

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin — Boletín

Vol. 12, No. 5

**GROWTH, MORTALITY, AND EXPLOITATION OF THE
ENGRAULIDAE, WITH SPECIAL REFERENCE TO THE
ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS*, AND THE
COLORADO, *ANCHOA NASO*, IN THE EASTERN
PACIFIC OCEAN**

**CRECIMIENTO, MORTALIDAD Y EXPLOTACION DE LOS
ENGRAULIDAE, CON REFERENCIA ESPECIAL A LA
ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS*,
Y EL COLORADO, *ANCHOA NASO*, EN
EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL**

by — por

WILLIAM H. BAYLIFF

La Jolla, California

1967

CONTENTS — INDICE

ENGLISH VERSION — VERSION EN INGLES

	Page
ABSTRACT.....	367
INTRODUCTION.....	367
MATERIALS AND METHODS.....	368
ESTIMATION OF PARAMETERS.....	368
Age and growth.....	368
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	369
<i>Anchoa naso</i>	370
<i>Engraulis mordax</i>	370
<i>Engraulis ringens</i>	370
<i>Engraulis anchoita</i>	371
<i>Engraulis encrasicolus</i>	371
<i>Engraulis japonicus</i>	371
<i>Engraulis australis</i>	371
Coefficient of total mortality.....	371
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	372
<i>Anchoa naso</i>	373
<i>Engraulis</i>	374
Maximum age.....	374
Relation between coefficient of total mortality and maximum age.....	375
Relation between coefficient of natural mortality and growth.....	375
Length at entry into fishery.....	376
RESULTS.....	376
Yield per recruit.....	376
Relationships among temperature, <i>K</i> , and <i>M</i>	380
DISCUSSION.....	382
FIGURES — FIGURAS.....	384
TABLES — TABLAS.....	390

VERSION EN ESPAÑOL — SPANISH VERSION

	Página
EXTRACTO.....	409
INTRODUCCION.....	409
MATERIALES Y METODOS.....	410
ESTIMACION DE LOS PARAMETROS.....	411
Edad y crecimiento.....	411
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	411
<i>Anchoa naso</i>	412
<i>Engraulis mordax</i>	413
<i>Engraulis ringens</i>	413
<i>Engraulis anchoita</i>	413
<i>Engraulis encrasicolus</i>	413
<i>Engraulis japonicus</i>	414
<i>Engraulis australis</i>	414
Coeficiente de la mortalidad total.....	414
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	415
<i>Anchoa naso</i>	415
<i>Engraulis</i>	416
Edad máxima.....	417
Relación existente entre el coeficiente de la mortalidad total y la edad máxima.....	417
Relación existente entre el coeficiente de la mortalidad natural y el crecimiento.....	418
Longitud de entrada en la pesquería.....	419
RESULTADOS.....	419
Rendimiento por recluta.....	419
Relaciones que existen entre la temperatura, <i>K</i> y <i>M</i>	423
DISCUSION.....	425
LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA.....	428

**GROWTH, MORTALITY, AND EXPLOITATION
OF THE ENGRAULIDAE, WITH SPECIAL REFERENCE TO THE
ANCHOVETA, CETENGRAULIS MYSTICETUS, AND THE COLORADO,
ANCHOA NASO, IN THE EASTERN PACIFIC OCEAN**

by

William H. Bayliff

ABSTRACT

Growth and mortality data for *Cetengraulis mysticetus*, *Anchoa naso*, *Engraulis mordax*, *E. ringens*, *E. anchoita*, *E. encrasicolus*, *E. japonicus*, and *E. australis* were assembled and compared. Estimates of the coefficients of natural mortality, M , of *E. anchoita* and *Anchoa naso* were made from the maximum age of the former and from data for the other species. The relative yields per recruit at different fishing mortality rates and lengths at entry into the fishery were calculated for each species, using what are considered to be the best estimates and other likely values of K , a constant of growth, and M . The maximum yields per recruit are theoretically obtainable at very high fishing mortality rates, except when the length at entry is low relative to the asymptotic length. K and M may be positively related to the temperature and to each other, and if such is the case at higher temperatures greater fishing effort would be needed to attain the maximum yield per recruit. The applicability of the yield-per-recruit approach to the data is discussed, and suggestions for further research are made.

INTRODUCTION

In recent years comparative studies have been made of the growth and mortality rates of various species of fish (Beverton and Holt 1959; Holt 1960, 1962; Beverton 1963). It has been shown in these studies that the parameters of growth and mortality and/or their ratios to one another are often similar among different species of the same genus or family. Such being the case, when an estimate of one of these parameters has not been obtained by conventional methods for a species it may be possible to estimate it from comparison of the estimates that are available for other members of the genus or family. These estimates, though crude, can be used to determine the approximate status of the species in regard to the effect of fishing upon it. Also, comparison of the estimates for different species of a genus or family will show which are aberrant, and may lead to investigation of the accuracy of these estimates.

The baitfish investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission have been concerned chiefly with the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, and the colorado, *Anchoa naso*. *Cetengraulis mysticetus* has been relatively thoroughly studied in the Gulf of Panama (Bayliff 1966), but little is known of the status in regard to the effect of fishing of the other subpopulations of this species or of *Anchoa naso*. Thus to evaluate their status it is desirable to make comparative studies of the growth, mortality, and

exploitation of them and of other species of engraulids. This report also presents new life history data on *Cetengraulis mysticetus* and *Anchoa naso* and some further analysis of previously published data on these species.

Acknowledgement is extended to Messrs. Izadore Barrett, Thomas P. Calkins, and James Joseph for making available unpublished data on *Cetengraulis mysticetus* and *Anchoa naso*, and to Mr. Christopher T. Psaropulos for assistance with the computer programs used for the analysis of the data. Messrs. Eric D. Forsbergh, Witold L. Klawe, Makoto P. Miyake, and Panagiotis Papakyriazis, Mrs. Susan M. Egan, and Miss Artemis Nianiara translated some of the literature. Helpful suggestions for the analysis of the data were made by Drs. Alan R. Longhurst, Gerald J. Paulik, and Milner B. Schaefer, and Messrs. Izadore Barrett, James Joseph, Jerome P. Pella, and Clifford L. Peterson.

MATERIALS AND METHODS

This study is based on published data for *Cetengraulis mysticetus*, *Anchoa naso*, and six species of *Engraulis*, plus some unpublished data on the first two. In most cases the parameters of growth and mortality were calculated from length-at-age and age-composition data given by the authors, rather than using the authors' estimates. Of the eight species considered, the writer of the present report is familiar only with *Cetengraulis mysticetus*, so there may be errors in interpretation of the published data for the other species.

Most of the calculations were performed on the CDC 3600 computer at the University of California at San Diego. The following programs were employed for this purpose:

- parameters of the von Bertalanffy growth equation—BCG I (Abramson 1963) and BCG II (Abramson 1964);
- coefficient of total mortality—Analysis of a Catch Curve Program (Paulik 1964);
- regression and correlation—Weighted Linear Regression for Two Variables (Paulik and Gales 1965);
- relative yield per recruit—CIAT B01 (Psaropulos 1966).

ESTIMATION OF PARAMETERS

Age and Growth

The growth of fishes has been expressed mathematically by a number of equations, the most widely-used of these being that of von Bertalanffy (Beverton and Holt 1957):

$$l_t = l_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (1)$$

where

- l_t = length at time t ,
 l_∞ = asymptotic length,
 K = growth constant, and
 t_0 = theoretical time after hatching at which $l_t = 0$.

This curve provides a good fit to most of the available data on anchovy growth, and is therefore used in this analysis. The curves were fitted to the data in most cases by the method of Tomlinson and Abramson (1961), using computer programs BCG I (Abramson 1963) and BCG II (Abramson 1964). Equal weights were assigned to the length data for each age group when fitting the curves. This was necessary in most cases when working with data obtained from the literature, as data on the numbers of fish in each age group were usually not given. All the lengths are given in millimeters, and the estimates of K and t_0 are expressed on an annual basis.

Cetengraulis mysticetus

The data for the analysis of the age and growth of *Cetengraulis mysticetus* are summarized in Table 1. The fish were measured from the "tip of the snout to the end of the silvery area on the caudal peduncle" (Howard and Landa 1958). The age and growth were determined by the progression of modes, expressed by the mean lengths of the fish of the respective modes at monthly intervals. The validity of this method has been partially verified by tag returns (Bayliff 1964, 1966).

Barrett and Howard (1961) did not attempt to describe the age and growth of the fish they sampled in Almejas Bay because of the difficulty in interpreting the length-frequency polygons, this apparently being the result of spawning over a period of about 6 months. For the present study, however, the data for all the years (1951-1959) have been combined and the age and growth described. It is believed that in spite of the possible error in this procedure the data are usable for the present study. The length-frequency data for Almejas Bay are summarized in Table 2 and Figure 1. Three collections totalling 110 fish, taken in Colombia in 1959 and 1960, but not used by Barrett and Howard (1961), have also been included in the present study.

In Table 1 the Gulf of Fonseca data and the Gulf of Panama data are each divided into two groups because of marked differences in the sizes of the fish of the same age in different years. For the Gulf of Panama the values represent the weighted averages of the mean lengths for each year from Howard and Landa's (1958) Table 3 and Bayliff's (1964) Table 2. For Almejas Bay they are the mean lengths in Table 2 of the present report, while for the other areas they are the mean lengths listed in the appropriate tables of Barrett and Howard (1961) and Bayliff (1963) for all years combined (with the addition of data for Colombia, mentioned above, and corrections for some minor errors).

Ages in months were assigned to the fish in accordance with the apparent pattern of growth and what knowledge was available concerning the time of spawning. Then von Bertalanffy curves were fitted to the data, using (1) all data available and (2) only those means based on at least 30 fish. It was decided to use the curves based on all the available data because the combination of the seasonal growth in the Gulf of Panama, plus the few available fish older than 25 months, resulted in low estimates of the asymptotic length when the groups with less than 30 fish were omitted. For the same reason, equal weights were assigned to each group for the calculation of a given curve, as stated previously.

It was not possible to fit a von Bertalanffy curve for the Banderas Bay data by the method of Tomlinson and Abramson (1961), so l_{∞} and K were estimated by Walford's (1946) method. (With this method K is the absolute value of the natural logarithm of the slope of the line equivalent to the upper line in Walford's Figure 4.)

The estimates of l_{∞} and K for each group are shown in Table 1. It is believed that the sketchy knowledge of when the spawning occurs in most areas and the paucity of length-frequency data for the smaller fish render the validity of the estimates of t_0 doubtful, so they are omitted from the table. This parameter is not used in the present report, so the omission is of no consequence.

Anchoa naso

The data for the analysis of the age and growth of *Anchoa naso* were obtained from Joseph (1963) and from unpublished data. The standard lengths of the fish are used. The data consist of modal (not mean) lengths in consecutive months of fish considered to belong to the same age groups (Table 3). Estimates of l_{∞} and K were obtained from these data by the methods of Walford (1946) and Díaz (1963). A value of 0 was assigned to t_0 , since the ages of the fish are not known. The estimates, and the lengths calculated from them for the ages of 1 to 24 months, are shown in Table 4.

Engraulis mordax

The data on the age and growth of *Engraulis mordax* are summarized in Table 5. The standard lengths of the fish are used (Clark and Phillips 1952). The ages were determined from examination of the scales. The ages listed by Clark and Phillips (1952) were reduced by 1 year to make them consistent with the system used in the other two references.

Engraulis ringens

The data on the age and growth of *Engraulis ringens* are summarized in Table 6. The measurements were made of the "extreme total length

(with lobes of caudal fin closed)" (Saetersdal and Valdivia 1964). The age and growth were inferred from the progression of modal groups in length-frequency samples in consecutive months and knowledge of the time of spawning (Saetersdal and Valdivia 1964: Figure 14; Simpson and Buzeta 1967: Figure 16).

Engraulis anchoita

The data on the age and growth of *Engraulis anchoita* are summarized in Table 7. The age and growth were inferred from the progression of modal groups in length-frequency samples.

Engraulis encrasicolus

The data on the age and growth of *Engraulis encrasicolus* are summarized in Table 8. The types of measurement used, if known, are given in this table. The age and growth were inferred from the progression of modal groups in length-frequency samples and from examination of the scales and otoliths. (The mean of l_{∞} in the table is based on standard, fork, total, and unknown lengths. The error resulting from this is relatively minor, however, as in the subsequent analyses this estimate of l_{∞} will be used only for the calculation of the ratios of the length at entry into the fishery to the asymptotic length. Only very rough estimates of the former are available, and the error in estimating the latter is believed to be considerable.)

Engraulis japonicus

The data on the age and growth of *Engraulis japonicus* are summarized in Table 9. The fish were measured "by body length (distance from the snout to the posterior edge of caudal peduncle, approximately coinciding with the termination of hypural)" (Hayashi and Kondo 1957). The age and growth were inferred from the progression of modal groups in length-frequency samples in consecutive months and from examination of the scales.

Engraulis australis

Data on the age and growth of *Engraulis australis* are given by Blackburn (1950). The ages were determined from examination of the scales. These data fit the von Bertalanffy growth equation very poorly, so they are not used in the present study.

Coefficient of total mortality

Chapman and Robson (1960) derived formulae for estimating the coefficient of total mortality of a population of fish from age composition data obtained from samples taken in a single year. For this formulation to be valid it is necessary that (1) all the fish beyond a certain age be

equally vulnerable to the sampling gear, (2) the mortality rate be the same for fish of all the age groups beyond that age, (3) the mortality rates be constant from season to season, and (4) the recruitment be constant from season to season. When the ages of all the fish in the samples are known the coefficient of total mortality is estimated by

$$Z = -\ln \frac{T}{n + T - 1}, \quad (2a)$$

and when some age groups are combined it is estimated by

$$Z = -\ln \frac{T}{n - m + T} \quad (2b)$$

where

Z = coefficient of total mortality, and

m = number of fish in the samples older than age K' , the oldest age group for which all the fish can be distinguished from those of the other age groups.

T and n , in turn, are obtained from the formulae:

$$T = N_1 + 2N_2 + 3N_3 + \dots K'N_{K'} + (K' + 1)m \quad (3)$$

$$n = N_0 + N_1 + N_2 + \dots N_{K'} + m \quad (4)$$

where

$N_0, N_1, N_2, \dots N_{K'}$ = numbers of fish in the samples of a single season of the age groups which are fully vulnerable to the sampling gear but not included in m , N_0 being the number of fish in the youngest of these age groups.

This method was used for estimating the coefficients of total mortality for *Cetengraulis mysticetus*, *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus*, *E. japonicus*, and *E. australis*. The 5-percent level of probability was used for the Chi-square tests to determine the ages at which the fish were fully available and/or vulnerable to the fishery. The estimates of Z are considered to be crude, since the assumptions were probably not met in most cases.

Cetengraulis mysticetus

The data for the analysis of the mortality of *Cetengraulis mysticetus* are summarized in Table 10. The Gulf of Fonseca data and the Gulf of Panama data were each divided into two groups because of marked differences in the sizes of the fish of the same age in different years. The fish were aged by their length-frequency distributions, and only two or three age groups can be distinguished by this method, even though fish of older

age groups may be present. It is necessary, therefore, to use Formula (2b) for these data.

Only the data for the months for which the samples included no juvenile fish are used for estimating the coefficient of total mortality, as the juvenile fish have a different mode of life (Bayliff 1964), and the adults and juveniles cannot be sampled in representative proportions by the same gear. In the Gulf of Panama the fish grow rapidly during their first few months of life, and then the growth nearly ceases for several months prior to spawning. The life history of this species in the other areas is apparently the same in this respect. The fish are considered to become adults the first month of their first year of life in which they are not appreciably smaller than those sampled in the three succeeding months. Except for the fish from Banderas Bay, this plateau is reached at about 120 mm. Bayliff (1966) concluded that the four requirements listed above were sufficiently met for the fish in the Gulf of Panama that Formula (2b) could be used for estimating the coefficient of total mortality. For lack of evidence to the contrary it is assumed that the sampling data for the other areas are also usable for this purpose.

Anchoa naso

The coefficient of total mortality for *Anchoa naso* was estimated by the method of Beverton and Holt (1956), using

$$Z = \frac{K(l_{\infty} - \bar{l})}{\bar{l} - l'} \quad (5)$$

where

l' = "smallest length of fish that are fully represented in the samples,"

and

\bar{l} = "average length computed from l' upwards."

The fish measuring 45 mm or more were considered to be fully recruited to the fishery. Since the fish were measured to the nearest millimeter, a value of 44.5 was assigned to l' . The data of Joseph (1963), plus unpublished data for July 1961 and July through December 1964 were used for calculating \bar{l} (Table 11). This was accomplished by

$$\bar{l} = \frac{\sum_{j=1}^{12} \left[\sum_{i=1}^{n_j} l_{ij}/n_j \right]}{12} \quad (6)$$

where

l_{ij} = length of fish i sampled in month j of any year, and

n_j = number of fish 45 mm or longer in the samples of month j of all years.

This gives a value of 61.9 mm for \bar{l} . Use of this value in Formula (5) with the estimates of K and L_∞ in Table 3 obtained by the Walford method and by the Diaz method gives estimates of Z of 1.04 and 1.02, respectively. These estimates are believed to be much too low because in some months only larger fish were sampled (Joseph 1963: Figures 2, 3, and 4). This is probably due to differences in the availability and/or vulnerability of the fish of different sizes at different times. To get a reasonable estimate of Z by this method it would probably be necessary to have data for considerably more months.

Engraulis

The data on the coefficients of total mortality for *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus*, and *E. australis* are summarized in Tables 12, 13, and 14. Formula (2a) was used to estimate Z for each of these species, as the investigators gave no indication that any of the age groups were combined. Beverton (1963) gave an estimate of 0.90 for Z for *E. mordax*, which is considerably lower than all but one of those obtained in the present study. This may be the result of his having used in his calculation what are judged in this report to be incompletely recruited age groups. Schaefer (1967b) estimated Z of *E. ringens* to be 2.00, while for *E. japonicus* Asami (1962) estimated this parameter to be 3.01. No age composition data for estimating Z are available for *E. anchoita*.

Maximum age

For *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus*, *E. japonicus*, and *E. australis* the maximum age, T_{max} , is assumed to be reached at the end of the year which pertains to the oldest age group sampled for determination of the coefficient of total mortality. For *E. japonicus*, for instance, fish of 0+ and 1+ years of age were sampled (Asami 1962), so T_{max} is assumed to be 2 years. For *Cetengraulis mysticetus* the T_{max} values (in years) were obtained from the maximum ages shown in Table 1. No method for determination of the age of *Anchoa naso* has been found, so T_{max} is not known. Saetersdal and Valdivia (1964) state that T_{max} of *Engraulis ringens* is about 2 years, Sanchez (1966) states that "it does not seem to exceed 3 years of age," and Simpson and Buzeta (1967) state that it is 3 to 4 years. For this report T_{max} is assumed to be 3 years. Since *E. anchoita* up to 4 years old have been reported (Fuster de Plaza no date), T_{max} is assumed to be 4½ years. These estimates are believed to be minimal in at least some cases, as the oldest fish are likely to have lower ages assigned to them, at least when the ages are determined from length-frequency data. The bias from the use of length-frequency data presumably varies among and within species, depending on the quantity of data available and the discreteness of the modes. For *Cetengraulis mysticetus*, for example, it is believed that

three age groups were recognized only for fish from the Gulf of Panama because the samples from this area were more extensive and because the spawning season is probably shorter there than in most other areas.

Relation between coefficient of total mortality and maximum age

According to Beverton (1963: Figure 4), the relation between Z and $1/T_{max}$ is expressed by a straight line passing through the origin. This is contingent upon the assumptions of Formula (2) being met and adequate numbers of fish of each species being sampled to determine T_{max} . These requirements are not fully met for the engraulid data, but it is believed that they are sufficiently so to make the relationship of some utility. From that relationship and the estimate of T_{max} for *Engraulis anchoita* an estimate of Z for this species can be made. In Table 15 and Figure 2 are shown estimates of $1/T_{max}$ and Z for the six species for which estimates of both these parameters are available. These values are averages of the estimates of $1/T_{max}$ and Z given in Tables 10, 12, 13, and 14 and in the text. In Figure 2 is shown a least-squares line fitted to the estimates of $1/T_{max}$ and Z and passing through the origin. From the equation of the line and the estimate of 0.222 for $1/T_{max}$ for *E. anchoita*, it is estimated that Z for this species is approximately 1.42.

Relation between coefficient of natural mortality and growth

Taylor (1958a, 1958b, 1959, 1960) used estimates of K for four species of fish and molluscs to estimate their life spans, $A_{0.95}$, which he defined as the time required to reach $0.95l_{\infty}$. In his 1959 paper he stated that M , the coefficient of natural mortality, is functionally related to K within species. Beverton and Holt (1959) and Beverton (1963) have also related M to K , both within species and among species, but did not imply the existence of a functional relationship. Estimates of K and M for six species of Engraulidae are shown in Table 16, in order to examine the relationship between these parameters for this family.

The values of K are the means of the estimates given in Tables 2, 5, 6, 7, 8, and 9. For *Engraulis mordax* and *E. japonicus* some of the estimates of l_{∞} are much higher than the maximum observed lengths, and the corresponding estimates of K are low. Because it is believed that these estimates are unreliable, all the estimates of K for these two species for which the corresponding estimates of l_{∞} are greater than 200 mm were not used for calculating the means. Likewise, the estimate of 7.66 for K for *E. encrasicolus* was not used in calculating the mean of K for this species.

Estimates of M for *Engraulis ringens* and *E. japonicus* are given by Schaefer (1967b) and Asami (1962), respectively. For *E. mordax*, *E. anchoita*, and *E. encrasicolus* it is assumed that the coefficient of fishing mortality, F , is small relative to M , so the estimates of Z from Table 15 and

the text are used. For *E. encrasicholus* this assumption may not be valid; however, it should be pointed out that the catch of this species has increased considerably in recent years (Demir 1965), whereas most of the data used for estimating Z were obtained prior to 1960. For *Cetengraulis mysticetus* the estimate of 2.11 given by Bayliff (1966) is used for M for the Gulf of Panama for 1961-1963, while the estimates of Z for the Gulf of Panama for 1951-1960 and for the other areas are used for M , F being assumed to have been negligible.

The relation of M to K is shown in Figure 3. In contrast to the findings of Beverton and Holt (1959) and Beverton (1963), the range of estimates of M is relatively narrow. This is not surprising, however, since five of the six points on the graph represent one genus, *Engraulis*. Since the estimates of M are close to one another, the value of M for *Anchoa naso* is probably about the same as that for the other species. Therefore 1.66, the mean of the estimates for the six species in Table 16, is used for *Anchoa naso*.

Length at entry into the fishery

The mean length of *Cetengraulis mysticetus* is about 50 mm when it enters the tuna bait fishery (Bayliff 1964) and approximately 115 mm when it enters the Gulf of Panama purse-seine fishery. *Anchoa naso* enters the tuna bait fishery at a mean length of about 45 mm (Joseph 1963). *Engraulis mordax* enters the commercial and live-bait fisheries in its first year of life, at an average length of about 112 mm, but is not fully recruited until at least its third year of life (Table 12), when its average length is about 138 mm. *E. ringens* enters the fishery at the age of about 6 months, when its length is approximately 90 mm. It is "fished more intensively between 6-9 months of age and after 15 months of age than between 9-15 months" (Boerema *et al* 1965). The fish of the spring and fall groups of *E. anchoita* enter the fishery at about 95 and 87 mm in length, respectively (Fuster de Plaza no date). The minimum lengths of *E. encrasicholus* caught in various fisheries range from about 50 to 110 mm (Demir 1965). The average lengths at entry into the fishery are presumably slightly higher. Hayashi (1967) states, "Generally the length composition data show three modes, (i) postlarvae around 25 mm mainly caught by boat seine, (ii) immature around 6-8 cm in body length by *pattiami*, and (iii) adults over 10 cm in body length by two-boat purse seines."

RESULTS

Yield per recruit

Beverton (1963) has shown that the relative yield per recruit at various fishing intensities can be expressed by

$$Y/R = \frac{F}{F+M} \sum_{n=0}^3 \left[\frac{U_n(1 - l_c/l_\infty)^n}{1 + \frac{nK}{M} \left(1 - \frac{F}{F+M}\right)} \right] \quad (7)$$

or

$$\frac{Y/R}{Y/R_{1.0}} = \frac{E \sum_{n=0}^3 \left[\frac{U_n(1 - l_c/l_\infty)^n}{1 + \frac{nK}{M} (1 - E)} \right]}{\sum_{n=0}^3 U_n(1 - l_c/l_\infty)^n} \quad (8)$$

where

- Y/R = yield per recruit in weight,
- $Y/R_{1.0}$ = yield per recruit in weight at $E = 1.0$,
- $E = F/F + M$,
- l_c = average length at entry into the fishery, and
- $U_n = 1, -3, 3,$ and -1 for $n = 0, 1, 2,$ and 3 , respectively.

Formula (7) gives estimates of the relative yields per recruit at various selected values of F , while Formula (8) gives estimates of the yield per recruit at various values of E relative to that at $E = 1.0$ (*i.e.* $F = \infty$). These equations are based on the well-known yield-per-recruit model of Beverton and Holt (1957), and the assumptions are the same. These assumptions, and the extent to which they are fulfilled for the anchovy data, are discussed in the last section of the present report.

The weights of the fish are assumed to be proportional to the cubes of their lengths, but since there is no constant of proportionality in Formula (7) the values calculated for the yields per recruit are dimensionless. This is of no consequence, however, since the actual yields could not be predicted unless the numbers of recruits were known.

The data used to estimate the relative yields per recruit are shown in Tables 17 and 18. For the first analysis (Table 17) the estimates of K were assumed to be correct and three trial values of M were used. The estimates of K and the best estimates (intermediate values) of M are from Tables 4 and 16 and from the text. The distributions of the estimates of M for *Cetengraulis mysticetus*, *Engraulis mordax*, and *E. encrasicolus* (Tables 10, 12, and 13) appear to be symmetrical, so they were assumed to be normal. The standard deviations of these estimates were calculated to be 0.50, 0.50, and 0.51, respectively. The distributions of the estimates of M for the other four species were also assumed to be normal and the standard deviations were each assumed to be 0.50. The upper and lower values of M for *Cetengraulis mysticetus*, *Anchoa naso*, *Engraulis mordax*, *E. anchoita*, *E. encrasicolus*, and *E. japonicus* in Table 17 represent the best esti-

mates of M plus and minus two standard deviations, thus representing the approximate 95-percent confidence limits of M if the distributions of its estimates are normal and the method of estimation is unbiased. For *E. ringens* the lower value of M represents the best estimate minus one standard deviation, instead of two, as a value of 0 for M would be ridiculous.

The values of average length at entry into the fishery, l_c , for *Cetengraulis mysticetus*, *Anchoa naso*, *Engraulis japonicus*, and *E. anchoita* were obtained from the information given in the previous section. The three l_c values for *E. mordax* represent the mean lengths at 0, 1, and 2 years of age, respectively. For *E. ringens* the l_c values represent the modal lengths at 6, 9, 12, and 15 months. The three l_c values for *E. encrasicholus* cover the approximate range of the length at entry into the various fisheries. The l_∞ values are means from Tables 1, 4, 5, 6, 7, 8, and 9. For *E. mordax* and *E. japonicus* the estimates which exceeded 200 mm were not included in calculating the means.

The results of these calculations are shown in Figures 4 and 5 and in the last three columns of Table 17. The panels at the left of the figures are equivalent to Figure 17.18.1 of Beverton and Holt (1957) except that no values are given in the ordinates. (The absence of these values is the result of the lack of a constant of proportionality in Formula (7), as discussed previously.) The three lines within each of these panels can be compared with one another to determine the relative yields per recruit at different rates of M , but the lines in different panels are not comparable. The panels at the right of the figures are equivalent to Figure 8 of Beverton (1963) except that data for only one species are included in each panel. In the table E_{max} signifies the value of E which produces the highest value of $(Y/R)/(Y/R_{1.0})$, and the next column lists those values. F_{max} in the last column indicates the F value corresponding to E_{max} .

For *Cetengraulis mysticetus*, according to this approach, only at very heavy fishing intensities would the yield per recruit be likely to be reduced. The reduction would be considerable with an l_c value of 50 mm, but negligible with an l_c value of 115 mm. Bayliff (1966) arrived at the same conclusion using the same approach and the equivalent of an l_c value of 115 mm, but with a different method of computation. He estimated the average value of F during the 1960 season to be about 0.3.

For *Anchoa naso* the conclusions are essentially the same. With the best estimate of M , 1.66, the maximum yield per recruit is obtained at F values of 6.6 or 9.4, depending on which of the two estimates of growth in Table 4 is used. Although no measures of the fishing effort or the coefficient of catchability (portion of the population caught by one unit of effort) are available, it is believed to be highly unlikely that such values of F could be achieved, and even if F were infinite the reduction in the yield per recruit would be only about 5 or 10 percent.

Approximately the same results are shown for the other species. For *Engraulis mordax* the data indicate that under all the conditions analyzed the yield per recruit would be highest at F_{∞} . Thus even at the lowest l_c value, 111.7 mm, the rate of loss to the biomass by natural mortality is greater than the gain to the biomass by growth. It will be noted in the other species, except *E. anchoita*, that K and the best estimate of M are roughly equal, but for *E. mordax* and *E. anchoita* K is lower than even the lowest of the three trial values of M . Beverton and Holt (1959) and Beverton (1963) have pointed out that the ratio of K to M tends to be about the same for different species of the same taxonomic group and mode of life, so it is not unlikely that the estimates of K and/or M for *E. mordax* and *E. anchoita* are in error. (Since the estimates of M for these two species are about the same as those of the other three species of *Engraulis* in Table 16 and Figure 3, it is believed that the estimates of K are more likely to be in error.)

The F_{max} values for the best estimates of M are 2.6 or greater in every case but four, and for each of these the l_c/l_{∞} value is less than 0.5. Thus the fishing effort that would produce the maximum yield per recruit is most likely to be exceeded when l_c is low. The l_c/l_{∞} value is 0.766 for *Cetengraulis mysticetus*, since the fishery for this species for tuna bait has nearly ceased, and about 0.6 for *Anchoa naso*, and it is improbable that for either fishery it would be feasible to reduce l_c . Thus it does not appear that the fishing effort which would produce the maximum yield per recruit is likely to be exceeded for either of these species.

For the second analysis (Table 18) the estimates of M were assumed to be correct and three trial values of K were used. The estimates of M and the best estimates (intermediate values) of K are from Tables 4 and 16 and from the text. It appears that the distributions of K are not normal, so for *Cetengraulis mysticetus*, *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus*, and *E. japonicus* the highest and lowest estimates of K were used for the other two trial values, while for the other species half and twice the best estimate of K were employed. The same l_c/l_{∞} values used in the previous calculations were used with these data. The data for this analysis are shown in Table 18. The results of the calculations are shown in Figures 6 and 7 and in the last three columns of Table 18. The panels at the left of the figures are equivalent to Figure 17.22 of Beverton and Holt (1957), except that no values are given in the ordinates. The three lines within each of these panels can be compared with one another to determine the relative yields per recruit at different rates of K , but the lines in different panels are not comparable. The panels on the right of the figures are equivalent to Figure 8 of Beverton (1963) except that data for only one species are included in each panel. Comparison of the data in Table 18 with those in Table 17 shows that the high values of K produce roughly the same results as the low values of M , and *vice versa*. The values of F_{max} are very high

except in some of the cases where l_c/l_∞ is less than 0.5. Thus it again does not appear that the fishing effort which would produce the maximum yield per recruit is likely to be exceeded for either *Cetengraulis mysticetus* or *Anchoa naso*.

Relationships among temperature, K , and M

Taylor (1958a, 1959, 1960, 1962) has shown positive intraspecific relationships between $\log K$ and temperature for four species of fish and molluscs. Similar comparisons were made for *Cetengraulis mysticetus*, *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus*, and *E. japonicus*. The same K values that were used for Table 16 were employed for this analysis. The temperature data are shown in Table 19. Product-moment correlation analyses were conducted for each species, with the following results:

Species	Correlation coefficient	Degrees of freedom	Probability
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	-0.085	9	> 0.10
<i>Engraulis mordax</i>	0.708	19	< 0.001
<i>E. encrasicolus</i>	0.053	12	> 0.10
<i>E. japonicus</i>	-0.226	9	> 0.10

Thus there is a significant relationship at the 10-percent level only for *Engraulis mordax*.

The relationships between $\log M$ and temperature were also investigated, using data for *Cetengraulis mysticetus*, *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus*, and *E. australis*. The same M values that were used for Table 16 were employed for this analysis. The temperature data are shown in Table 19. Product-moment correlation analyses were conducted for each species, with the following results:

Species	Correlation coefficient	Degrees of freedom	Probability
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	0.498	9	> 0.10
<i>Engraulis mordax</i>	0.035	30	> 0.10
<i>E. encrasicolus</i>	0.594	5	> 0.10
<i>E. australis</i>	0.173	2	> 0.10

Thus the relationship is not significant at the 10-percent level for any of these.

Taylor (1958a, 1958b, 1959, 1960) and Beverton and Holt (1959) have shown positive intraspecific relationships between M and K . The relationships between these two parameters were examined for the Engraulidae, using the same estimates of K and M employed for Table 16.

Product-moment correlation analyses were conducted for each species, with the following results:

Species	Correlation coefficient	Degrees of freedom	Probability
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	0.059	9	> 0.10
<i>Engraulis mordax</i>	0.386	19	< 0.10
<i>E. encrasicolus</i>	0.242	3	> 0.10

Thus the relationship is significant at the 10-percent level only for *Engraulis mordax*.

It is also of interest to examine the interspecific relationships between K and temperature, M and temperature, and M and K . Positive interspecific relationships between M and K have been demonstrated by Beverton and Holt (1959) and Beverton (1963). The pertinent data for the present analysis are summarized in Table 20. For the comparisons of K versus temperature for a given species the temperature data for only those groups for which usable estimates of K were available were used to calculate the mean temperature for that species. The same is true for the comparisons of M versus temperature. This is why the temperatures differ for the same species in the table. The product-moment correlations were calculated for these parameters, with the following results:

Comparison	Correlation coefficient	Degrees of freedom	Probability
log K versus temperature	0.556	5	> 0.10
log M versus temperature	0.503	5	> 0.10
M versus K	0.383	4	> 0.10

Thus the relationship is not significant at the 10-percent level for any of these.

In spite of the failure in most cases to demonstrate relationships between K and temperature, M and temperature, and M and K , it is believed possible that such intra- and interspecific relationships exist, especially since they have been shown to exist for other species. If such is the case the ratio of M to K could remain nearly constant at different temperatures. If this ratio is constant the same value of E would be required to obtain the maximum yield per recruit at any temperature, but higher values of F would be required at higher temperatures. For instance, if at a low temperature K and M were each 1.0 and E_{max} was 0.67, then F_{max} would be 2.0. If at a higher temperature K and M were each 1.5, F would have to be increased to 3.0 to keep E_{max} at 0.67 and to continue to obtain the maximum yield per recruit.

In general, both within species and among similar species, if K and

M are higher at higher temperatures, and the ratios of K to M are approximately constant at different temperatures, then at higher temperatures higher values of F would be required to attain the maximum yield per recruit.

DISCUSSION

The validity of the conclusions in the previous section is dependent on whether the yield-per-recruit approach is applicable to the species considered and whether the data are sufficiently accurate to use for this purpose.

In the yield-per-recruit approach it is assumed that the growth and mortality are not affected by the size of the population. If it is to be useful for the prediction of the relative yields (as distinguished from yields per recruit) which would be produced by various combinations of fishing effort and age at entry into the fishery, it is further necessary that the recruitment not be affected by the size of the population and that the stock not be subject to displacement by competitors when it is reduced by fishing.

The population size, within the range observed during 1951-1962 in the Gulf of Panama, apparently has little or no effect on the growth of *Cetengraulis mysticetus* (Bayliff 1964). The population size of *Engraulis mordax* increased tremendously from 1951 to 1959 (Murphy 1966), but there has apparently been little or no effect on its growth (Table 5). Data on the relationship of growth to population size for the other species could not be found. Among the sardines, *Sardina*, *Sardinops*, and *Sardinella*, which have a mode of life similar to that of most of the anchovies, such a relationship has been reported only for two species of *Sardinops* (Holt 1960), and the effect does not appear to be great in either case. Therefore it is believed unlikely that the growths of the other species of anchovies would be greatly affected by the sizes of their populations. Usable data are not available, however, on the effect of population size on mortality or on the possibility of displacement by competitors, so there is no assurance that the yield-per-recruit approach is applicable for these species.

It is obvious that if F is infinite and the age of entry into the fishery is less than the age of first spawning, then the recruitment would be eliminated and there would be no yield in subsequent years. Likewise, very high values of F would reduce the recruitment and the subsequent yield. Thus the yield-per-recruit approach would not be useful for predicting the yields at very high values of F relative to those at lower values of F . Therefore, though Tables 17 and 19 indicate that the maximum yields per recruit could be obtained in most cases at very high values of F , it would not be desirable to fish at these intensities, even if it were economically feasible to do so. In most cases, however, yields per recruit

only slightly less than the maxima could be attained with F values of about 1 to 3, and these might not have an appreciable effect on the recruitment.

The formulation used for the calculations in this report is based on the following assumptions: (1) the growth in length fits the von Bertalanffy growth equation and the exponent in the length-weight relationship is 3; (2) F is 0 for the fish less than l_c and constant for the fish greater than l_c ; (3) M is constant for the fish greater than the lowest trial value of l_c . Although these assumptions may be nearly fulfilled for some species, such is not the case for the engraulids for which sufficient knowledge is available (Boerema *et al* 1965; Bayliff 1966). Therefore a more detailed method of computation, such as that of Paulik and Bayliff (1967), is highly desirable. In most cases this would require more data than are presently available.

With a wide range of values of K and M approximately the same conclusions are reached regarding the fishing effort required to attain the maximum yield per recruit. Nevertheless it is desirable to make these estimates as precise as possible in order to study the intra- and interspecific relationships of these two parameters to each other and to other parameters, such as temperature and population size. At present the data are unsatisfactory, or nearly so, for this purpose.

It is possible that the yield-per-recruit approach may not be applicable to some or all of the engraulids, so it is necessary to obtain data for use in other approaches. Of particular importance is the logistic model of Schaefer (1967a), for which is required catch and catch-per-unit-of-effort data. It is also necessary to study the environments of these species for possible use in other approaches to the problem.

In spite of the limitations, it is believed that computations such as those presented in this report can be useful for evaluating the status in regard to fishing of species for which relatively few data are available. In addition, the results of such studies may be of value for planning further research on these species. For *Cetengraulis mysticetus* and *Anchoa naso* the results indicate that it is unlikely that the fishing effort which would produce the maximum yields per recruit would be exceeded at the present lengths at entry into the fishery. Therefore it should be determined to what extent the yield-per-recruit approach is applicable to these species, and data should be collected for application of the logistic and other approaches.

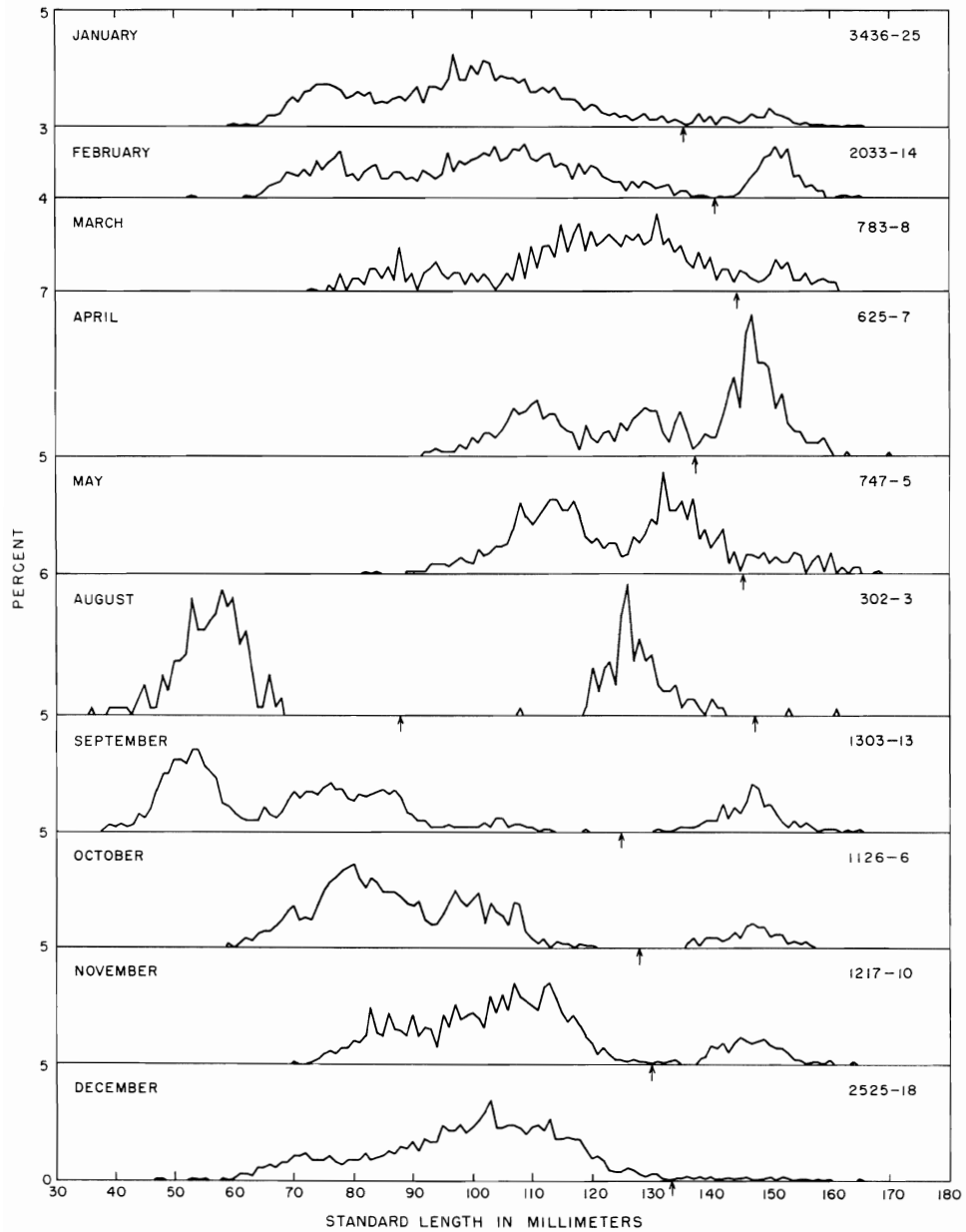


FIGURE 1. Length-frequency distributions of anchovetas collected in Almejas Bay in 1951-1959.

FIGURA 1. Distribución frecuencia-longitud de anchovetas recolectadas en la Bahía de Almejas en 1951-1959.

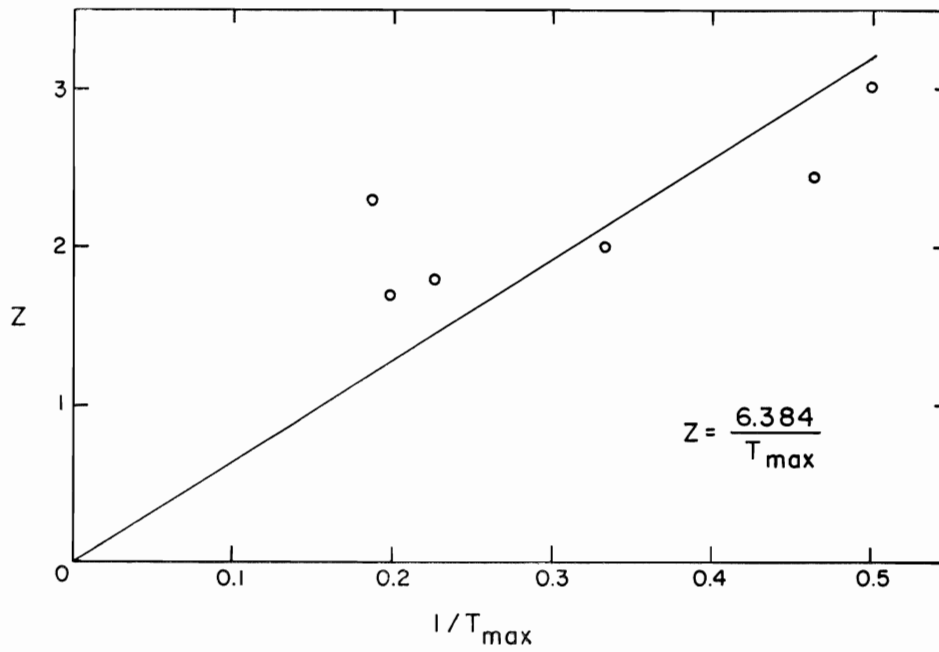


FIGURE 2. Relationship of Z to $1/T_{max}$ for six species of Engraulidae.
FIGURA 2. Relación de Z a $1/T_{max}$ para seis especies de Engraulidae.

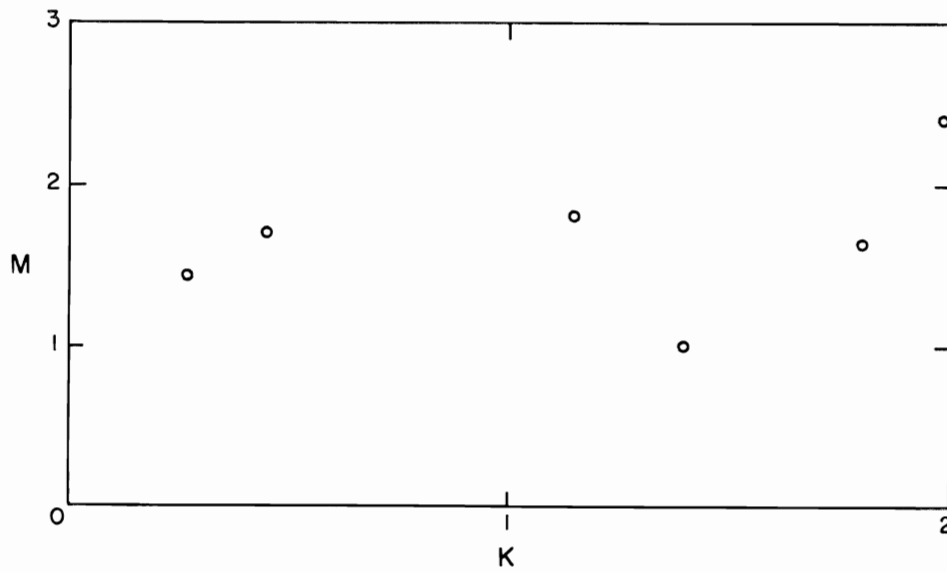


FIGURE 3. Relationship of M to K for six species of Engraulidae.
FIGURA 3. Relación de M a K para seis especies de Engraulidae.

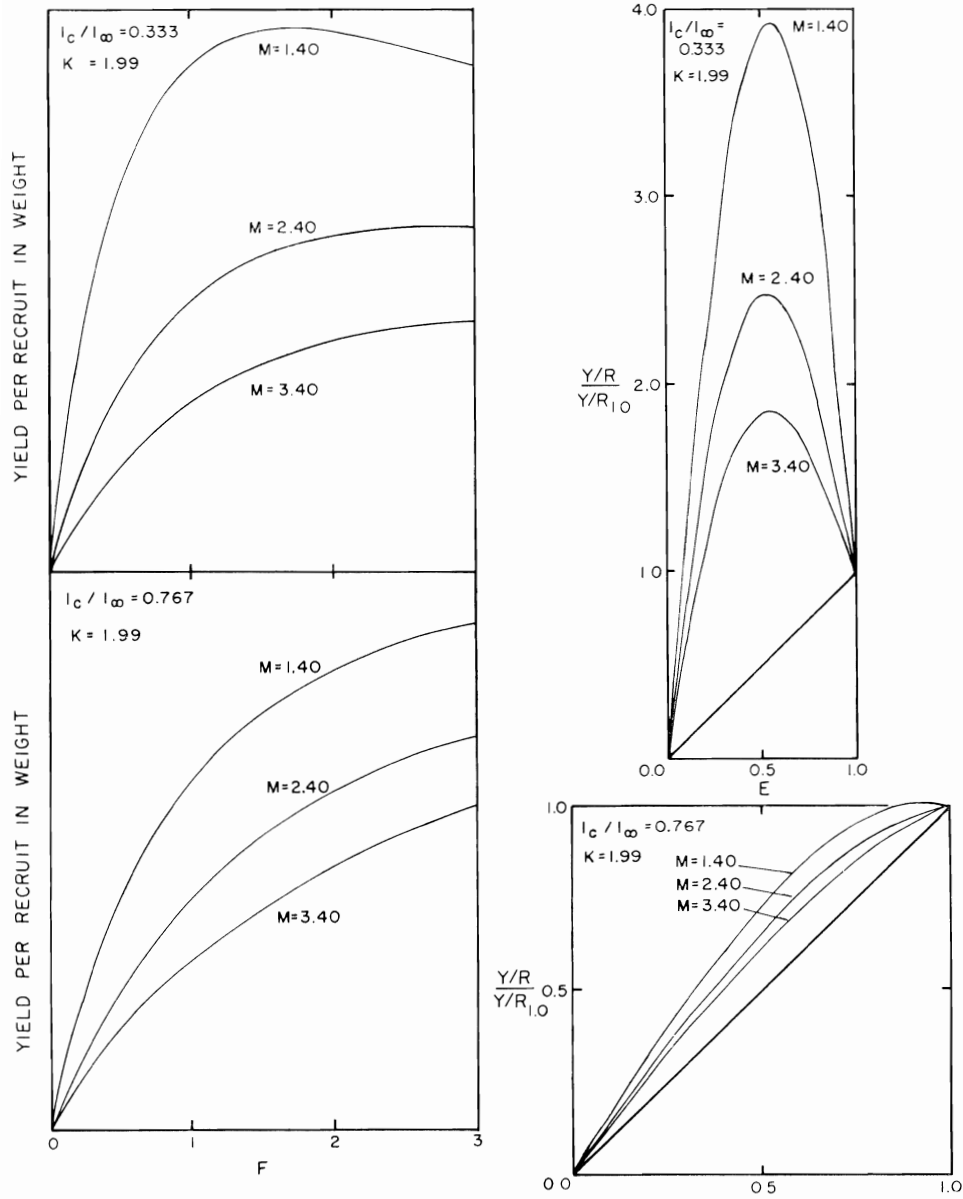


FIGURE 4. Relative yields per recruit of *Cetengraulis mysticetus* at different values of M .

FIGURA 4. Rendimiento relativo por recluta de *Cetengraulis mysticetus* a diferentes valores de M .

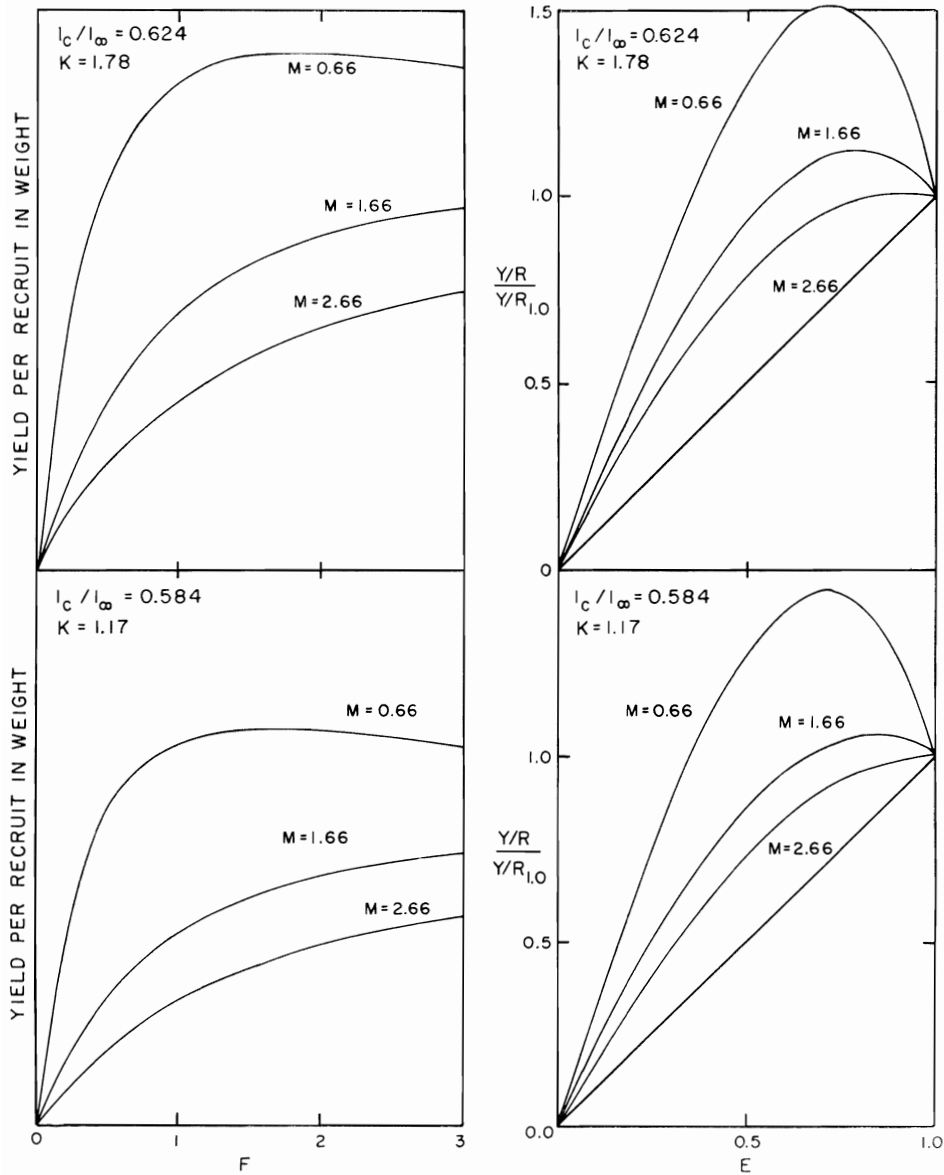


FIGURE 5. Relative yields per recruit of *Anchoa naso* at different values of M .
FIGURA 5. Rendimiento relativo por recluta de *Anchoa naso* a diferentes valores de M .

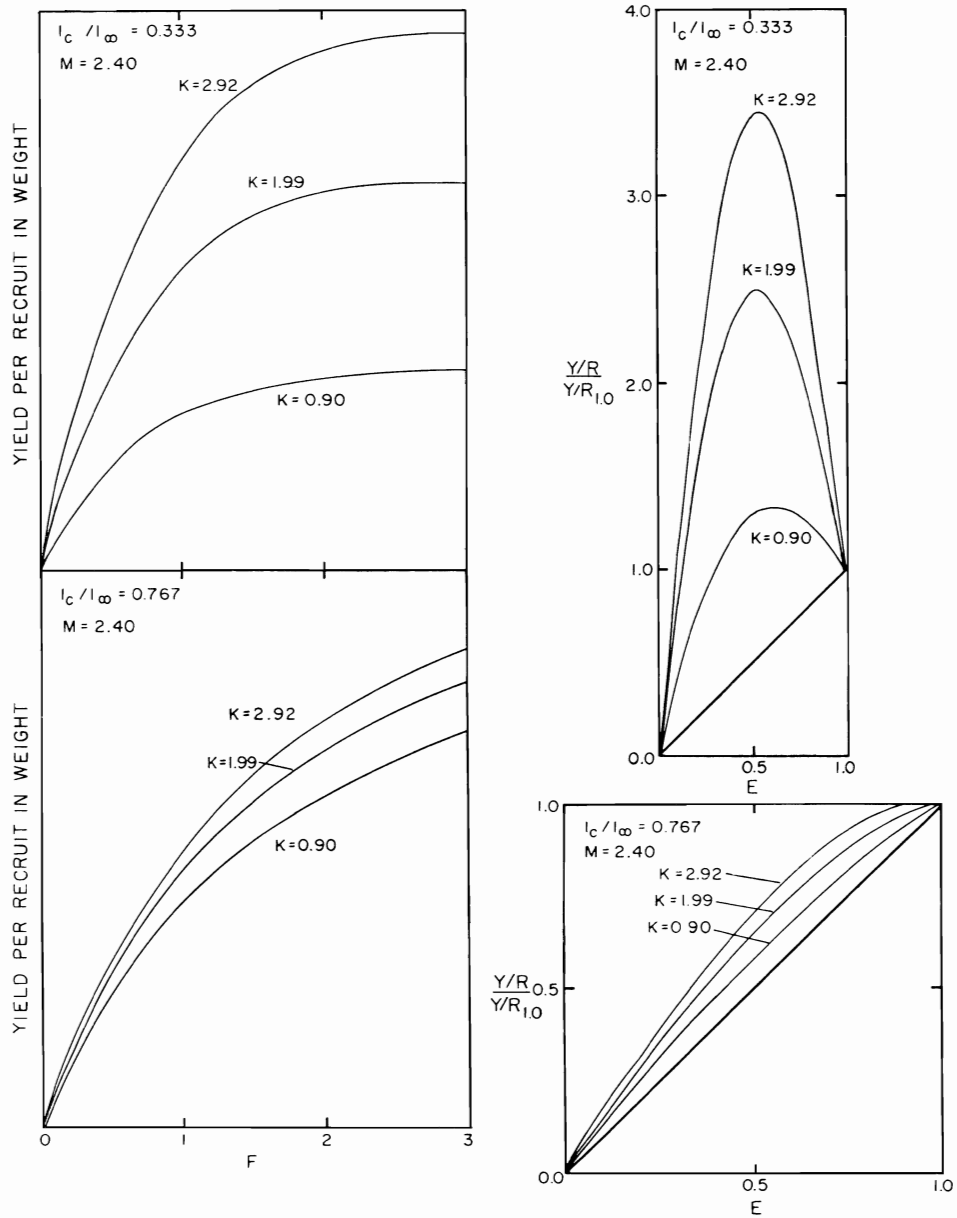


FIGURE 6. Relative yields per recruit of *Cetengraulis mysticetus* at different values of K .

FIGURA 6. Rendimiento relativo por recluta de *Cetengraulis mysticetus* a diferentes valores de K .

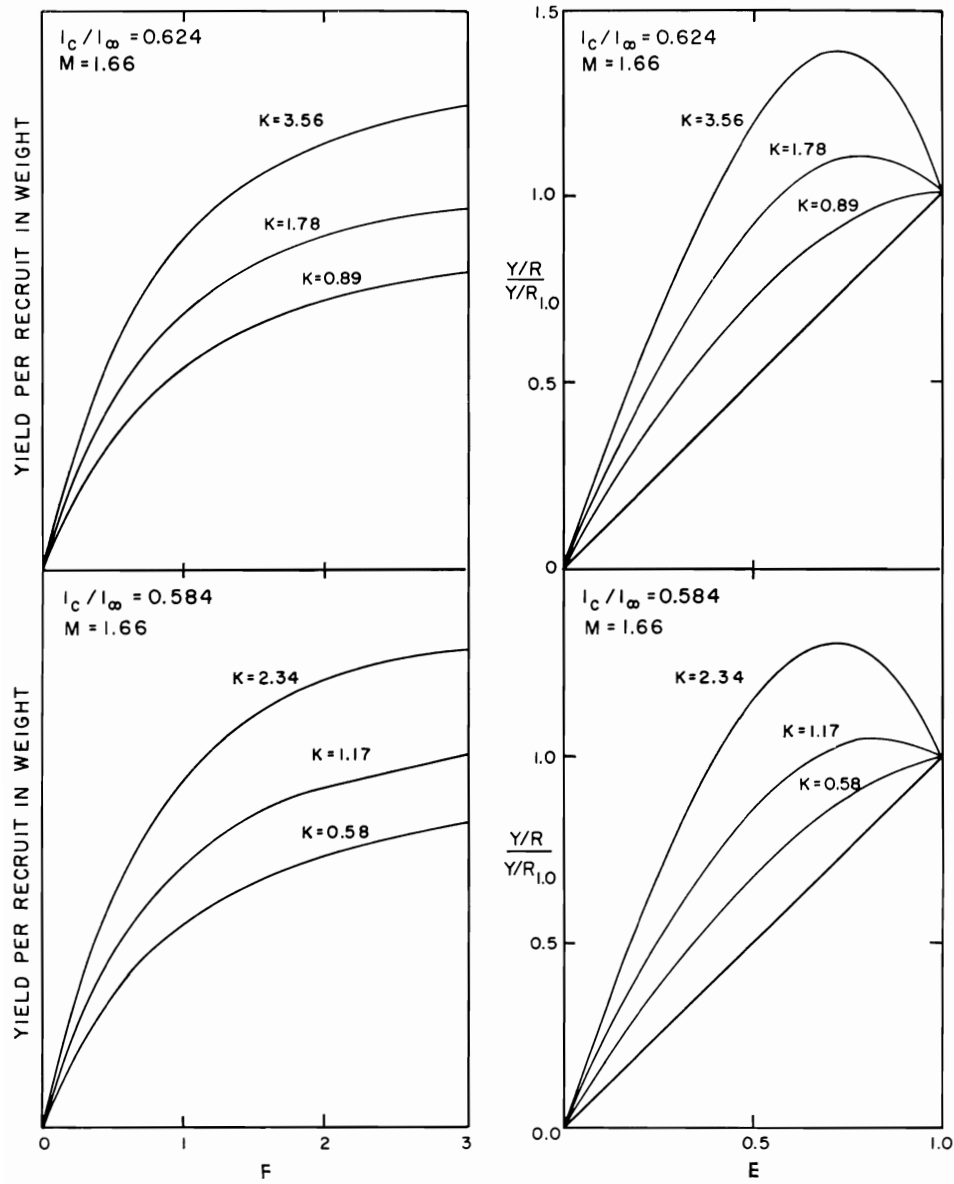


FIGURE 7. Relative yields per recruit of *Anchoa naso* at different values of K .

FIGURA 7. Rendimiento relativo por recluta de *Anchoa naso* a diferentes valores de K .

TABLE 1. (Continued)

Month	Montijo Bay		Gulf of Panama				Colombia		Ecuador-Peru		Mean
	Age in months	Length in millimeters	1951-1960		1961-1963		Age in months	Length in millimeters	Age in months	Length in millimeters	
			Age in months	Length in millimeters	Age in months	Length in millimeters					
Mes	Edad en meses	Longitud en milímetros	Edad en meses	Longitud en milímetros	Edad en meses	Longitud en milímetros	Edad en meses	Longitud en milímetros	Edad en meses	Longitud en milímetros	
January			2	42.0							
February			3	60.5	3	82.1					
March	4	(91.9)	4	98.7	4	—	4	(101.8)	4	78.4	
April	5	—	5	114.8	5	126.7	5	94.9	5	67.8	
May	6	99.5	6	117.5	6	129.0	6	—	6	95.5	
June	7	116.9	7	120.7	7	135.2	7	123.3	7	109.8	
July	8	127.4	8	120.5	8	135.8	8	125.2	8	—	
August	9	138.8	9	126.7	9	137.7	9	(129.0)	9	103.1	
September	10	141.4	10	125.0	10	137.3	10	—			
October	11	145.6	11	123.0	11	138.2	11	126.7	10-11	119.5	
November	12	149.4	12	127.2	12	137.4	12	—	12	117.8	
December	13	146.6	13	125.9	13	141.5	13	—	13	117.0	
January	14	148.9	14	128.2	14	144.1	14	—	14	118.3	
February	15	147.0	15	134.9	15	149.8	15	124.8	15	—	
March	16	148.1	16	142.2	16	152.9	16	132.8	16	127.1	
April	17	—	17	145.1	17	157.3	17	138.4	17	125.8	
May	18	152.0	18	144.3	18	157.6	18	—	18	—	
June	19	—	19	143.1	19	157.4	19	(144.7)	19	—	
July	20	(153.8)	20	(147.7)	20	157.4	20	(146.5)	20	—	
August	21	156.7	21	146.0	21	157.1	21	(142.4)	21	—	
September	22	(157.8)	22	147.7	22	157.5	22	—			
October	23	(162.6)	23	143.8	23	158.8	23	137.5	22-23	(140.9)	
November			24	144.5	24	158.1	24	—	24	(136.0)	
December			25	148.3	25	158.1	25	—	25	141.1	
January			26	(142.9)	26	162.4	26	(145.2)	26	141.4	
February			27	(149.7)	27	165.0	27	(141.8)	27	—	
March			28	(151.6)	28	(166.2)			28	139.5	
April			29	—	29	(171.5)					
May			30	—	30	(169.0)					
June			31	—	31	(168.4)					
July			32	—	32	(168.3)					
August			33	—	33	(170.2)					
September			34	(160.2)	34	(169.2)					
October			35	—	35	(168.2)					
November			36	(162.0)	36	(168.6)					
December			37	(167.2)	37	(166.8)					
January					38	(170.0)					
February					39	(172.0)					
l_{∞}		159.1		149.5		169.8		143.1		144.8	150.0
K		2.42		2.36		1.31		2.09		1.34	1.99
Reference	Bayliff 1963:		Howard and Landa		Bayliff 1964:		Barrett and Howard		Barrett and Howard		
Referencia	Table 2		1958: Table 3; Bay-		Table 2		1961: Table 17;		1961: Table 20		
			liff 1964: Table 2				unpublished data				

TABLE 2. Numbers of *Cetengraulis mysticetus* of each age group collected in Almejas Bay in each month from 1951 through 1959, showing the ranges and means of the lengths

TABLA 2. Número de *Cetengraulis mysticetus* de cada grupo de edad recolectado en la Bahía Almejas en cada mes desde 1951 hasta 1959, indicando las amplitudes y las medias de las longitudes

	Number of fish	Length range in millimeters	Mean length in millimeters
	Número de peces	Amplitud de longitud en milímetros	Longitud media en milímetros
Fish in first year Peces en su primer año			
August	186	36-68	55.9
September	1,083	38-119	67.4
October	1,010	59-120	86.7
November	1,055	70-129	101.6
December	2,593	47-133	98.5
January	3,173	60-135	96.7
February	1,693	53-139	99.2
March	692	73-144	116.8
April	324	92-137	117.6
Fish in second year Peces en su segundo año			
May	669	82-145	121.2
June	—	—	—
July	—	—	—
August	114	108-142	127.3
September	220	131-165	146.7
October	116	136-157	146.4
November	162	131-164	146.4
December	64	134-165	144.5
January	263	136-165	147.0
February	340	142-165	151.3
March	91	145-161	152.2
April	301	138-170	148.0
Fish in third year Peces en su tercer año			
May	78	146-168	153.6
June	—	—	—
July	—	—	—
August	2	153-161	157.0

TABLE 3. Data for estimation of the age and growth of *Anchoa naso* at Manta, Ecuador**TABLA 3.** Datos para la estimación de la edad y el crecimiento de *Anchoa naso* en Manta, Ecuador

Month of sampling	Modal length in millimeters	Length at age n	Length at age $n + 1$	\bar{l}	$\Delta l / \Delta t$
Mes de muestreo	Longitud modal en milímetros	Longitud a la edad n	Longitud a la edad $n + 1$	\bar{l}	$\Delta l / \Delta t$
May 1959	64				
June 1959	66	64	66	65.0	2
July 1959	67	66	67	66.5	1
August 1959	69	67	69	68.0	2
September 1959	66	69	66	67.5	— 3
October 1959	70	66	70	68.0	4
November 1959	66	70	66	68.0	— 4
December 1959	70	66	70	68.0	4
January 1960	70	70	70	70.0	0
December 1959	58				
January 1960	61	58	61	59.5	3
April 1960	65				
May 1960	66	65	66	65.5	1
June 1960	47				
July 1960	50	47	50	48.5	3
October 1960	54				
November 1960	58	54	58	56.0	4
December 1960	58	58	58	58.0	0
January 1961	58	58	57	57.5	— 1
May 1961	49				
June 1961	52	49	52	50.5	3
July 1961	54	52	54	53.0	2
July 1964	63				
August 1964	66	63	66	64.5	3
September 1964	68	66	68	67.0	2

TABLE 4. Age and growth of *Anchoa naso* at Manta, Ecuador**TABLA 4.** Edad y crecimiento de la *Anchoa naso* en Manta, Ecuador

Age in months Edad en meses	Length in millimeters — Longitud en milímetros	
	Walford method Método de Walford	Díaz method Método de Díaz
1	9.9	7.2
2	18.4	13.6
3	25.9	19.5
4	32.2	24.8
5	37.7	29.7
6	42.4	34.1
7	46.5	38.1
8	50.0	41.7
9	53.0	45.0
10	55.7	48.0
11	57.9	50.7
12	59.9	53.1
13	61.5	55.4
14	63.0	57.4
15	64.3	59.2
16	65.3	60.9
17	66.3	62.4
18	67.1	63.7
19	67.7	65.0
20	68.3	66.2
21	68.8	67.1
22	69.2	68.0
23	69.7	68.9
24	70.0	69.6
l_{∞}	72.1	77.1
K	1.78	1.17
t_0	0.00	0.00

TABLE 5. Age and growth of *Engraulis mordax* at 12 localities of California
TABLA 5. Edad y crecimiento de *Engraulis mordax* en 12 localidades de California

Area	Season - Epoca	l_{∞}	K	t_0	Reference -Referencia
Commercial — Comercial					
San Francisco	1952-1953	173	0.32	— 3.1	Miller <i>et al</i> 1955: Table 1
Monterey	1946-1951	199	0.20	— 4.3	Clark and Phillips 1952: Table 6
	1952-1953	246	0.08	— 8.1	Miller <i>et al</i> 1955: Table 5
	1953-1954	233	0.10	— 6.3	<i>Ibid.</i> : Table 19
	1954-1955	171	0.20	— 6.4	Miller and Wolf 1958: Table 5
	1955-1956	189	0.19	— 5.3	<i>Ibid.</i> : Table 9
Santa Barbara	1956-1957	548	0.22	— 11.8	<i>Ibid.</i> : Table 13
	1952-1953	—	—	—	Miller <i>et al</i> 1955: Table 10
	1953-1954	172	0.26	— 4.2	<i>Ibid.</i> : Table 23
Los Angeles	1954-1955	160	0.44	— 2.9	Miller and Wolf 1958: Table 5
	1952-1953	159	0.45	— 2.7	Miller <i>et al</i> 1955: Table 15
	1953-1954	182	0.21	— 4.4	<i>Ibid.</i> : Table 30
	1954-1955	158	0.48	— 2.6	Miller and Wolf 1958: Table 5
	1955-1956	161	0.41	— 3.6	<i>Ibid.</i> : Table 9
1956-1957	148	0.83	— 2.1	<i>Ibid.</i> : Table 13	
Live bait — Carnada viva					
Santa Barbara	1955-1956	380	0.04	— 8.8	<i>Ibid.</i> : Table 24
	1956-1957	177	0.33	— 2.6	<i>Ibid.</i> : Table 35
Port Hueneme	1955-1956	461	0.04	— 6.6	<i>Ibid.</i> : Table 24
	1956-1957	—	—	—	<i>Ibid.</i> : Table 35
Malibu	1956-1957	161	0.58	— 1.5	<i>Ibid.</i> : Table 35
Santa Monica	1955-1956	—	—	—	<i>Ibid.</i> : Table 24
	1956-1957	163	0.47	— 2.1	<i>Ibid.</i> : Table 35
San Pedro	1955-1956	141	0.95	— 1.4	<i>Ibid.</i> : Table 24
	1956-1957	164	0.56	— 1.4	<i>Ibid.</i> : Table 35
Newport	1955-1956	142	0.61	— 0.5	<i>Ibid.</i> : Table 24
	1956-1957	166	0.34	— 3.1	<i>Ibid.</i> : Table 35
San Clemente	1955-1956	—	—	—	<i>Ibid.</i> : Table 24
	1956-1957	165	0.40	— 2.6	<i>Ibid.</i> : Table 35
Oceanside	1955-1956	267	0.09	— 5.4	<i>Ibid.</i> : Table 24
	1956-1957	208	0.17	— 4.5	<i>Ibid.</i> : Table 35
San Diego	1955-1956	143	0.69	— 1.8	<i>Ibid.</i> : Table 24
	1956-1957	157	0.48	— 2.0	<i>Ibid.</i> : Table 35
Mean	(for groups with $l_{\infty} < 200$ only)	164.3	0.45		
Media	(para grupos de $l_{\infty} < 200$ solamente)				

TABLE 6. Age and growth of *Engraulis ringens* in Peru and Chile**TABLA 6.** Edad y crecimiento de *Engraulis ringens* en Perú y Chile

Area	l_{∞}	K	t_0	Reference—Referencia
Peru	150	1.7	?	Saetersdal and Valdivia 1964: 106, 128
Arica and Iquique, Chile	189.7	1.11	— 0.117	Simpson and Buzeta 1967: Table 4
Mean — media	169.8	1.40		

TABLE 7. Age and growth of *Engraulis anchoita* at Mar del Plata, Argentina**TABLA 7.** Edad y crecimiento de *Engraulis anchoita* en Mar del Plata, Argentina

Group — Grupo	l_{∞}	K	t_0	Reference—Referencia
Spring group—grupo de primavera	241.0	0.24	— 2.2	Fuster de Plaza no date: 3
Fall group—grupo de otoño	223.1	0.30	— 1.2	<i>Ibid.</i>
Mean — media	232.0	0.27		

TABLE 8. Age and growth of *Engraulis encrasicolus* at 11 localities of the eastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea**TABLA 8.** Edad y crecimiento de *Engraulis encrasicolus* en 11 localidades del Océano Atlántico oriental y del Mar Mediterráneo

Area	l_{∞}	K	t_0	Measurement Medición	Reference Referencia
North Sea Mar del Norte	185.5	1.21	—0.01	?	Meek 1916: Figure 41
Zuyder Zee	214.9	0.88	0.06	total	Fage 1920: Figure 12
Gulf of Gascogne Golfo de Gascuña	232.5	0.21	—2.51	total	Furnestin 1943: Table 6
Mediterranean Sea— early Mar Mediterráneo—temprano	177.7	1.08	0.03	total	Fage 1920: Figure 12
Mediterranean Sea— late Mar Mediterráneo—tarde	173.4	1.48	0.10	total	<i>Ibid.</i> : Figure 12
Gulf of Lions Golfo de León	202.4	0.42	—1.15	?	Lee and Juge 1965: 224
Adriatic Sea Mar Adriático	127.3	2.44	0.18	standard	Padoan 1963: Table 4
Greece—Grecia	165.0	1.39	—0.02	total	Vidalis 1949: 59
Bulgaria	134.7*	0.80*	—0.64*	total	Stoyanov 1961: Table 12
Black Sea—Mar Negro	120.7	1.73	0.04	fork horquilla	Berg 1949: 147
western Black Sea Mar Negro occidental	130.0	1.26	—0.23	fork horquilla	Maiorova and Chugunova 1954: Table 3
	130.7	0.95	—0.42	fork horquilla	Svetovidov 1964: 135
eastern Black Sea Mar Negro oriental	123.7	0.81	—0.54	fork horquilla	Maiorova and Chugunova 1954: Table 2
	124.9	1.01	—0.28	fork horquilla	Svetovidov 1964: 135
Azov Sea Mar de Azov	101.6	1.16	—0.17	fork horquilla	Berg 1949: 147
	93.7	7.66**	0.04	fork horquilla	Nikol'skii 1954: 150
	94.0	1.21	—0.37	fork horquilla	Svetovidov 1964: 140
Mean—media	149.0	1.13			

* The length at 48 months of age was deleted for making these estimates.

* Para calcular estos estimativos, se suprimió la longitud a los 48 meses de edad.

** This estimate was deleted for calculating the mean.

** Para calcular la media se suprimió este estimativo.

TABLE 9. Age and growth of *Engraulis japonicus* at eight localities of Japan**TABLA 9.** Edad y crecimiento de *Engraulis japonicus* en ocho localidades del Japón

Area	l_{∞}	K	t_0	Reference—Referencia
Pacific coast—spring Costa del Pacífico—primavera	148.2	1.70	—0.05	Hayashi and Kondo 1957: 58
Pacific coast—fall Costa del Pacífico—otoño	152.3	1.01	—0.06	<i>Ibid.</i>
Ise Bay	83.0	3.24	0.03	Watanabe 1958: Table 1
Harima Nada	120.0	2.02	0.03	<i>Ibid.</i>
Hyuga Nada	171.9	0.94	—0.17	Yokota and Furukawa 1952: Table 4
Hyuga Nada	197.4	0.98	—0.12	Yokota and Asami 1956: 60
Hyuga Nada—spring 1951 primavera 1951	319.2	0.30	—0.31	Asami and Hanaoka 1957: Table 3
Hyuga Nada—fall 1951 otoño 1951	373.8	0.25	—0.30	<i>Ibid.</i> : Figure 4
Hyuga Nada—spring 1952 primavera 1952	165.3	1.04	—0.17	<i>Ibid.</i> : Figure 4
Hyuga Nada—fall 1952 otoño 1952	187.9	1.05	—0.11	<i>Ibid.</i> : Table 3
Suo Nada	233.8	0.60	—0.20	Watanabe 1958: Table 1
Northern Kyushu	110.0	4.59	0.12	<i>Ibid.</i>
Wakasa Bay	151.6	1.76	—0.01	<i>Ibid.</i>
Sea of Japan	156.8	1.48	—0.08	<i>Ibid.</i>
Mean l_{∞} (for groups with < 200 only)	149.5	1.80		
Media l_{∞} (para grupos de < 200 solamente)				

TABLE 10. Mortality of *Cetengraulis mysticetus* at nine localities of the eastern Pacific Ocean**TABLA 10.** Mortalidad de *Cetengraulis mysticetus* en nueve localidades del Océano Pacífico oriental

Area	Years—Años	Months included		N_0	N_1	N_2	$1/T_{max}$	Z	Reference—Referencia
		Years—Años	Months included						
Almejas Bay	1951-1959	November-May	10,199	1,299	—	0.444	2.18	unpublished data— datos no publicados	
Guaymas Bay	1951-1957	April-October	4,096	1,271	—	0.480	1.44	Barrett and Howard 1961: Table 5	
Ahome Point	1951-1957	March-August	3,250	655	—	0.500	1.79	<i>Ibid.</i> : Table 9	
Banderas Bay	1952-1956	March-May	1,853	126	—	0.667	2.75	<i>Ibid.</i> : Table 12	
Gulf of Fonseca	1951, 1954, 1955	May-December	1,500	101	—	0.545	2.76	<i>Ibid.</i> : Table 14	
Gulf of Fonseca	1952	May-December	775	76	—	0.462	2.42	<i>Ibid.</i> : Table 14	
Montijo Bay	1954-1962	June-February	1,860	87	—	0.522	3.11	Bayliff 1963: Table 2	
Gulf of Panama	1951-1960	May-January	19,830	1,094	23	0.324	2.96	Bayliff 1966: Table 40	
Gulf of Panama	1961-1963	May-January	24,019	2,346	62	0.308	2.45	<i>Ibid.</i> : Table 40	
Colombia	1951-1960	June-January	1,041	140	—	0.444	2.13	Barrett and Howard 1961: Table 17; unpublished data— datos no publicados	
Ecuador—Peru	1951-1960	June-January	2,287	148	—	0.429	2.80	Barrett and Howard 1961: Table 20	
Mean—media						0.466	2.44		

TABLE 11. Data for estimation of the mortality of *Anchoa naso* at Manta, Ecuador

TABLA 11. Datos correspondientes a la estimación de mortalidad de la *Anchoa naso* en Manta, Ecuador

Month Mes	Number of fish 45 mm or larger Número de peces de 45 mm o más talla					Mean length Promedio de longitud
	1959	1960	1961	1964	Total	
January	0	599	363	0	962	63.5
February	0	119	0	0	119	66.1
March	180	349	0	0	529	57.8
April	859	481	834	0	2,174	60.0
May	1,089	342	829	0	2,260	60.0
June	686	370	357	0	1,413	61.7
July	499	300	283	450	1,532	59.6
August	521	0	0	1,918	2,439	64.5
September	455	465	0	1,655	2,575	64.6
October	689	307	0	1,944	2,940	63.3
November	506	703	0	714	1,923	59.1
December	578	215	0	150	943	62.5
Total						61.9

TABLE 12. Mortality of *Engraulis mordax* at 13 localities of California**TABLA 12.** Mortalidad de *Engraulis mordax* en 13 localidades de California

Area	Season	Age at full recruitment	$1/T_{max}$	Z	Reference
Area	Epoca	Edad al reclutamiento total	$1/T_{max}$	Z	Referencia
Commercial—Comercial					
San Francisco	1952-1953	3	0.143	1.17	Miller <i>et al</i> 1955: Table 1
Monterey	1946-1951	5	0.143	1.12	Clark and Phillips 1952: Table 4
	1952-1953	5	0.143	2.33	Miller <i>et al</i> 1955: Table 5
	1953-1954	4	0.143	1.67	<i>Ibid.</i> : Table 19
	1954-1955	4	0.167	2.24	Miller and Wolf 1958: Table 1
	1955-1956	2	0.167	1.14	<i>Ibid.</i> : Table 6
	1956-1957	2	0.167	1.74	<i>Ibid.</i> : Table 10
Santa Barbara	1952-1953	2	0.167	1.12	Miller <i>et al</i> 1955: Table 10
	1953-1954	3	0.200	2.02	<i>Ibid.</i> : Table 23
	1954-1955	3	0.200	2.24	Miller and Wolf 1958: Table 2
Los Angeles	1952-1953	0	0.200	0.79	Miller <i>et al</i> 1955: Table 15
	1953-1954	2	0.167	1.34	<i>Ibid.</i> : Table 30
	1954-1955	2	0.167	1.52	Miller and Wolf 1958: Table 3
	1955-1956	2	0.250	1.41	<i>Ibid.</i> : Table 7
	1956-1957	3	0.167	2.11	<i>Ibid.</i> : Table 11
Live Bait—Carnada viva					
Santa Barbara	1955-1956	1	0.250	1.69	<i>Ibid.</i> : Table 15
	1956-1957	2	0.250	1.98	<i>Ibid.</i> : Table 25
Port Hueneme	1955-1956	2	0.200	1.55	<i>Ibid.</i> : Table 16
	1956-1957	2	0.200	1.41	<i>Ibid.</i> : Table 26
Malibu	1956-1957	2	0.200	1.60	<i>Ibid.</i> : Table 27
Santa Monica	1955-1956	2	0.250	2.51	<i>Ibid.</i> : Table 17
	1956-1957	2	0.200	1.38	<i>Ibid.</i> : Table 28
San Pedro	1955-1956	2	0.250	2.19	<i>Ibid.</i> : Table 18
	1956-1957	2	0.200	1.34	<i>Ibid.</i> : Table 29
Newport	1955-1956	2	0.250	2.20	<i>Ibid.</i> : Table 19
	1956-1957	2	0.167	1.47	<i>Ibid.</i> : Table 30
San Clemente	1955-1956	2	0.250	2.00	<i>Ibid.</i> : Table 20
	1956-1957	2	0.200	1.45	<i>Ibid.</i> : Table 31
Oceanside	1955-1956	2	0.250	3.20	<i>Ibid.</i> : Table 21
	1956-1957	2	0.200	1.43	<i>Ibid.</i> : Table 32
San Diego	1955-1956	2	0.250	1.95	<i>Ibid.</i> : Table 22
	1956-1957	1	0.200	1.07	<i>Ibid.</i> : Table 33
Mean—media			0.199	1.70	

TABLE 13. Mortality of *Engraulis encrasicolus* at five localities of the eastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. The Bulgarian and Russian age-composition data were given only in percentages, so the estimates of age of full recruitment and Z may be incorrect.

TABLA 13. Mortalidad de *Engraulis encrasicolus* en cinco localidades del Océano Atlántico oriental y del Mar Mediterráneo. Los datos búlgaros y rusos de la composición de edad fueron dados en porcentajes solamente, así que las estimaciones de la edad al reclutamiento completo y de Z pueden ser no correctos.

Area	Age at full recruitment	$1/T_{max}$	Z	Reference
Area	Edad al reclutamiento completo	$1/T_{max}$	Z	Referencia
Gulf of Gascogne Golfo de Gascuña	1	0.333	2.53	Furnestin 1943: Table 6

TABLE 17. Yield-per-recruit data for seven species of Engraulidae, from different values of M

TABLA 17. Datos sobre el rendimiento por recluta para siete especies de engráulidos, según los valores diferentes de M

Species—Especies	K	M	l_c	l_∞	l_c/l_∞	E_{max}	$\frac{Y/R}{Y/R_{1.0}}$	F_{max}
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	1.99	1.40	50	150.0	0.333	0.55	3.92	1.8
	1.99	2.40	50	150.0	0.333	0.55	2.49	2.8
	1.99	3.40	50	150.0	0.333	0.55	1.86	4.2
	1.99	1.40	115	150.0	0.767	0.90	1.01	12.6
	1.99	2.40	115	150.0	0.767	1.00	1.00	∞
<i>Anchoa naso</i>	1.99	3.40	115	150.0	0.767	1.00	1.00	∞
	1.78	0.66	45	72.1	0.624	0.70	1.51	1.8
	1.78	1.66	45	72.1	0.624	0.80	1.11	6.6
	1.78	2.66	45	72.1	0.624	0.90	1.01	23.9
	1.17	0.66	45	77.1	0.584	0.70	1.44	1.6
<i>Engraulis mordax</i>	1.17	1.66	45	77.1	0.584	0.85	1.05	9.4
	1.17	2.66	45	77.1	0.584	1.00	1.00	∞
	0.45	0.70	111.7	164.3	0.680	1.00	1.00	∞
	0.45	1.70	111.7	164.3	0.680	1.00	1.00	∞
	0.45	2.70	111.7	164.3	0.680	1.00	1.00	∞
	0.45	0.70	126.6	164.3	0.771	1.00	1.00	∞
	0.45	1.70	126.6	164.3	0.771	1.00	1.00	∞
	0.45	2.70	126.6	164.3	0.771	1.00	1.00	∞
	0.45	0.70	138.4	164.3	0.842	1.00	1.00	∞
	0.45	1.70	138.4	164.3	0.842	1.00	1.00	∞
<i>Engraulis ringens</i>	0.45	2.70	138.4	164.3	0.842	1.00	1.00	∞
	1.40	0.50	98.5	169.8	0.580	0.70	1.76	2.1
	1.40	1.00	98.5	169.8	0.580	0.70	1.32	2.6
	1.40	2.00	98.5	169.8	0.580	0.80	1.05	8.0
	1.40	0.50	119.5	169.8	0.704	0.80	1.25	1.9
	1.40	1.00	119.5	169.8	0.704	0.85	1.06	5.7
	1.40	2.00	119.5	169.8	0.704	1.00	1.00	∞
	1.40	0.50	134.5	169.8	0.792	0.85	1.07	2.8
	1.40	1.00	134.5	169.8	0.792	1.00	1.00	∞
	1.40	2.00	134.5	169.8	0.792	1.00	1.00	∞
<i>Engraulis anchoita</i>	1.40	0.50	144.8	169.8	0.853	0.95	1.01	9.5
	1.40	1.00	144.8	169.8	0.853	1.00	1.00	∞
	1.40	2.00	144.8	169.8	0.853	1.00	1.00	∞
	0.24	0.42	95	241.0	0.394	0.60	1.42	0.7
	0.24	1.42	95	241.0	0.394	1.00	1.00	∞
	0.24	2.42	95	241.0	0.394	1.00	1.00	∞
<i>Engraulis encrasicolus</i>	0.30	0.42	87	223.1	0.390	0.60	1.67	0.6
	0.30	1.42	87	223.1	0.390	1.00	1.00	∞
	0.30	2.42	87	223.1	0.390	1.00	1.00	∞
	1.13	0.78	60	149.0	0.403	0.60	2.60	1.1
	1.13	1.80	60	149.0	0.403	0.60	1.46	2.8
<i>Engraulis encrasicolus</i>	1.13	2.82	60	149.0	0.403	0.70	1.14	6.6
	1.13	0.78	90	149.0	0.604	0.75	1.26	2.2
	1.13	1.80	90	149.0	0.604	0.90	1.01	16.2
	1.13	2.82	90	149.0	0.604	1.00	1.00	∞
	1.13	0.78	120	149.0	0.805	1.00	1.00	∞
	1.13	1.80	120	149.0	0.805	1.00	1.00	∞
	1.13	2.82	120	149.0	0.805	1.00	1.00	∞
	1.13	1.80	120	149.0	0.805	1.00	1.00	∞

TABLE 18. Yield-per-recruit data for seven species of Engraulidae, from different values of K

TABLA 18. Datos sobre el rendimiento por recluta correspondientes a siete especies de engráulidos, según los valores diferentes de K

Species—Especies	K	M	l	l_{∞}	l/l_{∞}	E_{max}	$\frac{Y/R}{Y/R_{1,0}}$	F_{max}
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	0.90	2.40	50	150.0	0.333	0.60	1.33	3.6
	1.99	2.40	50	150.0	0.333	0.55	2.49	2.8
	2.92	2.40	50	150.0	0.333	0.55	3.45	2.9
	0.90	2.40	115	150.0	0.767	1.00	1.00	∞
	1.99	2.40	115	150.0	0.767	1.00	1.00	∞
	2.92	2.40	115	150.0	0.767	1.00	1.00	∞
<i>Anchoa naso</i>	0.89	1.66	45	72.1	0.624	1.00	1.00	∞
	1.78	1.66	45	72.1	0.624	0.80	1.11	6.6
	3.56	1.66	45	72.1	0.624	0.75	1.39	5.0
	0.58	1.66	45	77.1	0.584	1.00	1.00	∞
	1.17	1.66	45	77.1	0.584	0.85	1.05	9.4
	2.34	1.66	45	77.1	0.584	0.70	1.31	3.9
<i>Engraulis mordax</i>	0.19	1.70	111.7	164.3	0.680	1.00	1.00	∞
	0.45	1.70	111.7	164.3	0.680	1.00	1.00	∞
	0.95	1.70	111.7	164.3	0.680	1.00	1.00	∞
	0.19	1.70	126.6	164.3	0.771	1.00	1.00	∞
	0.45	1.70	126.6	164.3	0.771	1.00	1.00	∞
	0.95	1.70	126.6	164.3	0.771	1.00	1.00	∞
	0.19	1.70	138.4	164.3	0.842	1.00	1.00	∞
	0.45	1.70	138.4	164.3	0.842	1.00	1.00	∞
	0.95	1.70	138.4	164.3	0.842	1.00	1.00	∞
<i>Engraulis ringens</i>	0.70	1.00	98.5	169.8	0.580	0.80	1.05	4.0
	1.40	1.00	98.5	169.8	0.580	0.70	1.32	2.6
	2.80	1.00	98.5	169.8	0.580	0.70	1.76	2.4
	0.70	1.00	119.5	169.8	0.704	1.00	1.00	∞
	1.40	1.00	119.5	169.8	0.704	0.85	1.06	5.7
	2.80	1.00	119.5	169.8	0.704	0.80	1.25	4.0
	0.70	1.00	134.5	169.8	0.792	1.00	1.00	∞
	1.40	1.00	134.5	169.8	0.792	1.00	1.00	∞
	2.80	1.00	134.5	169.8	0.792	0.85	1.07	5.7
	0.70	1.00	144.8	169.8	0.853	1.00	1.00	∞
	1.40	1.00	144.8	169.8	0.853	1.00	1.00	∞
	2.80	1.00	144.8	169.8	0.853	0.95	1.01	19.0
<i>Engraulis anchoita</i>	0.12	1.42	95	241.0	0.394	1.00	1.00	∞
	0.24	1.42	95	241.0	0.394	1.00	1.00	∞
	0.48	1.42	95	241.0	0.394	0.75	1.09	4.3
	0.15	1.42	87	223.1	0.390	1.00	1.00	∞
	0.30	1.42	87	223.1	0.390	1.00	1.00	∞
	0.60	1.42	87	223.1	0.390	0.65	1.21	2.8
<i>Engraulis encrasicolus</i>	0.21	1.80	60	149.0	0.403	1.00	1.00	∞
	1.13	1.80	60	149.0	0.403	0.60	1.46	2.8
	2.44	1.80	60	149.0	0.403	0.60	2.46	2.8
	0.21	1.80	90	149.0	0.604	1.00	1.00	∞
	1.13	1.80	90	149.0	0.604	0.90	1.01	16.2
	2.44	1.80	90	149.0	0.604	0.75	1.23	5.4
	0.21	1.80	120	149.0	0.805	1.00	1.00	∞
	1.13	1.80	120	149.0	0.805	1.00	1.00	∞
	2.44	1.80	120	149.0	0.805	1.00	1.00	∞
<i>Engraulis japonicus</i>	0.94	1.63	20	149.5	0.134	0.40	13.40	1.2
	1.80	1.63	20	149.5	0.134	0.45	31.70	1.4
	4.59	1.63	20	149.5	0.134	0.55	81.20	2.0
	0.94	1.63	60	149.5	0.401	0.65	1.39	2.7
	1.80	1.63	60	149.5	0.401	0.60	2.16	2.3
	4.59	1.63	60	149.5	0.401	0.60	4.06	2.7
	0.94	1.63	100	149.5	0.669	1.00	1.00	∞
	1.80	1.63	100	149.5	0.669	0.85	1.05	9.2
	4.59	1.63	100	149.5	0.669	0.75	1.36	4.9

TABLE 19. Areas where the fish were sampled, and the corresponding mean annual sea-surface temperatures. The temperature data were obtained from the following sources: eastern Pacific Ocean, Anonymous (1956, 1962); Atlantic Ocean, Mediterranean Sea, and Australia, Anonymous (1948); Japan, Tsukuda (1938). For *Cetengraulis mysticetus* and *Engraulis mordax* the temperature data correspond approximately to the years in which the fish which were sampled lived.

TABLA 19. Areas en las que se muestrearon los peces, y el promedio anual correspondiente de la temperatura de la superficie del mar. Los datos de temperatura fueron obtenidos de las siguientes fuentes: Océano Pacífico oriental, Anónimo (1956, 1962); Océano Atlántico, Mar Mediterráneo y Australia, Anónimo (1948); Japón, Tsukuda (1938). Los datos de temperatura para *Cetengraulis mysticetus* y *Engraulis mordax* corresponden aproximadamente a los años de vida de los peces muestreados.

Area of sampling	Sea surface temperature		
	Location	Years	Mean annual temperature
Area de muestreo	Temperatura de la superficie del mar		
	Localidad	Años	Promedio anual de temperatura
<i>Cetengraulis mysticetus</i>			
Almejas Bay	La Paz	1950-1960	76.7 F
Guaymas Bay	Guaymas	1950-1960	76.0
Ahome Point	Guaymas	1950-1960	76.0
Banderas Bay	Mazatlán	1950-1960	76.4
Gulf of Fonseca	La Unión	1950-1960	85.0
Montijo Bay	Puerto Armuelles	1950-1960	83.7
Gulf of Panama	Naos Island	1950-1960	81.1
Colombia	Tumaco	1950-1960	80.3
Gulf of Guayaquil	La Libertad	1950-1960	76.8
<i>Engraulis mordax</i> , commercial—comercial			
San Francisco	Fort Point	1950-1958	55.1 F
Monterey	Pacific Grove	1950-1958	55.5
Santa Barbara	Port Hueneme	1950-1958	59.1
Los Angeles	Los Angeles	1950-1958	62.0
<i>Engraulis mordax</i> , live bait—carnada viva			
Santa Barbara	Port Hueneme	1953-1958	59.1 F
Port Hueneme	Port Hueneme	1953-1958	59.1
Malibu	Santa Monica	1953-1958	60.9
Santa Monica	Santa Monica	1953-1958	60.9
San Pedro	Los Angeles	1953-1958	62.1
Newport	Balboa	1953-1958	60.6
San Clemente	Balboa	1953-1958	60.6

TABLE 19. (Continued)

Area of sampling	Location	Sea surface temperature	
		Years	Mean annual temperature
Area de muestreo	Localidad	Años	Promedio anual de temperatura
Oceanside	La Jolla	1953-1958	62.3
San Diego	La Jolla	1953-1958	62.3
<i>Anchoa naso</i>	La Libertad	1949-1960	76.7 F
<i>Engraulis ringens</i>	Callao (La Punta)	1954-1960	61.8 F
<i>Engraulis anchoita</i>	La Plata		61.6 F
<i>Engraulis encrasicolus</i>			
North Sea—Mar del Norte	North Sea		50.8 F
Zuyder Zee	Zuyder Zee		50.8
Gulf of Gascogne—Golfo de Gascuña	Gulf of Gascogne		58.5
Gulf of Lions—Golfo de León	Gulf of Lions		62.2
Adriatic Sea—Mar Adriático	Adriatic Sea		63.4
Greece—Grecia	Greece		65.9
Bulgaria	Bulgaria		58.7
western Black Sea Mar Negro occidental	western Black Sea		57.7
eastern Black Sea Mar Negro oriental	eastern Black Sea		58.0
Azov Sea—Mar de Azov	Azov Sea		56.5
<i>Engraulis japonicus</i>			
Pacific coast—Costa del Pacífico	Station 20		17.8 C
Ise Bay	Stations 11 and 20		18.6
Harima Nada	Station 11		19.3
Hyuga Nada	Stations 8 and 11		20.0
Suo Nada	Station 17		18.9
northern Kyushu	Station 17		18.9
Wakasa Bay	Station 23		17.9
Sea of Japan	Station 28		15.6
<i>Engraulis australis</i>			
Victoria	Victoria		59.2 F
Tasmania	Tasmania		56.8
New South Wales—Queensland	New South Wales— Queensland		72.8
Western Australia Australia Occidental	Western Australia		63.8

TABLE 20. Values for K and M for eight species of Engraulidae, with the corresponding mean annual sea-surface temperatures

TABLA 20. Valores de K y M para ocho especies de Engraulidae, con el correspondiente promedio anual de temperatura de la superficie del mar

Species Especies	Temperature Temperatura	K	Temperature Temperatura	M
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	79.8 F	1.99	79.8 F	2.40
<i>Anchoa naso</i>	76.7	1.48	76.7	—
<i>Engraulis mordax</i>	60.1	0.45	59.7	1.70
<i>Engraulis ringens</i>	61.8	1.40	61.8	1.00
<i>Engraulis anchoita</i>	61.6	0.27	61.6	1.42
<i>Engraulis encrasicolus</i>	58.2	1.13	58.6	1.80
<i>Engraulis japonicus</i>	65.7	1.80	65.7	1.63
<i>Engraulis australis</i>	63.2	—	63.2	2.30

**CRECIMIENTO, MORTALIDAD Y EXPLOTACION
DE LOS ENGRAULIDAE, CON REFERENCIA ESPECIAL A LA
ANCHOVETA, *CETENGRAULIS MYSTICETUS*, Y EL COLORADO,
ANCHOA NASO, EN EL OCEANO PACIFICO ORIENTAL**

por

William H. Bayliff

EXTRACTO

Se reunieron y compararon los datos sobre el crecimiento y mortalidad correspondientes a *Cetengraulis mysticetus*, *Anchoa naso*, *Engraulis mordax*, *E. ringens*, *E. anchoita*, *E. encrasicolus*, *E. japonicus* y *E. australis*. Los estimativos de los coeficientes de la mortalidad natural, M , de *E. anchoita* y *Anchoa naso* se obtuvieron según la edad máxima de *E. anchoita* y según los datos de las otras especies. Se calculó para cada especie el rendimiento relativo por recluta a diferentes tasas de mortalidad por la pesca y a diferentes longitudes de entrada a la pesquería, empleándose lo que se considera que son los mejores estimativos y otros valores probables de K , una constante de crecimiento, y M . El rendimiento máximo por recluta se obtiene teóricamente a tasas muy altas de la mortalidad por la pesca con excepción de cuando la longitud a la entrada es baja en relación a la longitud asintótica. K y M pueden estar relacionadas positivamente a la temperatura y mutuamente, y si este es el caso a temperaturas más altas se necesitará un esfuerzo superior de pesca para obtener el rendimiento máximo por recluta. La aplicabilidad del enfoque a los datos rendimiento-por-recluta es discutido y se hacen sugerencias para otras investigaciones.

INTRODUCCION

En los últimos años se han realizado estudios comparativos sobre las tasas del crecimiento y la mortalidad de varias especies de peces (Beverton y Holt 1959; Holt 1960, 1962; Beverton 1963). Se ha indicado en estos estudios que los parámetros del crecimiento y la mortalidad y/o sus razones de la una a la otra son frecuentemente similares entre diferentes especies del mismo género o familia. Siendo tal el caso, cuando un estimativo de uno de estos parámetros no ha sido obtenido por métodos convencionales para una especie, puede ser posible estimarlo por medio de la comparación de los estimativos que son disponibles con referencia a otros miembros del género o familia. Estos estimativos, aunque imperfectos, pueden emplearse para determinar la condición aproximada de la especie con respecto al efecto que la pesca pueda ejercer sobre ella. Además, la comparación de los estimativos de diferentes especies de un género o familia mostrará cuales son anómalos, y puede conducir a la investigación sobre la exactitud de estos estimativos.

Las investigaciones de la Comisión Interamericana del Atún Tropical sobre los peces de carnada han sido principalmente con respecto a la anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, y el colorado, *Anchoa naso*. *Cetengraulis*

mysticetus ha sido relativamente bien estudiada en el Golfo de Panamá (Bayliff 1966), pero se conoce poco sobre la condición en lo referente al efecto de pesca de otras subpoblaciones de esta especie o de la *Anchoa naso*. Así que para poder evaluar su condición sería deseable hacer estudios comparativos sobre el crecimiento, mortalidad y explotación de ellas y de otras especies de engráulidos. Este informe también presenta nuevos datos sobre la historia natural de *Cetengraulis mysticetus* y *Anchoa naso* y algún análisis más avanzado sobre datos publicados previamente referentes a estas especies.

Se agradece a los Sres. Izadore Barrett, Thomas P. Calkins y James Joseph por poner a la disposición datos inéditos sobre *Cetengraulis mysticetus* y *Anchoa naso*, y al Sr. Christopher T. Psaropulos por su ayuda en los programas del computador empleados en el análisis de los datos. Los Sres. Eric D. Forsbergh, Witold L. Klawe, Makoto P. Miyake y Panagiotis Papakyriazis, la Sra. Susan M. Egan y la Srta. Artemis Nianiara tradujeron algo de la literatura. Sugerencias útiles en el análisis de los datos fueron ofrecidas por los Dres. Alan R. Longhurst, Gerald J. Paulik y Milner B. Schaefer, y por los Sres. Izadore Barrett, James Joseph, Jerome J. Pella y Clifford L. Peterson.

MATERIALES Y METODOS

Este estudio está basado en datos publicados sobre *Cetengraulis mysticetus*, *Anchoa naso* y seis especies de *Engraulis*, además de algunos datos inéditos sobre las dos primeras especies. En la mayoría de los casos los parámetros del crecimiento y la mortalidad fueron calculados según los datos longitud-a-la-edad y composición-edad dados por los autores, en vez de usar los estimativos de los autores. De las ocho especies consideradas, el escritor del presente informe es familiar únicamente con *Cetengraulis mysticetus*, así que puede ser que haya errores en la interpretación de los datos publicados acerca de otras especies.

La mayoría de los cálculos fueron realizados en el computador CDC 3600 en la Universidad de California en San Diego. Se utilizaron los siguientes programas con este propósito:

- parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy—BCG I (Abramson 1963) y BCG II (Abramson 1964);
- coeficiente de la mortalidad total—Analysis of a Catch Curve Program (Paulik 1964);
- regresión y correlación—Weighted Linear Regression for Two Variables (Paulik y Gales 1965);
- rendimiento relativo por recluta—CIAT B01 (Psaropulos 1966).

ESTIMACION DE LOS PARAMETROS**Edad y crecimiento**

El crecimiento de los peces ha sido expresado matemáticamente por medio de un número de ecuaciones, habiéndose empleado más ampliamente la de von Bertalanffy (Beverton y Holt 1957):

$$l_t = l_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (1)$$

en la que

l_t = longitud a tiempo t ,

l_∞ = longitud asintótica,

K = constante de crecimiento, y

t_0 = tiempo teórico después del nacimiento al que $l_t = 0$.

Esta curva ofrece un buen ajuste a la mayoría de los datos disponibles sobre el crecimiento de la anchoveta, y por lo tanto se emplea en este análisis. Las curvas fueron ajustadas a los datos en la mayoría de los casos por medio del método de Tomlinson y Abramson (1961), utilizando los programas de cómputo BCG I (Abramson 1963) y BCG II (Abramson 1964). Los datos de longitud correspondientes a cada grupo de edad fueron ponderados igualmente cuando se ajustaron las curvas. Esto fue necesario en la mayoría de los casos cuando se trabajaba con datos obtenidos según la literatura, ya que los datos sobre las cantidades de peces en cada grupo de edad comúnmente no se daban. Todas las longitudes se dan en milímetros, y los estimativos de K y t_0 son indicados sobre una base anual.

Cetengraulis mysticetus

Los datos para el análisis de la edad y el crecimiento de *Cetengraulis mysticetus* se compendian en la Tabla 1. Los peces fueron medidos de "la distancia entre la punta del hocico y el extremo del área plateada en el pedúnculo caudal" (Howard y Landa 1958). La edad y el crecimiento fueron determinados por los modos de progresión, expresados por las longitudes promedio de los peces de modos respectivos, a intervalos mensuales. La validez de este método ha sido parcialmente verificada por los retornos de marcas (Bayliff 1964, 1966).

Barrett y Howard (1961) no intentaron describir la edad y el crecimiento de los peces muestreados en la Bahía de Almejas debido a la dificultad en interpretar los polígonos frecuencia-longitud, siendo aparentemente este el resultado del desove sobre un periodo aproximado de 6 meses. Sin embargo, para el estudio actual se han combinado los datos de todos los años (1951-1959) y se describe la edad y el crecimiento. Se cree que a pesar del posible error en este procedimiento los datos pueden utilizarse para el estudio actual. Los datos frecuencia-longitud de la Bahía de

Almejas se compendian en la Tabla 2 y la Figura 1. Tres recolecciones con un total de 110 peces, tomados en Colombia en 1959 y 1960, pero que no fueron empleados por Barrett y Howard (1961), se han incluido también en este estudio.

En la Tabla 1 los datos del Golfo de Fonseca y los datos del Golfo de Panamá están divididos en dos grupos debido a diferencias bien marcadas en las tallas de los peces de la misma edad en años diferentes. Para el Golfo de Panamá, los valores representan los promedios ponderados de las longitudes medias correspondientes a cada año según la Tabla 3 de Howard y Landa (1958) y la Tabla 2 de Bayliff (1964). Para la Bahía de Almejas los valores son las longitudes medias en la Tabla 2 de este informe, mientras que para las otras áreas son las longitudes medias que se encuentran enumeradas en tablas apropiadas de Barrett y Howard (1961) y Bayliff (1963) para todos los años combinados (con datos adicionales de Colombia, anteriormente mencionados, y correcciones de algunos errores menores).

Las edades en meses fueron asignadas a los peces de acuerdo a la pauta aparente de crecimiento y el conocimiento que fue disponible con respecto al tiempo del desove. Luego se ajustaron las curvas de von Bertalanffy a los datos, utilizando (1) todos los datos disponibles y (2) únicamente aquellos promedios basados por lo menos en 30 peces. Se decidió emplear las curvas basadas en todos los datos disponibles, debido a que la combinación del crecimiento estacional en el Golfo de Panamá, además de los pocos peces disponibles mayores de 25 meses, resultó en estimaciones inferiores de la longitud asintótica cuando los grupos con menos de 30 peces fueron omitidos. Por la misma razón, se asignaron ponderaciones iguales a cada grupo con el fin de hacer el cálculo de una curva dada, como se indicó anteriormente.

No fue posible ajustar una curva de von Bertalanffy a los datos provenientes de la Bahía de Banderas por el método de Tomlinson y Abramson (1961), así que l_{∞} y K fueron estimados por medio del método de Walford (1946). (Con este método K es el valor absoluto del logaritmo natural de la pendiente de la línea equivalente a la línea de arriba en la Figura 4 de Walford).

Los estimativos de l_{∞} y K de cada grupo se presentan en la Tabla 1. Se cree que el conocimiento esquemático de cuando ocurre el desove en la mayoría de las áreas y la escasez de los datos frecuencia-longitud referente a los peces más pequeños hacen que la validez de los estimativos de t_0 sea dudosa, así que son omitidos de la tabla. Este parámetro no se emplea en este informe, de modo que la omisión no tiene consecuencia alguna.

Anchoa naso

Los datos para el análisis de la edad y el crecimiento de *Anchoa naso* fueron provistos por Joseph (1963) y por medio de datos inéditos. Se

emplean las longitudes standard de los peces. Los datos consisten en longitudes modales (no medias) en meses consecutivos de peces que se consideran pertenecen a los mismos grupos de edad (Tabla 3). Los estimativos de l_{∞} y K fueron obtenidos según estos datos por medio de los métodos de Walford (1946) y Díaz (1963). Se asignó un valor de 0 a t_0 , ya que no se conoce la edad de los peces. Los estimativos, y las longitudes calculadas de estos valores para las edades de 1 a 24 meses, se presentan en la Tabla 4.

Engraulis mordax

Los datos sobre la edad y el crecimiento de *Engraulis mordax* se compendian en la Tabla 5. Se emplean las longitudes standard de los peces (Clark y Phillips 1952). Las edades fueron determinadas según el examen de las escamas. Las edades enumeradas por Clark y Phillips (1952) fueron reducidas en 1 año para hacerlas consistentes con el sistema usado en las otras dos referencias.

Engraulis ringens

Los datos sobre la edad y el crecimiento de *Engraulis ringens* se compendian en la Tabla 6. Las mediciones fueron tomadas de "la longitud total extrema (con los lóbulos de la aleta caudal cerrados)" (Saetersdal y Valdivia 1964). La edad y el crecimiento fueron deducidos según la progresión de los grupos modales en las muestras frecuencia-longitud en meses consecutivos y en el conocimiento de la época de desove (Saetersdal y Valdivia 1964: Figura 14; Simpson y Buzeta 1967: Figura 16).

Engraulis anchoita

Los datos sobre la edad y el crecimiento de *Engraulis anchoita* se compendian en la Tabla 7. La edad y el crecimiento fueron deducidos según la progresión de los grupos modales en las muestras frecuencia-longitud.

Engraulis encrasicolus

Los datos sobre la edad y el crecimiento de *Engraulis encrasicolus* se compendian en la Tabla 8. Los tipos de mediciones empleados, si se conocen, se dan en esta tabla. La edad y el crecimiento fueron deducidos según la progresión de los grupos modales en las muestras frecuencia-longitud y del examen de las escamas y los otolitos. (La media de l_{∞} en la tabla está basada en la longitud standard, de horquilla, total y desconocida. Sin embargo, el error resultante de este método es relativamente pequeño, ya que en el análisis subsiguiente se usará la media de l_{∞} únicamente para el cálculo de las razones de la longitud a la entrada de la pesquería, a la longitud asintótica. Se dispone solamente de estimativos muy aproximados del primero y se cree que el error al hacer la estimación del último es considerable).

Engraulis japonicus

Los datos de la edad y el crecimiento de *Engraulis japonicus* se compendian en la Tabla 9. Los peces fueron medidos "por la longitud del cuerpo (de la distancia del hocico hasta el extremo posterior del pedúnculo caudal, coincidiendo aproximadamente con la terminación del hypural)" (Hayashi y Kondo 1957). La edad y el crecimiento fueron deducidos según la progresión de los grupos modales en las muestras frecuencia-longitud en meses consecutivos y del examen de las escamas.

Engraulis australis

Los datos sobre la edad y el crecimiento de *Engraulis australis* son provistos por Blackburn (1950). Las edades fueron determinadas según el examen de las escamas. Estos datos se ajustan bastante mal a la ecuación del crecimiento de von Bertalanffy, así que no se emplean en este estudio.

Coefficiente de la mortalidad total

Chapman y Robson (1960) obtuvieron las fórmulas para estimar el coeficiente de la mortalidad total de una población de peces según los datos de la composición de edad obtenidos de muestras tomadas en un solo año. Para que esta formulación sea válida es necesario que (1) todos los peces que sobrepasan cierta edad sean igualmente vulnerables al equipo de muestreo, (2) la tasa de mortalidad sea la misma para peces de todos los grupos de edad que sobrepasen esa edad, (3) las tasas de mortalidad sean constantes de temporada a temporada, y (4) el reclutamiento sea constante de temporada a temporada. Cuando las edades de todos los peces en la muestra son conocidas se estima el coeficiente de la mortalidad total por

$$Z = -\ln \frac{T}{n + T - 1}, \quad (2a)$$

y cuando algunos grupos de edad se combinan se estima por

$$Z = -\ln \frac{T}{n - m + T} \quad (2b)$$

donde

Z = coeficiente de la mortalidad total, y

m = número de peces en las muestras mayores que a la edad K' , el grupo de edad más viejo por el cual se pueden distinguir todos aquellos peces pertenecientes a otros grupos de edad.

T y n , a su vez, se obtienen según las fórmulas:

$$T = N_1 + 2N_2 + 3N_3 + \dots + K'N_{K'} + (K' + 1)m \quad (3)$$

$$n = N_0 + N_1 + N_2 + \dots + N_{K'} + m \quad (4)$$

en donde

$N_0, N_1, N_2, \dots, N_{K'}$ = número de peces en las muestras de una sola temporada de grupos de edad que son totalmente vulnerables al equipo de muestreo pero no están incluidos en m , siendo N_0 el número de peces en el más joven de estos grupos de edad.

Este método fue empleado para estimar los coeficientes de la mortalidad total de *Cetengraulis mysticetus*, *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus*, *E. japonicus* y *E. australis*. El nivel del 5 por ciento de probabilidad fue usado para las pruebas del Ji-cuadrado para determinar las edades a las que los peces eran totalmente disponibles y/o vulnerables a la pesquería. Los estimativos de Z se consideran aproximaciones, ya que probablemente no se satisfacen las suposiciones en muchos casos.

Cetengraulis mysticetus

Los datos para el análisis de la mortalidad de *Cetengraulis mysticetus* se compendian en la Tabla 10. Los datos del Golfo de Fonseca y los datos del Golfo de Panamá fueron divididos cada uno en dos grupos debido a diferencias bien marcadas en las tallas de los peces de la misma edad en años diferentes. Se les asignó la edad a los peces por medio de su distribución frecuencia-longitud, y únicamente se pueden distinguir dos o tres grupos de edad por este método, a pesar de que pueden encontrarse grupos de peces de más edad. Consecuentemente, es necesario usar la Fórmula (2b) para estos datos.

Se emplean únicamente los datos de los meses para los cuales las muestras no incluyen peces juveniles con el fin de estimar el coeficiente de la mortalidad total, ya que los peces juveniles tienen un modo diferente de vida (Bayliff 1964), y los adultos y juveniles no pueden ser muestreados en proporciones representativas por el mismo equipo. En el Golfo de Panamá los peces crecen rápidamente durante los pocos primeros meses de vida, y luego el crecimiento casi se detiene por varios meses antes del desove. La historia natural de esta especie en otras áreas es aparentemente la misma a este respecto. Se considera que los peces son adultos el primer mes de su primer año de vida en el que no son apreciablemente pequeños en comparación a los muestreados en los tres meses sucesivos. Con excepción de los peces de la Bahía de Banderas, ellos alcanzan este altiplano solo cuando tienen aproximadamente 120 mm. Bayliff (1966) sacó en conclusión que los cuatro requerimientos enumerados anteriormente eran lo suficientemente apropiados para los peces del Golfo de Panamá, así que la Fórmula (2b) podía emplearse para estimar el coeficiente de la mortalidad total. Por falta de evidencia a lo contrario se presume que los datos de muestreo correspondientes a las otras áreas pueden también utilizarse con este propósito.

Anchoa naso

El coeficiente de mortalidad total correspondiente a *Anchoa naso* fue

estimado por el método de Beverton y Holt (1956), usando

$$Z = \frac{K(l_{\infty} - \bar{l})}{\bar{l} - l'} \quad (5)$$

donde

l' = "longitud más pequeña de los peces que están representados enteramente en las muestras", y

\bar{l} = "longitud promedio computada de l' ascendente".

Los peces que miden 45 mm o más fueron considerados totalmente reclutados en la pesquería. Como los pescados fueron medidos hasta el milímetro más cercano, se le asignó a l' un valor de 44.5. Los datos de Joseph (1963), además de otros datos inéditos correspondientes a julio de 1961 y de julio a diciembre de 1964, fueron usados para calcular \bar{l} (Tabla 11). Esto se realizó por

$$\bar{l} = \frac{\sum_{j=1}^{12} \left[\sum_{i=1}^{n_j} l_{ij}/n_j \right]}{12} \quad (6)$$

donde

l_{ij} = longitud del pez i muestreado en el mes j de cualquier año, y

n_j = número de peces de 45 mm o más largos en las muestras del mes j de todos los años.

Esto da un valor de 61.9 mm para \bar{l} . El empleo de este valor en la Fórmula (5) con los estimativos de K y l_{∞} en la Tabla 3 obtenidos por el método de Walford y por el método de Díaz provee los estimativos de Z de 1.04 y 1.02, respectivamente. Estos estimativos se cree que son demasiado bajos debido a que en algunos meses únicamente se muestrearon peces grandes (Joseph 1963: Figuras 2, 3 y 4). Esto se debe probablemente a las diferencias que existen en la disponibilidad y/o vulnerabilidad de los peces de diferentes tallas en épocas diferentes. Para obtener un estimativo razonable de Z por este método probablemente sería necesario tener los datos de muchos otros meses.

Engraulis

Los datos sobre los coeficientes de la mortalidad total para *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus* y *E. australis* se compendian en las Tablas 12, 13 y 14. Se empleó la Fórmula (2a) para estimar Z para cada una de estas especies, ya que los investigadores no indicaron que ninguno de los grupos

de edad estaba combinado. Beverton (1963) dio un estimativo de 0.90 para Z correspondiente a *E. mordax*, el cuál es considerablemente inferior a todos aquellos obtenidos en este estudio con excepción de uno. Esto puede haber sido el resultado de que él hubiese empleado en sus cálculos lo que es juzgado en este informe como grupos de edad reclutados incompletamente. Schaefer (1967b) estimó que el valor de Z de *E. ringens* es 2.00, mientras para *E. japonicus* Asami (1962) estimó que este parámetro era 3.01. No se dispone de ningunos datos de la composición de edad para estimar Z referente a *E. anchoita*.

Edad máxima

Para *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus*, *E. japonicus* y *E. australis* se asume que la edad máxima, T_{max} , sea alcanzada a fines del año al que pertenece el grupo de edad más viejo muestreado para determinar el coeficiente de la mortalidad total. Para *E. japonicus*, por ejemplo, se muestrearon peces de 0+ y 1+ años (Asami 1962), así que se presume que T_{max} sea de 2 años. Para *Cetengraulis mysticetus* los valores de T_{max} (en años) fueron obtenidos según las edades máximas indicadas en la Tabla 1. No se ha encontrado ningún método para determinar la edad de *Anchoa naso*, así que no se conoce la T_{max} . Saetersdal y Valdivia (1964) dicen que la T_{max} de *Engraulis ringens* es cerca de 2 años, Sanchez (1966) dice que "no parece que exceda los 3 años de edad", y Simpson y Buzeta (1967) dicen que es de 3 a 4 años. En este informe se supone que la T_{max} sea a los 3 años. Como se ha recibido información (Fuster de Plaza sin fecha) de *E. anchoita* hasta de 4 años de edad, se supone que la T_{max} sea a los 4^{1/2} años. Se cree que estos estimativos sean mínimos por lo menos en algunos casos, ya que parece que a los peces más viejos se les ha asignado edades inferiores, al menos cuando la edad es determinada según los datos frecuencia-longitud. El sesgo de acuerdo al empleo de los datos frecuencia-longitud presumiblemente varía entre y dentro de las especies, depende de la cantidad de datos disponibles y de la discreción de los modos. Por ejemplo, se cree que para *Cetengraulis mysticetus* fueron reconocidos tres grupos de edad únicamente para los peces del Golfo de Panamá debido a que las muestras de esta área eran más amplias y porque la temporada de desove es probablemente más corta allí que en la mayoría de las otras áreas.

Relación existente entre el coeficiente de la mortalidad total y la edad máxima

De acuerdo a Beverton (1963: Figura 4), la relación entre Z y $1/T_{max}$ es expresada por una línea recta que pasa a través del origen. Esto es eventual basados en las suposiciones convenidas de la Fórmula (2) y por una cantidad adecuada de peces de cada especie que han sido muestreados para determinar la T_{max} . No se satisfacen estos requerimientos para los datos de los engráulidos, pero se cree que son convenientes como para

hacer que la relación sea de alguna utilidad. Según esta relación y los estimativos de T_{max} para *Engraulis anchoita* puede hacerse un estimativo de Z para esta especie. En la Tabla 15 y en la Figura 2 se indican estimativos de $1/T_{max}$ y Z correspondientes a seis especies para las cuales se dispone de estimativos de ambos parámetros. Estos valores son promedios de los estimativos de $1/T_{max}$ y Z dados en las Tablas 10, 12, 13 y 14 y en el texto. En la Figura 2 se presenta una línea de mínimos cuadrados ajustada a los estimativos de $1/T_{max}$ y Z y que pasa a través del origen. Según la ecuación de la línea y del estimativo de 0.222 para $1/T_{max}$ de *E. anchoita*, se estima que Z para esta especie es aproximadamente 1.42.

Relación existente entre el coeficiente de mortalidad natural y el crecimiento

Taylor (1958a, 1958b, 1959, 1960) empleó estimativos de K para cuatro especies de peces y moluscos con el fin de estimar su lapso de vida, $A_{0.95}$, que él definió como el tiempo requerido para alcanzar $0.95l_{\infty}$. En su estudio de 1959 declaró que M , el coeficiente de la mortalidad natural, está funcionalmente relacionado a K dentro de las especies. Beverton y Holt (1959) y Beverton (1963) han relacionado también M a K , tanto dentro de las especies como entre las especies, pero no insinuaron la existencia de una relación funcional. Los estimativos de K y M para seis especies de *Engraulidae* se indican en la Tabla 16, con el fin de examinar las relaciones que existen dentro de estos parámetros para esta familia.

Los valores de K son las medias de los estimativos dados en las Tablas 2, 5, 6, 7, 8 y 9. Algunos de los estimativos de l_{∞} correspondientes a *Engraulis mordax* y *E. japonicus* son mucho más altos que las longitudes máximas observadas, y los estimativos correspondientes a K son bajos. A causa de que se cree que estos estimativos no son dignos de confianza, todos los estimativos de K de estas dos especies para las cuales los estimativos correspondientes de l_{∞} son superiores a los 200 mm no se emplearon para calcular las medias. Asimismo, el estimativo de 7.66 de K para *E. encrasicholus* no se empleó al calcular la media de K para esta especie.

Los estimativos de M correspondientes a *Engraulis ringens* y *E. japonicus* son provistos por Schaefer (1967b) y Asami (1962), respectivamente. Con respecto a *E. mordax*, *E. anchoita* y *E. encrasicholus* se supone que el coeficiente de la mortalidad de pesca, F , es pequeño relativo a M , así que se utilizan los estimativos de Z de la Tabla 15 y del texto. Para *E. encrasicholus* puede que esta suposición no sea válida; sin embargo, debe señalarse que la captura de esta especie ha aumentado considerablemente en los últimos años (Demir 1965), mientras que la mayoría de los datos utilizados para estimar a Z fueron obtenidos con anterioridad a 1960. Para *Cetengraulis mysticetus* el estimativo de 2.11 dado por Bayliff (1966) se emplea para M en el Golfo de Panamá correspondiente a 1961-1963, mientras que

los estimativos de Z para el Golfo de Panamá en 1951-1960 y para las otras áreas se usan para M , habiéndose asumido que F ha sido insignificante.

La relación de M a K se indica en la Figura 3. En contraste con los hallazgos de Beverton y Holt (1959) y Beverton (1963), el alcance de los estimativos de M es relativamente limitado. Sin embargo, esto no es sorprendente ya que cinco de los seis puntos en el gráfico representan un género, *Engraulis*. Como los estimativos de M están cerca el uno del otro, el valor de M para *Anchoa naso* es probablemente casi el mismo que el de las otras especies. Por lo tanto el valor 1.66, la media de los estimativos correspondientes a las seis especies en la Tabla 16, es empleada para *Anchoa naso*.

Longitud de entrada en la pesquería

La longitud media de *Cetengraulis mysticetus* es cerca de 50 mm cuando entra a la pesquería de los peces de carnada para el atún (Bayliff 1964) y aproximadamente 115 mm cuando entra a la pesquería efectuada con redes de cerco del Golfo de Panamá. La *Anchoa naso* entra en la pesquería de la carnada para el atún a una longitud media de cerca de 45 mm (Joseph 1963). *Engraulis mordax* entra a la pesquería comercial y de carnada viva en su primer año de vida, a una longitud promedio de aproximadamente 112 mm, pero no es reclutada completamente hasta por lo menos su tercer año de vida (Tabla 12), cuando su longitud promedio es por ahí de 138 mm. *E. ringens* entra en la pesquería a la edad de por ahí meses, cuando su longitud es aproximadamente 90 mm. Se “pesca más intensivamente entre los 6-9 meses de edad y después de los 15 meses de edad que entre los 9-15 meses” (Boerema *et al* 1965). Los peces de los grupos de primavera y otoño de *E. anchoita* entran en la pesquería cuando tienen cerca de 95 y 87 mm en longitud, respectivamente (Fuster de Plaza sin fecha). La longitud mínima de *E. encrasicolus* capturada en varias pesquerías tiene un alcance de 50 a 110 mm (Demir 1965). Los longitudes promedio de entrada en la pesquería son presumiblemente ligeramente superiores. Hayashi (1967) dice, “Generalmente los datos de la composición de longitud presentan tres modos, (i) postlarvas cerca de 25 mm pescadas generalmente por barcos rederos, (ii) inmaduros cerca de 6-8 cm de longitud corporal por *patti-ami*, e (iii) adultos sobre 10 cm en longitud corporal, pescados con redes de cerco de dos barcos”.

RESULTADOS

Rendimiento por recluta

Beverton (1963) ha indicado que el rendimiento relativo por recluta a varias intensidades pesqueras puede expresarse por

$$Y/R = \frac{F}{F + M} \sum_{n=0}^3 \left[\frac{U_n (1 - l_c/l_\infty)^n}{1 + \frac{nK}{M} (1 - \frac{F}{F + M})} \right] \tag{7}$$

o

$$\frac{Y/R}{Y/R_{1.0}} = \frac{E \sum_{n=0}^3 \left[\frac{U_n(1 - l_c/l_\infty)^n}{1 + \frac{nK}{M}(1 - E)} \right]}{E \sum_{n=0}^3 U_n(1 - l_c/l_\infty)^n} \quad (8)$$

donde

- Y/R = rendimiento por recluta en peso,
 $Y/R_{1.0}$ = rendimiento por recluta en peso a $E = 1.0$,
 $E = F/F + M$,
 l_c = longitud promedio de entrada a la pesquería, y
 $U_n = 1, -3, 3$ y -1 para $n = 0, 1, 2$ y 3 , respectivamente.

La Fórmula (7) da los estimativos de los rendimientos relativos por recluta de varios valores seleccionados de F , mientras que la Fórmula (8) da los estimativos del rendimiento por recluta de varios valores de E relativos a aquel en $E = 1.0$ (i.e. $F = \infty$). Estas ecuaciones están basadas en el modelo bien conocido rendimiento-por-recluta de Beverton y Holt (1957), y las suposiciones son las mismas. Estas suposiciones, y hasta que punto son realizadas en cuando a los datos de las anchoas, se discuten en la última parte de este informe.

Los pesos de los peces se supone que sean proporcionales al cubo de sus longitudes, pero ya que no existe una constante de proporcionalidad en la Fórmula (7) los valores calculados para los rendimientos por recluta son sin dimensión. Sin embargo, esto no tiene consecuencia alguna ya que los rendimientos actuales no pueden ser pronosticados a menos que el número de reclutas sea conocido.

Los datos empleados para estimar los rendimientos relativos por recluta se indican en las Tablas 17 y 18. En el primer análisis (Tabla 17) se supuso que los estimativos de K eran correctos y se utilizaron tres valores de prueba de M . Los estimativos de K y los mejores estimativos (valores intermedios) de M son según las Tablas 4 y 16 y del texto. La distribución de los estimativos de M para *Cetengraulis mysticetus*, *Engraulis mordax* y *E. encrasicolus* (Tablas 10, 12 y 13) parece que sea simétrica, así que se supuso que era normal. Las desviaciones standard de estos estimativos se calculó que eran 0.50, 0.50 y 0.51, respectivamente. La distribución de los estimativos de M para las otras cuatro especies se supuso también que era normal y se consideró que las desviaciones standard eran 0.50. Los valores altos y bajos de M correspondientes a *Cetengraulis mysticetus*, *Anchoa naso*, *Engraulis mordax*, *E. anchoita*, *E. encrasicolus* y *E. japonicus* en la Tabla 17 representan los mejores estimativos de M con dos desviaciones standard negativas y positivas, representando así aproximadamente el 95 por ciento del límite de confianza de M si la distribución de

sus estimativos es normal y el método de estimación es insesgado. El valor de M para *E. ringens* representa el mejor estimativo menos una desviación standard, en vez de dos, ya que sería ridículo un valor de 0 para M .

Los valores de la longitud promedio l_c , al entrar en la pesquería para *Cetengraulis mysticetus*, *Anchoa naso*, *Engraulis japonicus* y *E. anchoita* se obtuvieron según la información provista en la sección anterior. Los tres valores de l_c para *E. mordax* representan las longitudes medias a la edad de 0, 1 y 2 años, respectivamente. Para *E. ringens* los valores de l_c representan las longitudes modales a los 6, 9, 12 y 15 meses. Los tres valores de l_c correspondientes a *E. encrasicholus* cubren el alcance aproximado de la longitud a la entrada en las varias pesquerías. Los valores de l_∞ son las medias de las Tablas 1, 4, 5, 6, 7, 8 y 9. Los estimativos que exceden 200 mm referentes a *E. mordax* y *E. japonicus* no fueron incluidos al calcular las medias.

Los resultados de estos cálculos se indican en las Figuras 4 y 5 y en las últimas tres columnas de la Tabla 17. Los recuadros a la izquierda de las figuras son equivalentes a la Figura 17.18.1 de Beverton y Holt (1957) con excepción de que no se dan los valores a las ordenadas. (La ausencia de estos valores es el resultado de la falta de una constante de proporcionalidad en la Fórmula (7), como se discutió anteriormente). Las tres líneas dentro de cada uno de estos recuadros pueden compararse la una a la otra para determinar el rendimiento relativo por recluta de acuerdo con las distintas tasas de M , pero las líneas en recuadros diferentes no son comparables. Los recuadros a la derecha de las figuras equivalen a la Figura 8 de Beverton (1963) con excepción de que los datos para una sola especie se incluyen en cada recuadro. En la tabla la E_{max} denota el valor de E que produce el valor más alto de $(Y/R)/(Y/R_{1,0})$, y la columna contigua enumera estos valores. F_{max} en la última columna indica el valor de F que corresponde a E_{max} .

Para *Cetengraulis mysticetus*, de acuerdo a este enfoque, únicamente a una intensidad pesquera muy fuerte sería probable que el rendimiento por recluta sea reducido. La reducción sería considerable con un valor de l_c de 50 mm, pero insignificante con un valor de l_c de 115 mm. Bayliff (1966) llegó a la misma conclusión al emplear el mismo enfoque y el equivalente de un valor de l_c de 115 mm, pero con un método diferente de cómputo. Estimó que el valor promedio de F durante la temporada de 1960 era cerca de 0.3.

Las conclusiones referentes a *Anchoa naso* son esencialmente las mismas. Con el mejor estimativo de M , 1.66, el rendimiento máximo por recluta es obtenido con valores de F de 6.6 o 9.4, dependiendo de cual de los dos estimativos de crecimiento de la Tabla 4, es empleado. Aunque no se dispone de medidas del esfuerzo de pesca o del coeficiente de capturabilidad (la porción de la población pescada por una unidad de esfuerzo)

se cree que es muy improbable que estos valores de F puedan ser alcanzados, y aún si F fuera infinito la reducción en el rendimiento por recluta sería únicamente por ahí del 5 o 10 por ciento.

Se muestran aproximadamente los mismos resultados en relación a las otras especies. Para *Engraulis mordax* los datos indican que bajo todas las condiciones que han sido analizadas el rendimiento por recluta será más alto a F_{∞} . Así que aún al valor más bajo de l_c , 111.7 mm, la tasa de pérdida de la biomasa por mortalidad natural es superior que la ganancia de la biomasa por crecimiento. Se observará en las otras especies, con excepción de *E. anchoita*, que K y el mejor estimativo de M son de un modo general iguales, pero para *E. mordax* y *E. anchoita* K es inferior aún al valor más bajo de los tres valores de prueba de M . Beverton y Holt (1959) y Beverton (1963) han señalado que la razón de K a M tiende a ser casi la misma para diferentes especies del mismo grupo taxonómico y modo de vida, así que no es improbable que los estimativos de K y/o M de *E. mordax* y *E. anchoita* estén errados. (Como los estimativos de M de estas dos especies son casi iguales que los de las otras tres especies de *Engraulis* en la Tabla 16 y Figura 3, se cree más probable que los estimativos de K estén errados).

Los valores de F_{max} correspondientes a los mejores estimativos de M son 2.6 o superiores en cada caso con excepción de cuatro, y para cada uno de éstos el valor de l_c/l_{∞} es inferior a 0.5. Así que el esfuerzo de pesca que pueda producir el rendimiento máximo por recluta puede ser probablemente excedido cuando l_c es bajo. El valor de l_c/l_{∞} es de 0.766 para *Cetengraulis mysticetus*, ya que la pesca de estas especies como carnada de atún se ha casi terminado, y por ahí de 0.6 para la *Anchoa naso*, y es improbable que para una u otra pesquería fuera factible reducir el valor de l_c . Por lo tanto no parece que el esfuerzo de pesca que produciría el rendimiento máximo por recluta pueda ser superado por cualquiera de estas especies.

En relación al segundo análisis (Tabla 18) se supuso que los estimativos de M eran correctos y se emplearon tres valores de prueba de K . Los estimativos de M y los mejores estimativos (valores intermedios) de K son de las Tablas 4 y 16 y según el texto. Parece que las distribuciones de K no son normales, de manera que para *Cetengraulis mysticetus*, *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus* y *E. japonicus* los estimativos más altos y bajos de K fueron empleados para los otros dos valores de prueba, mientras que para las otras especies se emplearon los mejores estimativos de K por la mitad y doblemente. Los mismos valores de l_c/l_{∞} utilizados en los cálculos anteriores fueron empleados con estos datos. Los datos correspondientes al análisis se presentan en la Tabla 18. Los resultados de los cálculos se indican en las Figuras 6 y 7 y en las últimas tres columnas de la Tabla 18. Los recuadros a la izquierda de las figuras son equivalentes a la Figura 17.22 de Beverton y Holt (1957), con excepción de que no se dan los valores

de las ordenadas. Las tres líneas dentro de cada uno de estos recuadros pueden compararse la una a la otra para determinar el rendimiento relativo por recluta de acuerdo con las distintas tasas de K , pero las líneas en recuadros diferentes no son comparables. Los recuadros a la derecha de las figuras son equivalentes a la Figura 8 de Beverton (1963) con excepción de que solamente se incluyen los datos de una sola especie en cada recuadro. La comparación de los datos en la Tabla 18 con los de la Tabla 17 indica que los altos valores de K producen de manera general los mismos resultados que los valores bajos de M , y *viceversa*. Los valores de F_{max} son muy altos con excepción de algunos casos en donde l_c/l_∞ es inferior a 0.5. Por lo tanto no parece probable de nuevo que el esfuerzo de pesca que producirá el rendimiento máximo por recluta sea superado ya sea por *Cetengraulis mysticetus* o *Anchoa naso*.

Relaciones que existen entre la temperatura, K y M

Taylor (1958a, 1959, 1960, 1962) ha mostrado relaciones intraespecíficas positivas entre el log K y la temperatura para cuatro especies de peces y moluscos. Comparaciones similares fueron realizadas con respecto a *Cetengraulis mysticetus*, *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus* y *E. japonicus*. Los mismos valores de K que fueron empleados en la Tabla 16 se utilizaron para este análisis. Los datos de temperatura se presentan en la Tabla 19. El análisis de la correlación momento-producto fue realizado con respecto a cada especie, con el siguiente resultado:

Especie	Coefficiente de correlación	Grados de libertad	Probabilidad
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	-0.085	9	> 0.10
<i>Engraulis mordax</i>	0.708	19	< 0.001
<i>E. encrasicolus</i>	0.053	12	> 0.10
<i>E. japonicus</i>	-0.226	9	> 0.10

Por lo tanto hay una relación significativa al nivel del 10 por ciento únicamente para *Engraulis mordax*.

La relación entre el log M y la temperatura fue también investigada, utilizando los datos de *Cetengraulis mysticetus*, *Engraulis mordax*, *E. encrasicolus* y *E. australis*. Los mismos valores de M que fueron empleados en la Tabla 16 se utilizaron en este análisis. Los datos de temperatura se indican en la Tabla 19. El análisis de la correlación momento-producto fue realizado para cada especie, con el siguiente resultado:

Especie	Coefficiente de correlación	Grados de libertad	Probabilidad
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	0.498	9	> 0.10
<i>Engraulis mordax</i>	0.035	30	> 0.10
<i>E. encrasicolus</i>	0.594	5	> 0.10
<i>E. australis</i>	0.173	2	> 0.10

Así que la relación no es significativa al nivel del 10 por ciento para ninguna de ellas.

Taylor (1958a, 1958b, 1959, 1960) y Beverton y Holt (1959) han demostrado relaciones positivas intraespecíficas entre M y K . Se examinaron las relaciones entre estos dos parámetros para los Engraulidae, utilizando los mismos estimativos de K y M empleados en la Tabla 16. El análisis de la correlación momento-producto fue ejecutado para cada especie, con el siguiente resultado:

Especie	Coefficiente de correlación	Grados de libertad	Probabilidad
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	0.059	9	> 0.10
<i>Engraulis mordax</i>	0.386	19	< 0.10
<i>E. encrasicolus</i>	0.242	3	> 0.10

Por lo tanto la relación es significativa al nivel del 10 por ciento únicamente para *Engraulis mordax*.

Además es interesante examinar las relaciones interespecíficas que existen entre K y la temperatura, M y la temperatura, y M y K . Relaciones positivas interespecíficas entre M y K han sido demostradas por Beverton y Holt (1959) y Beverton (1963). Los datos pertinentes a este análisis se compendian en la Tabla 20. Para las comparaciones de K contra la temperatura para una especie dada, se emplearon los datos de temperatura únicamente para aquellos grupos en los que se podía disponer de estimativos útiles de K para calcular la temperatura media respecto a esa especie. Lo mismo es verdad para hacer las comparaciones de M contra la temperatura. Por esto es que las temperaturas difieren para la misma especie en la tabla. La correlación momento-producto fue calculada para estos parámetros, con el siguiente resultado:

Comparación	Coefficiente de correlación	Grados de libertad	Probabilidad
log K contra temperatura	0.556	5	> 0.10
log M contra temperatura	0.503	5	> 0.10
M contra K	0.383	4	> 0.10

Así que la relación no es significativa al nivel del 10 por ciento para ninguna de estas especies.

A pesar del fracaso en la mayoría de los casos de poder demostrar las relaciones entre K y la temperatura, M y la temperatura, y M y K , se cree posible que existen tales relaciones intra- e interespecíficas, especialmente desde que ha sido demostrado que existen para otras especies. Si este es el caso la razón de M a K puede permanecer casi constante a diferentes temperaturas. Si la razón es constante el mismo valor de E sería requerido para obtener el rendimiento máximo por recluta a cualquier temperatura, pero los valores más altos de F se necesitarían a temperaturas

más altas. Por ejemplo, si a una temperatura baja K y M fueran cada una de 1.0 y E_{max} fuera 0.67, entonces F_{max} sería 2.0. Si a una temperatura más alta K y M fueran cada una 1.5, F tendría que aumentarse a 3.0 para mantener E_{max} a 0.67 y para continuar obteniendo el rendimiento máximo por recluta.

En general, tanto dentro de las especies como entre especies similares, si K y M son más altos a temperaturas más altas, y las razones de K a M son aproximadamente constantes a temperaturas diferentes, entonces a temperaturas más altas se necesitarían valores más altos de F para obtener el rendimiento máximo por recluta.

DISCUSION

La validez de las conclusiones en el capítulo anterior depende en si el enfoque rendimiento-por-recluta es aplicable a las especies consideradas y si los datos son suficientemente precisos para ser empleados con este propósito.

En el enfoque rendimiento-por-recluta se supone que el crecimiento y la mortalidad no están afectadas por el tamaño poblacional. Si ha de ser útil para pronosticar los rendimientos relativos (según se distingue de los rendimientos por recluta) que serían producidos por medio de varias combinaciones del esfuerzo de pesca y de la edad de entrada en la pesquería, es además necesario que el reclutamiento no sea afectado por el tamaño poblacional y que el stock no esté sujeto a ser desalojado por competidores cuando es reducido por la pesca.

El tamaño poblacional, dentro de la amplitud observada durante 1951-1962 en el Golfo de Panamá, tiene aparentemente poco o ningún efecto sobre el crecimiento de *Cetengraulis mysticetus* (Bayliff 1964). El tamaño poblacional de *Engraulis mordax* aumentó tremendamente de 1951 a 1959 (Murphy 1966), pero aparentemente ha tenido poco o ningún efecto en su crecimiento (Tabla 5). Los datos sobre la relación que existe entre el crecimiento y el tamaño poblacional respecto a las otras especies no pudo encontrarse. Entre las sardinias, *Sardina*, *Sardinops* y *Sardinella*, que tienen un modo de vida similar al de la mayoría de las anchoas, se ha informado tal relación únicamente para dos especies de *Sardinops* (Holt 1960), y no parece que tenga un gran efecto en uno u otro caso. Consecuentemente parece improbable que el crecimiento de otras especies de anchoas sea grandemente afectado por el tamaño poblacional. Sin embargo, no se dispone de datos utilizables sobre el efecto que pueda tener la mortalidad sobre el tamaño poblacional o sobre la posibilidad de desalojamiento a causa de competidores, así que no hay seguridad de que el enfoque rendimiento-por-recluta sea aplicable a estas especies.

Es evidente que si F es infinito y que la edad de entrada en la pesquería

es inferior a la edad del primer desove, entonces el reclutamiento sería eliminado y no habría rendimiento en los años siguientes. Asimismo, los valores muy altos de F reducirían el reclutamiento y el rendimiento subsiguiente. Por lo tanto el enfoque rendimiento-por-recluta no sería útil para predecir los rendimientos cuando los valores de F son muy altos en relación a aquellos valores inferiores de F . Consecuentemente, aunque las Tablas 17 y 19 indican que el rendimiento máximo por recluta puede obtenerse en la mayoría de los casos cuando los valores de F son muy altos, no sería deseable pescar a estas intensidades, aún si fuera económicamente factible hacerlo. Sin embargo, en la mayoría de los casos el rendimiento por recluta solo ligeramente inferior al máximo podría obtenerse con valores de F por ahí de 1 a 3, y éstos quizás no tendrían un efecto apreciable en el reclutamiento.

La fórmula empleada para los cálculos en este informe está basada en las suposiciones siguientes: (1) el crecimiento en longitud se ajusta a la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy y el exponente en la relación peso-longitud es 3; (2) F es 0 para los peces inferiores a l_c y constante para los peces mayores a l_c ; (3) M es constante para peces superiores al valor de prueba más bajo de l_c . A pesar de que estas suposiciones tal vez esten casi colmadas en cuanto a algunas especies, este no es el caso de los engráulidos para los que se dispone de suficiente conocimiento (Boerema *et al* 1965; Bayliff 1966). Consecuentemente un método más detallado de cómputo, tal como el de Paulik y Bayliff (1967), es altamente deseable. En la mayoría de los casos esto requeriría más datos de los disponibles actualmente.

Con un amplio alcance de valores de K y M se llega aproximadamente a las mismas conclusiones con respecto al esfuerzo pesquero requerido para obtener el rendimiento máximo por recluta. No obstante sería deseable hacer estos estimativos tan precisos como fuera posible con el fin de estudiar las relaciones intra- e interespecíficas de esos dos parámetros el uno al otro y a otros parámetros, tal como los de la temperatura y el tamaño poblacional. Actualmente los datos son insatisfactorios, o casi así, para este propósito.

Es posible que el enfoque rendimiento-por-recluta no sea aplicable a algunos o todos los engráulidos, así que es necesario obtener datos para emplear en otros enfoques. El modelo logístico de Schaefer (1967a) es especialmente importante, para el cual se requieren datos de la captura y de la captura por unidad de esfuerzo. Además es necesario estudiar el ambiente de estas especies para emplearlo posiblemente en otros enfoques de este problema.

A pesar de las limitaciones, se cree que los cálculos tales como los presentados en este informe puedan ser útiles para evaluar la condición con respecto a la pesca de especies para las cuales relativamente se dispone

de pocos datos. Además, los resultados de tales estudios pueden ser convenientes para planear una investigación adicional sobre estas especies. Para *Cetengraulis mysticetus* y *Anchoa naso* los resultados indican que no es probable que el esfuerzo de pesca que produce el rendimiento máximo por recluta será superado a las longitudes actuales de entrada en la pesquería. Consecuentemente, debe determinarse hasta que punto el enfoque rendimiento-por-recluta es aplicable a estas especies y se deben recolectar datos para la aplicación del enfoque logístico y de otros enfoques.

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA

- Abramson, N. J. 1963. Computer programs for fisheries problems. Amer. Fish. Soc., Trans., **92**(3): 310.
- . 1964. Von Bertalanffy growth curve—II. Calif. Dept. Fish Game, unpublished manuscript: 3 p.
- Anonymous. 1944. World atlas of sea surface temperatures, second edition—1944. U. S. Navy Hydrographic Office, H. O. 225.
- . 1956. Surface water temperatures at tide stations, Pacific Coast, North and South America and Pacific Ocean Islands. U. S. Coast Geod. Survey, Spec. Publ., 280, 5th edition: iii + 74 p.
- . 1962. Surface water temperature and salinity, Pacific Coast, North and South America and Pacific Ocean Islands. *Ibid.*, Publ., 31-3, 1st edition: iii + 71 p.
- Asami, T. 1962. Studies on the Japanese anchovy, *Engraulis japonica* (Houttuyn), along the coast of the Nankai region of Japan. Nankai Reg. Fish. Res. Lab., Rep., 16: 1-55.
- , and M. Hanaoka. 1957. On the variation of vertebral number of iwashi, with special reference to its possibility of being a clue for testing difference of races or of environmental conditions during their development. *Ibid.*, 5: 59-73.
- Barrett, I., and G. V. Howard. 1961. Studies of the age, growth, sexual maturity and spawning of populations of anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) of the coast of the eastern tropical Pacific Ocean [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., **5**(2): 113-216.
- Bayliff, W. H. 1963. Observations on the life history and identity of intraspecific groups of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in Montijo Bay and Chiriqui Province, Panama [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., **8**(3): 167-197.
- . 1964. Some aspects of the age and growth of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama [in English and Spanish]. *Ibid.*, **9**(1): 1-51.
- . 1966. Population dynamics of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama, as determined by tagging experiments [in English and Spanish]. *Ibid.*, **11**(4): 173-352.
- Berg, L. S., L. S. Bogdanov, N. I. Kozhin, and T. S. Rass (editors). 1949. Promslovye Ryby SSSR. Opisaniya Ryb (Commercial Fishes of the USSR. Description of the Fishes). Pishchepromizdat: 787 p.

- Beverton, R. J. H. 1963. Maturation, growth and mortality of clupeid and engraulid stocks in relation to fishing. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, Rapp. P.-V. Réun., 154: 44-67.
- , and S. J. Holt. 1956. A review of methods for estimating mortality rates in exploited fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. *Ibid.*, **140**(1): 67-83.
- , and ———. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Minis. Agri. Fish. Food, Fish. Inves., Ser. 2, 19: 533 p.
- , and ———. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics. Ciba Foundation Colloquia on Ageing, 5: 142-180.
- Blackburn, M. 1950. A biological study of the anchovy, *Engraulis australis* (White), in Australian waters. Austral. Jour. Mar. Fresh. Res., **1**(1): 3-84.
- Boerema, L. K., G. Saetersdal, I. Tsukayama, J. E. Valdivia, and B. Alegre. 1965. Report on the effects of fishing on the Peruvian stock of anchovy. FAO Fish. Tech. Paper, 55: iii + 44 p.
- Chapman, D. G., and D. S. Robson. 1960. The analysis of a catch curve. Biometrics, **16**(3): 354-368.
- Clark, F. N., and J. B. Phillips. 1952. The northern anchovy (*Engraulis mordax mordax*) in the California fishery. Calif. Fish Game, **38**(2): 189-207.
- Demir, N. 1965. Synopsis of biological data on anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus) 1758 (Mediterranean and adjacent seas). FAO Fish. Synop., 26, Rev. 1.
- Díaz, E. L. 1963. An increment technique for estimating growth parameters of tropical tunas, as applied to yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., **8**(7): 381-415.
- Fage, L. 1920. Engraulidae, Clupeidae. Report on the Danish Oceanographical Expeditions 1908-1910 to the Mediterranean and Adjacent Seas. No. 6, Vol. 2 (Biology), A.9: 140 p.
- Furnestin, J. 1943. Note préliminaire sur l'anchois. (*Engraulis encrasicolus* L.) du Golfe de Gascogne. Off. Sci. Tech. Pêch. Marit., Rev. Trav., **13**(1-4): 197-209.
- Fuster de Plaza, M. L. no date. Algunos datos sobre la biología de la anchoita del sector Bonaerense. CARPAS/2/D. Tec. 12: 11 p.

- Hayashi, S. 1967. A note on the biology and fishery of the Japanese anchovy *Engraulis japonica* (Houttuyn): *in press*.
- , and K. Kondo. 1957. Growth of the Japanese anchovy—IV. Age determination with the use of scales. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., Bull., 17: 31-64.
- Holt, S. J. 1960. A preliminary comparative study of the growth, maturity and mortality of sardines. F. A. O., World Sci. Meeting Biol. Sard. Rel. Species, Proc., Vol. 2, Subject Synop. 2: 553-561.
- . 1962. The application of comparative population studies to fisheries biology—an exploration: p. 49-71. *In* E. D. Le Cren and M. W. Holgate, The Exploitation of Natural Animal Populations, John Wiley and Sons, Inc., New York: xiv + 399 p.
- Howard, G. V., and A. Landa. 1958. A study of the age, growth, sexual maturity, and spawning of the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) in the Gulf of Panama [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 2(9): 389-467.
- Joseph, J. 1963. Contributions to the biology of the engraulid *Anchoa naso* (Gilbert and Pierson, 1898) from Ecuadorian waters [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 8(1): 1-30.
- Kornilova, V. P. 1958. Sostyanie zapasa i perspektivy promysla azovskoi khamsy. (Condition of the Azov Sea anchovy stock and future possibility for its commercial fishery). Rybn. Khoz., 34(9): 9-14.
- Lee, J. Y., and C. Juge. 1965. Observations morphologiques et biologiques sur les anchois (*Engraulis encrassicholus*) du Golfe du Lion. Commn. Int. Explor. Scient. Mer Mediterr., Rapp. P.-V. Réunion, 18(2): 221-224.
- Maiorova, A. A. 1958. O sostyanii zapasov i perspektivakh promysla chernomorskoi khamsy. (On the condition of the Black Sea anchovy stock and future possibilities for its commercial fishery). Rybn. Khoz., 34(10): 17-20.
- , and N. I. Chugunova. 1954. Biologia, raspredelenie i otsenka zapasa chernomorskoi khamsy. (Biology, distribution, and evaluation of the stock of the Black Sea anchovy). Trudy Vses. Nauchno-Issled. Inst. Morsk. Ryb. Khoz. Okeanogr., 28: 5-33.
- Meek, A. 1916. The Migrations of Fish. Edward Arnold, London: xviii + 427 p.
- Miller, D. J., A. E. Daugherty, F. E. Felin, and J. MacGregor. 1955. Age and length composition of the northern anchovy catch off the coast of California in 1952-53 and 1953-54. Calif. Dept. Fish Game, Fish Bull., 101: 37-66.

- _____, and R. S. Wolf. 1958. Age and length composition of the northern anchovy catch off the coast of California in 1954-55, 1955-56, and 1956-57. Calif. Dept. Fish Game, Fish Bull., 106: 27-72.
- Murphy, G. I. 1966. Population biology of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). Calif. Acad. Sci., Proc., fourth series, 34(1): 1-84.
- Nikol'skii, G. V. 1954. Special Ichthyology, second edition. Gosudarstvennoe izdatel'stvo "Sovetskaya nauka," Moscow (translation for National Science Foundation and Smithsonian Institution, 1961: 538 p.)
- Padoan, P. 1963. Prime osservazioni sulle acciughe (*Engraulis encrasicolus* L.) catturate al largo delle foci del Po. Commn. Int. Explor. Scient. Mer Mediterr., Rapp. P.-V. Réun., 17(2): 327-332.
- Paulik, G. J. 1964. Analysis of a catch curve program. Fisheries Research Institute, University of Washington, unpublished: 5 p.
- _____, and W. H. Bayliff. 1967. A generalized computer program for the Ricker model of equilibrium yield per recruitment. Fish. Res. Bd. Canada, Jour., 24(2): 249-259.
- _____, and L. E. Gales. 1965. Weighted linear regression for two variables, IBM 709, Fortran II. Amer. Fish. Soc., Trans., 94(2): 196.
- Psaropoulos, C. T. (editor). 1966. Computer program manual. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Internal Rep., 1.
- Saetersdal, G., and J. E. Valdivia. 1964. Un estudio del crecimiento, tamaño y reclutamiento de la anchoveta (*Engraulis ringens* J.) basado en datos de frecuencia de longitud [in English and Spanish]. Inst. Inves. Recursos Marinos, Boletín, 1(4): 85-136.
- Sanchez R., J. E. 1966. General aspects of the biology and ecology of the anchovy (*Engraulis ringens*). Gulf Carib. Fish. Inst., Proc., 18: 84-93.
- Schaefer, M. B. 1967a. Fishery dynamics and present status of the yellowfin tuna population of the eastern Pacific Ocean [in English and Spanish]. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., 12(3): 87-136.
- _____. 1967b. Dynamics of the fishery for the anchoveta, *Engraulis ringens*, off Peru [in English and Spanish]. Inst. Mar Peru, Boletín: *in press*.
- Simpson, J. G., and R. Buzeta. 1967. El crecimiento y la edad de la anchoveta (*Engraulis ringens*, Jenyns) en Chile basado en estudios de frecuencia de longitud. Inst. Fomento Pesq., Boletín Cien., 3: 53 p.
- Stoyanov, S. 1961. S'toyanie na zapasa na chernomorskata khamsiya, lovena po b'lgarckoto kraibrezhie prez perioda 1952-1960 g. (Condition of the anchovy stock of the Black Sea fished near the Bulgarian coast during the period 1952-1960). Inst. Centr. Rech. Scient. Pisc. Pech. Varna, Bull., 1: 1-57.

- Svetovidov, A. N. 1964. Opređeliteli po faune SSSR, 86. Ryby Chernogo Morya. (Handbook of the fauna of the USSR, 86. Fishes of the Black Sea). Izdatel'stvo Nauka, Moscow: 550 p.
- Taylor, C. C. 1958a. Cod growth and temperature. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, Jour., **23**(3): 366-370.
- . 1958b. A note on Lee's phenomenon in Georges Bank haddock. Int. Comm. Northwest Atlan. Fish., Spec. Publ., 1: 243-251.
- . 1959. Temperature and growth — the Pacific razor clam. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, Jour., **25**(1): 93-101.
- . 1960. Temperature, growth, and mortality — the Pacific cockle. *Ibid.*, **26**(1): 117-124.
- . 1962. Growth equations with metabolic parameters. *Ibid.*, **27**(3): 270-286.
- Tomlinson, P. K., and N. J. Abramson. 1961. Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares, including tables of polynomials. Calif. Dept. Fish Game, Fish Bull., 116: 69 p.
- Tsukuda, T. 1938. On the surface temperature of the neighboring seas of Japan. Imp. Marine Observ., Kobe, Mem., 6: 239-257.
- Vidalis, E. 1949. Contribution in the biology of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in Greek waters. Hellen. Hydrobiol. Inst., Prakt., **3**(2): 41-70.
- Walford, L. A. 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. Biol. Bull., **90**(2): 141-147.
- Watanabe, K. 1958. Growth of the anchovy in the Japan Sea. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab., Ann. Rep., 4: 147-152.
- Yokota, T., and T. Asami. 1956. Progress report on the results of coordinated research on the iwashi resources, 1953. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.: 117 p.
- , and I. Furukawa. 1952. Studies on the stocks of the clupeoid fishes in Hyuganada. III. Note on the variation of the number of vertebrae and monthly growth rate of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* Temminck et Schlegel. Jap. Soc. Sci. Fish., Bull., **17**(7-8): 60-64.