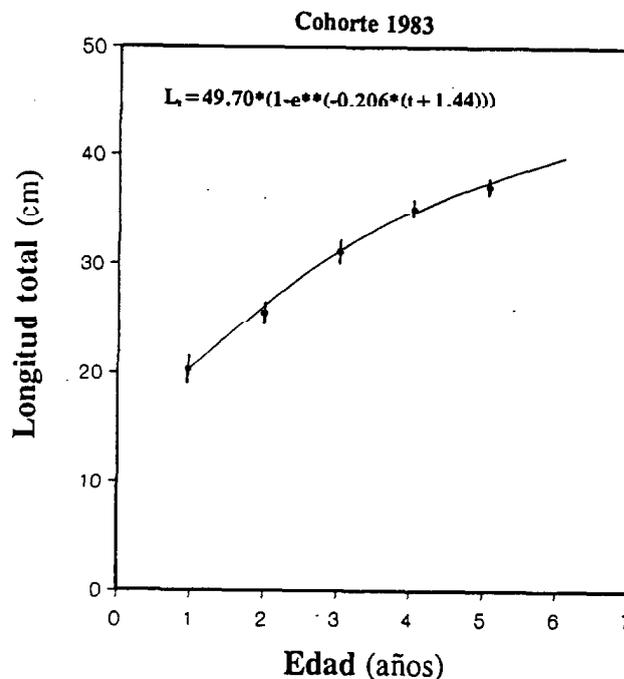


Figura 8.3 a. Curva de crecimiento de von Bertalanffy correspondiente a la cohorte de 1983.

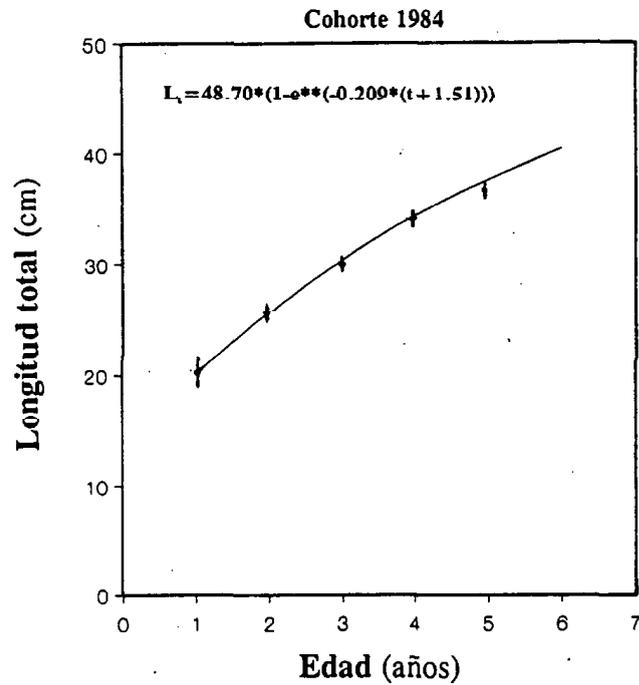


Figura 8.3 b. Curva de crecimiento de von Bertalanffy correspondiente a la cohorte de 1984.

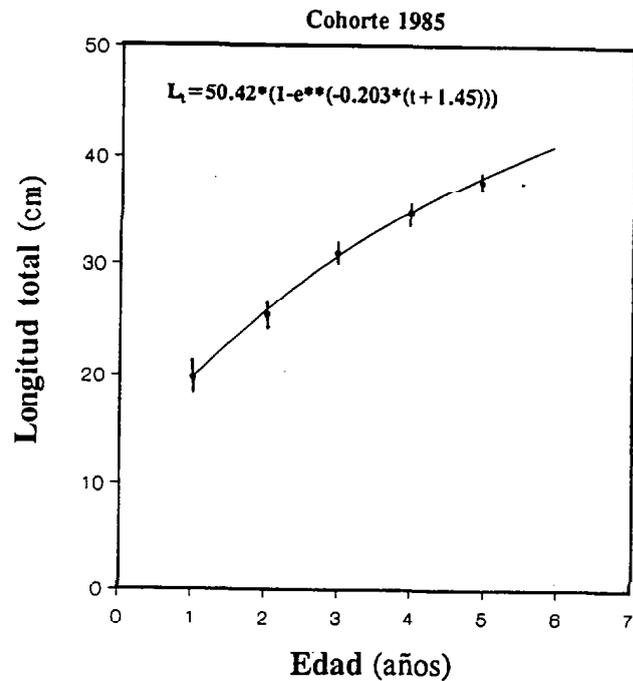


Figura 8.3 c. Curva de crecimiento de von Bertalanffy correspondiente a la cohorte de 1985.

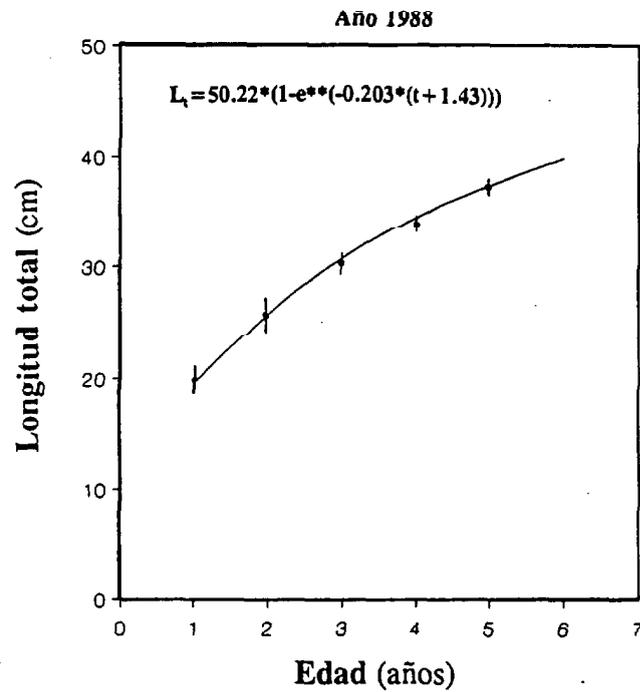


Figura 8.4 a. Curva de crecimiento de von Bertalanffy correspondiente al año 1988.

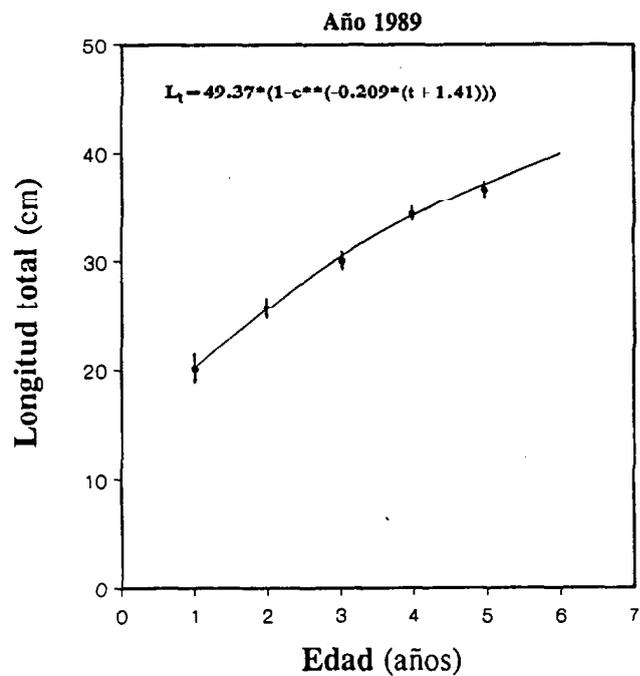


Figura 8.4 b. Curva de crecimiento de von Bertalanffy correspondiente al año 1989.

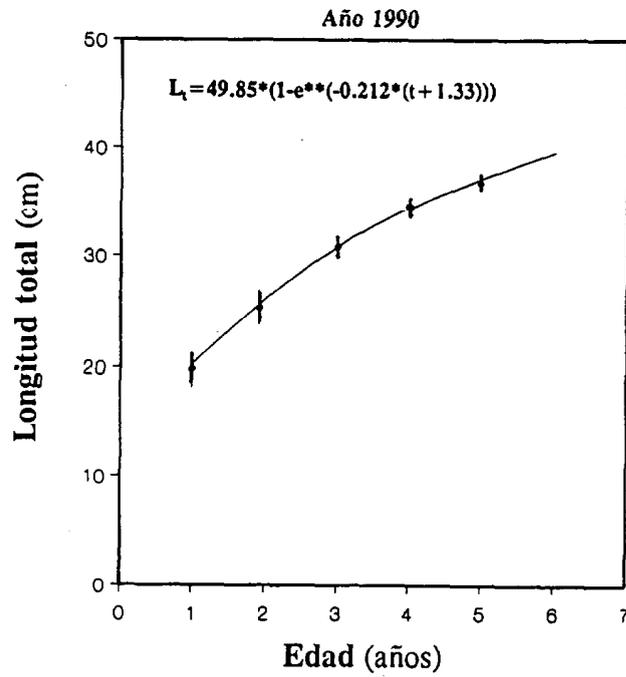


Figura 8.4 c. Curva de crecimiento de von Bertalanffy correspondiente al año 1990.

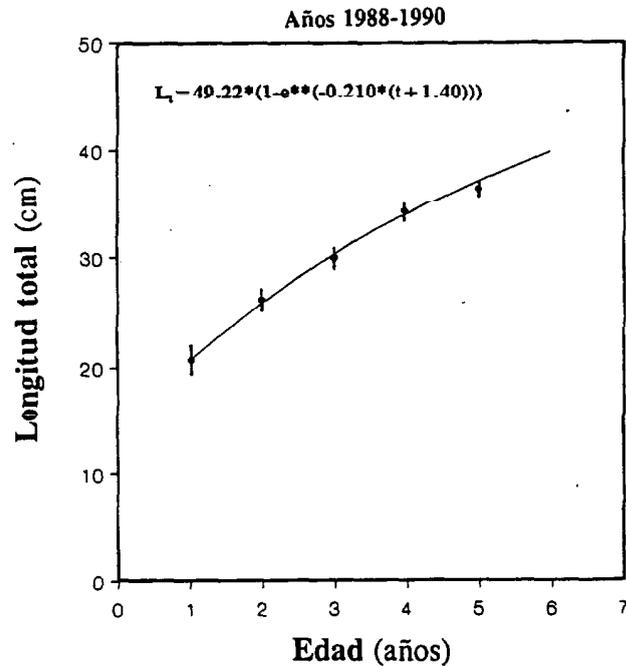


Figura 8.4 d. Curva de crecimiento de von Bertalanffy correspondiente a todo el periodo de estudio.

8.4 DISCUSION

Como ya se indicó antes, la técnica de retrocálculo puede ser utilizada en el estudio de crecimiento de poblaciones de peces sólo cuando existe una alta correlación entre el tamaño de la estructura de crecimiento considerada y la talla del pez y, además, se prueba la validez de dicha estructura a efectos de determinación de la edad (Bagenal & Tesch, 1978; Bartlett *et al.*, 1984; Campana, 1990; Francis, 1990; entre otros). En el caso de la especie estudiada, la aplicación de dicho método fue posible empleando los otolitos, pues, afortunadamente, para tales estructuras se cumplen ambos requisitos.

Sin duda, la posibilidad de emplear el retrocálculo en el presente trabajo tiene una gran importancia, pues, como es sabido, la estimación del crecimiento por diversos métodos -cuantos más, mejor- no sólo está ampliamente justificada, sino que debe considerarse obligatoria para las poblaciones naturales de peces. En el caso estudiado la utilización del retrocálculo cobra aún mayor significación, pues permite determinar el crecimiento de los individuos no sólo para cada año calendario de muestreo (1988, 1989 y 1990), sino también para algunas cohortes involucradas en esos años, lo cual tiene mayor sentido biológico. Téngase en cuenta que para realizar este trabajo se dispuso de registros de muestreos correspondientes a tres años (1988, 1989 y 1990) y, en consecuencia, no fue posible seguir el crecimiento de los individuos de las distintas cohortes participantes con las metodologías empleadas en los capítulos precedentes. Cabe destacar, además, que en el caso de la población estudiada no se presenta el 'Fenómeno de Lee' (Lee, 1912, citado por Casselman, 1987) y, por tanto, la aplicación del retrocálculo resultó satisfactoria, ofreciendo, en general, resultados muy razonables.

Los valores de longitud media por edad en las diversas cohortes y, por ende, en los distintos años estudiados, fueron muy coherentes y, en general, coincidieron bien con los estimados por lectura directa de los otolitos para las clases anuales respectivas (ver apartado 6.3), aunque, lógicamente, éstos siempre

fueron mayores. Es evidente que la talla media considerada justamente al cumplir la edad ha de ser menor que la referida a la clase de edad correspondiente, debido a la diferencia de meses entre la edad anual cumplida y el grupo de edad (Rodríguez-Roda, 1982). Cabe señalar, asimismo, que los valores de talla-edad establecidos por retrocálculo también coinciden con los de tallas modales discriminados mediante el Método de Bhattacharya (1967) a partir de las distribuciones mensuales de frecuencias de talla (ver apartado 7.3).

Cabe destacar, por otra lado, que la dispersión (desviación típica) de los valores de talla media por edad estimados por retrocálculo fue en todos los casos muy baja, por lo que el método puede considerarse altamente aceptable. En este caso, además, la variabilidad fue incluso menor que la observada al estimar tanto la talla media por clase de edad mediante lectura directa de los otolitos (ver apartado 6.3) como las tallas modales correspondientes a grupos de edad a través del Método de Bhattacharya (1967) (ver apartado 7.3). Tan baja variabilidad implica que, en el caso de la especie estudiada, la tasa de crecimiento no varía fuertemente. Hay que significar, además, que la desviación tiende a disminuir con la edad, tal y como se observó al analizar los valores de dispersión de las relaciones talla-edad establecidas mediante el empleo de las técnicas alternativas reseñadas en líneas anteriores. Esto implica, como se indicó entonces, que el crecimiento de los individuos se regulariza a medida que envejecen, disminuyendo con la edad la magnitud de la respuesta ante cualquier perturbación.

Por otra parte, en lo que hace referencia a la descripción del crecimiento, hay que significar que las curvas obtenidas mediante el establecimiento de relaciones talla-edad por retrocálculo fueron muy razonables y, en líneas generales, concordaron bastante bien con las estimadas a partir de la lectura directa de los otolitos (ver apartado 6.3) y la calculada mediante el método de análisis de frecuencias de talla de Pauly & David (ver apartado 7.3). En este sentido, cabe indicar que el valor del índice de actividad del crecimiento (Pauly & Munro, 1984) calculado para la curva obtenida por retrocálculo ($\theta=2.71$) es igual al estimado para la curva obtenida a través de la lectura de los otolitos ($\theta=2.71$)

y prácticamente coincide con el estimado para la curva obtenida mediante el método de Pauly & David (1981) ($\theta=2.72$).

Es preciso, sin duda, subrayar la gran igualdad en el crecimiento que manifestaron los individuos nacidos en los años 1983, 1984 y 1985. También es de destacar la gran similitud observada entre los valores de los parámetros de crecimiento obtenidos para los distintos años de muestreo (1988, 1989 y 1990), en los cuales están involucrados individuos de aquellas cohortes y de otras posteriores. Es importante, asimismo, significar que esos valores coincidieron muy bien con los estimados para las referidas cohortes participantes. Así pues, de aquí se concluye que, durante ese periodo, los ejemplares de caballa no presentaron crecimiento diferencial entre cohortes y, en consecuencia, tampoco entre los diferentes años. Dada, por tanto, la mayor confiabilidad de estos resultados, las diferencias interanuales observadas por lectura directa de los otolitos (ver apartado 6.3) han de ser atribuidas únicamente a las características de las muestras, tal y como se había presupuesto. Por tanto, durante ese periodo, el crecimiento de los individuos de caballa de las Islas permanece prácticamente invariable año a año. Esto implica, pues, que los factores que influyen sobre el crecimiento de los organismos -todos, en general- no experimentaron variaciones durante ese periodo o, al menos, si existieron, no fueron suficientemente fuertes como para provocar cambios en la tasa de crecimiento o bien su respuesta no fue inmediata. Hay que tener en cuenta también, al respecto, que las poblaciones naturales poseen mecanismos de autorregulación y de adaptación que les permiten soportar variaciones y presiones externas.

A la vista de lo expuesto cabe indicar, para finalizar, que, en el caso estudiado, la estimación de la talla media por edad mediante retrocálculo proporciona valores menos sesgados que a partir de la lectura directa de los otolitos o a través del análisis de frecuencias de talla (Método de Bhattacharya); no obstante, los tres métodos son concordantes. En consecuencia, las curvas de crecimiento obtenidas mediante el establecimiento de relaciones talla-edad por retrocálculo son más confiables y, por tanto, la calculada así para todo el periodo de estudio se puede considerar como la más adecuada para representar

el crecimiento de la caballa de las Islas Canarias.

CUARTA PARTE

IX. CONCLUSIONES

La caballa de las Islas Canarias ocupa tres fases o hábitats diferentes a lo largo de su vida, dejando entre ellos algunas etapas consideradas de transición.

La primera fase, que se extiende hasta que los organismos alcanzan una talla próxima a los 11 cm de longitud total, corresponde a un periodo de vida costera, encontrándose los individuos en aguas muy próximas a la orilla. A esta fase sigue una etapa de tránsito, en la cual los individuos abandonan la zona costera para dirigirse hacia aguas más alejadas, concentrándose sobre la plataforma insular, en el área relacionada con el cambio brusco de pendiente, cuando alcanzan una talla próxima a los 14 cm. Ahí los individuos permanecen hasta alcanzar los 26 cm de talla, aproximadamente. A partir de ese momento migran hacia una zona de alimentación de adultos aún desconocida, aproximándose cada año durante el periodo de freza al área de concentración localizada sobre la plataforma.

La relación longitud total-peso total para la población de esta especie en las Islas Canarias es:

$$P = 0.00347 (L^{3.25917})$$

La proporción de sexos no difiere significativamente de 1.

La talla de primera madurez (50 %) es prácticamente igual para machos y hembras, correspondiendo a los 19.85 y 19.90 cm de longitud total, respectivamente. Todos los individuos (95 %), tanto machos como hembras, son maduros a los 26 cm.

La época de freza es única y tiene lugar durante el periodo invernal, ocurriendo de forma masiva durante los meses de diciembre y enero.

La forma del cuerpo experimenta cambios a lo largo de la vida del animal, presentando tres periodos vitales de crecimiento delimitados por dos

discontinuidades notables en el desarrollo. La primera, observada en torno a los 14 cm de longitud total, está asociada con el tránsito de la fase costera a la pelágica y la segunda, detectada aproximadamente a los 27 cm, está relacionada con la migración de los individuos hacia la zona de alimentación de adultos.

En general, existe un flujo morfogenético caracterizado por una gran inestabilidad en la región cefálica que tiende a regularizarse hacia la cola. Las regiones anal y posterior poseen una intensidad de desarrollo considerable y una gran estabilidad a lo largo del ciclo de vida. El gradiente de desarrollo se muestra regresivo hacia la región anterior del cuerpo, con la excepción del periodo inicial en que la región cefálica y escapular muestran una mayor actividad. El aumento en altura corporal es notable, especialmente durante el periodo de crecimiento intermedio. El tamaño del ojo exhibe, a excepción del periodo inicial, una alometría extremadamente negativa.

Los otolitos pueden ser utilizados para determinar satisfactoriamente la edad de los individuos de esta especie en esta zona, pues, afortunadamente, los anillos de crecimiento formados en dichas estructuras presentan un patrón reconocible y asignable a una escala de tiempo regular.

La formación del anillo de crecimiento rápido ocurre en los meses en que el alimento es más abundante y la temperatura del agua más alta (marzo-septiembre); mientras el de crecimiento lento se forma en los meses en los que se da el *stress* debido a la reproducción, es menor la disponibilidad de alimento y más baja la temperatura del agua (octubre-febrero).

Los métodos de estimación de la talla media por edad, ya sea por lectura directa de los otolitos, mediante análisis de frecuencias de talla (Método de Bhattacharya) o por retrocálculo, son concordantes. Ahora bien, el retrocálculo proporciona valores de talla media por edad menos sesgados que cualquiera de los otros dos métodos.

Los individuos jóvenes de los grupos de edad 0 (mayores de 14 cm) y I son

los que sostienen, fundamentalmente, la pesquería de esta especie en las Islas Canarias.

El modelo de von Bertalanffy describe bien el crecimiento de los individuos tras su primer año de vida.

La curva de crecimiento calculada para la población de esta especie en esta zona a través del método de retrocálculo es más confiable que la obtenida por lectura directa de los otolitos y que la estimada mediante análisis de frecuencias de talla (Método de Pauly & David); no obstante, todas son razonables y coinciden bastante bien.

Los parámetros de la ecuación de crecimiento para la población de esta especie en esta zona son: $L_{\infty} = 49.22$; $k = 0.21$ y $t_0 = -1.40$.

El crecimiento durante el primer año de vida del animal es muy activo, alcanzando, aproximadamente, 20 cm de longitud total (40 % de la longitud máxima teórica). Esto tiene, sin duda, un carácter adaptativo, pues los individuos, por su posición en la cadena trófica, están sometidos a la acción de gran número de predadores y, por tanto, han de adoptar una estrategia de rápido crecimiento que les permita alcanzar la madurez sexual con prontitud. Además, este rápido crecimiento en las fases más tempranas les confiere a los individuos mayor eficiencia natatoria para escapar a la predación, así como para actuar sobre sus presas, especialmente cuando se tratan de peces.

La intensidad del crecimiento es decreciente con la edad.

El crecimiento tiende a regularizarse a medida que envejecen los individuos. Esto implica que cuanto más jóvenes son los organismos, la respuesta a las variaciones, tanto endógenas como exógenas, es más fuerte, o sea, son más susceptibles a cualquier cambio.

El crecimiento de machos y hembras es prácticamente igual. Las pequeñas

diferencias observadas entre los parámetros de crecimiento de ambos sexos son debidas a las características de las muestras y no a la influencia de factores ambientales y/o genéticos.

El crecimiento de los individuos es muy similar en los distintos años estudiados y, por tanto, entre las diversas cohortes participantes. Esto implica que los factores que influyen sobre el crecimiento de los organismos -todos, en general- no experimentaron variaciones durante ese periodo o, al menos, si existieron, no fueron suficientemente fuertes como para provocar cambios en la tasa de crecimiento o bien su respuesta no fue inmediata.

El crecimiento de la caballa en esta zona es muy similar al observado, para la misma especie, en aguas de Mauritania y de Marruecos. Estas localidades del noroeste africano, incluidas las Islas Canarias, están ligadas entre sí por la dinámica oceanográfica y ello se manifiesta en el crecimiento de los individuos. No se descartan, incluso, posibles relaciones genéticas entre los *stocks* de esas localidades vecinas.

BIBLIOGRAFIA

-
- Aguayo, M. y Steffens, H. (1986). Edad y crecimiento de *Scomber japonicus* del norte de Chile. *Inv. Pesq. (Chile)* 33, 61-76.
- Aikawa, H. (1937). Age determination of chub mackerel, *Scomber japonicus* (Houttuyn). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 6(1), 9-12.
- Alagarswami, K., Hiyama, Y. & Nose, Y. (1969). Studies on age and growth of the japanese mackerel. *Rec. Oceanogr. Works Jap.* 10(1), 39-63.
- Anderson, R.O. & Gutreuter, S.J. (1983). Length, weight, and associated structural indices. In *Fisheries Techniques* (L.A. Nielsen & D.L. Johnson, eds), pp. 283-300. Bethesda: American Fisheries Society.
- Angelescu, V. (1979). Trophic ecology of the mackerel of the Argentine continental shelf. (*Scombridae, Scomber japonicus marplatensis*). Part I. Feeding and growth. *Rev. Inv. Des. Pesq.* 1(1), 6-44.
- Angelescu, V. (1980). Ecología trófica de la caballa (*Scombridae, Scomber japonicus marplatensis*) del Atlántico sudoccidental. *Bol. Inst. Oceanogr. São Paulo* 29(2), 41-47.
- Angelescu, V. y Gneri, F.S. (1965). Resultados preliminares de las investigaciones sobre biología y pesca de la caballa en el área de Mar del Plata. *FAO/CARPAS, Doc. Téc.* No. 3. 19 pp.
- Ann, H.B. (1971). Studies on the age and growth of the pacific mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn. *Bull. Fish. Res. Dev. Agency* 7, 7-24.
- Anónimo. (1985). Guía de peces, crustáceos y moluscos de interés comercial del Archipiélago canario. Gobierno de Canarias. 70 pp.
- Anonyme. (1983). Inventaire des donnees biologiques. In *Rapport du Groupe de Travail ad hoc sur les Chinchards et les Maquereaux de la Zone Nord du COPACE*, Nouadhibou, Mauritanie, 30 janvier-4 février 1983. *COPACE/PACE Sér.* 83/27, 1-45.

- Arístegui, J. (1990). La distribución de la clorofila *a* en aguas de Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 6(2), 61-71.
- Arístegui, J., Hernández-León, S., Gómez, M., Medina, L., Ojeda, A. & Torres, S. (1989). Influence of the north trade winds on the biomass and production of neritic plankton around Gran Canaria Island. In *Topics in Marine Biology* (J.D. Ros, ed.), *Sci. Mar.* 53(2-3), 223-229.
- Arriaga, L., Coello, S. y Maridueña, L. (1983). Escala de madurez sexual para los principales peces pelágicos en aguas ecuatorianas. *Rev. Cienc. Mar. Limnol.* 2(1), 69-78.
- Bagenal, T.B. & Tesch, F.W. (1978). Age and growth. In *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*, 3rd edn (T.B. Bagenal, ed.), pp. 101-136. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Baird, D. (1977). Age, growth and aspects of reproduction of the mackerel, *Scomber japonicus* in South African waters (Pisces: *Scombridae*). *Zool. Afr.* 12(2), 347-362.
- Baird, D. (1978a). Catch composition and population structure of the commercially exploited mackerel *Scomber japonicus*, 1954-1975. *Fish. Bull. S. Afr.* 10, 50-61.
- Baird, D. (1978b). Food of the mackerel *Scomber japonicus* from Western Cape waters. *Fish. Bull. S. Afr.* 10, 62-68.
- Barrera, A., Carrillo, J., Castillo, R., Gómez, J.A., González, J.A., Ojeda, M.D., Pérez, F., Sánchez, S. y Santana, J.I. (1983). Evaluación de recursos pesqueros en la Provincia de Las Palmas. Informe, Gobierno de Canarias. 534 pp.
- Bartlett, J.R., Randerson, P.F., Williams, R. & Ellis, D.M. (1984). The use of analysis of covariance in the back-calculation of growth in fish. *J. Fish Biol.* 24, 201-213.

- Bas, C. (1959). Consideraciones acerca del crecimiento de la caballa (*Scomber scombrus* L.) en el Mediterráneo español. Parte I. *Inv. Pesq.* **14**, 65-113.
- Bas, C. (1960). Consideraciones acerca del crecimiento de la caballa (*Scomber scombrus* L.) en el Mediterráneo español. Parte II. *Inv. Pesq.* **16**, 33-90.
- Bas, C. (1964). Aspectos del crecimiento relativo en peces del Mediterráneo occidental. *Inv. Pesq.* **27**, 13-119.
- Beamish, R.J. & Fournier, D.A. (1981). A method for comparing the precision of a set of age determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38**, 982-983.
- Beamish, R.J. & McFarlane, G.A. (1983). The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Trans. Am. Fish. Soc.* **4**, 735-743.
- Belvèze, H. (1983). La pêcherie de maquereaux (*Scomber japonicus*) de L'Atlantique marocain entre 29° et 33°N. In *Rapport du Groupe de Travail ad hoc sur les Chinchards et les Maquereaux de la Zone Nord du COPACE*, Nouadhibou, Mauritanie, 30 janvier-4 février 1983. *COPACE/PACE Sér.* **83/27**, 104-127.
- Belyaev, V.A. & Ryabov, V.S. (1987). Population structure of chub mackerel, *Scomber japonicus*, in the northwestern Pacific Ocean. *Vopr. Ikhtiol.* **2**, 188-193.
- Ben-Tuvia, A. (1983). Tuna and mackerel in Israel coastal waters. *Israel Land Nat.* **8(4)**, 152-157.
- Berrien, P.L. (1978). Eggs and larvae of *Scomber scombrus* and *Scomber japonicus* in continental shelf waters between Massachusetts and Florida. *Fish. Bull.* **76(1)**, 95-115.
- Beverton, R.J.H. & Holt, S.J. (1957). On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest., Lond., Ser. II*, **19**. 533 pp.

- Bhattacharya, C.G. (1967). A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* 23, 115-135.
- Bordes, F., Barrera, A., Castillo, R., Gómez, J.A., Santana, J.I., Hernández-León, S., Pérez, F., Ramírez, R., Arístegui, J., Llinás, O., Rueda, M.J., Ojeda, A. y Medina, L. (1987). Prospección hidroacústica para la evaluación del stock de peces pelágicos costeros de Canarias. Informe, Gobierno de Canarias y Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. 95 pp.
- Braun, J.G. (1980). Estudios de producción en aguas de las Islas Canarias. I. Hidrografía, nutrientes y producción primaria. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* (No. 285) 5(4), 147-154.
- Braun, J.G. (1981). Estudios de producción en aguas de las Islas Canarias. II. Producción del zooplancton. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* (No. 290) 6(1), 91-96.
- Braun, J.G., De Armas, J.D., Real, F., Escánez, J.E., Villamandos, J.E. & Santamaría, M.T.G. (1986). Oceanographical conditions in Canary Islands waters. I. Oxygen and nutrients. *ICES CM 1986/C:26* (mimeo.). 14 pp.
- Braun, J.G. y Real, F. (1981). Algunas comparaciones entre el nanoplancton y el fitoplancton de red en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* (No. 291) 6(1), 99-105.
- Braun, J.G., Orzáiz, I., De Armas, J.D. y Real, F. (1985). Productividad y biomasa del ultraplancton, nanoplancton y fitoplancton de red en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 2(1), 192-204.
- Brett, J.R. (1979). Environmental factors and growth. In *Fish Physiology*, Vol. 8 (W.J. Hoar, D.J. Randall & J.R. Brett, eds), pp. 599-675. New York: Academic Press.

- Brothers, E.B. (1983). Summary of round table discussions on age validation. In *Proceedings of the International Workshop on Age Determination of Oceanic Pelagic Fishes: Tunas, Billfishes, and Sharks* (E.D. Prince & L.M. Pulos, eds), NOAA Tech. Rep. NMFS 8, 35-44.
- Brothers, E.B., Mathews, C.P. & Lasker, R. (1976). Daily growth increments in otolith from larval and adult fishes. *Fish. Bull.* 74(1), 1-8.
- Calderón, L.E. (1989). Modelo de las variaciones del crecimiento de la bacaladilla *Micromesistius poutassou* del Mediterráneo occidental y su relación con el ambiente. Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Cataluña. 294 pp.
- Campana, S.E. (1990). How reliable are growth back-calculations based on otoliths?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47, 2219-2227.
- Campana, S.E. & Neilson, J.D. (1982). Daily growth increments in otoliths of starry flounder (*Platichthys stellatus*) and the influence of some environmental variables in their production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39, 937-942.
- Casselman, J.M. (1987). Determination of age and growth. In *The Biology of Fish Growth* (A.H. Weatherley & H.S. Gill, eds), pp. 209-242. London: Academic Press.
- Cassie, R.M. (1954). Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 5, 513-522.
- Castello, J.P. y Cousseau, M.B. (1976). Observaciones sobre la caballa en las temporadas de pesca del periodo 1969 a 1975 (Pisces, *Scomber japonicus marplatensis*). *Physis* 35(91), 195-203.
- Castro, J.J. (1991). Ecología trófica de la caballa (*Scomber japonicus* Houttuyn, 1782) en aguas del Archipiélago Canario. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 313 pp.

-
- Castro, J.J. & Lorenzo, J.M. (1991). Outstanding aspects of the biology of chub mackerel (*Scomber japonicus*) during its first year of life in the Canary Island waters. *ICES CM 1991/H:26* (mimeo.). 8 pp.
- Ciechomski, J.D. (1971). Consideraciones sobre la reproducción de la caballa, *Scomber japonicus marplatensis* y su desarrollo embrionario y larval. *Physis* 30(81), 547-555.
- Ciechomski, J.D. & Capezzani, D.A. (1969). Fecundity of the argentinean mackerel *Scomber japonicus marplatensis*. *Mar. Biol.* 2(3), 277-282.
- Collette, B.B. (1986). Scombridae. In *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*, Vol. 2 (P.J.P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen & E. Tortonese, eds), pp. 981-997. París: UNESCO.
- Collette, B.B. & Nauen, C. (1983). FAO Species catalogue. 2. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. *FAO Fish. Synop.* No. 125. 137 pp.
- Crawford, R.J.M. & De Villiers, G. (1984). Chub mackerel *Scomber japonicus* in the south-east Atlantic -its seasonal distribution and evidence of a powerful 1977 year-class. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 2, 49-61.
- Crawford, W.R., Tyler, A.V. & Thomson, R.E. (1990). A possible eddy retention mechanism for ichthyoplankton in Hecate Strait. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47, 1356-1363.
- Cressey, R. & Cressey, H.B. (1980). Parasitic copepods of mackerel and tuna-like fishes (*Scombridae*) of the world. *Smiths. Contr. Zool.* 311, 1-186.
- Cressey, R., Collette, B.B. & Russo, J.L. (1983). Copepods and scombrid fishes: a study in host-parasite relationships. *Fish. Bull.* 81(2), 227-265.

-
- Dawson, W.A. (1986). The interpretation of otolith structure for the assessment of age and growth of some pelagic fishes from the coast of Ecuador. Mackerel (*Scomber japonicus* L.), pacific sardine (*Sardinops sagax*), pacific thread herrings (*Opisthonema medirastre* and *Opisthonema bulleri*), and round herring (*Etrumeus teres*). *Bol. Cient. Téc. Inst. Nacnl Pesca* 9(1), 1-24.
- Delgado de Molina, A., Santamaría, M.T.G., Rodríguez, E. y López, L.J. (1983). Plan Regional de Evaluación de Recursos Pesqueros. Provincia de Santa Cruz de Tenerife. Vol. 2. Pelágicos costeros. Informe, Gobierno de Canarias. 148 pp.
- Eckmann, R. & Rey, P. (1987). Daily increments on the otoliths of larval and juvenile *Coregonus spp.*, and their modification by environmental factors. *Hydrobiologia* 148, 137-143.
- FAO. (1976). CECAF. Statistical bulletin: Nominal catches 1964-1974. Fishery Committee for the Eastern Central Atlantic. FAO. 130 pp.
- FAO. (1981). CECAF. Statistical bulletin: Nominal catches 1969-1979. Fishery Committee for the Eastern Central Atlantic. FAO. 163 pp.
- FAO. (1988). CECAF. Statistical bulletin: Nominal catches 1974-1986. Fishery Committee for the Eastern Central Atlantic. FAO. 135 pp.
- Fernández de Puelles, M.L. (1987). Evolución anual del microzooplancton en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 4(2), 79-90.
- Fitch, J.E. (1951). Age composition of the southern California catch of pacific mackerel 1939-1940 through 1950-1951. *Calif. Dept. Fish Game, Fish. Bull.* 83, 1-73.

- Fournier, D.A., Sibert, J.R., Majkowski, J. & Hampton, J. (1990). MULTIFAN a likelihood-based method for estimating growth parameters and age composition from multiple length frequency data sets illustrated using data for southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**, 301-317.
- Francis, R.I. (1990). Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish. Biol.* **36**, 883-902.
- Fry, D.H., Jr. (1936). A preliminary summary of the life history of the pacific mackerel. *Calif. Fish Game* **22**(1), 30-39.
- Fuiman, L.A. (1983). Growth gradients in fish larvae. *J. Fish Biol.* **23**, 117-123.
- Gagliardi, R.P. y Cousseau, M.B. (1968). Conocimientos biológicos sobre la caballa (*Scomber japonicus marplatensis*) a través de muestreos bioestadísticos. *FAO/CARPAS Doc. Téc. No. 37*. 23 pp.
- Gagliardi, R. y Cousseau, M.B. (1970). Estudios biológico-pesqueros sobre la caballa (*Scombridae. Scomber japonicus marplatensis*). 1. Edad y crecimiento; 2. Características de las capturas de caballa en relación con su biología. *Inf. Téc. Proy. Des. Pesq. Mar del Plata* No. 28. 36 pp.
- Galindo, M.P. (1984). *Exposición Intuitiva de Métodos Estadísticos (Fundamentos y Aplicaciones a Biología, Medicina y otras Ciencias)*. Salamanca: Universidad de Salamanca. 854 pp.
- Gayanilo, F.C., Jr., Soriano, M. & Pauly, D. (1989). *A Draft Guide to the Compleat ELEFAN*. Manila: International Center for Living Aquatic Resources Management. 70 pp.
- Goberna, E. (1987). Estudios sobre contenidos digestivos en diversas especies de juveniles de peces. Análisis comparativo. *Publ. Comn Téc. Mix. Fr. Mar.* **3**, 93-101.

- Gómez, M. (1991). Biomasa y actividad metabólica del zooplancton en relación con un efecto de Masa de Isla en aguas de Gran Canaria. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 236 pp.
- Gulland, J.A. (1983). *Fish Stock Assessment. A Manual of Basic Methods*. Chichester: J. Wiley & Sons. 223 pp.
- Gutreuter, S. (1987). Considerations for estimation and interpretation of annual growth rates. In *Age and Growth of Fish* (R.C. Summerfelt & G.E. Hall, eds), pp. 115-126. Ames: Iowa State University Press.
- Habashi, B. & Wojciechowski, J. (1973). Observations on the biology of *Scomber japonicus* off northwest Africa. *ICES CM 1973/J:20* (mimeo.). 9 pp.
- Harding, J.P. (1949). The use of probability paper for graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **28**, 141-153.
- Hasselblad, V. (1966). Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics* **8**, 431-444.
- Hatanaka, M., Sekino, K., Takahashi, M. & Ichimura, T. (1957). Growth and food consumption in young mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn). *Tohoku J. Agric. Res.* **7**(4), 351-368.
- Hatanaka, M. & Takahashi, M. (1960). Studies on the amounts of the anchovy consumed by the mackerel. *Tohoku J. Agric. Res.* **11**(1), 83-100.
- Hatanaka, M. & Takahashi, M. (1956). Utilization of food by mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn). *Tohoku J. Agric. Res.* **7**(1), 51-57.
- Hernández-León, S. (1983). Biomasa, poblamiento y aspectos metabólicos del zooplancton en aguas de Canarias. Tesina, Universidad de La Laguna. 133 pp.

- Hernández-León, S. (1986). "Efecto de Masa de Isla" en aguas del Archipiélago Canario según estudios de biomasa y actividad del Sistema de Transporte de Electrones en el mesozooplancton. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna. 402 pp.
- Hernández-León, S. (1988a). Ciclo anual de la biomasa del mesozooplancton sobre un área de plataforma en aguas del Archipiélago Canario. *Inv. Pesq.* 52(1), 3-16.
- Hernández-León, S. (1988b). Algunas observaciones sobre la abundancia y estructura del mesozooplancton en aguas del Archipiélago Canario. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 5(1), 109-118.
- Hernández-León, S., Llinás, O. y Braun, J.G. (1984). Nota sobre la variación de la biomasa del mesozooplancton en aguas de Canarias. *Inv. Pesq.* 48(3), 495-508.
- Hernández-León, S. y Miranda-Rodal, D. (1987). Actividad del sistema de transporte de electrones y biomasa del mesozooplancton en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 4(2), 49-62.
- Hile, R. (1941). Age and growth of the rock bass, *Ambloplites rupestris* (Rafinesque), in Nebish Lake, Wisconsin. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.* 33, 189-337.
- Hile, R. (1970). Body-scale relation and calculation of growth in fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 99, 468-474.
- Holden, M.J. & Raitt, D.F.S. (1974). Manual of Fisheries Science. Part. 2. Methods of resource investigations and their application. *FAO Fish. Tech. Pap.* No. 115. 214 pp.
- Hunter, J.R. & Kimbrell, C.A. (1980). Early life history of pacific mackerel, *Scomber japonicus*. *Fish. Bull.* 78(1), 89-101.

-
- ICSEAF. (1983). Otolith interpretation guide No. 1. Hake. *ICSEAF* No. 1. 70 pp.
- ICSEAF. (1986). Otolith interpretation guide No. 2. Cape Horse Mackerel. *ICSEAF* No. 2. 24 pp.
- Iizuka, K. (1967). Age and growth of mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn), in the northeastern Sea of Japan. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.* 27, 21-43.
- Jearld, A. (1983). Age determination. In *Fisheries Techniques* (L.A. Nielsen & D.L. Johnson, eds), pp. 301-342. Bethesda: American Fisheries Society.
- Knaggs, E.H. (1972). Southern California pacific mackerel fishery and age composition of commercial landings during the 1968-69 and 1969-70 seasons. *Calif. Fish Game* 58(2), 116-120.
- Knaggs, E.H. & Parrish, R.H. (1973). Maturation and growth of pacific mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn. *Calif. Fish Game* 59(2), 114-120.
- Konchina, Y.V. (1982). Feeding of the pacific mackerel, *Scomber japonicus* (*Scomberidae*), near the peruvian coast. *J. Ichthyol.* 22(6), 102-111.
- Kondo, K. (1966). Growth of the japanese mackerel. II. Age determination with use of scales. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 47, 31-49.
- Kotlyar, A.N. & Abramov, A.A. (1983). Some biological properties of peruvian mackerel, *Scomber japonicus peruanus* (*Scomberidae*). *J. Ichthyol.* 22(6), 91-101.
- Kramer, D. (1960). Development of eggs and larvae of pacific mackerel and distribution and abundance of larvae 1952-56. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.* 60, 393-438.

-
- Kramer, D. (1969). Synopsis of the biological data on the pacific mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn (northeast Pacific). *U.S. Fish Wild. Serv., Circ. No. 302*. 18 pp.
- Kuroda, K., Yamamoto, T. & Hirano, Y. (1982). Development and identification of the egg of the pacific mackerel (*Scomber japonicus* Houttuyn) and a similar egg. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* **107**, 33-50.
- Lebart, L. et Fenelon, J.P. (1971). *Statistique et informatique appliquées*. París: Dunod. 426 pp.
- Leong, R. (1977). Maturation and induced spawning of captive pacific mackerel, *Scomber japonicus*. *Fish. Bull.* **75**(1), 205-211.
- Libby, D.A. (1985). A comparison of scale and otolith aging methods for the alewife, *Alosa pseudoharengus*. *Fish. Bull.* **83**(4), 696-701.
- Lobel, P.S. & Robinson, A.R. (1986). Transport and entrapment of fish larvae by ocean mesoscale eddies and currents in Hawaiian waters. *Deep-Sea Res.* **33**(4), 483-500.
- López, R.L. (1959). La caballa del Mar Argentino. I. Sistemática, distribución y pesca. *Comun. Mus. Argent. Cien. Nat. B. Rivadavia, Cienc. Zool.* **3**(3), 95-130.
- Lozano-Rey, L. (1952). Peces fisoclistos. En: Serie de Ciencias Naturales. Tomo XIV, Memorias de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Madrid. 613 pp.
- Lozano, G. (1978). Estudio biométrico, morfológico, anatómico e inmunotaxonómico del estornino (*S. colias* Gmelin, 1789) del Banco Pesquero Sahariano y del Archipiélago Canario. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna.

-
- Lux, F.E. (1971). Age determination of fishes (Revised). *NOAA Fish. Leaflet* No. 637. 7 pp.
- Lleonart, J., Sánchez, P. y Guzmán, M. (1980). Análisis de algunos caracteres morfométricos en *Illex coindetii* (Verany, 1837). *Inv. Pesq.* 44(3), 445-459.
- MacDonald, P.D.M. (1987). Analysis of length-frequency distributions. In *Age and Growth of Fish* (R.C. Summerfelt & G.E. Hall, eds), pp. 371-385. Ames: Iowa State University Press.
- MacDonald, P.D.M. & Pitcher, T.J. (1979). Age-groups from size-frequency data: A versatile and efficient method of analyzing distribution mixtures. *J. Fish. Res. Bd Can.* 36, 987-1001.
- Mackay, K.T. (1976). Population biology and aspects of energy use of the northern population of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*. Ph. D. Thesis, Dalhousie University. 408 pp.
- Macpherson, E. y Allué, C. (1980). Biología y pesca de las especies comerciales del Atlántico sudoriental (I). *Inf. Téc. Inst. Inv. Pesq.* Nos 79-80. 56 pp.
- Martins, M.M. & Serrano-Gordo, L. (1984). On the comparison of spanish mackerel (*Scomber japonicus* Houttuyn, 1782) from Goringe Bank and Peniche. *ICES CM 1984/H:50* (mimeo.). 14 pp.
- Mascareño, D. (1972). Algunas consideraciones oceanográficas en aguas del Archipiélago canario. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* (No. 158) 1(2), 1-79.
- Mascareño, D. et Molina, R. (1970). Contribution a l'étude de l'upwelling dans la zone canarienne africaine. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 159, 61-73.
- Matsuura, Y. & Sato, G. (1981). Distribution and abundance of scombrid larvae in southern brazilian waters. *Bull. Mar. Sci.* 31(4), 824-832.

-
- Matsui, T. (1967). Review of the mackerel genera *Scomber* and *Rastrelliger* with description of a new specie of *Rastrelliger*. *Copeia* 1967, 71-83.
- McNew, R.W. & Summerfelt, R.C. (1978). Evaluation of a maximum likelihood estimator for analysis of length-frequency distributions. *Trans. Am. Fish. Soc.* 107, 730-736.
- Mendo, J. (1984). Edad, crecimiento y algunos aspectos reproductivos y alimentarios de la caballa *Scomber japonicus peruanus*. *Bol. Inst. Mar Perú-Callao* 8(4), 101-156.
- Molina, R. y Laatzen, F.L. (1986). Hidrología en la región comprendida entre las Islas Canarias orientales, Marruecos y las Islas Madeira. Campaña "Norcanarias I". *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 3(3), 1-16.
- Molina, R. y Laatzen, F.L. (1989). Hidrografía en la región canaria. Campaña "Canarias I". *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 5(2), 71-86.
- Morales, B. y Sánchez, P. (1980). Estudio preliminar del crecimiento de *Scomber japonicus* (Houttuyn 1782) en la división 1.5. *Colln Sci. Pap. ICSEAF* 7(2), 113-116.
- Morales-Nin, B. (1987). Métodos de determinación de la edad en los osteóctios en base a estructuras de crecimiento. *Inf. Téc. Inst. Inv. Pesq.* No. 143. 30 pp.
- Morales-Nin, B. (1988). Crecimiento de *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) (Pisces: *Scombridae*) y *Sardinops sagax* (Jenyns, 1923) (Pisces: *Clupeidae*) en aguas ecuatorianas. *Inv. Pesq.* 52(4), 483-500.
- Muñoz-Chapuli, R. y Blasco Ruiz, M. (1984). Tendencias generales del crecimiento relativo en escaulos. *Inv. Pesq.* 48(2), 303-317.
- Neilson, J.D. & Geen, G.H. (1982). Otoliths of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*): Daily growth increments and factors influencing their production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39, 1340-1347.

- Nikolsky, G.V. (1963). *The Ecology of Fishes*. London: Academic Press. 352 pp.
- O'Connell, C.P. & Zweifel, J.R. (1972). A laboratory study of particulate feeding of the pacific mackerel, *Scomber japonicus*. *Fish. Bull.* **70**(3), 973-981.
- Ouchi, A. (1954). On the age of mackerel, *Scomber japonicus* (Houttuyn) in Japan Sea. *Ann. Rep. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.* **1**, 33-37.
- Ouchi, A. (1978). Studies on the age and growth of common mackerel, *Scomber japonicus*, in the waters west of Kyushu and east of Tsushima Islands. *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.* **51**, 97-110.
- Pannella, G. (1971). Fish otoliths: Daily growth layers and periodical patterns. *Science* **173**, 1124-1127.
- Pannella, G. (1974). Otolith growth patterns: An aid in age determination in temperate and tropical fishes. In *Ageing of Fish* (T.B. Bagenal, ed.), pp. 28-39. Old Woking: Unwin Brothers.
- Pannella, G. (1980). Growth patterns in fish sagittae. In *Skeletal Growth of Aquatic Organisms: Biological Records of Environmental Change* (D.C. Rhoads & R.A. Lutz, eds), pp. 519-560. New York: Plenum Press.
- Parrish, R.H. & Knaggs, E.H. (1972). The southern California pacific mackerel fishery and age composition of the catch for the 1964-65 through 1967-68 seasons. *Calif. Fish Game* **58**(1), 13-21.
- Pastor, X. & Delgado de Molina, A. (1985). Acoustic abundance estimation of mackerel, pilchard and bogue in Canary Islands waters, April 1984. *ICES CM 1985/H:39* (mimeo.). 24 pp.

-
- Pauly, D. (1987). A review of the ELEFAN system for analysis of length-frequency data in fish and aquatic invertebrates. In *Length-based Methods in Fisheries Research* (D. Pauly & G.R. Morgan, eds), pp. 7-34. ICLARM Conference Proceedings 13. Manila: International Center for Living Aquatic Resources Management, and Safat: Institute for Scientific Research.
- Pauly, D. & David, N. (1980). An objective method for determining fish growth from length-frequency data. *ICLARM Newsl. Rep.* No.3. 3 pp.
- Pauly, D. & David, N. (1981). ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. *Meeresforschung* 28(4), 205-211.
- Pauly, D. & Gaschütz, G. (1979). A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. *ICES CM 1979/G:24* (mimeo.). 26 pp.
- Pauly, D. & Munro, J.L. (1984). Once more on growth comparison in fish and invertebrate. *Fishbyte* 2, 21-23.
- Pereiro, J.A. (1982). Modelos al uso en dinámica de poblaciones marinas sometidas a explotación. *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr.* No. 1. 255 pp.
- Pizarro de Rodríguez, S. (1983). Estudio preliminar sobre la edad y crecimiento del *Scomber japonicus* Houttuyn en aguas ecuatorianas. *Rev. Cienc. Mar. Limnol.* 2(1), 79-95.
- Prager, M.H., Saila, S.B. & Recksiek, C.W. (1987). FISHPARM: A microcomputer program for parameter estimation of nonlinear models in fishery science. *Old Dominion University Tech. Rep.* No. 87-10 (mimeo.). 37 pp.
- Radovich, J. (1979). Managing pelagic schooling prog species. In *Predator-Prey Systems in Fisheries Management* (R. Stroud & C. Clepper, eds), pp. 365-375. Washington D.C.: Sport Fishing Institute.

-
- Ramos, A.G., Castro, J.J. y Lorenzo, J.M. (1990). Análisis de los contenidos estomacales del listado, *Katsuwonus pelamis*, en aguas de las Islas Canarias. *Coln Doc. Cient. ICCAT* 32(1), 56-61.
- Razniewski, J. (1967). Some observations on the biology of *Scomber colias* of the northwest african shelf. *ICES CM 1967/J:4* (mimeo.). 4 pp.
- Rice, J.A. (1987). Reliability of age and growth-rate estimates derived from otolith analysis. In *Age and Growth of Fish* (R.C. Summerfelt & G.E. Hall, eds), pp. 167-177. Ames: Iowa State University Press.
- Ricker, W.E. (1973). Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Bd Can.* 30, 409-434.
- Ricker, W.E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd Can. Rep.* No. 191. 382 pp.
- Ricker, W.E. (1979). Growth rates and models. In *Fish Physiology*, Vol. 8 (W.J. Hoar, D.J. Randall & J.R. Brett, eds), pp. 677-743. New York: Academic Press.
- Rijavec, R.H. e Carvalho-Amaral, J. (1977). Distribuição e abundancia de peixes pelagicos na costa sul e sudeste do Brasil (resultados da pesquisa com ecointegrador). *Doc. Téc. Progr. Pesquisa Desenvolv. Pesq. Brasil* No. 24. 72 pp.
- Rodríguez-Roda, J. (1957). Crecimiento relativo del atún, *Thunnus thynnus* (L.), de Barbate (costa sudatlántica española). *Inv. Pesq.* 9, 33-64.
- Rodríguez-Roda, J. (1982). Biología de la caballa (o estornino), *Scomber (Pneumatophorus) japonicus* Houttuyn (1782) del Golfo de Cádiz. *Inv. Pesq.* 46(1), 143-159.

-
- Rodríguez-Roda, J. (1983). La función alométrica aplicada al crecimiento diferencial en el atún, *Thunnus thynnus* (L.). Estudio de las poblaciones de atunes de ambas orillas del Atlántico norte y del Mediterráneo. *Inv. Pesq.* 47(2), 171-202.
- Rodríguez-Roda, J. y Andreu, B. (1973). Contribución al estudio de la biometría de la albacora, *Thunnus alalunga* (Bonnatere), del Atlántico noroeste y sus zonas de pesca. *Inv. Pesq.* 37(3), 641-664.
- Royce, W.F. (1984). *Introduction to the Practice of Fishery Science*. San Diego: Academic Press. 428 pp.
- Sachs, L. (1982). *Applied Statistics. A Handbook of Techniques*. New York: Springer-Verlag. 706 pp.
- Sánchez, R.P. (1982). Consideraciones sobre el crecimiento de la caballa (*Scomber japonicus marplatensis*) durante su primer año de vida. *Rev. Inv. Des. Pesq.* 3(1), 15-34.
- Schaefer, K.M. (1980). Synopsis of biological data on the chub mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782, in the Pacific Ocean. *IATTC, Spec. Rep.* 2, 395-446.
- Schnute, J. & Fournier, D. (1980). A new approach to length-frequency analysis: Growth structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37, 1337-1351.
- Seckendorff, R.W. e Zavala-Camín, L.A. (1985). Reprodução, crescimento e distribuição da cavalinha (*Scomber japonicus*) no sudeste e sul do Brasil. *Bol. Inst. Pesca São Paulo* 12(2), 1-13.
- Sheperd, J.G. (1987). A weakly parametric method for estimating growth parameters from length composition data. In *Length-based Methods in Fisheries Research* (D. Pauly & G.R. Morgan, eds), pp. 113-119. ICLARM Conference Proceedings 13. Manila: International Center for Living Aquatic Resources Management, and Safat: Institute for Scientific Research.

-
- Silas, E.G. (1967). Parasites of scombroid fishes. Part I. Monogenetic trematodes, digenetic trematodes, and cestodes. *Mar. Biol. Assoc. India, Symp. Ser. I*, 799-868.
- Silas, E.G. & Ummerkutty, A.N.P. (1967). Parasites of scombroid fishes. Part II. Parasitic copepoda. *Mar. Biol. Assoc. India, Symp. Ser. I*, 876-993.
- Staicu, I. et Maxim, C. (1974). Observations sur la biologie et la dynamique du maquereau espagnol (*Scomber japonicus colias* Gmelin) dans L'Atlantique est central. *Cercet. Mar.* 7, 113-128.
- Takahashi, M. & Hatanaka, M. (1958). Experimental studies on the utilization of food by young mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 24(6), 449-455.
- Takano, H. (1954). The food of the mackerel taken near Oshima Island in 1953. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 20(8), 694-697.
- Tanaka, S. (1956). A method for analyzing the polimodal frequency distribution and its application to the length distribution of porgy, *Taius tumifrons* (T. & S.). *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 14, 1-12.
- Taubert, B.D. & Coble, D.W. (1977). Daily rings in otoliths of three species of *Lepomis* and *Tilapia mossambica*. *J. Fish. Res. Bd Can.* 34, 332-340.
- Usami, S. (1973). Ecological studies of life pattern of the japanese mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn on the adult of the Pacific subpopulation. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 76, 71- 76.
- Watanabe, T. (1970). Morphology and ecology of early stages of life in japanese common mackerel, *Scomber japonicus* Houttuyn, with special reference to fluctuation of population. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 62, 1-22.
- Weiß, R. (1974). Feeding behaviour and formation of fish concentrations in the chub mackerel (*Scomber colias*) in the northwest african fishing grounds. *ICES CM 1974/J:15* (mimeo.). 6 pp.

-
- Wetherall, F.A., Polovina, J.J. & Ralston, S. (1987). Estimating growth and mortality in steady-state fish stocks from length frequency data. In *Length-based Methods in Fisheries Research* (D. Pauly & G.R. Morgan, eds), pp. 53-74. ICLARM Conference Proceedings 13. Manila: International Center for Living Aquatic Resources Management, and Safat: Institute for Scientific Research.
- Williams, T. & Bedford, B.C. (1974). The use of otoliths for age determination. In *Ageing of fish* (T.B. Bagenal, ed.), pp. 114-123. Old Woking: Unwin Brothers.
- Yamaguchi, M. (1975). Estimating growth parameters from growth rate data. *Oecologia* 20, 321-332
- Zar, J.H. (1968). Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data. *Bioscience* 18(12), 1118-1120.
- Zavala-Camín, L.A. & Seckendorff, R.W. (1985). Identification and distribution of juvenile *Scombridae* (Osteichthyes-Perciformes) in southern Brazil. *Bol. Inst. Pesca São Paulo* 12(3), 139-151.