

6. BIOLOGIA DE LOS ATUNES

por

P. Cayre, J.B. Amon Kothias, T. Diouf y J.M. Stretta

6.1. GRANDES TUNIDOS: RABIL, LISTADO, PATUDO

6.1.1. REPRODUCCION DE LOS GRANDES TUNIDOS: RABIL, LISTADO, PATUDO

6.1.1.1. Introducción

La reproducción es un fenómeno fisiológico fundamental por medio del cual una especie asegura su perpetuidad. Las modalidades generales de la reproducción pueden variar de una especie a otra; además, una misma modalidad puede presentar variantes dentro de la misma especie según las condiciones del medio ambiente, en el más amplio sentido del término.

Respecto a las especies pelágicas oceánicas altamente migratorias como el rabil (*Thunnus albacares*), listado (*Katsuwonus pelamis*) y patudo (*Thunnus obesus*), es importante empezar definiendo sus modalidades generales de reproducción (talla a la primera madurez, períodos y zonas de puesta, número de puestas, fecundidad, etc) antes de intentar averiguar cuales son sus posibles variantes. Este enfoque en síntesis es, naturalmente, imperfecto y debe completarse con estudios concretos sobre las variantes que en un esquema de reproducción determinado pueden introducir la pesca, los cambios en el medio físico-químico (cambios climáticos, características de la región, etc.) o biológico (alimento, predadores, competidores etc.).

Estos dos enfoques son, por lo tanto, necesariamente complementarios y requieren medios específicos, sobre todo en el terreno del muestreo, sin mencionar los estudios realizados sobre peces en cautividad. El enfoque sintético solo puede hacerse, muy globalmente, por medio de un amplio plan de muestreo, cuyo ideal sería cubrir simultáneamente (y durante un período de al menos un año en el caso de las especies cuyo ciclo vital sea superior al año), el conjunto de la zona de distribución y todas las tallas de la especie en estudio. La magnitud de la tarea en lo que se refiere a los túnidos explica que este enfoque sintético a menudo se realice solo a posteriori, y que la modalidad general de reproducción se deduzca con frecuencia a partir de un muestrario de estudios concretos a nivel regional. Para presentar y, en su caso, explicar las variantes de una determinada modalidad de reproducción, se deben realizar una serie de estudios sobre la reproducción durante un largo período y en diferentes puntos de la zona de distribución de la especie.

En el Atlántico tropical oriental, y a partir de los estudios más recientes, completos y pertinentes, trataremos de presentar sucesivamente y para cada una de las tres especies, rabil, listado y patudo, los diferentes componentes de las modalidades de reproducción:

En el Atlántico tropical oriental, y a partir de los estudios más recientes, completos y pertinentes, trataremos de presentar sucesivamente y para cada una de las tres especies, rabil, listado y patudo, los diferentes componentes de las modalidades de reproducción: maduración de las gónadas, períodos y zonas de reproducción, talla de primera madurez, fecundidad. Cuando en el caso de una determinada especie se consideren suficientemente demostradas las variantes espacio-temporales de las modalidades de reproducción, lo pondremos de manifiesto.

6.1.1.2. Métodos de estudio de la reproducción de los túnidos del Atlántico tropical oriental

La identificación de las modalidades de reproducción del rabil, listado y patudo del Atlántico se ha hecho por varios métodos basados en alguna de las siguientes opciones:

- Muestreo de peces de diversas tallas capturados en la mar y examen más o menos profundo de sus órganos reproductores (gónadas).
- Campañas de prospección en la mar y recogida de larvas.

En la zona considerada en esta síntesis no se ha llevado a cabo estudio alguno sobre reproducción de peces en cautividad.

6.1.1.2.1. Observación de las gónadas

En las gónadas de los peces muestreados se pueden hacer cuatro tipos de análisis u observaciones:

- Observación macroscópica del aspecto de las gónadas enteras: permite determinar el sexo y establecer una escala de madurez de las gónadas (etapas de maduración). La frecuencia de estas diferentes etapas, según las zonas y épocas, permitirá determinar de forma global cuales son los lugares y épocas de reproducción así como las tallas de los peces a la primera madurez.

- Observación histológica de las gónadas: en cortes delgados que por lo general se colorean con hematoxilina-eosina; la observación microscópica permite, en parte, seguir y entender mejor el proceso de maduración de las gónadas.

- Cálculo del índice de madurez: conociendo el peso de las gónadas, se pueden calcular dos tipos de índice de madurez:

a) la relación gonado-somática o RGS cuya fórmula es:

$$\text{RGS} = \text{PG}/\text{P} \times 100 \text{ con } \begin{array}{l} \text{P} = \text{Peso del pez entero en gramos} \\ \text{PG} = \text{Peso de las gónadas en gramos} \end{array}$$

b) índice gonado somático o IGS

$$\text{IGS} = \text{PG}/\text{L}^3 \times 10^3 \text{ con } \begin{array}{l} \text{PG} = \text{Peso de las gónadas} \\ \text{L} = \text{Longitud del pez} \end{array}$$

Estos dos índices deben necesariamente reflejar el estado de madurez sexual con independencia de la talla de los peces. Valores elevados en estos índices indican la proximidad de la puesta; se puede entonces situar los lugares y períodos de puesta siguiendo la evolución espacio-temporal de los valores medios de estos índices.

- Medición de los ovocitos: se obtienen fragmentos de gónadas femeninas que son pesadas y dilaceradas con diversos métodos mecánicos o químicos, para extraer los ovocitos. A continuación se miden estos ovocitos (en general se toma el diámetro) con ayuda de una lupa binocular y se establece la distribución de frecuencias de estas mediciones. Los resultados obtenidos, junto con los de las observaciones anteriormente citadas, permiten entender mejor el desarrollo del ciclo sexual de las hembras y avanzar hipótesis sobre el número de desoves anuales; por otra parte, contando los ovocitos que han alcanzado una talla cercana a la de su puesta, se obtiene una estimación del número de huevos alcanzado en una sola emisión, número denominado "fecundidad parcial individual".

6.1.1.2.2. *Recogida de larvas*

En las tres especies (rabil, listado y patudo), la palabra "larva" designa un individuo desde la eclosión del huevo, cuando su talla es de 1,5 a 3 mm (Roux, 1961; Kume, 1962; Mori *et al.*, 1971; Ueyanagi *et al.*, 1974), hasta que ha adquirido la mayor parte de las características merísticas de un adulto, momento en el que la larva tiene una talla de unos 12 mm y una edad aproximada de 15 días (Yatsukate *et al.*, 1971; Inoue *et al.*, 1974; Ueyanagi, 1978).

La recogida de larvas se efectúa tanto de día como de noche, por medio de redes de plancton concebidas para tal fin. Estas redes, cuya descripción aparece en numerosos trabajos (Caverivière *et al.*, 1980; Nishikawa *et al.*, 1978 y 1985) tienen un diámetro entre 1 y 2 metros y sus mallas más pequeñas son de unos 0,5 mm; se arrastran a velocidades bastante altas (2 a 3 nudos), bien horizontalmente a diversas profundidades que rara vez sobrepasan los 50 metros y lo más a menudo justo bajo la superficie, o bien de forma oblicua con el fin de muestrear de una sola vez toda la capa de agua que se encuentra entre la superficie y los 50 metros, profundidad a la cual casi todos los autores coinciden en que la presencia de larvas es rara.

Los resultados se expresan en unidades de superficie (kilómetro cuadrado, milla cuadrada) o por zona geográfica más o menos amplia, o en cifras absolutas (número de larvas), o bien en cifras relativas (número de larvas por lance o por miles de metros cúbicos de agua filtrada). Estos datos se inscriben en mapas y se interpretan con el fin de determinar cuales son las zonas y temporadas de puesta y, en ocasiones, incluso para evaluar cuantitativamente la magnitud de la puesta. Más adelante se tratará de nuevo acerca de los límites que se considera razonable respetar al interpretar los resultados de las campañas de prospección de larvas.

6.1.1.3. *Sexualidad y fecundación*

En las tres especies, rabil, listado y patudo, los sexos están diferenciados; en ocasiones se han observado casos de hermafroditismo sobre todo en el listado (Raju, 1960; Uchida, 1961). No existen caracteres externos que permitan distinguir los sexos. La fecundación de los óvulos es externa y se realiza dentro del agua una vez han sido expulsados por la hembra.

6.1.1.4. Talla de primera madurez

La definición de la talla de primera madurez varía según los autores. Algunos consideran que corresponde a la talla (longitud a la horquilla) del pez más pequeño en estado de madurez sexual encontrado en las muestras; para otros autores, la talla de primera madurez será aquella a la cual el 50% de los individuos son capaces de reproducirse. Nos inclinamos por esta segunda definición por ser más global que la primera que se refiere solo a lo que podríamos llamar "talla mínima de primera madurez". Finalmente, otros autores, si bien son los menos, consideran que la talla de primera madurez es aquella a la que el conjunto de la población tiene la facultad de reproducirse y que llamaremos "talla de madurez completa".

6.1.1.4.1. Rabil

- Machos

En el Atlántico oriental, incluso el estudio más reciente y completo sobre la reproducción del rabil en el golfo de Guinea (Albaret, 1977) no da indicación alguna sobre una talla de madurez de los rabiles machos; se debe por tanto suponer que es similar a la que se da para las hembras.

- Hembras

- Talla de primera madurez: Albaret no la menciona, pero de acuerdo con sus datos publicados se puede estimar entre 97 y 101 cm de longitud a la horquilla.
- Talla de madurez completa : 108 cm (Albaret, 1977).
- Talla mínima de primera madurez: se sitúa alrededor de 50 ó 60 cm (Rossignol, 1968).

No se han hecho estudios sobre una posible variabilidad temporal o espacial de estas tallas en el Atlántico. Esta variabilidad existe probablemente, tal como indican los trabajos llevados a cabo en el Pacífico (Cole, 1980) y de acuerdo con las observaciones sobre la reproducción de los rabiles pescados con palangre de fondo en el golfo de Guinea (Fontana y Fonteneau, 1978; Yanez y Barbieri, 1980).

6.1.1.4.2. Listado

- Machos

- Talla de primera madurez: 45 cm (Cayré y Farrugio, 1986).
- Talla de madurez completa: según Cayré y Farrugio (1986) puede estimarse en 50 cm.
- Talla mínima de primera madurez: 38 cm (Cayré, 1985).

- Hembras

- Talla de primera madurez: 42 cm (Cayré y Farrugio, 1986).
- Talla de madurez completa: según los mismos autores puede estimarse en 47 cm.
- Talla mínima de primera madurez: 38 cm (Cayré, 1984).

Las tallas de primera madurez mencionadas son similares a las que actualmente se aceptan para el Pacífico. No se ha hecho ningún análisis sobre una posible variabilidad

espacio-temporal de estas tallas. Actualmente, ningún estudio, incluso referente al Pacífico (Matsumoto *et al.*, 1984) señala la posible existencia de tal variabilidad.

6.1.1.4.3. Patudo

No se ha realizado investigación sobre la talla de primera madurez del patudo del Atlántico. A título informativo, mencionaremos los resultados recogidos en un trabajo de síntesis sobre el patudo del Pacífico (Calkins, 1980):

- Talla de primera madurez (machos y hembras): entre 100 y 130 cm.
- Talla mínima de primera madurez: hembras 93 cm, machos 110 cm.

6.1.1.5. Maduración de las gónadas

El proceso de maduración sexual es complejo, ya que interesa a diferentes órganos, secreciones (hormonas) y células; por otra parte, el desarrollo de este proceso en el tiempo, que puede ser continuo o fragmentado, es difícil de identificar a partir de muestras de peces obtenidas en su medio natural, sobre todo cuando se trata de peces pelágicos, migradores y ampliamente distribuidos por los océanos. Al intentar seguir el desarrollo de este proceso, nos hemos limitado a estudiar sus efectos sobre los órganos genitales (gónadas) tratando de parcelar este desarrollo en varias fases o etapas características.

En las tres especies estudiadas, se han utilizado cuatro métodos para las diferentes etapas de maduración. A continuación se presenta una breve y sucesiva descripción de estos métodos, así como los resultados obtenidos para cada una de las tres especies (rabil, listado y patudo) en el Atlántico tropical oriental.

6.1.1.5.1. Histología

• Método

Se extraen la gónadas, femeninas o masculinas, de peces capturados en la mar. Tras pesarlas, se trocean y se fijan con el líquido de Bouin durante varios días. A continuación se lavan los trozos, se deshidratan, se introducen en parafina y se cortan en láminas de 7 a 10 micras de espesor; Estas láminas se colorean después de diversas formas (hematoxilina - eosina, tricromo de Masson o de Prenan, etc.) y se examinan al microscopio. Se identifican las diferentes fases de maduración en función del aspecto del corte, su composición celular y, en el caso de las hembras, el desarrollo de los ovocitos (talla y calidad).

• Resultados

No se reproducen aquí las descripciones que diversos autores hacen de las fases de maduración en cada una de las especies y que, a menudo, van acompañadas de fotografías; referiremos al lector a los trabajos originales, limitándonos a citar a los autores y el número de etapas descritas para cada especie.

Rabil: Ducros, 1964 y Rossignol, 1968: 6 fases

	Albaret, 1976	: 5 fases
Listado:	Cayré y Farrugio, 1986	: 5 fases
Patudo:	No hay un estudio histológico disponible; se pueden consultar los trabajos de Alexseeva (URSS, 1976).	

6.1.1.5.2. Observación macroscópica de las gónadas

El método más antiguo y sencillo para determinar el estado de madurez sexual de los túnidos es sin duda alguna un simple examen visual del aspecto externo de las gónadas femeninas y masculinas. Los criterios que permiten distinguir las fases de madurez de las gónadas son:

- forma y tamaño
- color
- consistencia
- vascularización
- posibilidad de ver ovocitos a través de la membrana ovárica o bien de derramar el esperma pinchando o presionando las gónadas masculinas.

Basándose en esta observación se han propuesto varias escalas de madurez para las tres especies en el Atlántico. Se mencionarán aquí las más recientes.

- Escala de madurez del rabil

La escala de madurez del rabil del golfo de Guinea propuesta por Albaret (1977) se refiere sobre todo a las hembras de esta especie. Comprende seis estados, dos de los cuales se subdividen, resultando ocho estados de maduración "característicos".

Albaret insiste en la creciente dificultad para clasificar las gónadas en estados de madurez precisos cuando el proceso está avanzado, ya que los criterios para definir dichos estados son imprecisos y casi tan variables dentro de un determinado estado como entre los diferentes estados. Añadiremos que las gónadas examinadas proceden con frecuencia de peces congelados, lo cual podría modificar su aspecto y hacer más difícil y arbitraria la determinación de su estado de madurez con un simple examen visual. La descripción de las diversas fases de madurez que corresponden a esta escala se presentan en un anexo a este capítulo.

- Escala de madurez del listado

Esta escala, descrita por Cayré (1981) y adoptada por Cayré y Farrugio (1986), incluye seis estados para los machos y las hembras. Sirven aquí las mismas observaciones de tipo general formuladas para el caso del rabil.

- Escala de madurez del patudo

Gaikov (1983) propone una escala de madurez para el patudo del Atlántico, similar a la propuesta para el listado y que comprende seis fases.

6.1.1.5.3. *Indice de madurez*

-- Rabil

Para el rabil del Atlántico, Rossignol (1968) ha establecido una correspondencia entre el estado de madurez sexual y la relación gonado-somática (RGS), o el índice gonado-somático (IGS).

Sin embargo, si bien la RGS utilizada por este autor se ajusta a la definición mencionada en el párrafo 6.1.1.2.1. (RGS = peso de las gónadas x 100/peso del cuerpo), la definición que emplea en el caso del IGS es bastante singular. Para evitar confusiones, éste índice se denominará aquí IGSR (R de Rossignol):

$$\text{IGSR} = \text{volumen de las gónadas (cm}^3\text{)} \times 10/\text{cubo de la longitud (cm)}$$

Daremos a continuación la correspondencia establecida por el mencionado autor entre la fase de maduración, RGS y IGSR, destacando que es imposible comparar los valores de "IGSR" que propone con el índice gonado-somático (IGS) de acuerdo con el cálculo tradicional (*).

Fase	Estado de madurez	R G S	I G R S
I	Inmaduro	<0,085	<0,165
II	Inicio de maduración	0,085-0,20	0,16-0,3
III	Maduración	0,20-0,60	0,38-1,03
IV	Maduración avanzada	0,60-1,0	1,03-1,67
V	Vitelogenesis	1,0-2,5	1,65-4,4
VI	Puesta	>2,5	>4,4

Otros autores han establecido una relación parcial entre madurez y valores medios del índice de madurez, si bien de forma más grosera, ya que su objetivo era principalmente distinguir los individuos en proceso de maduración o cercanos a la puesta, de los otros. Sin embargo, en los trabajos de Albaret (1977) hay una figura que permite atribuir un valor medio del IGS (*) a las diversas etapas de maduración que él mismo establece:

Fase	Estado de madurez	I G S
I	Inmaduro	<10
II	Inicio de maduración	11-16
III	Maduración	24-26
IV	Prepuesta y puesta	30-50
V	Pospuesta	20
VI	Reposo sexual	11

-- Listado

Para el listado del Atlántico, Cayré y Farrugio (1986) han hecho el cálculo de los valores medios de IGS, separando machos y hembras:

$$\text{IGS} = \frac{\text{Peso de las gónadas (g)} \times 10^5}{\text{Longitud a la horquilla (cm)}}$$

y los han relacionado con las escalas de madurez identificadas por observación macroscópica de las gónadas y también, en el caso de las hembras, por medición de los ovocitos (párrafo 6.1.1.5.4.).

Fase	Estado de madurez	I G S Machos	I G S Hembras
I	Inmaduro	2	5-10
II	Reposo sexual e inicio de maduración	7	13-16
III	Maduración activa	32	45-50
IV	Prepuesta	54	73-82
V	Pospuesta	5	24-27

Estos autores, así como Cayré y Laloé (1986), destacan que los valores del IGS que se pueden observar realmente en cada fase de madurez, aunque más o menos característicos de estas fases, son muy variables y pueden estar solapados de una fase a otra; así, se podrá encontrar un mismo valor del IGS en peces que se encuentran en estados de madurez diferentes, sobre todo en el de maduración activa (figura 6.1).

-- Patudo

No se ha establecido escala alguna de madurez real a partir del índice de madurez para el patudo del Atlántico. Kume y Morita (1977) clasifican las hembras de esta especie en tres categorías, de acuerdo con sus valores de IGS (peso de los ovarios (g)/cubo de la longitud a la horquilla (cm), $\times 10^4$); esta separación se hizo según la escala propuesta

* Fórmula de cálculo del IGS del rabil utilizada por Albaret (1976):

$$\frac{\text{Peso de las gónadas (gramos)} \times 10^8}{\text{Longitud a la horquilla (mm)}}$$

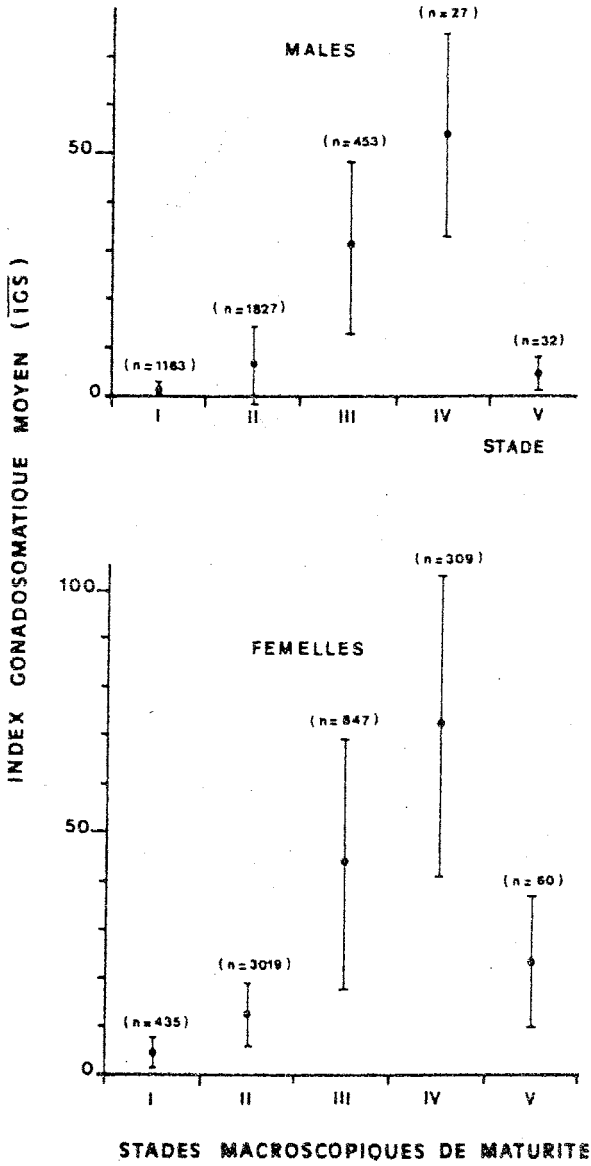


Figura 6.1

Índices gonado-somáticos medios (y desviaciones típicas) correspondientes a los diferentes estados de madurez macroscópicas (I a IV) del listado (Cayré y Farrugio, 1986).

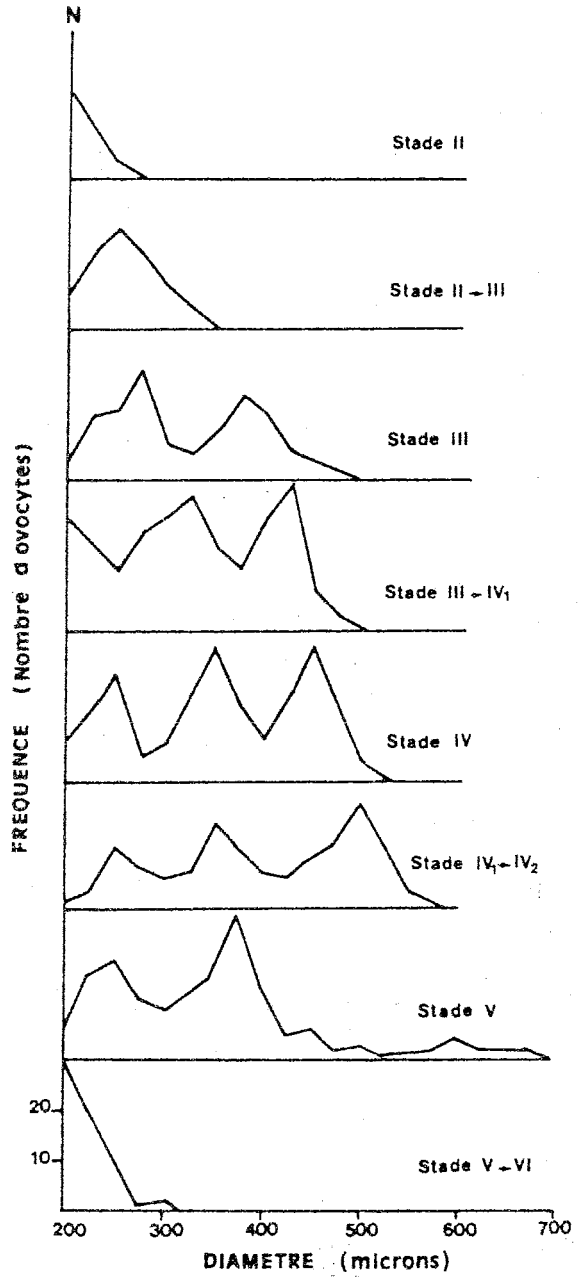


Figura 6.2

Distribución de frecuencias de diámetros de los ovocitos del rabíl (*Thunnus albacares*) en diferentes estados de maduración (Albaret, 1977).

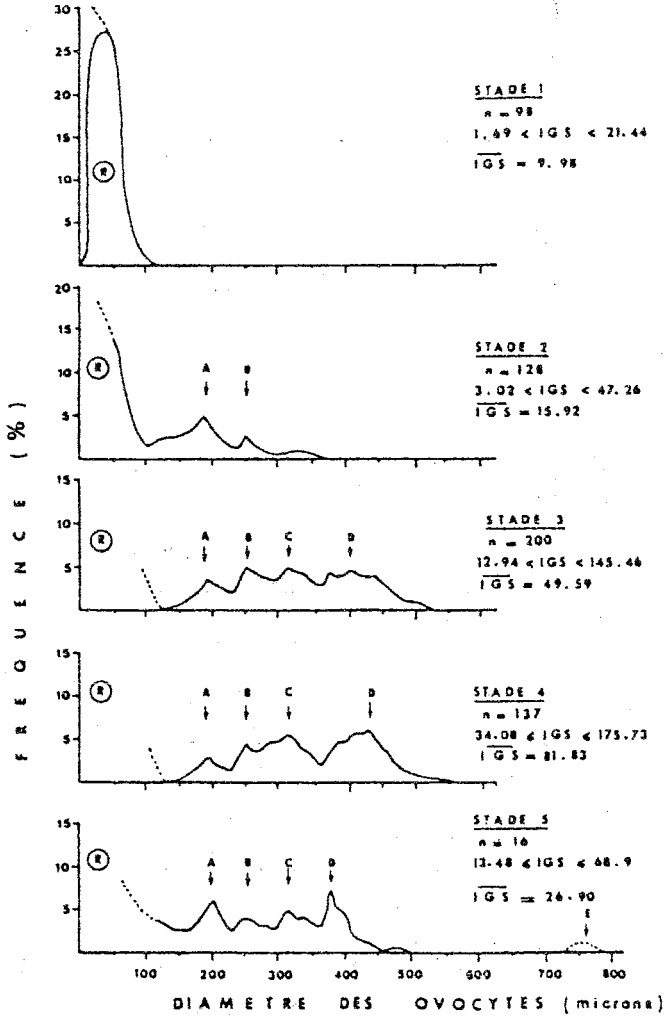


Figura 6.3

Distribución de frecuencias de tallas (diámetro) de los ovocitos del listado (*Katsuwonus pelamis*) correspondientes a diferentes estados de madurez macroscópicos. El número de muestras (n), los valores extremos del índice gonado-somático (IGS) observados y el índice gonado-somático medio (IGS). Se anotan las clases modales características de cada estado: R (stock de reserva), A, B, C, D (según Cayré y Farrugio, 1986).

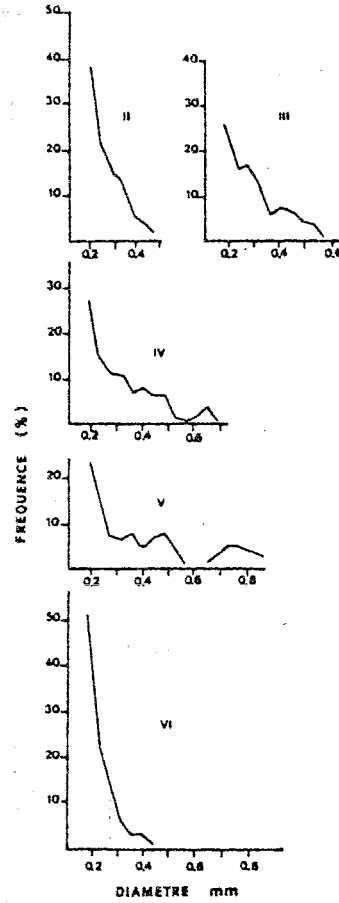


Figura 6.4

Distribución de frecuencias de tallas (diámetro) de los ovocitos del patudo en 6 estados de madurez característicos (Alekseev y Alekseeva, 1980).

por Kikawa (1962) en el caso del patudo del Pacífico:

- IGS < 1.5. Inmaduro
- 1.6 < IGS < 3 Inicio de maduración
- IGS > 3.1 Maduración avanzada

6.1.1.5.4. Distribución de las frecuencias del tamaño (o diámetro) de los ovocitos

La utilización del tamaño de los ovocitos para seguir el proceso de maduración de los ovarios se basa en el axioma según el cual el grado de madurez de un ovocito es directamente proporcional a su tamaño. Por otra parte, este método trata directamente los resultados de la maduración sexual, por lo que es más preciso y menos subjetivo que un simple examen superficial de los ovarios.

En general, en las tres especies, rabil, listado y patudo, así como en otras muchas especies de peces, se constata que los ovocitos de hembras en período de maduración sexual evolucionan (crecen) por grupos sucesivos. Esto se traduce por la presencia de modas sucesivas en las distribuciones de frecuencias del tamaño de estos ovocitos (figuras 6.2, 6.3 y 6.4). El número de estas modas y el tamaño de los ovocitos más grandes es lo que permite establecer varias etapas en la maduración de las hembras.

-- Rabil

De acuerdo con las distribuciones de frecuencias del tamaño de los ovocitos de rabiles capturados en el golfo de Guinea, Albaret (1977) distingue seis estados de madurez (figura 6.2) a los cuales corresponden diferentes valores de IGS (párrafo 6.1.1.5.3.). La extrema brevedad del estado de puesta (estado IV (2) según Albaret) y del período anterior a la puesta, explica la ausencia de ovocitos de más de 600 micras en las muestras. En efecto, durante el período inmediatamente anterior a la puesta, los ovocitos aumentan de forma espectacular su volumen a causa de la penetración de agua (Zharov, 1966); su diámetro es entonces del orden de 1 mm.

-- Listado

Las distribuciones de frecuencias del tamaño de los ovocitos de listado del Atlántico establecidas por Cayré y Farrugio (1986) permiten reconocer los cinco estados de madurez de la escala adoptada por estos autores (figura 6.3). Igual que hace Albaret en el caso del rabil, Cayré y Farrugio explican la escasez de ovocitos grandes (> 500 micras) por la extrema brevedad de la etapa que precede a la puesta. Se observará el solapamiento de los valores de IGS observados por los citados autores para cada etapa.

-- Patudo

En los trabajos de Alekseev y Alekseeva (1980) se puede encontrar una correspondencia parcial entre el estado de madurez y distribuciones de frecuencias de tamaños de los ovocitos. Entre los numerosos estados y estados adicionales establecidos por estos autores, cinco parecen estar caracterizados por las distribuciones de tamaños de los ovocitos (figura 6.4).

6.1.1.5.5. *Discusión y conclusiones*

Teóricamente, si los estados de maduración corresponden a una realidad biológica, en una especie dada se debería encontrar una correspondencia exacta entre los estados determinados por los diversos métodos anteriormente expuestos. No ocurre así: numerosos autores han destacado también el aspecto muy subjetivo, y por tanto poco preciso, de la determinación del estado de maduración por medio de un sencillo examen macroscópico de las gónadas (Albaret, 1977; Cayré y Farrugio, 1986; Gaikov, 1983). Además, algunos de estos autores destacan también la falta de relación entre el IGS y el tamaño de los ovocitos cuando éste sobrepasa un cierto valor (300 micras).

Nos referiremos a las conclusiones de Cayré y Laloé (1986) diciendo que la maduración sexual es un fenómeno más o menos continuo cuya complejidad difícilmente puede reducirse a la identificación de algunos estados, cualquiera que sea su criterio de definición (exceptuando criterios histológicos muy precisos), sobre todo cuando el proceso de maduración está muy avanzado. El interés de los cuatro métodos anteriormente expuestos reside menos en la posibilidad de seguir el proceso de maduración que en entender su desarrollo (histología, medición de ovocitos) y en identificar el momento más cercano posible a la puesta. Para ello es de gran utilidad un índice de madurez (como el IGS) ya que permite distinguir con facilidad los peces listos para la reproducción de los otros (Cayré y Laloé, 1986).

6.1.1.6. *Puesta (zonas, períodos, frecuencia) y fecundidad*

6.1.1.6.1. *Métodos*

La determinación de las zonas y temporadas de puesta del rabil, listado y patudo en el Atlántico tropical oriental, se ha realizado esencialmente observando, en el tiempo y en el espacio, las variaciones de la etapa macroscópica de madurez, el índice de madurez (IGS o RGS), o bien el número y la densidad de las larvas recogidas (párrafo 6.1.1.2.2.).

6.1.1.6.2. *Zonas y temporadas de reproducción*

- Rabil
- Examen de las gónadas

Los diferentes estudios sobre el grado de madurez de las gónadas del rabil en el Atlántico tropical versan sobre las cuatro siguientes regiones según los autores:

- Región senegal-guineana, aproximadamente entre los 10° N y 20° N de la costa hasta 25°W (Postel, 1955; Frade y Postel, 1955; Rossignol, 1968; Yanez y Barbieri, 1980).
- Zona ecuatorial, de 5°N a 5°S y de la costa hasta 15°W (Bane, 1963; Rossignol, 1968; Albaret, 1977; Fontana y Fonteneau, 1978; Yanez y Barbieri, 1980).
- Región angoleña, de 7°S a 15°S, de la costa a 10°E (Da Franca, 1959).
- Atlántico central y oeste (Yanez y Barbieri, 1980).

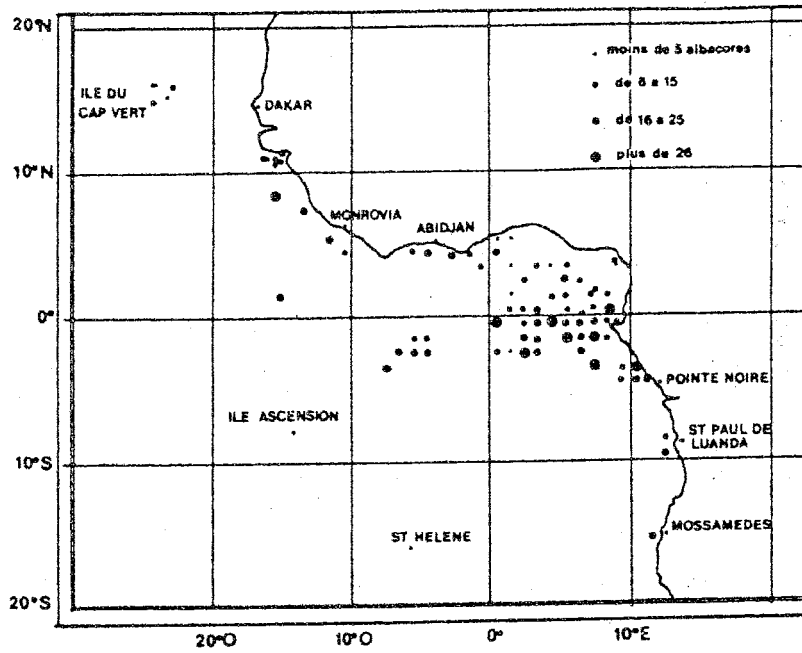


Figura 6.5 Distribución geográfica de las muestras del rabil capturado con cerco, utilizadas por Albaret en su estudio sobre la reproducción de las especies por medio del examen de gónadas (Albaret, 1976).

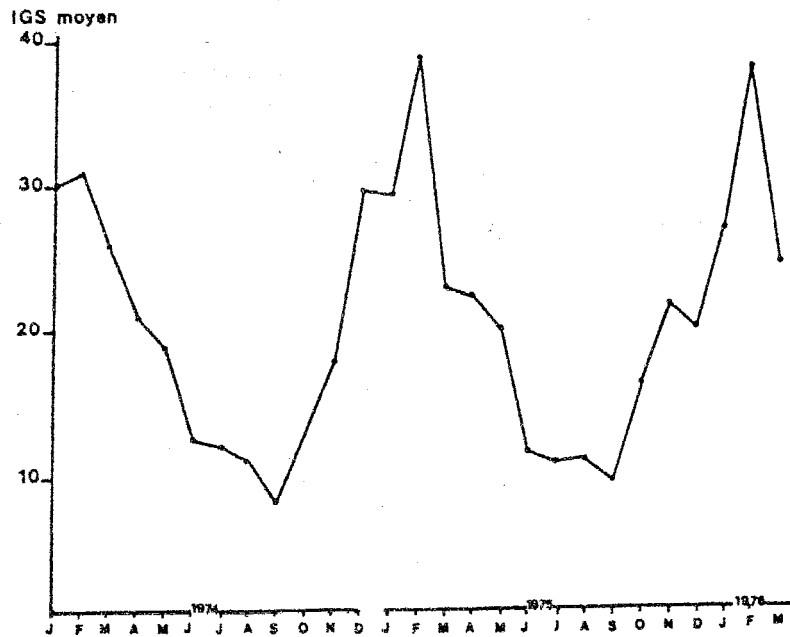


Figura 6.6 Variaciones del índice gonado-somático medio mensual del rabil durante el periodo 1974-75 y primer trimestre de 1976 (Albaret, 1977).

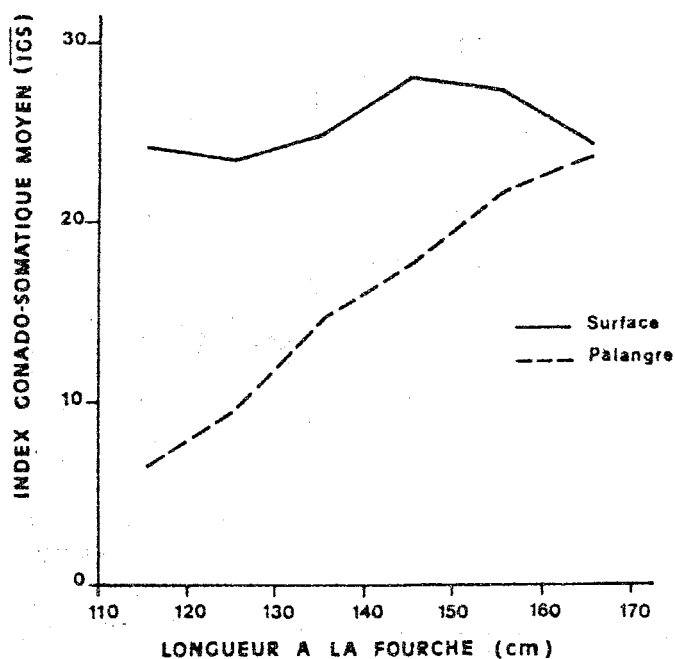


Figura 6.7. Indices gonado-somáticos medios (IGS) calculados en los rabiles capturados en el golfo de Guinea con cerco y con palangre en profundidad (Fontana y Fonteneau, 1978).

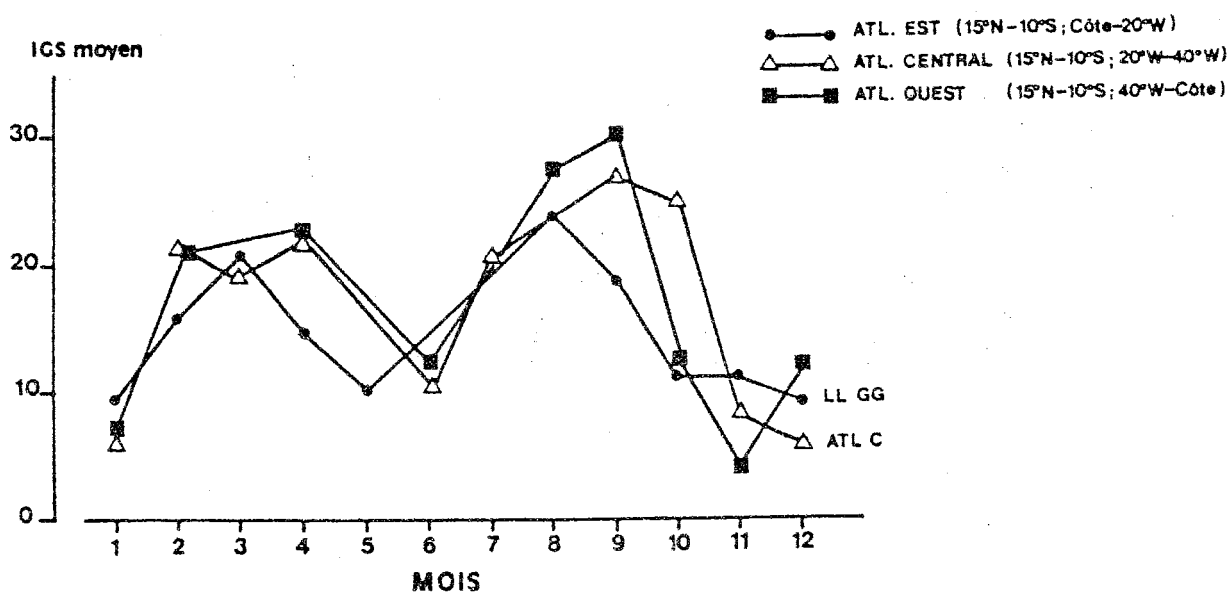


Figura 6.8 Variaciones mensuales del índice gonado-somático medio (1957-1974) de los patudos capturados con palangre en el Atlántico este, central y oeste (Yanez y Barbieri, 1980).

De los trabajos realizados en la zona senegal-guineana, se deduce que el rabil rara vez se reproduce en esta región y que, en cualquier caso, la época reproductiva se limita al verano, de junio a septiembre. La reproducción en esta región sería de escasa importancia como lo demuestran los valores medios bastante bajos del RGS observados por Postel (1955), incluso en verano, período que se supone de reproducción (en el curso del mes de julio el RGS medio es solo de 0.47). Sin embargo, conviene subrayar que Postel llevó a cabo muestreo esencialmente en peces de talla inferior a la de primera madurez. Las observaciones de Rossignol (1986) muestran que muchos rabiles de más de 110 cm se encuentran en etapa de prepuesta y que sus RGS son altos (de 0,7 a 0,9) a partir de junio.

En cuanto a la región tropical sur (Angola) Da Franca (1959) señala, basándose en un muestreo bastante limitado, que los valores de RGS aumentan de mayo a octubre; Rossignol (1968) indica sin embargo que estos valores son siempre inferiores a los que corresponderían a un estado de maduración avanzado. Las mediciones de ovocitos realizadas por Da Franca indican un aumento del tamaño de estos últimos de mayo a octubre, aunque no sobrepasa 300 micras. Rossignol (1968) y Bane (1963), basándose en los trabajos de Da Franca (1959) llegan a la conclusión que la reproducción del rabil en esta región es de escasa importancia y se limita a los meses templados (noviembre a abril).

En la zona ecuatorial, los valores medios de RGS presentados por Bane (1963) muestran que este índice aumenta con regularidad a partir del mes de noviembre (RGS medio = 0.257) hasta el mes de enero (RGS medio = 0.642) y va en descenso hasta marzo. Estas observaciones de RGS unidas a otras observaciones (estado macroscópico de madurez, tamaño de los ovocitos) llevan a este autor a la conclusión que la temporada de puesta del rabil en la región del golfo de Guinea frente a Liberia comprende varios meses (enero a mayo) y que en esta región podrían producirse puestas de intensidad variable durante todo el año. Rossignol (1968) a partir de numerosas observaciones de los estados de madurez, llega a una conclusión similar, si bien precisa que el punto máximo de la puesta se situaría entre febrero y abril en la parte este del golfo de Guinea y entre abril y junio en la parte oeste (Liberia - Guinea). Las importantes concentraciones de rabil grande explotadas en la región ecuatorial, sobre todo en el curso del primer semestre (y a veces durante más tiempo), corresponden con toda probabilidad a concentraciones de individuos en etapa de reproducción; esta observación parece confirmar las conclusiones de Bane (1963) y de Rossignol (1968) e indica que la región ecuatorial es zona de reproducción activa de forma más o menos permanente, pero sobre todo durante el primer semestre.

El importante trabajo de Albaret (1977) sobre los rabiles del golfo de Guinea demuestra que la puesta de los rabiles capturados con cerco en superficie es claramente estacional (figura 6.5). La distribución geográfica de las muestras recogidas (figura 6.6.) permite al autor decir que la zona interior del golfo de Guinea situada al este del meridiano de Greenwich, a ambos lados del ecuador, es una zona importante de reproducción del rabil y que la época de puesta máxima corresponde a los meses de enero y febrero. Por otra parte, comparando los IGS calculados en rabiles pescados en superficie en el golfo de Guinea con los de ejemplares capturados con palangre de profundidad en la misma región (Fontana y Fonteneau, 1978), se observa que la madurez sexual de los peces de superficie es más precoz (figura 6.7) y que el desove máximo de los peces capturados con palangre en el golfo de Guinea tendría lugar esencialmente durante el tercer trimestre. Pero Yanez y Barbieri (1980), de acuerdo con los IGS medios mensuales observados

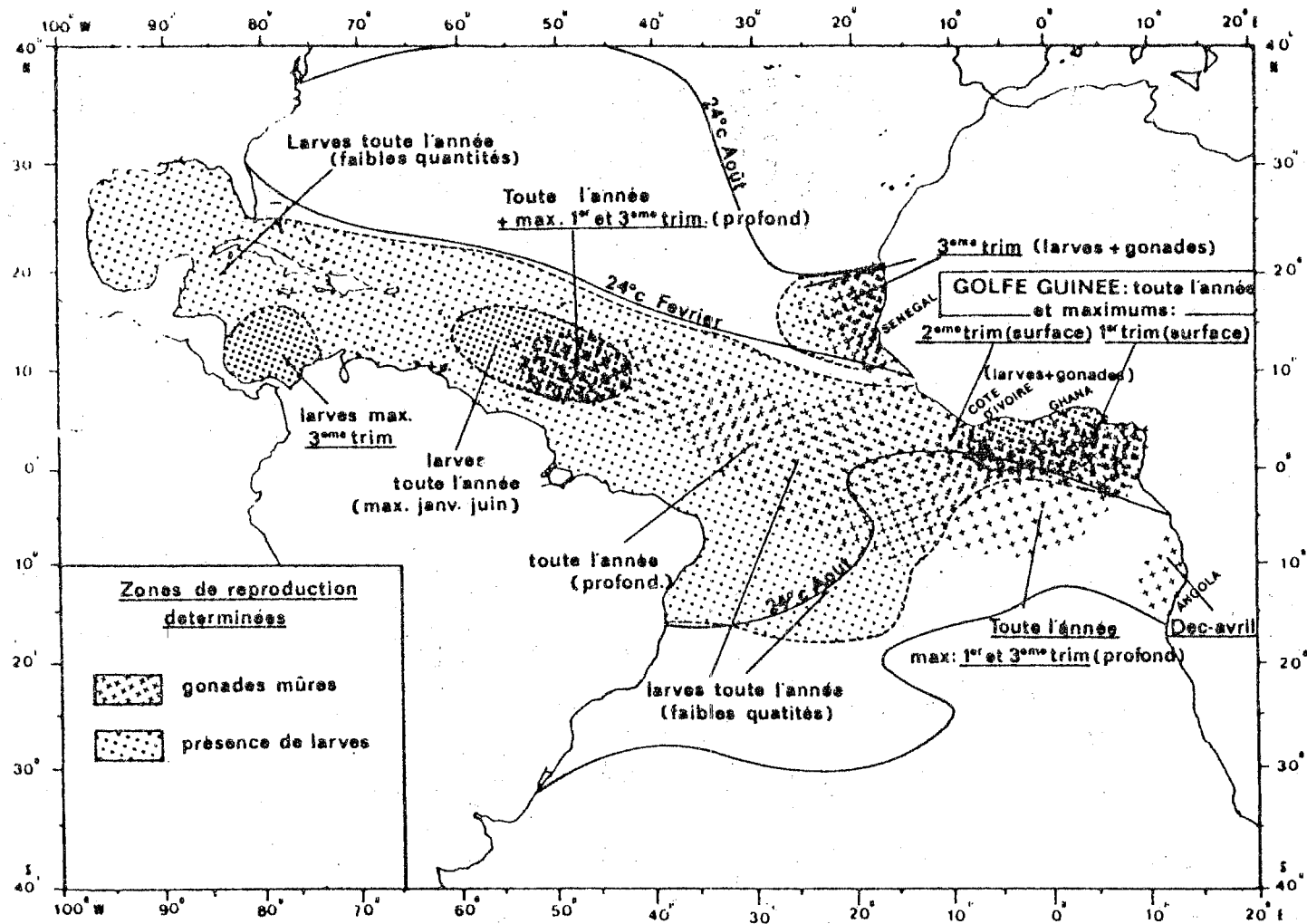
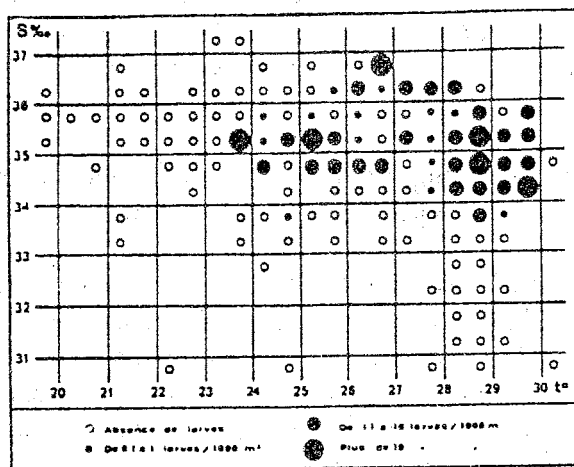
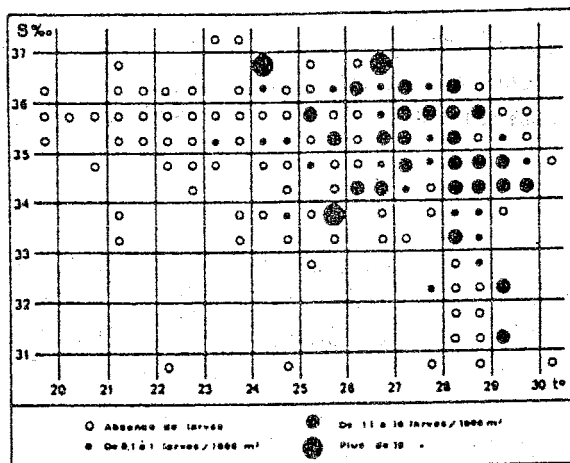


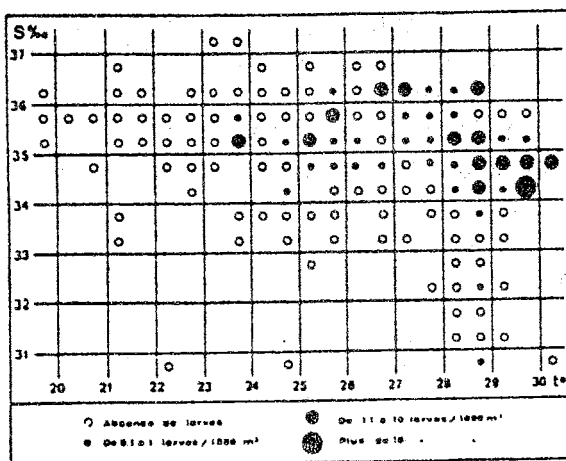
Figura 6.9 Esquema de la distribución espacio-temporal de la reproducción del rabíl en el Atlántico. Se observará, por una parte, una amplia zona ecuatorial de reproducción más o menos constante, incluyendo dos estratos de reproducción máxima a principios de año y en el 3er. trimestre, situados uno al este (golfo de Guinea) y el otro al oeste, y por otra parte, zonas de reproducción secundarias y estacionales situadas frente a las costas de Senegal, Angola y en el golfo de México.



RABIL



LISTADO



PATUDO

Figura 6.10 Diagrama de temperatura y salinidad en la superficie de aguas en las cuales se han observado larvas de rabil, listado y patudo en el Atlántico tropical oriental (Caverivière et al., 1976).

en rabiles pescados con palangre en el conjunto de una zona atlántica oriental, comprendida entre 15°N y 10°S y al este de 20°W, demuestran claramente que estos peces tienen dos épocas de reproducción: en el primer y tercer trimestres (figura 6.8).

El conjunto de los estudios realizados sobre la reproducción del rabil en el Atlántico por medio del análisis de gónadas permiten establecer el siguiente esquema de reproducción (figura 6.9):

a) Se producen desoves de importancia limitada durante los meses cálidos en las regiones tropicales del norte (Senegal, Islas de Cabo Verde, Guinea) de junio a septiembre, y del sur (Angola) de noviembre a abril.

b) En la región ecuatorial situada al este de 20°W y en el golfo de Guinea, la puesta parece distribuirse a lo largo de casi todo el año, alcanzando una intensidad máxima en el primer semestre. En el primer trimestre tiene lugar una puesta importante de los rabiles de superficie en el interior del golfo de Guinea. Además, parecen darse dos temporadas de puesta de los rabiles de profundidad en todo el golfo de Guinea y frente a Liberia, en los trimestres primero y tercero.

c) En las regiones centro y oeste del Atlántico, los valores del IGS observados en peces pescados con palangre (Yanez y Barbieri, 1980) señalan también la existencia de dos temporadas de puesta máxima durante el primer y tercer trimestre (figura 6.8). La zona más importante de esta puesta podría estar al norte de Brasil.

-- Distribución de las larvas

Desde 1956 hasta el presente han tenido lugar en el Atlántico este numerosas campañas de prospección de larvas de túnidos; los resultados se han presentado en gran número de publicaciones (Marchal, 1963; Richards, 1969; Richards *et al.*, 1969 y 1969a; Richards y Simmons, 1971; Ueyanagi, 1971; Rudomiotkina, 1983; Caverivière *et al.*, 1976; Nishikawa *et al.*, 1978; Caverivière y Suisse de Sainte Claire, 1980; Nishikawa *et al.*, 1985).

Dado que la vida de las larvas recogidas es de unos 15 días y sabiendo que ciertas corrientes pueden alcanzar grandes velocidades (2 nudos y más) en la capa de agua donde se encuentran dichas larvas (0-50 metros) (Piton y Roy, 1983; Richardson y Mc Kee, 1984; Gouriou, en el presente documento), se comprende la incertidumbre existente acerca del lugar de puesta de las larvas que hayan estado a la deriva durante una quincena. Las conclusiones que se saquen de las recogidas de larvas son inaceptables si se realizan en un estrato espacio temporal reducido sin tener en cuenta las corrientes y la talla de las larvas capturadas. Afortunadamente, en este caso se han acumulado datos de numerosas campañas de prospección larvaria y toda la zona estudiada está bastante bien cubierta; por otra parte, las larvas de las tres especies que se han recogido tienen una amplia distribución en el espacio y en el tiempo. Sin embargo, no es posible realizar estimaciones cuantitativas precisas de su abundancia, teniendo en cuenta los diferentes métodos o circunstancias de captura de larvas y su capacidad para escapar nadando a los artes empleados. Nos limitaremos a dar su distribución espacio temporal y, siempre que sea posible, indicaciones sobre su mayor o menor abundancia que relacionaremos con la correspondiente importancia de los desoves.

Las larvas de rabil se han venido pescando más o menos durante todo el año en una amplia zona situada a ambos lados del ecuador (5°N - 5°S) incluyendo el Caribe y el conjunto del golfo de Guinea, en aguas cuya temperatura es por lo general superior a 25°C (figura 6.10) y lo más a menudo de 28-30°C (Caverivière *et al.*, 1976). La región

del golfo de Guinea comprendida entre el cabo de Palmes, el ecuador y 5°E, es donde se ha observado la mayor densidad media de larvas; Caverivière y Suisse de Sainte Claire (1980) señalan que esto concuerda con los resultados obtenidos por Albaret (1977) sobre las gónadas y llegan a la conclusión que se trata de la zona más importante de reproducción del rabil, al menos en el Atlántico este. Subrayan que esta abundancia es máxima a principios de año (enero a mayo).

Por otra parte, se han recogido cantidades relativamente importantes de larvas entre 7°N y 17°N, frente a Senegal y las Islas de Cabo Verde, si bien únicamente en los meses templados (julio a octubre). Este hecho confirma la existencia de una zona de puesta secundaria y estacional en la región.

En la zona tropical sur, frente a Angola, se han recogido muy pocas larvas, si bien es cierto que las campañas de prospección en esta zona son escasas. No se puede determinar la existencia de una zona de reproducción de cierta importancia en esta región.

En el Atlántico central se han obtenido larvas de rabil durante todo el año, aunque en poca cantidad, entre 10°N y 20°S (figura 6.9). En el Atlántico oeste se han recogido algunas larvas sueltas a principios de año, sobre todo en el golfo de México (Richards y Potthoff, 1980), mar Caribe y frente a las costas de Venezuela y Brasil (Nishikawa *et al.*, 1978 y 1985).

Las larvas de rabil recogidas en el conjunto del Atlántico tropical confirman el esquema de reproducción deducido del estudio de las gónadas.

- Listado
- Examen de las gónadas

Se han hecho numerosos trabajos sobre identificación de zonas y temporadas de puesta del listado en el Atlántico; la mayor parte estudiaban en general períodos limitados o regiones muy determinadas (Postel, 1955; Gorbunova y Salabarría, 1967; Simmons, 1969; Batts, 1972; Chur *et al.*, 1980; Cayré, 1981...). Más recientemente, se ha realizado un estudio sobre la reproducción del listado a escala atlántica (Cayré y Farrugio, 1986) durante el Programa Internacional de Investigación sobre el Listado del Atlántico; aquí nos referiremos principalmente a los resultados y conclusiones de Cayré y Farrugio (1986), añadiendo los de Batts (1972) aunque éste último haya estudiado sobre todo los listados procedentes del Atlántico noroeste.

La observación mensual de la evolución del valor medio del IGS en las diversas regiones del Atlántico ha permitido identificar varias zonas y períodos de reproducción del listado (figura 6.11).

- Atlántico este:

- Una amplia zona situada a ambos lados del ecuador, incluyendo el golfo de Guinea y que se extiende hasta los 20°W, en la cual el listado se reproduce casi todo el año con intensidad variable en el tiempo y el espacio. El punto máximo se da más o menos entre los meses de noviembre y marzo; ciertas áreas, como la situada frente a Liberia, parecen ser zonas de puesta de especial importancia (figura 6.11).

- En la región tropical nordeste se observa un gran número de ejemplares en reproducción alrededor de las islas de Cabo Verde, si bien tan solo en los meses templados (julio a septiembre).

- Región tropical sudeste (costa de Angola): el muestreo de gónadas realizado no ha sido significativo

• Atlántico oeste:

Las observaciones de gónadas se han limitado a dos regiones: las costas del sur de Brasil (20°S - 30°S) y las costas de Carolina del Norte (30°N - 37°N).

Frente a Brasil, la reproducción tiene lugar de diciembre a marzo, tal como indican los importantes valores medios de IGS en dicha época. Este período corresponde a la estación templada. Según Batts (1972), el principal período de reproducción frente a las costas norteamericanas (30°N - 37°N) tiene lugar también en la estación cálida (junio-julio). Hay que destacar la falta de observaciones significativas referentes a la zona ecuatorial oeste (golfo de México, costa nordeste de Brasil y de Venezuela). Algunas observaciones esporádicas de gónadas (Goldberg y Au, 1986) podrían señalar que los listados se reproducen allí activamente, sobre todo durante el verano y principios del otoño.

A partir de estas observaciones y teniendo en cuenta el hecho de que cuando la temperatura sobrepasa los 24°C se encuentran listados en estado de reproducción, Cayré y Farrugio (1986) han propuesto el siguiente esquema de reproducción del listado en el Atlántico:

"La reproducción sería oportunista. Las zonas con temperatura superior a 24°C y en las cuales las biomásas de fitoplancton y zooplancton son importantes, parecen particularmente favorables a la reproducción. A medida que nos alejamos de la zona ecuatorial en dirección a las regiones tropicales norte o sur, los períodos favorables a la reproducción se limitan cada vez más a las estaciones estivales durante las cuales la temperatura del agua es superior a los 24°C".

-- Distribución de las larvas (figura 6.11)

Las referencias de los principales trabajos sobre la recogida de larvas de túnidos en general y de listado en particular son idénticas a las mencionadas en el caso del rabil; se pueden añadir algunos trabajos que versan especialmente sobre las larvas de listado, como los de Rudomiotkina (1983) y Matsuura (1986).

La similitud de la distribución espacio temporal de las larvas de listado y de rabil en el Atlántico ha sido destacada por Caverivière *et al.* (1976) (figura 6.10) y por Nishikawa *et al.* (1985). Las conclusiones de los diversos trabajos respecto a la distribución de las larvas de listado corroboran el esquema de reproducción deducido de la observación de gónadas (figura 6.11), a saber:

- En la región ecuatorial comprendida entre 5°N y 5°S se observan larvas de listado durante todo el año, siendo relativamente más abundantes en el primer trimestre (enero-marzo).

- En el golfo de México y mar Caribe, las larvas están presentes sobre todo en verano (julio a septiembre), siendo más abundantes que en el golfo de Guinea.

- Igual que las gónadas en avanzado estado de madurez, las larvas se encuentran casi exclusivamente en aguas de temperatura superior (figura 6.10) a los 24°C (Caverivière *et al.*, 1976; Matsuura, 1986), si bien en las regiones tropicales norte o sur solo se ven en la temporada estival.

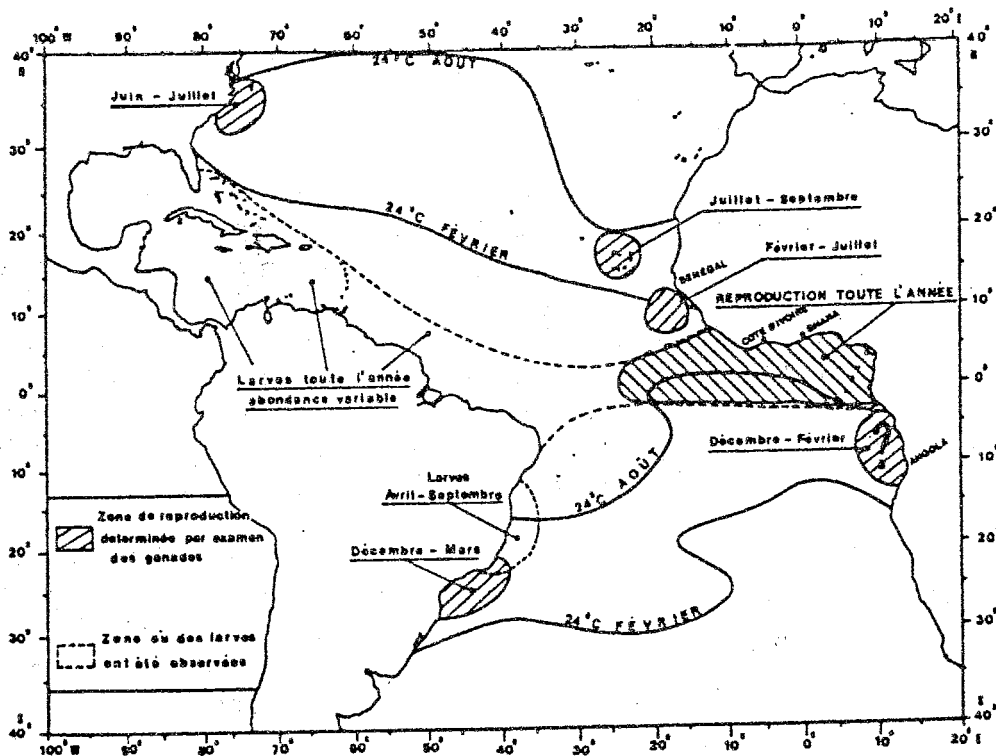


Figura 6.11 Distribución espacio-temporal de la reproducción del listado (*Katsuwonus pelamis*) en el Atlántico (Cayré, 1984).

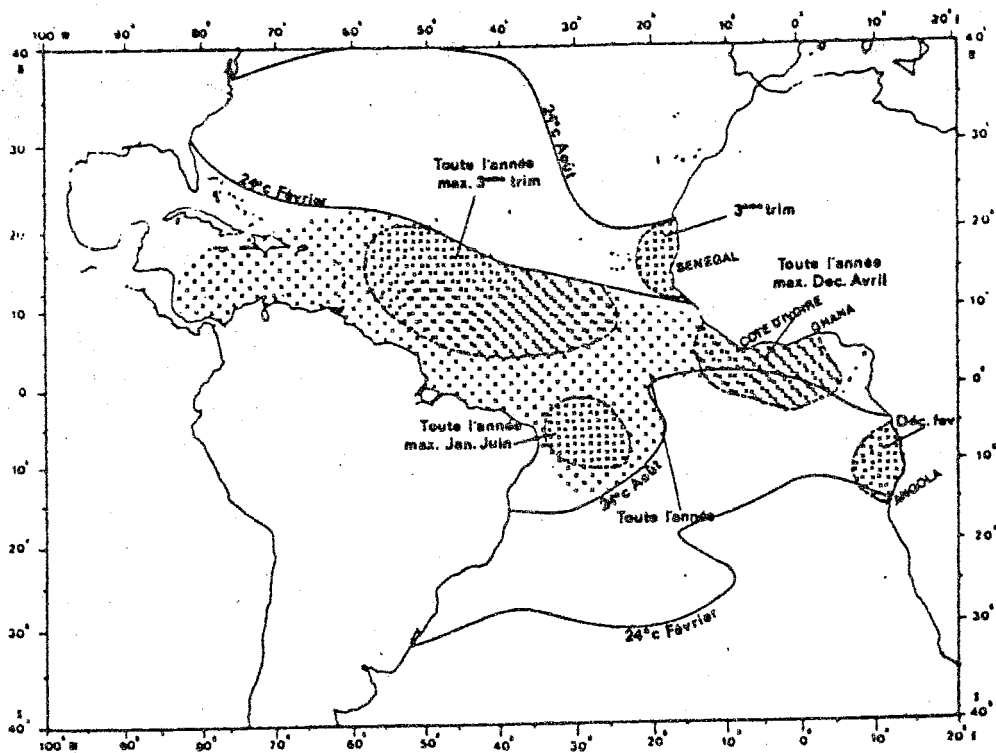


Figura 6.12 Esquema de la distribución espacio-temporal de la reproducción del patudo en el Atlántico, según observaciones de larvas y madurez de gónadas. La densidad de los puntos en la figura refleja la intensidad relativa de las puestas que se suponen. Se observará que la puesta tiene lugar de forma más o menos constante en una amplia zona ecuatorial y que existe un importante estrato de reproducción frente a la costa nordeste de Brasil y Venezuela en el 3er. trimestre.

- Patudo

- Examen de las gónadas

Hasta el momento no se ha emprendido el estudio de la reproducción del patudo con el mismo rigor y detalle que en el caso del rabil o el listado. Por otra parte, todas las observaciones sobre el estado de madurez de las gónadas de patudo se han hecho sobre ejemplares capturados con palangre (Sakamoto, 1969; Alekseeva, 1976; Kume y Morita, 1977; Alekseev y Alekseeva, 1980; Gaikov, 1983). Excluyendo a Sakamoto (1969) o a Kume y Morita (1977), que calcularon índices de madurez medios (IGS) por zonas y sobre una base anual o mensual, los restantes trabajos se basan en la observación macroscópica de las gónadas, método que como ya hemos dicho es muy poco preciso.

A pesar de todo, estos trabajos llegan a varias conclusiones comunes:

- La zona de reproducción del patudo se limita principalmente a un área situada a ambos lados del ecuador (15°N - 15°S), en aguas relativamente calientes y que se extiende desde el golfo de Guinea hasta las costas americanas (figura 6.12).

- En el interior de esta amplia zona de reproducción, se pueden ver ejemplares en estado de reproducción casi todo el año, con dos picos bien marcados, como en el caso del rabil, en los trimestres primero y tercero. Además, en esta zona la reproducción parece ser más importante en la parte oeste, frente a la costa nordeste de Brasil y sobre todo en el centro del Atlántico, que en el golfo de Guinea.

- En las regiones tropicales del sur (10°S a 20°S), frente a Angola o Brasil, y al nordeste (Senegal) se han encontrado ejemplares en avanzado estado de madurez durante los meses de verano que son, respectivamente, de noviembre a febrero y de junio a septiembre; este hecho podría ser indicio de que estas regiones son zonas de puesta esporádica, si bien muy secundarias en comparación con la vasta zona ecuatorial de reproducción del patudo (figura 6.12).

- Distribución de las larvas

Se puede decir que, en general, casi todos los autores que han estudiado las larvas de túnidos han destacado que las del patudo son mucho más escasas que las de rabil o listado. Caverivière y Suisse de Sainte Claire (1980) han demostrado estadísticamente que la presencia de larvas de rabil y de patudo (y en menor medida, de listado) está en estrecha relación, lo cual, igual que la observación directa de las gónadas, indicaría que el esquema de reproducción de ambas especies (zonas y períodos) es muy similar.

Las larvas de patudo se encuentran rara vez en aguas de temperatura inferior a 24°C (Rudomiotkina, 1983 b) y más a menudo en aguas cuya temperatura es superior a 28°C (Caverivière *et al.*, 1976) (figura 6.10). Se encuentran durante casi todo el año en una amplia zona que rodea al ecuador, desde las costas de Brasil hasta el golfo de Guinea (figura 6.12). En las regiones tropicales del norte (Senegal, Islas de Cabo Verde) y sur (Congo-Angola) solo se encuentran en verano, de julio a septiembre y de noviembre a febrero (Rudomiotkina, 1983).

Estos resultados confirman el esquema de reproducción deducido de la observación de las gónadas.

6.1.1.6.3. Número de emisiones de huevos (tabla 6.1)

Determinar el número de puestas o emisiones de huevos de un ejemplar es un problema especialmente difícil de resolver partiendo de peces capturados en su medio natural. Es tanto más delicado por cuanto las áreas y épocas de reproducción son extremadamente amplias, como hemos visto en el caso del rabil, listado y patudo. En la actualidad es imposible, a partir de los trabajos realizados en el Atlántico, manifestarse con precisión acerca del número de emisiones de huevos por año que pueden realizar los peces de las tres especies mencionadas y por tanto solo se pueden formular hipótesis al respecto.

De acuerdo con las mediciones de ovocitos de las tres especies efectuadas en las gónadas femeninas en avanzado estado de madurez (Albaret, 1977; Cayré y Farrugio, 1986; Alekseev y Alekseeva, 1980) se constata lo siguiente:

- que las distribuciones de frecuencias de tamaño de los ovocitos son del tipo pluri-modal (varios grupos diferenciados de ovocitos en maduración);
- que se pueden a veces observar en estas gónadas, además de los ovocitos en maduración, grandes ovocitos atrésicos (en proceso de reabsorción) que son restos de una reciente emisión de huevos.

Estas dos observaciones llevan a la conclusión de que el rabil, el listado y el patudo efectúan varias emisiones de huevos sucesivas.

Según el número de grupos (o modas) de ovocitos visibles en las distribuciones de frecuencias en las hembras en avanzado estado de madurez (figuras 6.2, 6.3 y 6.4) y suponiendo que cada uno de estos grupos evolucione correctamente hasta la puesta y que no aparezcan otros grupos inmediatamente después de la puesta de los anteriores, se pueden establecer las siguientes hipótesis sobre el número de emisiones de huevos posibles:

Rabil : 3 emisiones
Listado: 4 emisiones
Patudo: 3 emisiones

Estas emisiones de huevos ocurrirían sucesivamente en el curso de un determinado período de puesta y por tanto convendría multiplicar estas cifras por el número estimado de períodos de puesta de cada una de las especies; esta estimación del número de períodos de puesta conduce hacia otras hipótesis que son todavía más aleatorias, basadas en la observación de la evolución de los índices de madurez en una zona determinada y sobre las posibles migraciones de una zona a otra. El rabil y el patudo podrían tener dos o tres épocas de reproducción al año, lo que produciría un número de emisiones de huevos comprendido entre 5 y 10 (tabla 6.1).

El caso del listado es aún más delicado, ya que parece capaz de reproducirse a lo largo de todo el año, sin período muy determinado, y de alcanzar muy rápidamente la madurez (Cayré, 1985). Recientemente, esta aptitud del listado de producir emisiones de huevos sucesivas y muy seguidas parece probada por el extraordinario trabajo realizado por Hunter, Beverly y Macewicz (1986) sobre los listados del Pacífico; tras un estudio histológico muy preciso de las gónadas del listado, estos autores llegan a la conclusión que la especie puede emitir huevos cada 1,18 días durante todo su período de repro-

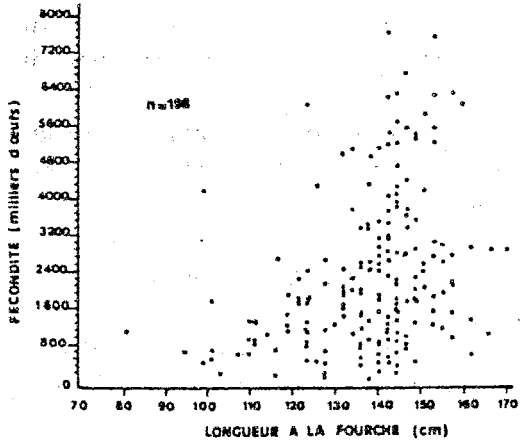


Figura 6.13 Relación entre la fecundidad parcial individual y la talla del rabjl en el Atlántico tropical oriental.

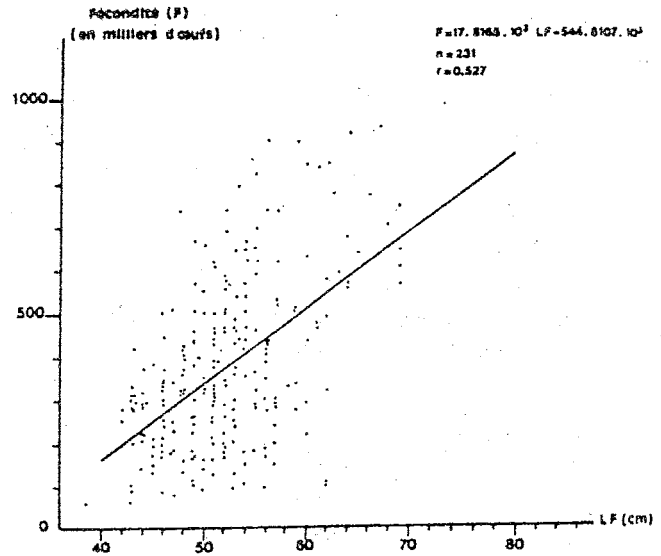


Figura 6.14 Relación fecundidad-longitud a la horquilla (LF) del listado en el Atlántico este (Cayré y Farrugio, 1986).

Tabla 6.1

Fecundidades parciales y totales (en millones de huevos emitidos) del rabjl, listado y patudo del Atlántico tropical oriental. (1) Patudo: la falta de estudios profundos sobre la fecundidad de esta especie en el Atlántico y las informaciones fragmentadas recogidas en el Pacífico hacen que, como enfoque inicial, se extrapolen los resultados del rabjl a esta especie.

ESPECIE	FECUNDIDAD PARCIAL (nº de huevos emitidos de una sola vez)	NUMERO TOTAL DE EMISIONES DE HUEVOS	FECUNDIDAD TOTAL ANUAL (nº de huevos emitidos)
RABJL	1 a 6 millones.	4 a 10	4 a 60 millones
PATUDO (1)	id	id	id
LISTADO	0.1 a 1 millones	76	7.6 a 76 millones-

ducción. Suponiendo que dicho período dure al menos 3 meses, se llega a la estimación de 76 emisiones de huevos por año.

Insistiremos una vez más sobre la naturaleza hipotética del conjunto de estos resultados; la fecundidad en general puede variar de acuerdo con múltiples factores: talla y edad de los individuos, variaciones climatológicas y ambientales, etc.

6.1.1.7 Fecundidad

El término "fecundidad" se refiere por lo general a la "fecundidad parcial individual". De acuerdo con la definición adoptada por el "Grupo de Trabajo sobre la reproducción de las especies explotadas en el golfo de Guinea" (ISRA-ORSTOM, 1979) se trata del "número de ovocitos de la última moda presentes en los ovarios en estado de prepuesta, antes del inicio de la emisión"; este número debe necesariamente corresponder al número de huevos expulsados en una emisión. Para ser exactos, la "fecundidad total" anual de un individuo de una especie determinada sería igual a la suma de las fecundidades parciales que corresponden a cada una de las emisiones de huevos de dicho individuo en el transcurso de un año.

6.1.1.7.1. Fecundidad parcial

La fecundidad está en función de diversos parámetros propios de cada especie y de cada individuo (talla, peso del pez, peso de las gónadas, índice de madurez, etc.); por lo general se expresa en función de la longitud del individuo.

- Rabil

La relación fecundidad (parcial) - longitud a la horquilla, se ha calculado aquí con base en datos obtenidos por Albaret (1976). Es como sigue:

$$F = 39,62 LF - 3056$$

con $r = 0,343$ y $n = 198$ (número de observaciones)

F = fecundidad en miles de huevos
 LF = longitud a la horquilla en centímetros

Se ve (figura 6.13) que un rabil, según sea su talla, puede expulsar entre 1 y 6 millones de huevos por emisión (tabla 6.1). Se observará el escaso valor del coeficiente de correlación (r) lo que indica una gran variabilidad de la fecundidad a una determinada talla. No se han investigado las causas de esta gran variabilidad en el rabil.

- Listado

La relación fecundidad-longitud a la horquilla (Cayré y Farrugio, 1986) se expresa como sigue:

$$F = 17,817 LF - 544,811$$

con $r = 0,527$ y $n = 231$ (número de observaciones)

F = fecundidad en miles de huevos
 LF = longitud a la horquilla en centímetros

Son pues desde 100000 hasta un poco más de 1 millón los huevos (tabla 6.1) que puede emitir un listado de una sola vez, dependiendo de su talla (figura 6.14). Esta fecundidad puede también expresarse en una cifra media de huevos emitidos (de una sola vez) por gramo de peso del cuerpo del pez; esto es lo que se llama "fecundidad relativa parcial". En el caso del listado, la fecundidad relativa parcial parece disminuir ligeramente al aumentar la talla del pez, si bien se sitúa en promedio alrededor de 100 huevos expulsados por gramo de peso total (Cayré y Farrugio, 1986). Por otra parte, Cayré y Farrugio (1986) han demostrado que la gran variabilidad de la fecundidad del listado a una determinada talla parece relacionada con la zona de captura del pez: así, la fecundidad de los peces muestreados decrece al alejarse de la zona ecuatorial hacia las regiones tropicales del norte o del sur.

El bajo coeficiente de correlación (r) y la dispersión de los puntos que se observaba también en la relación fecundidad-longitud del rabil (figura 6.13) podría tener la misma explicación que en el caso del listado; sin embargo, se observará que los rabiles que han servido a Albaret para establecer esta relación proceden de una zona mucho más reducida (figura 6.6) (golfo de Guinea) que aquella de la cual proceden los listados muestreados por Cayré y Farrugio (20°N - 10°S).

- Patudo

Hasta el presente no se ha hecho estudio alguno de fecundidad en el Atlántico. Respecto al Pacífico, un estudio bastante antiguo (Yuen, 1955) parece indicar que el patudo tiene una fecundidad parcial similar a la del rabil (de 2,9 a 6,3 millones de huevos por emisión).

6.1.1.7.2. Fecundidad total

Para saber cual es la fecundidad total de cada una de las tres especies, se deberá determinar cual es el número anual de emisiones y las fecundidades parciales que corresponden a cada emisión. Ya hemos dicho que resulta difícil determinar el número de emisiones de huevos; este número, por otra parte, parece variar de acuerdo con la edad de los individuos (Rossignol, 1968; Albaret, 1977) y probablemente, también de acuerdo con el medio biológico (abundancia de la especie considerada, abundancia del alimento y de predadores) y el medio físico-químico.

Albaret (1977) establece la hipótesis según la cual la fecundidad parcial del rabil sería igual en las 2 ó 3 emisiones de huevos sucesivas en una misma temporada de puesta de esta especie. Pero esta hipótesis no se ha comprobado y todavía no se han analizado las posibles diferencias en la fecundidad parcial de una temporada de puesta a otra, temporadas que parecen ser 2 ó 3.

En análisis realizados sobre la fecundidad del listado, Cayré y Farrugio han demostrado que la fecundidad variaba según la procedencia geográfica de los peces, si bien se refieren a la hipótesis de acuerdo con la cual esta variabilidad estaría más relacionada con el rango de la emisión que con el lugar de captura de estos peces.

No se ha realizado análisis alguno sobre el patudo, por lo que los resultados obtenidos en el caso del rabil se extrapolarán a dicha especie.

Teniendo en cuenta todas estas incertidumbres y dejando de lado todas las causas de variabilidad se puede, aunque con suma prudencia, estimar la fecundidad total multiplicando la fecundidad parcial de cada especie por el número anual de emisiones estimado; los resultados respecto a la fecundidad anual total de las 3 especies serían:

- Rabil y patudo (tabla 6.1): de 5 a 60 millones de huevos por año; estas cifras están probablemente subestimadas si se admite, como en el caso del listado, una sucesión más rápida y frecuente de emisiones de huevos en el transcurso de una temporada de puesta.

- Listado (tabla 6.1): se estima un mínimo de 7,6 a 76 millones de huevos por individuo y por año; la fecundidad total media sería de unos 34 millones de huevos si se admite una fecundidad parcial media de 450000 huevos por emisión.

6.1.1.8 Conclusiones

De los diversos resultados y conocimientos reales o hipotéticos más probables, expuestos en este capítulo, se puede deducir que existe un cierto número de caracteres comunes en los procesos de reproducción del rabil, listado y patudo:

- Los sexos están separados y la fecundación es externa.
- La puesta parece tener lugar en aguas superficiales templadas (0-50 metros).
- El tamaño de los huevos es muy similar en las 3 especies: entre 1 y 1,5 mm de diámetro.
- Los huevos eclosionan rápidamente (24 horas) después de la fecundación y la fase de larva solo dura unos quince días.
- Las zonas de puesta son muy amplias; se distingue una gran zona de puesta, más o menos permanente, situada a ambos lados del ecuador y dos zonas tropicales (norte y sur) en las cuales la puesta se limita a la estación cálida.
- Para las tres especies, la reproducción se efectúa mediante emisiones de huevos múltiples y sucesivas.

Esta estrategia de reproducción podría explicar la escasa variabilidad del reclutamiento: de 1 a 5 en el rabil (Fonteneau, 1985) y de 1 a 2 en el listado (Cayré, 1985), que se estima actualmente para estas especies. Dentro de esta mecánica general de reproducción común a las tres especies, se observan algunas características propias a cada una de ellas. Puesto que los caracteres esenciales de la reproducción del patudo pueden deducirse de los trabajos realizados sobre el rabil, nos limitaremos a destacar tan solo las particularidades o "tácticas de reproducción" que parecen diferenciar al rabil y al listado.

-- Fecundidad y ciclo de reproducción:

La fecundidad parcial del rabil (número de huevos emitidos de una sola vez) es más importante que la del listado, porque su talla cuando se reproduce y el tamaño de sus ovarios son superiores a los del listado y sus huevos tienen prácticamente el mismo volumen.

Basándose en análisis de cohortes (capítulo 8) se puede afirmar que en el Atlántico los listados son más abundantes que los rabiles. Para compensar su fecundidad parcial más débil y mediante tasas de supervivencia de las larvas, que a primera vista parecen idénticas en las dos especies, el listado se reproduce muy activamente durante todo el año en la zona ecuatorial, con una táctica "oportunista" (Cayré y Farrugio, 1986), mientras que el rabil, en la misma zona, se reproduce con preferencia en ciertas épocas y lugares.

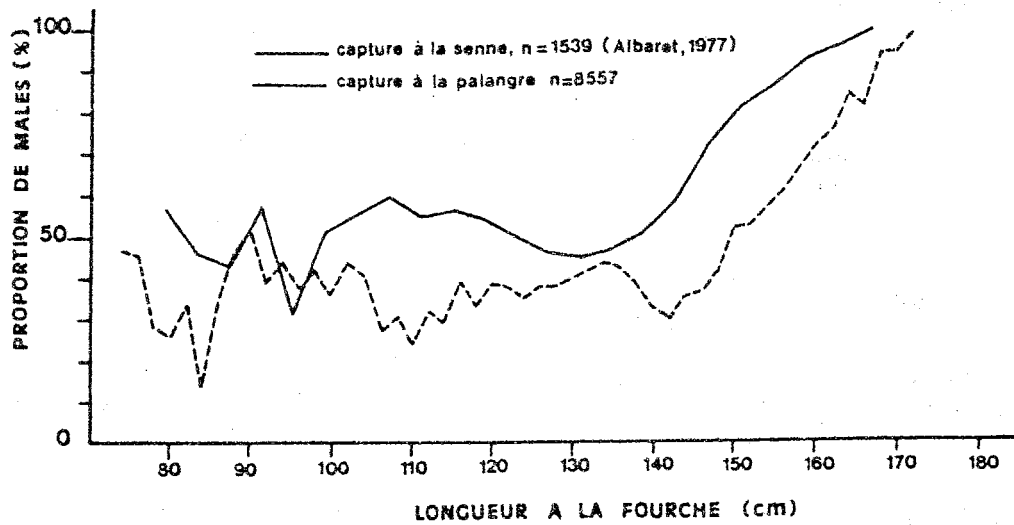


Figura 6.15

Evolución del porcentaje de rabiles machos en función de la talla y según el método de pesca (cerco o palangre). Se dan los totales (n) de individuos machos y hembras muestreados.

Nota.- Los datos no publicados que se refieren a los peces capturados con palangre han sido recogidos por el Far Seas Research Laboratory (Shimizu, Japón) y nos han sido amablemente comunicados por S.Kume.

Tabla 6.2

Sex ratio y porcentajes de machos y hembras de rabíl (*Thunnus albacares*) observados en las capturas obtenidas en el Atlántico con diversos artes de pesca.

Auteurs	Lieu	Engin de pêche	Nombre total mâles + femelles	Sex-Ratio	%mâles	%femelles
POSTEL (1955)	CAP-VERT	canne	252	1.27	56.0	44.0
ROSSIGNOL (1968)	CAP-VERT	canne	982	0.78	43.8	56.2
LENARZ et al., (1974)	Atlantique	canne+senne	-	1.06	51.5	48.5
		palangre	-	1.44	59.4	40.6
YONEMORI and HONMA (1975)	Atlantique est	senne	197	1.22	53.8	46.2
ALBARET (1977)	Golfe de Guinée	senne	1540	1.45	59.2	40.8

Por lo tanto, las emisiones de huevos del listado son más numerosas y frecuentes que las del rabil, lo cual es posible gracias a un ciclo muy rápido de maduración de las gónadas y de los ovocitos que estas contienen.

En el caso del rabil, las relaciones entre los individuos que viven en aguas profundas y los de superficie, así como la participación de estos dos grupos (*lo stocks?*) en la reproducción de la especie (Fontana y Fonteneau, 1978; Yanez y Barbieri, 1980), están aún sin precisar, ya que se derivan también con toda probabilidad de una táctica de reproducción muy precisa.

La estrategia de reproducción del patudo, similar a la del rabil y el listado, aunque mal estudiada, parece indicar que los peces grandes, que se encuentran en abundancia hasta latitudes muy altas (50°N - 50°S), realizan importantes migraciones hacia las zonas de reproducción ecuatoriales ;esta aparente servidumbre no está aún demostrada y sería conveniente definir con más precisión el conjunto del esquema de reproducción del patudo.

Quedan por explorar muchos otros puntos, que conciernen sobre todo la variabilidad de la fecundidad (o del esquema de reproducción en sí mismo) y sus causas, que afectan a las tres especies.

6.1.2. PROPORCIÓN DE SEXOS

6.1.2.1. Definición y expresión

La proporción de sexos se define como la relación entre el número de machos y el número de hembras; sin embargo, muchos autores designan a menudo con este término la proporción de machos o hembras, expresada en porcentaje del número total de individuos cuyo sexo ha sido determinado. La proporción de sexos se expresa, bien para el conjunto de la población muestreada, o bien, con más precisión, para la clase de talla de los individuos que componen la muestra.

6.1.2.2. Rabil

Con frecuencia se ha calculado globalmente la proporción de sexos para el conjunto de los rabiles que componen las muestras recogidas (Postel, 1955; Rossignol, 1968, Lenarz *et al.*, 1974; Yonemori y Honma, 1975; Albaret, 1977). De los diversos trabajos se deduce (tabla 6.2) que la proporción de sexos está por lo general descompensada a favor de los machos cuando los peces muestreados proceden de los artes de superficie (caña y cerco) y a favor de las hembras en las pesquerías palangreras. El predominio global de las hembras en las muestras recogidas en la captura del palangre se debe a una sobreabundancia de hembras en los peces de menos de 150 cm de longitud a la horquilla (figura 6.15). El predominio de machos entre los peces grandes es igualmente patente en las muestras capturadas con cerco a partir de una talla de 140 cm (Albaret, 1977) como en las procedentes del palangre a partir de una talla de 150 cm (figura 6.15).

Este fenómeno, constatado en los rabiles de los tres océanos, puede explicarse de cuatro formas:

- Una capturabilidad de las hembras más escasa que la de los machos a partir de una talla de 140 cm.

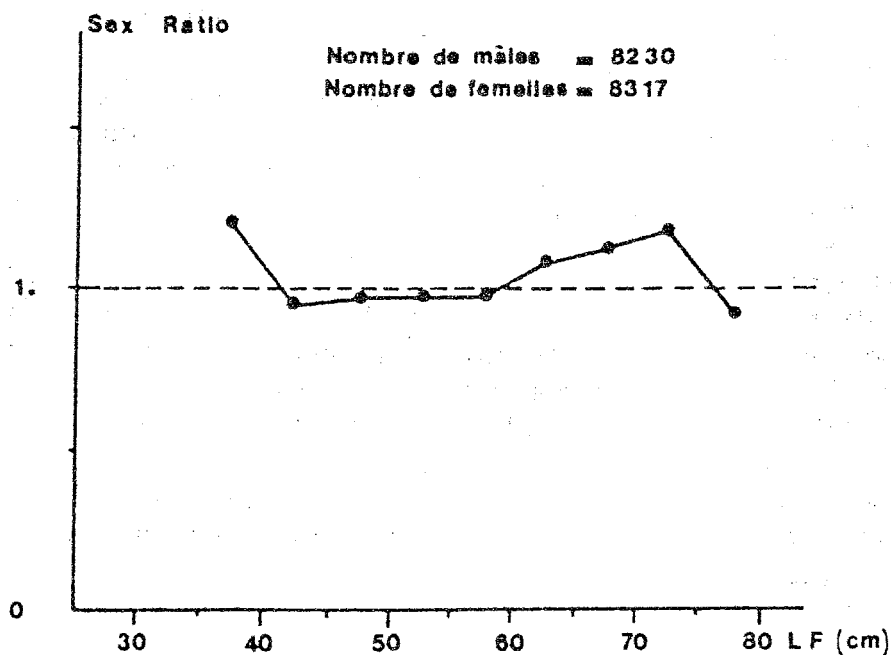


Figura 6.16

Sex ratio (número de machos/número hembras) de listado del Atlántico por clases de talla de 5 cm (longitud a la horquilla (Cayré y Farrugio, 1986).

Tabla 6.3

Listado (*Katsuwonus pelamis*): sex ratio calculada por clases de talla (longitud a la horquilla) de 5 cm correspondiente a peces capturados en el conjunto del Atlántico (Cayré y Farrugio, 1986).

Classe de taille LF(cm)	30-34	35-39	40-44	45-49	50-54	55-59	60-64	65-69	70-74	75-80	Total
Nombre observations	12	431	2500	4395	4357	2904	1325	577	190	29	16720
Sex-ratio mâles/femelles	5.000	1.261	0.956	0.968	0.973	0.969	1.077	1.121	1.184	0.933	0.990
CHI 2	2.67	4.96*	1.25	1.15	0.80	0.73	1.81	1.89	1.35	0.03	0.46

* CHI 2 significatif au seuil de 5%

- Inversión sexual de las hembras de gran talla, que se convierten en machos.
- Un crecimiento diferente de los dos sexos y sobre todo una talla máxima más pequeña en las hembras que en los machos.
- Mayor mortalidad natural en las hembras.

Si bien parece que se pueden descartar las dos primeras explicaciones (Albaret, 1977), se deberán mantener las dos últimas para explicar la evolución constatada de la proporción de sexos con la talla. Las similares proporciones (al menos en las muestras de superficie) de los dos sexos hasta los 140 cm parecen indicar que hasta ese punto tanto el crecimiento como la mortalidad de los machos y las hembras son también similares. A partir de los 140 cm podría ocurrir que las hembras tengan a la par un crecimiento más lento y sobre todo una talla máxima inferior a la de los machos y una mortalidad natural más alta, o bien simplemente una mortalidad natural mucho más alta (¿relacionada con el proceso de puesta?) que la de los machos, manteniendo un crecimiento idéntico. Actualmente no es posible elegir entre estas dos hipótesis, ya que el crecimiento de machos y hembras del rabil no se ha estudiado por separado y el de los peces grandes en general sigue siendo un tema mal conocido.

La divergencia de la proporción de sexos que aparece en los individuos de menos de 150 cm entre los peces capturados con cerco y los capturados con palangre (figura 6.15), es probablemente importante; si bien hasta el momento la explicación de esta divergencia es muy incompleta, se puede considerar que refleja diferencias en el comportamiento relacionadas con la reproducción de los peces de superficie y los que viven en aguas profundas (párrafo 6.1.1.6.2.).

6.1.2.3. Listado

Utilizando un importante muestreo de listado ($n = 16547$), representativo de la población explotada en el Atlántico (cerqueros y barcos de cebo), Cayré y Farrugio (1986) han demostrado que contrariamente a lo que ocurre en el caso del rabil, la proporción de sexos global del listado no es diferente a 1 (valor exacto: 0,99 ó 49,7% de machos).

El análisis de esta proporción de sexos por clases de tallas muestra, según los autores mencionados, que los machos y las hembras están en proporción estadística igual, cualquiera que sea la talla considerada (tabla 6.3 y figura 6.16). Este resultado contradice lo que se ha observado en ocasiones en ciertas regiones del Pacífico (Orange, 1961) o el Indico (Stequert, 1976), es decir, una mayor abundancia de machos entre las tallas grandes.

Los cálculos de la proporción de sexos por zonas del Atlántico (Cayré y Farrugio, 1986) señalan que en ocasiones se observa una sobreabundancia de machos (Brasil, Liberia) o de hembras (Islas Canarias, Azores) a nivel local, sin que se encuentre explicación a este hecho en función de los parámetros habituales (talla de los individuos, arte o temporada de pesca).

6.1.2.4. Patudo

Todos los principales cálculos de la proporción de sexos del patudo en el Atlántico se han hecho partiendo de muestreos de peces capturados con palangre (Sakamoto, 1969; Gaikov, 1983). Tomando como base los datos de proporción de sexos publicados por Sakamoto para diferentes zonas que cubren suficientemente el conjunto de la pesquería

de esta especie, se puede calcular una proporción de sexos global de 1,39 (en 5404 individuos muestreados). Los datos publicados por Gaikov (1983) para diferentes estratos espacio-temporales, permiten calcular una proporción de sexos global media de 1,54. El patudo macho es por tanto más abundante en cualquiera de las zonas tomadas en consideración.

Es razonable pensar, sabiendo que el tipo de pesca (palangre) permite muestrear sobre todo los peces grandes, que como en el caso del rabil, habría un desequilibrio progresivo en la proporción de sexos a favor de los machos a partir de una cierta talla. Aunque no se dispone de un análisis de la proporción de sexos por clase de talla referente al patudo del Atlántico, los resultados obtenidos en el Pacífico (Kume y Joseph, 1966) parecen confirmar esta hipótesis, ya que el porcentaje de machos aumenta con la talla hasta alcanzar aproximadamente el 75% a partir de 170 cm. Shomura y Keala (1963) constatan que la proporción de sexos de los patudos capturados con palangre cerca de las islas Haway experimenta un desequilibrio progresivo a favor de los machos entre los peces de 125 cm y más.

Con los conocimientos que actualmente se poseen no se puede eliminar del todo la hipótesis de que los machos y las hembras de patudo tienen un comportamiento diferente, tema citado en ocasiones para explicar la preponderancia de los machos (Gaikov, 1983) o incluso una preponderancia de las hembras entre los peces grandes (Zavala Camín, 1978), fenómeno este que se observa en ciertas regiones.

6.1.3. CRECIMIENTO

6.1.3.1. Introducción

El crecimiento es un aspecto de la biología de los peces que resulta esencial conocer para utilizar los numerosos modelos de dinámica de poblaciones y, por lo tanto, para la ordenación de los stocks. Tras una breve mención de los principales métodos utilizados para determinar la edad en las tres especies de túnidos que nos interesan (rabil, listado y patudo) procederemos a exponer los resultados; cuando exista un importante número de publicaciones, citaremos solo las más recientes y/o las que se basan en un muestreo de peces importante (número y rango de tallas de los individuos).

6.1.3.2. Métodos de determinación y expresión de los resultados

Las técnicas generalmente utilizadas para determinar el crecimiento de los peces son tres: el seguimiento de las modas que se pueden observar en las distribuciones de frecuencias de tallas de los peces muestreados, la lectura directa de la edad en las partes duras (huesos, escamas, otolitos) y el marcado. Daremos una breve descripción de estos métodos.

6.1.3.2.1. Seguimiento de las tallas modales o método de Petersen (1895)

Consiste en seguir la evolución en el tiempo y por tanto el crecimiento de las modas que aparecen en las distribuciones de las frecuencias de tallas; los datos de las frecuencias de tallas de los peces proceden de muestras recogidas en general de forma regular (por ejemplo, cada mes). Se supone que los individuos nacen por grupos sucesivos y que estos

grupos podrán identificarse por su talla media (o modal) en las muestras de frecuencias de tallas que se obtienen periódicamente. Se comprende que el método será tanto más fácil de aplicar cuando, como señala Postel (1955) "el período de puesta sea corto y la población homogénea".

Partiendo de este principio, hay numerosas técnicas para separar las distribuciones plurimodales (cuyas modas están más o menos solapadas) en diferentes modas características cuya evolución en el tiempo se sigue luego (Cassie, 1954; Tanaka, 1962; Hasselblad, 1960; Bhattacharya, 1967; Gheno y Le Guen, 1968; Pauly y David, 1981, etc.).

6.1.3.2.2. *Lectura directa de la edad*

Este método se basa en el hecho que el crecimiento de un pez no es regular y que cualquier parada o incluso disminución de ritmo en este crecimiento, por cualquier causa (escasez de alimento, temperatura del medio, reproducción, migración, enfermedad, etc.) se reflejará en un fenómeno visible en ciertos tejidos calcificados (esqueléticos o no) del pez: vértebras, maxilares, escamas, otolitos, radios de las aletas, etc. La aparición de estas marcas de detención del crecimiento puede incluso estar en función del ritmo biológico interno; la periodicidad de su formación es, en este caso preciso, de unas 24 horas, y se denomina "estrías de incrementos diarios".

Una vez establecida y conocida la periodicidad de la aparición de estas marcas de paro del crecimiento en los tejidos, es posible, por simple recuento de las mismas, determinar la edad de cada uno de los peces recogidos. Para establecer una curva de crecimiento se puede, bien repetir estas observaciones en varios peces de diferentes tallas, bien, si se conoce la relación matemática entre el número de marcas y la talla o la edad de la especie en estudio, proceder al "retrocálculo" de las tallas o edades que corresponden a cada marca de paro del crecimiento, en un número limitado de individuos.

Destacaremos aquí que, además de que las técnicas de preparación y de lectura son con frecuencia delicadas, la principal dificultad del método reside en la "validación" de los resultados, es decir, determinar con precisión con qué periodicidad aparecen las marcas de paro del crecimiento.

En el caso de peces difíciles de mantener en cautividad, como son los túnidos, la técnica de validación más usual consiste en inyectar sustancias como la tetraciclina a peces medidos de antemano e identificados con una marca. Estas sustancias tienen la propiedad de fijarse instantáneamente en los tejidos calcificados en proceso de crecimiento, dejando una marca muy visible y precisa; al recapturar este pez se pueden identificar fácilmente las marcas de paro del crecimiento que se hayan podido formar en el período que media entre el marcado y la recaptura.

6.1.3.2.3. *Marcado*

La técnica consiste en colocar marcas en peces vivos, medidos de antemano, que a continuación se liberan. La recaptura de estos peces permite observar su crecimiento por el incremento de su talla durante el período de libertad. Para que resulte eficaz, este método exige recapturar un número de peces suficiente; el número de peces que se marquen estará en función de la distancia que estos puedan recorrer (migraciones) y de su tasa de explotación. Además, una condición indispensable para el éxito de esta técnica será medir con precisión la talla en los momentos de marcado y recaptura.

6.1.3.2.4. Expresión de los resultados

Los resultados obtenidos aplicando los métodos antes descritos pueden definirse como sigue:

- La tasa de crecimiento: es el incremento (en milímetros o centímetros) de la talla o del peso por unidad de tiempo (en general mes o año). La tasa de crecimiento se da con frecuencia en rango de tallas o pesos de los peces.

- La clave edad-talla (o peso): se trata de una tabla de correspondencia entre la edad real, o relativa, y la talla del pez o su peso.

- La ley de crecimiento de Von Bertalanffy (1938); esta ley se expresa por una ecuación clásica:

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

con L_t = talla a la edad t

L_{∞} = talla asintótica

K = tasa de crecimiento

t_0 = edad teórica a la cual la talla es cero

La curva exponencial que corresponde a esta ecuación tenderá hacia una talla asintótica cuyo valor queda simbolizado por L_{∞} . Se debe insistir en que esta talla L_{∞} es sobre todo un parámetro matemático característico de la ecuación de Von Bertalanffy. El valor de este parámetro depende fundamentalmente de la composición por talla de los peces de la muestra utilizada en el cálculo de la ecuación de crecimiento; solo si el conjunto de los individuos (incluidos los más grandes) está bien representado en las muestras utilizadas, L_{∞} se ajustará convenientemente a la talla media de los peces más grandes muestreados. Por tanto, a priori no se puede asimilar L_{∞} a la talla máxima que la especie estudiada podría alcanzar de forma natural.

Indicaremos por tanto, con independencia de los valores de L_{∞} , las tallas máximas que se han observado realmente en cada una de las especies. Es preciso señalar aquí que, por lo general, es peligroso extrapolar los resultados de crecimiento obtenidos a partir de una muestra de peces que cubre un rango de tallas dado, a otro rango de tallas diferente.

6.1.3.3. Resultados

Daremos sucesivamente los resultados obtenidos con cada uno de los diferentes métodos de estudio del crecimiento para las tres especies: rabil, listado y patudo; presentaremos finalmente el resultado global y sintético más probable referente al crecimiento de la especie considerada.

6.1.3.3.1. Rabil

- Lectura directa de la edad
- Escamas

El primer trabajo importante acerca de la lectura directa de la edad del rabil del Atlántico mediante la lectura de escamas fue publicado por Yang, Nose y Hiyama (1969)

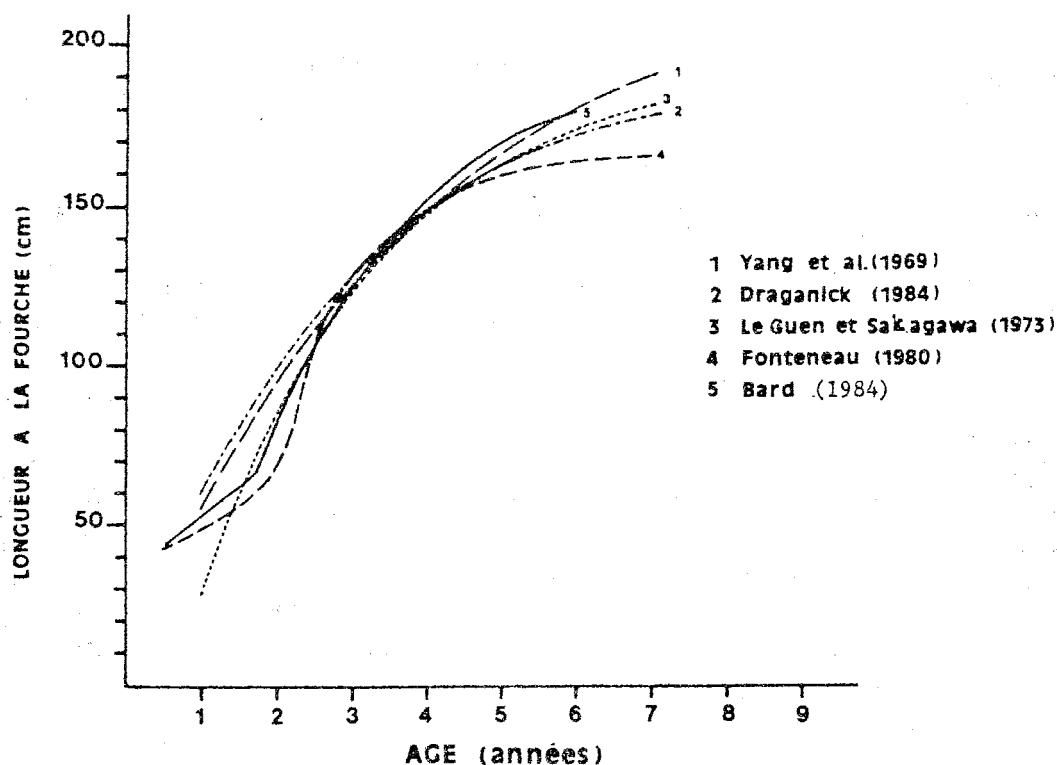


Figura 6.17

Curvas de crecimiento del rabíl según los parámetros k y L_{∞} de la ecuación de Von Bertalanffy, calculadas por diferentes autores.

Tabla 6.4

Relación entre la edad y la talla del rabíl (*Thunnus albacares*) del Atlántico calculados según los parámetros propuestos por diversos autores y determinados por diferentes métodos. Cuando el modelo de crecimiento propuesto por un autor se compone de varias partes distintas, éstas se separan por una línea discontinua. El campo de la estricta aplicación teórica de estas diferentes relaciones edad-talla queda indicado por cifras señaladas con un asterisco (*).

METHODE	LECTURE DIRECTE		PROGRESSION MODALE		MARQUAGE
	YANG ET AL (1969)	DRAGANICK (1984)	LE GUEN ET SAKAGAWA (1973)	FONTENEAU (1980)	BARD (1984)
AGE (années)					
0.5	-	-	-	42.0*	43.9*
1.0	54.1*	59.4	28.5	49.0*	52.7*
1.5	76.0*	81.8	60.0*	56.0*	61.5*
2.0	95.0*	100.5	85.5*	67.0*	82.7*
2.5	111.6*	116.0	106.2*	107.8*	106.8*
3.0	126.0*	128.9	123.0*	128.4*	125.7*
3.5	138.5	139.6	136.6*	141.7*	140.7*
4.0	149.5	148.6	147.6*	150.3*	152.4*
4.5	159.0	156.0	156.6*	156.0	161.8
5.0	167.3	162.1	163.8	159.6	169.1
5.5	174.5	167.2	169.7	162.0	174.6
6.0	180.8	171.5	174.4	163.6	179.5
6.5	186.2	175.1	178.3	164.5	-
7.0	191.0	178.0	181.4	165.2	-

partiendo de una muestra de 296 rabiles pescados con palangre, los autores hicieron la lectura en escamas extraídas bajo la cuarta pínula dorsal de los peces. Los resultados de la lectura en 144 peces son:

- Tasa de crecimiento: 34 cm/año (2,8 cm/mes) en peces de talla (determinada por retrocálculo) entre 66 y 130 cm.

- Ecuación de Von Bertalanffy: si se admite la hipótesis planteada por Yang *et al.*, según la cual las marcas de paro de crecimiento aparecen 2 veces al año (mayo y septiembre), los parámetros de crecimiento calculados por los mencionados autores ($L_{\infty} = 222,8$ cm; $k = 0,139$) corresponden a una escala de tiempo semestral, ya que 6 meses son los que separan la formación de dos marcas de paro de crecimiento sucesivas; a escala anual, estos parámetros se convierten en: $L_{\infty} = 222,8$ cm; k (anual) = 0,278.

- Clave edad-talla: la edad dada es una edad relativa, pues los autores insisten en que solo pudieron determinar la periodicidad de la aparición de los anillos (2 por año, en mayo y septiembre) por analogía con las hipótesis establecidas en el Pacífico, y que no sabían la edad en que aparecía el primer anillo; la edad relativa (en semestres) que corresponde a cada marca de paro de crecimiento sería, según esta doble hipótesis:

Edad relativa (semestres)	1	2	3	4	5
Talla (cm)	66.1	86.1	104.1	120.0	132.93

-- Primer radio de la aleta dorsal

Draganick y Pelczarski (1984) trataron de determinar el crecimiento del rabil del Atlántico por medio de la lectura de 171 cortes transversales del primer radio de la aleta dorsal de rabiles capturados con palangre. Estos autores destacan el aspecto hipotético de sus resultados, basándose en las siguientes observaciones:

- No hay una validación real de la periodicidad en la aparición de marcas de paro de crecimiento (estimada en 2 anuales).

- Muestra de talla reducida y compuesta sobre todo por peces grandes (más de 120 cm).

A estas observaciones añadiremos que, de acuerdo con la experiencia, cuanto más grandes son los peces, como en este caso, más difícil, por no decir imposible, resulta la lectura de los cortes del primer radio, debido a la modificación ósea ocurrida en el centro del radio y que hace ilegible esta importante parte central.

Teniendo en cuenta estas observaciones, los parámetros de la ecuación de Von Bertalanffy calculados por los autores son:

$$L_{\infty} = 192,4 \text{ cm}; k \text{ (anual)} = 0,37; t_0 = -0,003 \text{ año.}$$

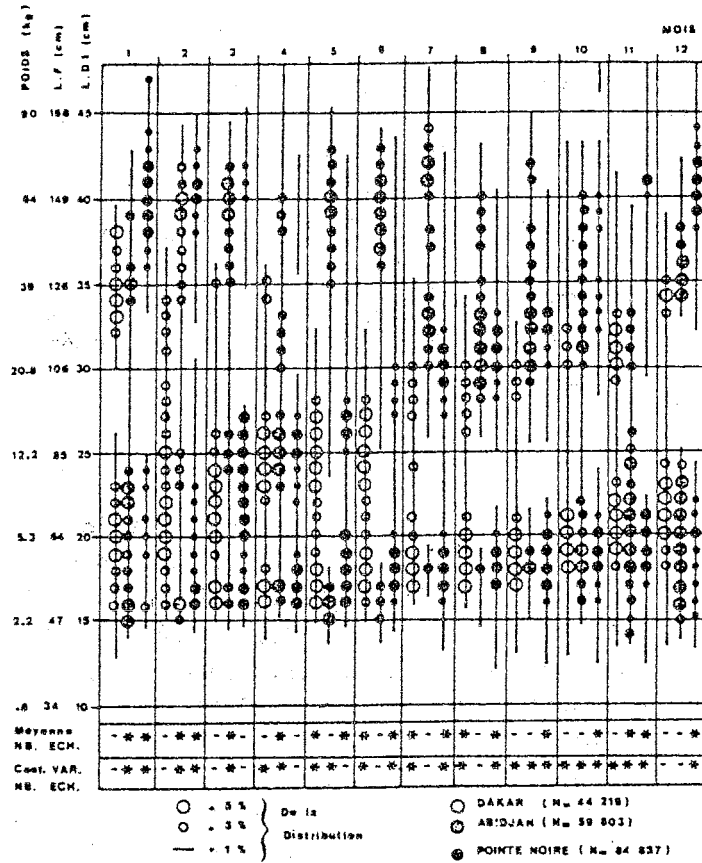


Figura 6.18 Esquema de las distribuciones de frecuencias de talla de rabil acumuladas (de 1969 a 1977) por sector de pesca (Dakar, Abidjan, Pointe-Noire) y por mes, obtenidas a partir de mediciones en rabiles capturados con cerco y caña por la flota FIS (Fonteneau, 1981). Se observará la concordancia de las observaciones hechas en Dakar, Abidjan y Pointe-Noire, el escaso crecimiento aparente de los peces de talla inferior a 70 cm y la dispersión de las observaciones sobre rabiles de talla superior a 125 cm.

• Tallas modales (método de Petersen)

Según los estudios de Le Guen *et al.* (1969), el trabajo de síntesis más importante sobre el crecimiento del rabil realizado a partir de distribuciones de frecuencias de tallas, es de Le Guen y Sakagawa (1973). Las frecuencias de tallas, establecidas a partir de muestras de tallas de rabiles capturados entre Senegal y Angola de 1966 a 1979 por los atuneros franceses y americanos (barcos de cebo y cerqueros), fueron recogidas y analizadas por los dos autores mencionados.

Se observará que el rango de las tallas cubiertas por este muestreo, numéricamente muy importante, abarca bien el conjunto de los rabiles de 35 a 180 cm, que han sido y siguen siendo explotados en el Atlántico oriental; sin embargo, considerando como un artefacto la aparición más o menos estacionaria de las modas que representan a los peces más pequeños capturados (entre 40 y 55 cm), Le Guen y Sakagawa solo tienen en cuenta en sus cálculos a los peces de una talla entre 60 y 171 cm.

Los parámetros de la mejor estimación de crecimiento establecida por estos autores para el conjunto de los rabiles del Atlántico este, y según su hipótesis de fijar la fecha de nacimiento al 1 de marzo, son:

$$L_{\infty} = 194, \text{cm}; k \text{ (anual)} = 0,420; t_0 = 0,6233 \text{ años}$$

El valor de t_0 se ha fijado por medio de la hipótesis según la cual los peces reclutados a una talla de 60 cm tienen 18 meses de edad y teniendo en cuenta la existencia de dos fechas de nacimiento fijadas por los autores al 1 de marzo y 1 de julio. La clave edad-talla y la curva de crecimiento que se han establecido a partir de esta ecuación (tabla 6.4, figura 6.17) muestran una concordancia bastante buena con los resultados calculados con los parámetros de Yang *et al.* (1969), al menos en cuanto a las tallas que corresponden a edades entre 2 y 5 años.

Esta curva de crecimiento de Le Guen y Sakagawa se ha utilizado mucho tiempo como referencia para todos los trabajos sobre dinámica de poblaciones del rabil atlántico.

Partiendo de la observación según la cual en el período inmediato al que corresponde al estudio de Le Guen y Sakagawa, las capturas de rabil pequeño (menos de 60 cm), así como las de rabil grande (más de 140 cm) aumentaron mucho; Fonteneau (1980) insiste en que es indispensable hacer un nuevo estudio para precisar el crecimiento de estos individuos mal representados en las muestras utilizadas por Le Guen y Sakagawa.

Para determinar el crecimiento del rabil, Fonteneau (1980) utilizó las muestras recogidas de 1971 a 1977 en las capturas de los cerqueros y barcos de cebo FIS, así como las procedentes de las flotas de Ghana, Japón y Corea, que explotan sobre todo el rabil, listado y patudo pequeño en el golfo de Guinea. Conviene señalar que esta muestra cubre mucho mejor el conjunto de la pesquería de rabil del Atlántico que la muestra disponible para Le Guen y Sakagawa en su momento; la muestra que estos autores utilizaron era de hecho una yuxtaposición de muestreos estacionales con orígenes geográficos diversos.

El análisis de Fonteneau considera tres rangos de tallas (longitud a la horquilla):

- rabiles pequeños (35 a 70 cm)
- rabiles de talla mediana (70 a 130 cm)
- rabiles grandes (más de 130 cm)

El seguimiento de las tallas modales da los siguientes resultados:

-- Rabiles pequeños (LH de 35 a 70 cm y P de 0,8 a 6,7 kg)

Estos peces parecen crecer de acuerdo con una ley de crecimiento lento (figura 6.18), con una tasa de crecimiento medio de 1,56 cm/mes (18,7 cm/año), muy inferior a la calculada para el mismo rango de tallas con la ecuación de Le Guen y Sakagawa (4,9 cm/mes).

La relación edad-talla presentada por Fonteneau para el rabil pequeño se base en los desplazamientos observados en las modas y sobre una fecha de nacimiento hipotética del 15 de enero:

Edad (mes)	6	12	18	24
Talla (cm)	42	49	56	67

Esta relación queda incluida en la clave general edad-talla de Fonteneau (tabla 6.4).

-- Rabiles de talla media (70 a 130 cm; o sea 6,7-42, 1 kg)

Los parámetros de la ecuación de Von Bertalangffy calculados por Fonteneau para los individuos de este rango de talla son:

$$L_{\infty} = 166,4 \text{ cm}; k (\text{anual}) = 0,864; t_0 = 1,2917 \text{ años}$$

Estos parámetros y la clave edad-talla resultante para los rabiles en este rango de tallas (tabla 6.4) son similares a los propuestos por Le Guen y Sakagawa (1972).

-- Rabiles grandes (más de 130 cm y peso superior a 42 kg).

Respecto a estos peces, Fonteneau destaca que "en ocasiones se observan modas en este rango de tallas, pero que cuando existen, resultan con frecuencia imposibles de separar" (figura 6.18).

Las causas de esta imposibilidad pueden ser varias:

- una gran variabilidad del crecimiento entre individuos,
- un crecimiento diferente de machos y hembras,
- la mezcla de varios grupos de rabiles nacidos en fechas diversas,
- la falta de precisión en las medidas de longitud a la horquilla de los peces; esta longitud se calcula a partir de medidas de longitud predorsal por medio de una fórmula matemática (Caverivière, 1976).

En este punto, precisaremos que para el rabil de talla media (70 a 140 cm) los análisis de separación de modas de Le Guen y Sakagawa (1972) y de Fonteneau (1980) dan resultados similares, que concuerdan con las conclusiones de Yang *et al.* (1969) obtenidos por lectura de escamas. Por el contrario, los resultados de Fonteneau que señalan un crecimiento lento de los rabiles pequeños (35 a 70 cm) difieren totalmente de los obtenidos en el Atlántico por otros autores que parecen haber observado un crecimiento "rápido" en estos rabiles, cualquiera que sea el método empleado. Se debe recordar, sin embargo, que la muestra utilizada por Fontenau es la única que incluye en realidad un número significativo de peces dentro de este rango de tallas (35 a 70 cm).

A la vista de la incertidumbre que puede darse en los resultados obtenidos por el método de Petersen aplicado al rabil pequeño (selectividad de los artes de pesca, variabilidad del crecimiento en relación con la zona y las épocas de captura, reclutamiento continuo y no en fecha fija, mezcla de patudos jóvenes con rabiles, etc.), esperearemos a examinar los resultados de los experimentos de marcado para tratar con mayor precisión estas dos hipótesis divergentes sobre el crecimiento del rabil joven.

• **Marcado**

Fonteneau (1980) llevó a cabo el primer cálculo de las tasas de crecimiento observadas en rabiles marcados y recapturados, basándose en 82 peces recuperados más de un mes después de ser marcados. En este análisis, las dos categorías de tallas (ya mencionadas en el análisis del crecimiento según el método de Petersen) se examinan por separado. Los resultados (véase la tabla a continuación), similares a los obtenidos por dicho autor analizando las frecuencias de tallas (párrafo 6.1.3.1), parecen confirmar la hipótesis de un crecimiento lento de los individuos de menos de 70 cm.

	Categoría de talla	
	Rabiles pequeños (40 a 70 cm ó 1,3 a 6,7 kg)	Rabiles medianos (70 a 140 cm ó 6,7 a 52,5 kg)
Número de observaciones	58	24
Crecimiento cm/mes)	1,40	3,11

Desde 1975 se están realizando experiencias de marcado, aumentando el número de datos de recapturas utilizables para una estimación del crecimiento. Bard (1984), tras recopilar el conjunto de datos referentes a las recapturas de rabiles marcados en el Atlántico este por diversos países (Corea, Côte d'Ivoire, Francia, Japón, Senegal), seleccionó 243 peces para llevar a cabo un análisis del crecimiento. Tras constatar que la tasa de crecimiento de los peces de menos de 70 cm era notablemente más lenta que la de los rabiles más grandes, determinó, por sucesivos ajustes, que es a partir de los 65 cm cuando la tasa de crecimiento se modifica. Describe el crecimiento del rabil considerando dos rangos de tallas por separado (igual que hace Fonteneau), los rabiles pequeños (65 cm o menos) y los grandes:

-- Rabiles pequeños (35 a 65 cm ó de 0,8 a 5,4 kg)

Tasa de crecimiento: 17,7 cm/año (1,47 cm/mes)

Ecuación de crecimiento lineal:

$$L = 17,71 t - 35,0$$

con L = longitud a la horquilla en centímetros

t = edad relativa en años, considerando 35 cm como la talla que corresponde a la edad 0 del reclutamiento.

-- Rabiles grandes (de 65 a 180 cm, ó de 5,4 a 110,8 kg)

Ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy, con
 $L_{\infty} = 196,55$ cm; k (anual) = 0.474; $t_0 = 0,847$ años.

Los resultados de Bard respecto al rabil de menos de 65 cm confirman la tasa de crecimiento lenta de estos individuos evidenciada por Fonteneau.

En un trabajo similar, realizado también sobre datos de marcado-recaptura de rabiles, Miyabe (1984) confirmó también la hipótesis de Fonteneau (1980) respecto a un crecimiento lento de los rabiles de menos de 60 cm.

De forma general, la clave edad-talla (tabla 6.4) que resulta de los análisis de Bard, concuerda bastante bien con la establecida por Fonteneau en 1980, si bien solo hasta una talla cercana a los 150 cm (es decir, alrededor de 4 años de edad).

Como los de Fonteneau, los resultados de Bard difieren mucho de los de Le Guen y Sakagawa en lo que se refiere a rabiles de menos de 1 metro, concuerdan bastante bien en lo que se refiere a los peces entre 100 y 165 centímetros y, a partir de esa talla, difieren. Es preciso señalar que el intervalo de aplicación estricta de los resultados de Bard se limita a las tallas de los rabiles sobre los que se ha realizado el análisis; por tanto, la ecuación de crecimiento y la clave edad-talla de los rabiles de más de 150 cm siguen siendo muy hipotéticos, igual que las presentadas por los otros autores.

- Longevidad y talla máxima

El rabil más grande pescado en el Atlántico y del cual se tiene noticia, fue capturado por un pescador deportivo y pesó 176 kilos con una talla de 2,10 metros (IGFA, 1985). Actualmente se puede considerar de forma aproximada que el período de vida máximo del rabil se sitúa entre 10 y 15 años (tabla 6.5).

- Discusión

Considerando que los resultados sobre crecimiento obtenidos por lectura directa de la edad en las escamas (Yang *et al.*, 1969) o en los cortes del primer radio de la aleta dorsal (Draganick y Pelczarski, 1984) siguen siendo muy hipotéticos, ya que no han sido validados (párrafo 6.1.3.3.1), nos limitaremos a considerar solo las tasas o ecuaciones de crecimiento deducidas del análisis de las progresiones modales o de las recapturas de peces marcados. Teniendo en cuenta que los cálculos llevados a cabo por Le Guen y Sakagawa (1973) no incluyen los peces de talla inferior a 60 cm, sería una falta de rigor extrapolar la ecuación de crecimiento propuesta por estos autores a los rabiles comprendidos en este rango de tallas.

La débil tasa de crecimiento (1,4 cm/mes) de los rabiles jóvenes (40 a 70 cm) calculada por Fonteneau (1980) por medio de la observación de las frecuencias de tallas, podría deberse a un sesgo relacionado con el muestreo en sí: selectividad en relación con los artes de pesca, insuficiente número de peces, muestreo estacional, mezcla de patudos jóvenes.

Esta interpretación parece poco plausible a la vista de la importancia de la muestra, su buena distribución espacio-temporal y la buena concordancia de los resultados cuando se consideran por separado las muestras procedentes de diferentes artes de pesca (figura 6.18), caña o cerco (Fonteneau, 1980). Por otra parte, la confusión entre los patudos

jóvenes y los rabiles de la misma talla en las muestras, si bien es posible debido al gran parecido de estas dos especies en esas tallas, sólo puede producir un pequeño sesgo en la variabilidad de las observaciones, a causa del gran predominio numérico del rabil en las capturas atuneras del Atlántico este. El reclutamiento más o menos permanente de los rabiles jóvenes a la pesquería podría también aclarar el escaso desplazamiento de las modas. En efecto, parece que el rabil se reproduce durante casi todo el año (capítulo 6); sin embargo, en el golfo de Guinea esta reproducción parece llegar a un punto máximo a principios de año, lo cual confirmaría la existencia de modas claramente individualizadas que se observan en las mediciones de rabil de mayor talla (70-130 cm). No obstante, no se sabe aún bien el destino (reclutamiento) de los rabiles que nacen en otras épocas del año, sobre todo durante el tercer trimestre (párrafo 6.1.1.) y que solo aparecen en las muestras de frecuencias de talla cuando tienen más de 1 metro, hecho que provoca un progresivo solapamiento de las diferentes modas e impide la separación.

Por otra parte, los análisis de los resultados del marcado (Fonteneau, 1980; Bard, 1984; Miyabe, 1984), confirman la débil tasa de crecimiento de los rabiles jóvenes.

Actualmente se considera que el marcado es el método más directo y fiable para estudiar el crecimiento; los sesgos relacionados con errores en las mediciones de los peces en el momento del marcado o la recaptura, o incluso las variaciones en la longitud provocadas por el sistema de conservación de los peces recapturados (congelación), carecen de importancia. No se puede aducir que el ritmo de crecimiento es más lento a causa del trauma sufrido durante el marcado, pues se sabe que sólo se han tenido en cuenta los peces que han permanecido en libertad más de un mes (Bard, 1984) que este trauma solo es patente en los peces un poco más grandes (Fonteneau, 1980) y que los peces presentan un comportamiento alimentario que parece normal (Cayré, 1982) al poco de marcarlos.

Si bien existe una concordancia bastante satisfactoria en la curva de crecimiento de los rabiles de talla mediana (65-140 cm) propuesta por diversos autores (figura 6.17), las divergencias que aparecen en las tallas superiores a 140 cm son el resultado de una mala representación de estos individuos, tanto en las muestras de frecuencias de tallas como en los datos de marcado. La hipótesis según la cual los machos y las hembras de rabil siguen diferentes ecuaciones de crecimiento, si bien no ha sido nunca confirmada de forma directa, parece muy plausible (párrafo 6.1.2) y podría ser la respuesta a por qué es imposible seguir las progresiones modales en los individuos grandes. Finalmente, la probabilidad de que exista una gran variabilidad individual en el crecimiento de estos peces y la progresiva mezcla de peces de orígenes diversos (cohortes, lugares de puesta, etc.) hace imposible la descomposición modal de las frecuencias de tallas y complica mucho el análisis de su crecimiento. La extrapolación de las diferentes curvas de crecimiento (figura 6.17) a los rabiles de talla grande es por lo tanto muy arriesgada, pero actualmente es el único medio disponible para estimar el crecimiento medio de estos individuos.

• Conclusiones y tabla de correspondencias edad-talla-peso del rabil

Los más recientes análisis sobre el crecimiento del rabil, sea cual fuere el método empleado, parecen indicar que el crecimiento de los peces jóvenes (menos de 65 a 70 cm) se produce a un ritmo relativamente lento, del orden de 1,4 a 1,6 cm por mes. No se conocen aún las razones de este crecimiento pausado, si bien se han propuesto a título

Tabla 6.5

Longevidad máxima de las tres principales especies de túnidos tropicales (rabil, listado, patudo) con las tallas y los pesos máximos observados.

ESPECE	DUREE DE VIE MAXIMALE ESTIMEE	TAILLE MAXIMALE (cm)	POIDS MAXIMUM (kg)
ALBACORE	10 - 15 ans	210	176
LISTAO	10 ans	90	23
PATUDO	15 ans	220*	225*

*: estimation

Tabla 6.6

Tabla de correspondencia entre edad, talla (longitud a la horquilla, LH) y peso del rabil del Atlántico tropical oriental. Esta tabla se ha calculado según una curva de crecimiento compuesta:

1a. parte - para LH 65 cm (edad 1,7 años) crecimiento lineal de 17,7 cm/año (Bard, 1983).

2a. parte - para LH 65 cm, ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy con k (anual) = 0,42, L_{∞} = 194,8 mm (Le Guen y Sakagawa, 1973), añadiendo t_0 = 0,967 año.

La relación talla-peso utilizada es de Caverivière (1976), ref.6.3.

AGE (années)	L.F (cm)	POIDS (kg)
0.5	43.9	1.7
1.0	52.7	2.9
1.5	61.6	4.6
2.0	68.6	6.3
2.5	92.5	15.3
3.0	111.9	26.9
4.0	140.3	52.8
5.0	159.0	76.6
6.0	171.3	95.6
7.0	179.3	109.6

Tabla 6.7

Relaciones edad-talla (longitud a la horquilla, LH) del listado obtenidas por lectura de cortes transversales del primer radio de la aleta dorsal en dos regiones del Atlántico este y con dos métodos (Antoine, Cayré y Mendoza, 1982).

AGE (années)	GOLFE DE GUINEE		ZONE TROPICALE NORD-EST	
	RETRO- CALCUL (LF en cm)	LECTURE DIRECTE (LF en cm)	RETRO- CALCUL (LF en cm)	LECTURE DIRECTE (LF en cm)
1	34.5	35.75	34.2	35.24
2	38.8	39.92	39.5	40.27
3	43.2	44.09	45.1	45.30
4	47.5	48.26	49.8	50.33
5	52.4	52.43	54.0	55.36
6	55.6	56.60	57.7	60.39
7	58.7	60.77		

de hipótesis (Fonteneau, 1980) algunas explicaciones asociadas a la relativa pobreza de las aguas del golfo de Guinea donde se encuentran estos rabiles jóvenes. Cabe sin embargo preguntarse cual es la importancia real de esta fracción de los peces que atraviesan supuestamente esta fase de crecimiento lento: ¿son todos los rabiles del Atlántico tropical oriental los que están sujetos a esta ley, o bien sólo los nacidos a principios de año en el golfo de Guinea? ¿Qué importancia tiene el papel de los rabiles nacidos fuera del golfo de Guinea en la explotación de esta especie en el Atlántico oriental, y cual es la ley de crecimiento que les rige?

La tasa (de 2,8 a 3,3 cm/mes) y la ecuación de crecimiento de los rabiles de talla mediana (70 a 140 cm) parecen bastante bien definidas, a juzgar por la coincidencia de los resultados calculados por diversos autores con distintos métodos; las diferencias que puedan surgir serían atribuibles sobre todo a los métodos empleados (muestreo, cálculo, expresión, etc.) para determinar el crecimiento. Sin embargo, no se explica la relativa aceleración del crecimiento de estos peces que se produce a una talla cercana a los 65 cm, si bien se puede poner de relieve que esta talla de 65 cm corresponde en general a la de la madurez.

El crecimiento de los grandes rabiles que superan los 150 cm, y la de los juveniles, desde las etapas larvarias hasta una talla de 35 cm, así como las posibles variaciones espacio-temporales o sexuales del crecimiento del conjunto de la especie, son puntos pendientes de estudio, y podrían tener consecuencias importantes para la ordenación de pesquerías.

A pesar de estas incertidumbres, la descripción del crecimiento del rabil adoptada hace poco por ICCAT en sus trabajos (ICCAT, 1984) presenta dos vertientes:

- Para los rabiles de menos de 65 cm (edad inferior a 1,7 años), la ecuación de crecimiento es la descrita por Bard (1984), o sea un crecimiento lineal con una tasa de 177 mm/año.

- Para los rabiles de más de 65 cm (edad correspondiente superior a 1,7 años), la ecuación de crecimiento adoptada es la propuesta por Le Guen y Sakagawa (1973) con los parámetros $L_{\infty} = 194,8$ mm et K (anual) = 0,42, teniendo siempre en cuenta el añadir el parámetro $t_0 = 0,967$ años para empalmar este crecimiento con el de los rabiles de menos de 65 cm.

La clave edad-talla que resulta (tabla 6.6) se mide en edad relativa a partir de una edad 0 correspondiente a la de los rabiles que entran en la pesquería con una talla de 35 cm. Se puede actualmente considerar esta tabla de correspondencias (tabla 6.6) como la más adecuada para el rabil del Atlántico tropical oriental.

6.1.3.3.2. Listado

- Lectura directa de la edad

Las escamas de listado no parecen prestarse a la determinación de la edad (Shabotiniets, 1968); se utilizan sobre todo las vértebras, el primer radio de la aleta dorsal y la sagita de los otolitos.

Teniendo en cuenta el tamaño diminuto de los otolitos del listado y la complejidad de su preparación para leer la edad (Wild y Foreman, 1980), no existen observaciones sobre otolitos de listados del Atlántico. Por el contrario, hay varios trabajos sobre determinación de la edad y del crecimiento a partir de lectura de láminas delgadas (400 mi-

cras) del primer radio de la aleta dorsal de listados del Atlántico oeste (Batts, 1972; Carles-Martin, 1975) y del Atlántico este (Cayré, 1979, Antoine *et al.*, 1982, 1983; Antoine y Mendoza, 1986). En lo que se refiere al Atlántico este, los resultados preliminares de Cayré (1979) sobre listados de 40 a 60 cm indican una tasa de crecimiento de 8,1 cm, así como la siguiente clave edad-talla:

Edad (años)	1	2	3
Talla (cm)	40,7	48,8	57,0
Peso (kg)	1,2	2,4	3,8

Estas lecturas de edad, llevadas a cabo bajo la hipótesis no validada de una marca anual de paro del crecimiento, se aplicaron a gran escala en el curso del Programa Internacional de Investigación sobre el Listado (Antoine *et al.*, 1982 y 1983; Antoine y Mendoza, 1986). Los resultados de este trabajo que implicaba varios lectores y observaciones por corte, son muy diferentes de los obtenidos con anterioridad en el Atlántico (Batts, 1972; Carles Martin, 1975; Cayré, 1979) y denotan una tasa de crecimiento baja, del orden de 5 cm/año. Las claves edad-talla que se deducen de estas observaciones y del empleo del método del retrocálculo (tabla 6.7) sugieren la existencia de ecuaciones de crecimiento diferentes de una zona a otra y, sobre todo, que el crecimiento sería más rápido en la región tropical nordeste (Senegal) que en el golfo de Guinea.

Sin embargo, a pesar de que su trabajo se llevó a cabo a una escala y con un rigor sin precedentes, los autores destacan la dificultad de las lecturas de edad y la subjetividad de sus propias interpretaciones. Por otra parte, no se ha podido demostrar una periodicidad en la formación de marcas de paro del crecimiento común al conjunto de las muestras o los individuos, a pesar de haber utilizado el marcado con tetraciclina (párrafo 6.1.3.2.2.). Las causas y la periodicidad de la aparición de las marcas de paro de crecimiento son por lo tanto probablemente múltiples y heterogéneas (Antoine *et al.*, 1982), lo cual hace que la determinación de la edad del listado a partir de cortes del primer radio de la aleta dorsal sea un método arbitrario y poco fiable.

• Método de Petersen

Se ha intentado en dos ocasiones aplicar este método para determinar el crecimiento del listado, con muestras muy importantes procedentes del Atlántico este (Bour, 1976; Cayré *et al.*, 1986). Además de los diversos sesgos o errores potenciales relacionados con el método en sí (falta de ciertas clases de edad en las muestras, subjetividad en la elección de las modas), Cayré, Diouf y Fonteneau (1986) precisan que no pudieron determinar el crecimiento del listado utilizando este método debido a la estabilidad observada en las modas (que en ocasiones se reducen a una sola). Esta estabilidad tendría explicación en este caso por la coincidencia de varios fenómenos:

- Variabilidad estacional y geográfica del crecimiento (Bard y Antoine, 1986; Cayré *et al.*, 1986).

- Modo de reproducción oportunista de la especie, por lo que se producen desoves permanentes, sin zonas ni períodos bien definidos (Cayré y Farrugio, 1986).
- Reclutamiento más o menos permanente de listados a las pesquerías.
- Migraciones (emigraciones e inmigraciones) tremendas y frecuentes en las zonas de pesca.

Respecto al Pacífico se presentaron conclusiones análogas (Josse *et al.*, 1979) tras analizar una gran cantidad de datos recogidos a lo largo de más de 20 años; estos autores subrayan además que la aparente progresión de las tallas modales puede conducir, según las regiones y los años considerados, a crecimientos rápidos, lentos o nulos, y que la gran subjetividad del método cuando se aplica al listado hace que los resultados, aún cuando se obtengan, sean muy dudosos.

- Marcado

Hasta hace muy poco tiempo (1983) los marcados y, por tanto, las recapturas de listado marcado en el Atlántico, eran muy insuficientes en número para poder realizar un análisis serio del crecimiento de la especie. En 1976 la estimación del crecimiento del listado se basaba solo en 12 recapturas (ISRA-ORSTOM, 1976); los resultados se reducían a una simple estimación de una tasa media de crecimiento de 11,5 cm por año.

Desde entonces se han efectuado numerosos marcados de listado (cerca de 300000) en el Atlántico este con ocasión del Programa Internacional de Investigación sobre el Listado del Atlántico, que se desarrolló bajo la coordinación de ICCAT. Se han hecho varios análisis del crecimiento sobre datos de peces marcados y recapturados (Bard *et al.*, 1983; Bard y Antoine, 1986; Cayré *et al.*, 1986).

- Tasa de crecimiento

Uno de los primeros resultados de estos análisis fue poner de relieve el hecho de que el listado tenía una tasa de crecimiento variable dependiente de la zona de marcado y recaptura de los peces:

- La tasa de crecimiento observada por Cayré *et al.* (1986) en listados de 40 a 55 cm marcados en la zona tropical norte (Senegal-Cabo Verde) está entre 13 y 20 cm/año, según la época de marcado y el tiempo que han permanecido en libertad; globalmente, la tasa de crecimiento observada en 177 listados marcados y recapturados más de un mes después es de 18,9 cm/año en esta zona tropical norte.

- La tasa de crecimiento de los listados del golfo de Guinea, calculada con las diferentes ecuaciones de crecimiento propuestas por Bard y Antoine (1986), varía entre 7,1 y 9,8 cm/año, según los parámetros y tiempos de libertad aplicados.

Comparando las tasas de crecimiento observadas en los listados marcados en la zona tropical norte en diferentes épocas, Cayré *et al.* (1986) han podido demostrar que la importante tasa media de crecimiento observada en esta zona (18,9 cm/año) estaba en relación con un elemento estacional del medio ambiente. En efecto, las tasas de crecimiento observadas en los listados marcados en dicha zona a principios de la temporada de pesca (junio) y a finales de la misma (octubre) son de 20 cm/año y 15 cm/año respectivamente. La diferencia entre estas dos cifras indica una gran variabilidad estacional del crecimiento, que alcanzaría el punto máximo durante el verano, momento en el cual

se dan las condiciones ecológicas más favorables y los peces parecen quedarse en la región.

En conclusión; la tasa de crecimiento de los listados durante su permanencia, de carácter muy estacional (3° y 4° trimestres) en la zona tropical nordeste (18,1 cm/año), parece ser en general mucho más rápida que la observada en la zona ecuatorial (8,3 cm/año).

Con el fin de tener en cuenta esta aceleración estacional del crecimiento, y aunque no se dispone de dato alguno de la zona tropical sudeste ni del Atlántico occidental, se ha adoptado de forma empírica una tasa media de crecimiento de 12 cm/año para el listado del Atlántico.

En los estudios sobre el listado del Pacífico se observa igualmente una gran variabilidad de las tasas medias de crecimiento anual (9 a 32 cm/año). Igual que en el Atlántico, estas tasas de crecimiento parecen estar en función de las zonas estudiadas y probablemente reflejan también la gran variabilidad espacio-temporal del crecimiento de la especie.

• Parámetros y curvas de crecimiento

Teniendo en cuenta la existencia de una variabilidad geográfica y estacional del crecimiento, los parámetros k y L_{∞} de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy se han estimado por separado para la zona ecuatorial, entre 5°N y 5°S (Bard y Antoine, 1986), y para la zona tropical nordeste, 10° a 2°N, desde la costa hasta 20°W (Cayré *et al.* 1986b). Para cada una de estas zonas se han eliminado de los cálculos los listados recapturados tras permanecer en libertad menos de un mes con el fin de evitar un posible sesgo relacionado con el trauma provocado por la operación de marcado.

- Zona ecuatorial (Bard y Antoine, 1986)

Los autores ha excluido deliberadamente de los cálculos a los pocos individuos ($n = 28$) que han permanecido en libertad más de un año, y por lo tanto son grandes, a causa de las modificaciones, supuestas por ellos, que podrían tener lugar en el comportamiento (emigración) y la fisiología de estos listados grandes. La estimación de los parámetros k y L_{∞} se ha hecho por tanto utilizando 369 recapturas que corresponden a períodos de libertad entre 30 y 365 días: $L_{\infty} = 741,5$ mm; k (anual) = 0.3758; $t_0 = 0$.

Los autores mencionados, considerando que un valor de L_{∞} igual a 80 cm permitiría una mejor esquematización del crecimiento (este valor corresponde a los listados más grandes capturados), han calculado el correspondiente valor de K : $L_{\infty} = 80.0$ cm; k (anual) = 0.32; $t_0 = 0$.

El trazado de la curva de crecimiento que corresponde a estos parámetros (figura 6.19) es el que se utiliza actualmente para el listado en los diferentes modelos de dinámica de poblaciones, aunque tras establecer de forma arbitraria la talla a la edad 1, bien en la talla más pequeña observada en listados que entran en la pesquería (unos 35 cm, Bard y Antoine, 1986), bien en la talla probable de la especie a la edad 1 (38 cm, Cayré, 1985).

- Zona tropical nordeste (Cayré *et al.*, 1986b)

Se han calculado los parámetros de la ecuación de Von Bertalanffy (por el mismo

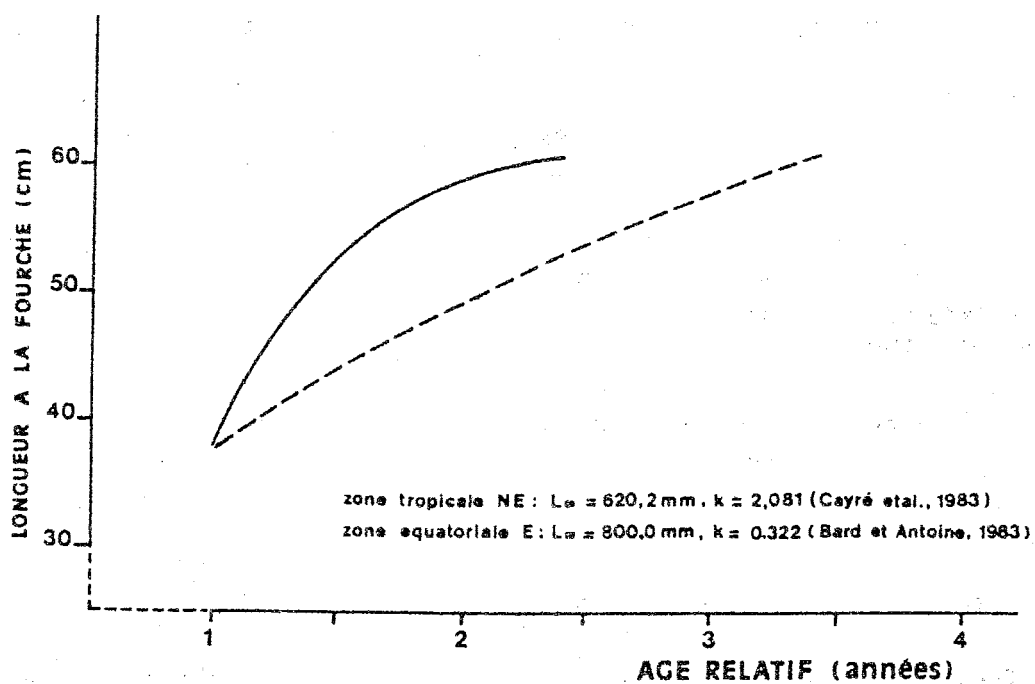


Figura 6.19 Curvas y parámetros de crecimiento del listado calculados a partir de datos de marcado y correspondientes a las zonas tropicales nordeste y ecuatorial-este del Atlántico (Cayré, 1985).

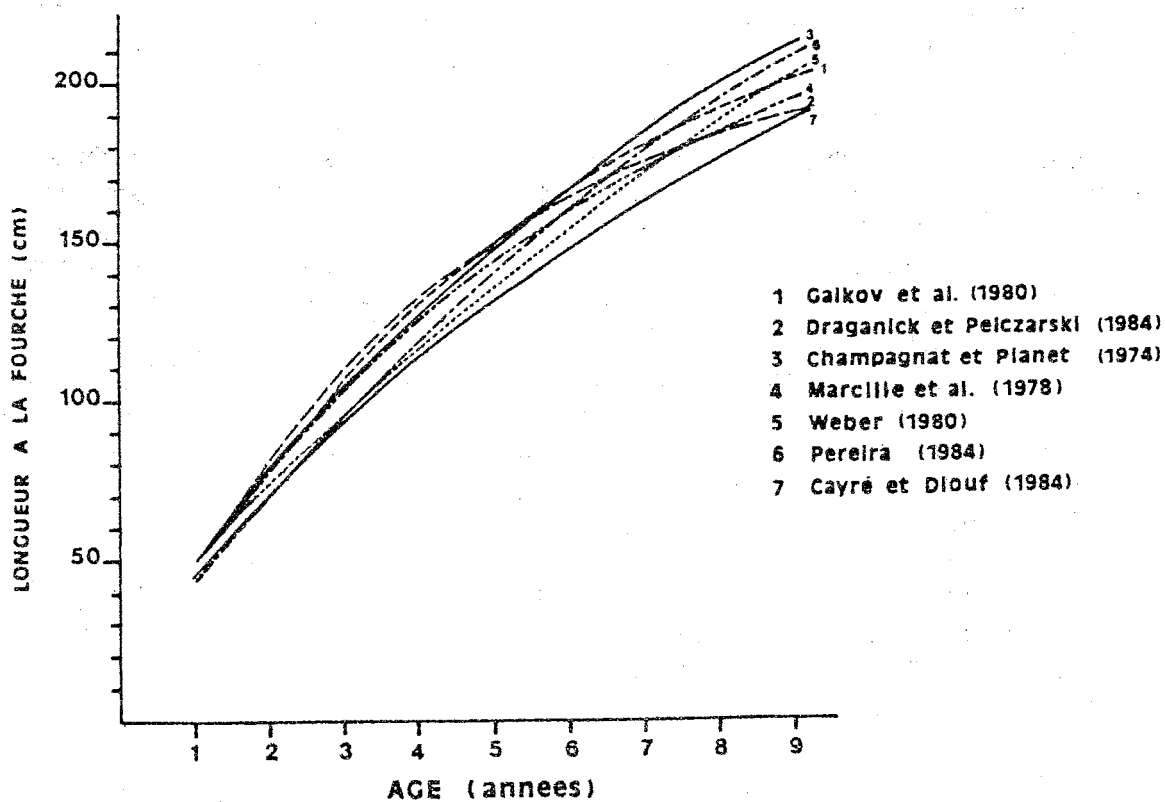


Figura 6.20 Curvas de crecimiento del patudo del Atlántico tropical oriental determinadas por varios autores y con diversos métodos (véase texto).

método utilizado en la zona ecuatorial este) con los datos de recaptura de 170 listados que han permanecido en libertad entre 30 y 200 días: $L_{\infty} = 620,2$ mm; k (anual) = 2.0805; $t_0 = 0$.

La curva de crecimiento que corresponde a estos parámetros (figura 6.19) presenta, como ya vimos anteriormente, una gran variabilidad regional y estacional del crecimiento del listado.

- Clave edad-talla-peso del listado

Teniendo en cuenta que el marcado es actualmente la técnica más fiable para determinar la ecuación de crecimiento del listado, que de acuerdo con las lecturas directas de la edad, un listado de 1 año mide probablemente menos de 40 cm, y finalmente, que los listados solo aparecen estacionalmente en la región tropical, se ha establecido una clave edad-talla (tabla 6.8) basada en los parámetros de crecimiento de Bard y Antoine (1986) para la región ecuatorial y adoptando una talla de 38 cm a la edad de 1 año (Cayré, 1985).

- Longevidad y talla máxima

Los listados más grandes que se han pescado en el Atlántico alcanzan tallas comprendidas entre 90 cm y un metro; sin embargo, estos peces no se pescan casi nunca en la zona estudiada; el peso que corresponde a estas tallas estaría entre 17 y 25 kg. A pesar de la incertidumbre que rodea a la determinación de la edad de la especie, se puede estimar que su período de vida máximo es de unos 10 años (tabla 6.5).

- Conclusión

Entre las diversas técnicas utilizadas para determinar el crecimiento, el marcado sigue siendo actualmente la más fiable. A pesar de todo, la información acerca del crecimiento del listado atlántico sigue siendo bastante fragmentaria; la generalización del crecimiento observado solo en una parte del área de distribución espacio-temporal de la especie (zona ecuatorial este), y sobre todo en la gama de tallas más frecuente de los peces que aparecen en las capturas (35-60 cm), es fuente de posibles y serios sesgos si fracciones importantes de la población considerada siguen ecuaciones de crecimiento muy diferentes durante un importante período de su explotación (Cayré, 1985). La demostración de que existe una variabilidad estacional del crecimiento debería tener como resultado un esfuerzo suplementario para estudiar los diferentes lugares y períodos de abundancia de la especie.

6.1.3.3.3. Patudo

- Lectura directa de la edad

Sólo se ha utilizado el primer radio de la aleta dorsal (Gaikov *et al.*, 1980; Draganick y Pelczarski, 1984)) ya que resulta imposible observar la edad del patudo del Atlántico por medio de lectura de escamas (Gaikov *et al.*, 1980).

Tabla 6.8

Tabla de correspondencia entre edad, talla (longitud a la horquilla) y peso del listado del Atlántico (Cayré, 1985).

- Crecimiento calculado con la ecuación de Von Bertalanffy (Bard y Antoine, 1986) con: k (anual) = 0,322, L_{∞} = 80,0 cm.

- Peso calculado por la relación talla-peso de Cayré y Laloë (1986).

AGE (en mois)	LONGUEUR FOURCHE (en cm)	POIDS (en kg)
12	38.0	1.029
18	44.2	1.682
24	49.5	2.431
30	54.0	3.226
36	57.9	4.048
42	61.2	4.847
48	64.0	5.606
54	66.3	6.289
60	68.4	6.960

Tabla 6.9

Tabla de correspondencia entre edad, talla (longitud a la horquilla LH) y peso del patudo del Atlántico tropical oriental.

La tabla se ha hecho con los parámetros de la curva de crecimiento de Von Bertalanffy calculados por Cayré y Diouf (1984):

k (anual) = 0,1127; L_{∞} = 285,37 cm y añadiendo t_0 = 0,5 año. La relación talla-peso utilizada es de Parks *et al.* (1982), ref. 6.3.

AGE (années)	LONGUEUR FOURCHE (en cm)	POIDS (en kg)
0.5	30.4	0.6
1.0	44.4	0.9
1.5	57.6	4.2
2.0	70.1	7.5
2.5	81.9	11.9
3.0	93.0	17.4
4.0	113.5	31.5
5.0	131.8	49.1
6.0	148.2	69.7
7.0	162.8	92.1
8.0	175.9	116.0

Tabla 6.10 Relación edad-talla del patudo del Atlántico calculada según los parámetros propuestos por diversos autores y determinados por varios métodos. El campo de estricta aplicación de estas claves queda indicado por las cifras señaladas por un asterisco (*).

METHODE	LECTURE DIRECTE		PROGRESSION MODALE				MARQUAGE						
	AUTEURS	AGE	AUTEURS	AGE	AUTEURS	AGE							
	Gaikov <i>et al.</i> (1980)		Draganick <i>et Pelczarski</i> (1984)		Champagnat <i>et Pianet</i> (1974)		Marcille <i>et al.</i> (1978)		Weber (1980)		Pereira (1984)		Cayré <i>et Diouf</i> (1984)
AGE (années)													
1	45.8	45.7	50.2*	48.8*	49.2*	42.8*	44.4*						
2	78.8	81.3	78.7*	77.9*	72.4*	70.4*	70.1*						
3	106.6	109.5	104.4*	103.0*	95.8*	95.8*	93.0*						
4	130.0	132.0	127.6*	124.7*	119.1*	119.1*	113.5*						
5	149.6	148.8	148.4	143.3*	140.5*	140.5*	131.8						
6	166.2	164.0	167.2	159.4	160.2	160.2	148.2						
7	180.1	175.3	184.1	173.2	178.2	178.2	162.8						
8	191.7	184.2	199.4	185.2	194.8	194.8	175.9						
9	201.6	191.3	213.2	195.5	210.0	210.0	187.6						

Por lectura de cortes transversales del primer radio de la aleta dorsal de patudos capturados con palangre, Gaikov *et al.* (1980) han podido establecer una clave de correspondencia edad-talla (tabla 6.9) calculada a partir de los siguientes parámetros de crecimiento de Von Bertalanffy:

$$L_{\infty} = 253,75 \text{ cm}; k (\text{anual}) = 0,173; t_0 = -0,15 \text{ años}$$

El rango de tallas de los individuos muestreados por Gaikov *et al.* estaba entre 30 y 200 cm, estos autores no han informado acerca del número ni la distribución de frecuencias de tallas de los individuos cuya edad habían estimado. Por otra parte, no se ha comprobado ni validado la hipótesis empleada por los mencionados autores para determinar la edad, y según la cual hay dos marcas de paro del crecimiento por año. Esta hipótesis es tanto más difícil de comprobar por cuanto, como destacan los propios autores, su muestra fue recogida en una época muy precisa del año.

Un estudio más reciente (Draganick y Pelczarski, 1984), basada en la misma hipótesis y sobre una muestra de patudos de tallas entre 110 y 165 cm en su mayoría, conduce a los siguientes parámetros de crecimiento de talla y peso:

$$L_{\infty} = 218,8 \text{ cm}; k (\text{anual}) = 0,23; t_0 = -0,02 \text{ año}$$

$$W_{\infty} = 206,4 \text{ kg}; k (\text{anual}) = 0,24; t_0 = -0,03 \text{ año}$$

La clave edad-talla calculada con estos parámetros (tabla 6.9) es similar a la propuesta por Gaikov *et al.* (1980), pero tampoco se ha verificado con qué periodicidad aparecen las marcas de paro de crecimiento en los radios de la aleta dorsal.

Además del gran obstáculo que representa la falta de validación de la periodicidad de las marcas de crecimiento, se debe tener en cuenta la naturaleza, con frecuencia subjetiva, de las lecturas de edad, fenómeno claramente evidenciado en el caso del listado. Por otra parte, la experiencia ha demostrado que cuanto mayor es el pez más difícil, por no decir imposible, resulta leer los cortes del primer radio, a causa de la osificación que se produce en el centro de este radio y que hace ilegible esta importante zona central.

• Progresión modal (método de Petersen)

La primera estimación del crecimiento del patudo por el método de Petersen (Champagnat y Pianet, 1974) estaba basada en las muestras de frecuencias de tallas de los peces capturados por las pesquerías de superficie (barcos de cebo y cerqueros) del Atlántico este, desde el Congo hasta Senegal. Los parámetros de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy que resultan son:

$$L_{\infty} = 338,53 \text{ cm}; k (\text{anual}) = 0,104 \text{ 097}; t_0 = -0,5425 \text{ años}$$

Esta ecuación de crecimiento y la clave edad-talla que se deriva (tabla 6.9) se aplican en teoría a un rango de tallas de patudo entre 60 y 140 cm de longitud a la horquilla.

Posteriormente, Marcille *et al.* (1978) prosiguieron este análisis a partir de mediciones de la longitud predorsal (desde el extremo de la cabeza hasta la base de la primera aleta dorsal) de los patudos capturados por la flota atunera de superficie FIS (Francia, Côte d'Ivoire, Senegal) de 1969 a 1977. Esta muestra, más importante que la utilizada

por Champagnat y Pianet (1974), les permitió ampliar el campo de aplicación estricta de la ecuación de crecimiento propuesta por ellos a un rango de tallas de patudos entre 45 y 150 cm de longitud a la horquilla. Tras convertir las medidas de longitud predorsal en longitud a la horquilla, por la relación de Champagnat y Pianet (1974), se puede calcular la clave edad-talla (tabla 6.9) según los parámetros de la ley de crecimiento:

$$L_{\infty} = 259,6 \text{ cm}; k \text{ (anual)} = 1,488; t_0 = -0,3983 \text{ años}$$

Esta clave es muy similar a la propuesta por Pianet y Champagnat (1974).

Con el mismo método, aplicado más tarde a muestras más importantes que incluían medidas de patudo capturados con palangre (Weber, 1980; Pereira, 1984) se han calculado relaciones edad-talla (tabla 6.9) bastante cercanas a las establecidas anteriormente. Los parámetros calculados por Weber (1980) con una muestra de peces entre 40 y 190 cm, son los siguientes:

$$L_{\infty} = 491,6 \text{ cm}; k \text{ (anual)} = 0,054; t_0 = -0,952 \text{ años}$$

L_{∞} presenta un valor muy alto debido a que los peces de gran talla (<150 cm) están bastante mal representados en la muestra utilizada así como a una subjetividad al separar las modas correspondientes a estos patudos grandes. Pereira (1984), que aplica mediciones actualizadas de nuevo hasta el año 1982, destaca la irregularidad de la representación de los individuos grandes en las muestras y la dificultad de localizar las modas en las frecuencias de tallas de los peces de más de 150 cm. La clave edad-talla que se deduce de los parámetros de crecimiento de Pereira ($L_{\infty} = 381,47 \text{ cm}; k \text{ (anual)} = 0,08508503$) y una vez se ha añadido a estos parámetros un valor de t_0 igual a -0,4 años, es lógicamente muy similar a las precedentes (tabla 6.9) para los patudos de 40 a 150 cm de longitud a la horquilla.

- Marcado

Partiendo del marcado de patudos en el Atlántico este, llevado a cabo por Côte d'Ivoire, Francia, Japón y Senegal, se ha hecho un análisis del crecimiento de la especie (Cayré y Diouf, 1984). Los 130 datos de recaptura considerados por estos autores han permitido demostrar que, al contrario de lo que ocurre en el caso del rabil, no parecía darse un crecimiento lento en los patudos jóvenes (menos de 60 cm). La clave edad-talla (tabla 6.9) calculada con parámetros de crecimiento que fueron establecidos por Cayré y Diouf: $L_{\infty} = 285,37 \text{ cm}; k \text{ (anual)} = 0,1127$, y sumando un parámetro $t_0 = 0,5$ años, teóricamente se aplica sólo a los individuos cuya talla está entre 38 y 110 cm. Estos resultados son similares a los obtenidos con otros métodos en un rango de tallas entre 40 y 150 cm. Además, a pesar del número relativamente escaso de recapturas de peces marcados, el análisis de Cayré y Diouf (1984) demuestra que no parecen existir diferencias en el crecimiento entre los patudos de las regiones tropicales norte y sur del Atlántico este.

- Longevidad y talla máxima

La talla máxima que puede alcanzar el patudo se sitúa entre 2 y 2,5 metros, pero en las pesquerías muy rara vez se capturan peces de talla superior a los 180 cm; la lon-

Tabla 6.11 Número de formas (género o especie) identificadas en los contenidos de estómagos de rabil, listado y patudo en el Atlántico tropical oriental y en el Pacífico tropical oriental por varios autores.

	ALBACORE			LISTAO			PATUDO		
	P	C	M	P	C	M	P	C	M
OCEAN ATLANTIQUE									
Postel 1955a	45	15	12	-	-	-	-	-	-
Postel 1963	-	-	-	9	6	1	-	-	-
Marchal 1959	31	6	-	-	-	-	-	-	-
Sund & Richards 1967(1)	17	10	9	6	2	1	-	-	-
Sund & Richards 1967(2)	12	6	4	3	1	2	-	-	-
Dragovich 1969	129	43	29	58	20	13	21	9	9
Dragovich 1970	75	39	17	39	33	17	-	-	-
Dragovich & Potthoff 1972(3)	69	27	18	61	35	9	-	-	-
Dragovich & Potthoff 1972(4)	20	10	6	55	11	11	-	-	-
Valle et al. 1979	60	15	6	-	-	-	-	-	-
Valle et al. 1979b	-	-	-	-	-	-	29	10	3
OCEAN PACIFIQUE									
Alverson 1963	83	36	25	33	30	13	-	-	-

P = Peces C = Crustáceos M = Moluscos

(1)= Campaña del "GERONIMO" enero-mayo 1964

(2)= Campaña del "GERONIMO" julio-octubre 1964

(3)= Campaña del "UNDAUNTED" febrero-abril 1968

(4)= Campaña del "UNDAUNTED" septiembre-noviembre 1968

Tabla 6.12 Volúmenes de los principales grupos de alimentos encontrados en los contenidos de estómagos (en porcentaje del volumen total) de rabil, listado y patudo en el Atlántico tropical oriental, en el Pacífico tropical oriental y en el Indico por varios autores.

	ALBACORE			LISTAO			PATUDO		
	P	C	M	P	C	M	P	C	M
OCEAN ATLANTIQUE									
Sund & Richards 1967(1)	55	8	19	96	2	1	-	-	-
Dragovich 1970	68*	20*	10*	32*	50*	15*	-	-	-
Dragovich & Potthoff 1972(2)	63*	14*	22*	80*	6*	11*	-	-	-
Dragovich & Potthoff 1972(3)	44*	9*	46*	58*	25*	16*	-	-	-
Valle et al. 1979	72.8	2.5	20.6	-	-	-	-	-	-
Valle et al. 1979b	-	-	-	-	-	-	65.3	2.3	32
OCEAN PACIFIQUE									
Alverson 1963	47	45	8	37	59	3	-	-	-
Waldron & King 1963(4)	46.7	24.8	27.9	74.6	3.7	19.9	62.3	1.7	35.9
OCEAN INDIEN									
Thomas & Kumaran 1963(5)	72	26.3	-	-	-	-	-	-	-
Kornilova 1981(6)	58.0	14.3	27.6	-	-	-	56.3	10.3	33.3

P = Peces C = Crustáceos M = Moluscos

Valores calculados a partir de una figura del artículo considerado.

(1)= Campaña del "GERONIMO" enero-mayo y julio-octubre 1964

(2)= Campaña del "UNDAUNTED" febrero-abril 1968

(3)= Campaña del "UNDAUNTED" septiembre-noviembre 1968

(4)= Listados pescados en el Pacífico central (resultados de varios autores)

(5)= Porcentajes expresados en función del peso del contenido estomacal.

gevidad máxima de la especie, a pesar de las dudas acerca del crecimiento de los peces grandes, podría ser de unos quince años (tabla 6.5).

- Conclusión y tabla de correspondencia edad-talla-peso

Si bien el conjunto de los métodos de estudio del crecimiento, cualquiera que sea a priori su fiabilidad, da curvas de crecimiento similares (figura 6.20), todos tropiezan con el problema del crecimiento de los individuos de más de 150 cm de longitud a la horquilla. Las razones de esta limitación de a la eficacia de los métodos de estudio están en relación, conjuntamente o no, con el método en sí (lectura directa), con la escasa representación de los peces de gran talla en las muestras (método Petersen, marcado) y, finalmente, con la misma biología de la especie, que puede introducir una gran variabilidad en el crecimiento individual (variabilidad espacio-temporal del crecimiento, migración, etc) y convertir en ineficaces métodos ya comprobados en otros casos (progresión modal); como en el rabil, parece probable la hipótesis sobre un crecimiento diferente de machos y hembras a partir de una talla cercana a los 140 cm, hipótesis que podría también explicar por qué resulta difícil seguir las modas de los patudos que han alcanzado dicha talla.

Debido a la extrapolación de las curvas de crecimiento más allá de sus límites estrictos de aplicación, y a la imprecisión de los diversos métodos utilizados (excluyendo el marcado), tanto el crecimiento de los peces jóvenes (menos de 40 cm) como el de los patudos grandes (más de 150 cm) permanecen en el terreno de la hipótesis. La mejor clave de correspondencia entre la edad, la talla y el peso (tabla 6.10) sigue siendo de momento la que se deduce de la ecuación de crecimiento establecida con datos de marcado (Cayré y Diouf, 1984). Sin embargo, en el momento actual y antes de una nueva tentativa de lectura directa de la edad, el marcado de patudos grandes ($LH > 100$ cm) por medio de un método que aún no ha sido hallado, y la utilización de marcas biológicas (tetraciclina), parecen ser los medios más adecuados para aclarar las dudas que perduran en los conocimientos sobre el crecimiento del patudo.

6.1.4. REGIMEN Y COMPORTAMIENTO ALIMENTICIO DEL RABIL, LISTADO Y PATUDO

6.1.4.1. Introducción

Si en las pesquerías de superficie, la temperatura del mar influye sobre el comportamiento de los túnidos, dentro de un determinado intervalo térmico es el alimento el que determina la distribución de los mismos (Blackburn, 1965, 1969b; Stretta *et al.*, 1975; Sund *et al.*, 1981; Bard y Stretta, 1981; Stretta y Slepoukha, 1986).

La alimentación de los túnidos en su medio natural se estudia analizando el contenido de los estómagos. Son muchos los estudios llevados a cabo en el Atlántico tropical oriental y en particular en el golfo de Guinea. Citaremos: Postel (1954, 1955, 1955a, 1963), Marchal (1959), Bane (1963), Sund y Richards (1967), Dragovich (1969, 1970), Dragovich y Potthoff (1972), Pereiro y Fernández (1974), Valle *et al.* (1979, 1979a), Borodulina (1982), Gaikov (1983), Zavala-Camin (1986).

6.1.4.2. Métodos utilizados en el estudio de la alimentación de los túnidos

Dragovich (1969) en su examen bibliográfico sobre el alimento de los túnidos del Atlántico, hace un breve resumen de los diferentes métodos utilizados para evaluar este alimento por medio de los contenidos estomacales. Son los siguientes:

- Método numérico. Propone contar los organismos presentes en los estómagos y dar el porcentaje de cada uno de ellos.

- Método del porcentaje de la frecuencia de presencia (Percentage of Frequency-of-Occurrence Method). Consiste en calcular el porcentaje del número de peces que han ingerido el mismo tipo de alimento en función del número total de peces examinados.

- Método volumétrico y/o ponderal. Mide el volumen (por desplazamiento) y/o el peso de cada tipo de alimento ingerido, o el volumen total y/o el peso total del contenido estomacal de cada pez.

- Método de los "puntos", que consiste en utilizar una escala arbitraria para medir el grado de repleción de un estómago.

- Método del "nomograma" descrito por Chur (1973). Para evaluar el grado de repleción estomacal se utiliza un "nomograma" de conversión definido por la relación del peso del alimento ingerido con el peso del pez.

- Método del Índice de Importancia Relativa (IRI: Index of Relative Importance), desarrollado por Pinkas *et al.* (1971). Este índice IRI incorpora a un sólo índice tres unidades que se utilizan habitualmente para estudiar la importancia de las presas ingeridas: su frecuencia, su volumen o peso y el número de individuos que componen este volumen o peso. Este método ha sido utilizado en el Pacífico por Olson (1981) y en el Atlántico frente a las costas de Brasil por Ankenbrandt (1985).

- Método denominado "Mean Volumetric Ratio Measurement" (MVRM) descrito por Ankenbrandt (1985), es una variante del método de Pinkas *et al.* (1971) y permite minimizar la importancia que se da al número de presas en el índice de Pinkas.

- Método denominado "Relative Restored Mass" (RRM) descrito por Borodulina (1982). El índice RRM se obtiene multiplicando el peso medio del bolo alimenticio por el número de presas encontradas en el estómago.

6.1.4.3. Resultados

6.1.4.3.1. Origen de los datos

De entre los trabajos antes citados nos referiremos tan solo a los de Postel (1955 y 1963), Marchal (1959), Bane (1963), Sund y Richards (1967), Dragovich (1970), Dragovich y Potthoff (1972), Valle *et al.* (1979 y 1979a), Borodulina (1982), Gaikov (1983) y Zavala-Camin (1986). Analizaremos los contenidos estomacales de las tres principales especies comerciales del golfo de Guinea: rabil, listado y patudo.

6.1.4.3.2. Composición cualitativa y cuantitativa del alimento de los túnidos

Antes de iniciar el estudio de la composición del alimento de los túnidos, la mayor parte de los autores analizan los porcentajes de túnidos pescados que tienen el estómago vacío. Estos porcentajes son muy variables, lo que se debe probablemente a las circunstancias de la pesca y la recogida de los estómagos; además, esta noción de vacío permite

a ciertos autores estudiar a qué hora del día o en qué época del año se alimentan los túnidos.

Según Dragovich y Potthoff (1972) resulta difícil establecer comparaciones cualitativas entre los trabajos de los diversos autores ya que la identificación de las presas ingeridas por los túnidos es a menudo incompleta. Dragovich (1969) presenta la lista de las especies encontradas en los estómagos de las siete especies principales de túnidos del Atlántico. Sin embargo, las comparaciones cuantitativas entre estos diferentes estudios se reducen generalmente a comparar las principales clases de alimentos (peces, crustáceos y cefalópodos).

En la tabla 6.11 se presenta el número de los diversos elementos encontrados en los estómagos de las tres especies principales de túnidos pescados en el golfo de Guinea (rabil, listado y patudo) y descritos por diferentes autores. En su revisión bibliográfica sobre el alimento de los túnidos en el Atlántico, Dragovich (1969) cita más de 500 elementos diferentes identificados en los estómagos de las siete especies principales de túnidos. Utilizando esta identificación ha averiguado que la alimentación de estas especies se compone del 63% de peces, 21% de crustáceos, 14% de moluscos y 21% de tunicados. La mayor parte de los peces ingeridos son adultos, juveniles y formas larvarias de especies pelágicas. Los crustáceos pertenecen en su mayoría al macrozooplankton y al microzooplankton (principalmente gambas). Los moluscos son casi todos cefalópodos. El resto son tunicados y a veces se encuentran incluso plumas (Postel, 1955), trozos de madera (Alverson, 1963) o plántulas de manglar (Marchal, 1959). Este autor clasifica la lista de presas ingeridas en varias categorías: las especies pelágicas de superficie, las batipelágicas, las consideradas bentónicas y las costeras. Si bien Beebe (1936) observa circunstancialmente especies de peces bentónicos en los estómagos de rabil pescado en las Bermudas, Marchal (1959) precisa que las especies consideradas bentónicas halladas en los estómagos de rabiles se encuentran en estado postlarval o bien son juveniles en su fase pelágica.

La tabla 6.12 presenta las cantidades de alimentos ingeridos y medidos por el método de los volúmenes, respecto a las tres principales especies de túnidos. La variabilidad de los resultados refleja las épocas y zonas de pesca. En su estudio, Dragovich y Potthoff (1972) analizan los contenidos estomacales de los túnidos pescados en dos campañas del "Undaunted" frente a la costa entre Nigeria y Angola; Valle *et al.* (1979), estudian los contenidos estomacales de túnidos pescados con palangre en el transcurso de dieciséis meses en todo el golfo de Guinea.

No podemos recoger en una tabla los diversos porcentajes de presencia de los tres grupos principales de alimentos encontrados en los estómagos de los túnidos. Ello se debe a que la mayor parte de los autores dan tablas de porcentajes de la presencia de las familias o especies encontradas en los estómagos, no para los grupos. Estas tablas han sido publicadas por Dragovich (1970) para el rabil y el listado y por Valle *et al.* (1979a) para el patudo. A título de información presentamos los porcentajes de frecuencia publicados por Sund y Richards (1967). Tras analizar 171 estómagos de rabil y 72 estómagos de listado, estos autores señalan la presencia de peces en el 76% de los estómagos de rabil y en el 73% de los de listado; el 53% de los estómagos de rabil y el 22% de los de listado contenían crustáceos. Finalmente señalan la presencia de cefalópodos en el 40% de los estómagos de rabil y en el 14% de los de listado.

Respecto al volumen de dicho contenido, Postel (1955) observa la extraordinaria capacidad de ingestión de los rabiles. Destaca un contenido de 1,15 kg en un rabil macho de 24 kg (lo que representa el 4,8% de su peso). Dragovich (1970) considera que la capacidad máxima del estómago de un rabil o de un listado llega a ser el 7% de su peso.

En cuanto al listado, Dragovich (1970) estima que este pez es capaz de ingerir diariamente hasta el 15% de su peso. Estas cifras pueden compararse con las encontradas por Kitchell *et al.* (1978) en estudios sobre listados en cautividad; las cifras obtenidas de forma experimental van del 10 al 19% en función de la actividad del listado. Partiendo del principio que 1,0 ml de contenido estomacal equivale a 1,0 kg de alimento ingerido, Dragovich (1970), así como Dragovich y Potthoff (1972) son de la opinión de que el volumen total del contenido estomacal de los rabiles y listados es casi siempre inferior al 1% del peso del pez. Estos bajos volúmenes pueden atribuirse a los largos períodos transcurridos entre dos ingestiones de alimento, a la escasez del mismo y/o al hecho que en la mayoría de los casos los organismos ingeridos son pequeños seres del macrozooplanton. Estos dos autores asocian los bajos volúmenes de los contenidos estomacales con una digestión rápida o incluso muy rápida. Esta rapidez de digestión ha sido demostrada posteriormente por Kitchell *et al.* (1978).

6.1.4.3.3. *Comportamiento alimentario*

El rabil, el listado y el patudo, así como los túnidos en general, no tienen alimentos preferidos. Esta observación es válida para toda la especie. Pero, a pesar de ello, en alguna zona determinada se observan ciertas preferencias, como lo demuestran las variaciones de los porcentajes de los tres grupos de presas ingeridas (peces, crustáceos y moluscos) por peces de diferentes tallas. Los túnidos se alimentan de peces, crustáceos y moluscos pelágicos y epipelágicos, incluyendo las larvas y juveniles de estos grupos, así como larvas y juveniles de túnidos. Se les puede calificar de "comedores oportunistas" que se alimentan de cualquier animal que se mueva y que ellos puedan ver. La vista juega un importante papel. Murphy (1959) pone de relieve la incapacidad del atún blanco para capturar presas en aguas costeras turbias; Magnuson (1963) observa que el atún blanco (como todos los túnidos) es un predador que caza a ojo. Sin embargo, se puede plantear la cuestión de saber, como hacen Sund *et al.* (1981), por qué acuden los túnidos al cebo muerto de los anzuelos colocados a profundidades superiores a 300 metros, donde la luz es muy escasa.

6.1.4.3.4. *Variación geográfica en el comportamiento alimentario*

Bane (1963) apoyándose en sus propias observaciones y en las de Marchal (1959) subraya el hecho de que en el golfo de Guinea, los rabiles que habitan cerca de la costa se alimentan sobre todo de peces que viven en cardúmenes (anchoas, alachas) mientras que los rabiles que habitan alrededor de las islas se alimentan principalmente de peces ballesta, monacántidos e invertebrados. Los rabiles de alta mar ingieren sobre todo cefalópodos y organismos pelágicos.

6.1.4.3.5. *Alimentación de los túnidos y zonas productivas*

Dragovich (1969) destaca que en el Atlántico se han realizado pocos estudios, aparte de los soviéticos (citados por Dragovich, 1969), sobre la relación entre el alimento de los túnidos y las zonas de productividad. Varios autores han intentado relacionar la distribución de los túnidos con su alimento: Blackburn (1968), Legand *et al.* (1972), Roger y Grandperrin (1976) en el Pacífico y Beardsley (1969), Dufour y Stretta (1973), Herbland y Stretta (1973) en el Atlántico. Estos últimos dicen que "la relación entre el micronecton

y los túnidos sigue siendo circunstancial debido a que las redes no son capaces de capturar las presas de los túnidos, a la diversidad del régimen alimentario y a que los estudios sobre micronecton/contenidos estomacales no son simultáneos."

Dragovich (1970) es el único que trata el problema de la cadena alimentaria que termina en los túnidos, analizando los contenidos de estómagos de los peces ingeridos por rabiles y listados. Las conclusiones de este estudio confirman la dependencia de las presas hacia el macrozooplankton. Los copépodos predominan en el bolo alimenticio de los peces ingeridos. Dufour y Stretta (1973) observan que el zooplankton y el micronecton son abundantes en las estructuras térmicas de tipo frontal donde se concentran los túnidos.

6.1.4.3.6. Variación estacional del alimento

Sund y Richards (1967) observan una diferencia en la presencia de algunos organismos en los estómagos de rabil y listado entre dos campañas efectuadas en la estación cálida y la estación fría por el barco "Geronimo". De las dos campañas del barco "Undaunted", llevados a cabo también en las estaciones cálida y fría, Dragovich y Potthoff (1972) obtienen resultados que son comparables. Si bien estos cuatro autores señalan diferencias en términos absolutos respecto al alimento de los túnidos en las estaciones cálida y fría, no ocurre lo mismo examinando las familias de los organismos ingeridos. Sund y Richards (1967) descubrieron dactiloptéridos en los estómagos durante las estaciones cálida y fría, mientras que Dragovich y Potthoff (1972) solo los descubren durante la estación cálida. Ciertas especies de crustáceos (*Phronima sedentaria*, *Phrosima semilunata*, *Euprosia sp.*) solo aparecen, según Sund y Richards (1967), en la estación templada, mientras que Dragovich y Potthoff (1972) las encontraron en las dos estaciones. Respecto al rabil y el listado, sería necesario obtener más ejemplares para llevar a cabo estudios de cierta significación sobre la presencia de algunas presas en función de las estaciones hidrológicas del golfo de Guinea.

La importante fuente de datos conseguida por Gaikov (1983) le permitió concretar sobre las grandes líneas de las variaciones estacionales en la alimentación del patudo en el golfo de Guinea. De acuerdo con este autor, el contenido de los estómagos llega a su punto máximo de abril a agosto y entre octubre y noviembre y disminuye en septiembre.

6.1.4.3.7. Alimento en función de la hora del día

La variación diurna de ingestión de alimento del listado observada por Dragovich (1970) es idéntica a la que han observado otros autores en el Pacífico (Waldron, 1963; Nakamura, 1965); el listado se nutre activamente por la mañana y antes de la puesta de sol, no haciéndolo por la noche. Dragovich (1970) analiza por medio de un test estadístico (solo en listados pescados en el golfo de Guinea) la media del volumen del contenido estomacal en función de la hora del día. El porcentaje de estómagos vacíos es más alto y el volumen medio del bolo alimenticio es más escaso cerca del mediodía.

En cuanto al rabil, Bane (1963) estima que esta especie se alimenta sobre todo a primera hora de la mañana (antes de las 10) y a última hora de la tarde (después de las 16 horas), aunque puede comer a cualquier hora del día. Talbot y Penrith (1963) observan también que frente a Sudáfrica, tanto el rabil como el patudo se alimentan principalmente a primera hora de la mañana, tras lo cual su actividad en este sentido aminora

y vuelve a aumentar al final del día. Según estos autores, el rabil no se alimenta de noche mientras que el patudo podría hacerlo. Fedoseev y Chur (1979), tras estudiar 162 túnidos capturados con palangre en el golfo de Guinea, observan que el patudo presenta un alto índice de repleción entre las 14 y 15 horas y entre las 17 y las 18 horas.

6.1.4.3.8. *La alimentación en relación con la especie y talla de los túnidos*

Dragovich (1970) establece comparaciones entre el alimento de los listados y patudos. Observa una clara semejanza en los regímenes de estas dos especies en el Atlántico considerado en su conjunto y señala que de las 38 familias de peces encontradas en los estómagos de rabil y 21 en los de listado del golfo de Guinea, 20 son comunes a los dos. Al examinar la tabla 6.11 se observa que se ha identificado un mayor número de formas en los estómagos del rabil que en los del listado. Esta mayor diversidad en la alimentación del rabil se puede relacionar con el hecho de que la especie alcanza tallas tres veces superiores a las del listado. Sin embargo, analizando los contenidos de los estómagos de listados y rabiles pescados simultáneamente, se ve que menos de la mitad de los organismos son comunes a las dos especies: ambas son selectivas en su alimento. Dragovich y Potthoff (1972) comprueban por X2 la homogeneidad de la relación del volumen de los peces ingeridos con el volumen total de alimento que toman los rabiles y listados pescados en un mismo cardumen. La diferencia entre las dos especies solo es significativa en una de las dos campañas del "Undaunted". Zharov *et al.* (1964) (artículo no consultado pero citado por Dragovich, 1969) observan diferencias entre rabiles y listados; los primeros parecen alimentarse de una gran variedad de organismos, desde el macrozooplancton hasta los peces, mientras que los segundos parecen consumir peces juveniles, sardinas, jibias y pequeños crustáceos. El listado ingiere un número relativamente mayor de crustáceos que otros túnidos, como el rabil (Cayré, 1984).

Bane (1963) ha observado que el volumen del bolo alimenticio del rabil aumenta proporcionalmente con su talla. Sin embargo, señala que los estómagos del rabil pequeño contienen más alimento, en relación con su peso, que los del rabil grande.

Dragovich y Potthoff (1972) estudian los volúmenes de los contenidos estomacales en diferentes clases de talla de rabil y listado, así como la frecuencia de presencia de los tres grupos principales ingeridos por los túnidos. El estudio concluye que el porcentaje del volumen y la frecuencia de los peces ingeridos aumentan con la talla de los túnidos; Cayré (1984) añade que esto se debe a la vez a una mayor habilidad natatoria de los listados de más edad y al crecimiento de su peine branquial, que no retiene con facilidad las presas pequeñas, tales como los crustáceos. Finalmente, Dragovich y Potthoff (1972) estiman que en conjunto existe muy poca diferencia en el alimento encontrado en los estómagos en relación con el peso del cuerpo en las dos especies.

6.1.4.3.9. *Canibalismo*

Zavala-Camin (1986) estudia el canibalismo en los túnidos examinando los contenidos estomacales de rabiles pescados en el golfo de Guinea por cerqueros de Côte d'Ivoire, de diciembre 1981 a marzo 1982. Los listados solo se encontraron como presa en 6 de los 218 estómagos de rabil examinados. Este autor no ha encontrado ningún listado en los estómagos de 145 ejemplares de esta especie capturados por los barcos de cebo de Tema que ha estudiado. Basándose en un estudio bibliográfico, Zavala-Camin (1986) calcula los porcentajes de listados encontrados en los estómagos de predadores

(túidos y peces espada). Extrayendo de este análisis bibliográfico las informaciones respecto a listados hallados en estómagos de túidos, se observa que la tasa de canibalismo en los listados es muy baja: de los 6226 estómagos de listado analizados por nueve autores en el Atlántico, Pacífico e Indico, solo 17 contenían listado, es decir, la tasa de canibalismo era del 0,26%. En cuanto a los restantes túidos, 7,8% de los estómagos de rabiles pescados en los tres océanos contenían listados; en el caso del patudo, esta tasa se eleva al 5,2%. El análisis concluye que los principales predadores del listado son sobre todo los peces espada (*Istiophorus platypterus*, *Makaira nigricans*, *Makaira indica*, *Tetrapterus audax* y *Tetrapterus albidus*).

6.1.4.3.10. Otros tipos de análisis realizados en los océanos Atlántico, Indico y Pacífico

Dragovich (1969) cita a los autores que utilizan a los túidos como recolectores de organismos marinos; en este sentido, los trabajos más importantes son los de Bouxin y Legendre (1936) respecto a descripción de la fauna pelágica del golfo de Vizcaya.

- Variación del alimento en función de la distancia de la costa. Waldron y King (1963) analizan los contenidos estomacales de listados de la costa (islas del Pacífico central) a 200 millas y a mayor distancia, y observan que el contenido aumenta con la distancia, hasta las 50 millas. Más lejos, la variación es irregular.

- Variación del alimento en función de la profundidad. Estos análisis se refieren sobre todo al Pacífico (Legand et al., 1972) y al Indico (Kornilova, 1981).

- Blackburn y Laurý (1962) presentan mapas de distribución diurna y nocturna de las presas del listado en el Pacífico tropical oriental, basándose en los trabajos de Alverson (1963), Nakamura (1965) y Waldron y King (1963) sobre alimentación de los túidos y en las campañas "EASTROPAC", en el curso de las cuales se recogen organismos presa con una red entre 200 metros y la superficie.

6.1.4.3.11. Problemas que plantea la alimentación de los túidos

En la introducción anunciábamos que la distribución de los túidos queda determinada por la presencia de alimento dentro de un intervalo de temperatura. Tal como destacan Kitchell *et al.* (1978): "puede parecer paradójico que el alimento llegue a faltar, siendo un factor que limita el crecimiento de los túidos, teniendo en cuenta que viven en una zona que es seguramente la más pobre de todas las habitadas por peces: la zona epipelágica de los mares tropicales".

Esta paradoja no termina ahí, ya que Roger y Grandperrin (1976) señalan que los túidos solo se alimentan durante el día de presas epipelágicas y muy rara vez de peces del micronecton que migran verticalmente durante la noche; estos peces forman la mayor parte de la D.S.L. (Deep Scattering Layer). Además, los peces presa de los túidos se alimentan también solo durante el día de eufausiáceos (*Stylocheiron*) que no migran. Estos dos autores constatan pues que todos los eslabones de la cadena alimentaria permanecen durante el día en la capa 0-450 m y se alimentan igualmente de día. Los mencionados autores mantienen que ello implica que la ictiofauna epipelágica no tiene la posibilidad, por medio de la cadena alimentaria, de beneficiarse de la considerable biomasa de las especies migrantes. En nuestra opinión, este análisis debe contemplarse con prudencia, ya que los túidos son predadores oportunistas que cazan a ojo y que tienen un espectro

alimentario muy amplio. Esto les permite comer las presas más accesibles allí donde se encuentren (Blackburn, 1968 y Valle *et al.*, 1979) así como especies que a su vez se alimentan de noche de especies migratorias. Por otra parte, según Roger y Grandperrin (1976) los túnidos, por medio de los cefalópodos, que constituyen una buena parte de su régimen alimenticio, aprovechan algo esta fauna migratoria. La actividad de los cefalópodos es también nocturna.

En la situación paradójica presentada por Kitchell *et al.* (1978) y Roger y Grandperrin (1976) destacaremos, como Sund *et al.* (1981), que para los túnidos resulta vital desplazarse hacia zonas de relativa riqueza, en las cuales podrán agruparse sobre concentraciones de alimento que están allí donde la temperatura es favorable.

6.1.4.4. Conclusiones

El alimento del rabil, el listado y el patudo es muy variado: son predadores activos que cazan a ojo en la zona epipelágica del océano a primera hora de la mañana y a última hora de la tarde, aunque el patudo puede alimentarse también por la noche. Si bien, en su conjunto, todos los túnidos tienen una alimentación muy semejante, parece que el rabil y el listado de un mismo cardumen no consumen las mismas presas, cuando son capaces de capturarlos ambos prefieren los peces.

Es lógico esperar que se produzcan variaciones cualitativas del alimento en función del hidroclima, a causa del comportamiento alimentario oportunista de los túnidos; sin embargo, la ausencia de estudios sobre las variaciones cuantitativas en el alimento del rabil y el listado en función de la estación no permite tener una visión de conjunto de la biología de estas dos especies en relación con la reproducción y la migración. No obstante, los trabajos de Kitchell *et al.* (1978), demuestran que la disponibilidad del alimento es un factor que limita el crecimiento de los juveniles de rabil y listado, mientras que para los peces adultos el factor limitante es su capacidad de consumir y asimilar el alimento disponible.

Kitchell *et al.* (1978), basándose en los trabajos de Reid (1962) en el Pacífico central, evalúan en 2.5 ppb la cantidad de organismos presa en la mar. A pesar de este alimento, teóricamente muy diluido, los túnidos pueden sobrevivir, lo cual demuestra, primero, que el alimento está casi siempre distribuido en manchas y segundo, la extraordinaria capacidad de los túnidos para localizar y "recolectar" estas agregaciones de organismos presa.

6.1.5. LOS TUNIDOS Y LA TERMOREGULACION

6.1.5.1. Introducción

Fueron sobre todo los investigadores americanos quienes se interesaron en el fenómeno, muy excepcional en los peces, de una cierta forma de conservar el calor interno que se observa en los túnidos y en algunos tiburones (Lamnidae). Aunque este fenómeno no ha sido investigado ni experimentado en los túnidos de la zona estudiada, creemos justificado mencionar aquí los conocimientos adquiridos en este campo y hacer una síntesis de las hipótesis y hechos reales a propósito de esta característica de los túnidos en cualquier zona geográfica.

Desde la más remota antigüedad se ha observado que la carne de los túnidos recién pescados parecía estar más caliente que el agua de donde procedían. El primero que describió con precisión este fenómeno fue el físico inglés Davy, quien dice haber medido diferencias de unos 10°C entre la temperatura del agua de mar y la de la carne de ciertos túnidos (Davy, 1835). Pero fue en 1923 cuando el biólogo japonés Kishinouye relacionó esta facultad que poseen los túnidos de conservar una temperatura interna superior a la de su medio, con un sistema circulatorio muy especial que él califica de "sistema vascular de intercambio de calor por circulación contra corriente" (o *rete mirabile*). Esta facultad de conservar el calor producido por el metabolismo, y la presencia de ese especial sistema vascular, son características de los túnidos y de ciertos tiburones y se trata de un caso único en el mundo de los peces. En la familia Scombridae, este sistema de intercambio de calor permite establecer una distinción entre el conjunto de las 13 especies de túnidos (tribu thunini) y las restantes especies de la misma familia (Kishinouye, 1923; Gibbs y Collette, 1967; Collette, 1978).

El principio de dicho sistema es el siguiente: la sangre calentada por la actividad metabólica es dirigida por las venas hacia las branquias para su reoxigenación; la sangre venosa caliente cede una parte de su calor a la sangre bien oxigenada pero más fría que procede de las branquias y se dirige hacia los músculos por las arterias; este intercambio de calor tiene lugar gracias a un entramado de vasos capilares, muy finos y juntos, en el cual los capilares venosos que transportan la sangre "caliente" cruzan, en una complicada red, los capilares arteriales que llevan la sangre "fresca"; la marcha del fluido de la sangre por estos dos tipos de capilares queda aminorada por la misma complejidad de la red. Como la circulación en las dos redes, arterial y venosa, se hace en sentido inverso, hay un intercambio de calor entre la sangre venosa "caliente" y la sangre arterial "fría".

Según Kishinouye, hasta los años sesenta y setenta no se pudo medir con precisión, en túnidos recién pescados u observados directamente en la mar por medio de marcado cústico, las diferencias de temperatura entre el agua y la sangre de las diversas especies de túnidos, y analizar con detalle el sistema circulatorio de estas especies (Barret y Hester, 1964; Carey y Teal, 1966; Carey *et al.*, 1971; Stevens y Fry, 1971; Stevens *et al.*, 1974). Además, se han dedicado numerosos trabajos a precisar acerca de los mecanismos íntimos que permiten conservar el calor en relación con el metabolismo de los túnidos y analizar las consecuencias sobre el comportamiento y la distribución de las especies (Neill *et al.*, 1972; Neill y Stevens, 1974; Dizon *et al.*, 1974; Graham, 1973, 1975; Neill *et al.*, 1976; Dizon *et al.*, 1976, 1977, 1978; Barkley *et al.*, 1978; Brill, 1978; Brill *et al.*, 1978; Graham y Diener, 1978; Sharp y Vlymen, 1978; Stevens y Carey, 1981).

Dedicaremos este capítulo a subrayar las diferencias que existen en los diversos sistemas circulatorios de intercambio de calor y que permiten establecer tres grupos de especies en los túnidos; a continuación enumeraremos las ventajas o desventajas que parece acarrear este sistema, antes de tratar acerca del papel que desempeña en el comportamiento y distribución de las especies.

6.1.5.2. Descripción del sistema vascular de intercambio de calor

Este sistema, cuya descripción general se da en la introducción, puede situarse en tres diferentes zonas del cuerpo, por lo que se distinguen tres tipos:

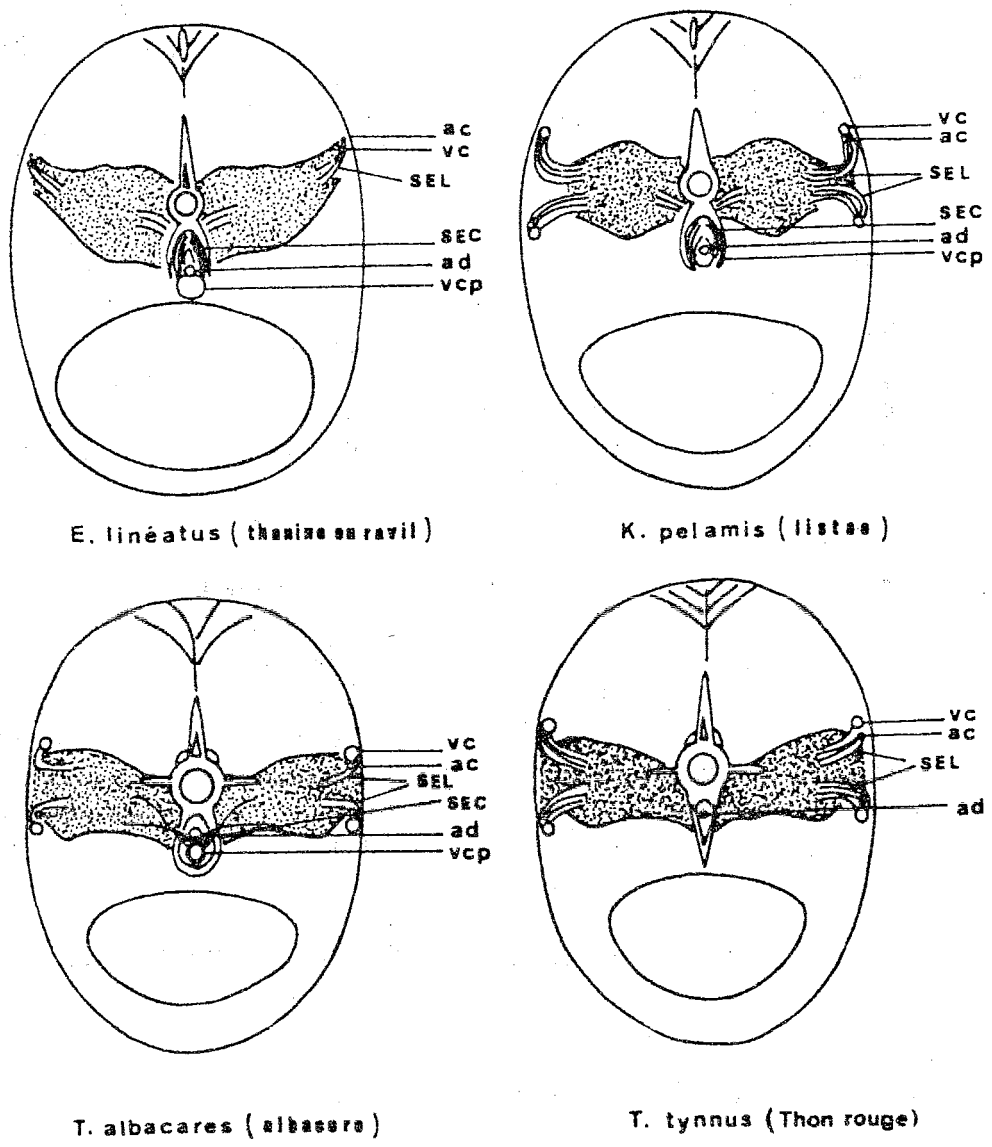


Figura 6.21 Cortes transversales en la parte mediana del cuerpo de cuatro especies de túnidos y posiciones de los elementos de intercambio de calor laterales (SEL) y centrales (SEC). La ubicación de los músculos rojos se indica por medio de zonas de puntos (Graham, 1975).

ad = aorta dorsal
vc = venas cutáneas

vcp = vena cardenal posterior
ac = arterias cutáneas

- Sistema lateral de intercambio de calor (o SEL) (figura 6.21) compuesto por una o dos *rete mirabile*, colocadas a cada lado del cuerpo y en las cuales se entrecruzan capilares arteriales o venosos procedentes de una arteria cutánea y de una vena cutánea. La anatomía del conjunto del sistema (origen de las arterias cutáneas, conexión de las venas cutáneas, asociación de los capilares, etc.) y su mayor o menor desarrollo, permiten distinguir y clasificar (filogenia) las diferentes especies de túnidos (figura 6.21).

- Sistema central de intercambio de calor (o SEC) situado bajo la columna vertebral en el arco hemático (figura 6.21) y cuya *rete mirabile* está formada por la asociación de capilares venosos conectados con la vena cardenal posterior y capilares arteriales que salen de la aorta dorsal. Otros elementos característicos de las diversas especies de túnidos son: la importancia y disposición del *rete mirabile*, la asociación más o menos estrecha de la aorta dorsal y la vena cardenal posterior, y la posición, más o menos cercana del SEC de la parte ventral de las vértebras en el arco hemático, así como la simple presencia o ausencia del conjunto de este sistema de intercambio de calor.

- Sistema visceral de intercambio de calor (o SEV) situado en la parte ventral del hígado, se compone de varios *retia mirabilia* o conos vasculares (de 1 a 5 conos por cada lóbulo del hígado) que conectan los vasos sanguíneos que recorren las partes ventrales de los lóbulos del hígado con las partes dorsales de cada uno de estos lóbulos. La presencia o ausencia de este sistema permite asimismo clasificar a los túnidos en dos grupos distintos.

6.1.5.3. Clasificación de los atunes según el sistema de intercambio de calor

La presencia de un sistema de intercambio de calor lateral (SEL) es característico de todas las especies de túnidos (Thunnini). El desarrollo más o menos importante de este sistema permite clasificar filogenéticamente las diferentes especies de túnidos (figura 6.21). El género más primitivo es *Auxis*, que sólo dispone de un par de arterias cutáneas; en las otras especies, el SEL y la vascularización cutánea son cada vez más desarrollados cuando se pasa del listado, *Katsuwonus* (dos pares de arterias cutáneas), sucesivamente a las diferentes especies del género *Thunnus*, a saber, el rabil (*T. albacares*), el patudo (*T. obesus*), y el atún rojo (*T. thynnus*). Este desarrollo del SEL parece ir parejo con una reducción de la importancia del sistema de intercambio de calor central (Sharp y Pirages, 1978), que está prácticamente ausente en el patudo y es inexistente en el atún rojo, especie que carece de vena cardinal posterior.

La presencia o ausencia de un sistema de intercambio de calor central (SEC) permite distinguir dos grupos de túnidos (Gibbs y Collette, 1976):

- Un grupo con afinidad por aguas templadas o grupo atún rojo, *T. thynnus*, *T. alalunga*, que no posee SEC

- Un grupo con afinidad por aguas tropicales o grupo rabil (*Auxis*, *Euthynnus*, *Katsuwonus*, *T. albacares*).

El patudo (*T. obesus*) estaría en una situación intermedia entre estos dos grupos, debido al desarrollo prácticamente nulo de su SEC, y a la presencia, como en el atún rojo, de un sistema de intercambio de calor visceral (SEV).

En el grupo rabil, el desarrollo del SEC, así como la disposición e importancia de los músculos rojos, permiten distinguir las especies costeras poco migratorias con una

amplia área de distribución, como el rabil (*T. albacares*) y el listado (*K. pelamis*); la disposición de los músculos rojos del rabil (en contacto con la superficie del cuerpo) permite decir que a igual talla, el rabil es una especie más tropical y menos cosmopolita que el listado (Sharp y Pirages, 1978).

6.1.5.4. Ventajas y mecanismos de la termorregulación en los túnidos

En general, en el conjunto de los peces, todo el calor producido por el funcionamiento del metabolismo es transportado por la sangre, y se disipa en las branquias. Entre los túnidos, el calor metabólico se conserva más o menos, o por lo menos se disipa con un cierto retraso, gracias al sistema de intercambio de calor; esto da como resultado un exceso de calor en los músculos de los túnidos en relación a su medio ambiente. Este exceso de calor, cuando se mide en el momento de la captura, puede llegar hasta 21°C en el atún rojo (Carey *et al.*, 1971), hasta 21,5°C en el patudo (Konagaya *et al.*, 1969), 7°C en el rabil y 11,7°C en el listado (Barrett y Hester, 1964; Stevens y Fry, 1971).

6.1.5.4.1 Ventajas relacionadas con la conservación del calor

La cantidad de calor metabólico producido es una función de la intensidad del trabajo muscular. Se ha podido calcular que el 80% de la energía gastada por un listado se transforma en calor; sólo el 20% restante sirve realmente para la propulsión del animal (Webb, 1975). En consecuencia, cuanto más rápido nada un atún, más calor producirá. Esta observación ha conducido a numerosos autores a enunciar la hipótesis de que el principal interés de los atunes por conservar el calor sería el de facilitar el trabajo muscular, y de asegurar una máxima velocidad natatoria sostenida (Carey *et al.*, 1971).

Se han enunciado otras ventajas directamente relacionadas con el mantenimiento de una temperatura relativamente cálida, o con la inercia térmica que engendran los sistemas de intercambio de calor:

- permitir una cierta flexibilidad sobre el control de un metabolismo alto, como el de los atunes (Hochachka *et al.*, 1978).

- facilitar la difusión del oxígeno de la mioglobina a las mitocondrias de las células musculares que trabajan (Stevens y Carey, 1981).

- permitir una cierta independencia en relación con las variaciones exteriores de la temperatura y facilitar, en consecuencia, los desplazamientos en medios con características contrastadas (Graham, 1975).

- aumentar la rapidez de la digestión manteniendo una temperatura bastante elevada en las vísceras (Magnuson, 1969).

6.1.5.4.2 La termorregulación en los tñidos

Las diversas ventajas potenciales de una temperatura interna elevada y su importancia relativa pertenecen ampliamente, sin embargo, al terreno de las hipótesis que están por demostrar. En efecto, la cuestión principal que aún hay que elucidar está, de hecho, directamente relacionada con el funcionamiento y el papel desarrollado por el sistema de intercambio de calor, sobre todo entre los tñidos tropicales que evolucionan en aguas cuya temperatura es relativamente alta (superior a 20°C).

Hemos visto de forma esquemática que el papel principal, y aparentemente único, del sistema de intercambio de calor es el de conservar en el interior del cuerpo una parte del calor producido por la actividad metabólica (músculos), lo que, a partir de un cierto nivel de actividad, puede llevar a que la temperatura interna sea superior a la temperatura externa del medio. La temperatura interna de los tñidos parece así condicionada por el nivel de actividad el individuo y por la temperatura de su medio ambiente. En esas condiciones de conservación permanente del calor metabólico, la temperatura interna de los tñidos, en caso de una intensa actividad sostenida durante un largo período (caso frecuente entre los tñidos), debería alcanzar valores fatales para los individuos. Se comprende entonces la necesidad absoluta de que esta elevación de temperatura interna pueda ser controlada, principalmente durante la evolución en aguas cálidas, por un mecanismo cualquiera, con el fin de impedir que se eleve por encima de un cierto umbral; ese es el mecanismo de control que denominamos con el término "termorregulación", y que parece lógico mencionar en los tñidos. Esta termorregulación parece llevarse a cabo mediante dos formas diferentes: la modificación del comportamiento y/o modificaciones fisiológicas internas.

- Termorregulación por comportamiento

Si nos atenemos al único papel del sistema de intercambio de calor mencionado hasta el momento (conservación de una parte del calor metabólico), se pueden señalar diversos mecanismos de termorregulación, que reagruparemos bajo el término "termorregulación por comportamiento", ya que todos hacen intervenir un movimiento o una actividad voluntaria de los individuos.

Estos mecanismos son:

- Desplazamientos verticales del pez, que le hacen pasar alternativamente de las aguas cálidas de la superficie a las aguas más frías de las capas profundas. Tales movimientos se han puesto claramente en evidencia mediante los experimentos de marcado acústico realizados, entre otros, sobre las tres especies, rabil, listado y patudo (Yuen, 1970; Dizon *et al.*, 1978); Carey y Olson, 1982; Levenez, 1982; Yonemori, 1982; Cayré *et al.*, 1986).

- Modificación de la velocidad: reducción de la velocidad natatoria para disminuir la cantidad de calor producido, o aceleración para igualar la cantidad de calor disipada hacia el exterior.

- Aumento de la superficie del cuerpo, mediante la cual se puede disipar hacia el exterior una gran parte del calor (Brill *et al.*, 1978), principalmente por medio del desplie-

que de aletas dorsales o por cualquier otro procedimiento que pueda incrementar la turbulencia del agua alrededor del cuerpo.

Sin embargo, ninguna de estas tácticas de termorregulación parece, por sí misma, realmente suficiente como para disipar las fuertes cantidades de calor producidas cuando los niveles de actividad son altos, principalmente en aguas tropicales (Dizon *et al.*, 1978; Sharp y Vlymen, 1978). Por otra parte, algunas de estas tácticas parecen poco conciliables con la biología de los atunes, grandes migradores pelágicos que están siempre buscando una forma de natación que les permita un máximo de eficacia.

Partiendo de la observación según la cual los problemas de pérdida de calor se plantean sobre todo en las especies que frecuentan habitualmente aguas tropicales (melva, bacoreta, rabil, listado), y que sólo se encuentra en aquellas especies en las que se observa la presencia de un sistema de intercambio de calor central, Sharp y Vlymen (1979) se inclinan a postular la hipótesis según la cual este sistema serviría o participaría en un proceso tendente más bien a hacer descender el calor que a conservarlo; este proceso podría realizarse si, como sugieren Sharp y Vlymen, el sistema de intercambio permitiese una conducción acelerada de la sangre en dirección a las branquias, punto esencial de disipación de calor.

- Termorregulación fisiológica

Al constatar que de vez en cuando los túnidos deben disipar al máximo el calor producido (a un nivel de actividad elevada) o, al contrario, conservar ese calor, Dizon, Brill y Yuen (1978) tienden a suponer la existencia de una verdadera termorregulación fisiológica en estas especies. Su hipótesis se basa originalmente en los experimentos y observaciones directas llevadas a cabo en túnidos (listado) mantenidos en cautividad en estanques de experimentación; estos autores han reparado en lo siguiente:

- por una parte, los modelos de predicción de la temperatura interna de los animales observados parecían indicar que la eficacia del sistema de intercambio de calor podía variar del 17 al 47%, y esto explicaría que las temperaturas internas observadas sean frecuentemente inferiores a las predichas por los modelos.

- por otra parte, ninguno de los modelos utilizados puede describir de forma clara las relaciones complejas (y muy variables) entre la temperatura interna, la velocidad natatoria y la temperatura del medio ambiente.

Admiten por tanto que, para los túnidos, el medio más sencillo de resolver los problemas de retención o de dispersión del calor según sus necesidades consiste en poder modificar a voluntad este sistema de intercambio de calor. Esta facultad de desacoplamiento de dicho sistema es la que permitiría, en ese caso, la termorregulación de los atunes.

Aunque los mecanismos fisiológicos de esta termorregulación siguen sin estar bien resueltos, parecen intervenir dos procesos:

- el primer mecanismo permite limitar la cantidad de calor producido por la mejora de la eficacia de la actividad natatoria; así, durante los períodos de actividad intensa, son los músculos blancos quienes entran en juego; funcionan en gran manera de forma anaeróbica (lo que tiende a disminuir el consumo de oxígeno) y producen, por tanto,

mucho menos calor que los músculos rojos; además, no se encuentran unidos al sistema circulatorio de intercambio de calor.

- según el segundo mecanismo, aún muy hipotético, el sistema de intercambio de calor permitiría, en ciertos casos, que cantidades más importantes de calor se perdiesen a nivel de las branquias.

6.1.5.5. Conclusión

Si bien el papel de los sistemas vasculares de intercambio de calor y, sobre todo, su implicación/participación dentro de un todo encaminado a asegurar una cierta termorregulación en los túnidos está aún por precisar, es innegable que la estructura y el desarrollo de estos sistemas, asociados a la disposición de los músculos rojos, poseen implicaciones directas sobre la ecología de los túnidos.

Para ilustrar el papel del sistema de intercambio de calor sobre el comportamiento, se pueden mencionar diversos ejemplos:

- para los pescadores deportivos, la naturaleza o el desarrollo del sistema de intercambio de calor, junto a la temperatura del medio en el momento de la captura, parecen influir directamente sobre la combatividad de las diferentes especies de atunes; el atún rojo, cuyo sistema de intercambio de calor es el más complejo, sería así siempre más combativo que un rabil o que un patudo, por ejemplo. Los casos de peces capturados tras una lucha intensa y subidos a bordo muertos, con la carne anormalmente blanda, pueden explicarse por la imposibilidad de estos individuos de llevar a cabo una termorregulación suficiente en condiciones de actividad extremas y anormales. Los atunes que presentan esta carne blanda se observan a veces con ocasión de grandes redadas de cerco, y se designan con el término inglés de "burnt tunas". Estos individuos, poco aceptados por las industrias conserveras, son totalmente inapropiados para su consumo en crudo en forma de "sashimi", muy apreciado entre los japoneses. Por otra parte, es digno de mención el hecho de que, en el mercado japonés, las especies de túnidos que alcanzan el más alto valor comercial son precisamente aquellas cuyo sistema intercambiador de calor es más eficaz (atún rojo, patudo) y entre las que se observa muy raramente el fenómeno de "burnt tunas".

Las diferentes características del sistema intercambiador de calor permiten comprender en gran parte las afinidades ecológicas (con respecto a la temperatura del medio) de las diversas especies de atunes o, en el seno de una misma especie, las diferentes gamas de talla de la especie considerada. Podemos distinguir:

- los pequeños túnidos costeros y con una estricta afinidad por aguas tropicales: *Auxis* (melva), *Euthynnus* (bacoreta)..., especies cuyo sistema intercambiador de calor central se encuentra bien desarrollado, el sistema intercambiador de calor lateral es sólo funcional, y que poseen importantes músculos rojos, con una gran superficie de contacto con el exterior.

- los individuos juveniles (LF < 70 cm) con afinidad por aguas tropicales casi exclusiva de las especies *T. albacares* (rabil) y *T. obesus* (patudo) cuyos sistemas de intercambio de calor están aún mal desarrollados con respecto a los de los adultos.

- los rabiles adultos con afinidad por aguas tropicales, pero menos marcada que en los juveniles, en el sentido de que se les encuentra frecuentemente en los límites horizontales y verticales del hábitat de la especie en aguas a 15°C - 20°C.

- las especies cosmopolitas, como el listado (*K. pelamis*), cuya zona de distribución desborda ampliamente las regiones exclusivamente tropicales.

- los patudos adultos con afinidad por aguas templadas, 10°C - 18°C, (contrariamente a lo que ocurre con los juveniles de la especie), que se encuentran más frecuentemente en aguas frías (10°-15°C) y profundas (300-400 m) en las regiones estrictamente tropicales, o en superficie en las regiones norte y sur del hábitat de la especie.

- los túnidos con afinidad muy estricta por aguas templadas (12°-18°C) como el atún blanco (*T. alalunga*), o templadas, pero muy cosmopolitas (5°-28°C), como el atún rojo (*T. thynnus*) que es, en términos filogenéticos, la especie de atún más avanzada.

Se comprende bien la importancia y el interés que tiene conocer los fenómenos de la termorregulación entre los túnidos, dado que influyen directamente en la distribución vertical y horizontal (biogeografía) de las diferentes especies.

Estos conocimientos sobre la regulación térmica se pueden aplicar, por tanto, a los túnidos del golfo de Guinea, y permiten comprender ciertas características de las pesquerías atuneras tropicales, tales como las zonas preferenciales de abundancia aparente y con buena capturabilidad de las distintas especies (rabil, listado y patudo) o, dentro de una especie dada, de las gamas de tallas de los individuos explotados.

6.1.6. RELACIÓN ENTRE EL OXÍGENO DISUELTO Y DISTRIBUCIÓN DE TÚNIDOS EN EL ATLÁNTICO

6.1.6.1. Introducción

Durante mucho tiempo se ha subrayado la estrecha relación existente entre ciertos factores abióticos y la distribución de las distintas especies estimada a partir de las capturas efectuadas. Los factores o parámetros que con mayor frecuencia se citan, principalmente por la facilidad de medirlos en la mar, son la temperatura, la salinidad y el oxígeno disuelto. De esta forma se han calculado y se calculan aún gran número de correlaciones entre estos parámetros y ciertas variables de orden biológico. No obstante, hay que recordar aquí que una correlación significativa entre dos variables no implica *a priori* la existencia de una relación directa de causa a efecto entre estas variables.

Hemos visto (párrafo 6.1.5) que la temperatura del agua podía ser, bajo ciertas condiciones variables según las especies y el estado de los individuos, un factor de control de la distribución de los túnidos en el océano, y es probable que en ciertos casos (valores extremos, estados larvarios) marque los límites de esta distribución.

A escala oceánica, la salinidad en sí misma no parece jugar un papel determinante en la distribución de los túnidos. Conviene, no obstante, exceptuar ciertas situaciones particulares y locales en las cuales los valores extremos y anormales de salinidad pueden constituir un factor de limitación; este caso se da en la bahía de Biafra, donde se pueden

observar zonas fuertemente desalinizadas como consecuencia de importantes cursos de agua dulce que desembocan en la mar, y relacionarlas con la gran escasez de túnidos en esa región.

En cuanto al oxígeno, la vida y el desarrollo de los peces se basan en la utilización de este elemento. El oxígeno se encuentra presente en el agua del mar en forma disuelta, y es extraído y absorbido por la sangre en las branquias, mientras que el gas carbónico es expulsado. El oxígeno es, por tanto, un elemento vital para los peces en general y muy particularmente para los túnidos, debido a su metabolismo muy elevado. Varias adaptaciones del sistema circulatorio de las branquias de los atunes y modalidades particulares de respiración en relación con su actividad natatoria, dan a estas especies una capacidad de extracción de oxígeno disuelto excepcionalmente alta; esta eficacia en la extracción de oxígeno disuelto puede elevarse hasta el 90% (Stevens, 1972), mientras que en la mayor parte de las otras especies de teleósteos es del orden del 30%. Se comprende así el interés por conocer y comprender en qué medida las tasas de oxígeno disuelto que se encuentran en el océano pueden constituir un factor limitante de la supervivencia y, por tanto, de la distribución de las diferentes especies de túnidos.

Los estudios de este tipo revisten un carácter esencialmente fisiológico y etológico; necesitan, por su propia naturaleza, y para considerar las limitaciones ligadas a la talla y al comportamiento pelágico de las especies consideradas, importantes medios materiales (equipo diverso, estanques de experimentación...). Por estas razones, estos experimentos se han realizado principalmente en los Estados Unidos, y Sharp y Dizon (1978) hacen numerosas referencias a los trabajos desarrollados. Para no hacer aquí una síntesis detallada de sus numerosos estudios, con frecuencia muy especializados, nos limitaremos a mencionar los resultados obtenidos en relación a las necesidades de oxígeno de tres especies principales de túnidos tropicales (rabil, listado, patudo), y veremos a continuación cómo se reparten las capturas de estas especies en función de las concentraciones medias de oxígeno disuelto observadas en el océano Atlántico.

6.1.6.2. Umbrales de tolerancia del rabil, del listado y del patudo

Tras poner en evidencia el hecho de que la tasa de respiración (consumo de oxígeno) de los túnidos en general es excepcionalmente alta, del orden de 2 a 10 veces en relación con otros peces teleósteos en condiciones de actividad comparables, convendría comprobar si ciertas tasas de oxígeno en el mar podrían efectivamente constituir un factor de limitación a la presencia de túnidos. Con este propósito, se llevó a cabo un cierto número de experimentos sobre determinadas muestras de tejido tomadas de túnidos o sobre individuos vivos, principalmente listados, para comprobar cómo las diferentes tasas de oxígeno disuelto podían afectar a esos tejidos o al comportamiento y la supervivencia de los ejemplares. Paralelamente se propusieron varias fórmulas matemáticas para calcular el consumo de oxígeno según los diferentes niveles de actividad, y para diversas especies de túnidos y tallas de individuos (Gordon, 1968; Kitchell *et al.*, 1974; Sharp y Francis, 1976; Neill *et al.*, 1976; Dizon, 1977; Dizon *et al.*, 1977; Sharp, 1978; Brill, 1979; Gooding *et al.*, 1981). Del conjunto de estos trabajos surge, como un hecho cierto, que las tres especies (rabil, listado y patudo) son sensibles en distinto grado a concentraciones de oxígeno inferiores a determinados umbrales. Esta sensibilidad extrema ha sido observada de forma directa sobre listados mantenidos en cautividad (Dizon, 1977; Gooding *et al.*, 1981); se ha podido comprobar que las tasas de oxígeno disuelto inferiores a 3,5 mg

O₂/litro provocan en el listado una actividad natatoria acelerada; esta aceleración ha sido interpretada como un comportamiento de huida con respecto a un medio impropio para la vida normal de la especie.

Aunque las observaciones directas del tipo de las que aquí se describen no han podido ser efectuadas sobre las otras dos especies (rabil y patudo), han podido calcularse las tasas de oxígeno mínimas adecuadas para la supervivencia de diversas tallas de estas especies (Sharp, 1978) y se mencionan en la siguiente tabla:

<i>Especie</i>	<i>Talla (FL en cm)</i>	<i>Tolerancia límite inferior de concentración en oxígeno (ml/O₂/l de agua)</i>	
Listado (<i>K. pelamis</i>)	50	2,45	
	75		2,89
Rabil (<i>T. albacares</i>)	50	1,49	
	75		2,32
Patudo (<i>T. obesus</i>)	50	0,52	
	75		0,65

6.1.6.3. Tasas de oxígeno disueltas en el Atlántico y distribución de las especies

En un terreno teórico, si se comparan los valores de los umbrales de tolerancia antes mencionados con las concentraciones medias de oxígeno disuelto observadas en el Atlántico a diferentes profundidades (Merle, 1978), se comprueba que:

- Las tasas de oxígeno disuelto en la capa de superficie comprendida entre los 0 y los 50 metros de profundidad (figura 3.12) son casi siempre superiores a los umbrales de tolerancia de las tres especies. La concentración de oxígeno disuelto, tal como se encuentra en el Atlántico en esa capa superficial no constituye, por tanto, un factor que limite la distribución de las tres especies (rabil, listado, patudo) en esta capa de agua.

- A partir de los 150 metros (figura 6.22) se puede observar la existencia de dos vastas zonas con una pobre concentración de oxígeno (<2,4 ml/l). Estas dos zonas están situadas en la parte oriental del Atlántico, y se sitúan respectivamente en las latitudes comprendidas entre los 6° y 16° N por una parte, y entre los 6° y 18° S por otra. Por lo tanto, en teoría, en esas zonas y a esas profundidades el rabil debería ser escaso, el listado debería estar ausente y solamente podría subsistir el patudo. Cuando se consideran las capas de agua aún más profundas (figura 3.13), la superficie de las dos zonas "pobres" en oxígeno disuelto se extiende cada vez más según aumenta la profundidad. Las tasas de oxígeno disuelto son cada vez menores hasta llegar a los 500 metros de profundidad, y a partir de ahí aumentan progresivamente.

En el plano práctico resulta interesante comparar la localización de las capturas de

las tres especies con las consideraciones teóricas antes expuestas.

- Listado: Sabemos por la distribución de las capturas de las pesquerías atuneras de superficie (cebo y cerco) que esta especie se limita esencialmente a la zona intertropical. La extensión de la distribución de la especie en la capa de superficie en las regiones situadas más al norte o más al sur estaría controlada por la temperatura, en vez de por las tasas de oxígeno disuelto (Cayré, 1984). En cuanto se refiere a la distribución vertical de la especie, resulta difícil de comprender, incluso examinando las capturas del palangre, único arte que explota realmente las capas de agua comprendidas entre los 100 y los 300 m de profundidad. En efecto, si bien existen capturas de listado con palangre, principalmente en el Atlántico central (Pianet y Yanez, 1979), éstas son muy raras, ya que la especie es poco perseguida por los pescadores que utilizan este arte. Sin embargo, queda claramente probado que el listado no puede subsistir normalmente en aguas cuya concentración de oxígeno disuelto sea inferior a 3 ml/l, aunque a veces, en el curso de experimentos de marcado acústico (Levenez, 1982), se hayan observado incursiones en profundidad muy breves, principalmente en aguas con escaso contenido en oxígeno.

- Rabil y patudo: No insistiremos sobre la distribución en superficie de estas especies en relación con la concentración de oxígeno. Como ocurre con el listado, en la capa de agua considerada (0-50 m) el oxígeno no alcanza jamás tasas inferiores a las de los umbrales de tolerancia de estas dos especies.

La extensión norte y sur de la distribución de rabil estaría controlada por otros factores, principalmente por la temperatura del agua (párrafo 6.1.5.). En cuanto al patudo, se sabe que se encuentra ampliamente distribuido hasta las latitudes elevadas (45° norte - 45° sur) en razón de su gran tolerancia a las bajas temperaturas (párrafo 6.1.5.).

Para conocer a fondo la extensión del hábitat de estas dos especies, no podemos limitarnos solamente a la distribución de las capturas efectuadas mediante artes de superficie (caña, cerco ...) cuya eficacia se limita, por definición, a la capa de agua comprendida entre la superficie y unos cien metros de profundidad. Por el contrario los palangres, cuyo empleo se encuentra ampliamente extendido desde hace casi treinta años en todo el Atlántico, incluidas sus regiones centrales, permiten explotar las capas de agua más profundas. Actualmente se utilizan dos tipos de palangre en el Atlántico para la captura en profundidad de los túnidos, agujas y pez espada:

- el palangre denominado "clásico", único tipo utilizado en el Atlántico hasta 1975, permite explotar la capa de agua comprendida aproximadamente entre los 70 y los 180 metros de profundidad.

- el palangre denominado "profundo", cuyo empleo fue introducido en el Atlántico en 1975 por los pescadores japoneses, que permite explotar la capa de agua comprendida entre los 70 y los 300 metros de profundidad (Suzuki y Kume, 1982).

El examen de la distribución geográfica de los rendimientos de rabil y patudo realizado de 1956 a 1983 por los palangreros (figuras 6.23 y 6.24) indica un cierto número de diferencias fundamentales en la distribución de las dos especies:

- las capturas de rabil se encuentran limitadas, en esencia, a las zonas ecuatorial y subecuatorial.

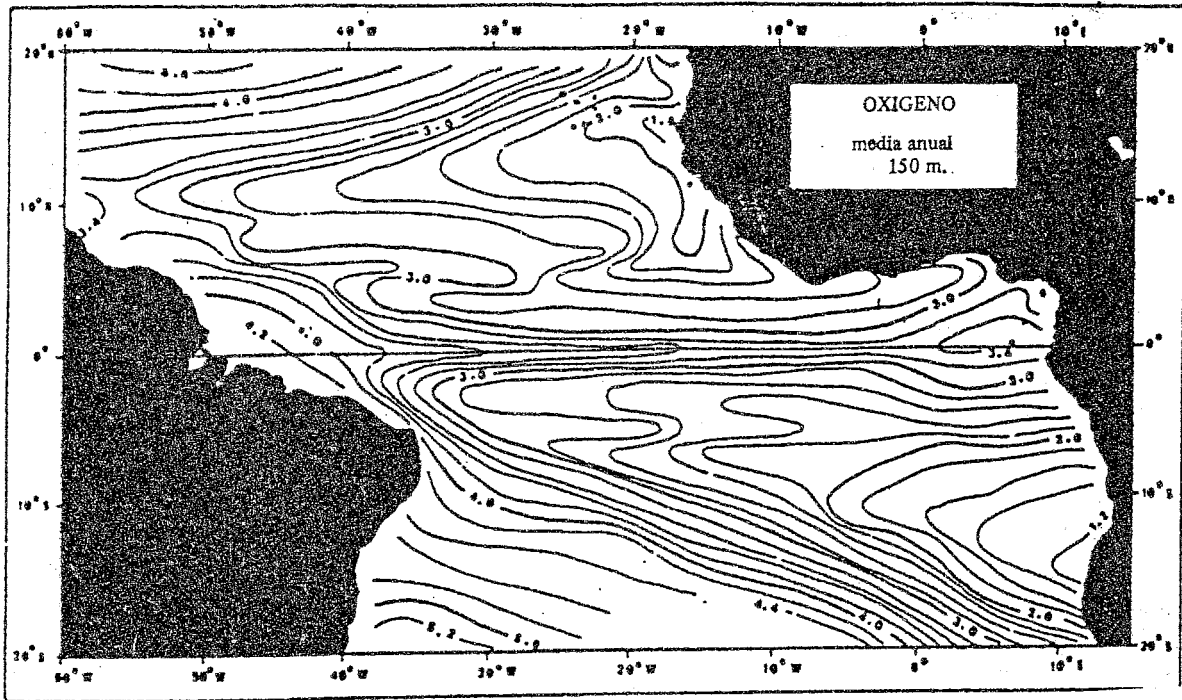


Figura 6.22 Distribución media anual de las tasas de oxígeno disuelto (ml/l) en el Atlántico a una profundidad de 150 metros. Se observa que la tasa máxima relativa se sitúa en la región ecuatorial, mientras que las zonas de concentración mínima se dan frente a las costas de Senegal y de Guinea por una parte, y de las de Angola por la otra (según Merle, 1978). A título comparativo, véanse las figuras 3.12 y 3.13, donde se representa la distribución de las tasas de oxígeno a 50 y 200 metros de profundidad.

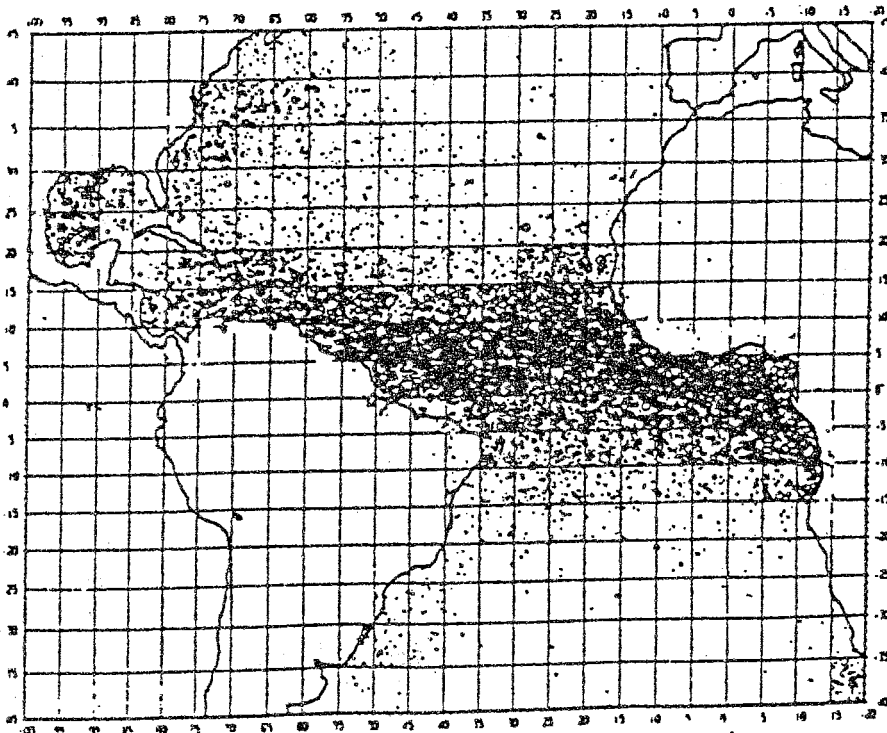


Figura 6.23 Mapa de abundancia de rabli estimada a partir de las capturas por unidad de esfuerzo (o rendimientos) de los palangreros que operaron en el Atlántico de 1956 a 1980.

- las de patudo, si bien se observan también en la región ecuatorial, son particularmente importantes en dos regiones situadas en la parte oriental del Atlántico, frente a Senegal (entre 10° y 20° norte) y frente a Angola (entre 10° y 20° sur), respectivamente.

Por otra parte, según un cierto número de observaciones (capturas experimentales) efectuadas principalmente en las zonas donde abunda el patudo (Atlántico oriental nordeste), parece existir también una diferencia notable en la distribución batimétrica de las dos especies:

- el rabil va siendo cada vez más raro según aumenta la profundidad; está prácticamente ausente a partir de los 200 metros.

- al contrario, la densidad de patudos aumenta con la profundidad, y llega a un punto máximo entre los 200 y 300 metros.

Esta observación la hicieron de forma empírica el año 1975 los pescadores japoneses que persiguen preferentemente patudo, especie mucho más apreciada que el rabil en el mercado japonés. Efectivamente, fue alrededor de los años 1975-1976 cuando los pescadores japoneses comenzaron a utilizar el palangre profundo en el Atlántico. Como ya se ha indicado, este arte permite pescar hasta los 300 metros de profundidad aproximadamente, en vez de los 180 metros que alcanzan los palangres clásicos (Suzuki y Kume, 1982), y explotar preferencialmente el patudo.

Si cotejamos las distintas observaciones, por una parte la distribución de las tasas de oxígeno disuelto, y por la otra el valor de los respectivos umbrales de tolerancia de las dos especies a esas tasas de oxígeno disuelto, se desprende, por lógica, la hipótesis según la cual el oxígeno constituiría un factor limitante de la distribución de los túnidos. En efecto, las capturas de rabil con palangre, especie cuyo umbral inferior de tolerancia respecto al oxígeno es de aproximadamente 2 ml/l, se limitan fundamentalmente a las zonas en las cuales la tasa de oxígeno disuelto es superior a ese valor, principalmente a la región ecuatorial, donde la concentración de oxígeno disuelto alcanza valores máximos (figuras 6.22 y 6.23). Al contrario de lo que ocurre con los patudos, menos sensibles a las tasas pobres de oxígeno (umbral inferior de tolerancia igual a 0,5 ml/l), si bien se encuentran presentes en "zonas de rabil", su abundancia es máxima en las regiones situadas frente a Senegal y Angola, donde se advierten tasas mínimas de oxígeno disuelto (figura 6.22 y 6.24). Un fenómeno similar podría explicar las diferencias observadas en la distribución vertical de las dos especies; efectivamente, el patudo, abundante en las zonas pobres en oxígeno (Senegal y Angola), aumenta su abundancia con la profundidad y la disminución correlativa de las tasas de oxígeno disuelto.

Esta abundancia máxima de patudo en las zonas con escasa concentración de oxígeno disuelto podría explicarse, en un primer análisis, mediante la hipótesis según la cual los patudos y ciertos xifioideos al encontrarse entre las pocas especies que pueden soportar bajas concentraciones de oxígeno, no tienen que competir con otras especies para colonizar estas regiones del océano escasas en oxígeno disuelto. Como parecen demostrar las experiencias de marcado acústico (Carey y Robinson, 1981), el pez espada (*Xiphias gladius*) sería capaz, como el patudo, de mantenerse durante largos períodos de tiempo en un medio con una concentración pobre de oxígeno disuelto.

A este respecto, la relativa similitud de la distribución de los rendimientos palangreiros de patudo (figura 6.24) y los rendimientos de pez espada, *Xiphias gladius* (figura 6.25), principalmente en las zonas con escasa concentración de oxígeno disuelto, parecen apoyar esta hipótesis.

6.1.6.4. Conclusión

La evidencia de umbrales de tolerancia a la concentración en oxígeno disuelto propios de las tres especies (rabil, listado, patudo) y la existencia en el Atlántico de concentraciones de oxígeno inferiores a estos umbrales, parecen indicar que el oxígeno disuelto puede ser un factor limitante del hábitat de los túnidos. Las observaciones realizadas por medio de la distribución de las capturas confirman en gran parte las teorías deducidas de experimentos de laboratorio. Es conveniente, no obstante, tener en cuenta que los umbrales de tolerancia mencionados no constituyen una barrera absoluta para el paso de las especies consideradas; como se deduce de las experiencias de marcado acústico, las incursiones de corta duración de los individuos en un medio en teoría no apto para la supervivencia son, desde luego, posibles. Por otra parte, si el contenido de oxígeno constituye en ciertos casos el factor limitante del hábitat, también hay que mencionar otros factores, como se ha visto, para explicar los límites de ese hábitat. El hábitat, o nicho ecológico ocupado por una especie está, de hecho, determinado por una combinación compleja de múltiples factores abióticos (temperatura, oxígeno, etc..) y factores biológicos (disponibilidad de alimento, competencia con otras especies, ...).

Finalmente, en cuanto se refiere al umbral de oxígeno, faltan aún muchos puntos por estudiar, como es el determinar si lo que afecta al pez es la concentración absoluta de oxígeno del medio o la tasa de oxígeno disuelto en relación al valor teórico de la disolución de este gas hasta la saturación; en gran medida, este último valor depende estrechamente de la temperatura, a la cual es inversamente proporcional. Además, es probable que la necesidad de oxígeno varíe según la concentración de hemáties en la sangre, y por tanto, según múltiples parámetros susceptibles de hacer variar esta concentración (temperatura, salinidad, sexo, estado de desarrollo sexual, crecimiento...).

6.1.7. ASOCIACIÓN DE BANCOS DE TÚNIDOS CON OTROS GRANDES ANIMALES PELÁGICOS O DIVERSOS OBJETOS FLOTANTES

6.1.7.1 Introducción

Las capturas de túnidos asociadas a un "sistema" constituido, sea por uno o varios animales pelágicos, sea por restos flotantes, se conocen desde hace mucho tiempo.

En el océano Pacífico oriental, la forma más frecuente de captura de túnidos se hace en bancos asociados a delfines (Sund *et al.*, 1981). En el océano Pacífico occidental (Sacchi, 1986), así como en el Indico, frecuentemente se lleva a cabo la captura de túnidos con ayuda de restos flotantes encontrados fortuitamente o colocados de forma intencionada.

En el Atlántico tropical esta forma de pesca, sin ser tan frecuente como en el Pacífico (alrededor del 38%, tabla 6.14), también se utiliza desde hace por lo menos una quincena de años (Bard *et al.*, 1985); así, los cerqueros capturan a veces bancos de túnidos asociados a tiburones-ballena, a delfines y ballenas, o a restos flotantes (que conviene denominar "dispositivo concentrador de peces": DCP) o incluso a carroñas o cadáveres de mamíferos marinos (ballenas, cachalotes, etc..) y al mismo barco atunero.

Los DCP son maderas flotantes (maderos, troncos de árbol) o incluso simples montones de hierbas arrancadas de las orillas de los ríos durante las crecidas; este tipo de DCP se denomina "tas de paille" (montón de paja) por los pescadores franceses. Los DCP

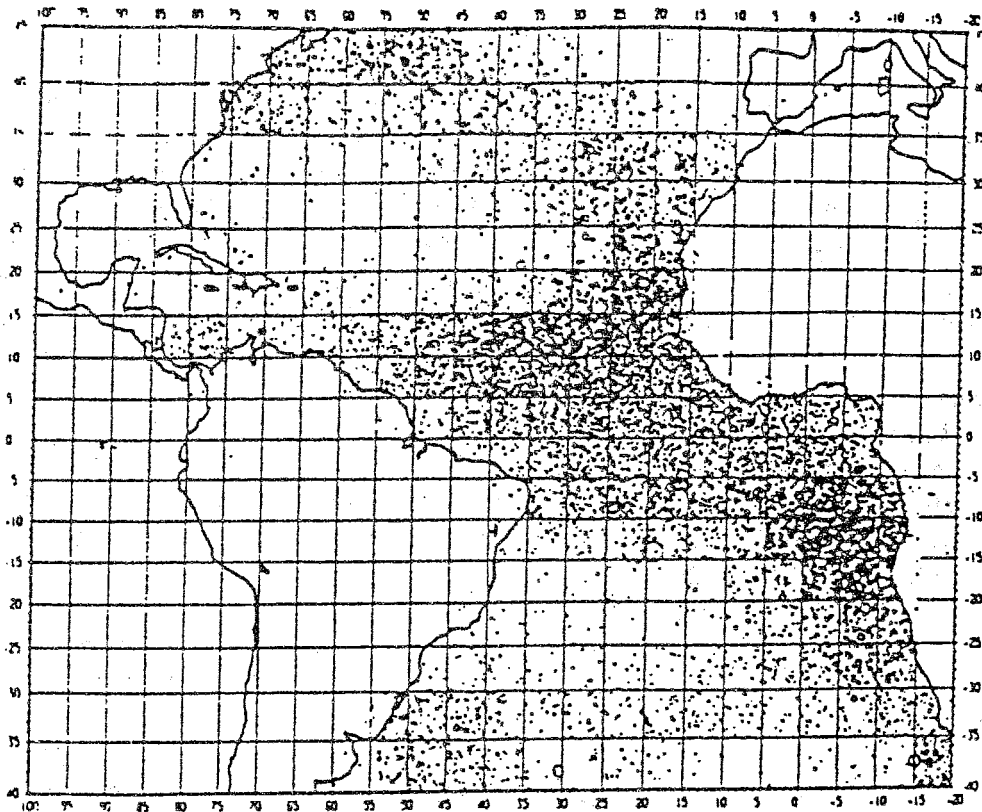


Figura 6.24 Cartografía de la abundancia de patudo estimada a partir de las capturas por unidad de esfuerzo (o rendimientos) de los palangreros que faenaron en el Atlántico de 1956 a 1980.

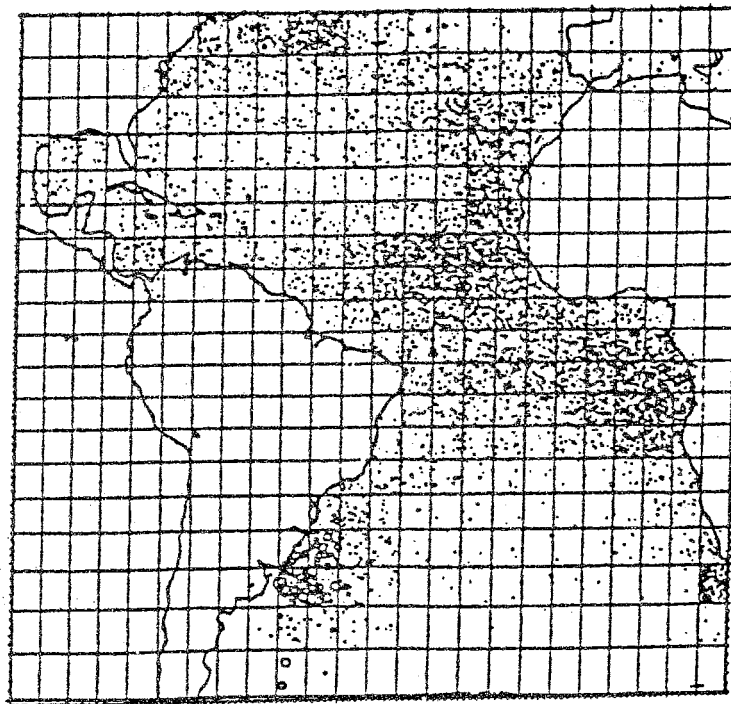


Figura 6.25 Cartografía de la abundancia de pez espada (*Xiphias gladius*) estimada a partir de las capturas por unidad de esfuerzo (o rendimientos) de los palangreros que faenaron en el Atlántico de 1956 a 1983.

pueden ser también de cordaje, de antiguos flotadores de red, embalajes o de residuos diversos.

6.1.7.2. Datos y métodos de análisis

A partir de las informaciones recopiladas de 1976 a 1982 en los cuadernos de pesca de los atuneros de la flota FIS (flota de Francia, de Côte d'Ivoire y de Senegal) que descargan en el puerto de Abidjan, hemos codificado para determinados navíos todos los lances de cerco efectuados en el curso de una marea, seleccionando estas mareas según el interés que hubiera puesto el capitán en cumplimentar su libro de pesca. Este fichero no contiene los desembarcos efectuados en el puerto de Dakar (27% de las capturas de ese período). Las capturas efectuadas en la zona norte están, por tanto, mal muestreadas. Si consideramos las capturas llevadas a cabo por la flota FIS de 1976 a 1982, nuestra muestra representa el 36.3% de las capturas de rabil, 38.1% de las de listado y el 42.4% de las de patudo (tabla 6.13).

Para cada uno de los lances de cerco hemos registrado los parámetros que se refieren a la pesca propiamente dicha (especie, tonelaje y talla de los individuos capturados) y los parámetros ecológicos (sistemas y/o especies asociadas al lance de cerco), oceanográficos (temperatura de la superficie, velocidad y dirección de la corriente y color del agua) y meteorológicos clásicos (velocidad y dirección del viento, estado del cielo y de la mar).

Por tanto, las informaciones utilizadas proceden únicamente de las estimaciones hechas por los capitanes. Los muestreos específicos llevados a cabo sobre los desembarcos muestran que si bien la composición específica y el volumen estimado de las capturas de individuos grandes consignados por los patrones de pesca en sus libros de pesca son correctos en general, la composición específica calculada para los pequeños túnidos, en cambio, presentaría frecuentes sesgos.

Este problema se analiza en el párrafo 8.1.3. Estos sesgos tienden a confundir los pequeños rabiles y los pequeños patudos bajo el nombre comercial de "listados". Por ello, la noción de bancos puros de listados o de pequeños rabiles que se mencionan a continuación de este párrafo será en general dudosa, y las conclusiones sobre estos bancos deberán interpretarse con prudencia. El patudo en particular, que corresponde a un 6.7% de las capturas de cerco (1979-1982) no se tiene en cuenta en el presente estudio, debido a su escasez en las declaraciones de captura.

En un mismo orden de ideas, se comprende que la identificación de la composición específica de un lance nulo sea aún más aleatoria; en efecto, si un lance no ha tenido éxito, ninguno de los individuos que componían el banco que se intentaba capturar ha podido ser realmente observado desde el puente. La composición específica de estos lances nulos se estima únicamente a partir de la especie que el patrón de pesca ha creído reconocer y que era visible en la superficie.

Teniendo en cuenta estos importantes problemas, se ha analizado la frecuencia de los lances nulos y de las capturas por lance, en función de la zona de pesca, para cada tipo de banco codificado en los libros de pesca.

6.1.7.3 Frecuencia de los bancos libres y asociados

En nuestro fichero, el 62% de los bancos de túnidos explotados por los atuneros

eran bancos libres, y el 38% de los bancos estaba asociado a sistemas de agregación (figura 6.26 y tabla 6.14). Las frecuencias de asociación de los diferentes tipos de bancos (es decir, rabil, rabil + listado y listado) con los diversos sistemas, se presentan en la tabla 6.15 y en la figura 6.27. La frecuencia de los lances positivos y nulos para los bancos libres y para los bancos asociados se facilita en la tabla 6.15, y se refiere a los diversos tipos de asociaciones observadas.

6.1.7.4. Túnidos y animales pelágicos

(a) Asociación con tiburones-ballena

La presencia de un tiburón-ballena (o de varios, como ya ha ocurrido) va a suponer una actuación diferente según se asocie con listado o con rabil (Stretta y Slepoukha, 1986a). A nivel global, el 8% de los lances de cerco se efectúan en presencia de un tiburón-ballena (tabla 6.14 y figura 6.26). Los porcentajes de presencia de cada tipo de banco de túnidos capturado con tiburones-ballena se presentan en la tabla 6.15 y la figura 6.27; se observa una diferencia entre los bancos monoespecíficos y los bancos mixtos de rabil y listado.

Si se compara la tasa de éxitos de los lances en bancos libres y en bancos capturados en presencia de un tiburón-ballena, la presencia de este último no tiene ningún efecto sobre el éxito del lance cuando el banco capturado está compuesto únicamente por "listados". Por el contrario, en bancos de rabil "puros" en presencia de un tiburón-ballena, el porcentaje de lances nulos es más elevado y la captura media por lance es inferior (tabla 6.15). Para los bancos mixtos de rabil y listado, la tasa de lances nulos disminuye en relación con un banco libre, mientras la captura media por calada difiere poco (tabla 6.15). Las capturas de los lances por clases de tallas muestran una preponderancia de pescas de peces de talla pequeña (figuras 6.28, 6.29 y 6.30).

La región hidrológica donde se lleva a cabo un quinto de los lances en asociación con un tiburón-ballena es la denominada "cabo López" (tabla 6.16 y figura 7.1), mientras que este tipo de lances es escaso en otras zonas hidrológicamente comparables.

(b) Asociación con delfines

La captura de atún asociada a delfines está lejos de tener la amplitud que este tipo de pesca tiene en el Pacífico oriental. Sund *et al.* (1981), en su síntesis sobre el medio ambiente de los túnidos en el Pacífico central, califican de vital para el éxito de la pesca la presencia simultánea de túnidos y delfines. En el Atlántico, solamente el 1% de los bancos de túnidos de la muestra se capturan con delfines (tabla 6.14, figura 6.26); los porcentajes de presencia de cada tipo de banco de túnidos capturados con delfines son muy escasos (tabla 6.15 y figura 6.27). Estas cifras son similares a las obtenidas por Levenez *et al.*, (1980) para el período 1976-1979. Según Stretta y Slepoukha (1986a), los delfines no tienen una influencia significativa sobre el éxito del lance cuando van asociados a bancos mixtos; a pesar de ello, la captura media por lance aumenta de forma importante (tabla 6.15 y figura 6.29). No ocurre lo mismo en la captura de bancos de listados, donde la tasa de lances nulos es dos veces más importante que para un banco libre; la captura media por lance se eleva a 4.4 t (frente a 11.8 t para un banco libre). Para los bancos de "rabil", la tasa de lances nulos aumenta igualmente (tabla 6.15 y figu-

ras 6.28 y 6.30), mientras que la captura por lance es muy similar.

La distribución de los lances en función de las capturas presenta, para los bancos puros de "rabil" y los bancos mixtos, una proporción no despreciable (respectivamente, 2.5% y 10.0%) de lances con un tonelaje superior a las 100 toneladas (figuras 6.28, 6.29 y 6.30). En tales lances, únicamente están representados los rabiles con un peso igual o superior a los 30 kilos.

La captura de túnidos asociada a delfines se encuentra repartida de forma muy desigual. En la zona "Senegal" (figura 7.1), cerca del 5% de la captura se hace con ese tipo de asociación, mientras que en la región "cabo López" y "Ecuador", menos del 1% de las capturas se lleva a cabo con ese tipo de asociación (tabla 6.16 y figura 6.31). Todos estos resultados deben considerarse con prudencia, debido a que el número de observaciones realizadas sobre lances asociados a delfines es restringido.

(c) Asociación con ballenas

La palabra "ballena" empleada por los pescadores es un término genérico, e incluye a las ballenas, los cachalotes y, más raramente, las orcas. Igual que sucede con la captura de túnidos asociadas a tiburones ballena, a nivel global, alrededor de un 8% de los bancos de túnidos de la muestra son capturados en asociación con las ballenas (tabla 6.14 y figura 6.26). Los porcentajes de presencia de este tipo de asociación muestran que los bancos de rabiles son dos veces más frecuentes que los bancos de "listados" (tabla 6.15 y figura 6.27).

En presencia de una ballena, el porcentaje de lances nulos es similar al de un banco libre si el banco es de "listado", mientras que es diferente si el banco es mixto o de rabil (Stretta y Slepoukha, 1986a). Para este último tipo de banco, la tasa de lances nulos es doble en presencia de una ballena (tabla 6.15). Por el contrario, las capturas por lance son poco diferentes para los tres tipos de bancos, tanto si se encuentran solos o asociados a una "ballena" (figuras 6.28, 6.29 y 6.30).

En la zona "Senegal" (figura 7.1), cerca del 15% de las capturas de túnidos de la muestra se encuentran asociados a ballenas, mientras que en las otras zonas hidrológicas, este tipo de asociación no representa más que un 7 a un 9% de los lances (tabla 6.16 y figura 6.31) No obstante, hay que señalar que las capturas en ese sector se encuentran mal representadas en la muestra.

6.1.7.5. Túnidos y restos naturales

(a) Asociación con dispositivos de concentración de peces

Los porcentajes de capturas de túnidos asociados a dispositivos de concentración de peces (DCP) en relación a las capturas totales por zona de 2° de latitud por 5° de longitud se presentan en las figuras 6.32 a y b. Se observa una preponderancia de lances con DCP naturales en las zonas comprendidas entre los 5° y 10° este y entre 2° norte y 4° sur. Ello hay que relacionarlo con el hecho de que al sur de estas regiones está la desembocadura del río Congo, así como las de numerosos ríos gaboneses. En las figuras 6.32 a y b se observa igualmente que en las zonas frente a Liberia, la proporción de capturas con un DCP natural es superior a un 40% cerca de la costa. También se puede

Tabla 6.13 Relación entre las capturas totales obtenidas (en 1000 t) por los cerqueros de la flota FIS, de 1976 a 1982, y las obtenidas por los cerqueros muestreados.

ESPECIES		1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	TOTAL
		RABIL	Tonelaje obtenido	50.5	47.9	53.7	48.9	49.9	
	Tonelaje muestreado	7.6	15.6	21.3	17.1	26.0	20.6	17.4	125.6
	Porcentaje muestreado	15.0%	32.6%	39.7%	35.0%	52.1%	39.8%	40.1%	36.3%
LISTADO	Tonelaje obtenido	16.3	30.9	24.8	17.5	24.1	33.4	33.0	180.0
	Tonelaje muestreado	3.5	11.5	9.3	5.4	15.2	11.5	12.1	68.5
	Porcentaje muestreado	21.5%	37.2%	37.5%	30.9%	63.1%	34.4%	36.7%	38.1%
PATUDO	Tonelaje obtenido	0.7	2.2	1.5	1.4	1.1	0.8	1.5	9.2
	Tonelaje muestreado	0.2	0.8	0.6	0.5	0.8	0.4	0.6	3.9
	Porcentaje muestreado	29.6%	36.4%	40.0%	35.7%	72.7%	50.0%	40.0%	42.4%

Tabla 6.14 Número total de lances, número de lances positivos y nulos, porcentajes de lances nulos y porcentajes de presencia de bancos libres y bancos asociados a DCP y a animales marines para todas las especies mezcladas.

ESPECIES	PARAM.	BANCOS LIBRES	BANCOS ASOCIADOS A:						TOTAL
			TIBURON BALLENA	DELFIN BALLENA	DCP	CARROÑA	ATUNERO		
BANCOS DE TUNIDOS	Nbr. calées	6655	869	146	856	1813	65	298	10702
	Calées >0	4972	703	89	653	1723	64	280	8436
	Calées <0	1683	166	57	201	90	1	18	2214
	% cal.nul.	25.29%	19.10%	39.04%	23.48%	4.96%	1.54%	6.04%	20.71%
	% occur.	62.18%	8.12%	1.36%	8.00%	16.94%	0.61%	2.78%	

Nbr. calées = número total de lances.
 Calées >0 = número de lances positivos.
 Calées <0 = número de lances nulos.
 % cal.nul. = porcentaje de lances nulos.
 % occur. = porcentaje de presencia.

Tabla 6.15 Número de lances totales, número de lances positivos y nulos, capturas medias por lance, porcentajes de lances nulos y porcentajes de presencia de bancos libres y bancos asociados a DCP y a animales marinos.
(ns: no significativo).

ESPECIES	DENOM. PARAM.	BANCOS LIBRES	BANCOS ASOCIADOS A:						TOTAL
			TIBURON BALLENA	DELFIN	BALL...	DCP	CARRONA	ATU-NERO	
"Listado"	Nbr.calées	1676	118	34	109	390	32	71	2430
	Calées >0	1169	88	24	86	367	32	67	1833
	Calées <0	507	30	10	23	23	0	4	597
	P.moy.cal.	11.8 t	9.9 t	4.4 t	15.2 t	18.0 t	31.4 t	18.3 t	
	% cal.nul.	30.25%	25.42%	70.59%	21.10%	5.90%	0.00%	5.63%	24.56%
	% occur.	68.97%	4.36%	1.40%	4.48%	16.05%	1.31%	2.92%	
Listado y Rabil	Nbr.calées	1435	491	30	259	1070	27	163	3475
	Calées >0	1238	457	28	240	1064	27	160	3214
	Calées <0	197	34	2	19	6	0	3	261
	P.moy.cal.	25.2 t	21.2 t	31.7 t	29.5 t	24.9 t	27.9 t	23.3 t	
	% cal.nul.	13.73%	6.92%	6.67%	7.34%	0.64%	0.00%	1.84%	7.51%
	% occur.	41.29%	14.13%	0.36%	7.45%	30.80%	0.77%	4.69%	
"Rabil"	Nbr.calées	3393	234	80	460	318	3	49	4537
	Calées >0	2444	136	47	301	259	2	40	3231
	Calées <0	949	98	31	159	59	1	9	1306
	P.moy.cal.	30.5 t	9.9 t	22.5 t	29.3 t	8.7 t	ns	9.3 t	
	% cal.nul.	27.97%	41.88%	38.75%	34.57%	18.55%	ns	18.37%	28.78%
	% occur.	74.78%	5.15%	1.76%	10.13%	7.01%	0.04%	1.08%	

Nbr.calées = número total de lances.
 Calées >0 = lances >0.
 Calées <0 = lances <0.
 P.moy.cal. = captura media por lance en toneladas.
 % cal.nul. = porcentaje de lances nulos.
 % occur. = porcentaje de presencia.

Tabla 6.16. Número total de lances (positivos o negativos) y porcentajes de presencia de bancos libres y bancos asociados a DCP o a animales marinos en las diferentes zonas hidrológicas del Atlántico.

REGIONES HIDROL.	BANCOS LIBRES	BANCOS ASOCIADOS CON:						TOTAL
		TIBURON BALLENA	DELFIN BALLENA	BALLENA	DCP	CARRONA	ATUNERO	
SEXESAL	303 70.8%	10 2.3%	20 4.7%	62 14.5%	19 4.4%	0 0.0%	14 3.3%	428
SHERBRO	1277 66.5%	6 0.3%	49 2.5%	134 7.1%	353 18.4%	25 1.3%	74 3.8%	1929
GHANA	1081 65.3%	7 0.4%	34 2.1%	159 9.6%	299 18.1%	10 0.6%	65 3.9%	1655
CAP LOPEZ	1413 45.2%	747 20.9%	16 0.4%	274 7.7%	840 23.5%	2 nc	73 2.0%	3565
EQUATEUR	2271 77.4%	82 2.8%	27 0.9%	218 7.4%	254 8.7%	20 0.7%	62 2.1%	2932

Valor de la primera línea: número de lances.

Valor de la segunda línea: porcentaje de presencia.

apreciar que frente a la zona "Ecuador" (figura 7.1) y en la región "Senegal", bordeada de tierras áridas, la frecuencia de DCP es escasa (tabla 6.16 y figura 6.32).

En el Atlántico tropical oriental, cerca del 20% de los lances de cerco (tabla 6.14 y figura 6.26) y de las capturas que constituyen la muestra se han llevado a cabo gracias a los DCP naturales (Bard *et al.*, 1985; Stretta y Slepoukha, 1986a). El "rabil" y el "listado" no se asocian de la misma forma bajo o en las proximidades de un DCP. El vínculo con el objeto flotante parece mucho más fuerte para los "listados" (asociado en bancos mixtos con pequeños rabiles y pequeños patudos) que para los "rabiles" (tabla 6.15). Este conjunto de túnidos de pequeñas tallas (de 1.5 a 10 kg) es el que con más frecuencia encontramos asociados a un DCP. Por otra parte, en las zonas del océano Índico que actualmente explotan los cerqueros, la asociación de grandes rabiles con un DCP parece más frecuente (Marsac, comunicación personal). En cuanto al Atlántico, al analizar las capturas medias por lance positivo, se comprueba que para un banco de "listados", la captura media por lance en presencia de un DCP se eleva a 18 toneladas, frente a menos de 12 toneladas por lance sin DCP. Para los bancos mixtos de rabil y de listado, la captura media por lance se encuentra muy próxima a las 25 toneladas, tanto si se presentan libres o si están asociados a un DCP. Para los bancos de rabil, la captura media por lance se eleva a 8.7 toneladas para un banco asociado a un DCP y a 30.5 toneladas para un banco sin DCP.

Además, los DCP son activamente buscados por los patrones de los atuneros, ya que su presencia hace que los lances nulos sean muy escasos. En la tabla 6.15 presentamos las diferentes tasas de lances nulos efectuados en presencia de un DCP en función de los tres tipos de bancos. Para un banco de "listado", la tasa de lances nulos en la muestra, inferior al 6%, es significativamente menor que la del 30% que se observa para los bancos libres. Por el contrario, para los bancos de rabil, la tasa de lances nulos no es estadísticamente diferente de la de los bancos libres. Finalmente, para los bancos mixtos, la tasa de lances nulos es inferior al 1%, encontrándose muy por debajo del 14% observado para los bancos libres. La débil tasa de lances nulos presente en la muestra podría ser el resultado de un sesgo estadístico. Tras conversaciones con los patrones de los atuneros, estos últimos situarían la tasa de lances nulos de un banco mixto asociado a un DCP, no en un 0.6%, sino alrededor de un 3%. En lo que se refiere a la distribución de los lances en función de las capturas, podemos observar en los bancos de rabiles, la presencia de un máximo que corresponde a los lances de 1 a 10 toneladas (figura 6.30).

(b) Asociación con carroñas

Es un tipo de pesca particularmente espectacular en lo que se refiere a túnidos, efectuada en presencia de un cadáver de ballena o de cachalote, o carroña, que va a la deriva en superficie. El hallazgo de una carroña es raro: menos del 1% de las capturas se han realizado con este tipo de asociación (tabla 6.14 y figura 6.26). Presentamos en la tabla 6.15 y figura 6.27, para los distintos tipos de bancos, los porcentajes de presencia de este tipo de asociación.

A título indicativo, deseamos mencionar el hecho de que en presencia de una carroña, la tasa de lances nulos de los distintos tipos de bancos de túnidos es próxima o igual a cero (tabla 6.15). Las mayores capturas por lance realizadas por la flota FIS han sido con carroñas, y lances con capturas de más de 200 toneladas permanecen aún vivas en la memoria. En cuanto a la distribución de los lances en función de las capturas, se

PORCENTAJE DE PRESENCIA DE LOS BANCOS LIBRES Y ASOCIADOS TODAS LAS ESPECIES MEZCLADAS

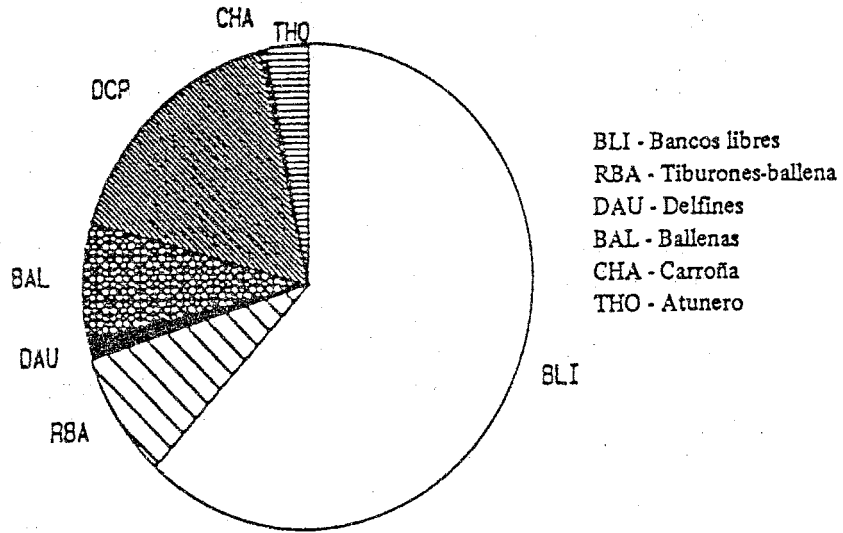
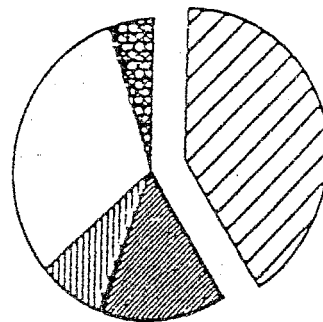
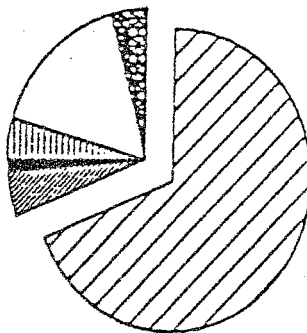
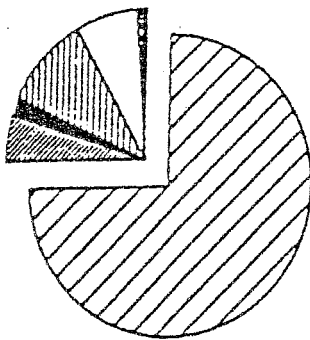


Figura 6.26 Porcentajes de presencia de bancos libres y de bancos asociados (todas las especies mezcladas).

SOLO RABIL
(3393 lances)

SOLO LISTADO
(1676 lances)

RABIL+LISTADO
(1435 lances)



PORCENTAJE DE PRESENCIA DE LOS BANCOS LIBRES Y DE LOS BANCOS ASOCIADOS (lances positivos y nulos)

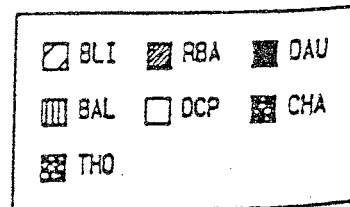


Figura 6.27 Porcentajes de presencia de bancos libres y de bancos asociados (por tipo de banco).

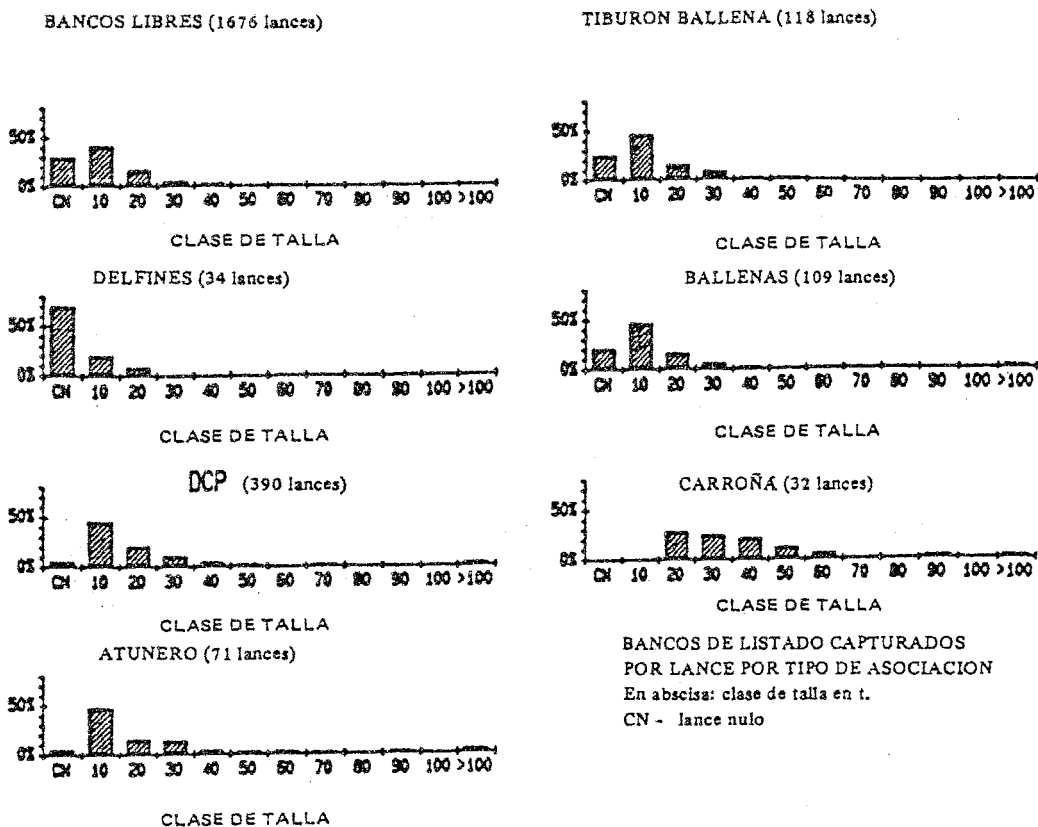


Figura 6.28 Bancos puros de listado. Capturas por lance y por tipo de asociación.

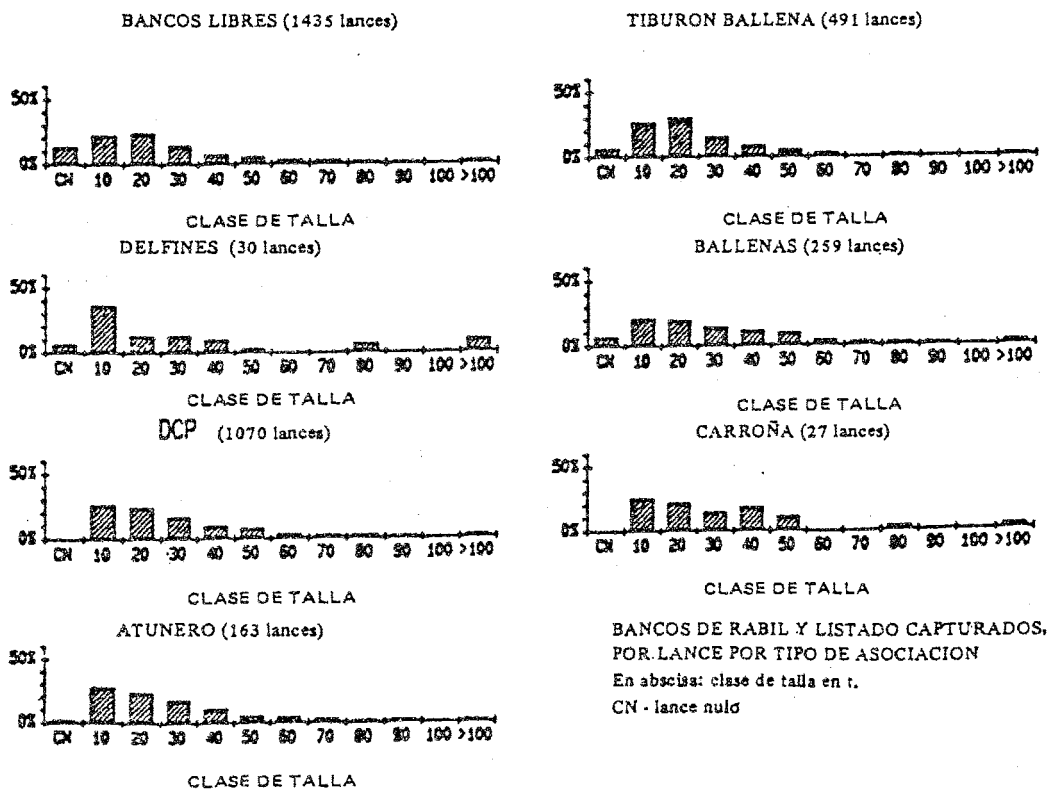


Figura 6.29 Bancos mixtos de rabil y listado. Capturas por lance y por tipo de asociación.

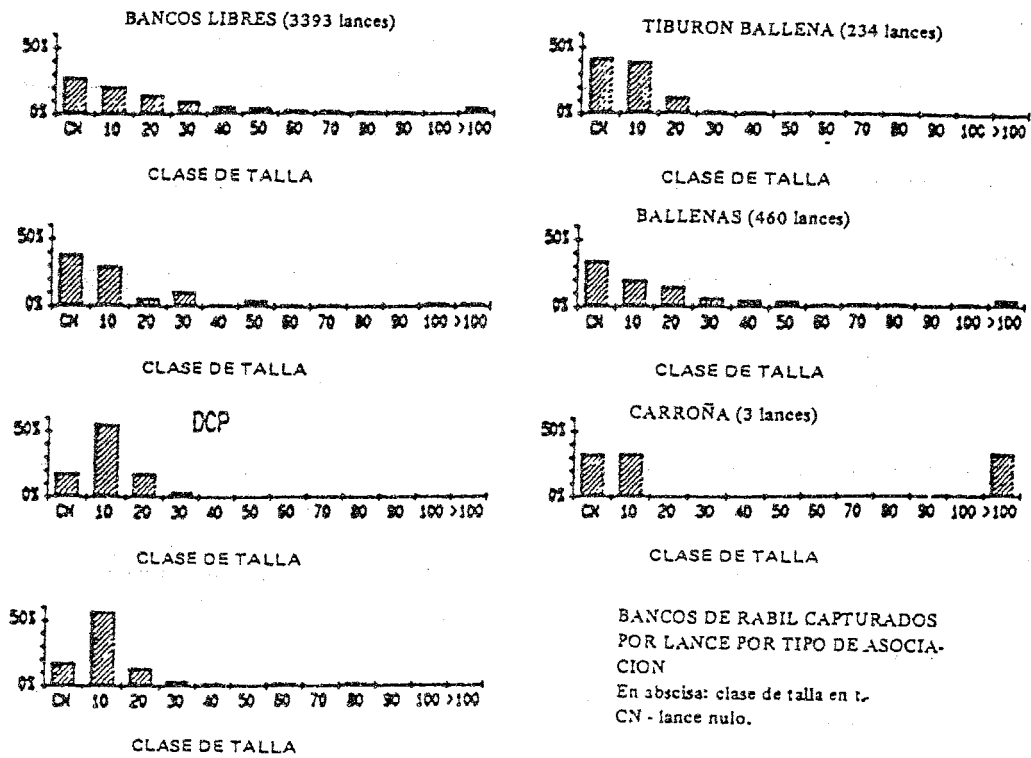


Figura 6.30 Bancos puros de rabil. Capturas por lance y por tipo de asociación.

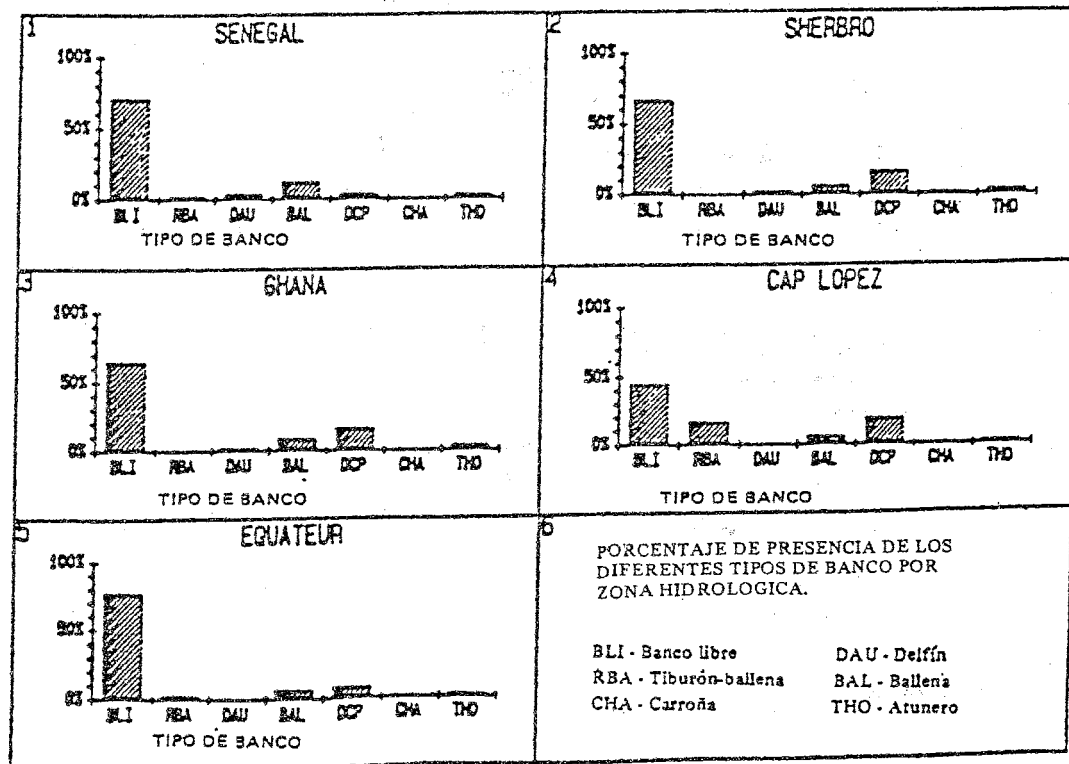


Figura 6.31 Porcentajes de presencia de los diferentes tipos de bancos por zona hidrológica.

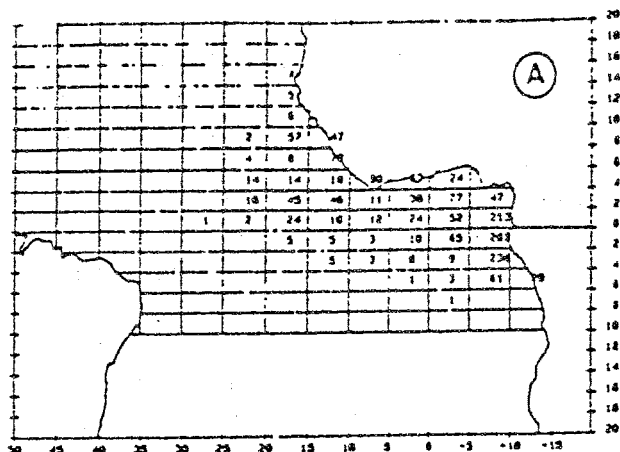


Figura 6.32

a) localización de objetos flotantes en el océano Atlántico tropical oriental (en número).

b) relación de capturas con DCP/capturas totales por zona de 2° de latitud por 5° de longitud (en porcentaje).

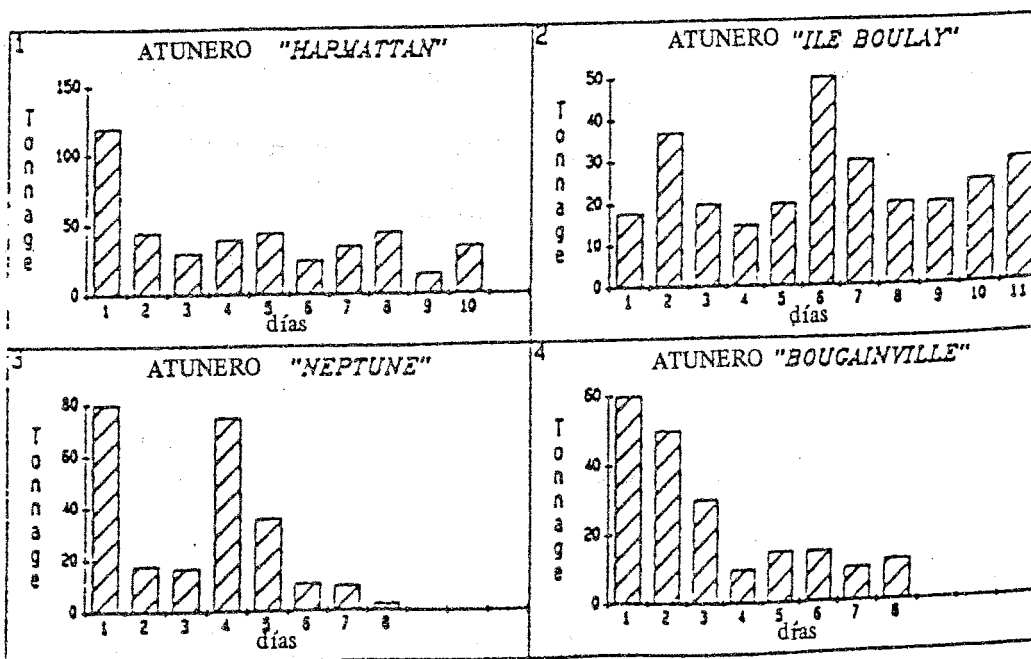
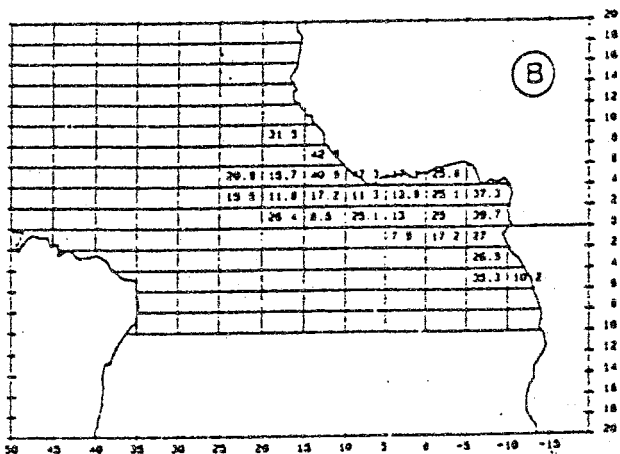


Figura 6.33 Secuencias de pesca de túnidos asociadas a una carroña para cuatro cerqueros.

puede observar que los bancos de "listados", más de 70% de los lances suponen un tonelaje medio superior a las 20 toneladas (figura 6.28).

Debido a que el porcentaje de lances nulos es bajo, y a que la media por lance es importante, el atunero permanecerá generalmente cerca de "su resto" y desplegará su cerco todas las mañanas durante muchos días hasta la descomposición completa del cadáver. Este género de pesca con una carroña pone en evidencia un punto fundamental: el tamaño de los bancos capturados sucesivamente decrece de forma clara con la secuencia de los lances de cerco (figura 6.33). Según Bard *et al.* (1985), el hecho de que un resto oculte o no túnidos depende nada más que de la probabilidad de encuentro de ese resto con un banco que pase cerca. Un resto "agotaría", por decirlo así, los bancos que se encontrasen en su vecindad. Estos autores plantean la cuestión de si un objeto flotante posee una especie de "radio de acción" que, en función de la densidad y de la talla de los bancos de túnidos en la zona, determinaría el poder de atracción real del objeto en cuestión.

(c) Asociación con el barco atunero

Otra forma de pesca que también resulta espectacular es aquella en la cual el atunero hace el papel de un DCP. A veces ocurre que a la salida del sol, en el momento en que el atunero se prepara para pescar, un banco de túnidos se "pega" bajo el casco del buque. Este tipo de asociación es relativamente raro; según nuestro fichero, alrededor de un 3% de los lances se han efectuado de esta forma (tabla 6.14 y figura 6.26). Sin embargo, este tipo de asociación favorece, de forma significativa, el que la tasa de lances nulos sea escasa (en relación con un banco libre) tanto para los bancos de "listados" como para los bancos mixtos; para los bancos de "rabiles" esta tasa de lances nulos, si bien es la más baja registrada (tabla 6.15), no se diferencia en términos estadísticos de la de un banco libre. En cuanto a las capturas medias por lance (tabla 6.15) y a la distribución de los lances según su captura, el atunero se comporta como un DCP (figuras 6.28, 6.29 y 6.30).

Esta forma de pesca es muy utilizada por los barcos de cebo vivo que operan en la región de Dakar. Es frecuente que un barco de este tipo faene muchos días seguidos sobre el mismo banco de túnidos "pegado" a su casco. Una vez que haya completado sus lances, el barco "cederá" su banco a otro cañero que, a su vez, pescará hasta el final de su marea. De esta suerte, un mismo banco de atunes puede estar en continua explotación durante varios meses por dos barcos que se relevan, ya que el fenómeno de agregación de los túnidos debajo del barco concentra más individuos de los que se capturan.

6.1.7.6. Conclusiones

Este capítulo muestra claramente la frecuencia y la importancia que tiene para la captura atunera en la región, las asociaciones entre bancos de túnidos y diversos objetos y/o animales marinos.

Quedan pendientes diversas cuestiones:

- ¿por qué los túnidos se sienten atraídos por cuerpos flotantes inertes o vivos?

- ¿existen "restos buenos", y cuáles son las causas de su existencia?
- ¿existe una relación entre el tamaño de un DCP y la cantidad de pesca obtenida?
- la colocación de restos artificiales, a la deriva o sujetos a fondos elevados, ¿podría aumentar la eficacia de las flotas atuneras en determinadas áreas?
- ¿cuál es el impacto de la existencia de estos restos sobre las estrategias de explotación de los atuneros y, por tanto, sobre los esfuerzos de pesca efectivos de los cerqueros?

Sólo mediante el desarrollo de nuevas investigaciones orientadas especialmente hacia estos temas se podrá responder a estas preguntas que, desgraciadamente permanecen olvidadas en las actividades de investigación habitualmente recomendadas por la ICCAT.

6.1.8. LOS PARÁSITOS EN LOS TÚNIDOS MAYORES (RABIL, LISTADO Y PATUDO)

6.1.8.1. Introducción

La descripción de la infestación parasitaria de los túnidos se utiliza con frecuencia como criterio de diferenciación de stocks o grupos de peces (Mackenzie, 1983); en otro capítulo volveremos sobre su utilización en el océano Atlántico (Baudin-Laurencin, 1974; Lardeux, 1980).

En este capítulo, puramente descriptivo, no se facilitará la lista exhaustiva de parásitos de las tres especies principales de túnidos (rabil, listado y patudo) capturados en el Atlántico tropical oriental. Esta lista específica, relativa a una zona geográfica restringida debería, además, considerarse con cuidado extremo, debido a las siguientes razones:

- la sistemática de numerosas especies de parásitos susceptibles de infestar a los túnidos es aún muy imperfecta, y los criterios de identificación de las especies presentan importantes variaciones de un autor a otro; la misma especie de parásito descubierta en lugares diferentes podría, por lo tanto, aparecer bajo distintas denominaciones y estar incluida varias veces en esa lista.

- la importancia de los trabajos de investigación sobre los parásitos de rabil, de listado y de patudo en el golfo de Guinea es muy desigual para cada una de estas especies y, con frecuencia, limitada; sería pues necesario aceptar conclusiones obtenidas de estudios que no se refieren a esta zona, examinar las descripciones hechas sobre túnidos de otros océanos (Pacífico o Índico), para que la lista sea lo más exhaustiva posible.

Aparte de las incertidumbres sistemáticas ya mencionadas, tales supuestos generales volverían a admitir un gran cosmopolitismo de las especies de parásitos; ese supuesto cosmopolitismo constituiría una hipótesis aparentemente poco defendible, dado que numerosos trabajos tienden, al contrario, a postular la existencia de parásitos típicos de ciertas regiones (Baudin-Laurencin, 1974; Lardeux, 1980; Mackenzie, 1983; Lester *et al.*

1985) y a utilizar estos parásitos como marcas biológicas.

En lo que se refiere a la denominación de los distintos parásitos observados sobre rabil, listado o patudo, véanse las obras especializadas de diversos autores sobre el tema, entre otros: Silas, 1967; Silas y Ummerkutty, 1967; Bane, 1969; Baudin-Laurencin, 1971, 1972 y 1974; Bussieras, 1972; Watertor, 1973; Lardeux, 1980...

Sólo vamos a mencionar aquí algunos aspectos muy generales sobre la infestación parasitaria de estas tres especies, así como sobre ciertos parásitos particularmente frecuentes o de fácil observación.

6.1.8.2. Rabil y patudo

Los trabajos relativos a la infestación por parásitos de estas dos especies en la zona tropical oriental del Atlántico son relativamente numerosos en comparación con los que existen sobre el listado en el Atlántico en general.

La primera nota sobre los parásitos de rabil y de patudo del Atlántico tropical oriental se remonta a 1962 (Rossignol y Repelin, 1962 y 1962a); posteriormente, varios documentos describen infestaciones debidas a especies de parásitos muy concretas (Bussieras y Aldrin, 1965 y 1967; Bussieras y Baudin-Laurencin, 1970; Bussieras, 1972; Baudin-Laurencin, 1972...). Es sólo a partir de 1969 cuando un cierto número de autores intentó estudiar globalmente los parásitos conocidos que infestan el rabil en las costas del Africa occidental (Bane, 1969; Baudin-Laurencin, 1971; Bussieras y Baudin-Laurencin, 1973; Baudin-Laurencin, 1974; Lardeux, 1980).

Se deduce de estos diferentes trabajos que, con frecuencia, los parásitos de rabil y de patudo son comunes a las dos especies, con una excepción bien clara que se tratará más adelante. En total se pudo identificar, con mayor o menor precisión, una cincuentena de especies de parásitos. Estas especies son o crustáceos (copépodos) o, en su gran mayoría, se trata de gusanos o helmintos: trematodos monogenéticos y digenéticos, cestodos, nematodos, acantocéfalos. Todavía hay numerosas especies mal identificadas debido principalmente a que sólo han sido observadas en estado larvario o de inmadurez, y también por las numerosas incertidumbres que existen en cuanto a la sistemática de estas especies en general.

Son susceptibles de estar parasitadas todas las partes del cuerpo o de las vísceras. Parece, además, que la tasa de infestación aumenta con la talla de los individuos, aunque prácticamente todas las especies de parásitos reconocidos entre los adultos han sido identificados también en juveniles de rabil o patudo (Baudin-Laurencin, 1971).

Si bien no se ha demostrado totalmente la hipótesis según la cual la abundancia de ciertas especies de parásitos es característica de zonas bien definidas, parece cierto que la presencia del gusano parásito *Nasicola klawei* (monogenético, Capsalidae) en las fosas nasales es muy específico del rabil. Rossignol y Repelin (1962 y 1962a) citaron por primera vez este parásito y su posible utilización para distinguir los juveniles de rabil de los de patudo; descrito a veces como *Tristoma* sp. (Rossignol y Repelin, op. cit.), o *Caballerocotyla klawei* (Bussieras y Aldrin, 1967), su designación como *Nasicola klawei* parece la única válida según Baudin-Laurencin (com. pers.) y Yamaguti (1968). Este parásito se observa generalmente por pares sobre las mucosas de las cápsulas nasales de prácticamente todos los rabiles (desde los más pequeños hasta los más grandes) y está ausente del patudo. Ello explica que la presencia de este parásito se utilice como criterio para diferenciar específicamente el rabil y el patudo en ciertas claves de determinación de las

especies (Blache *et al.*, 1970).

Otro parásito observado con frecuencia por los pescadores es un crustáceo copépodo del género *Pennella*, y más precisamente *P. crassicornis*, identificado por Baudin-Laurencin (1971). Este parásito, que se sitúa en el exterior de los músculos dorsales de los rabiles (y posiblemente de los patudos), tiene la apariencia de un tubo cilíndrico de varios centímetros de longitud y algunos milímetros de diámetro, lo que a veces induce al observador no experto a confundirlo con una marca colocada por científicos.

Finalmente, señalaremos que el aspecto gelatinoso que en ocasiones toma la carne del rabil, se atribuye a veces a la acción de parásitos protozoarios (myxosporideos) del género *Chloromyxum*; no obstante, las bacterias pueden ser algunas veces las causantes de este fenómeno (Baudin-Laurencin, com. pers.).

6.1.8.3. Listado

Los trabajos de investigación sobre la infestación parasitaria del listado del Atlántico en general y, *a fortiori*, sobre los listados de la zona que se estudia (Atlántico tropical oriental) son muy raros; hasta donde sabemos, las observaciones que se han realizado o se limitan a géneros o familias de parásitos bien definidas (Simmons, 1969), o no interesan nada más que parcialmente al listado. Por ello hay que referirse a los trabajos realizados en los océanos Pacífico e Índico (Silas, 1967; Silas y Ummerkuty, 1967; Yamaguti, 1968 y 1970; Chen y Yang, 1973; Cressey y Cressey, 1980) para tener un visión global de las especies susceptibles de infestar al listado en esos océanos y, por extensión, en el océano Atlántico.

Como ocurre con el rabil y el patudo, el número de especies reconocidas como parásitos del listado se eleva a unas cincuenta; algunas de estas especies infestan también al rabil y a otros túnidos. Estos parásitos pertenecen a las familias ya mencionadas, para el rabil y el patudo, a saber: crustáceos (copépodos), helmintos (trematodos, céstodos, nematodos, acantocéfalos) y pueden observarse en cualquier parte del cuerpo y las vísceras del listado.

6.1.8.4. Conclusión

Además de las numerosas incertidumbres que aún persisten en la sistemática de los propios parásitos, faltan numerosos puntos por aclarar en cuanto al inventario de la fauna parasitaria de los túnidos y al efecto de la misma sobre la biología (comportamiento, reproducción, crecimiento, mortalidad ...) de las diversas especies infestadas. Parece, además, que en ciertas condiciones, algunos de los parásitos de los túnidos son susceptibles de infestar al hombre, sobre todo cuando se consume el pescado sin cocción previa, pero son casos muy aislados.

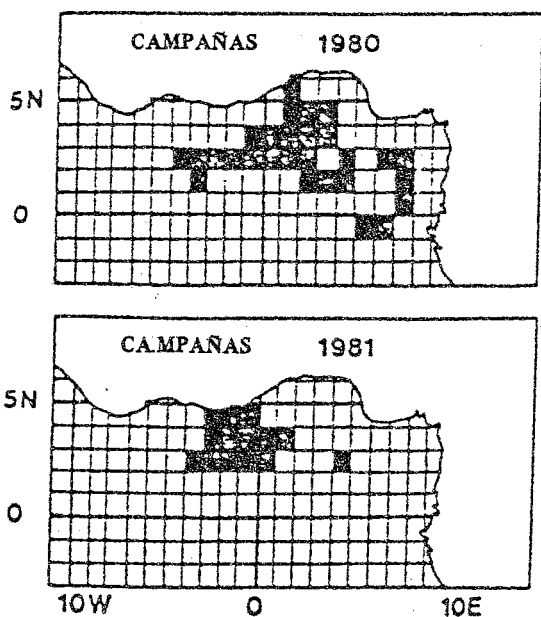


Figura 6.34 Zonas de pesca muestreadas en 1980 y 1981 por barcos de cebo vivo de Japón con un observador científico a bordo (según Kume, 1986).

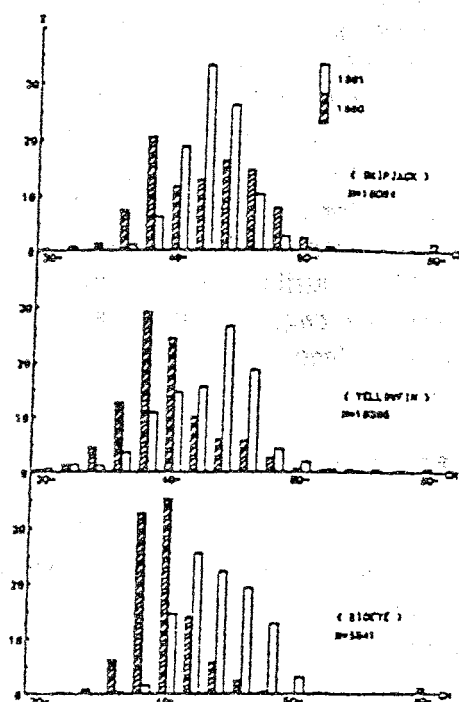


Figura 6.35 Distribuciones de frecuencias de talla de ejemplares de rabil, listado y patudo capturados por barcos de cebo vivo japoneses, con un observador científico a bordo, 1980-1981, (según Kume, 1986).

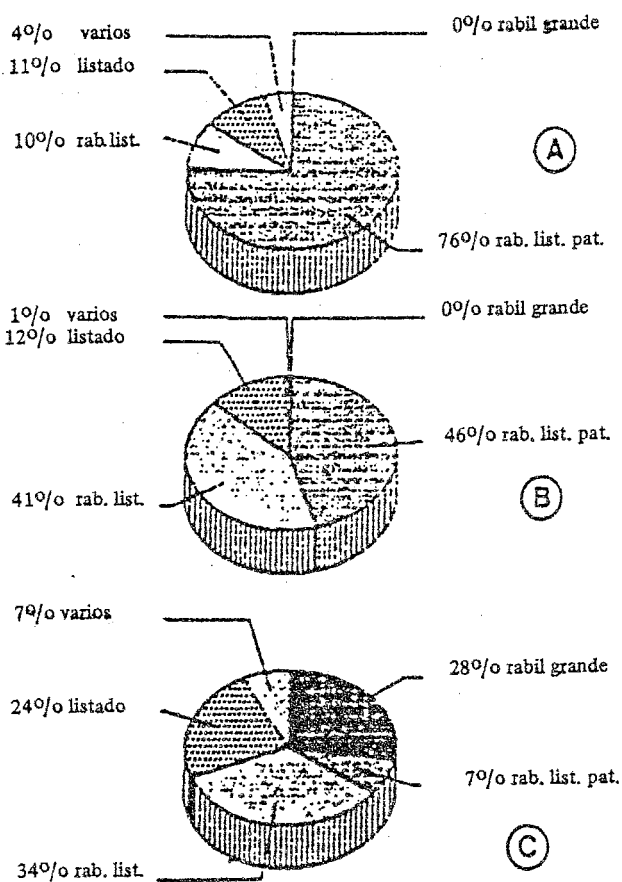


Figura 6.36 Composición específica de las capturas registradas por los observadores científicos a bordo de:

- a) barcos de cebo vivo japoneses en 1980.
- b) barcos de cebo vivo japoneses en 1981.
- c) barcos de cerco FIS y españoles, de 1980 a 1982.

6.1.9. LAS MEZCLAS DE ESPECIES EN LOS BANCOS DE TÚNIDOS

El análisis de los libros de pesca indica que son muy frecuentes las mezclas de especies en los bancos explotados por las pesquerías atuneras de superficie (cebo y cerco, párrafo 6.1.7.). Las muestras tomadas de los desembarcos señalan, por otra parte, que la información anotada por los patrones de pesca en sus libros no permite cuantificar la mezcla de especies en los lances; en particular, los pequeños ejemplares de rabiles y patudos se declaran muy frecuentemente como listado.

El problema de la composición específica de los bancos es importante en materia de ordenación, debido a que toda reglamentación sobre una especie podrá tener repercusiones sobre otras especies de túnidos que se encuentran y se capturan en esos mismos bancos. Los únicos datos fiables para estudiar la composición específica de los bancos serán aquellos que hayan sido recopilados por los científicos embarcados como observadores a bordo de los pesqueros. Abarcan dos flotas: la de los barcos de cebo con base en Tema y las de cerqueros franceses y españoles.

Las primeras observaciones fueron publicadas por Kume (1986), y las segundas todavía sin publicar, corresponden al conjunto de observaciones científicas realizadas a bordo de cerqueros franceses y españoles de 1981 a 1983, principalmente en el contexto del Año del Listado.

6.1.9.2. Los barcos de cebo de Tema

Los resultados relativos a esta flota (Kume, 1986) se obtuvieron a partir de un marcado efectuado en la zona situada a ambos lados del meridiano de Greenwich y comprendida entre el ecuador y las costas de Africa (figura 6.34). Los túnidos capturados por los cañeros de Tema son casi exclusivamente de pequeña talla, con una longitud inferior a los 60 cm (figura 6.35). La representación gráfica de la frecuencia de los bancos explotados según su composición específica (figura 6.36) señala que existe una cierta variabilidad de estas frecuencias, con un predominio de bancos pluriespecíficos. Los bancos mixtos que incluyen las tres especies son, por término medio, los más frecuentes (61%); a continuación están los bancos mixtos de listado y de rabil (25%), y después están los bancos puros de listado (con una media del 11.6%); los bancos con otras composiciones son raros (menos del 3%).

6.1.9.3. Cerqueros

Las únicas informaciones detalladas sobre la composición específica de los lances de cerco de que se dispone son las facilitadas por los observadores científicos embarcados en cerqueros franceses, de Côte d'Ivoire y españoles de 1980 a 1983. De esta manera se conoce en detalle la composición específica de una muestra de 244 lances de cerco positivos (incluyendo los descartes). Esta muestra corresponde a la captura de cerca de 4000 toneladas de túnidos (45.1% de rabil, 46.1% de listado, 2.3% de patudo, 5.8% de diversos); en la figura 6.37 se indican las zonas donde se efectuó la captura. El balance resumido de estas observaciones (figura 6.17) muestra la importancia de la frecuencia de los bancos que sólo contenían grandes ejemplares de rabil (25% de la muestra), o de listado (25%). Los bancos puros de rabil pequeño (5.5%), de patudo (se observó un sólo

banco) o de atún blanco (tres bancos observados) son escasos, sin embargo; los más frecuentes son aquellos que contienen diversas especies mezcladas, 41.3% de los observados.

6.1.9.4. Discusión de los resultados

Parece existir una cierta analogía entre las observaciones efectuadas en cañeros y cerqueros: la frecuencia de los bancos mixtos es importante para los dos artes. Si se consideran las mismas gamas de talla para los peces capturados por los barcos de cebo y por los cerqueros (es decir, se excluyen los lances puros de grandes rabiles llevados a cabo solamente por los cerqueros), un 89% de los bancos explotados por barcos de cebo, y un 57,4% de los explotados por los cerqueros de la muestra, constituyen una mezcla de diversas especies. Se observa que los bancos de listado puro son más frecuentes en el muestreo de los cerqueros (33.3%, excluyendo los rabiles de gran talla) que en el muestreo de los cañeros (11,6%). Los bancos mixtos que comprenden las tres especies son, por el contrario, más raros entre los cerqueros (12.7% de las observaciones, con exclusión de los rabiles grandes) que entre los barcos de cebo (61% de las observaciones).

Estas diferencias en las proporciones de los tipos de bancos podría interpretarse de diversas formas:

- para empezar, las zonas de pesca de los dos artes son muy distintas (figuras 6.34 y 6.37).

- además, la composición específica estimada, como aquí, a partir de las capturas realizadas por los barcos de cebo o cerco, no corresponde necesariamente a la que existe realmente en el seno de los bancos en el océano; la selectividad de cada arte de pesca puede actuar y dar una imagen sesgada de la composición específica real de los bancos.

- finalmente, no se puede excluir la posibilidad de que los observadores a bordo de cerqueros hayan identificado mal los patudos pequeños, confundiéndoles con rabiles; en efecto, el escaso porcentaje de patudos (2,3%) anotado por los observadores a bordo es muy inferior al que se observa en los desembarcos (7.0% en 1981). Esta diferencia es aún más sorprendente en cuanto que las capturas realizadas en presencia de los observadores se han realizado, por término medio, en las zonas de pesca en que el patudo es más abundante (figura 4.12). Bajo la hipótesis de que se ha dado una mala identificación específica de los patudos, habría que reconsiderar el análisis actual, teniendo en cuenta el hecho de que bajo la denominación "pequeños rabiles", pueden estar incluidos pequeños patudos.

6.2. TUNIDOS MENORES Y ESPECIES AFINES

6.2.1. INTRODUCCIÓN

La biología de los túnidos menores y especies afines en el Atlántico tropical oriental está muy poco estudiada. Ello se debe a la poca importancia que se concede en gene-

ral a estas especies y a las dificultades de muestreo de las pesquerías artesanales, que son las que principalmente explotan dichas especies.

Para la mayor parte de éstas, las conclusiones obtenidas provienen principalmente de los trabajos de Postel (1950). Sin embargo, han podido completarse diversos aspectos relativos a la biología (reproducción, crecimiento), en particular para la bacoreta, y en menor grado para las otras especies.

Se presentan aquí las conclusiones de los estudios que tratan sobre los diversos componentes de la reproducción, crecimiento y ecología de cada una de las especies en la zona. Sin embargo, parece que incluso en las materias mejor estudiadas, aún queda por hacer un importante trabajo de investigación sobre estas especies, cuya explotación en la zona es cada vez mayor.

6.2.2 BACORETA (*EUTHYNNUS ALLETERATUS*)

6.2.2.1 Reproducción

6.2.2.1.1. Sexualidad

En la bacoreta, los sexos están separados, y las gónadas masculinas tienen un peso relativo superior a las gónadas femeninas. Postel (1955), Diouf (1980).

6.2.2.1.2. Maduración de las gónadas

Frade y Postel (1955) realizaron cortes en las glándulas genitales de las bacoretas de diversas tallas capturadas en Cabo Verde. Observaron que la espermatogénesis es muy activa en marzo entre los machos, y se generaliza de junio a septiembre. Los productos sexuales no se emiten de una sola vez; la puesta es fraccionada. El proceso de maduración de las gónadas femeninas evoluciona con el aumento del tamaño de los ovocitos; la maduración se extiende de junio a agosto.

6.2.2.1.3. Talla de primera maduración

La talla de primera maduración de la bacoreta se ha definido frecuentemente como la talla del individuo más pequeño en situación de puesta (Postel, 1955; Marchal, 1963), pero también como la talla en la cual el 50% de los individuos son capaces de reproducirse (Diouf, 1980). Los resultados obtenidos en el Atlántico tropical oriental y en el golfo de Guinea se presentan en la siguiente tabla. Esta talla, en la zona, es de alrededor de 42 cm para los machos y para las hembras.

Tabla 6.17 Frecuencia de los tipos de bancos capturados por los cerqueros.

Tipo de banco	Número de lances por clase de peso (toneladas)										TOTAL	
	0-19	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80+	Nº	TM	
rabil grande	24	18	9	6	1	0	0	0	3	61	1084.8	
rabil pequeño	8	2	2	0	0	0	0	1	0	13	161.5	
listado	35	12	7	1	0	2	1	1	2	61	918.6	
rabil + listado	28	27	7	7	2	1	0	2	1	75	1315.7	
patudo	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5.0	
rabil + patudo	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	9.0	
atún blanco	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	9.0	
rabil + list. + pat.	12	6	1	0	2	1	0	0	0	22	284.3	
otros	3	2	1	1	0	0	0	0	0	7	99.0	
Total	115	67	27	15	5	4	1	4	6	244	3888.9	

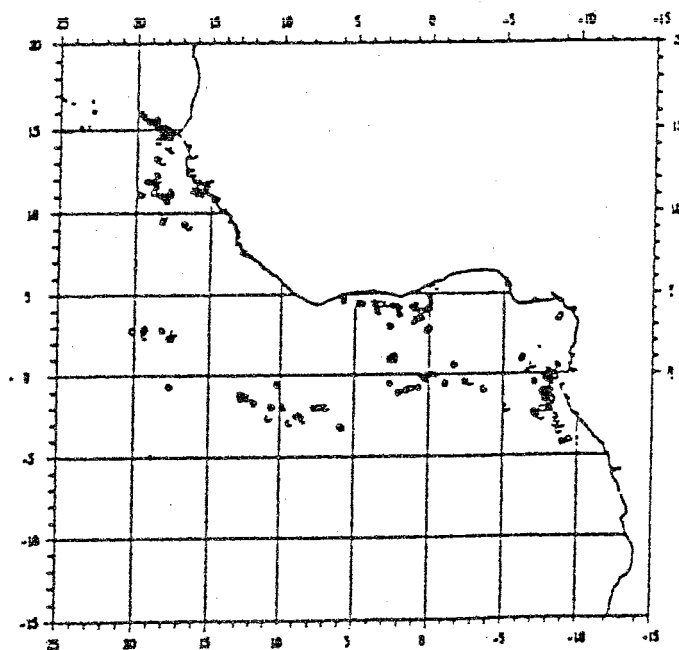


Figura 6.37 Distribución geográfica de los lances muestreados por los observadores a bordo de cerqueros FIS y españoles en 1980 a 1982.

Autores	Postel (1955)	Marchal (1963)	Chur (1975)	Diouf (1980)
Zona	Cabo Verde (Senegal)	G. de Guinea	G. de Guinea	Senegal
Machos	386 mm	442-447 mm	440 mm	410 mm
Hembras	397 mm		428 mm	430 mm

6.2.2.1.4. *Períodos y zonas de reproducción*

En Senegal, Diouf (1980), a partir de las variaciones del IGS, fija el período de reproducción de mayo a noviembre, con dos máximos en junio y en septiembre-octubre. El período de freza de las hembras juveniles (mayo-noviembre) sería más amplio que el de los individuos de más edad (figura 6.39). En el golfo de Guinea, la reproducción abarca desde octubre a junio (Marchal, 1963; Kazanova, 1960; Alekseev y Alekseeva, 1979; Rudomiotkina, 1985). Frade (1955) y Da Costa y Frade (1958) hallaron que las bacoretas de São Tomé y Príncipe se reproducen de octubre a diciembre. Al sur del golfo de Guinea, las observaciones son aún muy fragmentarias. Sin embargo, en el Congo y en Angola se advierte que la reproducción tiene lugar de enero a junio (Chur, 1977; Rudomiotkina, 1985).

La bacoreta se reproduce en el período del año durante el cual las aguas están cálidas y saladas y parece, en vista de las diferentes conclusiones alcanzadas, que la temporada de puesta es tanto más larga cuanto más dura la temporada cálida. Por otra parte, la freza tiene lugar en zonas costeras dentro del área de distribución de los adultos (Conand, 1968; Caverivière *et al.* 1976 y 1980).

6.2.2.1.5. *Fecundidad*

La fecundidad parcial individual, definida como el número de ovocitos de la última moda presente en el ovario justo antes de un acto de puesta, varía entre 70 000 a 2 200 000 óvulos en el intervalo de talla muestreada (300 a 785 mm) de los ejemplares de bacoreta capturados en Senegal (Diouf, 1980). Se desconoce aún el número de emisiones de óvulos durante el año, y está aún por determinar la fecundidad total individual. Diouf (1980) ha establecido las relaciones entre fecundidad parcial, talla de las hembras, peso de las hembras y peso de los ovarios a partir de una muestra de 28 individuos capturados en Senegal (figura 6.40).

6.2.2.1.6. *Proporción de sexos*

La proporción de sexos de las bacoretas capturadas en Senegal muestra que, en términos globales (todas las tallas mezcladas), el número de machos es igual al número de hembras, con independencia del mes que se considere (Postel, 1955; Diouf, 1980) (figura 6.41). Chur (1973), a partir de muestras tomadas en el Atlántico tropical oriental

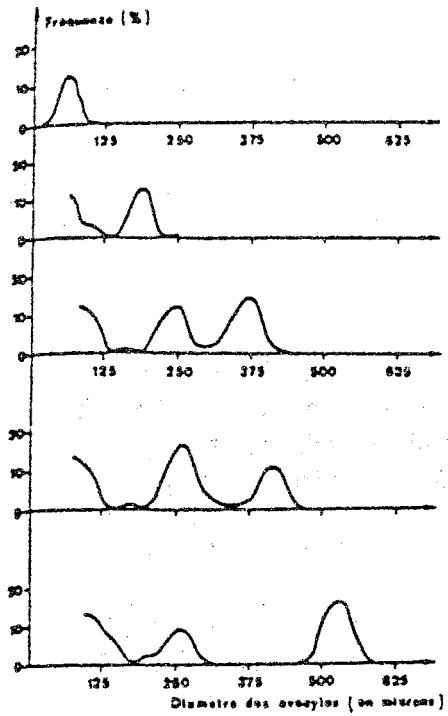


Figura 6.38 Fases de maduración de los ovocitos de bacoreta (*Euthynnus alletteratus*)

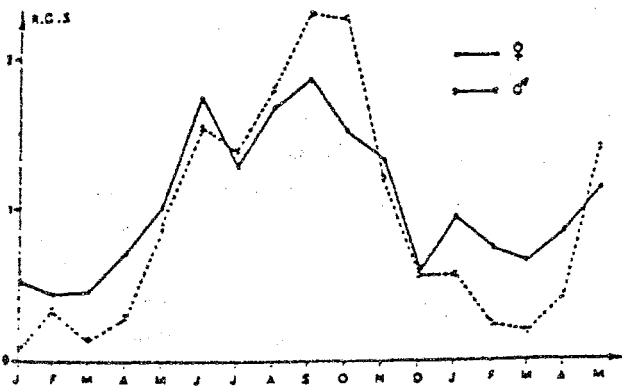


Figura 6.40 Evolución del IGS medio mensual entre machos y hembras de bacoreta.

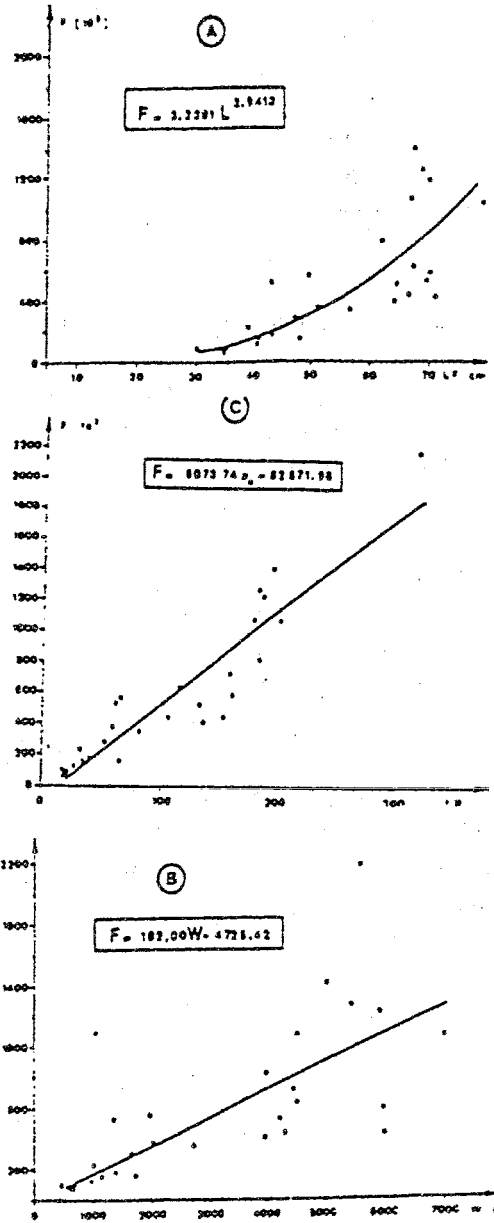


Figura 6.39 Bacoreta (*Euthynnus alletteratus*), relaciones:

- a) fecundidad (F) - longitud a la horquilla (FL)
- b) fecundidad (F) - peso del cuerpo (W)
- c) fecundidad (F) - peso de los ovarios (Po)

ha calculado que hay más machos que hembras, pero es probable que haya imprecisiones en la determinación de los sexos, sobre todo en los individuos jóvenes. La proporción de sexos en función de la talla muestra que la proporción de hembras disminuye con la talla (Postel, 1955; Diouf, 1980). Por encima de los 810 mm, todos los individuos examinados son machos (Diouf, 1980) (figura 6.42). No existe información relativa al golfo de Guinea.

6.2.2.2. Crecimiento

6.2.2.2.1. Crecimiento longitudinal

Postel (1955) realizó un estudio sobre el crecimiento a partir del análisis de las distribuciones de frecuencias de talla de 906 individuos capturados en Senegal. Cayré y Diouf (1980, 1983) han determinado la edad y el crecimiento de las bacoretas capturadas en la misma zona a partir de cortes transversales del primer radio de la aleta dorsal. Vialov *et al.* (1985) han estudiado el crecimiento de las bacoretas capturadas en el Atlántico tropical este (figura 6.43) utilizando la misma técnica; los distintos resultados se presentan en la tabla 6.18. Estos resultados son comparables entre sí para las edades 1 a 3 años, pero difieren en gran medida de las estimaciones de Postel, principalmente en edades superiores a un año. Estas discrepancias se deben a los métodos empleados. El método de Petersen aplicado por Postel a las muestras procedentes de la zona senegalesa no produce buenos resultados, debido a la escasa representación en sus muestras de individuos con tallas intermedias.

La tasa de crecimiento que se estima actualmente para la bacoreta es de alrededor de 8 cm/año de 1 a 5 años; a partir de esa edad, esta tasa es de sólo 3 cm/año (Cayré y Diouf, 1983).

6.2.2.2.2. Longevidad

El mayor ejemplar medido en el Atlántico tropical oriental tenía 960 mm a la horquilla (Diouf, 1980). En la misma zona, Cayré y Diouf (1983) mostraron que un individuo con 802 mm tendría 8 años. Por lo tanto, la longevidad de la bacoreta puede estimarse en aproximadamente una decena de años.

6.2.2.3. Concentración en bancos

La bacoreta se agrupa en bancos de forma elíptica que pueden tener 30 m de longitud en su eje longitudinal (Marchal, 1963) o forman concentraciones de más de 100 m de diámetro (Chur, 1975). Estos bancos pueden ser puros o mixtos; en la zona situada frente a Senegal, las bacoretas se asocian frecuentemente con bonitos en la temporada fría y con melva y caritas/sierras en la temporada cálida (Diouf, 1980). Los bancos pluri-específicos de túnidos (rabil, listado, patudo) de pequeña talla de la zona costera del golfo de Guinea incluyen bacoreta, mientras que está ausente en la zona exterior del golfo y en alta mar. No se ha hecho ningún análisis fino del tamaño de los bancos, pero a partir de los lances de cerco realizados en Senegal, y según Marchal (1963), parece que el ta-

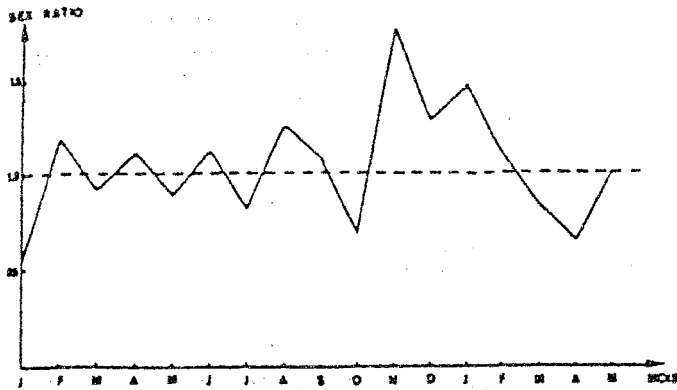


Figura 6.41 Variaciones mensuales del la proporción de sexos en la bacoreta.

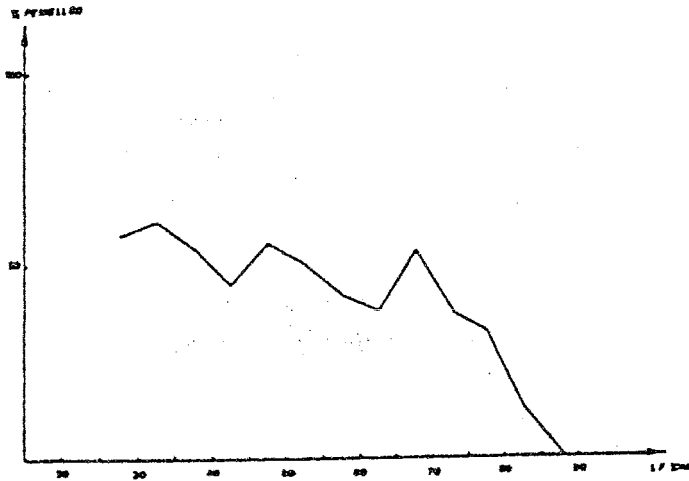


Figura 6.42 Variaciones del porcentaje de hembras en función de la talla en la bacoreta.

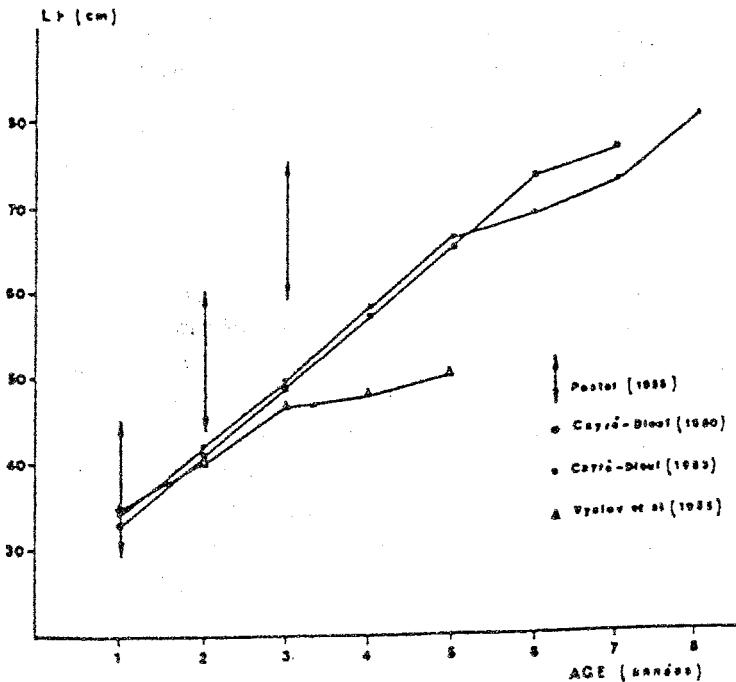


Figura 6.43 Curvas de crecimiento de la bacoreta (*Euthynnus alletteratus*) obtenidas por diferentes autores, según diversos métodos (ver texto).

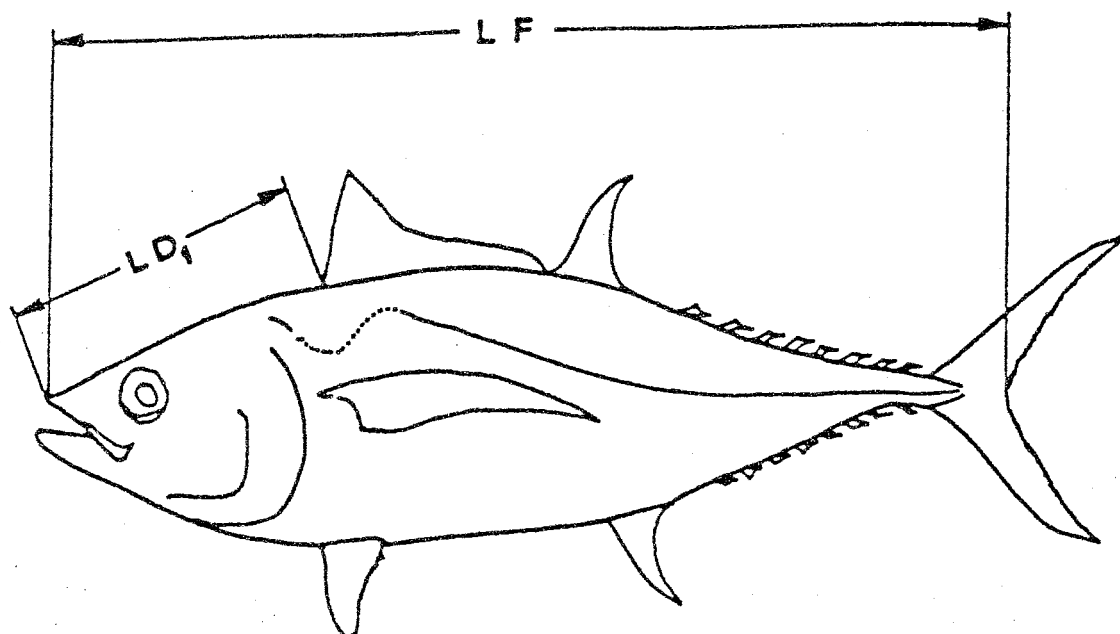


Figura 6.44 Métodos de medición de túnidos:

FL = longitud a la horquilla
LD1 = longitud a la predorsal

Tabla 6.18 Relaciones entre la edad y la talla de la bacoreta (*Euchynnus alletheratus*) del Atlántico tropical oriental obtenidas por diferentes autores, según diversos métodos.

AUTORES	POSTEL (1955)	CAYRE y DIOUF (1981)	CAYRE y DIOUF (1983)	VYALOV <i>et al.</i> (1985)
METODOS	PROGRESION MODAL	LECTURA DIRECTA	LECTURA DIRECTA	LECTURA DIRECTA
EDADES (años)	LF (cm)	LF (cm)	LF (cm)	LF (cm)
1	< 30	32.9	33.4	34.6
2	30-45	41.1	41.9	40.4
3	45-60	49.2	49.6	46.9
4	60-75	57.4	58.3	48.3
5	> 75	65.6	66.2	50.3
6		73.8	69.3	
7		77.0	73.1	
8			80.2	

maño del banco es menor cuanto más grande es la talla de los individuos que lo componen.

6.2.2.4. Nutrición y comportamiento trófico

La bacoreta tiene una alimentación muy variada, y se interesa por todas las presas que encuentra, si bien manifiesta una cierta preferencia por las especies pelágicas (Postel, 1955; Marchal, 1963; Klawe, 1961; Diouf, 1980). A pesar de ello, parece que el régimen alimentario varía según la talla de la bacoreta; Chur (1975), Bullis (1967) y Wicklund (1968), han descrito sus técnicas de aproximación y ataque a las presas. Asimismo, han observado que la alimentación tiene lugar durante el día.

6.2.2.5. Predadores

Los predadores de la bacoreta son los tiburones y los grandes pelágicos (grandes túnidos, marlines y pez vela...). Se encuentran formas larvarias y juveniles en los estómagos de los grandes rabiles (Postel 1954; Zavala Camin y Seckendorf, 1979) y de listado (Klawe, 1961). Postel (1954), y Klawe (1961) han observado casos de canibalismo.

6.2.2.6. Parásitos

Postel (1954) observa que la bacoreta está parasitada por diversos copépodos y trematodos localizados en la cavidad general y en las branquias. Señala también que es la especie más parasitada entre los túnidos que ha examinado. Aparte de estos estudios antiguos y muy incompletos, no se ha efectuado ningún trabajo detallado sobre la infestación parasitaria de la bacoreta del Atlántico.

6.2.2.7 Fisiología y respuesta a los estímulos

Carey *et al.* (1974) han demostrado que los túnidos, y por tanto la bacoreta, poseen un sistema que les permite conservar el calor metabólico, lo que explica que la temperatura central de su cuerpo sea más elevada que la del medio ambiente (6.1.6.). No obstante, Sharp y Dizon (1978) indicaron que este sistema de calor se encuentra menos desarrollado en la bacoreta que en los otros grandes túnidos tropicales (rabil, listado y patudo) (6.1.6.).

La bacoreta presenta un fototactismo positivo en las intensidades moderadas, y negativo en las intensidades más fuertes. La especie reaccionaría también a sonidos complejos de baja frecuencia; este fenómeno tendría efecto sobre la formación de bancos y la atracción de los cardúmenes. (Roux, 1960; Bercy, 1985).

6.2.2.8. Asociación con restos flotantes

Wickham *et al.* (1973) han indicado que la bacoreta no se siente atraída por restos flotantes en la mar; no obstante, la presencia en éstos de organismos de los cuales se nutre actúa como un reclamo. Se observan concentraciones de bacoreta alrededor de restos de barcos situados a algunas millas de la costa frente a Dakar (Diouf, 1985).

6.2.3. MELVA (*AUXIS* SP.)

6.2.3.1. Reproducción

6.2.3.1.1. Sexualidad

Como ocurre en todos los escómbridos, los sexos están separados y no existe ningún aspecto exterior que permita distinguir los machos de las hembras.

6.2.3.1.2. Maduración de las gónadas

En Senegal, Postel (1950) y Frade y Postel (1954), a partir del estudio de los índices de maduración (IGS) y de secciones de gónadas, indicaron que en diciembre y abril los individuos están inmaduros o en reposo sexual. En junio los espermiductos se llenan de espermatozoides, y estiman que la maduración se alcanza cuando el peso de las gónadas alcanza un 2% del peso total del cuerpo.

6.2.3.1.3. Talla de primera maduración

Konstantinova y Chur (1976) hallaron que en *Auxis thazard* del Atlántico este, la talla de primera maduración es de 30 cm; en *Auxis rochei*, según Chur (1977), es de 20 cm.

6.2.3.1.4. Períodos y zonas de reproducción

En el golfo de Guinea, Caverivière *et al.* (1976, 1980), Alekseev *et al.* (1980), y Rudomiotkina (1984), han indicado que la intensidad de la reproducción de *Auxis* sp. es máxima durante el verano austral (mayo-junio). Dura de abril a septiembre en Sierra Leona, y de septiembre a marzo en el Congo y en Angola. Frade y Postel (1955) y Conand (1970) observan que el período de puesta en Senegal se sitúa de junio a noviembre. La puesta tiene lugar en aguas cálidas ($t > 24^{\circ}\text{C}$) en toda el área de distribución de la especie, cerca de la costa, en el borde y sobre la plataforma continental.

6.2.3.1.5. Fecundidad

La información relativa a la fecundidad en el Atlántico este proviene de autores

rusos (Chur, 1977; Konstantinova y Chur, 1976; Vyalov *et al.* 1979), quienes indican que *Auxis* sp. posee una fecundidad media de unos 600 000 huevos. Por otra parte, Silas (1969) y Collette y Naunen (1983) señalan que *Auxis* sp. puede poner más de un millón de huevos por año, pero *Auxis thazard* sería más fecundo que *Auxis rochei*. *Auxis* sp. aparece así como una especie muy fecunda, lo que explicaría las observaciones según las cuales las larvas de melva serían más abundantes que todas las otras larvas de escómbridos juntas (Chapman, 1960, Williams, 1960).

6.2.3.1.6. Proporción de sexos

La proporción de sexos está muy poco estudiada en el Atlántico tropical oriental y en el golfo de Guinea. Postel (1950) ha calculado que en Senegal la proporción de sexos se encuentra próxima a 1.

6.2.3.2. Edad y crecimiento

6.2.3.2.1. Crecimiento en longitud

El crecimiento de *Auxis thazard* ha sido estudiado por Grudtsev y Korolevich (1985) en el Atlántico ecuatorial, a partir de secciones de espinas de la primera aleta dorsal. Han establecido una tabla de correspondencias edad-talla a partir de las lecturas directas de cortes de espinas, y a partir de la ecuación de Von Bertalanffy estimada a partir de estos mismos datos.

Edad (Años)	1	2	3	4
Tallas (FL cm) obtenidas por lectura directa	22.86	30.41	36.66	40.36
Tallas (FL cm) obtenidas a partir de la ecuación	22.85	30.69	36.38	40.51

La ecuación de la curva de crecimiento es:

$$L_t = 51.47 (1 - e^{-0.32 (t-0.83)})$$

Chur (1977) ha señalado que *A. rochei* presenta un crecimiento más lento que el de *A. thazard*. Al año, *Auxis rochei* alcanzaría una talla de 17 cm (Hotta, 1955).

6.2.3.2.2. Longevidad

Morice (1953) observa que la talla del individuo más grande medido en el Atlántico tropical oriental es de 65 cm, pero los individuos capturados rara vez pasan de 50 cm. A pesar de ello, los datos históricos recopilados de los cerqueros que faenan en la zona muestran que se explotó una amplia gama de tallas, de 35 a 60 cm de longitud horquilla. Estas observaciones, junto con los resultados sobre el crecimiento, sugieren que *Auxis* sp. podría vivir alrededor de 5 años.

6.2.3.3. Concentración en bancos

La melva se agrupa en bancos monoespecíficos compuestos por individuos de la misma talla. Estos bancos se componen de 100 a 300 individuos según Williams (1960), o de más de 1000 individuos según Wheeler y Ommaney (1959). Los bancos también pueden ser mixtos, asociados a otros túnidos de la misma talla. En la zona costera la melva se asocia frecuentemente con bacoreta, mientras que en alta mar forma bancos mixtos, principalmente con listado, rabil y patudo juvenil (Stretta, com. pers.). Los peces de pequeña talla forman bancos en superficie y se desplazan más rápidamente que los peces de tallas grandes (Morita, 1972).

6.2.3.4. Nutrición y comportamiento trófico

Se dispone de muy pocos datos sobre la calidad y la cantidad de alimento de la melva en la región. Postel (1950) ha encontrado anchoas en los estómagos de *Auxis* sp. Además, numerosas observaciones indican que las especies *Auxis* se nutren con preferencia de pequeños pelágicos, pero también de crustáceos, moluscos y cefalópodos. Kumaran (1964) y Uchihashi (1953) han señalado que *Auxis rochei* encuentra su alimento valiéndose, no solamente de la vista, sino también de su línea lateral.

6.2.3.5. Predadores

Los estudios llevados a cabo, principalmente en el Pacífico, indican que la especie *Auxis*, en diferentes estados de su desarrollo, representa una parte importante del alimento de los grandes túnidos (Olson, 1982). En el Atlántico tropical oriental, Postel (1955) ha encontrado melvas en los estómagos de ejemplares de rabil y bacoreta capturados frente a Dakar. Williams (1960) ha encontrado en Africa oriental especímenes de *Auxis thazard* en el estómago de agujas. Collette y Nauen (1983) mencionan casos frecuentes de canibalismo. Klawe (1963) observa que las tallas de las melvas halladas en estómagos de túnidos varían de 60 a 125 mm, pero que podrían alcanzar más de 320 mm en los depredadores de gran talla (Watanabe, 1964).

6.2.3.9. Mortalidad natural

No se dispone de datos para el Atlántico oriental. Sin embargo, dada la importancia de las larvas halladas y la aparente abundancia de los adultos en la zona, se puede estimar que la mortalidad natural larvaria debe ser elevada, máxime teniendo en cuenta que diversos estudios señalan que con frecuencia las larvas y juveniles de *Auxis* son presas de los grandes predadores pelágicos.

6.2.4. BONITO (*SARDA SARDA*)

6.2.4.1. Reproducción

6.2.4.1.1. Sexualidad

En el bonito, los sexos están separados. No obstante, se observó un caso de hermafroditismo en esta especie en el Mediterráneo (Rey, com. pers.)

6.2.4.1.2. Maduración de las gónadas

Frade y Postel (1955), a partir de cortes histológicos de gónadas de individuos capturados en aguas de Senegal, han indicado que, en los machos, la espermatogénesis, que se generaliza de febrero a abril, es todavía activa en junio, pues los espermiductos están en su mayoría llenos de espermatozoides. En las hembras, los huevos que desovarán en febrero-marzo, muestran un hinchamiento de los folículos vacíos y la reabsorción de numerosos huevos atrésicos de los cuales apenas si quedan vestigios en abril. La puesta es fraccionada, y son aún muy poco conocidos los intervalos de tiempo entre las sucesivas emisiones. Para Rey *et al.* (1983), habría dos emisiones por año en el Atlántico nordeste.

6.2.4.1.3. Talla de primera madurez sexual

La talla de primera madurez, definida como la talla del individuo más pequeño en estado de puesta, es de 392 mm en los machos y de 370 mm en las hembras (Postel, 1955).

6.2.4.1.4. Epocas y zonas de reproducción

Postel (1955) y Frade y Postel (1955) han señalado, a partir de la evolución del índice gónado-somático (IGS) y de cortes histológicos de los ovarios de bonito, que el período de reproducción en Senegal se sitúa de diciembre a mayo, y es más activo en enero y en abril. Se adelanta (noviembre a mayo) y es por ello más amplio en los individuos de mayor edad. No se dispone de información para el golfo de Guinea. En general, la puesta tiene lugar cerca de la costa.

6.2.4.1.5. Fecundidad

La fecundidad del *Sarda sarda* ha sido muy poco estudiada en la zona. Postel (1955) ha estimado que es de 900 000 huevos en un individuo de 60 cm capturado en Senegal. Estos resultados se encuentran muy próximos a los descritos por Rey *et al.* (1983) en individuos de la misma talla en el Atlántico nordeste.

6.2.4.1.6. Proporción de sexos

A partir de muestras recopiladas frente a Senegal, Postel (1955) indica que el número de machos es idéntico al de hembras, con independencia de la talla de los individuos estudiados. No hay datos para el golfo de Guinea.

6.2.4.2. Crecimiento

6.2.4.2.1. Crecimiento en longitud

Postel (1955), a partir de análisis de frecuencias de talla de 852 bonitos capturados en Senegal, obtuvo la siguiente relación talla-edad:

Peces con menos de un año	talla inferior a los 45 cm
Peces de 1 a 2 años	45-60 cm.
Peces con más de 2 años	talla superior a los 60 cm.

El crecimiento, extremadamente rápido durante el primer año, disminuye al alcanzar la talla de primera madurez (40 cm a la horquilla).

Rey *et al.* (1983) han encontrado resultados comparables en el Atlántico nordeste, a partir de la lectura de piezas duras; la ecuación de su curva de crecimiento es la siguiente:

$$L_t = 80.87(1 - e^{-0.352(t+1.7)})$$

6.2.4.2.2. Longevidad

El espécimen de mayor tamaño encontrado en el Atlántico tropical oriental medía 761 mm (Fowler, 1936). Numerosos autores (Cadenat, 1950; Postel, 1955 y Diouf, 1980) han mencionado individuos con una talla superior a los 660 mm. Los estudios más recientes indican que la edad correspondiente a esas tallas máximas observadas es de 5 años.

6.2.4.3. Agregación en bancos

El bonito es un pez que forma bancos de dimensiones variables. Los bancos más próximos a la costa están constituidos por individuos de pequeña talla. Los bancos son mixtos, y están compuestos por bacoreta y melva, o monoespecíficos, formados por bonitos de la misma talla. Estas agregaciones podrían ser de orden trófico o genético (Rey *et al.* 1983). Las agregaciones alrededor de restos flotantes se observan también en Senegal (Diouf, 1985). Los bancos pueden deshacerse, pudiendo encontrarse individuos originarios de un mismo banco y con la misma clase de edad en dos bancos diferentes distantes entre sí 600 millas (Rey *et al.* 1983).

6.2.4.4. Nutrición y comportamiento trófico

Postel (1954) ha analizado los contenidos estomacales de 588 bonitos capturados en el Atlántico y llegó a la conclusión de que los clupéidos y los ammodítidos constituyen la base de la alimentación de la especie. El bonito busca su alimento a primeras horas de la mañana y la noche, generalmente en la zona costera.

6.2.4.5. Predadores

No se ha efectuado investigación en la zona estudiada, pero los grandes predadores pelágicos, principalmente los túnidos son, desde luego, predadores de bonito (Zavala Camin y Sleckendorf, 1979). Se han observado casos de canibalismo en el Mar Negro (Berg *et al.* 1949)

6.2.4.6. Parásitos

Postel (1954), tras efectuar la autopsia a 588 bonitos capturados en Senegal, ha indicado que los parásitos conocidos de esta especie son las larvas plerocercus de *Callitetrarhyncus gracilis* (Rudolphi), localizadas en la cavidad general, y ejemplares adultos de *Livoneca* sp., presentes en las branquias.

6.2.4.9. Mortalidad natural

No existe información para el Atlántico tropical oriental, pero Rey *et al.* (1983), partiendo de datos de marcado, han calculado en 1.32 la mortalidad natural en el Atlántico noreste. No obstante, estos autores llegan a la conclusión de que es necesario efectuar estudios más finos para precisar con mayor exactitud este valor.

6.2.5. CARITA (*SCOMBEROMORUS SP.*)

6.2.5.1. Reproducción

6.2.5.1.1. Sexualidad

Los sexos están separados. Las gónadas femeninas tienen un peso ligeramente superior a las masculinas.

6.2.5.1.2. Madurez de las gónadas

En Senegal, el período de madurez abarca de abril a octubre; el IGS es entonces igual o superior a dos. Frade y Postel (1955) han indicado que en el transcurso de la maduración, los ovocitos de unas 280 micras en marzo alcanzan las 600 micras en junio, cuando están maduros. En los machos, la espermatogénesis se inicia y se generaliza a partir de abril; los conductos seminales están llenos de espermatozoides en junio.

6.2.5.1.3. Talla de primera madurez

Postel (1955) ha definido la talla de primera madurez como la talla del espécimen más pequeño cuyas gónadas poseen un peso equivalente al 2% del peso del cuerpo. Asimismo ha indicado que en el macho la talla es de 448 mm, y de 454 mm en la hembra.

6.2.5.1.4. Períodos y zonas de reproducción

Postel (1955) y Frade y Postel (1955) observan que la puesta en Senegal se inicia en abril-mayo, alcanza un máximo en junio y finaliza en septiembre-octubre. Conand (1970) ha señalado que la especie se reproduce en agosto. Marchal ha observado machos y hembras en reproducción en octubre frente a Guinea. Zhudova (1969) ha recolectado larvas frente a Abidjan y Monrovia en septiembre, diciembre, febrero y marzo. El carita se reproduce, por tanto, en toda su área de distribución cuando las aguas están calientes.

6.2.5.1.5. Fecundidad

Postel (1955) ha señalado que la fecundidad máxima de una hembra de 95 cm es de aproximadamente un millón de huevos. Este valor corresponde a la fecundidad relativa individual. Se desconoce el número de emisiones de huevos.

6.2.5.1.6. Proporción de sexos

El número de hembras es muy superior al de machos. Postel (1955) y Diouf (1980) han demostrado a partir de muestras recogidas en Senegal, que la proporción de sexos

es superior a 2. En las hembras la talla varía de 402 a 975 mm, en los machos de 427 a 835 mm. La proporción de hembras aumenta con la talla (Postel, 1955).

6.2.5.2. Crecimiento

6.2.5.2.1. Crecimiento en longitud

Postel (1955) ha estudiado el crecimiento en longitud del carita a partir del análisis de las distribuciones de frecuencia de talla de 812 individuos capturados en Senegal, observando que la talla de los juveniles de sexo indefinido es de una decena de centímetros a finales de agosto y pasa a 25 cm en octubre y a 35 en noviembre, es decir, una tasa de crecimiento de unos 25 cm en 3 meses. A partir de la distribución de frecuencias de los adultos capturados en la misma zona, Postel (1955) ha calculado el crecimiento de machos y hembras:

Longitud horquilla (cm)		
Edad	Machos	Hembras
< 1 año	< 50 cm	< 55 cm
1-2 años	50-60 cm	55-65 cm
2-3 años	60-70 cm	65-75 cm
3-4 años	> 70 cm	75-85 cm
> 4 años	> 70 cm	> 85 cm

En el primer año, las hembras alcanzan una talla superior a la de los machos, ventaja que conservan de una forma constante. Este dimorfismo de crecimiento entre machos y hembras se ha observado también en *S. cavalla* (Johnson *et al.* 1980).

6.2.5.2.2. Longevidad

El mayor espécimen encontrado en el Atlántico tropical oriental tenía una longitud a la horquilla de 100 cm (Diouf, 1980). Postel (1955) estima que los peces con talla superior a los 85 cm en la zona tienen más de 4 años. En ausencia de estudios precisos sobre la edad de *S. tritor* en el Atlántico este, y teniendo en cuenta las conclusiones antes expuestas y la talla máxima observada, los caritas parecen tener una longevidad de 5 años, por lo menos.

6.2.5.3. Agregación en bancos

Los caritas capturados en Senegal se encuentran agrupados en bancos, asociados con frecuencia a otras especies; en la temporada cálida se capturan junto con la bacoreta,

pero también con otras especies de caballas y chicharros, a los cuales depredan. Frente a Mauritania, la especie se presenta asociada al tasarte (*Orcynopsis unicolor*). No se ha efectuado estudio alguno sobre el tamaño de los bancos y la causa de la formación de los bancos en la zona considerada.

6.2.5.4. Nutrición y comportamiento

S. tritor se nutre esencialmente de clupéidos (alacha), de mugílidos (*Mugil* sp.), carángidos y ammodítidos (Postel, 1955). Fagade y Olaniyan (1974) observan que la especie se nutre abundantemente de *Ethmalosa fimbriata* en la laguna de Lagos.

6.2.5.5. Predadores

No se dispone de información sobre esta zona, pero los grandes pelágicos y los tiburones serían los predadores de *S. tritor*.

6.2.5.6. Parásitos

Postel (1955) encontró larvas plerocercus de *Callitetrarhyncus gracilis* (Rudolphi), localizadas en la cavidad general de los individuos examinados, en 286 ejemplares de caritas capturados frente a Dakar.

6.2.6. OTRAS ESPECIES

En este capítulo se agrupan las especies sobre las que se posee muy poca información en la zona de estudio. Los resultados presentados son esencialmente preliminares, pero constituyen la referencia para quienes se interesen por las especies de que trata.

6.2.6.1. Tasarte (*Orcynopsis unicolor*)

Reproducción: En Senegal, la puesta tiene lugar a partir de mayo (Frade y Postel, 1954; Postel, 1956), cerca de la costa. La fecundidad es de aproximadamente 600 000 huevos para una hembra de 6 kg (Postel, 1956). La puesta es fraccionada.

- Crecimiento: No hay datos, pero las observaciones de Postel (1956) parecen indicar una diferencia de crecimiento entre los machos y las hembras.

- Longevidad: No hay datos, pero la talla del mayor individuo medido en Dakar era de 107 cm (a la horquilla) para un peso de 12,4 kg (Postel, 1956); podría alcanzar los 130 cm (Seret y Opic, 1981).

- Proporción de sexos: Postel (1956), a partir de 189 individuos examinados, ha indicado que la proporción de sexos es de 1. Los machos tienen tallas que varían de 67

a 104 cm, y las hembras de 72 a 107 cm. Por debajo de los 40 cm son todos inmaduros.

- Nutrición y comportamiento trófico: En 189 estómagos examinados, Postel (1950) ha encontrado que el tasarte se nutre de pequeños pelágicos costeros (anchoa, alacha, carángidos..) El tasarte pesca en la superficie, y la cresta de la primera dorsal emerge del agua como la aleta de un tiburón.

- Parásitos: En Senegal, el tasarte está parasitado por larvas de nemátodos, copépodos y trematodos localizados en la cavidad general, el hígado y a nivel de las pínulas (Postel, 1956).

6.2.6.2. Peto (*Acanthocybium solandri*)

- Reproducción: La reproducción tendría lugar en aguas cálidas. Comenzaría en mayo y se extendería hasta el mes de agosto (Frade y Postel, 1954). Marchal (1961) ha recogido larvas en el golfo de Guinea en octubre.

- Nutrición y comportamiento trófico: El peto se nutre principalmente de especies pelágicas.

6.3 RELACIONES BIOMETRICAS

En este apartado nos limitaremos a dar las relaciones biométricas más usuales y más recientes de las principales especies de túnidos que se tratan en esta síntesis; estas relaciones son, por una parte, las que atañen a la talla y al peso de cada una de las especies, y por otra parte, para el rabil y el patudo, las que relacionan las longitudes predorsal y a la horquilla, así como las que relacionan el peso de estas dos especies antes y después de ser evisceradas.

6.3.1. DEFINICIÓN DE LAS MEDICIONES UTILIZADAS

- Peso: peso total del pez entero.
- Peso eviscerado: peso del pez una vez vaciado y sin branquias.
- Longitud a la horquilla (LF): es la distancia en proyección vertical desde la extremidad anterior de la mandíbula superior a la punta posterior del radio caudal más corto (horquilla) de la aleta caudal (figura 6.44).
- La longitud predorsal (LD1): es la distancia rectilínea entre la extremidad anterior de la mandíbula superior y la base anterior de la primera aleta dorsal (figura 6.44).

6.3.2. RABIL Y PATUDO

6.3.2.1. Relación talla (longitud horquilla) - peso

- Rabil

Caverivière (1976) ha calculado esta relación a partir de datos tomados de rabiles congelados, refrigerados o frescos, capturados en el conjunto de la zona de estudio. Este autor subraya que no ha intentado analizar los datos según el lugar de captura de los individuos o su sistema de conservación, y menciona que algunas observaciones preliminares indican que las variaciones debidas a estos factores son despreciables.

Esta relación se expresa de la siguiente manera:

$$P = 2,1527 \times 10^{-5} \times LF^{2.976} \text{ con: número de observaciones, } n = 6\ 487$$

Gama de tallas de los individuos medidos: 32 a 172 cm (LF)

$$r = 0,99$$

P = peso total en kg

LF = longitud a la horquilla en cm

La clave de la correlación calculada a partir de esta relación se presenta en la tabla 6.19.

- Patudo

Esta relación ha sido calculada por Parks *et al.* (1982) a partir de muestras procedentes del conjunto de la zona que abarca esta síntesis, y capturadas por diferentes artes de pesca. A pesar de los análisis de covarianza realizados, y la puesta en evidencia de diferencias puntuales, no ha podido demostrarse ninguna variación en función del lugar o de la época de captura de las muestras. La relación global (todos los datos mezclados) entre la talla y el peso se expresa:

$$P = 2,396 \times 10^{-5} \times LF^{2.9774} \text{ con } n = 3\ 186$$

Gama de talla de los individuos muestreados: 37-210 cm (FL)

P = peso total en kg

LF = longitud a la horquilla en cm

La clave de la correlación entre la talla y el peso calculada a partir de esta relación se presenta en la tabla 6.19.

6.3.2.2. Relación longitud predorsal (LD1) - talla (longitud horquilla: LF)

En el rabil y el patudo, frecuentemente se prefiere la longitud predorsal en vez de la longitud a la horquilla, debido a que estas dos especies pueden alcanzar gran tamaño y a que la medición de la longitud total sería difícil o imprecisa, debido a:

Tabla 6.19 Tabla de correspondencia entre la talla (longitud a la horquilla, FL) y el peso (P) de rabil (*Thunnus albacares*) y de patudo (*Thunnus obesus*) del Atlántico. Esta tabla se creó a partir de las relaciones calculadas por Caverivière (1976) para el rabil, y por Parks, Bard, Cayré, Kume y Santos (1982) para el patudo.

FL (cm)	PESO		FL (cm)	PESO		FL (cm)	PESO	
	RABIL	PATUDO		RABIL	PATUDO		RABIL	PATUDO
30	0.54	0.60	68	6.1	6.8	136	48.1	53.9
31	0.59	0.67	70	6.7	7.5	138	50.3	56.3
32	0.65	0.73	72	7.3	8.1	140	52.5	58.8
33	0.71	0.80	74	7.9	8.8	142	54.7	61.3
34	0.78	0.87	76	8.5	9.5	144	57.1	63.9
35	0.85	0.85	78	9.2	10.3	146	59.4	66.6
36	0.92	1.0	80	9.9	11.1	148	61.9	69.4
37	1.0	1.1	82	10.7	12.0	150	64.4	72.2
38	1.1	1.2	84	11.5	12.8	152	67.0	75.1
39	1.2	1.3	86	12.3	13.8	154	69.7	78.1
40	1.3	1.4	88	13.2	14.8	156	72.4	81.2
41	1.4	1.5	90	14.1	15.8	158	75.2	84.3
42	1.5	1.6	92	15.0	16.8	160	78.1	87.5
43	1.6	1.7	94	16.0	18.0	162	81.0	90.8
44	1.7	1.9	96	17.1	19.1	164	84.0	94.2
45	1.8	2.0	98	18.1	20.3	166	87.1	97.6
46	1.9	2.1	100	19.3	21.6	168	90.3	101.2
47	2.0	2.3	102	20.4	22.9	170	93.5	104.8
48	2.2	2.4	104	21.7	24.3	172	96.8	108.5
49	2.3	2.6	106	22.9	25.7	174	100.2	112.3
50	2.4	2.7	108	24.2	27.2	176	103.7	116.2
51	2.6	2.9	110	25.6	28.7	178	107.2	120.2
52	2.8	3.1	112	27.0	30.3	180	110.8	124.3
53	2.9	3.3	114	28.5	31.9	182	114.5	128.4
54	3.1	3.4	116	30.0	33.6	184	118.3	132.7
55	3.3	3.6	118	31.5	35.3	186	122.2	137.0
56	3.4	3.8	120	33.2	37.2	188	126.1	141.4
57	3.6	4.0	122	34.8	39.0	190	130.2	146.0
58	3.8	4.3	124	36.6	41.0	192	134.3	150.6
59	4.0	4.5	126	38.3	43.0	194	138.5	155.3
60	4.2	4.7	128	40.2	45.0	196	142.8	160.1
62	4.6	5.2	130	42.1	47.2	198	147.2	165.0
64	5.1	5.7	132	44.0	49.3	200	151.7	170.0
66	5.6	6.3	134	46.1	51.6			

- con frecuencia, los individuos están deformados o deteriorados por la congelación o las diferentes manipulaciones de que son objeto; los ejemplares de gran tamaño son difíciles de manipular.

- a veces, la cola de los ejemplares de rabil y patudo está cortada para facilitar su almacenamiento.

Por tanto, una práctica muy corriente consiste en practicar mediciones de longitud predorsal, que posteriormente se convierten en longitud a la horquilla mediante las siguientes relaciones:

- Rabil

Esta relación la estableció Caverivière (1976) a partir de rabiles capturados en el conjunto de la zona que abarca esta síntesis:

$$LF = 1,9011 \times LD1^{1,177} \quad \text{con } n = 3\ 139$$

Gama de longitud predorsal (LD1) de los individuos estudiados: 10-50 cm (LD1).
 $r = 0,99$
 LD1 = longitud predorsal en cm
 LF = longitud a la horquilla en cm

La clave de la correlación LD1 - FL calculada a partir de esta relación se presenta en la tabla 6.20.

- Patudo

Champagnat y Pianet (1974) calcularon la relación LD1 a partir de muestras de patudos capturados por las pesquerías de superficie (cebo y cerco) en la región comprendida entre Senegal y Angola:

$$LF = (LD1 + 21,45108)^2$$

$$(5,28756)^2 \quad \text{con } n = 2\ 858$$

Gama de longitud predorsal (LD1) de los individuos estudiados: 13-48 cm
 $r = 0,99$
 LD1 = longitud predorsal en cm
 LF = longitud a la horquilla en cm

La tabla de la correlación entre la longitud predorsal (LD1) y la longitud horquilla (LF) calculada a partir de esta relación se presenta en la tabla 6.20.

6.3.2.3. Relación peso eviscerado (PE) - peso (P)

Es práctica de ciertas pesquerías, principalmente las de palangre, vaciar los peces y suprimir las branquias antes de proceder a su almacenaje (congelación). Cuando los barcos regresan a tierra para desembarcar sus capturas, el peso de las mismas corresponde a peces eviscerados; es necesario, a fin de unificar las estadísticas de captura, expresarlas

en peso vivo antes de la evisceración de los individuos. Las relaciones entre el peso eviscerado (PE) y el peso vivo (P) de rabil y patudo del Atlántico tropical oriental han sido calculadas por Woo Il Choo (1976), a partir de peces capturados en el golfo de Guinea:

- Rabil

$$P = 1,0837 PE + 1,4827 \text{ con } n = 79$$

Gama de tallas de los individuos estudiados: 104-163 cm (LF), (es decir, P de 22 a 83 kg).

$$r = 0,99$$

P = peso total en kg de los individuos

PE = peso de los individuos tras la eliminación de vísceras y branquias (en kg)

- Patudo

$$P = 1,1097 PE + 1,0352 \text{ con } n = 39$$

Gama de tallas de los individuos estudiados: 86-179 cm (es decir, P de 14 a 123 kg)

$$r = 0,99$$

P = peso total en kg

PE = peso eviscerado, branquias eliminadas, en kg

Woo Il Choo (1976) facilita una tabla resumida de las correlaciones entre el peso vivo (P) y el peso eviscerado (PE), calculado a partir de estas relaciones:

PE (kg)	10	30	50	70	90	110	130	150
P (kg) Rabil	12.3	34.0	55.7	77.3	99.0	120.7	142.4	164.0
P (kg) Patudo	12.1	34.3	56.5	78.7	100.9	123.1	145.3	167.5

Para convertir el conjunto de peso eviscerado a peso vivo, relativo a la captura de varios peces cuyos pesos individuales se desconocen, pueden utilizarse los factores siguientes (Woo Il Choo, 1976):

- Rabil: $P = 1,128 PE$

- Patudo: $P = 1,130 PE$

Siendo P = peso de los individuos enteros, en kg

PE = peso de los individuos eviscerados y sin branquias, en kg.

6.3.3. RELACIÓN TALLA-PESO DEL LISTADO

Esta relación la calcularon Cayré y Laloë a partir de una muestra de individuos muy importante (n = 14 140) que procedía de diversas zonas del Atlántico este y oeste,

Tabla 6.20 Tabla de correspondencia entre la longitud predorsal (LD1) y la longitud a la horquilla (FL) de rabil y patudo del Atlántico. Esta tabla se creó a partir de las relaciones calculadas por Caverrivière (1976) para el rabil, y por Champagnat y Pianet (1974) para el patudo.

LD1 (cm)	LONGITUD HORQUILLA (en cm)	
	RABIL	PATUDO
10	28.6	35.4
11	32.0	37.7
12	35.4	40.0
13	38.9	42.5
14	42.5	45.0
15	46.1	47.5
16	49.7	50.2
17	53.4	52.9
18	57.1	55.7
19	60.8	58.5
20	64.6	61.5
21	68.4	64.5
22	72.3	67.5
23	76.2	70.7
24	80.1	73.9
25	84.0	77.2
26	88.0	80.5
27	92.0	84.0
28	96.0	87.5
29	100.1	91.0
30	104.1	94.7
31	108.2	98.4
32	112.3	102.2
33	116.5	106.0
34	120.7	110.0
35	124.8	114.0
36	129.1	118.1
37	133.3	122.2
38	137.5	126.4
39	141.8	130.7
40	146.1	135.1
41	150.4	139.5
42	154.7	144.0
43	159.1	148.6
44	163.4	153.2
45	167.8	157.9
46	172.2	162.7
47	176.6	167.6
48	181.1	172.5
49	185.5	177.5
50	190.0	182.6
51	194.5	187.7
52	198.9	193.0
53	203.5	198.3
54	208.0	203.6
55	212.5	209.1

Tabla 6.21 Tabla de correspondencia entre la longitud a la horquilla y el peso del listado (*Katsuwonus pelamis*) del Atlántico. Esta tabla se creó a partir de la relación calculada por Cayré et Laloé (1986)

LF (cm)	PESO (kg)	LF (cm)	PESO (kg)
30	0.48	66	6.2
31	0.53	67	6.5
32	0.59	68	6.8
33	0.65	69	7.2
34	0.72	70	7.5
35	0.79	71	7.9
36	0.86	72	8.2
37	0.94	73	8.6
38	1.0	74	9.0
39	1.1	75	9.4
40	1.2	76	9.8
41	1.3	77	10.2
42	1.4	78	10.7
43	1.5	79	11.1
44	1.7	80	11.6
45	1.8	81	12.1
46	1.9	82	12.6
47	2.1	83	13.1
48	2.2	84	13.6
49	2.4	85	14.1
50	2.5	86	14.7
51	2.7	87	15.2
52	2.9	88	15.8
53	3.0	89	16.4
54	3.2	90	17.0
55	3.4	91	17.6
56	3.6	92	18.3
57	3.8	93	18.9
58	4.1	94	19.6
59	4.3	95	20.3
60	4.5	96	21.0
61	4.8	97	21.7
62	5.1	98	22.4
63	5.3	99	23.2
64	5.6	100	23.9
65	5.9		

y que incluía ampliamente el conjunto de la zona comprendida en esta síntesis. De los diversos análisis y comparaciones establecidas por Cayré y Laloë, se deduce que no hay diferencia en la relación talla-peso entre los sexos (a excepción de los individuos inmaduros); por otra parte, si se ha comprobado la existencia de diferencias entre zonas, éstas resultan difíciles de interpretar, lo que lleva a los autores a adoptar una relación talla-peso única para el conjunto de los listados del Atlántico. Se expresa de la siguiente manera:

$$P = 7,480 \times 10^{-6} \times LF^{3,2526} \quad \text{con } n = 14\ 140$$

Gama de tallas de los individuos muestreados: 32-78 cm (LF)

$$r = 0,98$$

P = peso total de los individuos enteros, en kg

LF = longitud a la horquilla en cm

La tabla de la correlación entre talla y peso del listado calculada a partir de esta relación se presenta en la tabla 6.21.

6.3.4. RELACIÓN TALLA-PESO DE LOS TÚNIDOS MENORES Y ESPECIES AFINES

6.3.4.1. Bacoreta (*Euthynnus alletteratus*)

Esta relación ha sido calculada por Diouf (1980) a partir de muestras procedentes principalmente de la región senegalesa (13° - 16° norte):

$$P = 1,377 \times 10^{-5} \times LF^{3,035} \quad \text{con } n = 1\ 808$$

Gama de tallas de los individuos muestreados: 20-90 cm (LF)

$$r = 0,99$$

P = peso en kg

LF = longitud a la horquilla en cm

La tabla de la correlación talla-peso calculada a partir de esta relación se presenta en la tabla 6.22.

6.3.4.2. Melva (*Auxis thazard* y *Auxis rochei*)

Lenarz (1974) ha calculado la única relación de que se dispone, a partir de una muestra que contenía ejemplares de *Auxis thazard* y *Auxis rochei*, sin hacer distinción entre ellos:

$$P = 2,80 \times 10^{-7} \times LF^{4,13514} \quad \text{con } n = 50$$

Gama de tallas de los individuos muestreados: 30-45 cm (LF)

P = peso en kg

LF = longitud a la horquilla en cm

La tabla de la correlación talla-peso calculada a partir de esta relación se presen-

ta en la tabla 6.22.

6.3.4.3. Bonito (*Sarda*)

Esta relación se ha calculado con los datos recopilados por Diouf (1980) de muestras procedentes, en su mayoría, de la zona de Senegal (13° - 16° norte):

$$P = 9,337 \times 10^{-6} \times LF^{3,103} \quad \text{con } n = 372$$

Gama de tallas de los individuos muestreados: 19-64 cm (LF)
 $r = 0,98$
 P = peso total en kg
 LF = longitud a la horquilla en cm

La tabla de la correlación talla-peso calculada a partir de esta relación se presenta en la tabla 6.22.

6.3.4.4. Carita (*Scomberomorus tritor*)

Esta relación ha sido calculada a partir de datos recopilados por Diouf (1980), de muestras originarias de la región de Senegal (13° - 16° norte):

$$P = 1,170 \times 10^{-5} \times LF^{2,926} \quad \text{con } n = 615$$

Gama de tallas de los individuos muestreados: 6-79 cm (LF)
 $r = 0,99$
 P = peso total en kg
 LF = longitud a la horquilla en cm

La tabla de la correlación talla-peso calculada a partir de esta relación se presenta en la tabla 6.22.

6.3.4.5. Tasarte (*Orcynopsis unicolor*)

Esta relación se ha calculado a partir de datos publicados por Postel (1956); los individuos utilizados para establecerla proceden principalmente de la región Senegal-Guinea y de las islas de Cabo Verde (10° - 18° norte, 24° - 16° oeste):

$$P = 4,0978 \times 10^{-5} \times FL^{2,795} \quad \text{con } n = 189$$

Gama de tallas de los individuos muestreados: 29-107 cm (LF)
 $r = 0,99$
 P = peso total en kg

La tabla de la correlación talla-peso calculada a partir de esta relación se presenta en la tabla 6.22.

Tabla 6.22 Tabla de correspondencia entre la longitud a la horquilla y el peso de 5 especies de túnidos menores; las relaciones que han servido para calcular esta tabla se obtuvieron de: Diouf (1980) para la bacoreta (*Euthynnus alletteratus*), de Lenarz (1974) para la melva (*Auxis chazard*); las otras relaciones son el resultado de cálculos originales efectuados para esta síntesis.

FL (cm)	PESO (en kg)				
	Bacoreta	Melva	Bonito	Carita	Tasarte
20	0.12	0.07	0.10	0.09	0.17
21	0.14	0.08	0.12	0.11	0.20
22	0.16	0.10	0.14	0.12	0.23
23	0.19	0.12	0.16	0.14	0.26
24	0.21	0.14	0.18	0.16	0.29
25	0.24	0.17	0.20	0.18	0.33
26	0.27	0.20	0.23	0.20	0.36
27	0.30	0.23	0.26	0.22	0.40
28	0.34	0.27	0.29	0.25	0.45
29	0.38	0.31	0.32	0.28	0.49
30	0.42	0.36	0.36	0.31	0.54
31	0.46	0.41	0.40	0.34	0.59
32	0.51	0.47	0.44	0.37	0.65
33	0.56	0.53	0.48	0.41	0.71
34	0.61	0.60	0.53	0.45	0.77
35	0.67	0.68	0.58	0.49	0.83
36	0.73	0.76	0.63	0.53	0.90
37	0.79	0.86	0.69	0.58	0.97
38	0.86	0.96	0.75	0.62	1.0
39	0.93	1.1	0.81	0.68	1.1
40	1.00	1.2	0.87	0.73	1.2
41	1.1	1.3	0.94	0.78	1.3
42	1.2	1.4	1.0	0.84	1.4
43	1.2	1.6	1.1	0.90	1.5
44	1.3	1.8	1.2	0.97	1.6
45	1.4	1.9	1.3	1.0	1.7
46	1.5	2.1	1.3	1.1	1.8
47	1.6	2.3	1.4	1.2	1.9
48	1.7	2.5	1.5	1.3	2.0
49	1.9	2.7	1.6	1.3	2.1
50	2.0	3.0	1.7	1.4	2.2
51	2.1	3.2	1.9	1.5	2.4
52	2.2	3.5	2.0	1.6	2.5
53	2.4	3.8	2.1	1.7	2.6
54	2.5	4.1	2.2	1.8	2.8
55	2.6	4.4	2.3	1.9	2.9
56	2.8	4.7	2.5	2.0	3.1
57	2.9	5.1	2.6	2.1	3.2
58	3.1	5.5	2.8	2.2	3.4
59	3.3	5.9	2.9	2.3	3.6
60	3.4	6.3	3.1	2.5	3.7

FL (cm)	PESO (en kg)				
	Bacoreta	Melva	Bonito	Carita	Tasarte
61	3.6	6.8	3.2	2.6	3.9
62	3.8	7.2	3.4	2.7	4.1
63	4.0	7.7	3.6	2.8	4.3
64	4.2	8.2	3.8	3.0	4.5
65	4.4	8.8	3.9	3.1	4.7
66	4.6	9.4	4.1	3.3	4.9
67	4.8	10.0	4.3	3.4	5.1
68	5.0	10.6	4.5	3.6	5.3
69	5.2	11.2	4.7	3.7	5.5
70	5.5	11.9	5.0	3.9	5.7
71	5.7	-	-	4.1	6.0
72	6.0	-	-	4.2	6.2
73	6.2	-	-	4.4	6.5
74	6.5	-	-	4.6	6.7
75	6.8	-	-	4.8	7.0
76	7.0	-	-	5.0	7.2
77	7.3	-	-	5.2	7.5
78	7.6	-	-	5.4	7.8
79	7.9	-	-	5.6	8.1
80	8.2	-	-	5.8	8.3
81	8.5	-	-	6.0	8.6
82	8.9	-	-	6.2	8.9
83	9.2	-	-	6.5	9.2
84	9.5	-	-	6.7	9.6
85	9.9	-	-	7.0	9.9
86	10.2	-	-	7.2	10.2
87	10.6	-	-	7.5	10.5
88	11.0	-	-	7.7	10.9
89	11.4	-	-	8.0	11.2
90	11.8	-	-	8.2	11.6
91	12.2	-	-	8.5	12.0
92	12.6	-	-	8.8	12.3
93	13.0	-	-	9.1	12.7
94	13.4	-	-	9.4	13.1
95	13.8	-	-	9.7	13.5
96	14.3	-	-	10.0	13.9
97	14.7	-	-	10.3	14.3
98	15.2	-	-	10.6	14.7
99	15.7	-	-	11.0	15.1
100	16.2	-	-	11.3	15.5

ANEXO 1 (CAPITULO 6)

NIVELES MACROSCOPICOS DE LA MADURACION

RABIL

(según Albaret, 1977)

Fase I.1 (inmaduros, sexo indefinido): Las gónadas se reducen a un fino cordón blanco o rosa opalescente de algunos milímetros de longitud.

Fase I.2 (inmaduros, sexo definido):

- Machos: gónadas un poco más desarrolladas, con sección triangular o en semicírculo, blanquecinas.

- Hembras: ovarios blancos/rosados, con sección circular u ovalada, a los que Albaret se refiere diciendo que "en estas dos fases, con independencia del sexo, las gónadas son firmes y no se aprecian vascularizaciones superficiales."

Fase II (inicio de la maduración): En las hembras, el ovario aumenta (20 a 30 cm de longitud), su coloración varía desde el rosa vinoso al amarillo pálido, con una consistencia de blandos a elásticos, pero muy firmes; vascularización ligeramente desarrollada.

Fase III (en maduración): Ovarios bien desarrollados, de color amarillo - anaranjado, consistencia blanda, vascularización bien extendida, ovocitos visibles al efectuar una incisión en el ovario.

Fase IV.1 (en maduración avanzada, pre-freza): Los ovarios ocupan la casi totalidad de la cavidad abdominal, muy vascularizados, color amarillo-anaranjado vivo a anaranjado-rojo, menos blandos que en la fase III; los ovocitos son grandes y bien visibles a través de la membrana ovárica. En los machos, los testículos están muy gruesos y son de color blanco, y el esperma fluye a la menor presión ejercida sobre las gónadas.

Fase IV.2 (puesta): estado muy pasajero, cuyas características son similares a las de la

fase IV.1. Una presión ejercida sobre los ovarios o sobre el abdomen hace salir los huevos.

Fase V (post-freza): El ovario amarillo-anaranjado o rojo vinoso presenta un aspecto blando o incluso flácido.

Fase VI (reposo sexual estacional): Ovarios de tamaño reducido, flácidos y blandos, de color amarillo-anaranjado pálido o aún rojo vinoso.

LISTADO

(según Cayré, 1981; Cayré y Farrugio, 1986)

Fase 0: inmaduros - Las gónadas se presentan en forma de tubos finos y no se puede identificar el sexo a simple vista.

Fase I: El sexo se puede identificar, aunque las gónadas siguen estando muy delgadas.
 - Hembras: gónadas de color rosa pálido, traslúcidas, de forma alargada y subcilíndrica.
 - Machos: gónadas muy delgadas y planas en forma de cinta, con la arteria testicular bien visible en la parte media.

Fase II:

- Hembras: Es la fase que comprende el inicio de la maduración y también el período de reposo sexual. Las gónadas presentan siempre forma subcilíndrica, de color rosa a beige. Comienza a hacerse visible una ligera vascularización en su superficie. No se puede distinguir ningún ovocito por transparencia.
 - Machos: La arteria testicular se distingue claramente, las gónadas están más gruesas (sección en forma de semicírculo) y son de color blanquecino.

Fase III:

- Hembras: Los ovocitos son visibles por transparencia de la membrana ovárica. Gónadas bien desarrolladas; en esta fase, la maduración está bastante avanzada; la vascularización se ha ampliado.
 - Machos: Gónadas bien desarrolladas, de color blanquecino; una ligera incisión en su parte gruesa, seguida de una presión, hace salir un poco de líquido espermático.

Fase IV:

- Hembras: Es la última fase de maduración anterior a la puesta, véase la fase de puesta. Las gónadas han alcanzado su tamaño máximo; los ovocitos, muy visibles, son traslúcidos. La presión ejercida sobre un ovario hace salir los ovocitos como si se tratase de la puesta.
 - Machos: También en el macho las gónadas han alcanzado su tamaño máximo; pueden observarse rojeces en su superficie. Una simple presión hace brotar el líquido espermático; a veces, éste se derrama solo, y se puede observar en peces antes de su disección.

Fase V:

- Hembras: Es la fase que sigue a la puesta. El aspecto de las gónadas puede variar dependiendo de que la puesta haya tenido lugar recientemente (aspecto de sacos vacíos muy vascularizados), que se supera al cabo de cierto tiempo (aspecto de la fase III), o de que el pez entre en estado de reposo sexual (aspecto de la fase II).
 - Machos: Las mismas observaciones que para las hembras; las gónadas están vacías y rojizas, con un poco de líquido seminal sin evacuar si la emisión espermática tuvo lugar muy recientemente.

PATUDO

(según Gaikov, 1983)

Fase I (juveniles): Gónadas extremadamente delgadas en forma de cinta. No se puede determinar el sexo.

Fase I (inmaduros): Gónadas mejor desarrolladas, pero aún planas. Se puede determinar el sexo mediante una observación escrupulosa.

Fase II (inicio de la maduración): Ovarios bien desarrollados; se pueden distinguir algunos ovocitos a través de la membrana ovárica. Los testículos de los machos muestran una sección triangular; no hay líquido espermático en el canal espermático.

Fase III (maduración avanzada): Ovarios muy desarrollados, ovocitos bien visibles. Si se presionan los testículos o se les efectúa una incisión, brota esperma.

Fase IV (fin de la maduración, puesta): Los ovarios han alcanzado su máximo desarrollo; los ovocitos se desprenden fácilmente de los folículos, o se encuentran en el oviducto. El líquido espermático sale libremente de los testículos.

Fase V (post-freza): Los ovarios contienen ovocitos residuales maduros aún intactos, o en diferentes fases de absorción. Los testículos están blandos, sanguinolentos, de color rojizo o gris; a veces, el espermiducto puede aún contener esperma.