Intergovernmental Oceanographic Commission

Workshop Report No. 44 - Supplement

IOC/FAO Workshop on Recruitment in Tropical Coastal Demersal Communities

Ciudad del Carmen, Campeche, Mexico, 21-25 April 1986

Submitted Papers

Unesco

IOC Workshop Reports

The Scientific Workshops of the Intergovernmental Oceanographic Commission are usually jointly sponsored with other intergovernmental or non-governmental bodies. In each case, by mutual agreement, one of the sponsoring bodies assumes responsibility for publication of the final report. Copies may be requested from the publishing bodies as listed below.

No.	Title	Publishing Body	Languages
1	CCOP-IOC, 1974, Metallogenesis, Hydrocarbons and Tectonic Patterns in Eastern Asia (Report of the IDOE Workshop on); Bangkok, Thailand 24-29 September 1973 UNDP (CCOP), 138 pp.	Office of the Project Manager UNDP/CCOP c/o ESCAP Sala Santitham Bangkok 2, Thailand	English
2	CICAR Ichthyoplankton Workshop, Mexico City, 16-27 July 1974 (Unesco Technical Paper in Marine Sciences, No. 20).	Division of Marine Sciences, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris; France	English (out of stock) Spanish (out of stock)
3	Report of the IOC/GFCM/ICSEM International Workshop on Marine Pollution in the Mediterranean, Monte Carlo, 9-14 September 1974.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Spanish (out of stock)
4	Report of the Workshop on the Phenomenon known as "El Niño", Guayaquil, Ecuador, 4-12 December 1974.	FAO Via delle Terme di Caracalla 00100 Rome, Italy	English (out of stock) Spanish (out of stock)
5	IDOE International Workshop on Marine Geology and Geophysics of the Caribbean Region and its Resources, Kingston, Jamaica, 17-22 February 1975.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English (out of stock) Spanish
6	Report of the CCOP/SOPAC-IOC IDOE International Workshop on Geology, Mineral Resources and Geophysics of the South Pacific, Suva, Fiji, 1-6 September 1975.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
7	Report of the Scientific Workshop to Initiate Planning for a Co-operative Investigation in the North and Central Western Indian Ocean, organized within the IDOE under the sponsorship of IOC/FAO (IOFC)/Unesco/EAC, Nairobi, Kenya, 25 March-2 April 1976.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Spanish Russian
8	Joint IOC/FAO (IPFC)/UNEP International Workshop on Marine Pollution in East Asian Waters, Penang, 7-13 April 1976.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English (out of stock)
9	IOC/CMG/SCOR Second International Workshop on Marine Geoscience, Mauritius, 9-13 August 1976.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Spanish Russian
10	IOC/WMO Second Workshop on Marine Pollution (Petroleum) Monitoring, Monaco, 14-18 June 1976.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Spanish (out of stock) Russian
11	Report of the IOC/FAO/UNEP International Workshop on Marine Pollution in the Caribbean and Adjacent Regions, Port of Spain Trinidad, 13-17 December 1976.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English Spanish (out of stock)
11 Suppl	Collected contributions of invited lecturers and authors to the IOC/FAO/UNEP International Workshop on Marine Pollution in the Caribbean and Adjacent Regions, Port of Spain, Trinidad, 13-17 December 1976.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English Spanish
12	Report of the IOCARIBE Interdisciplinary Workshop on Scientific Programmes in Support of Fisheries Projects, Fort-de-France, Martinique 28 November-2 December 1977	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Spanish
13	Report of the IOCARIBE Workshop on Environmental Geology of the Caribbean Coastal Area, Port of Spain, Trinidad, 16-18 January 1978.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English Spanish
14	IOC/FAO/WHO/UNEP International Workshop on Marine Pollution in the Gulf of Guinea and Adjacent Areas, Abidjan, Ivory Coast, 2-9 May 1978.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French
15	CPPS/FAO/IOC/UNEP International Workshop on Marine Pollution in the South-East Pacific, Santiago de Chile, 6-10 November 1978.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English (out of stock)
16	Workshop on the Western Pacific, Tokyo, 19-20 February 1979.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Russian
17	Joint IOC/WMO Workshop on Oceanographic Products and the IGOSS Data Processing and Services System (IDPSS), Moscow, 9-11 April 1979.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
17 Suppl.	Papers submitted to the Joint IOC/WMO Seminar on Oceanographic Products and the IGOSS Data Processing and Services System, Moscow, 2-6 April 1979.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
18	IOC/Unesco Workshop on Syllabus for Training Marine Technicians, Miami, 22-26 May 1978 (Unesco reports in marine sciences, No. 4)	Division of Marine Sciences, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English (out of stock) French Spanish (out of stock) Russian
19	IOC Workshop on Marine Science Syllabus for Secondary Schools, Llantwit Major, Wales, U.K., 5-9 June 1978 (Unesco reports in marine sciences, No. 5).	Division of Marine Sciences, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Spanish Russian Arabic
20	Second CCOP-IOC Workshop on IDOE Studies of East Asia Tectonics and Resources, Bandung, Indonesia, 17-21 October 1978.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
21	Second IDOE Symposium on Turbulence in the Ocean, Liège, Belgium, 7-18 May 1979.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Spanish Russian
22	Third IOC/WMO Workshop on Marine Pollution Monitoring, New Delhi, 11-15 February 1980.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Spanish Russian
23	WESTPAC Workshop on the Marine Geology and Geophysics of the North-West Pacific, Tokyo, 27-31 March 1980.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English Russian
24	WESTPAC Workshop on Coastal Transport of Pollutants, Tokyo, 27-31 March 1980.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English (out of stock)
25	Workshop on the Intercalibration of Sampling Procedures of the IOC/WMO UNEP Pilot Project on Monitoring Background Levels of Selected Pollutants in Open-Ocean Waters, Bermuda, 11-26 January 1980.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English (superseded by IOC Technical Series No. 22)
26	IOC Workshop on Coastal Area Management in the Caribbean Region, Mexico City, 24 September-5 October 1979.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English Spanish
27	CCOP/SOPAC-IOC Second International Workshop on Geology, Mineral Resources and Geophysics of the South Pacific, Nouméa, New Caledonia, 9-15 October 1980.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
28	FAO/IOC Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes Lima, 20 April-5 May 1980.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
29	WESTPAC Workshop on Marine biological methodology Tokyo, 9-14 February 1981.	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
30	International Workshop on Marine Pollution in the South-West Atlantic Montevideo, 10-14 November 1980.	IOC, Unesco Place de Fontenoy, 75700 Paris, France	English (out of stock) Spanish
31	Third International Workshop on Marine Geoscience Heidelberg, 19-24 July 1982	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Spanish
32	UNU/IOC/Unesco Workshop on International Co-operation in the Development of Marine Science and the Transfer of Technology in the context of the New Ocean Regime Paris, 27 September - 1 October 1982	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Spanish

CONT'D ON INSIDE OF BACK COVER

IOC WORKSHOP REPORT N° 44
Supplement
IOC-FAO WORKSHOP ON RECRUITMENT
IN TROPICAL COASTAL DEMERSAL COMMUNITIES
Ciudad del Carmen, Campeche, Mexico,
21-25 April 1986

A page bearing the following text and immediately preceding the Introduction was omitted in error:

The Intergovernmental Oceanographic Commission wishes to thank the Editors, Dr. Daniel Pauly of ICLARM, Manila, the Philippines, Dr. Alejandro Yañez Arancibia, ICML/UNAM, Mexico City, and Dr. Jorge Csirke, Department of Fisheries, FAO, Rome, for their assistance in preparing this Supplement.

Intergovernmental Oceanographic Commission

Workshop Report No. 44 - Supplement

IOC/FAO Workshop on Recruitment in Tropical Coastal Demersal Communities

Ciudad del Carmen, Campeche, Mexico, 21-25 April 1986

Submitted Papers

Unesco

INTRODUCTION

The 26 contributions in this Supplement to IOC Workshop Report No. 44 are edited versions of papers presented at the "IOC-FAO Workshop on Recruitment in Tropical Coastal Demersal Communities" held on 21-25 April 1986 in the Estación "El Carmen", Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad del Carmen, Campeche, México.

This Workshop was one of several held under the auspices of the IOC-FAO Programme of Ocean Science in Relation to Living Resources (OSLR), but it is the first to deal explicitly with recruitment in tropical demersal communities. As such, it complements the other activities within the International Recruitment Programme (IREP) under OSLR which has so far mainly concentrated on pelagic resources; e.g., the Sardine-Anchovy Recruitment Project (SARP).

During the first part of the Workshop, twenty-four invited contributors presented twenty-six orientation papers. These papers were subject to three levels of revision: (i) presentation and discussion at the Workshop; (ii) revision and editing of individual papers by Daniel Pauly, Alejandro Yañez-Arancibia and Jorge Csirke; and (iii) structuring of the Supplement by A. Yañez-Arancibia, D. Pauly and F. Robles. Of the twenty-six contributed papers, one did not prove suitable for publication, three were usable only as abstracts; fourteen accepted after major revisions, and nine required only minor changes. The abstracts are mostly English/Spanish. The papers are in the original language in which they were submitted.

The reader will not fail to notice that the contributions, although dealing with recruitment, include little of the fare commonly found in books devoted to the "recruitment problem", and that "stock-recruitment relationships" (i.e., plots of progeny biomass or number against that of their parent stock) are generally absent. This apparent lack has a number of causes: (i) it has become very difficult to "believe" in such univariate relationships since the reviews in IOC Workshop Report No. 28, 1981 edited by G. Sharp, and the contributions in FAO Fisheries Report No. 291, Volumes 1, 2 and 3, 1984, edited by J. Csirke and G. Sharp, became available; (ii) a large number of participants at the Workshop worked on fisheries in which the lack of long time-series of suitable data simply cut short any attempt to indulge in curve fitting exercises; and, (iii) this was not in the terms of reference of the Workshop which were:

- To evaluate reported cases of biotic interactions suggesting a "biotic control" of recruitment in tropical coastal demersal communities.

- To evaluate environmental factors suggesting a "physical control" of recruitment in these communities.

- To evaluate the role of "man-made perturbation" of the coastal environment in recruitment of tropical coastal demersal resources.

- To examine in detail length-based methods that have recently become available as to suitability to estimate vital statistics in tropical demersal communities, with emphasis on recruitment-related information.

- To suggest cost-effective ways by which juveniles can be sampled quantitatively in the inshore habitat (i.e., marshes, lagoon-estuarine environment, sea-grass beds, mangroves).

- To test whether the critical features of SARP-type components (daily age distribution of juveniles, batch fecundity and spawning frequency) are applicable to tropical coastal demersal fish.

- To identify analogues for comparative studies in tropical coastal demersal communities (i.e., identification of areas with comparable communities throughout the intertropical belt).

The editors believe that this Workshop was very useful, although it may not have met all the above-listed terms. What the Workshop certainly achieved was to present a convincing case for using, in tropical demersal communities, a variety of approaches to recruitment problems, ranging from basic correlation studies performed in an "exploratory mode" to multi-year studies integrating ecological and fishery aspects. Moreover, the Workshop produced a report (IOC Workshop Report No. 44) containing a number of useful recommendations of potential projects for studying recruitment in tropical demersal communities. These recommendations include the initiation of comparative studies of several types: (i) the relationship between environmental cycles and reproductive and recruitment dynamics of tropical penaeid shrimps; (ii) recruitment in soft-bottom communities, focussing on use or non-use of estuaries; and (iii) larval retention in hard-bottom (reef) systems. Other recommended studies included: analysis of available time-series data; study of the relationship between river discharge and biomass yield; studies of juvenile food specificity; studies of effects of gear and by-catch on recruitment; and, comparative studies of focal areas such as the western Atlantic coast from the Gulf of Mexico to northern Brazil.

Contributions in this volume are presented in three groups: (i) General Concepts, which are essentially an elaboration of the terms of reference for the Workshop; (ii) Area-Specific Studies; and (iii) Studies of Selected Species (Groups). The editors realize that this classification is somewhat arbitrary, and that a number of papers could have been as well classified in any of the other categories, but they hope the reader will bear with them: they had to pigeonhole things !

Finally, in the editors' names and on behalf of all other participants, they sincerely thank the Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México (ICML-UNAM) and the Secretaría de Pesca of México and its Instituto Nacional de la Pesca, for the excellent arrangements, facilities and hospitality provided at the Estación "El Carmen" for the development of the Workshop.

CONTENTS

Page

INTRODUCTION

SUBMITTED PAPERS

I. General Concepts/Conceptos Generales

PAULY, D. 3
Towards appropriate concepts and methodologies
for the study of recruitment in tropical demersal communities
Hacia conceptos apropiados y metodologías para el estudio de
reclutamiento en comunidades demersales tropicales

BAKUN, A. 15
Local retention of planktonic early life stages
in tropical reef bank demersal systems: the role of vertically
structured hydrodynamic processes
Retención local de los estados planctónicos en sistemas de
arrecifes/bancos tropicales demersales: el papel de los procesos
hidrodinámicos verticalmente estructurados

BOEHLERT, G.W. 33
An approach to recruitment research in insular
ecosystems
Sugerencias para investigar el reclutamiento en
ecosistemas de islas

DEEGAN, L.A. and J.W. DAY, Jr. 45
Coastal fishery habitat requirements
Requerimientos de habitat de pesquerías costeras

SOBERON-CHAVEZ, G., A. YAÑEZ-ARANCIBIA, P. SANCHEZ-GIL, 53
J.W. DAY Jr., y L.A. DEEGAN
Relaciones entre características físicas/biológicas
y reclutamiento en ecosistemas costeros tropicales
Relations between physical and biological characteristics
and recruitment in tropical coastal ecosystems

YAÑEZ-ARANCIBIA, A., A.L. LARA-DOMINGUEZ, A. AGUIRRE LEON and 73
S. DIAZ-RUIZ
Feeding ecology of tropical estuarine fishes in relation
to recruitment processes
Ecología de los hábitos alimenticios de peces estuarinos
tropicales y su relación con procesos de reclutamiento

Page

ARREGIN, F. y E. CHAVEZ 95
Influencia del reclutamiento sobre el rendimiento pesquero
Recruitment influence on the fisheries yield

ARREGIN, F. y E. CHAVEZ
Un método alternativo para la evaluación de poblaciones pesqueras (Sólo resúmen)
An alternative method for stock assessment (Abstract only)

II. Area - Specific Studies/Estudios de Areas Específicas

ALVAREZ-LEON, R. 107
Aspectos sobre el reclutamiento de los recursos demersales en las costas colombianas
Aspects on the recruitment of demersal resources off the coasts of Colombia

BAISRE, J.A. 123
Consideraciones sobre la estrategia reproductora y el reclutamiento en poblaciones de recursos pesqueros tropicales
Considerations on reproductive strategies and recruitment in populations of tropical fishery resources

CAMPOS, J. 135
Reclutamiento en recursos demersales de importancia comercial en Costa Rica : estudios preliminares
Recruitment to demersal resources of economic importance in Costa Rica : preliminary studies

CHAO, N.L., J.P. VIEIRA y L.R.R. BARBIERI 143
Lagoa dos Patos as a nursery ground for shore fishes off Southern Brazil
Laguna dos Patos como área de crianza para peces costeros frente al sur del Brasil

LIVINGSTON, R.J. 151
Ecological processes of recruitment in coastal epibenthic macrobiota
Procesos ecológicos de reclutamiento en macrobiota epibéntica costera

NAVALUNA, N.A. and D. PAULY 167
Seasonality in the recruitment of Philippine fishes as related to monsoon wind patterns
Estacionalidad en el reclutamiento de peces de Filipinas relacionado al patrón de vientos monsones

NOVOA, D.F. y F. CERVIGON 181
Resultados de los muestreos de fondo en el área estuarina del delta del Orinoco, Venezuela
Results of bottom sampling in the estuarine zone of the Orinoco delta, Venezuela

Page

PENCHASZADEH, P.E., J.J. SALAYA, R. MOLINET y O. DEFEO 203
Aspectos del reclutamiento en comunidades demersales en Golfo Triste, Venezuela
Aspects of the recruitment to the demersal communities of Gulf Triste, Venezuela

SANCHEZ-GIL, P. y A. YAÑEZ-ARANCIBIA 215
Discusión sobre relaciones de reclutamiento en sistemas lagunares estuarinos de los peces del sur del Golfo de México
A discussion on the relationships of recruitment in lagoon-estuarine systems in the southern Gulf of México

WILLIAMS, D. McB 229
Spacial and temporal scales of processes determining inter-annual variation in recruitment of fishes on the Great Barrier Reef : Some preliminary data
Escalas espaciales y temporales de procesos que determinan variaciones interanuales en reclutamiento de peces en la Gran Barrera Arrecifal : datos preliminares

III. Studies on Selected Species (Groups)
Estudios sobre especies (grupos) selectos

ROTHLISBERG, P., D. STAPLES and B.J. Hill 241
Factors affecting recruitment of penaeid prawns in tropical Australia
Factores que afectan el reclutamiento de camarones peneidos en Australia tropical

MACIAS-REGALADO, E. 249
Procesos de reclutamiento en camarones peneidos del Pacífico mexicano
Recruitment processes in penaeid shrimps from the Pacific coast of Mexico

GRACIA, A. y L.A. SOTO 257
Condiciones de reclutamiento de las poblaciones de camarones peneidos en un sistema lagunar-marino tropical : Laguna de Términos - Banco de Campeche
Aspects of the recruitment of the population of penaeid shrimps in a tropical lagoon-marine system : Términos Lagoon and Campeche Bank

TURNER, R.E. 267
Relationships between coastal wetland, climate and penaeid shrimp yields
Relaciones entre pantanos costeros, clíma y capturas de camarones peneidos

Page

PAULY, D. and J. INGLES 277
The relationships between shrimp yields and intertidal vegetation (mangroves) area : a reassessment
Las relaciones entre capturas de camarones y áreas de vegetación intermareal (manglares) : un nuevo enfoque

D'CROZ, L., J. del ROSARIO y R. HOLNESS 285
Contribución de nutrientes de un manglar de la Bahía de Panamá (Sólo resúmen)
Nutrient contribution by a mangrove in Panamá Bay (Abstract only)

LARA-DOMINGUEZ, A.L. y A. YAÑEZ-ARANCIBIA 287
Reclutamiento en bagres marinos tropicales
Recruitment in tropical sea catfish

MUSICK, J.A. 301
Seasonal recruitment of subtropical sharks off Chesapeake Bight, USA
Reclutamiento estacional de tiburones subtropicales a la Bahía de Chesapeake, EUA

AUTHOR INDEX 313

SPECIES INDEX 318

SUBMITTED PAPERS

TOWARDS APPROPRIATE CONCEPTS AND METHODOLOGIES FOR THE STUDY OF RECRUITMENT IN TROPICAL DEMERSAL COMMUNITIES

Daniel Pauly
International Center for Living Aquatic Resources Management
MCC Post Office Box 1501, Makati, Philippines

ABSTRACT: It is suggested that research on recruitment in tropical multispecies demersal communities will progress only if the emphasis on studying between year fluctuations of recruitment is abandoned (at least for the time being) and replaced by an emphasis on within-year fluctuations of and spacial differenece in recruitment. A research program based on these tenets is briefly outlined.

RESUMEN: Se sugiere que las investigaciones sobre reclutamiento en comunidades demersales tropicales multiespecíficas progresarán solo si el énfasis sobre los estudios de fluctuaciones interanuales de reclutamiento son abandonadas (al menos en este momento) y reemplazadas por un énfasis sobre fluctuaciones intra-anuales y diferencias erspaciales en reclutamiento. Se destaca brevemente un programa básico sobre este planteamiento.

* ICLARM, Contribution No. 283

1. INTRODUCTION

It is generally agreed among fisheries scientists that the "recruitment problem", with us since our science began one century ago, is still basically unsolved. Moreover, the classical approach in recruitment studies, formulated by Ricker (1954) and Beverton & Holt (1957) and further developed by Cushing (1973a,b), Harris (1975), Shepherd (1982) and others has clearly ceased to advance the field (see critical reviews in Sharp 1980, and Sharp & Csirke (1983).

The classical approach may be schematized as follows:

i) derive from first principles a set of mechanisms for the interaction of spawners and their progeny, and for density dependent and independent mortality of prerecruits,

ii) derive on equation expressing the mechanisms in (i) and a method for fitting the corresponding curve to available data points,

iii) obtain a series of annual spawning stock and recruitment estimates from a given well-documented single-species stock,

iv) estimate parameters of curve in (ii) from data in (iii) and draw inferences as needed to manage the fishery, or to formulate further hypotheses.

This scheme, representative of a large number of papers published to date, has two main drawbacks:

a) it implies, if often by default only, that spawning stock size is the major variable affecting recruitment

b) it uses 1 data point of recruitment (R) vs. spawning stock (S) per year.

The first of these two drawbacks can be corrected quite straightforwardly, e.g. by expansion of the usual plot of log (R/S) on S into a multiple regression in which the additional variables are factors hypothesized to affect recruitment independently, and in addition to spawning stock size (Ricker, 1975; p. 278-280, Csirke, 1980; Bakun et al., 1982).

The second drawback has been addressed by a number of recently developed methods which use within-year information. Examples of these approaches are provided by the work of Lasker and collaborators (Lasker, 1975; 1978; Methot, 1983, by Bakun, Parrish and collaborators (Parrish et al., 1981; Bakun & Parrish, 1982; Parrish et al. 1983) as well as by some recently developed length-based techniques (Pope et al. MS; Pauly & Tsukayama, 1983). Characteristical of most of these approaches - as well as for other recent ones based on time series analysis, is however, that they have been formulated for stocks either from high latitudes, or from upwelling areas. One of the few explicit attempts made to date to investigate stock- recruitment relationships in tropical fish concluded with the remark that "while the number of case history is limited, they tend to suggest that the reproductive dynamics of most tropical species are similar to those of temperate species (in that) most seem to have density-dependent reproductive curves" (see Murphy, 1982; p. 147).

This claim however, was challenged by Pitcher (1985) who noted dryly that "G.I. Murphy proves that density-dependent stock/recruitment relationships can be fitted just as unconvincingly to tropical as to temperate data".

It is apparent that many fishery scientists have now lost the faith in the ability of stock recruitment curves to predict more than the obvious. This meeting is however, not the place to rail about this.

Rather, we should look carefully at our terms of references and ask ourselves what our main questions (and hence methodologies) should be when we study recruitment in tropical demersal communities.

2. SOME SUGGESTED NEW AIMS FOR RESEARCH ON RECRUITMENT IN TROPICAL DEMERSAL COMMUNITIES.

One important characteristic of the recruitment studies discussed above is that they all rely on data which were collected over a long series of years. In fact, the length in relation to the longevity of the species considered of such series is the major determinant of their usefulness - see Ricker,1975 p. 277-278).

Hence these approaches, their theoretical underpinning and the practical research activities they usually generate (i. e. the "paradigm") have no relevance to most tropical demersal communities, where sufficiently long time series of catch, catch-per-effort, stock size, recruitment, etc are usually not available on a per species basis [the sole exception here might be the Gulf of Thailand demersal trawl fishery, from which some stock- recruitment information have been extracted using methods which some have considered dubious (see Murphy 1982, Garcia 1983 and Bayley 1984 vs. Pauly,1980b, 1982, 1984a)].

Thus, any new approach toward recruitment studies in tropical demersal communities, if it is to generate practical research activities in the near future, will have to be based on other phenomena than between year-variation of recruitment and associated parameters. I shall propose here that these phenomena should be (a) spacial difference in recruitment intensity and (b) within-year fluctuations of recruitment.

A number of interesting papers, covering various aspects of fishery biology have been recently published which emphasized steady-state models and which were either based on tropical communities, or drew examples from such communities (see e.g. Ursin (1982) for a general discussion of stability in marine ecosystems, Polovina 1984 for a discussion of ecosystem modelling based on a steady state assumption, and Whetherall et al. (in press) for a discussion of some new catch curve-related methods and their sensitivity to departures from steady state). Thus, a theoretical justification exists for looking at the other side of the stability vs variability dichotomy, and to remedy the imbalance noted by Ursin (1982), that "there is an extensive literature on variability, but not much on the fundamental stability of marine ecosystem".

I wish to suggest here that recruitment studies in tropical demersal communities, can be based on a stability assumption and still provide useful insights on factors affecting recruitment, the key "replacements concepts" being the comparative methods and the detailed analysis of seasonal cycles of recruitment.

Correspondingly, new aims suggested for recruitment studies in tropical demersal communities would be to obtain answers to the following series of interrelated questions (not ranked in order of their importance):

1. What are the factors which, given coastal areas with similar demersal communities, cause average annual recruitment to differ between

localities?

2. What are the factors which, given a community consisting of a number of guilds of similar species, cause the average annual recruitment of some species to be higher than that of others, apparently similar species?

3. What are the factors which cause recruitment to the single-species stocks composing a multispecies stock to fluctuate seasonally, and what are the causes for interspecific differences in these seasonal patterns?

4. What are the mechanism of egg and larval transport and/or retention which cause the species of a given stock, and the multispecies stock as a whole to maintain their integrity over time?

5. Where are the various prerecruits stages of the important species of a given multispecies stock prior to their recruitment to the stock?

6. Do the numbers of different life stages of prerecruit and recruits estimated from field studies in the course of the year correspond to independent estimates of average annual recruitment?

7. What quantitative impact does predation have on recruitment to tropical demersal communities?

It will be noted that these questions - some of which paraphrase our terms of reference have been, in part at least, already addressed by a number of studies.

Thus, for example question (1) has been addressed by Soberón-Chávez & Yáñez-Arancibia (1985) who identified river outflow and sediment load, area of coastal vegetation, tidal range and rain as major factors affecting recruitment to the demersal communities of the southern Gulf of Mexico, and by Turner (1977) who identified intertidal vegetation as a major factor related to penaeid shrimp yields and hence recruitment (see also Pauly & Ingles, this vol.).

Similarly, question (3) has been addressed by Johannes (1978) who identified the periodicity of onshore and offshore surface current as major factor in the reproduction and recruitment of tropical fishes (see also Pauly & Navaluna, 1983; Navaluna & Pauly, this vol.).

Other questions, such as for example (5) are relatively new, emerging from the first session of IOC-FAO Guiding Group of Experts on the Programme of Ocean Science in Relation to Living Resources (IOC-UNESCO-OSLR 1984), in which the marked spacial separation of the late larvae and juveniles from the adult stock was identified as a specific feature of tropical demersal communities.

This set of questions, although answerable with data other than time series covering several years, is related to phenomena which may vary between years and hence lead to recruitment variability. For example prerecruit mortality (addressed in question 7) will vary depending on predator biomass, which itself may be affected by fishing (Pauly, 1984a).

Similarly, for those species whose recruitment level can be shown to be dependent, say, on mangrove, answering question (6) should help assess quantitatively the deleterious effect of mangrove "development" on fish and shrimp resources in a fashion more convining than through the cross-correlational studies performed to date (see Pauly & Ingles, this vol.).

Departure from such cross-correlational studies, toward strictly quantitative analysis of "recruitment flow" through mangrove communities might indeed help toward untangling the complex web of opinions that is covering the issue of mangrove/fisheries interactions. An important conclusion reported in IOC-UNESCO-OSLR (1984) is that in tropical demersal communities, early life history, and hence recruitment studies cannot be based on eggs and larval surveys, the reasons being that "fish eggs of different species are inherently similar to each other and identification of eggs collected in plankton surveys, even when conducted in species-poor water, still involves problems; in areas where hundreds of similar species co-occur, attribution of eggs to their respective species becomes impossible. The consideration concerning eggs also applies (if to a lesser extent) to larvae. [Also], it should be mentioned that the rapid development time of eggs and larvae in tropical waters [...] implies a very high sampling frequency if quasi-synoptic coverage is to be attained."

This last point can be expressed more precisely by the equation

$$\log_{10} D = 7.1 + 0.608 \log_{10} \phi - 4.09 \log_{10} (T + 26) \qquad \ldots 1)$$

in which D is the mean development time in a batch of fertilized spherical marine eggs (in days), ϕ their diameter (in mm) and T the water temperature (in °C). This relationship, which is based on published egg development time (140 cases) in 84 different fish species and for temperatures ranging from -2 to 30°C (Pauly & Pullin, MS) suggests, for example, a development time of about 18 h for a 0.6 mm egg at 28.5 °C, as encountered e.g. in the Java Sea, Indonesia (Delsman, 1972).

This implies that methodologies for the quantitative study of recruitment in tropical demersal countries can begin - as is also done in most coral reef studies (see Munro & Williams, 1985) - with early juveniles at best (see also Fig. 1). From then on, however things are straightforward.

Thus, estimating number of newly metamorphosed juveniles (Juv. in Fig. 1) can be performed by direct sampling along beaches, and in mangroves and lagoons. Key points here are:

i) sampling must cover at least one annual cycle to capture seasonal cycles (see question 3 above);

ii) sampling must be quantitative and allow for extrapolating samples to larger areas, such as to allow inferences on the total number of prerecruits of a given offshore stock.

It should be mentioned here that researchers working on the coral reef fish communities have conducted a number of studies covering item (i); however item (ii) has rarely been attempted, not to mention the fact that fish recruitment studies in coral reefs are presently all influenced by the running controversy between those who believe recruitment to be highly variable, "lottery"-type process (Sale, 1978; 1980, 1982; Sale et al., 1980), those who believe that availability of habitat space limits recruitment to reefs (Smith 1977) and those who believe that fish settlement to reefs is limited by a generally insufficient number of recruits (Munro & Williams, 1985).

Estimating recruitment (R in Fig. 1) under equilibrium conditions is quite straightforward, and one of the various methods that can be used is presented here.

This approach is based on the relationship

$$R = B/(\text{biomass-per-recruit}) \qquad \ldots 2)$$

where B is the mean (equilibrium) biomass of a given single-species stock, for all ages ranging from t_r (age at recruitment) to t_{max} (age at exit from the stock, and which can be set equal to infinity for most purpose). The equation for estimating biomass-per-recruit (B/R), simplified from Beverton & Holt (1957) is, for $t_{max}=\infty$

$$B/R = W_\infty e^{-M(t_c-t_r)} \left(\frac{1}{Z} - \frac{3H}{Z+K} + \frac{3H}{Z+2K} - \frac{H}{Z+3K} \right) \qquad \ldots 3)$$

where $H = \exp[-K(t_c-t_o)]$
$Z = M + F$ = total mortality
M = natural mortality
F = fishing mortality (if any; otherwise F=0)
t_c = mean age at first capture by the fishing gear if any, otherwise, $t_c = t_r$
t_r = mean age at recruitment

and where W_∞, K and t_o are parameters of the von Bertalanffy equation for the single-species stock in question, as estimated e.g. from otolith studies and/or length-frequency analyses (see Gulland,1969; Pauly,1984b).

Another approach toward estimating mean annual recruitment is to perform a modified form of catch curve analysis, in which absolute numbers of fish in the population, by size (or age) group are computed with the smallest size (or age) group providing an estimate of mean recruitment. Straightforward methods are available by which length frequency samples obtained regularly (e.g. monthly) can be corrected for gear selection effects such that mean annual absolute numbers of fish per length class in a given population are obtained.

The size of the spawner pool in any given species (S in Fig. 1) can be estimated from

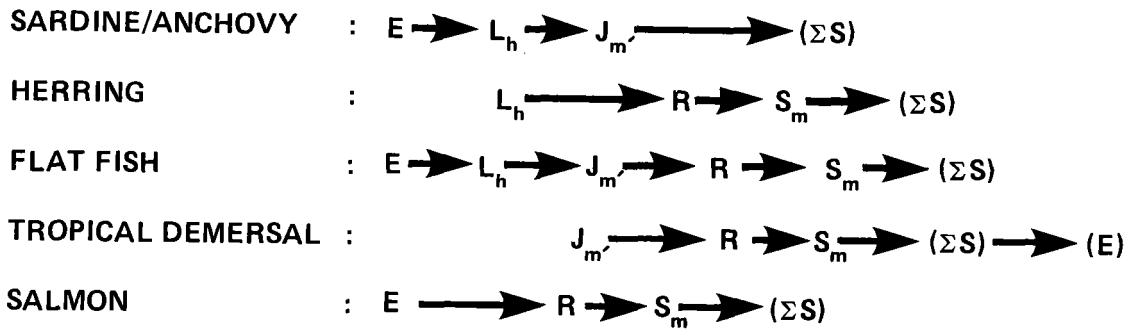
$$S = m.B \qquad \ldots 4)$$

where B is the mean annual biomass of the species in question. The fraction m can be estimated under equilibrium from

$$m = \frac{e^{-Z(t_m-t_c)} \left(\frac{1}{Z} - \frac{3H}{Z+K} + \frac{3G^2}{Z+2K} - \frac{G^3}{Z+3K} \right)}{\frac{1}{Z} - \frac{3H}{Z+K} + \frac{H}{Z+2K} - \frac{H}{Z+3K}} \qquad \ldots 5)$$

where $G = \exp[-K(t_m-t_o)]$, t_m the mean age at first maturity and where all other parameters are defined as in equation (3) above.

Estimates of mean standing stock, or biomass can, in tropical demersal communities be obtained using the swept-area method (Gulland,1969, 1979; Doubleday & Rivard,1981; Pauly, 1984b), or based on trophic considerations (Polovina,1984).



E = number of eggs spawned

L_h = number of newly hatched larvae

J_m' = number of newly metamorphosized juvenile

R = number of individuals entering, or being recruited, into the exploitable stock

S_m = number of (newly mature) fish entering the adult stock

ΣS = spawners pool (generating E)

Fig. 1. Sequence of life stages for which quantitative field observation is possible, for five different types of aquatic resources, and starting with earliest stage that can be sampled quantitatively. Note that in TROPICAL DEMERSAL (fishes), quantitative sampling is possible only from the early juveniles on (see text; from IOC-UNESCO-OSLR, 1984).

Egg production from the spawner pool (E in Fig. 1) appears at first sight easy to compute, i. e. as production of E times S times "fecundity". However, recent advances in the study of the spawning dynamics of clupeiods (Hunter & Goldberg,1980; Hunter & Leong,1981) suggest that traditional methods of fecundity studies (see e.g. Bagenal,1978) may strongly underestimate egg production.

Hence, a major area of research on tropical demersal fish could be the extension of the "egg production method" to selected demersal species, with the aim of reassessing fecundity estimates in such fishes. However, attention will also have to be given, in this context, to the potential effects of exploitation on the egg production of hermaphroditic fishes common among tropical demersal fishes (Breder & Rosen 1966, and contributions in Huntsman et al., 1982).

3. DISCUSSION

This brief review of method was intended to show that techniques are available which can be used to estimate key parameters for the "Tropical Demersal" in Fig. 1, and therefore that there are no good reasons for not initiating such investigation wherever suitable stocks occur.

Attempts to implement, at least for some key species, the research program outlined above seem rewarding both because their results are relevant to the OSLR Program and because of the parameters which this research program "forces" one to estimate en passant, namely biomasses, growth and mortality parameters.

These parameters are usually not studied by ecologists, although they are of great relevance to fisheries management. The approach proposed here thus should help toward integrating different lines of research into a coherent whole, and also allow for an optimum use of the disparate data sets usually available in the different wings of a given laboratory.

During a recent field work in Maqueda Bay, Western Samar, Central Philippines, I spoke with fishermen who had experienced a recent upsurge of "pakol" (i. e., Canthidermis maculatus) a triggerfish which, similar to Balistes capriscus in West Africa, became abundant when the associated fish fauna where reduced by overfishing. These fishermen, who devised an ingenious, new type of baited trap to exploit this new resource suggested it had been "sent by God" to replace the other depleted fish stocks. Additional evidence they provided for this view was that this fish is particularly tasty when skinned and sun dried.

I certainly was put on the spot, but didn't have, at the time a better explanation for the appearance of this fish. The research program outlined above on the recruitment of tropical demersal fishes may provide some answers to fishery biologists who are likewise put on the spot.

3. REFERENCES

Bagenal, T.B. (1978) Eggs and early larval history. Part I: Fecundity. In: Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Water, editor T. Bagenal, IBP Handbook No. 3, Blackwell Sci. Publ., Oxford, England: 166-178.

Bakun, A. & R.H. Parrish (1982) Turbulence, transport and pelagic fish in the California and Peru current systems. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 23: 99-112.

Bakun, A., J. Baeyer, D. Pauly, J.G. Pope & G.D. Sharp (1982) Ocean Science in Relation to Living Resources. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39(7): 1059-1070.

Bayley, P. (1984) Comments: prerecruit mortality in Gulf of Thailand shrimp stocks. Trans. Amer. Fish. Soc., 113(3): 403-404.

Beverton, R.J.H. & S.J. Holt (1957) On the dynamics of fish populations. U.K. Min. Agric.Fish. Invest. (Ser. 2), 19, 533 p.

Breder, C.M. Jr. & D.E. Rosen (1966) Modes of Reproduction in Fishes, T.F.H. Publ., Jersey City.

Csirke, J. (1980) Recruitment of the Peruvian anchovy and its dependance on the adult population. Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer., 164: 142-155.

Cushing, D. H. (1973a) Dependence of recruitment on parent stock. J. Fish. Res. Board Can., 30: 1965-1976.

Cushing, D. H. (1973b) The dependence of recruitment on parent stock in different groups of fishes. J. Cons. int. Explor. Mer, 33: 310-362.

Delsman, H. C. (1972) Fish eggs and larvae from the Java Sea. Linnaeus Press, Amsterdam, 420 p.

Doubleday, W.G. & D. Rivard (1981) Bottom trawl surveys. Can. Sp. Publ. Fish. Aquat. Sci., 58, 273p.

Garcia, S. (1983) The stock-recruitment relationship in shrimps: reality of artefacts and misinterpretations?. Océanogr. Trop., 18(1): 25-48.

Gulland, J. A. (1979) Report of the FAO/IOP workshop on the fishery resoures of the Western Indian Ocean South of the Equator. In: IOFC/DEV/79/45, FAO, Rome:

Gulland, J.A. (1969) Manual of methods for fish stock assessment. Part I. Fish population analysis. FAO Man. Fish. Sci. 4, Rome, 154 p.

Harris, J.G.K. (1975) The effect of density-dependent mortality on the shape of the stock and recruitment curve. J. Cons. int. Explor. Mer, 3(2): 144-149.

Hunter, J.R. & S.R. Goldberg (1980) Spawning incidence and batch fecundity in Northern anchovy. U.S. Fish. Bull., 78: 811-816.

Hunter, J.R. & R. Leong (1981) The spawning energetics of female northern anchovy Engraulis mordax. U.S. Fish. Bull., 79: 215-230.

Huntsman, G.R., W.R. Nicholson & W.W. Fox Jr. (1982) (eds.) The biological basis for reef fishery management. NOAA Tech. Memorandum NMFS-SEFC-80.

IOC-UNESCO-OSLR (1984) First session of the IOC-FAO Guiding Group of the Experts on the Programme on Ocean Science in Relation to Living Resources (OSLR). Paris, France, 16-20 July 1984. Report SC-85/WS/18:1-20. Annex I-VI.

Johannes, R.E. (1978) Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. Env. Biol. Fish., 3: 65-84.

Klima, E.F. (1976) An assessment of the fish stocks and fisheries of the Campeche Bank. WECAF Studies No. 5, FAO, Rome, 24 p.

Lasker, R. (1975) Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layer and successful first feeding. (U.S.) Fish. Bull., 73(3): 452-453.

Lasker, R. (1978) The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California current: identification of factors contributing to recruitment failures. Rapp. P.V. Réun. Counc. int. Explor. Mer, (173): 212-230.

Methot, R. D. Jr. (1983) Seasonal variation in survival of larval Northern anchovy, Engraulis mordax estimated from the age distribution of juveniles. (U.S.) Fish. Bull., 81(4):741-750.

Munro, J. L. & D. B. Williams (1985). Assessment and management of coral reef fisheries: biological, environmental and socioeconomic aspects. Proc. 5th Int. Coral Reef Symposium, Tahiti.

Murphy, G.I. (1982) Recruitment of tropical fishes. In: Theory and Management of tropical fisheries, editors D. Pauly and G. I. Murphy, ICLARM Proc. 9, Manila: 141-148.

Parrish, R.A., C.S. Nelson & A. Bakun (1981) Transport mechanisms and reproduction success of fishes in the California Current. Biol. Oceanogr., 1(2): 175-203.

Parrish, R.H., A. Bakun, D.M. Husby & C.S. Nelson (1983) Comparative climatology of selected environmental processes in relation to Eastern Boundary current pelagic fish reproduction. In: Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, editors G.D. Sharp and J. Csirke, FAO Fish. Rep. No. 291, Vol. 3, San José, Costa Rica, 18-29 April 1983: 731-777.

Pauly, D. (1980a) On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. int. Explor. Mer, 39(3): 175-192.

Pauly, D. (1980b) A new methodology for rapidly acquiring basic information on tropical fish stocks: growth, mortality and stock recruitment relationships. In: Proceedings of an International Workshop, Sept. 19-21 (1979), University of Rhode Island, International Center for Marine Resources Development, Kingston, R. I.: 154-172.

Pauly, D. (1982) Studying single-species dynamics in a multispecies context. In: Theory and Management of Tropical Fisheries, editors D. Pauly and G.I. Murphy, ICLARM Conf. Proc. 9, Manila, Philippines: 33-70.

Pauly, D. (1984a) Reply to comments on prerecruit mortality in Gulf of Thailand shrimp stocks. Trans. Amer. Fish. Soc., 113: 404-40.

Pauly, D. (1984b) Fish Population Dynamics in Tropical Waters: a manual for use with programmable calculators. ICLARM Studies and Reviews, 8, 325 p.

Pauly, D. (1985) A mechanism for the juvenile-to-adult transition in fishes. J. Cons. int. Explor. Mer, 41: 280-284.

Pauly, D. & N. David. (1980) An objective method for determining growth from length-frequency data. ICLARM Newslett., 3(3): 13-15.

Pauly, D. & J. Ingles (1981) Aspects of the growth and mortality of exploited coral reef fishes. In: Proc. of the 4th Int. Coral Reef Symposium, Manila, editors E. Gomez, C. E. Birkeland, R. W. Buddemeyer, R. E. Johannes, J. A. Marsh, Jr. and R. T. Tsuda, Vol. 1, Manila, Philippines: 89-98.

Pauly, D. & N.A. Navaluna (1983) Monsoon-induced seasonality in the recruitment of Philippine fishes. In: Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, editors G. D. Sharp and J. Csirke, FAO Fish. Rep. No. 291, Vol. 3, San José, Costa Rica 18-29 April 1983: 823-833.

Pauly, D. & R.S.V. Pullin. On the relationship between hatching time, size and temperature in marine fish eggs. Manuscript.

Pauly, D. & I. Tsukayama (1983) On the seasonal growth, monthly recruitment and monthly biomass of the Peruvian anchoveta from 1961 to 1979. In: Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, editors G. D. Sharp and J. Csirke, FAO Fish. Rep. No. 291, Vol. 3, San José, Costa Rica 18-29 April 1983: 987-1004.

Pitcher,T.J. (1985) Review of "Theory and Management of Tropical Fisheries. Edited by D. Pauly and G.I. Murphy." J. Fish. Biol., 30(2): 379-380.

Polovina, J. (1984) Model of a coral reef ecosystem. Part I: the ECOPATH model and its application to French Frigate School. Coral Reefs., 3: 1-11.

Pope, J.G., D. Pauly & N. David. ELEFAN III, a BASIC program for the detailed analysis of catch-at-length data using Virtual Population Analysis. Manuscript.

Ricker, W.E. (1954) Stock and recruitment. J. Fish. Res. Board. Can., 11: 559-623.

Ricker, W.E. (1975) Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can., (191), 382 p.

Sale, P.F. (1978) Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. Env. Biol. Fish., 3(1): 85-102.

Sale, P.F. (1980) Assemblages of fish on patch reefs - predictable or unpredictable? Env. Biol. Fish., 5(3): 243-249.

Sale, P.F. (1982) Stock-recruit relationships and regional coexistence in a lottery competitive system: a simulation study. Am. Nat., 120(20): 139-159.

Sale, P.F., P.J. Doherty & W.A. Douglas (1980) Juvenile recruitment strategies and the coexistence of territorial pomacentrid fishes. Bull. Mar. Sci., 30: 147-158.

Sharp, G.D. (Rapporteur) (1980) Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. Intergovernmental Oceanographic Commission, Workshop Report No. 28, UNESCO, Paris, 323 p.

Sharp, G.D. & J. Csirke (editors) Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, San José, Costa Rica, 18-19 April 1983, FAO Fish. Rep. No. 291 Vol. 1, 2 and 3.

Sheperd, J.G. (1982) A versatile new stock-recruitment relationship fisheries and the construction of sustainable yield curves. J. Cons. int. Explor. Mer, 40(1): 7-75.

Smith, C.L. (1977) Coral fish communities - order and chaos. Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp. Vol. 1: xxi-xii, Miami.

Soberón-Chavez, G. & A. Yáñez-Arancibia (1985) Control ecológico de los peces demersales: variabilidad ambiental de la zona costera y su influencia en la producción natural de los recursos pesqueros. In: Recursos pesqueros potenciales de México: la pesca acompañante del camarón, editor A. Yáñez-Arancibia, Prog. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nal de Pesca. UNAM, México D.F., Cap 9: 399-486.

Turner, R. (1977) Intertidal vegeration and commercial yields of penaeid shrimps. Trans. Amer. Fish. Soc., 106: 411-416.

Ursin, E. (1982) Stability and variability in the marine ecosystem. Dana 2: 51-67.

Wetherall, J.A., J.J. Polovina & S. Ralston. Estimating growth and mortality in steady-state fish stocks from length-frequency data. In: Length-Based Methods in Fisheries Research, editors D. Pauly and G.R. Morgan, ICLARM Conference Proceedings (in press).

LOCAL RETENTION OF PLANKTONIC EARLY LIFE STAGES IN TROPICAL REEF BANK DEMERSAL SYSTEMS: THE ROLE OF VERTICALLY-STRUCTURED HYDRODYNAMIC PROCESSES

Andrew Bakun
Pacific Fisheries Environmental Group Southwest Fisheries Center
National Marine Fisheries Service, NOAA
P.O. Box 831, Monterey, California 93942, USA

ABSTRACT: The question of the extent to which local tropical reef bank demersal fish populations may constitute open or closed systems with respect to recruitment is crucial to resource management as well as to scientific investigation of the causes of recruitment variability. Connotations of the almost universal commitment to extended periods of pelagic larval drift among coral reef fishes, as well as certain evidence of largely locally-based recruitment in these systems, are discussed. A variety of vertically-structured hydrodynamic processes, pertinent to the problem, are introduced. An observational focus on vertical structure in both biological and physical aspects is advocated as offering a means to circumvent extreme difficulties involved in applying conventional recruitment research methodologies to tropical systems. Interregional comparative studies may offer a particularly efficient avenue of inquiry. Important inputs from a broad range of marine scientific specialities are envisaged.

1. INTRODUCTION

The early life stages of fish species inhabiting oceanic reefs and banks are characterized by extended periods of planktonic drift, during which the mean ocean surface currents would tend to carry freely drifting offspring great distances from the local spawning habitats of their parents. This has led quite naturally to a perception of the effect of local spawning as being mainly a contribution to some larger regional-scale (or even ocean basin-scale) 'pool' of dispersing larvae from which recruitment to the various local populations occurs by random diffusion, or by direct advection by prevailing currents from upstream populations. This perception lends support to a view that fishery management on a local scale may be futile, or at least nonessential and locally unprofitable. However, various fragments of evidence that this may not always be the case are discussed below. It is arguable that this question of the spatial scale from which recruitment is ordinarily generated is in fact the most crucial aspect of the recruitment problem with respect to immediate utility of scientific results in improving management of human impacts on tropical oceanic demersal resources.

Recent studies in which coherent observational programs have been maintained over interyear time scales (e.g., Williams,1980 & this vol.; Victor,1983; Doherty, 1983) have suggested that even unexploited coral reef fish populations may not generally be in resource-limited or predation-controlled equilibrium, but rather that their population dynamics may be controlled principally, as in other types of studied fish stocks, by recruitment variability. In addition, synthesis of information obtained from artisinal fishermen as well as from scientific studies (Johannes,1978,1981), and computer simulations incorporating vertical migratory behavior (Doherty et al.,1985), have provided new hypotheses as to the role of larval drift in reproductive stategies of fishes associated with coral reef systems. The capacity of vertical migratory behavior to interact with vertical structure in the flow field to produce larval trajectories differing greatly from ambient flow patterns has been strikingly demonstrated with respect to prawn stocks of the Gulf of Carpenteria (Rothlisberg,1982; Rothlisberg et al.,1983).

2. WHY PELAGIC STAGES ?

The fact that marine organisms associated with oceanic islands and banks face a problem of conserving, rather than dispersing, their pelagic stages has been recognized for many years. Boden (1952) suggested that planktonic forms were maintained in the vicinity of Bermuda by convergences associated with an observed anticyclonic circulation pattern over the subsurface bank underlying the island group. Ehrlich (1975) cited evidence that species inhabiting the isolated oceanic island, Johnston Atoll, were not recruited from the Hawaiian Islands, the nearest upstream source, but had characteristics indicating endemic reproduction; this led him to remark on the "enormous losses" of reproductive products which must be borne by the local marine fauna. Johannes (1978) enumerates various adult reproductive behaviors apparently explicitly adapted to cause the reproductive products to be transported offshore where they would be most subject to such losses. Sale (1980) commented on the ubiquity of the pelagic reproductive mode, and noted that in only a single case has absence of a pelagic phase in the early life history of a coral reef fish been demonstrated. A typical length for the pelagic phase appears to be of the order of three to ten weeks (Brothers et al.,1983; Victor,1986).

It is possible that very large lagoons such as that of Enewetok Atoll, which appears to have a mean water residence time of the order of a month (Atkinson, Smith & Stroup,1981), could be important to local larval retention. However, reef lagoons of more common sizes appear to have such short flushing times (Leis,1982; Wolanski & Picard,1983) that retention of significant numbers of larvae through their entire pelegic phase is unlikely (Williams et al.,1984). Thus it seems improbable that retention of reproductive products in enclosed lagoons can be a primary basis for widespread reproductive adaptations.

This leads to an obvious question: Why does the pelagic mode of reproduction so dominate among fishes of these systems? This can be re-phrased: How have the fishes utilizing the pelagic mode of reproduction been able to compensate for the apparent overwhelming reproductive energy losses, so as to avoid having been replaced by fishes having more conservative evolutionary adaptations such as livebearing, continuous brooding of offspring, etc.? If we believe in evolution by natural selection, we must conclude that the prevalence of the pelagic mode is due to the fact that it has turned out to be more successful, on the long term at least, than any of the alternatives that could be developed.

Doherty, et al. (1985) cite Barlow's (1981) suggestion that dispersal is necessary to prevent extinctions in a situation where an uncertain environment cannot ensure maintenance of viable local populations of spawning adults. Few are likely to argue with that line of reasoning (although, if this were the sole function of the pelagic reproductive strategy, one might wonder if the particular need might not be more efficiently met by other adaptations such as intermittent migrations of 'pioneer' groups of adults). Doherty et al. (1985), while accepting Barlow's general statement, remain unconvinced that it accounts for the extreme degree of dispersal that actually occurs. They specifically "do not address the question of why these animals 'broadcast' rather than 'brood'" but suggest that species committed to pelagic offspring will be under selection to disperse siblings to spread the risk of failure among members of a cohort. They support this hypothesis with a computer simulation wherein larvae which were dispersed in an environment containing a horizontally patchy food distribution, and possessed vertical migrating behavior by which their position relative to the surface flow pattern could be altered when the relation to food distribution was unfavorable, experienced better average survival than larvae which did not disperse. Johannes (1978) notes the disadvantages of live-bearing, including low fecundity, increased stress, and increased vulnerability of adults carrying young; his major point is that given the egg-laying reproductive mode, the pelagic strategy functions to remove eggs and hatched larvae from the intense predation of the reef areas inhabited by the adults.

2.1 An 'aside': Is there a potential long-term advantage of erratic recruitment?

In this section we turn briefly to a speculative discussion of another factor possibly favoring the prevalence of the pelagic reproductive mode among the fishes successfully inhabiting these systems. (Note that the degree of 'real-world correctness' of the particular line of reasoning presented in this section is not deemed to be in any way crucial to the main line of argument developed in subsequent sections of the paper; it is inserted here because the ideas are related to the other topics being developed and also might constitute some useful hypothetical framework for interpreting results of potential interregional comparative studies which are advocated later in the paper.)

Intermittency, characterized by peaks of high abundance separated by very much wider intervals of very low abundace, is quite a pervasive characteristic of marine populations. Intermittency in time and space may serve, among other possibilities, to defeat predator populations by denying them a continuously accessible food source. Since a predator can have only a limited energy storage capacity, presenting it with much more food than can be utilized at each encounter, while stringently minimizing the frequency of encounters, favors maintenance of the prey population's biomass. Perhaps more importantly, such a tactic prevents growth and maintenance of large resident predator populations which could decimate, or even cause extinction of, the prey population. Schooling behavior is one way spatial

intermittency is achieved. In the case of reef/bank demersal systems, space may be too valuable a resource to expend in this manner. Therefore, temporal intermittency may offer the only means by which the growth of destructive levels of predation pressure might be interrupted.

A temporal analogue of schooling behavior consists of intermittent pulses in abundance. Shorter term intermittency allows a predator population to be temporarily overwhelmed by numbers of prey such that adequate survivors may pass through a particularly vulnerable stage (e.g., transition to demersal life style, etc.) to recruit to the adult stock. Longer term intermittency may serve to preclude the establishment of a dependent predator population. In fact, some non-regular mixture of frequencies (i.e., unpredictable and therefore impossible for a predator to counter by any selective adaptations) may be an optimal situation for a population which is seriously vulnerable to predation. A "red noise" spectrum of variability (i.e., increased variance at lower frequencies, in contrast to "white noise" which has equal variance across the spectrum (Figure 1)), where groups of episodes of extremely low prey availability are embedded within longer periods of relative scarcity, could be particularly advantageous in causing collapse of specialized predator populations.

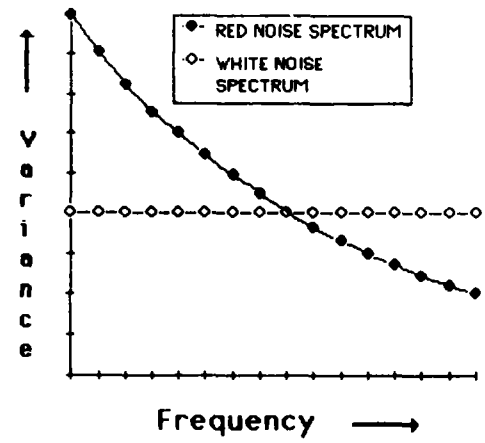


Figure 1. Example 'red noise' and 'white noise' spectra.

Development of biological adaptations to achieve such intermittency in abundance may not be feasible. For example, a survival advantage to more adapted individuals over less adapted individuals in the population, which could thereby direct the selection process, would not exist in this case. Also, synchronization of irregular variability (as opposed to regular periodicities) among individuals, so that it could be effective in this sense, may be difficult via purely biological mechanisms. However, variability in nearly all aspects of the earth's coupled ocean/atmosphere hydrodynamic system is known to be characterized by red-noise spectra. Organisms whose abundance at particularly vulnerable stages (e.g., at recruitment) is subject to this variability may be favored over those with more uniform reproductive output. One mechanism by which demersal organisms might not only incorporate the ocean's available red-noise variability via pelagic early life stages, but also experience reduced losses of those stages from the local habitat and thereby achieve large episodic recruitment pulses, is described in the following section. (Note that this argument does not necessarily depend on existence of any need to defeat directed predation on recruits on the shorter-term year-to-year time scale; the fact that no directed predator on these stages may be present in substantial abundance could be a result of the fact that intermittency has precluded its establishment. To the question of "why would the adults not need similar intermittency in abundance?", a partial answer may lie in the array of individual reef structures themselves, as constituting a spatial intermittency constraint with respect to organisms of large enough size to be major predators on adult reef fishes.)

3. THE STRATIFIED TAYLOR COLUMN

A classical laboratory demonstration (Taylor,1923) of the special properties of fluid flow in a rotating coordinate system (note that for large scale flows such as ocean currents, the earth functions as a rotating system) proceeds as follows. A large flat-bottomed tank of water is set on a rotating turntable. Some solid object is placed on the tank-bottom so as to represent a 'bump' protruding from the tank floor. A dye marker is placed in the water above the bump. If the object is then moved slowly along the tank floor, the dye in the water above is observed to follow along with it, showing that the water column above the bump is effectively trapped relative to the bump.

The same phenomenon occurs if the bump is stationary and the water is moving relative to it (analogous to a submerged bank in the path of an ocean current). The water above the bump remains trapped in position, and the moving water is deflected around, rather than over, the bump. The trapped water column above the bump is referred to as a "Taylor column" or less commonly, as a "Proudman pillar", after

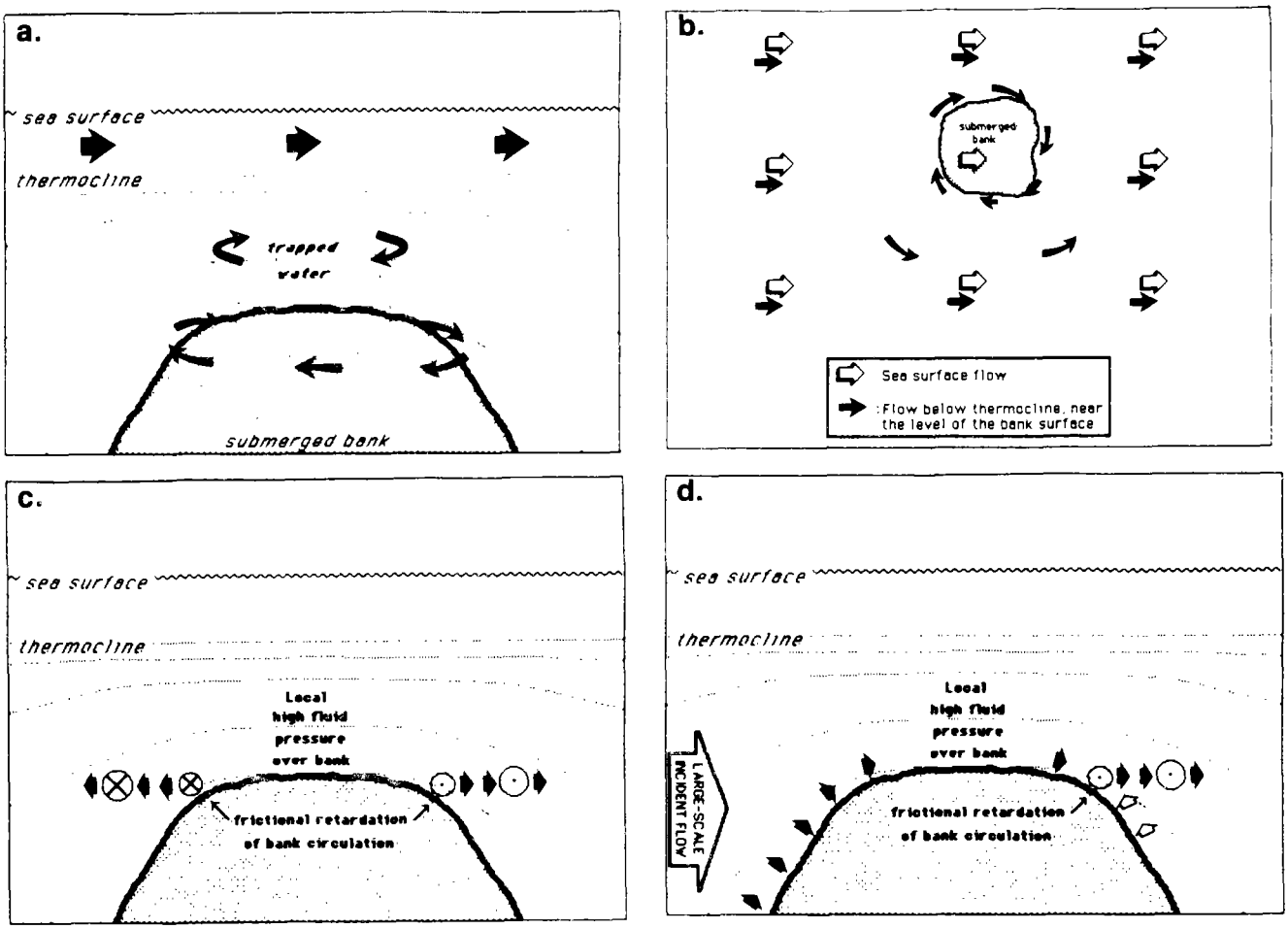


Figure 2. Schematic representation of a stratified Taylor column over a submerged bank: (a) horizontal view; (b) plan view; (c) profile view indicating frictional retardation of flow adjacent to bank surface resulting in sub-geostrophic flow and associated unbalanced pressure gradient, leading to a secondary radially-directed outflow (short black arrows) from the bank area (circles containing 'x' indicate flow of the primary around-bank circulation into the plane of the figure; circles containing dots indicate flow out of the figure); (d) representation of upwelling circulation which may balance radial outflow (see text). Note that these two-dimensional representations are heuristic rather than exact; in the real situation, interaction with the pressure gradient which is in balance with the large-scale incident flow causes the situation to be inherently three-dimensional. Examples depicting more complex actual numerical model results are presented by Huppert & Bryan (1976).

the scientists who originally deduced the effect theoretically (Proudman,1916; Taylor,1917). Interestingly, the Great Red Spot of Jupiter has been attributed to the existence of an enormous Taylor column in the Jovian atmosphere (Hide,1961). Shomura & Barkley (1980) suggested Taylor columns as an explanation for the ability of populations of organisms having pelagic egg and larval stages to maintain themselves as components of ecosystems associated with banks and seamounts.

Hogg (1980) provides a useful review of recent application of Taylor column theory to the circulation of a stratified ocean. In the stratified case the Taylor column effect is bottom-intensified and may be largely isolated, by inhibition of turbulent transfer through density clines, from any frictional coupling to the upper layer flow field. For example, in the rotating tank demonstration, if the water were stratified, dye placed very close to the top of the moving object would follow the movement, while dye placed near the water surface would remain in place. Huppert and Bryan (1976) used a numerical model to investigate the evolution of a stratified Taylor column over a small bump in the sea floor. At the initial impingement of a current flow on the bump, relatively heavy water is raised upward by the flow over the bump. This results in higher fluid pressure at the top of the bump, which at some point exerts a pressure force sufficient to oppose any further flow onto the bank. Meanwhile, the pressure force directed radially outward from the bank comes into balance with Coriolis forces via an anticyclonic (i.e., clockwise in the northern hemisphere, anticlockwise in the southern hemisphere)

circulation around the high pressure center and thus around the bank, such that no flow crosses the bank in the lower layer (Figures 2a & 2b).

Dooley (1984) analyzed records from current meters moored on the flanks of Rockall Bank, and demonstrated the anticyclonic flow 'signature' characteristic of a Taylor column. Rockall is an isolated bank off northwestern Scotland, some 370 km from the Outer Hebrides. The area shallower than 250 m is about 300 km by 100 km in size, but the bank lies mostly deeper than 100 m except in a small area near Rockall Island. The bank is the site of important demersal fisheries, and the stocks, particularly haddock, exhibit great variability in year class strength. The local haddock stock appears to be distinct from nearby North Sea stocks, despite a pelagic larval stage of up to four months. Dooley suggests that confinement of the water mass over the bank by the Taylor column effect is an important factor in maintaining the population. Large amplitude variability observed in the strength of the circulation around the bank, and corresponding changes in water properties, suggest intermittent breakdown of the Taylor column flow structure, accompanied by episodic replacement of the waters over the bank. Dooley advances the hypothesis that interyear variability in these phenomena may govern recruitment variation in haddock and other demersal fishes.

An interesting aspect, which (to this writer's knowledge) has not yet been specifically addressed, is the likelihood of continued local enrichment of the trapped water volume by frictionally-driven upwelling. Note that the part of the flow around the bank that is directly adjacent to the bank surface will be retarded, relative to the main anticylonic circulation, by friction. Thus the Coriolis force is lessened with the result that the pressure gradient force directed radially outward from the bank is no longer balanced locally. The result should be lower order flow directed horizontally outward from the bank (Figure 2c). Under certain circumstances (e.g., more stable stratification above the level in question, etc.), it is possible that some upwelling along the flanks of the bank might be induced (Fig. 4, white arrows), from which dissolved nutrients could be diffused into the trapped region over the bank. The other possibility is that the frictional outflow would be supplied from the layer above the bank surface; in that case the effect could be similar because the resultant draining away of the pressure head could allow the incident large scale flow to lift more relatively dense, nutrient-enriched deeper water onto the bank to reestablish the Taylor column balance (Fig.4, black arrows). The specifics of these processes merit theoretical investigation, as they regulate the character of flow through the trapped volume, i.e., the balance between local enrichment of larval habitat and loss of entrained larvae. They also may have connotations for such ecological problems as "Darwin's question" (Andrews & Gentien,1982), "the island mass effect" (Doty & Oguri,1956), etc. For example, they might be important in providing nutrient enriched water to the vicinity of a reef edge where it might be available for uplift and supply to the reef surface by more local mechanisms such as discussed by Wolanski & Picard (1983) and Thompson & Wolanski (1984). In a somewhat deeper oceanic situation, Genin & Boehlert (1985) found higher chlorophyll concentrations where domed isotherms over Minami-kasuga Seamount (260 m minimum depth), resembling Taylor column effects, penetrated into the lower euphotic zone.

A very attractive aspect for experimental efforts is the well defined and apparently readily monitored anticyclonic flow 'signature' associated with these structures. Dooley (1984) has shown that it is possible to extract reasonable intepretations from near-bottom current records from as few as two locations on opposite flanks of the bank. Bottom-moored continuously recording meters seem ideal, but the recent development of various types of acoustic, expendable, or inexpensive and easily deployed retrievable current profiling instruments might provide some alternative methodologies. The characteristic temperature doming can be easily measured by standard bathythermograph sections, etc., but unfortunately existence of such doming is a necessary, but not a sufficient, condition for a 'trapped' Taylor column type of structure. In a case where its existence is demonstrated, the well defined and understood, organized nature of such a structure would simplify investigation of the associated biological effects, e.g., a restricted sampling of vertical distributions might substitute for full three-dimensional coverage.

How likely are such effects in tropical demersal habitats? At present we have no definite answer to the question. Certainly, in equatorial regions the Coriolis constraint becomes weak, and such vorticity-dependent hydrodynamic structures would seem less likely. This might be conteracted to some extent in those tropical areas where storm-forced flow variability, capable of disrupting the structures, may be less frequent and intense. There are certainly major tropical reef areas which are

not in the immediate vicinity of the equator. The geostrophic flow relationship, which likewise depends on the Coriolis constraint, is considered to hold to a reasonable degree to within several degrees latitude of the equator (e.g., Montgomery & Stroup,1962). This problem is one where investigation via the comparative scientific method might be particularly effective, e.g., one might look for patterns in species composition, and (where information can be generated) apparent recruitment variability and rate, etc., as functions of distance from the equator, stratification, dispersal-related adaptations, etc.

Many tropical demersal habitats are characterized by particularly shallow, irregular topography related to coral structures; thus frictional effects might seem to disrupt the simple dynamic balances associated with an ideal Taylor column. However, one expects such quasi-geostrophic hydrodynamic features to be of rather large scale in any case. We would therefore expect the essential circulation to be located over the deeper flanks of the banks; in this case the shallow areas would constitute the trapped regions of no net large scale flow, and local frictional effects would be irrelevant. In fact the basic mechanism could apparently act around single large islands, groups of islands sharing a common subsurface topographic feature, etc., whenever a local horizontal fluid pressure 'high' becomes established at the feature and the scale is large enough that rotational effects dominate the frictional effects. Note that Rockall Bank, the site of Dooley's suggestive findings, does itself break the surface in one location.

4. HYPOTHESIS: RECRUITMENT REGULATION BY TOPOGRAPHICALLY-TRAPPED HYDRODYNAMIC STRUCTURES

The hypothesis that recruitment variability may be governed by variations in ocean flow conditions affecting local retention of larvae is of course neither novel nor new (e.g., Hjort,1926; Walford,1938; Johannes, 1978). However, it has sometimes been viewed in terms of variations in the transport of the bulk of the larvae. Of course, because of the enormous reduction in numbers from the time of hatching to the time of recruitment, what happens to the average larvae, or to 90 percent of the larvae, or even to 99.9 percent of the larvae, may be irrelevant. The considerations presented above suggest the possibility that even a relatively small fraction of the larvae, contained locally in some type of trapped hydrodynamic structure, etc., could be the major source of local recruitment. This in turn implies that the bulk of the larvae, drifting in the upper layers or elsewhere, may have little or no prospect at all of experiencing eventual recruitment although they would serve the important function of maintaining the possibility of chance re-establishment of the species in distant, and presumably rare, situations where local extinction may have occurred. And it is perhaps discomforting to realize that in such a case, painstaking efforts to define variability in distributions, concentrations, probable trajectories, etc., of this 'bulk of the larvae', could be useless in attempting to account for observed recruitment variability.

Thus, we might adapt Dooley's (1984) hypothesis to tropical reef/bank systems by (1) including the possibility of a particularly beneficial effect of local enrichment of the trapped water parcel and (2) to explicitly recognize the fact that the trapped volume may be small in comparison to the volume occupied by recently spawned eggs and larvae. Whether or not the trapped structure particularly resembles an ideal stratified Taylor column over isolated topography, as depicted in Figure 2, should not be crucial; in areas of complex topography the structures might be correspondingly complex, and different spatial scales might interact in a non-simple manner. The hypothesis may therefore be stated as follows: Recruitment is largely generated from larvae which have been retained in some (perhaps locally-enriched) hydrodynamic structure which may be isolated by stratification from the surface flow field; recruitment variability is introduced by the transitory nature of the structure in reaction to "red noise" forcing by the larger ocean / atmosphere scales. The corollary is that the larvae not so contained will not enjoy substantial survival due to (1) loss, by dispersion, of the advantage of numbers in withstanding predation, (2) possible lack of local enrichment or other conditions leading to appropriate food concentrations, (3) nonlikelihood of randomly encountering suitable habitat for recruitment in a suitable time frame.

The hypothesis has appeal in that it is in accord with some particularly puzzling aspects of recruitment in these systems. For example, there are three types of adult reef fish species assemblages in the central Great Barrier Reef inhabiting nearshore, mid-shelf, and outer shelf areas respectively (Williams, 1982). Newly settled recruits are found to follow the same pattern as the adults

(Williams,1983a), and in fact Williams (1985) finds indications that the spatial distributions of pelagic larvae, still in the water column but approaching the recruitment stage, may also correspond to this distributional pattern. Flow conditions in this region are such that freely drifting larvae should have been spread spatially, in a well-mixed distribution, over the entire shelf during the pelagic phase (Williams, et al.,1984). One possible explanation is that larvae may be specifically adapted to special conditions in the water column which may involve important cross-shelf gradients. In such a case, differential survival could account for the observed distributions of survivors. This explanation faces the difficulty that there is large interyear variability observed in the magnitude of recruitment (Williams,1983b). If a poor recruitment were due to changes in the survival conditions in the water column, one would expect the hypothetical cross-shelf gradients to be shifted such that species of larvae which ordinarily survived to recruit on the mid-shelf, for example, would be observed to recruit either in the nearshore or outer shelf areas. Such spatial shifts are not observed. An alternative hypothesis explaining these observations is the one developed here: that the larvae which are surviving in substantial numbers to the recruitment stage are those which are locally retained in the immediate vicinity of the spawning grounds.

The hypothesis is in accord with the observed 'spikey' nature of recruitment variability in reef fishes (e.g.,Williams,1981,1983b; Victor,1983) which, incidently, resembles that for haddock (e.g., Hennemuth et al.,1980). Occasional spikes of good recruitment may be attributable to situations where integrity of the trapped structure may have been maintained over an entire larval pelagic period; more frequent mediocre recruitment years might result when "red noise" disruptions of the flow or stratification fields may cause breakdown of the structures and dispersion of the trapped water parcels. An explanation of the generally observed non-relationship of recruitment rate to adult population size is afforded by the assumption that the occasional strong recruitments occur when some variable small fraction of the total amount of reproductive product is locally retained, with the variation in this effect obscuring the dependence on spawning stock size; note however that in this case the conclusion is not that recruitment is independent of spawning stock size, but rather that the resultant recruitment, although variably modified by these hydrodynamic effects, is in any particular situation directly proportional to the amount of spawning that occurred. Boden (1952) reports most reproductive activity in the fishes and marine invertebrates of Bermuda to be concentrated in the summer, when the overlying air is hot and humid (both effects promoting stratification), and when winds are calm (promoting both stratification and absence of wind-driven transients in the flow field). Williams et al.(1984) state that the time of release of larvae, of both scleractinian corals and fishes in the Australian Great Barrier Reef is concentrated in spring - summer (i.e., outside the trade wind season). Navaluna & Pauly (this vol.) show annual spawning of a variety of Phillippine fishes to be bimodal, with modes corresponding to periods of relaxed trade winds. Johannes (1978) presents similar examples from other locations thoughout the tropics where shallow marine fishes tend to spawn at times of year when prevailing winds or currents are weakest.

The hypothesis would seem to be in accord with the high degree of endemism exhibited by tropical reef fishes; e.g., evidence (1) that certain fishes inhabiting the small isolated Johnston Atoll are differentiated from those of the Hawaiian Islands, the logical source of external supply of larvae (Erlich,1975), (2) that even within the Hawaiian Islands, some species with pelagic oceanic larvae have genetically distinct populations around different islands (Johannes,1978), etc. It also would seem to explain decadal-scale delays in recovery of geographically isolated demersal stocks destroyed by overfishing, in spite of apparent adaptation of the affected organisms to particularly extended pelagic phases (e.g., Lutjeharms and Heydorn,1981a,1981b). The mechanism would seem also in accord with the very high degree of speciation which characterizes the fish communities of these systems. In addition to the obvious effect of promoting endemism which might lead to speciation, small scale spatial pattern in larval habitat, featuring limited highly favorable habitat space surrounded by much larger regions of unfavorable space, might favor local adaptations in adult reproductive behavior (e.g., location of spawning aggregations, etc.) to maximize possibilities of inserting adequate numbers of larvae in a particular parcel of favorable space; the benefit derived might be sufficient to promote development of mechanisms of reproductive isolation among segments of a somewhat contiguous adult population in order to protect these local adaptations.

5. STRATIFIED OR NON-STRATIFIED ?

Trapped hydrodynamic structures which are not isolated from the surface flow by stratification, e.g., 'non-stratified' Taylor column structures and various types of stationary eddies and swirls (e.g.,Johannes,1978,1981) also may constitute plausible larval retention mechanisms. Brainard & Wittmann (1985) show doming in the density structure (in the sense required for existence of a Taylor column) over Southeast Hancock Seamount, northwest of the Hawaiian Islands, to be trapped below the seasonal thermocline in summer but to extend into the surface layer in winter. Flow patterns suggested for Bermuda by Boden (1952) and for Johnston Atoll by Barkley (1972) show the anticyclonic curvature at the sea surface which might characterize non-stratified Taylor column effects. (Note that the jargon terms 'stratified Taylor column' and 'non-stratified Taylor column' specifically refer to stratification in the flow field rather than in the density field, although these fields are certainly interdependent. Accordingly, a 'non-stratified Taylor column' is one in which the characteristic circulation is similar in form throughout the water column even though the fluid may be stratified in the sense of having some degree of density stratification. A 'stratified Taylor column' is one in which the circulation pattern existing near the bottom is largely absent, or in the opposite sense, near the sea surface. Density stratification is, however, a necessary condition for a stratified Taylor column to exist.) Stationary eddies in tidal flows found in the Great Barrier Reef (e.g., Hamner & Hauri,1981; Wolanski et al., 1984) appear to be too transitory to retain larvae over the time scales required for significant recruitment effects (Williams et al.,1984).

The physics involved suggest that stratified Taylor column structures would tend to be more 'sticky' with respect to topography than their non-stratified analogues, i.e., to be more resistant to being shed from their topograpically-trapped positions by transients in the larger scale incident flow and pressure fields. Whereas the atmosphere is heated from below, the ocean is heated from above and so the stratification in the ocean tends to be particularly stable and resistent to vertical turbulent transfers of momentum and mechanical energy. Thus, where the flow field is isolated from the surface layers by substantial density gradients, it is much less subject to alteration by storm-induced transients. In addition, because of the large density difference between air and water, the local fluid pressure 'high' controlling the trapping mechanism may, in the barotropic (non-stratified) case, represent a local rise in sea surface level of a centimeter or less; thus a very small total volume of fluid need be dissipated (by mechanisms of the sort represented in Figure 2c) for the structure to become dislodged. In the baroclinic (stratified) case, because of the much smaller density contrast between surface water and sub-thermocline water, a local pressure 'high' of similar magnitude might represent vertical isotherm displacements of tens of meters, with the result that much greater volumes of water would have to be shifted for comparable alteration of the local horizontal pressure field to occur.

Areas of the ocean in which tidal mixing on the continental shelf is expected to be low enough for density stratification to prevail have been delineated by Hunter & Sharp (1983); their map is reproduced in slightly modified form in Figure 3. Thus the shallow shelf areas where bottom-trapped hydrodynamic structures, isolated by stratification from upper layer flows and disturbances, would be most likely to exist include the Caribbean and Gulf of Mexico regions, the areas off the northern, western, and southern coasts of Australia, the area around New Guinea, the Java Sea, the South China Sea, the Gulf of Thailand, the Philippines, the western portion of the Bay of Bengal, virtually the entire east and west coasts of Africa, the Iberian Peninsula and Bay of Biscay, most of the east coast of Brazil, the Peru - Humboldt Current region, and the California Current region. These are also the regions where vertical current shears associated with stratified conditions might allow vertical migratory behavior to exert substantial control on advection trajectories. Note that areas near oceanic islands and banks which are not on continental shelves, and so are not treated in Figure 3, will generally be minimally subject to tidal mixing and so can be considered as falling within the 'stratified' classification.

6. OTHER VERTICALLY-STRUCTURED FLOW AND RETENTION MECHANISMS

In addition to topographically-trapped rotating flow phenomena, of which stratified Taylor columns are an example, a variety of other mechanisms can introduce organized vertical structure into the transport fields experienced by pelagic larvae. Some of those having possibilities for interaction with vertical larval distributions in ways that might significantly affect larval retention and export in oceanic reef and bank systems are discussed briefly below.

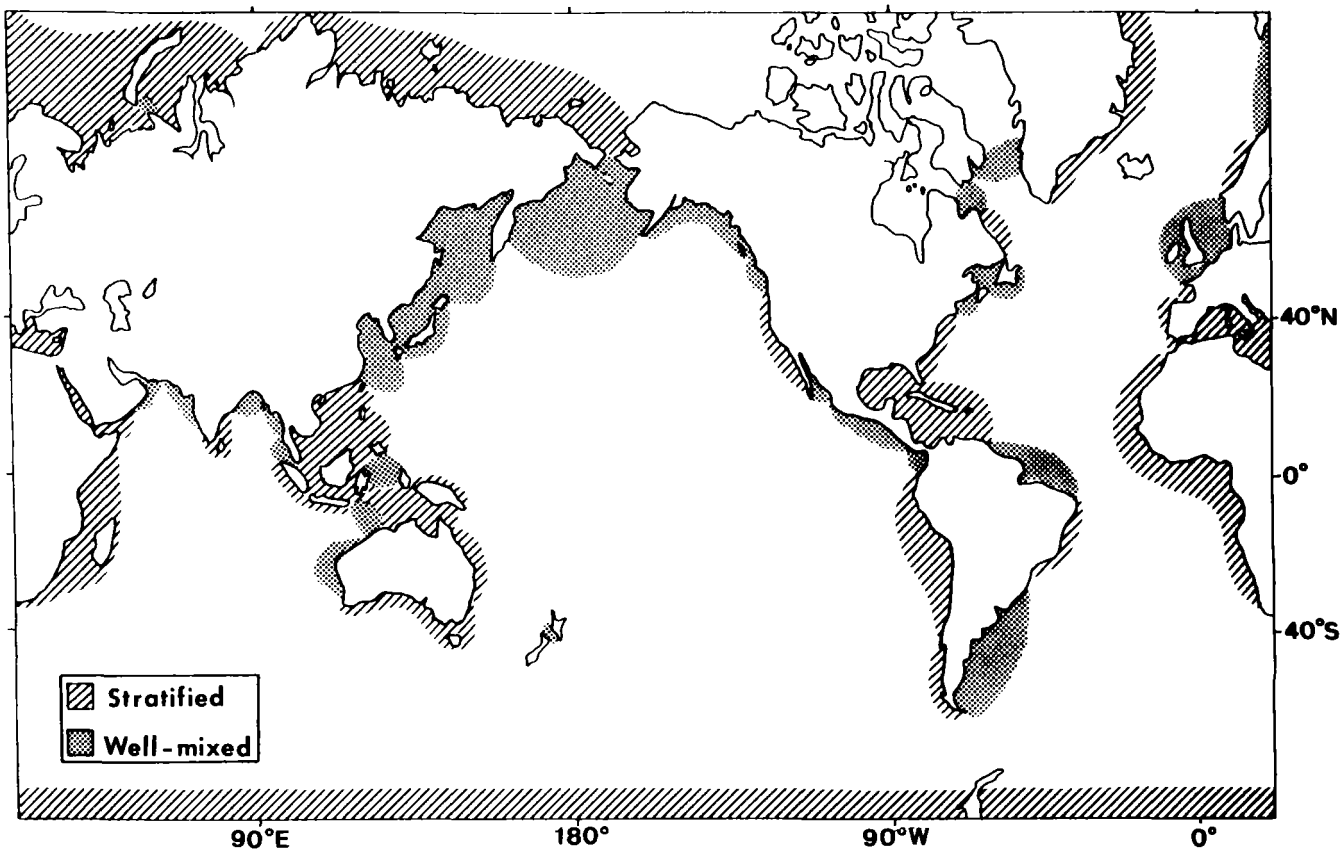


Figure 3. Map of tidal dissipation in shelf areas (after Hunter & Sharp,1983). Regions of weak tidal mixing, where the water over the continental shelf is likely to be substantially stratified, are indicated by diagonally-lined shading. Regions of more intense tidal mixing, where the water over the shelves would tend to be well-mixed, are indicated by dotted shading.

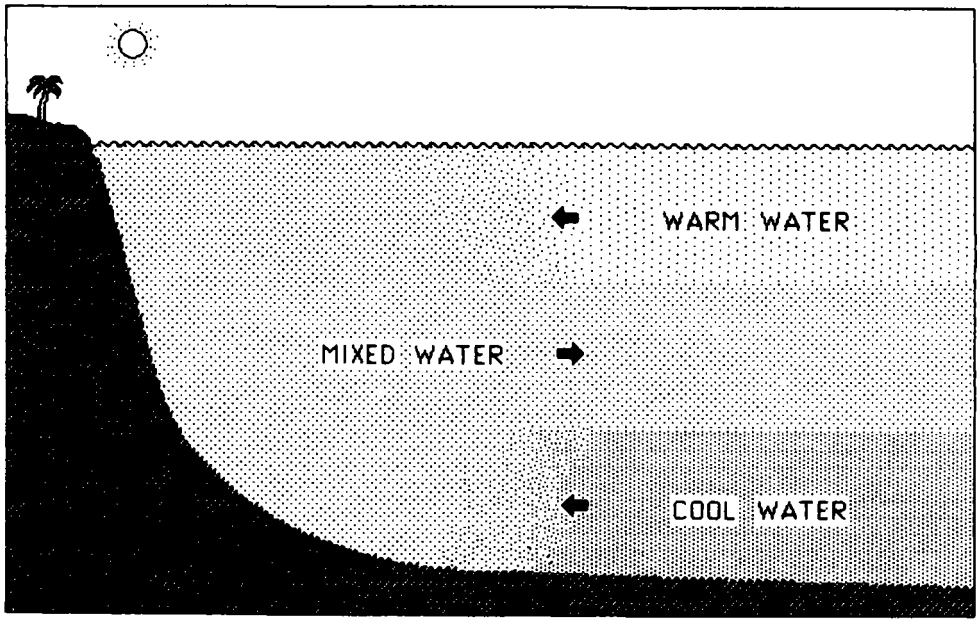


Figure 4. Schematic representation of the manner in which tidal mixing over shallows may induce density-driven onshore flow in the surface and bottom layers of the adjacent stratified waters, as discussed by Hunter & Sharp (1983).

6.1 Shelf sea fronts

When tidal flows over shallow shelf areas are sufficiently strong, stratification may be destroyed by turbulent mixing. When this occurs the density of the water becomes nearly constant from bottom to surface. This results in surface water of greater density, and bottom water of lesser density, over the shelf compared to water at the same depths offshore. The natural consequence is that at the offshore edge of the well-mixed region the 'lighter' offshore surface water tends to overide the 'heavier' mixed water which in turn tends to flow under the lighter water resulting in a convergent surface front; similarly at the level of the shelf bottom, the heavier offshore water will tend to flow under the mixed shelf water resulting in a convergence zone near the bottom (Figure 4). Thus larvae that maintain themselves either near the surface or near the bottom in such regions would tend to be retained in these convergent fronts. Hunter & Sharp (1981) present a rather complete review of the mechanisms and associated theory; they present a map outlining the general regions where such tidally mixed regimes, required for this type of retention mechanism, would tend to occur (shown here in Figure 3, stippled areas). Among these are the whole northeast coast of South America from Guyana to Cabo de Sao Roque, the eastern edge of the Pacific from Columbia to the Gulf of California, the region from the southern end of the Phillipines to New Guinea, Western Australia to Java, the Andaman Sea and northern Bay of Bengal, and the northern Arabian Sea.

6.2 Vertical geostrophic shears

Where the ocean is stratified, there is a tendency for the sea surface slopes which determine geostrophic surface currents to be compensated by opposite sloping density surfaces at depth. The result is variation of horizontal pressure gradients with depth and corresponding vertical shear in the geostrophic flow field. These effects are strong enough that flow near the bottom, even in shelf regions, may be opposite in direction to the surface flow. Organisms undertaking vertical migrations, such that time is apportioned among oppositely-directed flows, would be aided in maintaining geographical position. In addition, vertical migration within a flow having vertical shear has the effect of altering a planktonic organism's position relative to conditions being advected horizontally at a particular level. For example, in a horizontally patchy environment, if pelagic larvae experiencing unfavorable food concentrations were to initiate vertical migration behavior, while those experiencing adequate concentrations did not, it would lead to a greater proportion of larvae finding and remaining within favorable food patches (Doherty et al.,1985).

6.3 Bottom boundary layers

Directly adjacent to the ocean bottom, flow is retarded by friction. Thus an organism that settles to the bottom, or even grasps the bottom in some manner, may largely avoid advection. Organisms that undertake vertical excursions off the bottom in synchrony with oscillating tidal flows may thus experience net horizontal displacements which are very different from average flow trajectories (e.g., Rothlisberg, et al.,1983). In large-scale, fairly long-period flows (i.e., longer than a half-pendulum day, which becomes infinitely long at the equator), the effect of the earth's rotation is important, and bottom boundary flow is deflected to the left (right) of the interior flow in the northern (southern) hemisphere. This is termed a 'bottom Ekman layer'.

6.4 Surface wind drift

Present understanding of large time- (again, longer than a half-pendulum day) and space-scale transport of water in the surface layer by the direct action of the wind is based on Ekman's (1905) theory which involves a balance between vertical friction and rotational deflection (Coriolis). The fine-scale vertical structure of the Ekman velocity field depends on vertical eddy viscosity characteristics which are not well known. However the total transport of water in the layer between the sea surface and the depth at which surface wind drift becomes negligible does not depend on these characteristics, but depends merely on the stress of the wind on the sea surface and the latitude. The stress varies as the square of the surface wind velocity. The latitude dependence of the associated Ekman transport is as the reciprocal of the sine of the latitude. For example, a steady 10 m/sec wind at 10 degrees latitude induces a transport of about 6 cubic meters per second across each meter of width; at 30 degrees latitude this is reduced to about 2 cubic meters per second. This 'Ekman transport' is directed

ninety degrees to the right (left) of the wind in the northern (southern) hemisphere. The depth of this 'Ekman layer' is generally considered not to exceed 100 m, and most of the transport probably occurs typically within the upper 10 to 30 m. The uppermost part of the Ekman layer moves at a lesser angle to the wind; Ekman's steady-state theory has the actual sea surface moving 45 degrees to the right (left) of the wind. Drifting objects, drogued bouys (e.g., McNally et al.,1983), etc., often exhibit trajectories which are at lesser angles to the wind, indicating contributions of flow components other than Ekman drift (see sections on Langmuir circulations and on surface wave transport, below). Near the equator, the earth's rotational effect becomes minor and the dynamic balance tends to be between vertical friction and fluid acceleration. The consequence is a tendency for upper layer movement in response to wind events to be more toward the downwind direction.

6.5 Langmuir circulations

The streaks or slicks on the sea surface that are often observed to parallel the wind direction under moderate wind conditions have been shown by Langmuir (1938) to correspond to surface convergence zones associated with a series of counter-rotating vortices, with axes oriented parallel to the wind, in the surface layer of the ocean. Leibovich (1983) presented a recent review of the phenomenon. Downwelling velocities beneath the surface convergences have been observed to be of the order of 3 to 7 cm/sec. Downwind ocean surface velocity is greater within the convergent streaks than between (indicating a possible mechanism for downward transfer of momentum supplied by the wind through a downwind-moving surface slab to a frictional Ekman layer below). Thus, organisms able to maintain themselves very near the surface are concentrated in a region of most rapid downwind transport. The circulations tend to form within a few minutes of wind onset. The depth of penetration of the cells appears to be limited to the first significant density discontinuity; there is evidence that the shape of the vortices is somewhat circular and so the penetration depth will tend to be of the order of half the distance between the surface convergences marked by the slicks.

6.6 Surface wave transport

Linear (infinitesimal amplitude) wave theory predicts movement of water particles in closed orbits which are circular in shape in deep water and eliptical in shallow water; thus no net drift of water is indicated. However, the higher order theory that describes waves of finite amplitude, features orbits which are not closed and therefore a net transport in the direction of wave advance (e.g., Phillips,1977). This is commonly refered to as Stokes transport. The magnitude of Stokes transport in an inviscid fluid varies with the square of the wave height and inversely with the product of wavelength and period. Since, in deep water, orbit diameters and associated particle velocities attenuate exponentially as a function of the ratio of depth over wavelength, Stokes transport attenuates with depth in the same manner, attenuation being therefore more rapid at shorter wavelengths. For example, a wave of 2 m height, 125 m length, and 9 sec period would have an associated net forward Stokes velocity at the surface of 0.035 m/sec. At a depth equal to 1/4 wavelength, the Stokes velocity falls to less than 5% of its surface value. Over the total depth of surface wave influence, our example 2 m, 9 sec wave would have an associated forward transport of 0.35 cubic meters per second across each meter width. A shorter wave (2 m height, 25 m wavelength, 4 sec period) would generate a Stokes transport more than twice as large (i.e., 0.79 m3/sec/m). Note that waves of this height would be locally generated by winds of the order of 10 m/sec (e.g., Anon. 1951); thus the Stokes transport in a locally produced wave field would be considerably less than the associated surface Ekman transport (see above section on surface wind drift).

The effect of fluid viscosity on Stokes transport has been investigated by Longuet-Higgins (1953). Where wave-induced velocities reach the sea floor, viscous retardation due to proximity to the solid boundary acts more strongly on the lower portions of each orbit. The result is augmented forward drift along the bottom, increased in magnitude by a factor of 2.5 over that which would occur at that depth according to the non-frictional profile which describes the Stokes drift field at depth levels not directly adjacent to the bottom (Phillips,1977). A similar viscous effect causes augmentation of the stokes drift directly adjacent to the sea surface.

Although Stokes drift may be generally smaller than Ekman drift in a locally produced wave field, it is possible that Stokes drift associated with long period swell propagating from other regions (particularly from higher latitudes, etc.) into low wind situations could constitute a significant retention mechanism. Such

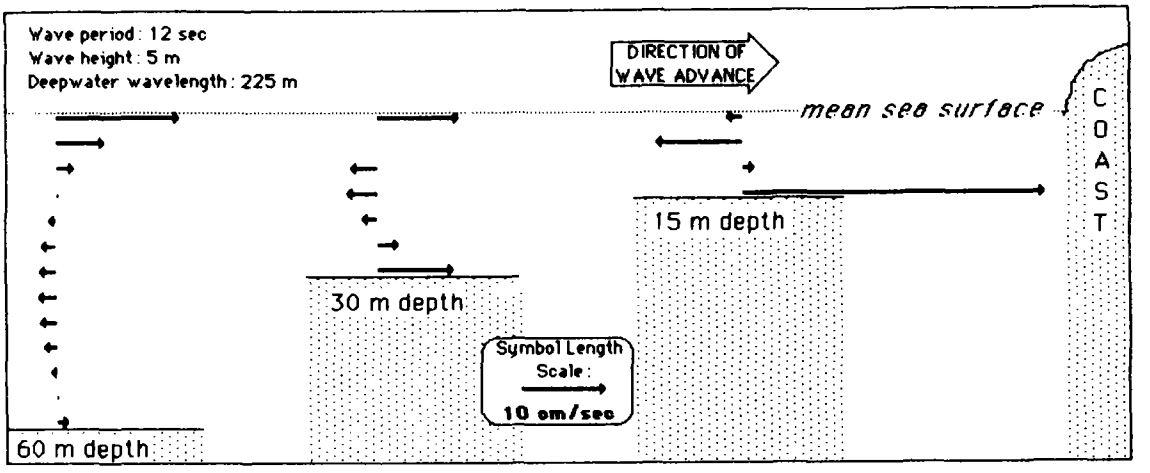


Figure 5. Vertical profiles of Stokes mass transport velocity computed according to the model of Longuet-Higgens (1953), which includes the effect of viscosity in enhancing forward transport at the sea surface and sea bottom and a return flow distributed through the water column. The example shows mass transport velocity vectors at 5-metre depth intervals under a 5 metre high, 12 second period, shoreward-directed swell in total water depths of 60, 30, and 15 metres, respectively.

long waves would begin to be refracted toward shallower water relatively early upon encountering subsurface shoaling. Wave transport in such a situation is directed invariably onshore at sufficiently shallow depths. Pressure driven rip currents, etc., which would have a more constant profile with depth, provide the offshore-directed return flow required to maintain a mass balance. Thus, organisms that maintain a position near the sea surface, or in the narrow layer of enhanced drift near the sea floor, would experience shoreward transport on average. Figure 5 provides an example of the alteration of the Stokes drift profile in shallow water, according to Longuet-Higgins' (1953) analysis of flow in a closed-ended channel where stokes drift must be balanced by an equal return flow. Although the combination of Stokes drift toward an open coast with its balancing return flow would be highly three-dimensional (rather than two-dimensional as in a narrow channel), spatially-distributed drifting larvae would tend to average out the alongshore pattern in the flow field, so the net effect would be according to the two-dimensional representation in the figure.

In the surf zone, the situation changes radically. Breaking waves push large volumns of water shoreward in violently turbulent motions which would preclude any sort of maintenance of position or orientation by small organisms. The intense mechanical battering that characterizes the surf zone would seem to make it a very poor place for pelagic larvae to survive. In fact, the necessity for minimizing the incidence of larvae being pulverized in the surf zone would seem to constitute a possible alternate explanation to predation avoidance for the adaptive value of the spawning behaviors (i.e., favoring rapid offshore transport of larvae) and seasonalities (i.e., avoiding seasons of strong winds and associated surf conditions) enumerated by Johannes (1978).

6.7 Surface slicks coupled to internal waves

Ewing (1950) described lines of surface slicks parallel to the shoreline of Southern California, which are apparently coupled to trains of long internal waves in a shallow thermocline. The orbital velocities in the upper layer, associated with the internal waves, result in lines of surface convergence parallel to the crests but lagging the crests by one-fourth wavelength. The convergence lines collect organic materials, causing damping of surface ripples and resulting visible slicks. The slicks move shoreward at about 25 cm/sec, which is near the phase speed of the waves observed. Rattray et al. (1969) describe a mechanism by which these internal wave trains are formed by tidal action at the continental shelf break. Shanks (1983) proposed this mechanism as a vehicle for return of larval crustaceans to the shallow coastal region. He showed shoreward transport of drifting objects within propagating slicks and reported concentrations of pelagic larvae of a variety of fishes and invertebrates 40 to 60 times greater at the sea surface within propagating slicks, than in the surface areas between the slicks. If Shanks' observations have widespread generality, this is apparently a mechanism by which pelagic larval stages, that have behaviors which keep them positioned within the neuston or associated with drifting objects, could be transported shoreward.

7. A FOCUS ON VERTICAL STRUCTURE

Determining complete representative vertical profiles of swimming planktonic organisms is a demanding, time-consuming process in itself (e.g., Longhurst, 1976). In addition, sampling of fish larvae in particular has usually been directed primarily toward determining total biomasses, i.e. for the purpose of estimating population size and productivity, or toward delineating seasonality and geography of spawning grounds. Thus vertical structure has often been viewed as merely an unfortunate additional complexity and a potential source of sampling error. As a result past emphasis has been on integrating vertical inhomogeneities via vertical or oblique tows. Consequentially we really have surprisingly little information as to the vertical distribution of larvae even in large well-studied fishery stocks (R.H.Parrish, pers. commun.). Efforts to develop this information seem overdue, particularly in view of recent scientific interest in the effects of vertical migration in vertically varying flow on larval trajectories (Rothlisberg,1982) and on the ability of larvae to alter their position with respect to favorable food particle concentrations (Doherty et al., 1985).

7.1 Experimental advantages

By basing experimental and observational efforts on a framework provided by our level of understanding of vertical structure in the likely physical transport and retention mechanisms, some significant economies in required effort and resources may be afforded. We have noted a tendency for many of the potential mechanisms to be either bottom-intensified, surface-intensified, or both. Rather than assembling samples of complete vertical profiles, it may be reasonable to concentrate effort on demonstrating significant differences between larval concentrations at particular key depth levels with respect to given physical mechanisms (e.g., surface vs. mid-depth, bottom vs. mid-depth, etc.). Once a pattern of relationship or non-relationship is established, the theory of natural selection would provide a powerful deductive tool since reproductive success is the determining factor in the selection process. Thus, consistent patterns of apparent biological response to vertical aspects associated with one or another of these mechanisms would be strong evidence of natural selection and therefore of important causal linkage of the mechanism to reproductive success.

While weakly swimming pelagic fish larvae might generally have relatively little active control over their horizontal distribution, they might exert considerable control on their vertical distribution. Thus directed behavioral adaptations would be able in some degree to counter certain accidental or random displacements in the vertical, with the result that observations of vertical structure might be relatively free of unrelated random patchiness or 'noise' which might obscure the signal of the response. In such a case, assembly of a representative set of samples of vertical variability would be a much less demanding exercise than, for example, assembling a representive set of samples of variability in 'bulk' population abundance, where all the various scales of spatial patchiness would have to be somehow integrated in each estimate. Thus substantial economies of effort and resources might be realized by such a shift in point of view from quantitative three-dimensional closures of various "budgets" involved, to a single-dimensional focus on the characterization of vertical relationships among organisms, environmental properties, and dynamic processes. Observation of the manner in which these relationships might vary under varying external conditions, e.g., weather, seasonality, etc., could provide a rich source of material on which to base conclusions as to (1) the nature of the mechanisms which might have controlled the natural selection leading to the observed vertical associations, and (2) the effects of variations of the external conditions on local year-to-year recruitment variability.

Moreover, the formidable problem of taxonomic identification of early life stages of tropical demersal species could perhaps be less crucial in this type of approach; the greater emphasis would be on defining the vertical position in the water column of organisms of generalized type, under various environmental conditions, rather than on the biomasses and interactions of specific community components.

7.2 Interregional comparative studies

The opportunity for application of the comparative method among different local systems appears particularly promising. Certainly, checking for lack of covariation in recruitment variability is an obvious approach to defining the scales on which the stocks may function as closed populations. (Note however that

the converse is not necessarily true. Large-scale covariation might be due to some large-scale environmental variation acting similarly on a number of smaller scale closed population segments.) Characterizing the real spatial-average recruitment variability at multiple locations might be an enormous task. However, various functional dependencies intrinsic to the hypothesis that vertically-structured retention mechanisms may regulate recruitment variability (e.g., distance from the equator, isolation from external larval sources, degree of stratification, relation to large scale ocean current systems or atmospheric storm tracks, characteristic ocean wave spectra, etc.) facilitate the arraying of a variety of data, which might be available or obtainable, in a variety of different ways likely to yield informative patterns, even if actual time series of variability were unattainable. We can regard observed adaptations as being the integrated result of a great number of 'trial and error experiments' by the population, i.e. a clear 'signal' with the large amplitude, quasi-random 'noise' represented by environmental and community-structure transients having been largely filtered out. Thus if widespread consistency in biological pattern with respect to potential environmental causal mechanisms can be assumed to reflect processes of natural selection, comparative pattern recognition on local and interregional space scales, and on seasonal and selected interannual time scales, might yield much useful information that could be extremely difficult to derive via the experimental method (Bakun,1985). Note that this approach also produces insights as to the degree of similarity in the crucial dynamics of geographically-separated ecosystems which, even if we do not understand these dynamics in detail, would aid in transferring experience among systems in order to foresee the effects of human actions or natural environmental perturbations on a given system by examining the record of similar actions or events in other systems. Finally, such a comparative effort based specifically on the question of larval retention and immigration, would provide a useful framework for addressing the basic ecological question of whether, and under what conditions, the population dynamics of tropical reef/bank fishes is controlled primarily by community interactions or by recruitment variability.

7.3 Multidisciplinary scientific effort

The class of problems treated in this paper may provide a framework for focusing efforts of a particularly broad range of marine scientific specialties on the problem of recruitment in tropical demersal systems. For example, previous interest of physical oceanographers in stratified Taylor column phenomena has been directed primarily toward the effect of these processes on the larger-scale ocean responses which are evident to humans in a more direct manner, rather than on the actual details of the processes themselves which may affect humans primarily through their affects on biological populations. Certain aspects needing theoretical investigation are mentioned above; opportunities certainly exist for important contributions from theoreticians and numerical modelers on various other aspects of the interactions of hydrodynamic and biological vertical structures. Large-scale descriptive oceanographic and meteorological input would be a crucial component of interregional comparative studies. Bottom-intensified transport processes would tend to leave identifying 'signatures' in sediment deposition patterns, affording an opportunity to enlist geological oceanographers in the effort. Of course, strong roles for biological oceanographers, ecologists, ecological modelers, sampling gear engineers, etc., are implied.

7.4 Socio-economic implications

In addition to addressing the causes for temporal variation in recruitment success, research activity on the class of hypotheses discussed here has the particular advantage of treating the extremely important question of the spatial scale on which recruitment may be generated; i.e., the scale on which a local situation may or may not function as an 'open' or 'closed' system (Roughgarden, Iwasa & Baxter,1985). For example, in an open system, local over-exploitation may not have serious consequences on subsequent recruitment since recruitment is largely generated from larvae arriving from outside of the system. However, in a closed system, local recruitment is generated largely from local spawning, and there is a much stronger argument against local over-fishing. Therefore any incremental increase in understanding of the nature and effect of larval retention mechanisms could have value in terms of the basic way in which stock / recruitment issues in tropical demersal systems are viewed, even if detailed quantitative predictive capability were not a direct outcome. This in turn could have important effects on fundamental attitudes toward industrial investment, management and conservation, by illuminating the international, national, and local 'common property resource' aspects (Glantz,1983) of tropical dermersal biological communities. Addressing such basic oceanographic and ecological scientific issues under a framework having direct social-economic implications is in accord with the dual

"importance of OSLR for the development of marine science, integrating various biological and physical disciplines and various laboratory programmes around the world, in such a way as to serve the national interests of coastal states" (Anon. 1985).

8. REFERENCES

Andrews, J. C. & P. Gentien (1982) Upwelling as a source of nutrients for the Great Barrier Reef Ecosystem: a solution to Darwin's question? Mar. Ecol. Prog. Ser., 8: 257-269.

Anonymous (1951) Techniques for Forecasting Wind Waves and Swell. H. O. Pub. 604, U. S. Navy Hydrographic Office, Washington, D.C. 37p.

Anonymous (1985) IOC-FAO Guiding Group of Experts on the Programme of Ocean Science in Relation to Living Resources, First Session, Paris, 16-20 July 1984. Reports of Meetings of Experts and Equivalent Bodies (SC-85/WS/18), Intergovernmental Oceanographic Commission, Unesco, Paris, 36p.

Atkinson, M., S. V. Smith & E. D. Stroup (1981) Circulation in Enewetak Atoll Lagoon. Limnol. Oceanogr., 26: 1074-1083.

Bakun, A. (1985) Comparative studies and the recruitment problem: searching for generalizations. CalCOFI Rep., 26: 30-40.

Barkley, R. A. (1972) Johnston Atoll's wake. J. Mar. Res., 30: 201-216.

Barlow, G. W. (1981) Patterns of parental investment, dispersal, and size among coral-reef fishes. Env. Biol. Fish., 6: 91-115.

Boden, B. P. (1952) Natural conservation of insular plankton. Nature, 169: 697-699.

Brainard, R. & P. Wittmann (1985) Aspects of the thermohaline structure over Southeast Hancock Seamount. (Abstract 51F-05) EOS - Trans. Amer. Geophys. Un., 66: 1336.

Brothers, E. B., D. McB. Williams & P. F. Sale (1983) Length of larval life in twelve families of fishes at "One Tree Lagoon", Great Barrier Reef, Australia. Mar. Biol., 76: 319-324.

Doherty, P. J. (1983) Tropical territorial damselfishes: is density limited by aggression or recruitment? Ecology, 64: 176-190.

Doherty, P. J., D. McB. Williams & P. Sale (1985) The adaptive significance of larval dispersal in coral reef fishes. Env. Biol. Fish., 12: 81-90.

Dooley, H. D. (1984) Aspects of Oceanographic Variability on Scottish Fishing Grounds. Ph.D. Thesis, University of Aberdeen. 154p.

Doty, M. S., & M. Oguri. (1956) The island mass effect. J. Cons. int. Explor. Mer. 22: 33-37.

Ehrlich, P. R. (1975) The population biology of coral reef fishes. Ann. Rev. Ecol. Syst., 6: 211-247.

Ekman, V. W. (1905) On the influence of the earth's rotation on ocean currents. Ark. Mat. Astron. Fys., 2(11): 1-55.

Ewing, G. (1950) Slicks, surface films, and internal waves. J. Mar. Res., 4:161-187.

Genin, A. & G. W. Boehlert (1985) Dynamics of temperature and chlorophyll structures above a seamount: An oceanic experiment. J. Mar. Res., 43: 907-924.

Glantz, M. H. (1983) Man, state, and fisheries: an inquiry into some societal constraints that affect fisheries management. In: Proceedings of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources, editors G.D.Sharp & J. Csirke, FAO Fish. Rep., 291(3): 99-115.

Hamner, W. M. & I. R. Haury (1981) Effects of island mass: water flow and plankton pattern around a reef in the Great Barrier Reef lagoon. Limnol. Oceanogr., 26: 1084-1102.

Hennemuth, R. C., J. E. Palmer & B. E. Brown (1980) A statistical description of recruitment in eighteen selected fish stocks. J. Northw. Atl. Fish. Sci., 1: 101-111.

Hide, R. (1961) Origin of Jupiter's great red spot. Nature, 190: 895-896.

Hjort, J. (1926) Fluctuations in the year classes of important food fishes. J. Cons. int. Explor. Mer, 1: 5-38.

Hogg, N. G. (1980) Effects of bottom topography on ocean currents. In: Orographic Effects in Planetary Flows, editors R. Hide & P.W. White, GARP Pub. Ser., 23, World Meteorological Organization, Geneva: 169-207.

Hunter, J. R. & G. D. Sharp (1983) Physics and fish populations: shelf sea fronts and fisheries. In: Proceedings of the Expert Consulsultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources, editors G.D. Sharp & J. Csirke, FAO Fish., Rep. 291(3): 659-682.

Huppert, E. H. & K. Bryan (1976) Topographically generated eddies. Deep-Sea Res., 23: 655-680.

Johannes, R. E. (1978) Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. Env. Biol. Fish., 3: 65-84.

Johannes, R. E. (1981) Words of the Lagoon. University of California Press, Berkeley. 245p.

Langmuir, I. (1938) Surface motion of water induced by the wind. Science 87: 119-123.

Leibovich, S. (1983) The form and dynamics of Langmuir circulations. Ann. Rev. Fluid Mech., 15: 391-427.

Leis, J. M. (1982) Distribution of fish larvae around Lizard Island, Great Barrier Reef: Coral reef lagoon as refuge? Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., 2: 471-477.

Longuet-Higgens, M. S. (1953) Mass transport in water waves. Phil. Trans. A, 245: 535-581.

Longhurst, A. R. (1976) Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the eastern tropical Pacific Ocean. Deep-Sea Res., 23: 729-754.

Lutjeharms, J. R. E. & A. E. F. Heydorn (1981a) The rock-lobster Jasus tristani on Vema Seamount: Drifting buoys suggest a possible recruiting mechanism. Deep-Sea Res., 26: 631-636.

Lutjeharms, J. R. E. & E. F. Heydorn (1981b) Recruitment of rock lobster on Vema Seamount from the islands of Tristan da Cunha. Deep-Sea Res., 28A: 1237.

McNally, G. J., W. C. Patzert, A. D. Kirwan Jr. & A. C. Vastano (1983) The near-surface circulation of the North Pacific using satellite tracked drifting bouys. J. Geophys. Res., 88(C12): 7507-7518.

Montgomery, R. B. & E. D. Stroup (1962) Equatorial Waters and Currents at 150 W in July - August 1952. The Johns Hopkins Press, Baltimore. 66p.

Phillips, O. M. (1977) The Dynamics of the Upper Ocean (2nd edition). Cambridge University Press, London and New York. 336p.

Proudman, J. (1916) On the motion of solids in a liquid possessing vorticity. Proc. Roy. Soc., A 92: 400-424.

Rothlisberg, P. C. (1982) Vertical migration and its effect on dispersal of penaeid shrimp larvae in the Gulf of Carpenteria, Australia. Fish. Bull., U.S. 80: 541-554.

Rothlisberg, P. C., J. A. Church & A. M. G. Forbes (1983) Modelling the advection of vertically migrating shrimp larvae. J. Mar. Res., 41: 511-538.

Roughgarden, J., Y. Iwasa & C. Baxter (1985) Demographic theory for an open marine population with space-limited recruitment. Ecology, 66: 54-67.

Sale, P. F. (1980) The ecology of fishes on coral reefs. Oceanogr. Mar. Bio. Ann. Rev., 18: 367-421.

Shanks, A. L. (1983) Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. Mar. Ecol. Prog. Ser., 13: 311-315.

Shomura R. S. & R. A. Barkley (1980) Ecosystem dynamics of seamounts -- a working hypothesis. Proc. of 4th CSK Symposium: 789.

Taylor, G. I. (1917) Motion of solids in fluids when the flow is not irrotational. Proc. Roy. Soc. A, 93: 99-113.

Taylor, G. I. (1923) Experiments on the motion of solid bodies in rotating fluids. Proc. Roy. Soc. A, 104: 213-218.

Thomson, R. E. & E. J. Wolanski (1984) Tidal period upwelling within Raine Island Entrance Great Barrier Reef. J. Mar. Res., 42: 787-808.

Victor, B. C. (1983) Recruitment and population dynamics of a coral reef fish. Science, 219: 419-420.

Victor, B. C. (1986) Duration of the planktonic larval stage of one hundred species of Pacific and Atlantic wrasses (family Labridae). Mar. Biol., 90: 317-326.

Walford, L. A. (1938) Effects of currents on distribution and survival of the eggs and larvae of haddock Melanogrammus aeglefinus on Georges Bank. U.S. Bull. Bur. Fish., 49: 1-73.

Williams, D. McB. (1980) Dynamics of the pomacentrid community on small patch reefs in One Tree Lagoon (Great Barrier Reef). Bull. Mar. Sci., 30: 159-170.

Williams, D. McB. (1982) Patterns in the distribution of fish communities across the central Great Barrier Reef. Coral Reefs, 1: 35-43.

Williams, D. McB. (1983a) Longitudinal and latitudinal variation in the structure of reef fish communities. In: Proceedings: Inaugural Great Barrier Reef Conference, Townsville, Aug. 28-Sept. 2, 1983, editors J.T. Baker, R.M. Carter, P.W. Samarco & K.P. Stark. James Cook University Press: 265-270.

Williams, D. McB. (1983b) Daily, monthly and yearly variability in recruitment of a guild of coral reef fishes. Mar. Ecol. Prog. Ser., 10: 231-237.

Williams, D. McB. (1985) Structure and dynamics of Great Barrier Reef fish communities. Unpublished notes for U.S. Seminar June/July 1985. 36p.

Williams, D. McB., E. Wolanski & J. C. Andrews (1984) Transport mechanisms and the potential movement of planktonic larvae in the central region of the Great Barrier Reef. Coral Reefs, 3: 229-236.

Wolanski, E., J. Imberger & M. L. Heron (1984) Island wakes in shallow coastal waters. J. Geophys. Res., 89(C6): 10553-10569.

Wolanski, E. & G. L. Picard (1983) Upwelling by internal tides and Kelvin waves at the continental shelf break on the Great Barrier Reef. Austral. J. Mar. Freshwater Res., 34: 65-80.

AN APPROACH TO RECRUITMENT RESEARCH IN INSULAR ECOSYSTEMS

George W. Boehlert
Southwest Fisheries Center Honolulu Laboratory
National Marine Fisheries Service, NOAA
Honolulu, Hawaii 96822-2396 USA

ABSTRACT: Population maintenance of species with pelagic larvae in island systems is poorly understood, but general agreement has emerged in recent years that processes in the plankton are responsible for recruitment variability. An initial, multi-disciplinary approach is suggested to examine questions of population maintenance with special attention to retention of larval forms around islands. Intensive but directed studies of physical and biological oceanography in waters surrounding an island and studies of fish populations, including recruitment patterns on the island, are proposed. A rationale is developed for the initial study to be conducted at an isolated, oceanic island to simplify the survey work and interpretation of results. Such a study could lead to new insights on the planktonic processes which affect recruitment variablity and would be invaluable to the design of similar studies in more complicated archipelagic or tropical coastal systems.

1. INTRODUCTION

Marine organisms which inhabit isolated islands or seamounts are faced with limited adult habitat and with ocean currents which advect larvae away from the source population; some species have probably developed mechanisms for population maintenance, but these remain largely unknown at the present time. Thus the problems of recruitment of island and seamount resources differ significantly from those of species associated with continental shelf and slope regions, regardless if in boreal, temperate, or tropical regions. In this paper I consider some of the questions which must be addressed if we are to better understand the process of recruitment in island and seamount ecosystems.

The vast majority of tropical marine species, particularly those of commercial importance, are characterized by a life history with a pelagic larval stage. While early studies typically suggested that these stages were adaptive for dispersal (Ekman,1953), an alternate view was developed by Johannes (1978), who argued that pelagic larvae were an adaptation to minimize predation of the vulnerable larval stages. Still, other scientists hold to the concept that dispersal remains the selective advantage of a pelagic stage (Barlow, 1981).

To understand recruitment in insular ecosystems, the above issue is important but the fact remains that pelagic larvae must return to replenish the source population. Several early studies of reef fish ecology held that space, rather than recruitment, was the limiting factor to these populations (Smith and Tyler 1972, 1975), inferring that a large pool of potential recruits could fill space on the reef at any time. If this were indeed the case, fishery exploitation of a given population size could possibly be maintained at a higher level than if recruitment were variable and the limiting factor. Unfortunately, more detailed study has shown that recruitment is highly variable within species. On a short time scale, Victor (1982) has shown sporadic recruitment despite continuous spawning in the labrid Thalassoma bifasciatum. Other studies have further demonstrated that recruitment is one of the most important factors in the population dynamics of reef fishes (Doherty, 1983; Williams, 1983; Sale and Douglas 1984). The temporal component of recruitment variability is probably the most important, with interannual differences of at least an order of magnitude (Shulman 1985). Spatial variations, at least on the scales examined, would appear to be less important. Similar recruitment patterns may occur over scales of 1 km (Shulman, 1985) to 50 km, the latter apparently after mixing of cohorts in the plankton (Victor, 1984). Eckert (1984), however, noted little similarity in spatial recruitment patterns in a series of reefs in the Great Barrier Reef system, and Sale et al. (1984) suggested that spatial variability on this scale is as important as variability in year class strength. The question of spatial variations and its relationship with temporal variability needs more work.

Since the source of variability in recruitment occurs in the planktonic stage (Victor, 1983; Warner, 1984) this is an important place to begin investigations. The important processes to address initially must be whether variability in recruitment is under physical or biotic control. If the pelagic larval stage is an adaptation to reduce predation as suggested by Johannes (1978), then biotic effects in the planktonic environment may not result in a strong component of interannual variability. Planktonic prey of fish larvae may be enhanced on the mesoscale by the "island mass effect" (Gilmartin and Relevante, 1974) and the associated higher standing stocks of plankton near islands (Jones, 1962). Physical factors, on the other hand, may play a more important role in recruitment variability. Physical oceanography around islands is complex and variable (Barkley, 1972; Hogg et al., 1978; Pingree and Maddock, 1980, 1985) and advection likely plays the dominant role in variability in recruitment strength in tropical island species. In the life history, biotic factors may play the dominant role after settlement.

2. MECHANISMS OF POPULATION MAINTENANCE

The physical mechanisms important in larval retention around islands, banks, or seamounts have been discussed by Bakun (this volume) and I will not elaborate on them here. The physical processes alone, however, are not likely to result in retention of larvae; related biological processes, such as temporal spawning activity by adults and behavioral attributes of the planktonic stages, doubtless interact with the physical mechanisms to result in retention and ultimate recruitment (Lobel and Robinson, 1983). While flow patterns may result in significant aggregation of planktonic organisms under certain situations (Hamner and Hauri, 1981), insular holoplanktonic assemblages distinct from oceanic assemblages occur around islands and patterns of convergences may maintain such populations (Boden, 1952). Peterson et al. (1979) described a similar mechanism for maintenance of a copepod population in an upwelling area, but invoked a behavioral mechanism to explain differential utilization of current patterns. Larvae are capable of significant behavioral responses to physical factors which may result in alterations in the distribution pattern (Boehlert and Mundy, 1986).

Eddies and gyres which form around islands and seamounts may act to trap waters for significant periods of time (Pingree and Maddock, 1980; Wolanski et al. 1984). Sale (1970), Emery (1972), and Shomura and Barkley (1979) suggested that such eddies were important in retaining planktonic stages. Further conceptual development of this idea has been provided by Lobel and Robinson (1983); data supporting the role of eddies in population maintenance exist for the continental shelf off Norway (Sundby, 1984), Rockall Bank (Dooley, 1984), and George's Bank (Smith and Morse, 1985). Understanding the physical and temporal attributes of such eddies will be necessary to show their importance in a recruitment mechanism.

3. CURRENT RESEARCH APPROACHES

The study of recruitment has historically taken indirect approaches which look at the final result, including age distributions, year class strengths, and, in the case of reef fishes, temporal and spatial recruitment patterns, looking at the results of the process of recruitment rather than the mechanism. Many of the recent studies outlined above demonstrate significant temporal variability in recruitment, including interannual variability, despite a relatively stable spawning stock. The work of Victor (1983, 1984), in particular, points to processes in the plankton which determine the timing and strength of recruitment in tropical systems (Warner, 1984). The northern anchovy in the California Current system was studied for many years as part of the CalCOFI program and this historical data base on larval distribution and abundance has been critical to further work; the greatest advances in understanding causes of recruitment success or failure, however, have been made in the last decade by determining the role of physical (storms, turbulence) and biotic (prey microdistribution) factors (Lasker 1975, 1978) and their effects on mortality in the field. This approach has allowed generalities to be drawn about similar ecosystems (Bakun, 1985). A comparative approach could also be profitable in tropical systems.

Much of the research on recruitment in tropical fishes has addressed the issue of the high diversity of reef fishes (Sale, 1982), but recent studies on recruitment have directed more researchers to look to processes in the plankton as determinants of recruitment (Helfman, 1978; Doherty et al. 1985; McFarland and Ogden, 1985). Studies on the reef have documented spawning activity and recruitment patterns, but little research has been done on the intervening pelagic stage (McFarland and Ogden, 1985). Still, research on the growth patterns of recruits has resulted in a greater understanding of the timing and variability of recruitment. Use of daily growth increments on new recruits and the ability to detect "recruitment marks" on older ones (Ralston, 1975; Brothers and McFarland 1979) has led to inferences regarding age at recruitment for many species (Brothers and Thresher, 1985; Brothers et al. 1983). Application of this technique to a single species has shown a high degree of spatial coherence in recruitment pattern over a scale of 50 km in the Caribbean (Victor, 1984); this study was significant in that the ages within groups recruiting at the same time were mixed, suggesting that cohorts spawned at different times were mixed in the plankton. These studies are important and allow us to draw inferences about processes occurring in the planktonic environment.

There have been fewer studies in the pelagic environment in tropical ecosystems which relate to recruitment. Distributional studies have typically lacked the detailed physical measurements necessary to understand the meaning of observed patterns. Several intriguing results nonetheless exist. Miller (1974), for example, noted differences in abundance of fish larvae upstream, downstream, and in the reef waters of Molokini, a small islet near Maui in Hawaii; larval fish in reef waters and downstream were typically smaller than in upstream waters, but were 26 and 4 times as abundant, respectively. It is known that areas of stagnant water may be held in the lee of islands in response to a current (Pingree and Maddock, 1980; Wolanski et al. 1984) and that zooplankton may swarm or form aggregations in such locations (Hamner and Hauri, 1981). An interesting point of Miller's study, however, was that densities of passively transported tunicate eggs did not differ among the three areas, suggesting that larval behavior was an important feature of the observed distributional patterns. Other studies in Hawaii have documented differences in distributional patterns among different groups of ichthyoplankton (Leis and Miller, 1976; Leis 1982b); Leis (1982a) has

also used eggs and larvae of nearshore species as tracers of coastal water but later suggested that "the assumption that larvae of reef fishes are passive particles to be treated as conservative properties of water parcels is unjustified without much more information than is currently available on larval behavior" (Leis and Goldman, 1984). While these studies provide intriguing results, they lack the concurrent physical data necessary for firm interpretation. More recent studies on small reefs within the Great Barrier Reef have included physical measurements (Leis and Goldman, 1983, 1984; Williams et al. 1984).

4. AN APPROACH TO UNDERSTANDING INSULAR RECRUITMENT MECHANISMS

Components of a fairly comprehensive program addressing insular recruitment in the Caribbean were discussed in Richards (1982) and included studies of physical oceanography, larval distribution, planktology, primary productivity, and fisheries data analysis. In this paper I recommend a more modest approach for an initial but intensive study. If we agree that processes in the plankton are the major source of variability in recruitment, then we narrow the primary sources of this variability to either physical (advection) or biotic (predation, prey availability) factors (Hunter, 1976). While the biotic factors doubtless play a role, study of predation- or starvation-induced mortalities may be premature in tropical ecosystems, mainly because our understanding of distributional patterns is somewhat rudimentary and abundances of shore-fish larvae are quite low (Leis and Miller, 1976). Reef fishes typically have extended spawning seasons and apparently use a planktonic stage to reduce predation on the reef (Johannes, 1978; Thresher and Brothers, 1985); also, species with planktonic eggs may spawn in a manner which minimizes temporal and spatial overlap with predators (Frank and Leggett, 1985). Although predation may be an important source of interannual variability in mortality of larval stages, it will be difficult to study without knowledge of distribution. Advection and other physical factors may initially be a more tractable problem for study and clearly play an important role in recruitment variability in tropical island ecosystems. While not intensively studying prey and predator distribution, an initial study of advection, distribution, and retention mechanisms would provide preliminary distributional data which could later be used to design studies of prey microscale distribution (Owen, 1981) or predation and starvation (Hewitt et al. 1985).

Another way to simplify an initial tropical recruitment experiment would be to conduct the work around an isolated, oceanic island. This provides two advantages. First, the complexities in physical oceanography inherent in archipelagic systems, including eddies and downstream effects, will be minimized (Barkley, 1972). Secondly, it avoids the problem of an unknown source population. Early larvae and the vast majority of recruits of shore fishes captured near an isolated oceanic island were likely spawned there. Shore-based studies of recruitment (Victor, 1982, 1984; McFarland et al. 1985; Shulman, 1985) have typically not addressed the problem of the source of recruits. With a pelagic duration of 20-50 days (Brothers and Thresher, 1985), recruits could come from a wide geographic area. Remaining in an isolated system for an initial experiment thus has the advantage of providing a better understanding of the primary mechanisms involved in larval retention and recruitment which may then be applied to more complicated systems; it also will address the question of locally recruiting populations proposed by Bakun (this volume). Another advantage is that the populations may be unexploited and thus population characteristics such as age distribution and natural mortality can be determined from sampling and age analysis.

The proposed study would involve physical and biological components. The physical oceanographic component would involve primarily measurements of mesoscale phenomena, first looking at the general geostrophic flow component and its variability and studying the effects of the island on flow, including both local and downstream effects. Specifically, the physical retention mechanisms considered in Bakun (this volume) must be evaluated to assess their ability to retain larvae and juveniles in the region of the island. In the initial, intensive studies, special consideration should be given to developing simpler means of determining flow patterns, including use of XBT data, perhaps in conjunction with objective analysis models (Mooers and Robinson, 1984), should they prove reliable in waters around islands. Special attention should also be paid to remote sensing methods. Surface thermal images in the tropics may not be of great value, but ocean color analysis can be used to detect variations in chlorophyll which might be related to island effects (Dandonneau and Charpy, 1985). Similarly, satellite altimetry could potentially be used for detection of eddies or current patterns and may facilitate subsequent detection of the appropriate signals.

The biological program in offshore waters will be primarily shipboard sampling and should concentrate on local island species. Sampling for variability in abundance and microdistribution of prey, primary productivity, and other trophic factors would be minimized in this initial study. Patterns of chlorophyll distribution, however, should be taken to ground-truth remote sensing proposed for the physical component. Initially, a large scale spatial study of larval and juvenile fish distribution will be necessary, including upstream/downstream sampling and intensive sampling in the island wake region and nearshore waters. As an example, preliminary data on horizontal ichthyoplankton abundance around Johnston Island (Figure 1) demonstrate that larval abundance in downstream waters may be several times higher than in upstream waters; the increases are explained by increases of shore-fish larvae as opposed to midwater or noninsular forms. Unfortunately, concurrent physical data are unavailable from this study to test the retention mechanisms proposed by Bakun (this volume). Limited sampling should also be conducted in the shallows or lagoon waters, but these have not typically been shown to be important nurseries for most species (Leis, 1981; Leis and Goldman 1983). The ichthyoplankton sampling should be conducted with high resolution in the vertical plane, with concurrent sampling of physical factors (depth, temperature, salinity) as is done with the MOCNESS or BIONESS nets. Scoping studies should be done to determine the depths of residence of shore fish larvae and these depths should be studied intensively to minimize the needed sampling; typically, the upper mixed layer is where the majority of shore fish larvae will be found in tropical systems, as shown for waters off Hawaii (Figure 2). Studies of the relationship of larval distribution to physical and diel factors can then be used to infer behavioral patterns and their role in the physical retention mechanisms.

Larger volume sampling techniques, particularly midwater trawls, should be used to define the horizontal patterns of larger larvae and transformed juveniles which are rare or undersampled by the plankton gear; to maximize the use of shiptime, large nets as described in Pearcy (1980) which are semi-quantitative and have uniform mesh, should be used. Such large sampling gear was used by Sale (1970), who observed overall densities of juvenile convict surgeonfish, Acanthurus triostegus, of 0.0017 per 1000 m^3. Although these densities are low, such nets may sample 100 m^3 per second when towed at 2 kt and thus detect areas of moderate density with reasonable sampling times.

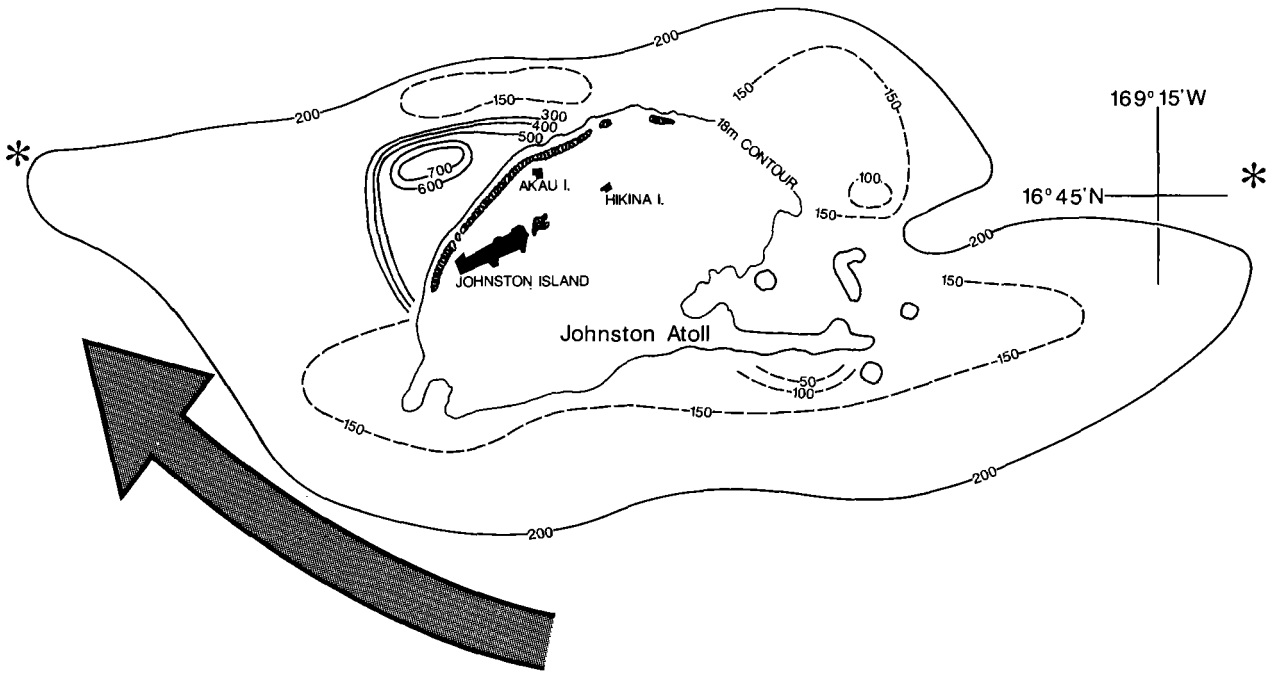


FIGURE 1. Distribution of ichthyoplankton around Johnston Island in November, 1984 collected from the Townsend Cromwell with a 1 m^2 opening-closing Tucker trawl. Densities refer to numbers of larvae per 10^3 m^3 in the 50-100 m depth stratum. The arrow represents surface current deduced from drogues deployed a month earlier (P. S. Lobel, personal communication). Note the high density of larvae on the downstream side of the island. Data from Boehlert (unpublished). Asterisks indicate that collections were made at greater distances east and west of the atoll.

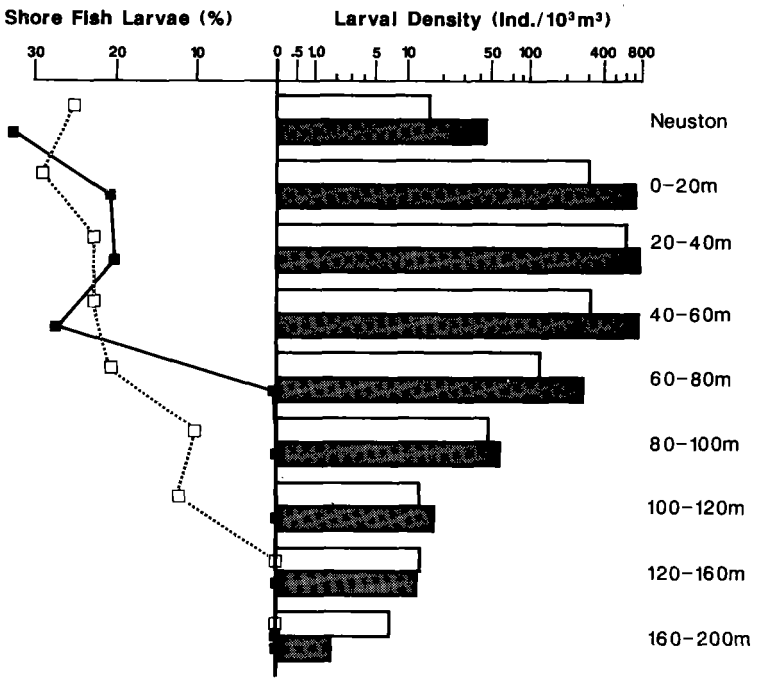


FIGURE 2. Larval densities (log scale) as a function of depth at both day and night at a station 5 nmi off the leeward coast of Oahu, Hawaii (lat. 21°21' N., long. 158°13.3' W.) taken in September, 1985. Each value represents a single haul. Clear bars represent day densities, cross-hatched bars represent night densities. The neuston samples are from the surface to 70 cm. On the left of the figure, the percentage of shore fish larvae (as opposed to pelagic or midwater fishes) is shown, with closed squares representing night, open squares day samples. Data from Boehlert and Mundy (unpublished).

A nearshore biological component of this study should be developed to sample all life stages from new recruits to adults. The age structure of adult populations should be determined with sufficient numbers to allow both estimation of mortality rates and variability in year class strength. These should be combined with length-based methodologies to streamline subsequent sampling. Sampling of new recruits should be undertaken during and after the main offshore sampling. This part of the study should at least include surveys to assess the densities of recruits and otolith studies to determine the birthdate and settlement date distribution of recruits. This will provide both the planktonic duration and the success of cohorts sampled during earlier offshore work. The latter work would be particularly important to correlate with physical oceanography and the distribution and abundance of earlier life stages in the pelagic environment.

From a temporal standpoint, the intensive study should be conducted during the season which coincides with the spawning peaks of most reef species, but preferably for a longer period in the first year to assess seasonal variability. The duration of the intensive offshore study should be at least one month, which will allow the distributional and physical analysis as well as coinciding with the approximate pelagic duration of many fish species (Brothers and Thresher, 1985). This type of study should be conducted over a period of two or three years (with more precise and therefore less intensive sampling each year) to assess interannual variability. If remote sensing methods prove useful, relevant data could be collected throughout the year.

This study should concentrate on any insular species to allow flexibility. Target species attributes should include known life histories (identified larvae, juvenile stages and habitats), sufficient larval and juvenile abundance to statistically assess distributional patterns and recruitment, and a large enough adult population to allow repeated sampling and estimation of population age structure. As with any ichthyoplankton program, however, the proposed research should consider the suite of species captured in the study to evaluate species associations.

If framed as a two to three year study, this research could provide answers to many unanswered questions about recruitment in tropical insular ecosystems. The study of an isolated island ecosystem would provide focused hypotheses which could then be tested in the more complicated archipelagic and island group systems where fisheries for a variety of species with pelagic eggs and larvae exist. To achieve these objectives, however, an intensive and interdisciplinary approach will be necessary.

5. REFERENCES

Bakun, A. (1985) Comparative studies and the recruitment problem: Searching for generalizations. Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest., Rep., 26:30-40.

Barlow, G. W. (1981) Patterns of parental investment, dispersal and size among coral-reef fishes. Environ. Biol. Fishes, 6:65-85.

Barkley, R. A. (1972) Johnston Atoll's wake. J. Mar. Res., 30:201-216.

Boden, B. P. (1952) Natural conservation of insular plankton. Nature, 169: 697-699.

Boehlert, G. W. & B. C. Mundy (1986) The role of behavioral and physical factors in fish recruitment to estuarine nursery areas. Trans. Am. Fish. Soc. (In press).

Brothers, E. B. & W. N. McFarland (1979) Correlations between otolith microstructure, growth, and life history transitions in newly recruited French grunts [Haemulon flavolineatum (Desmarest), Haemulidae]. Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178:369-374.

Brothers, E. B. & R. E. Thresher (1985) Pelagic duration, dispersal, and the distribution of Indo-Pacific coral reef fishes. In: The Ecology of Coral Reefs, editors M. L. Reaka, NOAA Symp. Ser. Undersea Res. Vol., 3, p. 53-70.

Brothers, E. B., D. M. Williams & P. F. Sale (1983) Length of larval life in twelve families of fishes at "One Tree Lagoon", Great Barrier Reef, Australia. Mar. Biol. (Berl.), 76:319-324.

Dandonneau, Y. & L. Charpy (1985) An empirical approach to the island mass effect in the south tropical Pacific based on sea surface chlorophyll concentration. Deep-Sea Res., 29:953-965.

Doherty, P. J. (1983) Tropical territorial damselfishes: is density limited by aggression or recruitment? Ecology, 64:176-190.

Doherty, P. J., D. M. Williams & P. F. Sale (1985) The adaptive significance of larval dispersal in coral reef fishes. Environ. Biol. Fishes, 12:81-90.

Dooley, H. D. (1984) Aspects of oceanographic variability on Scottish fishing grounds. Ph.D. Thesis, Univ. Aberdeen, Scotland, 154 p.

Eckert, G. J. (1984) Annual and spatial variation in recruitment of labroid fishes among seven reefs in the Capricorn/Bunker Group, Great Barrier Reef. Mar. Biol. (Berl.), 78:123-127.

Ekman, S. (1953) Zoogeography of the sea. Sidgwick and Jackson, London, 417 p.

Emery, A. R. (1972) Eddy formation from an oceanic island: ecological effects. Caribb. J. Sci., 12:121-128.

Frank, K. T. & W. C. Leggett (1985) Reciprocal oscillations in densities of larval fish and potential predators: A reflection of present or past predation. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42:1841-1850.

Gilmartin, M. & N. Relevante (1974) The 'island mass' effect on the phytoplankton and primary production of the Hawaiian Islands. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 16:181-204.

Hamner, W. M. & I. R. Hauri (1981) Effects of island mass: Water flow and pattern around a reef in the Great Barrier Reef lagoon, Australia. Limnol. Oceanogr., 26:1084-1102.

Helfman, G. S. (1978) Patterns of community structure in fishes: Summary and overview. Environ. Biol. Fishes, 3:129-148.

Hewitt, R. P., G. H. Theilacker, and N. C. H. Lo (1985) Causes of mortality in young jack mackerel. Mar. Ecol. Prog. Ser., 26:1-10.

Hogg, N. E., E. J. Katz & T. B. Sanford. (1978) Eddies, islands, and mixing. J. Geophys. Res. 83(C6):2921-2938.

Hunter, J. R. Editor (1976) Report of a colloquium on larval fish mortality studies and their relation to fishery research, Jan. 1975. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS Circ-395, 5 p.

Johannes, R. E. (1978) Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. Environ. Biol. Fishes, 3:65-85.

Jones, E. C. (1962) Evidence of an island effect upon the standing crop of zooplankton near the Marquesas Islands, Central Pacific. J. Cons. int. Explor. Mer, 27:223-231.

Lasker, R. (1975) Field criteria for survival of anchovy larvae: The relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish. Bull., U.S., 73:453-462.

Lasker, R. (1978) The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California current: Identification of factors contributing to recruitment failure. Rapp. R.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 173:212-230.

Leis, J. M. (1981). Distribution of fish larvae around Lizard Island, Great Barrier Reef: Coral reef lagoon a refuge? Proc. 4th Int. Coral Reef. Symp. Manila. Vol. 2, p. 471-477.

Leis, J. M. (1982a) Hawaiian creediid fishes (Crystallodytes cookei and Limnichthys donaldsoni): Development of eggs and larvae and use of pelagic eggs to trace coastal water movement. Bull. Mar. Sci., 32:166-180.

Leis, J. M. (1982b) Nearshore distributional gradients of larval fish (15 taxa) and planktonic crustaceans (6 taxa) in Hawaii. Mar. Biol. (Berl.), 72:89-97.

Leis, J. M. & B. Goldman (1983) Studies of the biology of larvae fishes in the Lizard Island area, northern Great Barrier Reef. In: Proceedings of the Inaugural Great Barrier Reef Conference, p. 221-225, Townsville, editors J. T. Baker, R. M. Carter, P. W. Sammarco, and R. P. Stark, James Cook Univ. Press, Townsville.

Leis, J. M. & B. Goldman (1984) A preliminary distributional study of fish larvae near a ribbon coral reef in the Great Barrier Reef. Coral Reefs, 2:197-204.

Leis, J. M. & J. M. Miller (1976) Offshore distributional patterns of Hawaiian fish larvae. Mar. Biol. (Berl.), 36:359-367.

Lobel, P. S. & A. R. Robinson (1983) Reef fishes at sea: ocean currents and the advection of larvae. In: The Ecology of Deep and Shallow Coral Reefs, Symp. Ser. Undersea Res., editor M. L. Reaka, NOAA Undersea Res. Prog. Vol. 1, No. 1, p. 29-38.

McFarland, W. N., E. B. Brothers, J. C. Ogden, M. J. Schulman, E. L. Bermingham N. M. Kotchian-Prentiss (1985) Recruitment patterns in young French grunts, Haemulon flavolineatum (Family Haemulidae), at St. Croix, Virgin Islands. Fish. Bull., U.S., 83:413-426.

McFarland, W. N. & J. C. Ogden (1985) Recruitment of young coral reef fishes from the plankton. In: The Ecology of Coral Reefs, editor M. L. Reaka, NOAA Symp. Ser. Undersea Res., Vol. 3, p. 37-52.

Miller, J. M. (1974) Nearshore distribution of Hawaiian marine fish larvae: effects of water quality, turbidity and currents. In: The Early Life History of Fish, editor J. H. S. Blaxter, Springer Verlag, New York, p. 217-232.

Mooers, C. N. K. & A. R. Robinson (1984) Turbulent jets and eddies in the California Current and inferred cross-shore transports. Science, 223:51-53.

Owen, R. W. (1981) Microscale plankton patchiness in the larval anchovy environment. Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178:364-368.

Pearcy, W. G. (1980) A large, opening-closing midwater trawl for sampling oceanic nekton, and comparison of catches with an Isaacs-Kidd midwater trawl. Fish. Bull., U.S., 78:529-534.

Peterson, W. T., C. B. Miller A. Hutchinson (1979) Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone. Deep-Sea Res., 26A:467-494.

Pingree, R. D. & L. Maddock (1980) The effects of bottom friction and earth's rotation on an island's wake. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 60:499-508.

Pingree, R. D. & L. Maddock (1985) Rotary currents and residual circulation around banks and islands. Deep-Sea Res., 32:929-948.

Ralston, S. (1975) Aspects of the age and growth, reproduction, and diet of the millet-seed butterflyfish, Chaetodon miliaris (Pisces: Chaetodontidae), a Hawaiian endemic. M.S. Thesis, Univ. Hawaii, Honolulu, 102 p.

Richards, W. J. (1982) Planktonic processes affecting establishment and maintenance of reef fish stocks. In: The Biological Bases for Reef Fishery Management. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo NMFS-SEFC-80, p. 92-102.

Sale, P. F. (1970) Distribution of larval Acanthuridae off Hawaii. Copeia 1970:765-766.

Sale, P. F. (1982) Stock-recruit relationships and regional coexistence in a lottery competitive system: A simulation study. Am. Nat., 120:139-159.

Sale, P. F., P. J. Doherty, G. J. Eckert, W. A. Douglas & D. J. Ferrell (1984) Large-scale spatial and temporal variation in recruitment to fish populations on coral reefs. Oecologia (Berl.), 64:191-198.

Sale, P. F. & W. A. Douglas (1984) Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relationship of community structure to reef structure. Ecology, 65:409-422.

Shomura, R. S. & R. A. Barkley (1979) Ecosystem dynamics of seamounts--a working hypothesis. In: Proc. 4th Symp. Co-op. Study of the Kuroshio and adjacent regions, Saikon Publ. Co., Tokyo, Japan, p. 789-790.

Shulman, M. J. (1985) Variability in recruitment of coral reef fishes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 89:205-219.

Smith, W. G. & W. W. Morse (1985) Retention of larval haddock Melanogrammus aeglefinus in the Georges Bank region, a gyre-influenced spawning area. Mar. Ecol. Prog. Ser., 24:1-13.

Smith, C. L. & J. C. Tyler (1972) Space resource sharing in a coral reef fish community. Nat. Hist. Mus., Los Angeles, Bull., 14:125-170.

Smith, C. L. & J. C. Tyler (1975) Succession and stability in fish communities of dome-shaped patch reefs in the West Indies. Am. Mus. Novit., 2572, 18 p.

Sundby, S. (1984) Influence of bottom topography on the circulation at the continental shelf off northern Norway. Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders., 17:501-519.

Thresher, R. E. & E. B. Brothers (1985) Reproductive ecology and biogeography of Indo-West Pacific angelfishes (Pisces, Pomacanthidae). Evolution, 39:878-887.

Victor, B. C. (1982) Daily otolith increments and recruitment in two coral-reef wrasses, Thalassoma bifasciatum and Halichoeres bivittatus. Mar. Biol. (Berl.)71:203-208.

Victor, B. C. (1983) Settlement and larval metamorphosis produce distinct marks on the otoliths of the slippery dick, Halichoeres bivittatus. In: The Ecology of Deep and Shallow Coral Reefs, editor M. L. Reaka, Symp. Ser. Undersea Res., NOAA Undersea Res. Prog., Vol.1, No. 1, p. 47-52.

Victor, B. C. (1984) Coral reef fish larvae: Patch size estimation and mixing in the plankton. Limnol. Oceanogr., 29:1116-1119.

Warner, R. R. (1984) Recent developments in the ecology of tropical reef fishes. Arch. Fischereiwiss., 35:43-53.

Williams, D. M. (1983) Daily, monthly and yearly variability in recruitment of guild of coral reef fishes. Mar. Ecol. Prog. Ser., 10:231-237.

Williams, D. M., E. Wolanski & J. C. Andrews (1984) Transport mechanisms and the potential movement of planktonic larvae in the central region of the Great Barrier Reef. Coral Reefs, 3:229-236.

Wolanski, E., J. Imberger & M. L. Heron (1984) Island wakes in shallow coastal waters. J. Geophys. Res., 89(C6):10553-10569.

COASTAL FISHERY HABITAT REQUIREMENTS

Linda A. Deegan
Department of Forestry and Wildlife Management
University of Massachusetts, Amherst, MA 01003 USA

John W. Day Jr.
Coastal Ecology Institute, Louisiana State University
Baton Rouge, LA 70803 USA

ABSTRACT: Estuaries are important nursery areas for many commercial fish species. Even though residence in estuarine areas has been identified as a critical period determining year-class strength we still do not know many of the underlying mechanisms. One fundamental question is : Does year-class strength depend on whether larvae get into the estuary in the first place, or is it determined by environmental and biological events once they reach the nursery ground ? The mayor questions yet to be answered are : 1) the specific relationships between habitat and fish growth and survivorship, and; 2) are these relationships species-specific or are there some common patterns of use.

1. INTRODUCTION

Estuaries throughout the world are valuable nursery areas for many commercially and recreationally important species of fish (e.g., Bayley, 1975; Wallace and van der Elst, 1975; Lenanton, 1977; Warburton, 1979; Weinstein, 1979; Bozeman and Dean, 1980; Pollard, 1981; Deegan and Thompson in press). Often, even though residence in estuarine areas has been identified as a crucial to determining year-class strength, we know little about the details of the relationship. It is important to determine if larval year-class strength is determined by the ability of the larvae to reach the nursery areas, the areal extent of nursery areas, or environmental factors which operate during their stay in the estuary. This paper identifies some general relationships, and then suggests specific questions which need further investigation.

2. ENTRANCE INTO ESTUARIES

How larvae get into estuarine nursery areas from their offshore spawning and hatching grounds is a fundamental question. In estuaries with large tidal variations, the importance of tidal currents in determining the entrance of larvae and post-larvae is fairly well documented (e.g., Weinstein, 1979, Miller et al., 1984). Less well understood is the immigration of larvae into estuaries with small tidal amplitudes. Current studies indicate weather events may be important in creating wind-induced currents that favor immigration into estuaries (Thompson et al. , M.S.). The influx of the majority of larvae on storm surges may explain the pulsed appearance of larvae in these nursery areas. If storms are important, what frequencies, durations and intensities are optimal ? What behavioral adaptations allow them to respond to weather or wind-induced currents ?

What proportion of a year-class never makes it into an estuarine nursery ? Many estuaries have fairly restricted openings to the sea, or even close off completely for portions of the year. How do larvae find these openings ? Can alternate areas be used by these species if estuaries did not exist ?

3. NURSERY AREAS

3.1 Nursery Selection

Once in an estuary, larvae are usually found concentrated in only a small portion of the available space. Because nursery area attributes are difficult to define, they are usually determined empirically by estimates of abundance of larvae and juveniles. Wetland (marsh or mangrove) creeks, seagrass beds, and deeper oliogohaline water near the head of the estuary have been identified as the three main estuarine nursery areas (e.g., Thayer 1975; Adams, 1976; Weinstein, 1979; Bozeman and Dean, 1980; Heck and Orth, 1980; Yañez-Arancibia et al., 1982; Weinstein and Brooks, 1983; Deegan and Thompson in press). Nursery areas tend to be situated in shallow areas along shorelines and contain high levels of organic matter and nutrients.

Although we know general areas of use, we do not know how specific the "selection" for a nursery habitat is. The distribution of fish within primary nursery areas has been related to a variety of physiochemical factors including temperature, salinity, turbidity, calm water, food availabilty, and predation pressure (Deegan and Day, 1985). Physiochemical parameters are believed to govern broad spatial distributions, while species interactions are thought to fine tune distribution.

Within a single estuary, some species are found simultaneously in two different nursery habitat areas, for example grass beds and marsh creeks. What is the relative importance of these two habitats? Is one area a better nursery area than the other? For species that use multiple areas, what are the relative contributions to the total stock from the different nursery areas? Weinstein and Brooks (1983) found very different growth and survivorship characteristics for Atlantic croaker in seagrass beds versus marsh creeks, implying that contributions to the stock from these two habitats was different.

The distribution of a species within the estuary is also life-stage dependent, and many species use a several locations in a sequential manner during their estuarine stay. For example, menhaden spend the first four months in tidal creeks, then move to open bay areas. What is the relative importance of these two areas? A recent study indicated that marsh creeks may be important for protection from predators, but open water areas are important for fat accumulation before the fall migration (Deegan in press).

3.2 The Importance of Hydrology

The importance of hydrology in determining the relative productivity of nursery habitats has often been overlooked. Miller et al. (1985) suggest that currents within estuarine areas are the primary determinants of the use of an area as a nursery ground. They also suggest that there is no "nursery selection" but simple random dispersion within the estuary based on water currents. Even if this is true, we still need answers to the questions of relative habitat suitability. Perhaps year-class strength can be attributed to differences in dispersion between good and poor nursery habits because of prevailing hydrology? Even within one habitat type, suitability seems to vary with hydrology. Herke (1977) found that semi-impounded marsh creeks changed the growth and migration characterstics of several species. He also found that demersal fishes were more affected by the impoundement than were pelagic species.

Year-to-year variation in commercial catch of estuarine-dependent species has been related to river discharge into the estuary during the period the juveniles were present (Sutcliffe, 1972; Rayburn, 1981; Armstong, 1982; Deegan et al., in press). Several explanations for the relationship between freshwater flows and fish catch have been proposed including: (1) high river discharge creates stronger reverse flow bottom currents which bring more demersal larvae into the estuary; (2) high inflow of freshwater with high nutrients stimulates primary productivity, which in turn stimulates zooplankton productivity and increases larval fish survival because of increased food availability; and (3) the flow of freshwater into the estuary controls the amount of area at low or brackish salinity values, resulting in increased area available for use as a nursery area. Most of the work on the importance of river discharge has centered on the hypothesis that suggests increased productivity is the important factor (Nixon 1982). The results of these studies, which indicate primary productivity is stimulated by river inflows, have not eliminated the other two suggestions. Designing a study to evaluate all three hypotheses is obviously difficult (and it has not been attempted to date), however, distinguishing between these three factors is critical to understanding the relationship between estuaries and fish production.

3.3 The Relationship to Ecosystem Structure

We also have only a basic understanding of the importance of ecosystem structure to fish production. Geographic variation in commercial catch has been related to the physical attributes of the estuaries which serve as nursery grounds. These studies have correlated catch with area of intertidal vegetation (Turner, 1977),

marsh-edge length (Gosselink, 1985; Cavit, 1981), net primary productivity (Gosselink, 1985), and the ratio of intertidal area to water area (Nixon, 1980; Deegan et al. in press, Deegan and Thompson in press). Explainations for these correlations rest primarily on the fact that these areas are used as nursery zones, however we do not know the underlying mechanism responsible for the correlations. Deegan and Thompson (in press) found the most diverse and productive estuary had an intermediate marsh:water ratio. They suggested the high fish production was because the large marsh area was dissected by creeks which served nursery area early in the year, followed by later use of the open water area. Holt et al. (1983) have suggested that increased red drum abundance at the edge between seagrass and non-vegetated bottom reflects the need for both feeding and refuge from predators. Red drum use the grassbeds for protection, but feed in the adjacent non-vegetated areas where their preferred food items are more abundant.

A futher consequence of habitat restriction is the creation of competition bottlenecks for a particular kind of space (for example, seagrass edge). Identifying if and when these bottlenecks occur and their effects on fish growth and population size is obviously critical to understanding the optimal habitat configuration. Some basic questions remain unanswered. How much wetland relative to creek area is optimum? How much open water is needed relative to wetland creeks? Can we enhance fish production by creating more creeks, or marsh edges? Some studies show increased fish production with ditching for mosquito control (Resh and Balling, 1983), but dredging oil and gas canals seems detrimental to fish production (Day et al., 1982). Is fish production even limited by the amount of space available?

4. SUMMARY

Life-history patterns, statistical correlations, and general observation point to the importance of estuaries in determining year-class strength of many commercially important fishes. Particularily important areas are wetland tidal creeks, seagrass beds, and nearshore shallow areas. A more detailed understanding of the relationships between fish and habitat requirements is needed to understand the mechanisms influencing year-class strength during the period of estuarine residence.

5. REFERENCES

Armstrong, N. E. (1982) Response of Texas estuaries to freshwater inflows. In: Estuarine Comparisons, editor V. S. Kennedy. Academic Press, New York: 103-120.

Adams, S. M. (1976) The ecology of eelgrass Zostera marina (l.) Fish communities. II. Functional analysis. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 22:293-311.

Bayley, I. (1975) Australian estuaries. In: Managing Aquatic Ecosystems, editors N. A. Nix and M. A. Elliott, Proc. Ecol. Soc. Aust., 8:41-66.

Bozeman, E. L. & J. M. Dean (1980) The abundance of estuarine larval fish in a South Carolina creek. Estuaries, 3:89-97.

Cavit, N. H. (1981) Dependance of menhaden catch on wetland habitats: a statistical analysis. U. S. Fish and Wildlife Service, National Ecosystems Team, Slidell, La.

Day, J. W. Jr., C. S. Hopkinson & W. Conner (1982) An analysis of environmental factors regulating community metabolism and fisheries production in a Louisiana estuary. In: Estuarine Comparisions, editor V. S. Kennedy, Academic Press, New York: 121-136.

Deegan, L. A. (in press) Body composition changes of gulf menhaden in relation to growth, migration, and productivity in Fourleague Bay, Louisiana. Journal of Fish Biology.

Deegan, L. A. & J. W. Day (1985) Estuarine Fishery Habitat Requirements. In: Research for Managing the Nation's estuaries: Proceedings of a Conference in Raleigh, North Carolina, Editors, B. J. Copeland, K. Hart, N. Davis, S. Friday. UNC Sea Grant College Publication UNC-SG-84-08. UNC Sea Grant College Program, Box 8605, North Carolina State University, Raleigh, N. C. 27695-8605

Deegan, L. & B. A. Thompson (in press) The ecology of fish communities in the Mississippi River deltaic plain. In: Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration, editor A. Yañez-Arancibia, UNAM Publishers, Mexico City.

Deegan, L. A. J. W. Day Jr., J. G. Gosselink, A. Yáñez-Arancibia, G. Soberon Chavez & P. Sanchez-Gil (in press) Relationships among physical characteristics, vegetation distribution and fisheries yield in Gulf of Mexico estuaries. In: Estuarine Variability, editor D. Wolfe. Academic Press, New York.

Gosselink, J. G. (1985) The ecology of the marshes of the Mississippi River delataic plain region, Louisiana: A community profile. U. S. Fish and Wildlife Service, National Coastal Ecosystems Team, Slidell, LA

Gunter, G. (1967) Some relationships of estuaries to the Fisheries of the Gulf of Mexico. In: Estuaries, editor G. H. Lauff, American Association ffor the Advancement of Science, New York: 621-638.

Heck, K. L. & R. J. Orth (1980) Seagrass habitats: the role of habitat complexity, competition, and predation in structuring associated fish and motile invertebrate assemblages. In: Estuarine Perspectives, editor V. S. Kennedy. Academic Press, New York: 449-464.

Heck, K. L. & G. S. Wetstone (1977) Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. J. Biogeography, 4:135-142.

Herke, W. (1977) Use of natural and semi-impounded Louisiana tidal marshes as nurseries for fish and crustaceans. Ph. D. Thesis. Louisina State University, Baton Rouge, La. 264 pp.

Holt, S. W., C. L. Kitting & C. R. Arnold (1983) Distribution of young red drums among differrent sea grass meadows. Trans. Amer. Fish. Soc., 112:267-271.

Lenanton, R. C. J. (1977) Aspects of the ecology of fish and commercial crustaceans of the Blackwood estuary, Western Australia. West. Aust. Fish. Bull. No., 19.

Miller, J. M., S. W. Ross & S. P. Epperly (1984) Habitat choices in estuarine fish: do they have any? In: Research for managing the Nation's Estuaries, editors B. J. Copeland, K. Hart, N. Davis, and S. Friday. UNC Sea Grant Publication, Box 8605, North Carolina State University, Raleigh, N. C.

Nixon, S. W. (1980) Between coastal marshes and coastal waters - a review of twenty years of speculation and research on the role of salt marshes in estuarine productivity and water chemistry. In: Estuarine and Wetland Processes With Emphasis on Modelling, editors P. Hamilton and K. B. McDonald, Plenum Press, New York: 437-525.

Nixon, S. W. (1982) Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. Oceanologia Acta. Special Volume: 357-371.

Pollard, D. A. (1981) Estuaries are valuable contributors to fisheries production. Aust. Fish., 40(1): 7-9.

Rayburn, R. (1981) Texas shrimp fisheries and freshwater inflow. In: Proceedings of a National Symposium on Freshwater inflows to estuaries. Vol 1., editors R.D. Cross and D. L. Williams. FWS/OBS-81/04. Fish and Wildlife Service, U. S. Dept. of the Interior.

Resh, V. H. & S. S. Balling (1983) Tidal circulation alteration for salt marsh mosquito control. Environmental Management, 7: 79-84.

Sutcliffe, W. H. (1972) Some relations of land drainage, nutrients, particulate material, and fish catch in two eastern Canadian Bays. J. Fish. Res. Board Canada, 29:357-412.

Thayer, G. W., S. M. Adams & M. W. LaCroix (1975) Structural and functional aspects of a recently established Zostera marina community. In: Estuarine Research Vol 1., editor L. E. Cronin, Academic Press, New York: 518-540.

Turner, R. E. (1977) Intertidal vegetation and commercial yields of penaeid shrimp. Trans. Amer. Fish. Soc., 106: 411-416.

Wallace, J. H. & R. P. van der Elst (1975) The estuarine fishes of South Africa. IV. Occurrence of juveniles in estuaries V. Ecology, estuarine dependence and status. Oceanographic. Res. Inst. Invest. Rep. No., 42.

Warburton, K. (1979) Growth and production of some important species of fish in a Mexican coastal lagoon system. J. Fish Biol., 14: 449-464.

Weinstein, M. P. (1979) Shallow marsh habitats as primary nurseries for fish and shellfish, Cape Fear River, North Carolina. Fish. Bull., 77:339-357.

Weinstein, M. P. & H. A. Brooks (1983) Comparative ecology of nekton residing in a tidal creek and adjacent seagrass meadow: community composition and structure. Mar. Ecol. Prog. Ser. 12:15-27.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil, I. Vargas Maldonado, P. Chavance, F. Amerzcua Linares, A. Aguirre Leon S. Diaz Ruiz (1982) Ecosystem dynamics and nichethermal seasonal programming of fish community structure in a tropical lagoon inlet, Mexico. Oceanologia Acta. Special Volume 5:417-430.

RELACIONES ENTRE CARACTERISTICAS FISICAS/BIOLOGICAS Y RECLUTAMIENTO PESQUERO EN ECOSISTEMAS COSTEROS TROPICALES

Guillermo Soberón-Chávez
Alejandro Yáñez-Arancibia
Patricia Sánchez-Gil

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Laboratorio de Ictiología y Ecología Estuarina. Apartado Postal 70-305, Mexico 04510 D. F.

John W. Day Jr.

Coastal Ecology Institute, Center for Wetland Resources, LSU Baton Rouge, Louisiana 70803, USA

Linda A. Deegan

Departament of Forestry and Wildlife Management, University of Massachusetts at Amherst, Amherst, Massachusetts 01003, USA

RESUMEN: El reclutamiento en costas tropicales es el reflejo de la variabilidad natural de los procesos físicos y biológicos como consecuencia de interacciones ecológicas de la zona costera. En este trabajo se analiza el efecto que tienen diversos factores ambientales sobre el reclutamiento. Los factores físicos analizados son: 1) descarga fluvial, 2) áreas de lagunas costeras y estuarios, 3) vegetación litoral, 4) mareas, 5) nivel del mar, 6) meteorología y clima, y 7) circulación litoral. Se resumen estos aspectos en el sur del Golfo de México combinando observaciones originales con una revisión de la bibliografía. La región es particularmente importante por ser un ecosistema de alta diversidad de especies, alta diversidad de habitats, abundantes recursos pesqueros de peces/crustáceos/moluscos, gran interacción ecológica entre los ambientes lagunares-estuarinos y el mar, y una marcada interacción estuario/mar/petroleo/pesca.

1. INTRODUCCION

En los ultimos años ha habido una preocupación permanente por investigadores de la Universidad Nacional Autónoma de México UNAM y de la Universidad Estatal de Louisiana LSU, para desarrollar investigaciones en la zona costera del Golfo de México en torno a la hipótesis de mecanismos de producción de los recursos pesqueros en lagunas costeras y estuarios y de la plataforma continental adyacente.

Con este proposito se ha definido como mecanismos de producción a aquellos factores medioambientales que tienen una relación directa con la abundancia de los recursos bióticos y controlan su magnitud, variabilidad y persistencia. Esto tiene relación directa con los procesos de reclutamiento de recursos pesqueros demersales de alta diversidad y, por lo tanto, la comprensión ecológica de estas pesquerías requiere un análisis integrado del medio ambiente y los procesos físicos y biológicos, relacionados con el remplazo de poblaciones adultas por juveniles reclutados.

Existen publicaciones pioneras que han sido utiles para implementar esta hipótesis en el Golfo de México. Estas referencias precursoras han sido analizadas e integradas en los trabajos de Day et al. (1982), Deegan et al. (1984a, 1984b, en prensa), y discutidas en detalle por Yáñez-Arancibia et al. (1985a, 1985b, en prensa), Soberón-Chávez y Yáñez-Arancibia (1985). De esa manera la busqueda de datos y observaciones de campo se ha intensificado para implementar el concepto y la hipótesis de mecanismos de producción sobre la base de las relaciones entre características físicas/biológicas y su vínculo con las Capturas pesqueras en ecosistemas costeros tropicales.

Contribución 485 del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

En dichos estudios se ha considerado que las principales variables que regulan el reclutamiento son: condiciones fisico-químicas del agua (transparencia, nutrientes, salinidad, temperatura), latitud geográfica, batimetría y tipo de sedimentos, meteorología y clima, descarga de ríos, nivel de mareas, variaciones del nivel del mar, corrientes litorales, áreas de vegetación costera (pantanos, lagunas, estuarios), y la dinámica de interacción estuario-mar. Estas variables pueden ser conceptualizadas con el diagrama de la Figura 1 donde se señalan las interacciones entre los componentes ambientales y pesqueros del ecosistema de estos estudios.

2. METODOLOGIA

El procedimiento metodológico en detalle para el manejo de los datos sobre estadísticas de pesca, descarga fluvial, aporte de sedimentos, areas de lagunas costeras y vegetación, rango de mareas, nivel del mar, clima y meteorología, asi como capturas experimentales en cruceros cientificos, análisis estadísticos y de correlación, y simbología para diagramas ecológicos, se encuentran en las referencias de Soberón-Chávez y Yáñez-Arancibia (1985), Sánchez-Gil y Yáñez-Arancibia (1985), Deegan et al. (en prensa), Yáñez-Arancibia et al. (1985a).

3. RESULTADOS Y DISCUSION

3.1 Descarga Fluvial

En el Golfo de Mexico drenan las dos descargas fluviales mas grandes de toda America del Norte; el río Mississippi y el sistema Grijalva-Usumacinta en las costas de México (Fig. 2), siendo un orden de magnitud mayor la descarga del primero (Deegan et al., en prensa). Correlativamente en ambas regiones de la plataforma continental adyacente se presentan los principales niveles de produccion de recursos demersales (Moore et al., 1970; Darnell et al., 1983; Yáñez-Arancibia, 1984; Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil 1986), como consecuencia del efecto ecológico de la descarga en la produccion natural de la plataforma continental interna.

Soberón-Chávez y Yáñez-Arancibia (1985) y Yáñez-Arancibia et al. (1985a) han mostrado correlaciones positivas entre las capturas pesqueras comerciales mexicanas (que pueden considerarse proporcinales al reclutamiento) del Golfo de México y la descarga fluvial de esos estados. Lo relevante de esos resultados es la medición cuantitativa que han encontrado para establecer que los recursos de peces estan altamente vinculados a esta variable ambiental. La Figura 3 resume el análisis total de los datos analizados para el litoral mexicano del Golfo.

La Figura 4 muestra el análisis de correlación para las capturas pesqueras de cada estado contra su descarga fluvial, ambas en forma logarítmica. Solo Veracruz muestra una correlación baja, siendo bastante alta para Tabasco, Campeche y para los datos conjuntos de Tabasco-Campeche.

En los trabajos de Soberón-Chávez y Yáñez-Arancibia (1985) y Yáñez-Arancibia et al. (1985a) a nivel de especies se encontró que la abundancia de bagres (Arius felis y Bagre marinus, Fig. 5) esta relacionada en forma inversa con la descarga fluvial de la Laguna de Términos. Esto se debe a que durante la epoca de mayor descarga los bagres se acercan a la linea de costa, inclusive penetrando a dicha laguna. A su vez A. melanopus, que realiza todo su ciclo biológico en el interior de la Laguna de Términos, muestra una mayor abundancia en la epoca de mayor descarga fluvial (Fig. 6). Por otra parte, las sardinas (Opisthonema oglinum, Harengula jaguana y Sardinella aurita, Fig. 7) muestran una relación de abundancia directa con la descarga fluvial, lo cual es reflejo del impacto de las aguas continentales ricas en nutrientes, sobre la productividad de las aguas de la plataforma continental.

3.2 Lagunas Costeras y Estuarios

Soberón-Chávez y Yáñez-Arancibia (1985) y Yáñez-Arancibia et al. (1985a) han mostrado las correlaciones positivas que existen entre las capturas

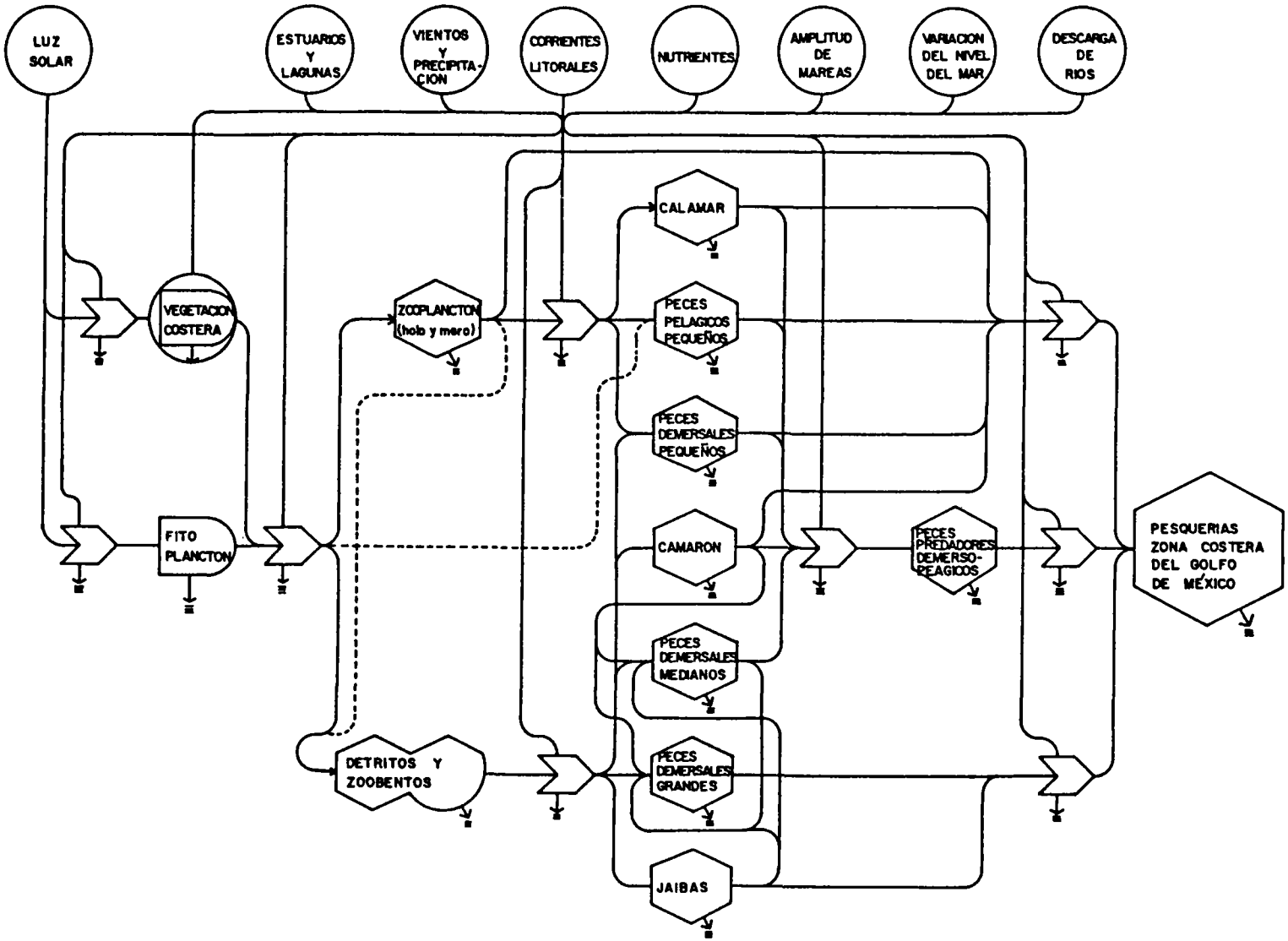


Fig 1. Diagrama que muestra la interacción entre la estructura trófica y pesquerías en el ecosistema costero de la plataforma interna del Sur del Golfo de México. Las flechas señalan las principales rutas del flujo energético a través de los hábitos alimenticios de los conjuntos faunísticos de cada bloque (que son recursos pesqueros). El modelo señala que las pesquerías son la consecuencia ecológica de los procesos costeros y las variables físicas en interacción ecológica definidas como mecanismos de producción, las cuales se indican en los círculos.

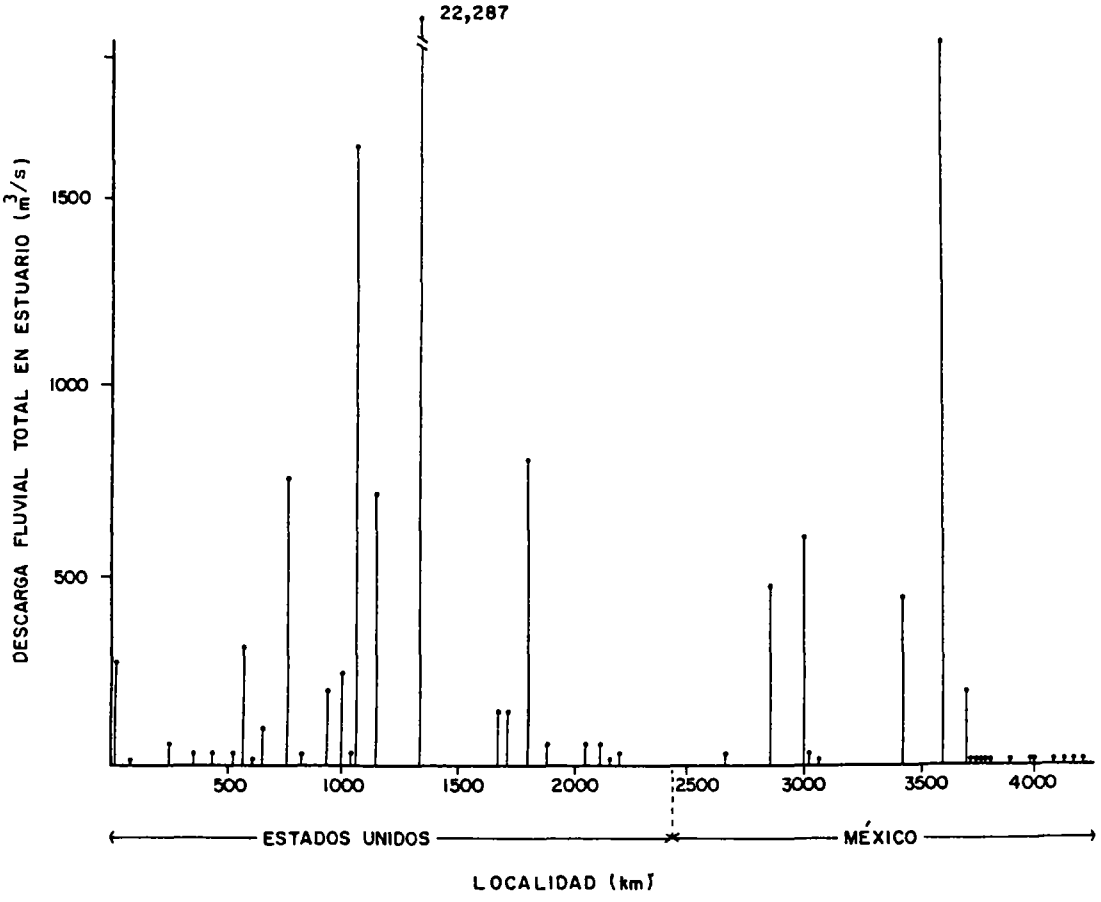


Fig 2. Distribución de la descarga fluvial en el Golfo de México. Esta descarga fluvial es la suma de la descarga anual promedio de todos los ríos que drenan en un estuario (según Deegan et al., 1985a).

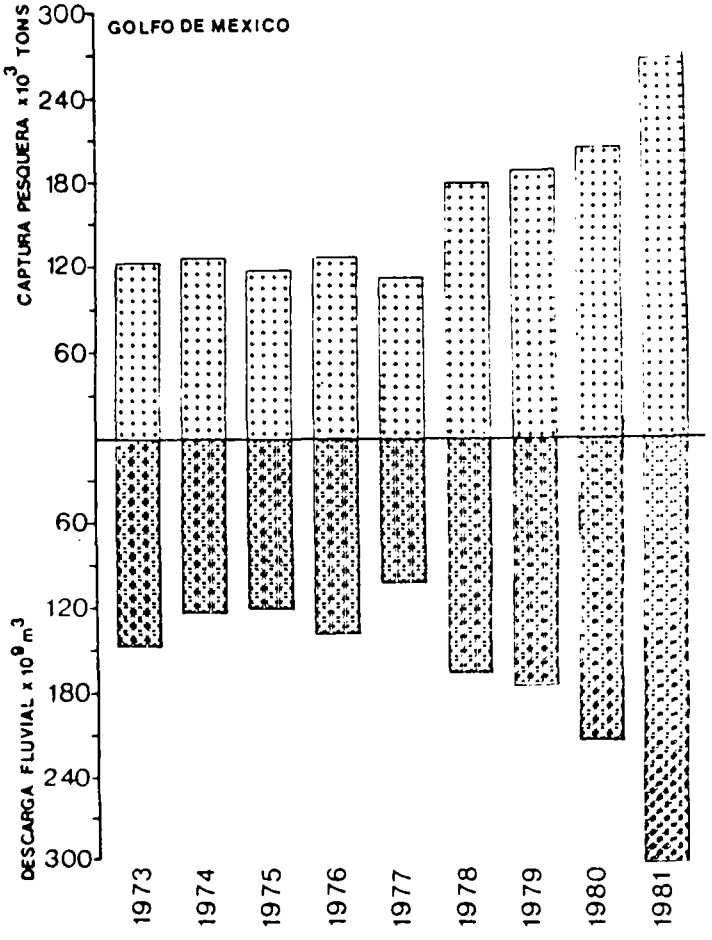


Fig 3. Comparación entre la descarga fluvial anual y la captura pesquera comercial anual para el litoral mexicano del Golfo de México.

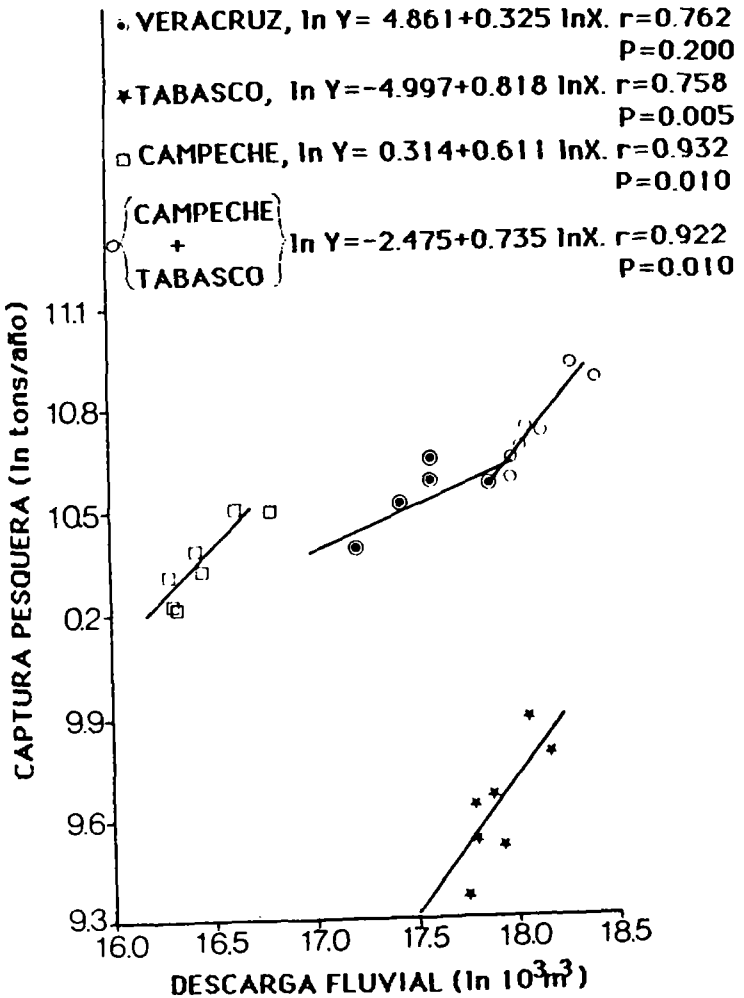


Fig 4. Correlación entre las capturas pesqueras comerciales y la descarga fluvial, ambos expresados en forma logarítmica, para cada uno de los estados mexicanos del Golfo de México, los datos de Tabasco y Campeche se incluyen de forma conjunta (periodo 1973 a 1981). Se muestran las ecuaciones de las rectas de mínimos cuadrados, los coeficientes de correlación (r) y niveles de significancia estadística (P).

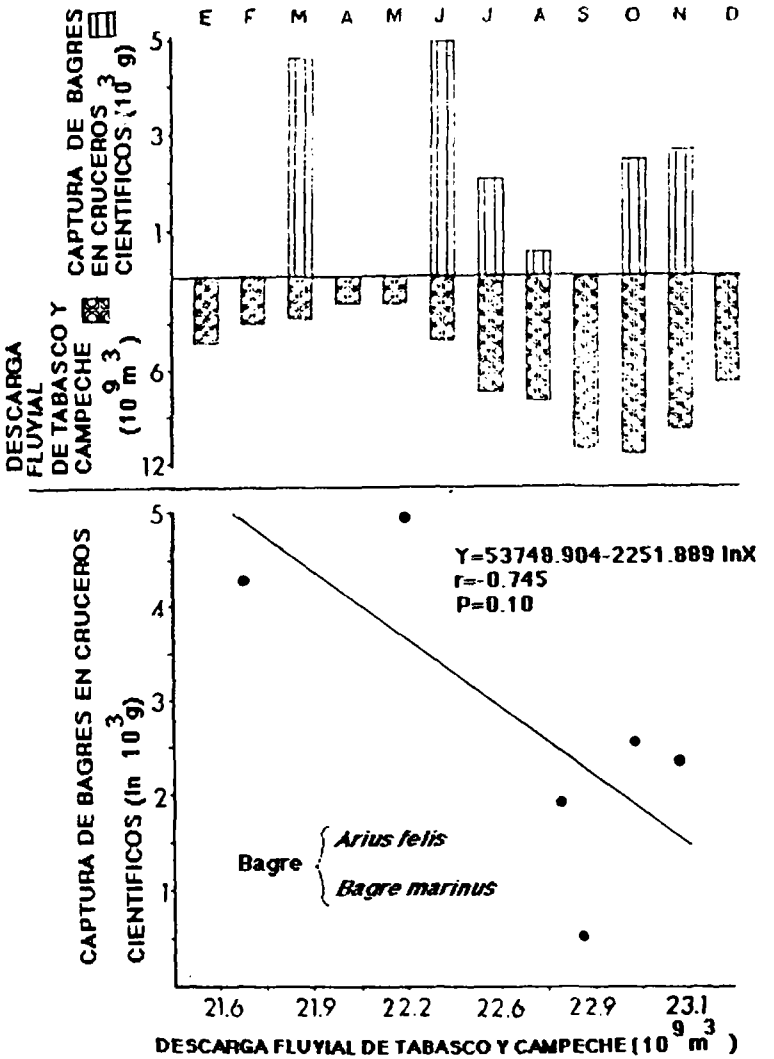


Fig 5. Se compara el comportamiento de la captura de bagres (Arius felis y Bagre marinus) en cruceros científicos en la Sonda de Campeche y la descarga fluvial de Tabasco y Campeche. Se muestra tambien el análisis de correlación entre ambos parámetros, con la recta de mínimos cuadrados, su ecuación, su coeficiente de correlación (r) y el nivel de significancia estadística (P).

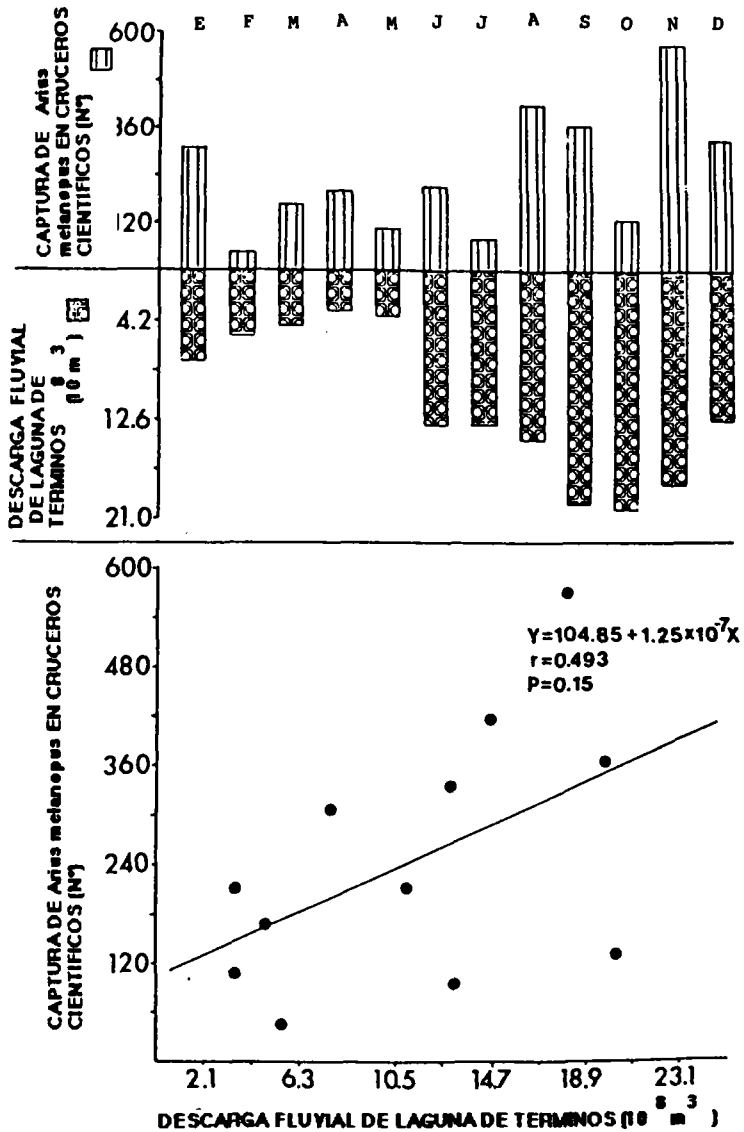


Fig 6. Regresión entre la captura del bagre Arius melanopus en muestreos científicos en la Laguna de Términos, con la descarga fluvial en dicha laguna. La figura compara el comportamiento de ambos parámetros, mostrando la linea de mínimos cuadrados, el coeficiente de correlación (r) y el nivel de significancia estadística (P).

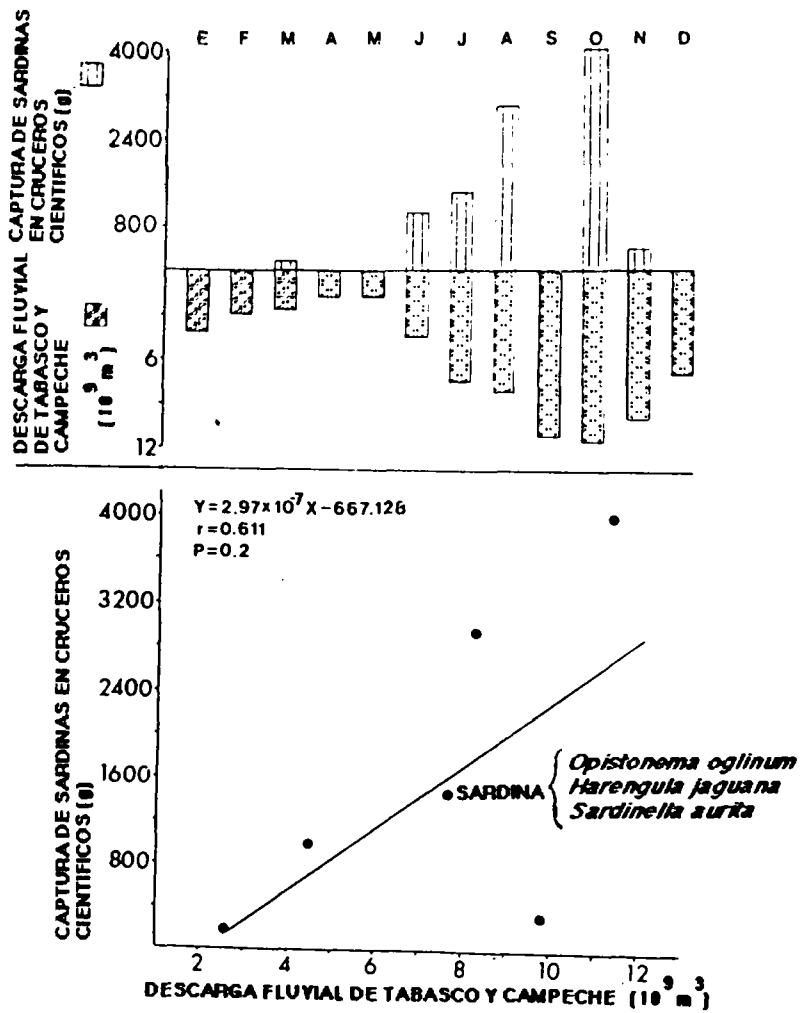


Fig 7. Se compara el comportamiento de la captura de sardinas (Opisthonema oglinum, Harengula jaguana y Sardinella aurita) en cruceros científicos en la Sonda de Campeche y la descarga fluvial de Tabasco y Campeche. Se muestra tambien el análisis de correlación entre ambos parámetros, con la recta de mínimos cuadrados, la ecuación de la misma, su coeficiente de correlación (r) y el nivel de significancia estadística (P).

pesqueras comerciales mexicanas del Golfo por unidad de extensión de lagunas costeras y estuarios con la descarga fluvial.

Esto es fácil de comprender ya que la vida marina de las regiones costeras cercanas, e incluso de mar afuera, se congregan en los estuarios y pasan ahí distintas etapas de sus ciclos de vida. Como consecuencia de esta actividad los estuarios son responsables del sostenimiento de alguna etapa del ciclo de vida de más del 90% de las especies marinas que tienen valor económico (Lugo y Morris, 1982). Sánchez-Gil et al. (1981), y Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil (1986) discuten que al menos el 75 % de las poblaciones de peces dominantes son dependientes estuarinos en la plataforma continental del Sur del Golfo de México.

Estas áreas -como sistemas ecológicos- juegan un papel importante porque ofrecen protección, zonas de reproducción, alimentación y crianza, y sirven como patrones de migración de las especies costeras. Ademas, el sistema lagunar-estuarino es altamente productivo, contando con muchas fuentes de nutrientes y eficientes medios de conservación. Existen varios tipos de productores primarios programados estacionalmente, de forma tal que siempre existe producción primaria alta (Day y Yáñez-Arancibia, 1982). La vida marina de la plataforma continental interna en gran medida se congrega en los estuarios donde pasa allí distintas etapas de sus cíclos de vida. De igual forma existen especies dulceacuicolas que utilizan los estuarios y aun otras que residen permanentemente en estos habitats.

Recientemente Yáñez-Arancibia (1986) ha integrado y sintetizado tópicos selectos sobre la ecología de la zona costera, y señala que estos ecosistemas funcionan sobre la base de una balanceada matriz de interacciones bióticas; este balance natural es tambien altamente vulnerable al impacto del hombre. La complejidad de la matriz biótico-ambiental, el acoplamiento de factores físicos y biológicos, las alternativas diversas del flujo energético, y las adaptaciones biológicas de los organismos, otorgan a este tipo de sistemas características de estabilidad ecológica en un ambiente fisicamente variable; pero fragil a los cambios inducidos por el hombre. La productividad natural se debe a numerosos subsidios de energía y a diferentes alternativas programadas de la actividad de los productores primarios y consumidores. Los procesos físicos y biológicos enriquecen estos ecosistema y la mayoría de las especies han adaptado estrategias reproductivas, alimentarias, y patrones de migración, a este marco ambiental, siendo éstos algunos de los aspectos ecológicos que ayudan a explicar la productividad de los recursos demersales de la plataforma continental interna.

Este planteamiento puede quedar corroborado al analizar las Figuras 8 y 9 donde se muestran la extensión de cuerpos de agua protegidas en el litoral del Golfo de México y la correlación entre la captura pesquera comercial por unidad de área de lagunas costeras y estuarios con la descarga fluvial respectivamente. Los datos de Deegan et al. (1985, Fig. 8) y los de Soberón-Chávez y Yáñez-Arancibia (1985, Fig. 9) pueden ser directamente correlacionados con la información de producción pesquera que discute Moore et al. (1970) para Louisiana y Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil (1986) para la Sonda de Campeche.

3.3 Vegetación Costera

Turner (1977, y este volumen) y Navalauna y Pauly (este volumen) señalan una correlación positiva entre la captura de camarones peneidos por área de vegetación intermareal y con la latitud. La Figura 10 muestra el análisis realizado por dicho autor, modificado por Soberón-Chávez y Yáñez-Arancibia (1985) para incluir los datos de Veracruz, Tabasco, Campeche y Yucatán.

En la Figura 11 se aprecia el área de vegetación costera del litoral del Golfo de México, segun Deegan et al.(1985). Estos mismos autores demostraron que el área de vegetación costera esta relacionada con la extension del area intermareal y la precipitación (Fig. 12).

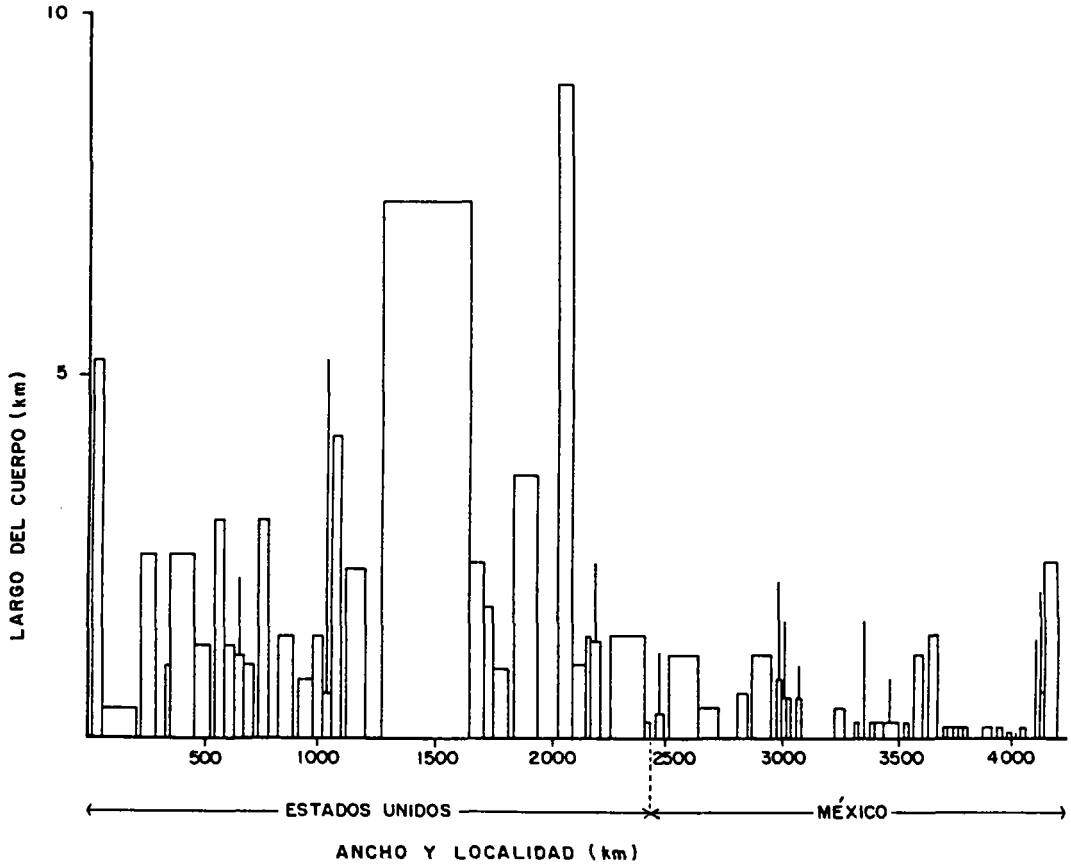


Fig 8. Distribución de cuerpos de agua en el litoral del Golfo de México. El ancho del rectángulo es proporcional a la extensión sobre la costa. El alto de la barra se obtuvo dividiendo el área medida entre la extensión sobre la costa (según Deegan et al., 1985a).

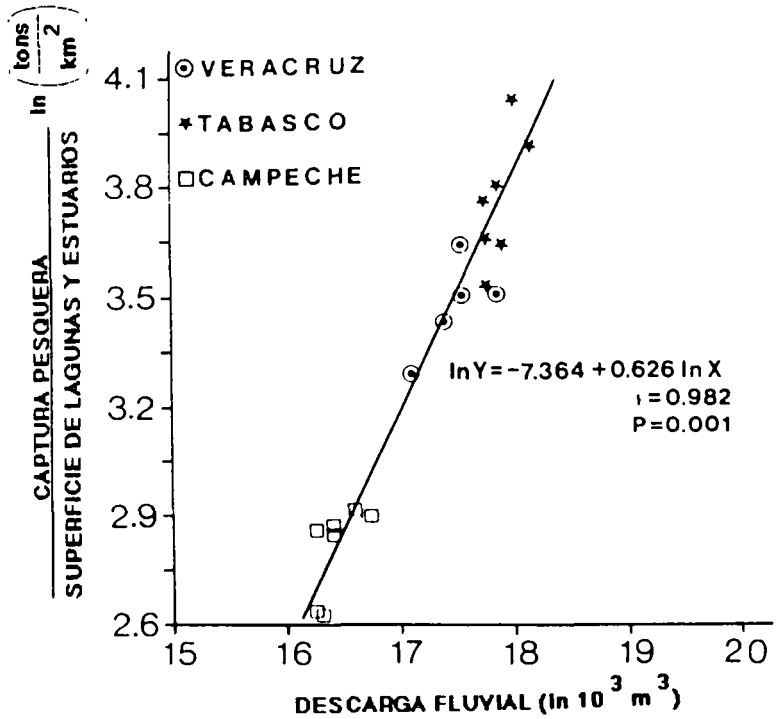


Fig. 9. Correlación entre el cociente de la captura pesquera comercial entre la extensión de lagunas costeras y estuarios, y la descarga fluvial, ambos expresados en forma logarítmica. Se muestra la ecuación de la recta de mínimos cuadrados, su coeficiente de correlación (r) y su nivel de significancia (P). El análisis corresponde a los datos de Veracruz, Tabasco y Campeche.

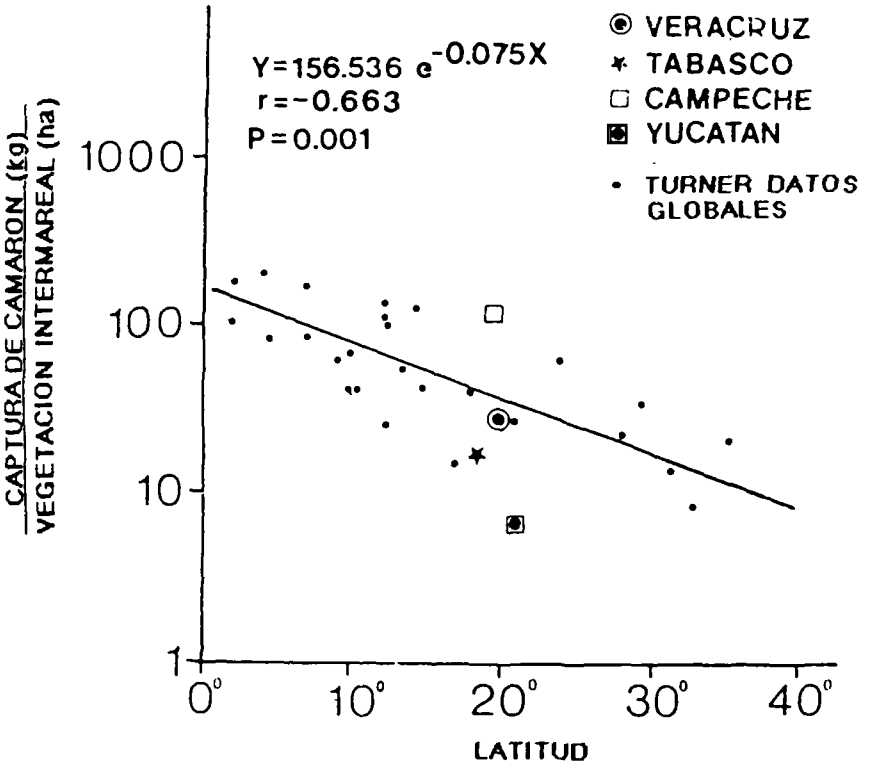


Fig. 10. Correlación entre el cociente de la captura pesquera sobre la extensión de vegetación costera y la latitud. Se muestra la ecuación de la curva obtenida, su coeficiente de correlación (r) y nivel de significancia estadística, se destacan los datos correspondientes a los estados mexicanos del Golfo de México.

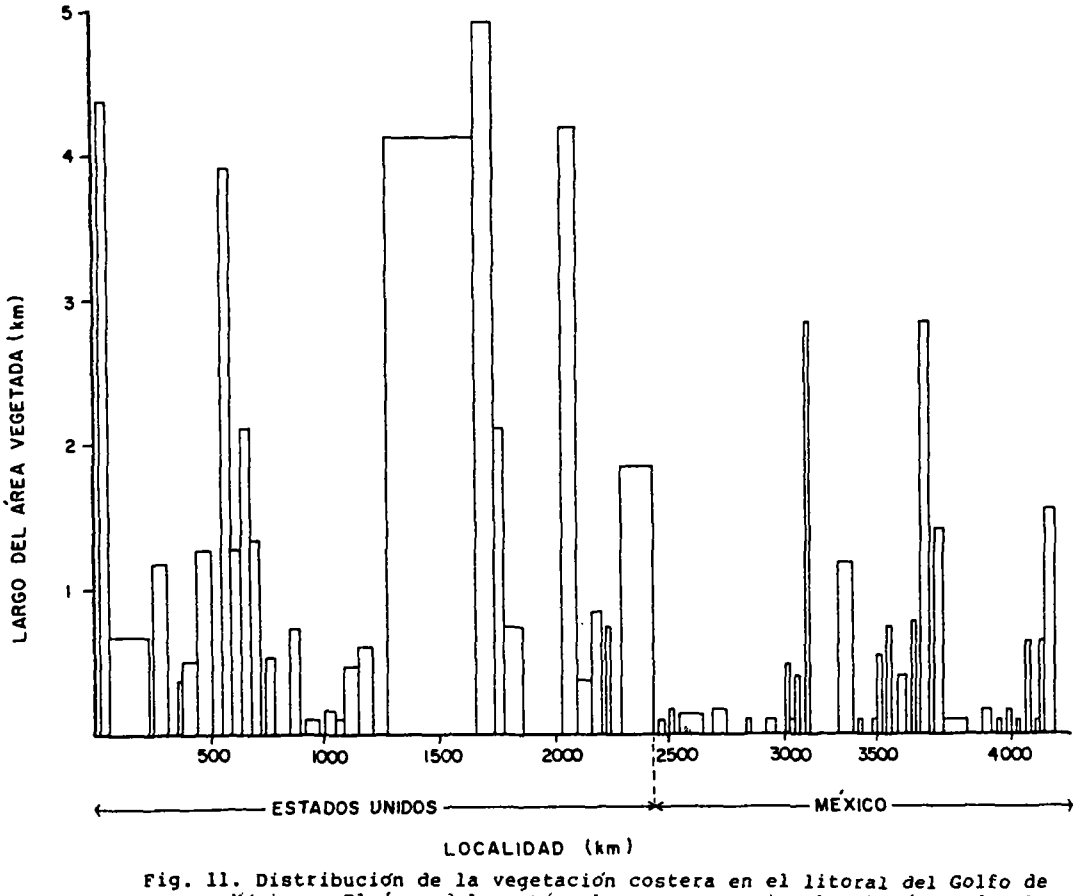


Fig. 11. Distribución de la vegetación costera en el litoral del Golfo de México. El área del rectángulo es proporcional al área de la vegetación en el sistema. El ancho del rectangulo es la medida de la extensión de la vegetacion en la linea de costa. La altura de la barra se obtuvo dividiendo el área medida entre la extensión de la vegetación en la linea de costa (segun Deegan et al., 1985a).

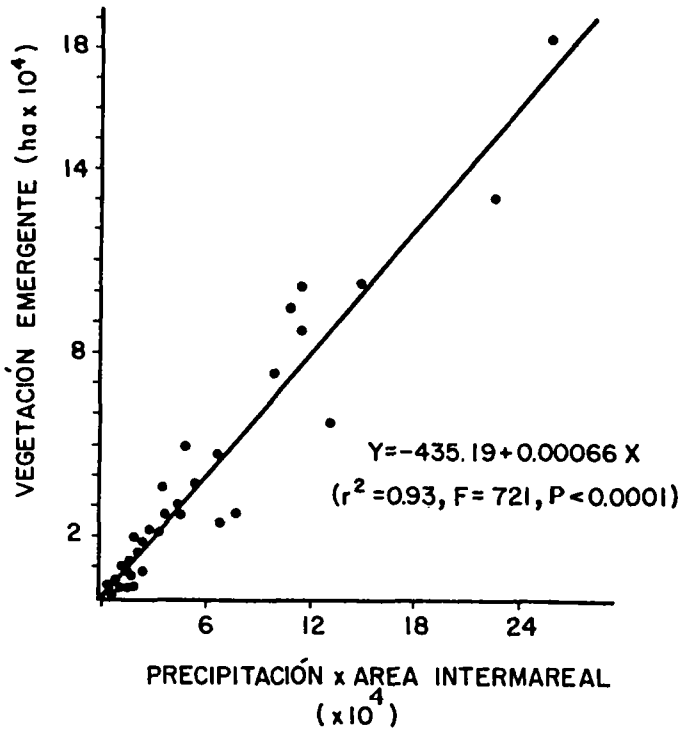


Fig. 12. Regresión de la vegetación costera emergente con la precipitación por la extensión de área intermareal. Los puntos representan medidas de vegetación emergente. Se presenta la linea de mínimos cuadrados, el coeficiente de correlación (r^2) y el nivel de significancia estadística (p) (según Deegan et al., 1985a).

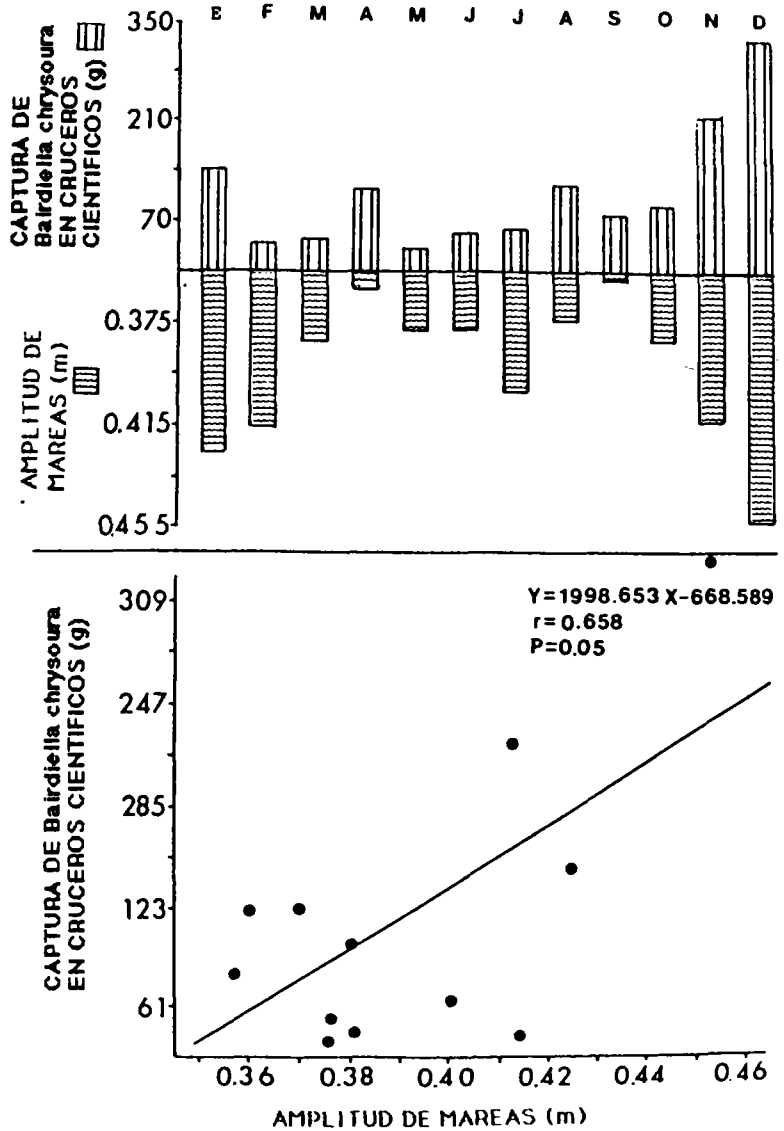


Fig. 13. Regresion entre la captura de la corvina (Bairdiella chrysoura) en muestreos cientificos en la Laguna de Terminos, con la amplitud de mareas en dicha laguna. La figura compara el comportamiento de ambos parametros, mostrando la linea de minimos cuadrados, el coeficiente de correlacion (r) y el nivel de significancia estadistica (P).

En este trabajo se incluye como vegetación costera a pantanos de agua dulce (pastos de pantano, bosques de la planicie costera), y pantanos salobres y marinos (pastos marinos y manglares). La producción y exportación de materia orgánica de estos sistemas es de gran valor para otros sistemas acuáticos vecinos.

Las inundaciones periódicas que caracterizan este tipo de habitats alteran diversos procesos fisiológicos que exigen energía, por lo cual la diversidad de vegetales es relativamente poca. La principal diferencia entre ambos tipos de pantanos es la adaptación a la salinidad, lo que causa una menor diversidad en los pantanos salobres y marinos y que los pantanos de agua dulce sean excluidos de zonas sometidas a la influencia de las mareas (Day y Yáñez-Arancibia, 1982; Lugo y Morris, 1982; Cintron y Schaeffer-Novelli, 1983a, 1983b). A pesar de lo anterior, los vegetales adaptados a las condiciones mencionadas se encuentran en una situación muy favorable para su crecimiento en cualquiera de los dos tipos de pantanos.

Es abundante la literatura sobre el papel ecológico del detritos en la organización estructural de los ecosistemas costeros, particularmente las estructuras tróficas (Heald et al., 1974; Odum y Heald, 1975a y 1975b; Day y Yàñez-Arancibia, 1982). La estructura y función de ecosistemas pantanosos parece estar controlada por esta materia orgánica asociada con sedimentos y microbióta (Day et al., 1973; Mann, 1973; Yáñez-Arancibia, 1978, 1981; Nixon, 1982; Newell, 1982). Asi como tambien el vínculo entre la cadena trófica del detritos y la cadena trófica del pastoreo pueden ser un importante factor ecológico para la producción secundaria de consumidores nectónicos (Yáñez-Arancibia, 1978, 1981; Williams, 1984; Mann, 1984; Paloheimo et al., 1984), especialmente del punto de vista de interacciones ecológicas estuario-plataforma.

3.4 Mareas

Las mareas afectan la circulación estuarina por la mezcla turbulenta que causan y son muy importantes en las interacciones físicas y biológicas entre las lagunas costeras y estuarios y habitats adyacentes (Darnell y Soniat, 1979; Day y Yáñez-Arancibia, 1982).

En el interior de la Laguna de Términos Yáñez-Arancibia et al. (1985a) encontraron que las capturas de la corvina (Bairdiella chrysoura, Fig. 13) y del botete (Sphoeroides testudineus, Fig. 14), muestran una relación directa con la amplitud de mareas de Cd. del Carmen.

3.5 Nivel del Mar

En planicies costeras con reducida pendiente y poca influencia fluvial, un aumento de pocos centímetros en el nivel del mar se reflejaría en la inundación de una gran extensión de terreno. Por ejemplo en la planicie costera del norte de la península de Yucatán se requieren 3100 metros tierra adentro en promedio para alcanzar 1 metro sobre el nivel medio del mar. Un aumento de 15 centímetros del nivel del mar sobre el nivel medio, causaría una penetración de agua de mar 465 metros tierra adentro. Lo anterior explica el porque de las grandes extensiones de manglar en dicha península. Lo anterior tambien explica porque las capturas de Progreso muestran una gran correlación con las variaciones del nivel del mar, como lo muestra la Figura 15. Asi como el hecho de que la captura del sargo (Archosargus rhomboidalis) en el interior de la Laguna de Términos tambien muestre esta relación (Soberón-Chávez y Yáñez-Arancibia, 1985; Yáñez-Arancibia et al., 1985a, Fig. 16).

3.6 Meteorología y Clima

La precipitación en el Golfo de México varía de 2800 mm/año en la región de la desembocadura del sistema Grijalva-Usumacinta a 466 mm/año en la península de Yucatán. La evapotranspiración potencial, que integra el efecto de la temperatura y la radiación solar no tiene una variación tan marcada, promediando 1300 mm/año. En terminos generales se observa que de Florida al norte de Texas,

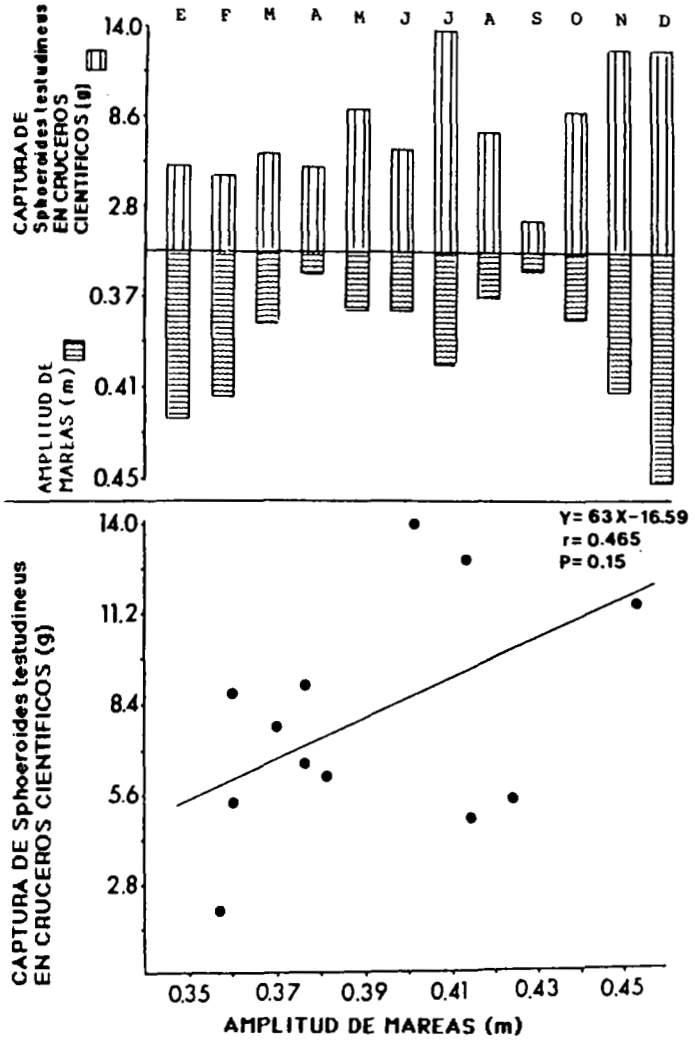


Fig. 14. Regresión entre la captura del botete (Sphoeroides testudineus) en muestreos científicos en la Laguna de Términos, con la amplitud de mareas en dicha laguna. La figura compara el comportamiento de ambos parámetros, mostrando la línea de mínimos cuadrados, el coeficiente de correlación (r) y el nivel de significancia estadística (P).

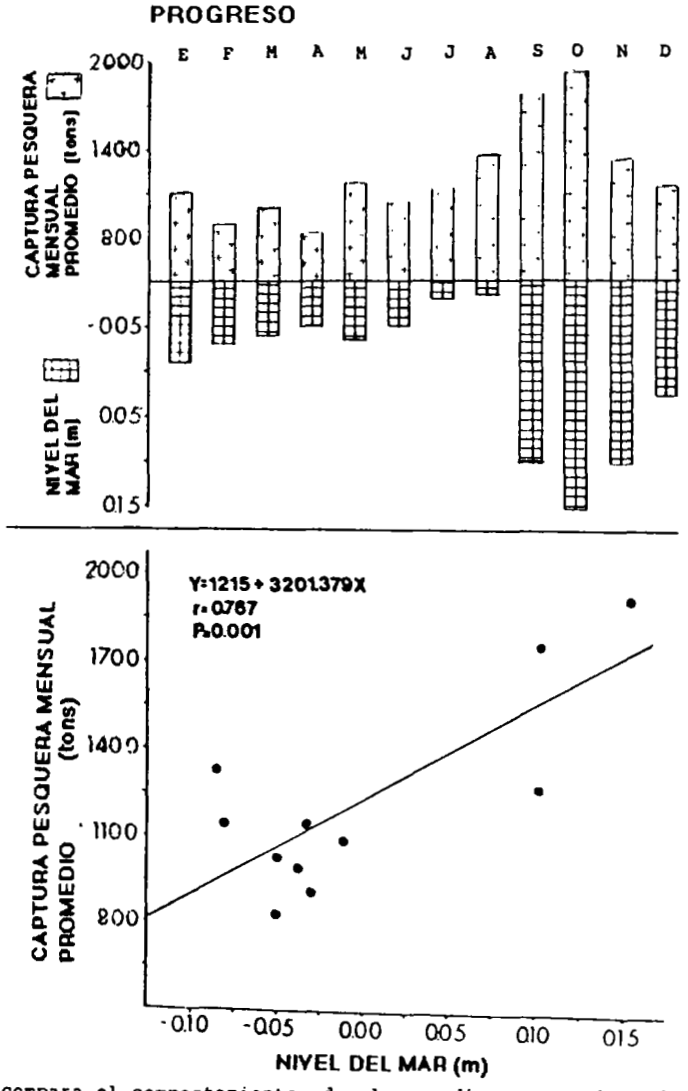


Fig. 15. Se compara el comportamiento de las medias mensuales de la captura pesquera y el nivel del mar de Progreso, Yuc. Se muestra tambien el análisis de correlación entre ambos parámetros con la recta de mínimos cuadrados, la ecuación, su coeficiente de correlación (r) y el nivel de significancia estadística (P).

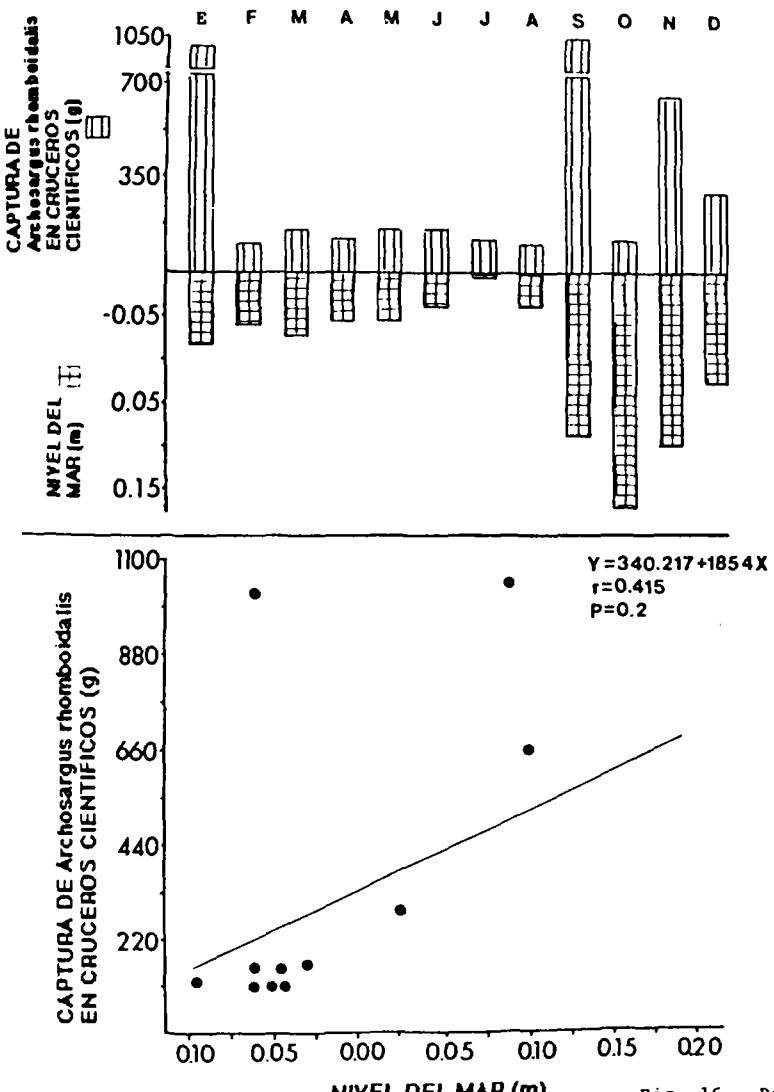


Fig. 16. Regresión entre la captura del sargo (Archosargus rhomboidalis) en muestreos científicos en la Laguna de Términos, con el nivel del mar en dicha laguna. La figura compara el comportamiento de ambos parámetros, mostrando la línea de mínimos cuadrados, el coeficiente de correlación (r) y el nivel de significancia estadística (P).

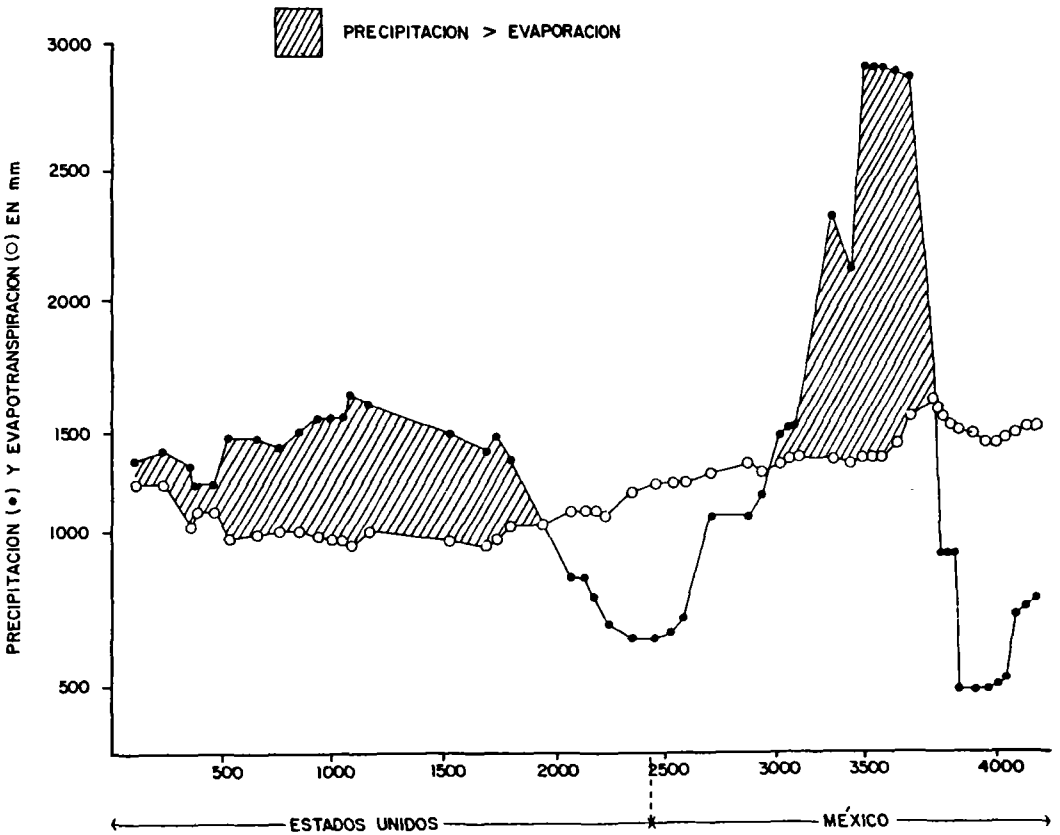


Fig. 17. Balance climático entre la precipitación y la evapotranspiración potencial para el litoral del Golfo de México (según Deegan et al., 1985a).

y en el Sur del Golfo de México la precipitación es mayor que la evapotranspiración, habiendo zonas áridas, con precipitación menor que evapotranspiración, en Texas, Tamaulipas y la península de Yucatán (Deegan et al., 1985; Fig. 17). Otra característica importante de la región es la presencia de tormentas de invierno, "nortes", la frecuencia de días con "nortes", tal como son registrados en Veracruz, Ver., es mayor de octubre a enero (Coll de Hurtado, 1975, Fig. 18).

Se debe considerar que estos factores estan ligados directamente con otros parámetros de la zona costera que influyen en la abundancia del recurso pesquero. Por ejemplo, las variaciones del nivel del mar estan influenciadas en gran medida por cambios en la presión atmosférica, que a su vez determinan la presencia de "nortes". Por otro lado los frentes frios denominados "nortes" al entrar en contacto con las aguas del Golfo se calientan adiabaticamente, con lo cual aumenta su capacidad de carga de agua. Esta agua acarreada por los "nortes" se precipita en las tierras del Sur del Golfo de México, en forma de chubascos que acompañan a los "nortes". La presencia de estas lluvias de invierno es responsable de que los ríos del litoral del sur del Golfo no presenten la marcada estacionalidad de los ríos del litoral del Pacifico Mexicano (Emilsson, comunicación personal).

3.7 Circulación Litoral

Puesto que algunas especies comerciales en el Golfo, como engraulidos, clupeidos y camarones, desovan en el mar y dependen de las corrientes para transportar las larvas a las zonas estuarinas de crianza, los patrones de transporte en los momentos críticos son importantes para su supervivencia (NOAA, 1983). En el Golfo de México las corrientes desde el Caribe penetran por el Canal de Yucatán, ensanchandose y ramificandose a medida que se internan por el Golfo. Durante el invierno los "nortes" intensifican las contracorrientes que ocurren en la parte occidental y meridional del Golfo y pueden causar una corriente que se dirige hacia el sur (Secretaría de Marina, 1974). Aun no se dispone de suficientes detalles sobre del patron de corriente y contracorrientes litorales del Sur del Golfo de México.

4. SÍNTESIS

Con frecuencia se reporta la influencia del aporte fluvial como factor determinante en la composición y productividad de la fauna. El flujo de agua dulce puede afectar la producción natural debido a: 1) transporte de nutrientes, 2) transporte de detritos, 3) transporte y depositación de sedimentos,4) reduccion de la salinidad y, 5) transporte y mezcla de masas de agua (Goldberg, 1971; Browder y Moore, 1981; Armstrong, 1982). Parece evidente que las características físicas de la descarga fluvial y el efecto ecológico que producen tienen relación directa con las características biológicas de las especies que condicionan sus cíclos de vida relacionando el reclutamiento para el exito posterior en abundancia.

Debe reconocerse el hecho que pueden existir importantes pesquerías en aguas de la plataforma continental interna, como resultado de una productividad biológica generalmente alta y hay claras evidencias que la influencia de los estuarios puede extenderse marcadamente hacia la zona neritico-oceánica. La presencia de lagunas costeras y estuarios es fundamental para el reclutamiento de numerosas especies de importancia pesquera en la plataforma continental cuyos cíclos de vida requieren en parte de ecosistemas de aguas protegidas. La influencia de la vegetación costera tambien ha sido considerada como factor determinante en la camposición, reclutamiento y abundancia de la fauna de la plataforma continental interna.

El detritos ha sido reconocido en los ultimos 10 o 15 años como la piedra angular de producción de energía para distintos niveles tróficos, y probablemente el lugar que le corresponde en las tramas alimentarias determina que requiera de estudios específicos a nivel de análisis de sistemas.

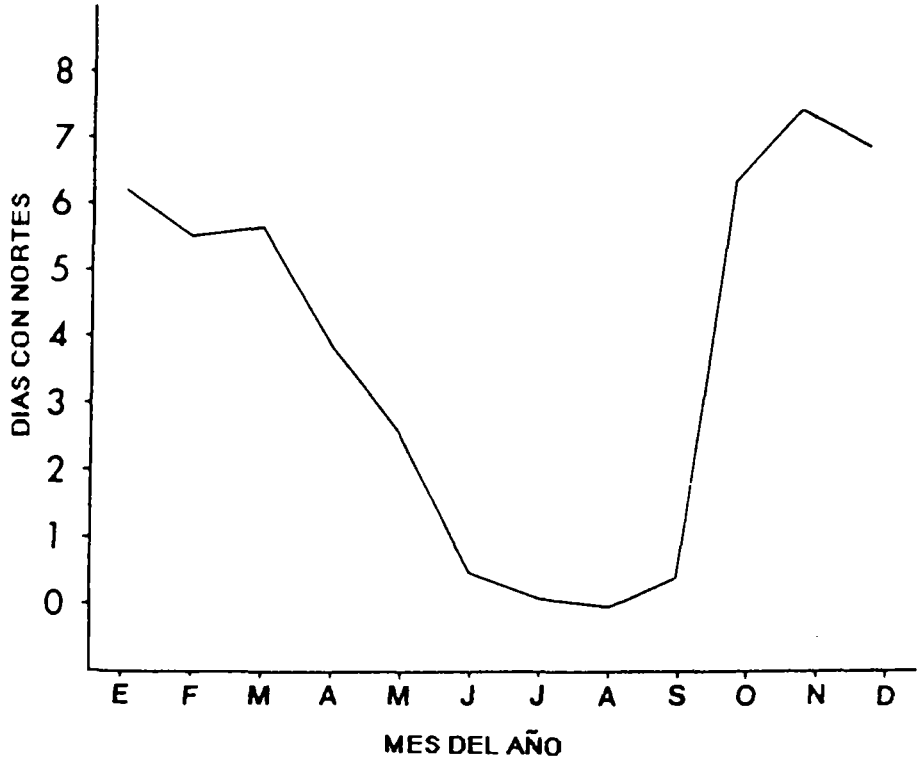


Fig. 18. Frecuencia mensual de días con "nortes" en el Sur del Golfo de México.

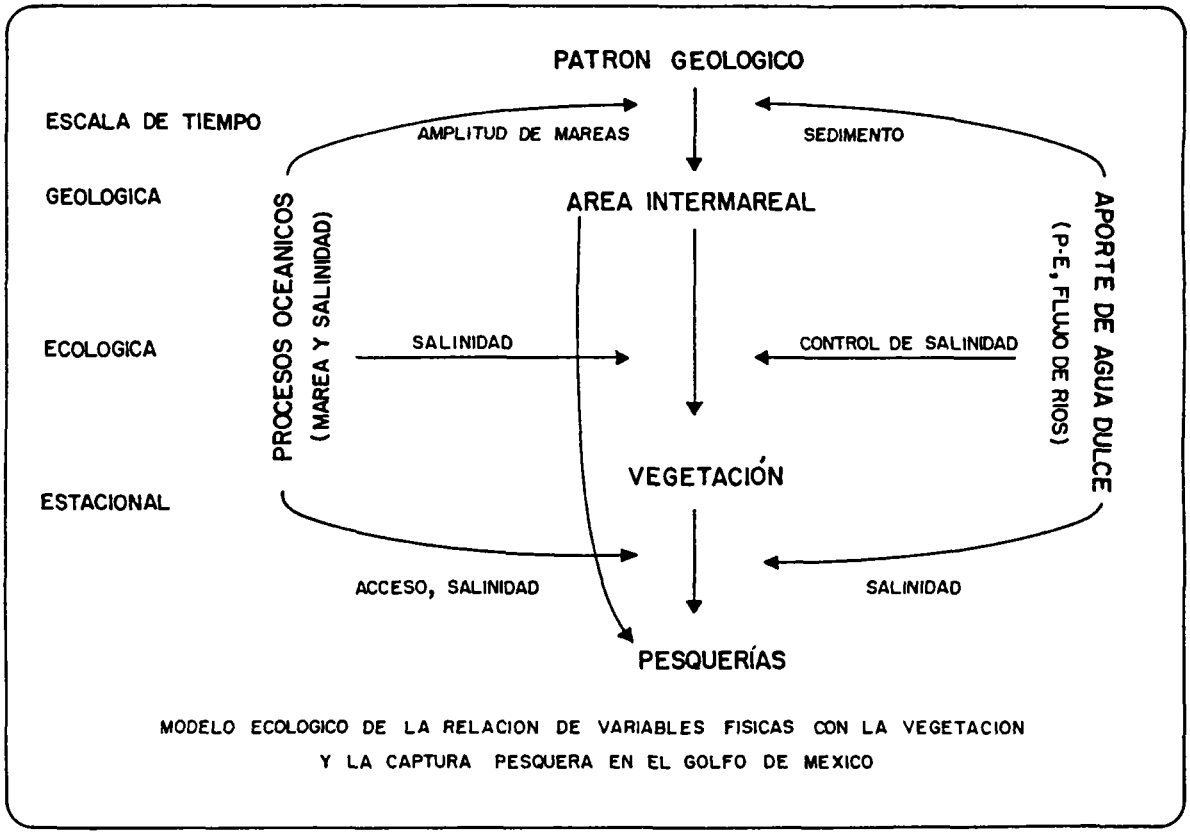


Fig. 19. Modelo conceptual de la relación de variables físicas con la distribución de vegetación y rendimiento de las pesquerías en el Golfo de México.

Las mareas son el mecanismo principal que causa la incursión de agua marina hacia el interior de la costa. Son el agente que determina hasta donde se pueden establecer los pantanos salobres (pantanos marinos y manglares). Las intrusiones periódicas a su vez excluyen las plantas carentes de adaptaciones para soportar la salinidad (Cintron y Schaeffer-Novelli, 1983a y 1983b), como tambien determinan algunos ambientes sedimentarios y el establecimiento de macrofauna marina tipica. La variación del nivel del mar puede tener importancia considerable en el intercambio entre la plataforma continental y las lagunas costeras y estuarios adyacentes (Schwing et al., 1983). Day et al. (1973 y 1982) señalan el papel que tiene el nivel del mar en el intercambio biológico entre la plataforma continental y los pantanos en Louisiana produciendo un importante efecto ecológico en la región.

En regiones con pantanos litorales los escurrimientos causados por la precipitación son un factor importante que contribuye a la exportación de materia orgánica desde los pantanos hacia los cuerpos de agua adyacentes, tanto por descarga directa como por efecto de erosión y transporte. Los periodos de mayor precipitación estan asociados a los periodos de mayor transporte de materia orgánica en las cuencas donde los flujos de mareas son debiles (Cintron y Schaeffer-Novelli, 1983a y 1983b). Durante el invierno, los "nortes" influyen en el patron de corrientes litorales, que a su vez afectan la interacción entre los pantanos, los estuarios y la plataforma continental, influenciando el reclutamiento y la producción de la zona.

La circulación litoral reviste mas importancia que la que inicialmente se le ha dado, pues no solo los peces en cierta edad dependen del sistema de corrientes para su distribución latitudinal, sino que tambien las corrientes tienen un papel significativo en la plataforma interna para la distribución de sedimentos, materia orgánica y microorganismos, lo cual puede ser un factor determinante en el reclutamiento y los niveles de producción.

Hasta ahora se ha tratado las relaciones entre variables físicas y biológicas como relaciones lineales aisladas. Evidentemente existen muchas interacciones entre los diferentes parámetros, que son obscurecidas al considerar estos factores en forma aislada. En la Figura 19 se presenta un modelo conceptual que auxilia a presentar las relaciones discutidas en una forma mas objetiva. Los eventos en la zona costera se pueden separar en grupos según el tiempo en que ocurren. Asi se puede considerar eventos tectónicos y geológicos que ocurren en periodos de miles de anos, y eventos ecológicos que ocurren en la escala de decenas a cientos de años. Las fuerzas físicas en la zona costera actuan en todos estos niveles y, a menos de que la escala de tiempo en que actuan se distinga, el análisis es confuso. En el modelo de la Figura 19 se considera que la zona intermareal se desarrolla en la escala geológica, los tipos y extensión de la vegetación se determinan en parte por esta zona intermareal, y el tipo de pesquerías y su magnitud a su vez se determinan por el area de cuerpos de agua y la vegetación y el efecto directo o indirecto de estos sobre le reclutamiento de juveniles. Estas relaciones se modifican en mayor o menor medida por la interacción de procesos fluviales y oceánicos a cada escala de tiempo. Cambios en el balance de estas dos ultimas fuerzas causan cambios en la vegetación en la escala ecológica de tiempo (decenas a cientos de años). Finalmente el reclutamiento varía con la extensión de vegetación intermareal y cuerpos de agua costeros (lagunas y estuarios), y con las variaciones anuales en descarga fluvial, precipitación y otros factores climáticos.

5. REFERENCIAS

Armstrong, N. E. (1982) Responses of Texas estuaries to freshwater inflows, In: Estuarine Comparisons, editor V.S. Kennedy. Academic Press Inc. New York: 103-120.

Browder, J. A. & D. Moore (1981) A new approach to determining the quantitative relationship between fishery production and the flow of freshwaters to estuaries. In: Proceedings of the National Symposium on Freshwater Inflow to Estuaries, editors R. Cross y D. Williams. U. S. Fish & Wildlife Service, Office of Biological Services. FWS/CBS-81/04., 1: 403-430.

Cintrón, G. & Y. Schaeffer-Novelli (1983a) Introduccion a la Ecología del Manglar. In: Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para America Latina y el Caribe -ROSTLAC Montevideo- Uruguay: 1-109.

Cintrón, G. & Y. Schaeffer-Novelli (1983b) Mangrove forests: ecology and response to natural and man induced stressed. In: Coral Reefs, Sea Grass Beds, and Mangroves: Their Interaction in the Coastal Zone of the Caribbean, editors J. C. Ogden y E. H. Gladfelter. UNESCO Rep. Mar. Sci., 23: 87-113.

Coll de Hurtado, A. (1975) El Sureste de Campeche y sus Recursos Naturales. Inst. Geografía, Univ. Nal. Autón. de México, Serie Cuadernos: 1-84.

Darnell, R. M. & T. M. Soniat (1979) The estuary/continental shelf as an interactive system. In: Ecological Processes in Coastal and Marine Systems, editor R. J. Livingston. Plenum Press, New York. Marine Science, 10: 489-525.

Darnell, R. M., R. E. Defenbaugh & D. Moore, (1983) Northweastern Gulf Shelf Bio-Atlas: A Study of the Distribution of Demersal Fishes and Penaeid Shrimp of Soft Bottoms of the Continental Shelf from the Rio Grande to the Mississippi Delta. Open File Report 82-04. Metaire LA., Minerals Management Service, Gulf of Mexico OCS Regional Office: 1-438.

Day Jr., J. W., W. G. Smith, P. R. Wagner & W. C. Stowe (1973) Community Structure and Carbon Budget of a Salt Marsh and Shallow Bay Estuarine System in Louisiana. Center for Wetland Resources, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana, publ. No. LSU-56-72-04.: 1-79.

Day Jr., J. W. & A. Yáñez-Arancibia (1982) Coastal lagoons and estuaries, ecosystem approach. OEA Washington D. C., Ciencia Interamericana (Mar. Sci.), 22 (1 y 2): 11-26.

Day Jr., J.W., C. S. Hopkinson, & W. H. Conner (1982) An analysis of environmental factors regulating community metabolism and fisheries production in a Louisiana estuary. In : Estuarine Comparisons, editor V. S. Kennedy . Academic Press, Inc. New York: 121-136.

Deegan, L. A., J. W. Day Jr. & A. Yáñez-Arancibia (1984a) Relationships of vegetation to climate, river discharge and geomorphology in the Gulf of Mexico estuaries. In: Man and Biosphere Program, Final Rep.. Louisiana State Univ., Baton Rouge, LA.: 1-38.

Deegan, L.A., W. Barnes Johnson, J. W. Day Jr., J. G. Gosselink & A. Yáñez-Arancibia (1984b) Relationships between primary productivity and physical characteristics in eight Gulf of Mexico estuaries. In: Off. Mar. Poll. CELFI, Final Rep.. Louisiana State Univ., Baton Rouge, LA.:1-46.

Deegan L. A. , J. W. Day, Jr.,A. Yáñez-Arancibia, J. G. Gosselink, G. Soberón-Chávez & P. Sánchez-Gil, Relationships among physical characteristics, vegetation distribution, and fisheries yield in Gulf of Mexico estuaries. In: Estuarine Variability, editor D. A. Wolfe. Academic Press Inc., New York.: 22 p. (en prensa).

Goldberg, E. D. (1971) River-Ocean Interactions. In: Fertility of the Sea, editor J. D. Costlow. Gordon and Breach Science Publishers. 1: 143-156.

Heald, E. J., W. E. Odum & D. C. Tabb (1974) Mangroves in the estuarine food chain. In : Environment of South Florida: Past and Present, editor P. J. Gleason. Miami Geol. Soc. Mem., 2: 182-189.

Lugo, A. E. & G. L. Morris (1982) Los Sistemas Ecologicos y la Humanidad. Sria. Gral. de la OEA, Washington D. C., Progr. Reg. Desarrollo Científico y Tecnologico, Monografía, 23: 1-82.

Mann, K. H. (1973) Macrophyte production and detritus food chains in coastal waters. In: Proc. IBP-UNESCO Symp. Detritus and its Ecological Role in Aquatic Ecosystems. Mem. 1st Ital. Hydrobiol., Suppl., 29: 353-383

Mann, K. H. (1984) Fish production in open ocean ecosystems. In: Flows of Energy and Materials in Marine Ecosystems, Theory and Practice, editor M. J. R. Fasham. Nat. Conference Series IV. Marine Sciences, Plenum Press, New York, 13: 435-459.

Moore, D., H. A. Brusher & L. Trent (1970) Relative abundance, seasonal distribution and species composition of demersal fishes off Louisiana and Texas, 1962-1964. Contr. Mar. Sci., 15:45-70.

Newell, R. C. (1982) The energetics of detritus utilization in coastal lagoons and nearshore waters. In: Coastal Lagoons, editors P. Lasserre y H. Postma. Oceanologica Acta, Vol. Spec., 5 (4): 347-355.

Nixon, S. W., 1982. Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. In: Coastal Lagoons, editors P. Lasserre y H. Postma. Oceanologica Acta, Vol. Spec., 5 (4): 357-371.

NOAA, 1983. Marine Environmental Assessment. National Environmental Satellite, Data, and Information Service, Assessment and Information Services Center. National Oceanographic and Atmospheric Administration. U.S. Dept. Comm.: 80 p.

Odum, W. E. & E. J. Heald (1975a) Mangrove forests and aquatic productivity. In: Coupling of Land and Water Systems, editors A. D. Hasler. Springer-Verlag, New York: 129-136.

Odum, W. E. & E. J. Heald (1975b) The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In: Estuarine Research, editor L. E. Cronin. Academic Press, New York, 1: 265-286.

Paloheimo, J. E., A. P. Zimerman, W. G. Sprules & M. A. Gates (1984) The structure of aquatic ecosystems and its dependence on environmental variables. In: Flows of Energy and Materials in Marine Ecosystems, Theory and Practice, editor M. J. R. Fasham. Nat. Conference Series IV. Marine Sciences, Plenum Press, New York, 13: 85-105.

Sánchez-Gil, P. & A. Yáñez-Arancibia (1985) Evaluación ecológica de recursos demersales costeros tropicales: un enfoque metodológico en el Sur del Golfo de México, In: Recursos Pesqueros Potenciales de Mexico: La Pesca Acompañante del Camarón, editor A. Yáñez-Arancibia. Progr. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nal Pesca. UNAM, México, D.F.: 275-314.

Sánchez-Gil, P., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua Linares (1981) Diversidad, distribución y abundancia de las especies y poblaciones de peces demersales de la Sonda de Campeche. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México, 8 (1): 209-240.

Schwing B. F., B. Kjerfve, & J.E. Sneed (1983) Sea level oscillations in a salt marsh lagoon system, North Inlet, South Carolina. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México. 10 (1): 231-236.

Secretaría de Marina (1974) Atlas Oceanográfico del Golfo de México y Mar Caribe: Sección I. Mareas y Corrientes. Dirección Gral. de Oceanografía y Señalamiento Marítimo, México D. F.: 39 p.

Soberón-Chávez G. & A. Yáñez-Arancibia (1985) Control ecológico de los peces demersales: Variabilidad ambiental de la zona costera y su influencia en la producción natural de los recursos pesqueros. In: Recursos Pesqueros Potenciales de México: La Pesca Acompañante del Camarón, editor A. Yáñez-Arancibia. Progr. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nal Pesca. UNAM, México, D.F.: 399-486.

Turner, R. E. (1977) Intertidal vegetation and commercial yields of penaeid shrimp. Trans. Am. Fish Soc., 106 (5): 411-416.

Williams, R. (1984) An overview of secondary production in the pelagic ecosystem, In: Flows of Energy and Materials in Marine Ecosystems. Theory and Practice, editor M. J. R. Fasham. Nat. Conference Series IV. Marine Sciences, Plenum Press, New York, 13: 361-405.

Yáñez-Arancibia, A. (1978) Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. de México, Publ. Esp. 2: 1-306.

Yáñez-Arancibia, A. (1981) Ecological studies in Puerto Real inlet, Terminos Lagoon, Mexico: Discussion on trophic structure of fish communities on Thalassia testudinum banks, In: Coastal Lagoon Research: Preseent and Future, editors Laserre, P., y H. Postma, J. Costlow y M. Steyaert. II Proceedings, UNESCO/IABO, Tech. Pap. Mar. Sci. UNESCO, 33: 191-232.

Yáñez-Arancibia, A. (1984) Evaluación de la pesca demersal costera. Ciencia y Desarrollo CONACYT, México, 58: 61-71.

Yáñez-Arancibia, A. (1986) Ecología de la Zona Costera: Análisis de Siete Tópicos. AGT Editores, México D. F. 180 p.

Yáñez-Arancibia, A. & P. Sánchez-Gil (1986) Los Peces Demersales de la Plataforma Continental del Sur del Golfo de México. Vol. 1. Caracterización del Ecosistema y Ecología de las Especies, Poblaciones y Comunidades. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México, Publ. Esp. 9, 300 p.

Yáñez-Arancibia, A., G. Soberón-Chávez & P. Sánchez-Gil (1985a) Ecology of control mechanisms of fish production in the coastal zone. Chap. 27. In: Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons. Towards an Ecosystem Integration, editor A. Yáñez-Arancibia. Editorial Universitaria, UNAM-PUAL-ICML, Mexico:900 p.

Yáñez-Arancibia, A., L. Lara-Domínguez & H. Alvarez-Guillén (1985b) Fish community ecology and dynamics in estuarine inlets. Chap. 7. In: Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons. Towards an Ecosystem Integration, editor A. Yanez-Arancibia. Editorial Universitaria, UNAM-PUAL-ICML, Mexico, 900p

Yáñez-Arancibia, A., P. Sánchez-Gil, M. Tapia Garcia & Ma. de la C. García-Abad, Ecology community structure and evaluation of tropical demersal fishes in the Gulf of Mexico. Cah. Biol. Mar. France, 26 (2) : 137-164.

FEEDING ECOLOGY OF TROPICAL ESTUARINE FISHES IN RELATION TO RECRUITMENT PROCESSES

Alejandro Yáñez-Arancibia
Ana Laura Lara-Domínguez
Arturo Aguirre-León
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Laboratorio de Ictiología y Ecología Estuarina
Apartado Postal 70-305, México 04510, D. F.

Silvia Díaz-Ruiz
Division de Ciencias Biológicas y de la Salud, UAMI
Departamento de Hidrobiología.
Laboratorio de Ictiología y Ecología Costera
Apartado Postal 55-535, México 09340 D. F.

ABSTRACT: A number of papers have used trophodynamic methodology to study the food and feeding habits of fish in tropical coastal ecosystems, in Mexico and elsewhere. However, none of these links feeding ecology with recruitment processes, also, an standard methodology for approaching these questions seams to be lacking. The case studies presented in this paper refer to Eucinostomus gula (Gerreidae), a first order consumer, Sphoeroides testudineus (Tetraodontidae), a second order consumer, Cichlasoma urophthalmus (Cichlidae), a first second order consumer, Galeichthys (=Arius) caerulescens and Arius melanopus (Ariidae), second third order consumers, Orthopristis chrysoptera (Pomadasyidae), second third order consumer, and Bairdiella chrysoura (Sciaenidade), a third order consumer . The results show that the food and feeding habits of the species change with age, season of the year, locality and availability of food items. The breadth of the trophic spectra of tropical coastal fish shows that these have several options in feeding and that overall, most of them are not locked into a rigid trophic level. The whole trophic structure does not comprise specific trophic levels, but is rather a complex matrix of multidimensional biological interactions in space and time. This suggests that in highly diverse tropical coastal ecosystems, it is mainly juveniles fish which have strong biotic interactions in relation to trophic competition and predation and which are exposed to natural barriers when recruiting into the adult stocks.

1. INTRODUCTION

Fish are among the faunistic groups which have been most successful in the tropical coastal zone. Their morphological and functional adaptations, reproductive and feeding strategies, as well as their migration patterns are highly correlated to and integrated with the physical processes and the heterogeneity of the coastal zone and the lagoon-estuarine environment.

The great diversity and abundance of fish is a typical feature of the tropical coastal zone which includes, marshes, lagoons, estuaries and the adjacent continental sea shelf, with coral reefs in some areas. Essential for an understanding of the structure and function of fish communities in the lagoon-estuarine environment, are the feeding ecology and food habits in the life cycles of tropical coastal fish as related to recruitment processes.

Numerous publications have contributed to the development of hypotheses and concepts on the trophodynamic ecology of estuarine fish. Relevant papers are cited in Simenstad and Lipovsky (1977), Lipovsky and Simenstad (1979), Hyslop (1980) and Calliet and Simenstad (1982). Other useful contributions are : Hiatt (1947), Miles (1949), Reid et al. (1956), Yokota (1956), Longhurst (1957), Thomson (1957), Darnell (1959, 1961), Venkataraman (1960), Springer and Woodburn (1960), Yasuda (1960), McHugh (1967), Randall (1967), Rao (1967), Austin and Contribution No. 502 from the Institute of Marine Sciences and Limnology, UNAM Austin (1971), Odum and Heald (1972, 1975), Carr and Adams (1973), Day et al. (1973a, 1973b), Heald et al. (1974), De Sylva (1975), Adams (1976), Snedaker and Brook (1976), Brook (1977), Yáñez-Arancibia and Nugent (1977), Qasim (1978), Yáñez-Arancibia (1978a, 1978b, 1981, 1985a, 1985b, 1986), Yáñez-Arancibia et al. (1985), Sheridan and Livingston (1979), Heck and Orth (1980), Livingston (1982, 1984), Sainsbury (1982), Peters and Pernell Lewis (1984) and Robblee and Zieman (1984).

Recruitment, defined as the entry of juveniles into the adult population, has natural barriers throughout the biological cycle. Competition and predation play important roles, particulary due to the high diversity of the coastal tropical fishes, their short life cycles and the presence of juveniles throughout the year. Nevertheless, studies relating feeding habits to recruitment processess are scarce.

Several approaches have been proposed to quantify and interpret fish communities, food, feeding habits, trophic spectra and trophic pathways. Occasionally, these approaches has been adapted to specific biological and ecological conditions such as diurnal variability (Darnell and Meierotto, 1962; Hobson, 1974), the availability of food (Yáñez-Arancibia 1978a,1978b; Whitfield, 1980), dynamic of the habitat (Kikuchi and Pérès, 1977; Heck and Orth, 1980; Yáñez-Arancibia 1981), size of the populations and average sizes of individuals (Odum and Heald, 1972; Sheridan and Livingston, 1979; Livingston 1980), and the behavior of fish with regards to the environmental variability and the stress caused by pollution (Livingston, 1982, 1984, 1985).

This study has three principal objectives:
1) to present a methodology for quantitative trophic analysis, including the use of indices of relative importance for the analysis of the composition of the trophic spectra, 2) to describe feeding dynamics with regards to recruitment processes and, 3) to contribute to the discussion on "trophic levels" of tropical estuarine fish in relation to the multidimensionality of food webs.

2. STUDY AREAS

Two areas of the coastal zone of Mexico were selected; they provide examples of fish species with different feeding strategies. (1) Terminos Lagoon, located in the southern Gulf of Mexico in the state of Campeche, has been studied from different viewpoints; the details can be found in Yáñez-Arancibia and Day (1982) and Yáñez-Arancibia *et al*. (1983). (2) The coastal lagoon-system in the state of Guerrero in the central Pacific coast of Mexico, which has been described by Yáñez-Arancibia (1978b).

3. METHODS

The fish used as examples in this paper are *Galeichthys* (=*Arius*) *caerulescens* from the coastal lagoon system in Guerrero (Yáñez-Arancibia, 1978a, 1978b), *Arius melanopus*, *Eucinostomus gula*, *Orthopristis chrysoptera*, *Bairdiella chrysoura*, *Cichlasoma urophthalmus* and *Sphoeroides testudineus* from the Terminos lagoon-estuarine system in the southern Gulf of Mexico (Yáñez-Arancibia *et al*.,1980).

There are several methods for the analysis of stomach content in fish, each useful for achieving a specific objective. Traditionally studies on fish food and feeding habits have been based essentially on papers by Bajkov (1935), Hess and Rainwater (1939), Seaburg (1957), Darnell (1961), Darnell and Meierotto (1962), Seaburg and Moyle (1964), Randall (1967), Keast and Welsh (1968), Hellawell and Abel (1971), Kimball and Helm (1971), Kjelson *et al*. (1975), Moore and Moore (1975), Ellis *et al*. (1976), Yáñez-Arancibia *et al*. (1976), Kislalioglu and Gibson (1977), Man and Hodgkiss (1977), Simenstad and Lipovsky (1977), Lipovsky and Simenstad (1979), Cailliet and Simenstad (1982), Windell and Bowen (1978), Kitchell *et al*. (1979), and Hyslop (1980).

Depending on stomach size, type and size of food and degree of digestion, it is often necessary to combine different methods to obtain complete

information on a species feeding preferences. Here feeding habits were evaluated using the following methods: volumetric composition, gravimetric composition (dry weight), numerical composition, frequency of occurence, index of relative importance (IRI) of Pinkas et al. (1971), index of relative importance (IIR) proposed by Yáñez-Arancibia et al. (1976), as well as the index of the quantity of food ingested (IQI). For practical reasosns, the terms "trophic group" , "taxonomic group", "items" and "food" are used as synonyms in this paper.

Volumetric analysis evaluates the volume of a given trophic group with reference to the total volume of a full stomach. The volume of each trophic group is calculated using the equation:

$$V = vt - vp \qquad (1)$$

where V= volume of each trophic group, vt= total volume of each stomach, vp= the volume of empty stomach, measured by the displacement of water in a graduated test tube. The percent composition of stomach content by volume can be determined in the following two ways: 1) for the large food particles the volume can be calculated from the volume of the distinct foods in a graduated test tube, and 2) for the small particles (less than 1 mm) the volume of a typical particle is first calculated; then the total volume of the stomach content is estimated using a calibrated microscope slide.

The gravimetric method estimates in percent the weight of a trophic group with regards to the total weight of the stomach contents of all the stomachs analyzed. Each food category or taxonomic group is expressed by

$$G = pe / Pe \ (100) \qquad (2)$$

where G= percent in weight of a particular food group; pe= contribution of the weight of this group in all stomachs; and Pe= sum of the stomach content weight in all stomachs. Gravimetric analysis by (dry) weight is a useful quantity because the elimination of the water from the tissues, permits the evaluation of only that part of the weight that has nutritional value in each trophic group.

Numerical analysis estimates the relative abundance of a trophic group in the diet of a given species. This method estimates the percentage of the elements of a given trophic group with regards to the total numbers of elements of all the trophic groups indentified in the stomachs analyzed. This is known as the percentage composition by number and it is expressed by

$$N = nee / Nee \ (100) \qquad (3)$$

where N= numerical percentage of a given trophic group, nee= the contribution of the elements of this group in all stomachs, and Nee= the sum of the elements of all trophic groups in all stomachs. This analysis can be useful when a fish feeds foodstuffs of homogenous size, but is inconvenient in fish that eat different trophic groups of varied sizes and even mixes them with vegetable matter and organic detritus.

Frequency analysis estimates the percentage of occurrence of a foodstuff, as determined by

$$F = ne / Ne \ (100) \qquad (4)$$

where F= frequency (%) of occurrence of a type of food, ne= the number of stomachs with one type of food, and Ne= the number of full stomachs analyzed.

The index of relative importance (IRI) of Pinkas et al. (1971) estimates both the relationships obtained by volumetric or gravimetric, numerical and frequency methods, because of they can contribute very little to the true evaluation of stomach content and the trophic relationships of the species. This methods is useful for interpreting the relative importance of some specific

food, made up of elements of homogenous size (i. e. for pelagic fishes). Nevertheless, this index can be very imprecise in estuarine demersal fishes, because numerous small organisms can exist that opaque the relative importance of other larger ones. Also the speed of digestion confuse volumetric or gravimetric measurements and the frequency of occurrence is sensitive to sampling errors. The following equation is used to calculate the index (IRI) for each trophic group:

$$IRI = F (N + V) \quad (5)$$

or

$$IRI = F (N + G) \quad (6)$$

where IRI= index of relative importance, F= the percentage of frequency of occurrence, N= the numerical percentage and V or G= the volumetric or gravimetric percentage.

The relative importance index of Yáñez-Arancibia et al. (1976) (IIR), quantifies the relative importance of any trophic group by relating the frequency of occurrence and the volume or weight of the food. It is obtained from

$$IIR = \frac{F.V}{100} \quad (7)$$

or

$$IIR = \frac{F.G}{100} \quad (8)$$

where IIR= index of relative importance, F= the percentage of frequency of occurrence and V or G= the volumetric or gravimetric percentage, respectively. The (IIR) index is expressed as a percentage with a natural range of 0 to 100. The numerical contribution of food organism is not considered here because it gives the same importance to small and large organisms, which induces errors in terms of ecological energetics and makes it difficult to interpret the available information correctly. The combination of the (IIR) index with the frequency of occurrence and the volume or weight in a Combined Trophic Diagram (Fig. 1), represents the trophic spectrum of one species, and is delimited by the volumetric or gravimetric percentage, the percentage of frequency and the index of relative importance in accordance with three quadrants:

Quadrant I (ABCD): Area of occasional or circumstantial trophic groups of relatively little importance. It is defined by a combined range of frequency and volume or weight from 0 to 20 % and values on the index (IIR) from 0 to 10 %.
Quadrant II (DEFG): Area of trophic groups of secondary importance, having a combined range of frequency and volume or weight from 20 to 40 % and a range on the index (IIR) from 10 to 40 %.
Quadrant III (HIJK): Area of preferred or main groups determined by a combined range of frequency and volume or weight of 40 to 100 %, and a range on the index (IIR) of 40 to 100 %.

The quantity of foodstuffs ingested index used by Aoyama (1956), Yáñez-Arancibia et al. (1976), Yáñez-Arancibia and Díaz González (1977), Lara Domínguez et al. (1981), Mallard Colmenero et al. (1981), and Caso-Chávez et al. (1986), expresses the weight of the food in the stomach of the fish using

$$IQF = WSC / EW \quad (9)$$

where IQF= index of quantity of foodstuffs ingested, WSC= weight of stomach content and EW= weight of the empty fish. This index is used to analyze the gravimetric relationship of the food with regards to the size of the individual.

Several variants of these methods, could be used, such as the dealing with the state of the fish in relation to the fullness of their stomachs, the analysis of the phases of digestion, the degree of fullness or the gravimetric relationship of food ingested as a function of the size of the fish, etc. The specific objectives of a given study and or a given species will determine the methodology to be used.

A total of 1100 stomachs of the following species were analyzed: 605 of Galeichthys (=Arius) caerulescens between 45-550 mm of total length (TL), 137 of Arius melanopus between 40-280 mm TL, 93 of Eucinostomus gula between 30-110 mm TL, 31 of Orthopristis chrysoptera between 30-220 mm TL, 34 of Bairdiella chrysoura between 35-146 mm of pattern length (PL), 162 of Cichlasoma urophthalmus between 37-238 mm TL and 38 of Sphoeroides testudineus between 46-250 mm TL. In Table 1 the abbreviations used in figures 2 to 8, are shown.

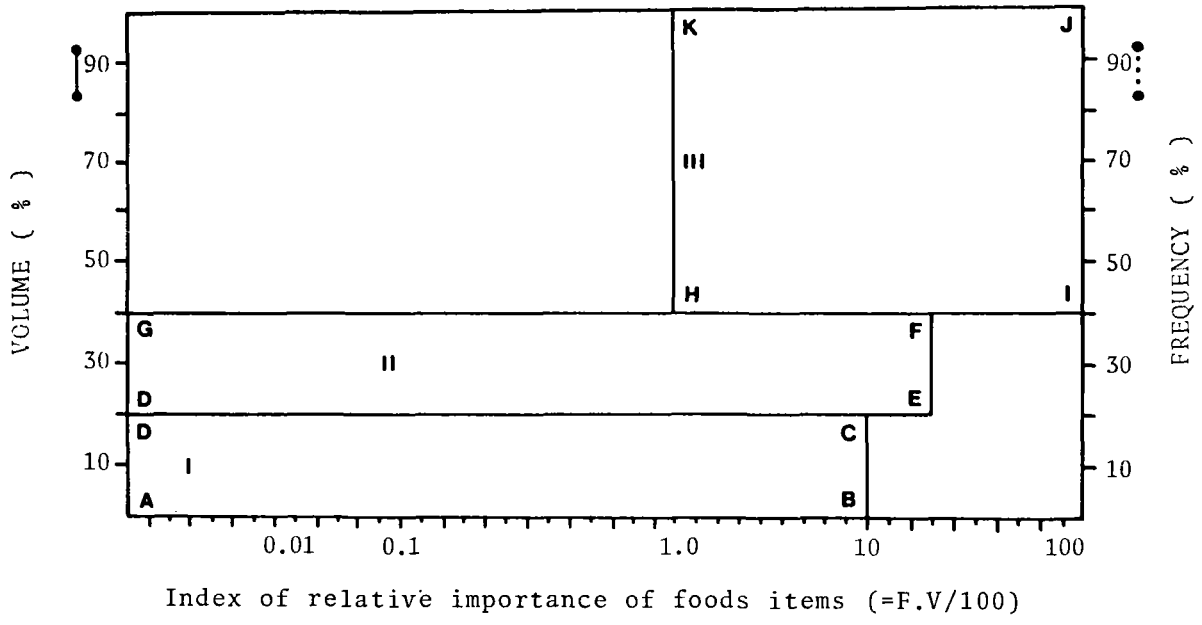


Figure 1. Combined Trophic Diagram of relationships between volume or weight, frequency and the index of relative importance (IIR) showing and quantifying trophic spectra. (from Yáñez-Arancibia et al. 1976 and see text for definition of IIR)

Table 1. Abbreviations used in figures 2 to 8

Ac	= Acarus	Ga	= Gastropods	Ol	= Oligochaetes
Al	= Algae	HC	= Crustaceans eggs	Os	= Ostracods
An	= Amphipods	HI	= Invertebrates eggs	PA	= Ariidae fishes
CL	= Cirripedes	HP	= Fishes eggs	PE	= Engraulidae fishes
Cn	= Shell	Is	= Isopods	Pe	= Pelecypods
Co	= Copepods	LC	= Crustacean larvae	Pi	= Pycnogonids
Cu	= Cumaceans	LI	= Insect larvae	Po	= Polichaetes
DC	= Caridea Decapods	LIn	= Invertebrate larvae	RA	= Annelids remains
De	= Decapods	LM	= Molluscs larvae	RC	= Crustacean remains
Dp	= Peneids	LP	= Fish larvae	RE	= Sponge remains
Eq	= Equinoderms	LT	= Tunicate Larvae	RP	= Fishes remains
ESC	= Fish scales	MI	= Inorganic material	RV	= Vegetable debris
Eu	= Euphauciaceans	MO	= Organic material	Si	= Sipunculida
Fo	= Foraminifers	Ne	= Nematodes	Ta	= Tanaidacea

4. RESULTS

Table 2 summarize the results of the analysis and quantification of food and feeding habits of fish species studied in this paper. This table show the principal biological and ecological characteristics of the trophic behavior of each species (See Figs. 2 to 8).

5. DISCUSSION

Studies on food and feeding habits of fish in tropical estuarine ecosystems are important for several reasons: 1) they indicate the trophic relationships of different species and, indirectly, aspects of energy flow in lagoonal communities, 2) they show the relationships between predator prey and producer consumer, which is specially important when in the same system other economically important groups exist, i. e. submerged vegetation, molluscs, crustaceans, other fish), 3) they indicate the trophic behaviour of the species with regards to recruitment and the stage in which the biological barriers of competition and predation are the most obvious in the replacement of juveniles in the adults population, and 4) they indicates the ecological relationships of organisms, which helps to better interpret the general dynamic of the estuaries studied an suggest recomendations for the adequate administration of fishery resources.

It is well known that the feeding and trophic relationships of fish change with age, season of the year, time of day and availability of food, locality and spatial distribution within the ecological system in question. Nevertheless, in dealing with these variables in space and time it is still difficult to attempt simulation and mathematical models of the trophodynamic ecology of estuarine fishes. Tropical estuarine ecosystem have a great heterogeneity of habitats and consequently great availability of food for the fish. According to this, recruitment processes in tropical fish populations depend on diverse biological and ecological adaptative strategies which the species have optimized in time and space in tropical lagoon-estuarine systems. These strategies allow the distinct fish species that colonize these coastal bodies of water to separate their areas of reproduction and feeding in different habitats showing several patters of recruitment (whether juvenile or adult populations), for minimize competition and predation during their entire life cycles. One of the important aspects in these recruitment processes is the close relationship that exists between a population's migratory movements toward recruitment areas and its feeding strategies in its diverse stages of growth. It is not always possible to quantify the distinct feeding stages of a species due to the magnitude of its migrations and to the differences in food availability that exist from one habitat to another or from one ecosystem to another.

The species analyzed here show two general patterns of bioecological strategies in their populations. Those that carry out their entire life cycle within the lagoon (i. e. Galeichthys (=Arius) caerulescens, Arius melanopus and Cichlasoma urophthalmus), and those that only complete one part of their life cycles there (i. e. Eucinostomus gula, Orthopristis chrysoptera and Sphoeroides testudineus). This difference in behavior has ecological consequences that are reflected in each species, being the most apparent the width of the trophic spectra, the temporal spatial dominance of taxonomic groups in their feeding, food changes with age, and the adaptability of a species within a certain trophic level, among others.

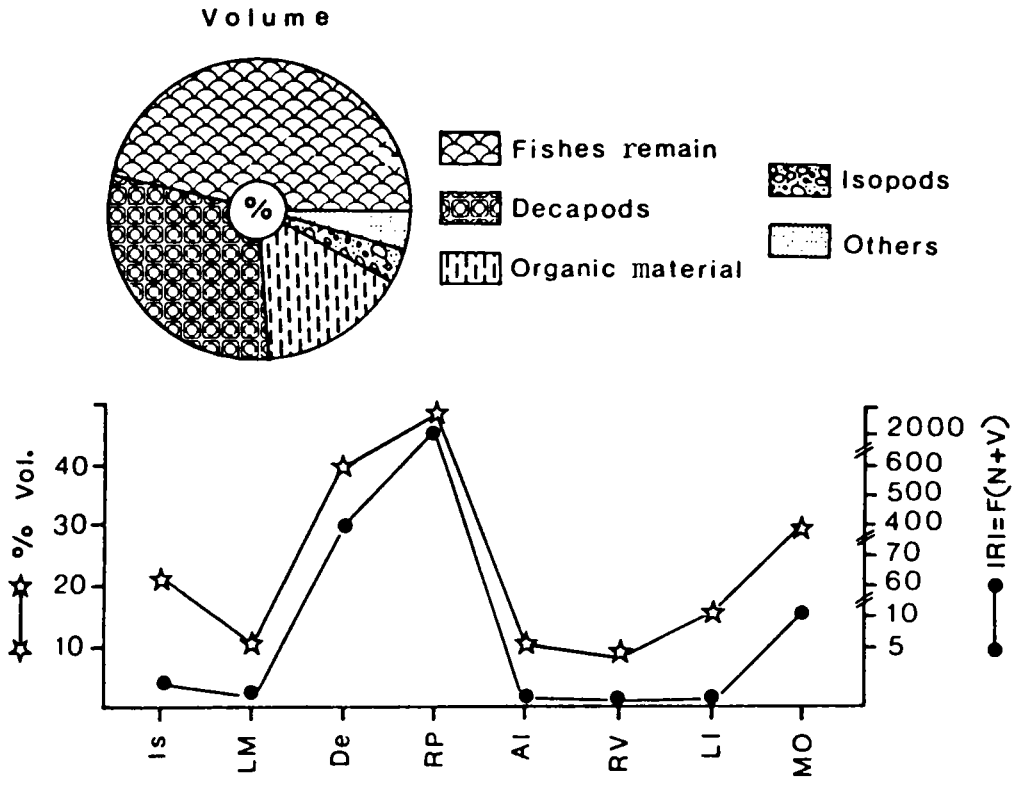
According to examples presented in this paper, the breadth of the trophic spectra of fish that feed on 10 to 20 or more different trophic groups, show broad feeding options, which help the individuals recruited within the system and ensure their survival during the critical stages of their ontogeny. Because of these trophic spectra change with locality (habitats) within the ecosystem, the size of the fish, the season of the year, the time of day and with the availability of food, this may be conceptualized with the model in figure 9. This conceptual diagram illustrates the hypothetical case of a predominantly secondary comsumer tropical estuarine fish. Secondary consumer fish show great affinity for a particular habitat but with regards to a particular stage of

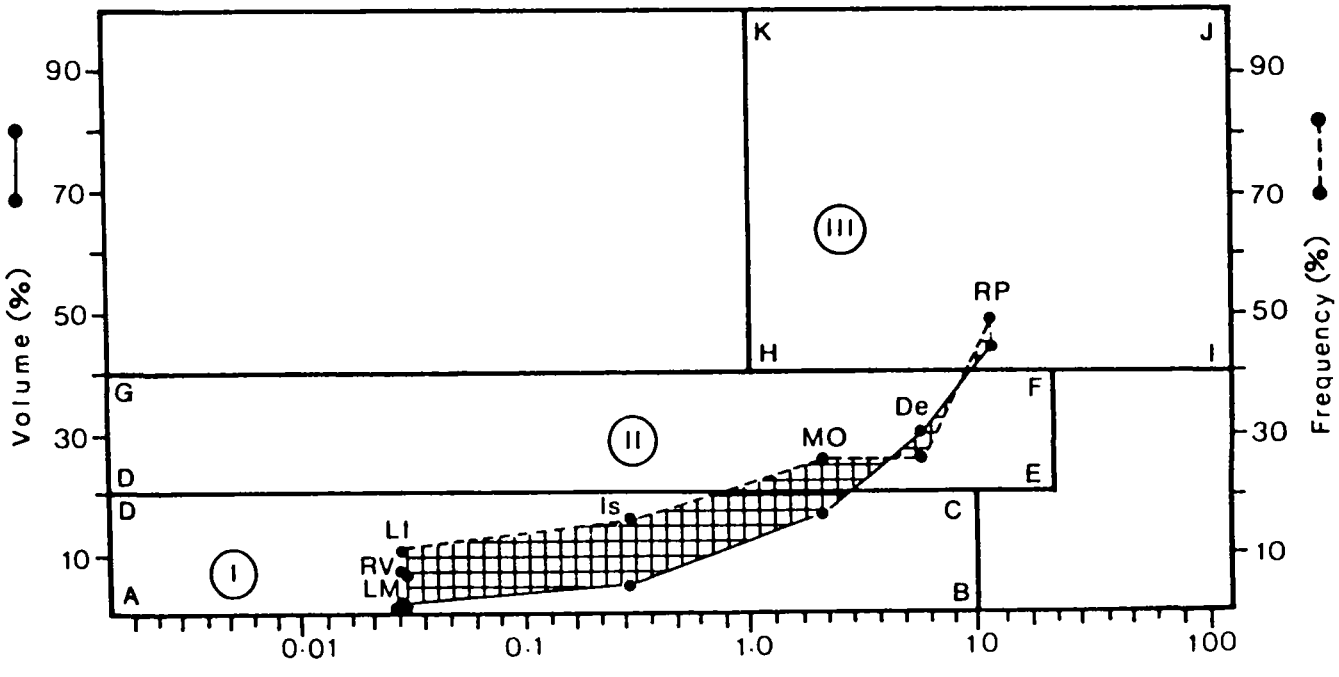
Table 2. Major features of the food and feeding habits of fish species studied

SPECIES	TOTAL STOMACHS EXAMINED/SIZE RANGE (mm)	DETAILS IN FIG.	TOTAL TROPHIC GROUPS	MAJOR FOOD ITEMS	TROPHIC LEVEL	FACTOR AFFECTING FOOD COMPOSITION	SOURCES OF ADDITIONAL INFORMATION
Geleichthys (=Arius) caerulescens	605/45-550	2	14	fish, decapods, organic material, and isopods	Carnivorous, second and occasionally third order consumer	size, availability of food, location within the ecosystem, season of the year	Yáñez-Arancibia et al. (1976) Yáñez-Arancibia (1978a, 1978b)
Arius melanopus	137/40-280	3	27	detritus, copepods, tanaids, plant debris, pelecypods	Omnivorous, second and occasionally third order consumer	size, availalility of food location within the ecosystem, season of the year	Lara-Domínguez et al. (1981) Yáñez-Arancibia et al. (1985) Yáñez-Arancibia and Lara Domínguez (1986)
Eucinostomus gula	93/50-110	4	22	copepods, ostracods, tanaids, polychaetes	First order consumer	size, availability of food, location within the ecosystem	Aguirre-León and Yáñez-Arancibia (1986) Yáñez-Arancibia et al. (1985)
Orthopristis chrysoptera	31/30-220	5	16	decapods, polychaetes, amphipods, copepods, detritus	Carnivorous, second and occasionally third order consumer	size, availability of food, location within the ecosystem, season of the year	Díaz-Ruiz and Yáñez-Arancibia (1986) Yáñez-Arancibia et al. (1985)
Bairdiella chrysoura	34/35-146	6	13	tanaids, peneid and caridean shrimp, invertebrate larvae and eggs, polychaetes, engraulid fish, catfish, decapods, non-odentifiable fish	Third order consumer	size, availability of food, location within the ecosystem, season of the year	Chavance et al. (1984) Yáñez-Arancibia et al. (1985)
Cichlasoma urophthalmus	162/37-238	7	12	organic matter, crustaceans, plant debris	First order, and occasionally second order consumer	size, location within the ecosystem, season of the year	Caso Chávez et al. (1986) Yáñez-Arancibia et al. (1985)
Sphoeroides testudineus	38/46-250	8	15	pelecypods, foraminiferans, crustaceans, invertebrate eggs, organic matter.	Second order consumer	size, availability of the food, location within the ecosystem, season of the year	Mallard Colmenero et al. (1982) Yáñez-Arancibia et al. (1985)

Galeichthys caerulescens Dry season N = 38

Stomach content:





Index of relative importance of food items

Figure 2. Trophic spectrum of Galeichthys (=Arius) caerulescens population in Chautengo Lagoon, Mexican Pacific, during the May dry season. (See Table 1 for abbreviations).

Arius melanopus

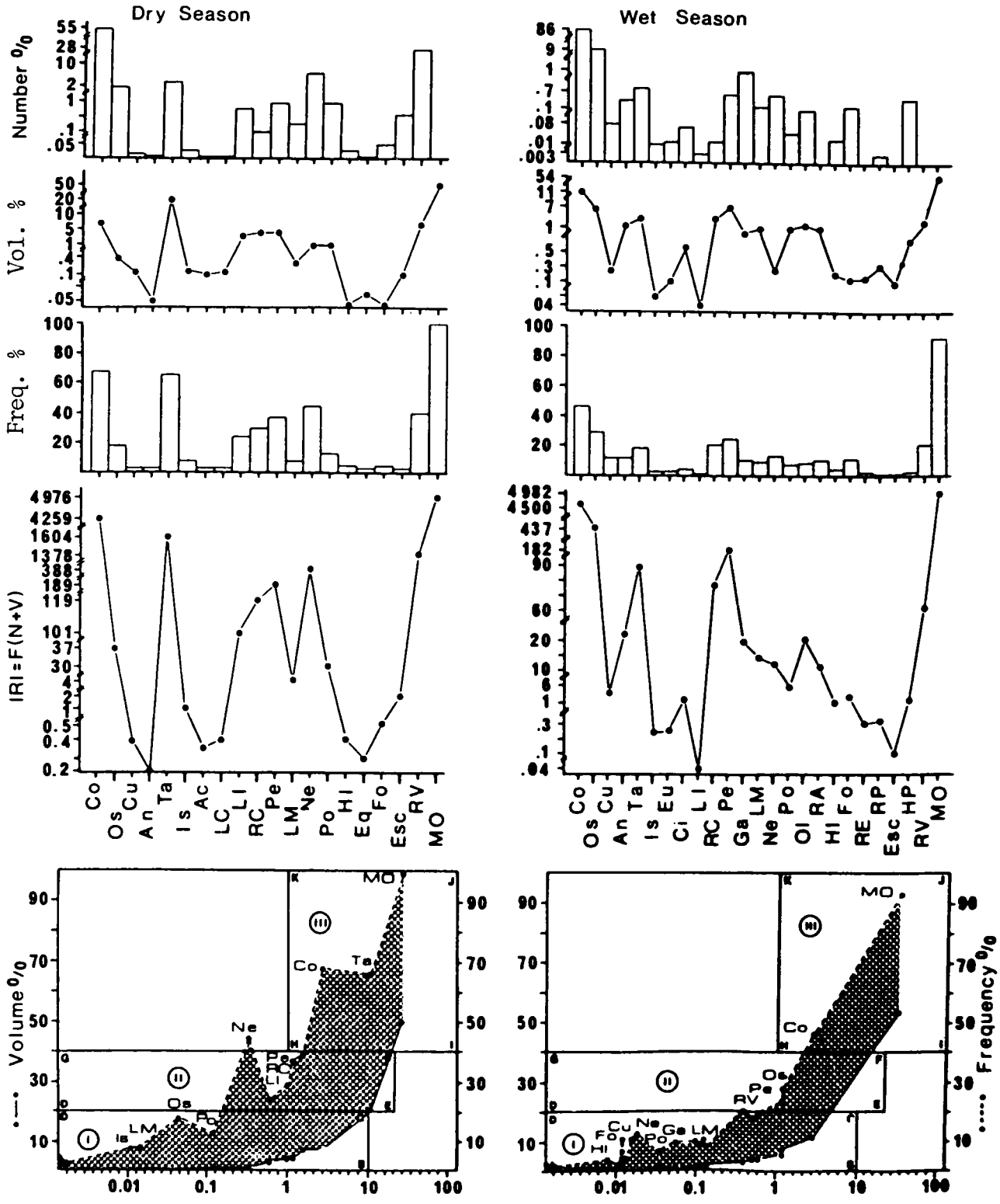
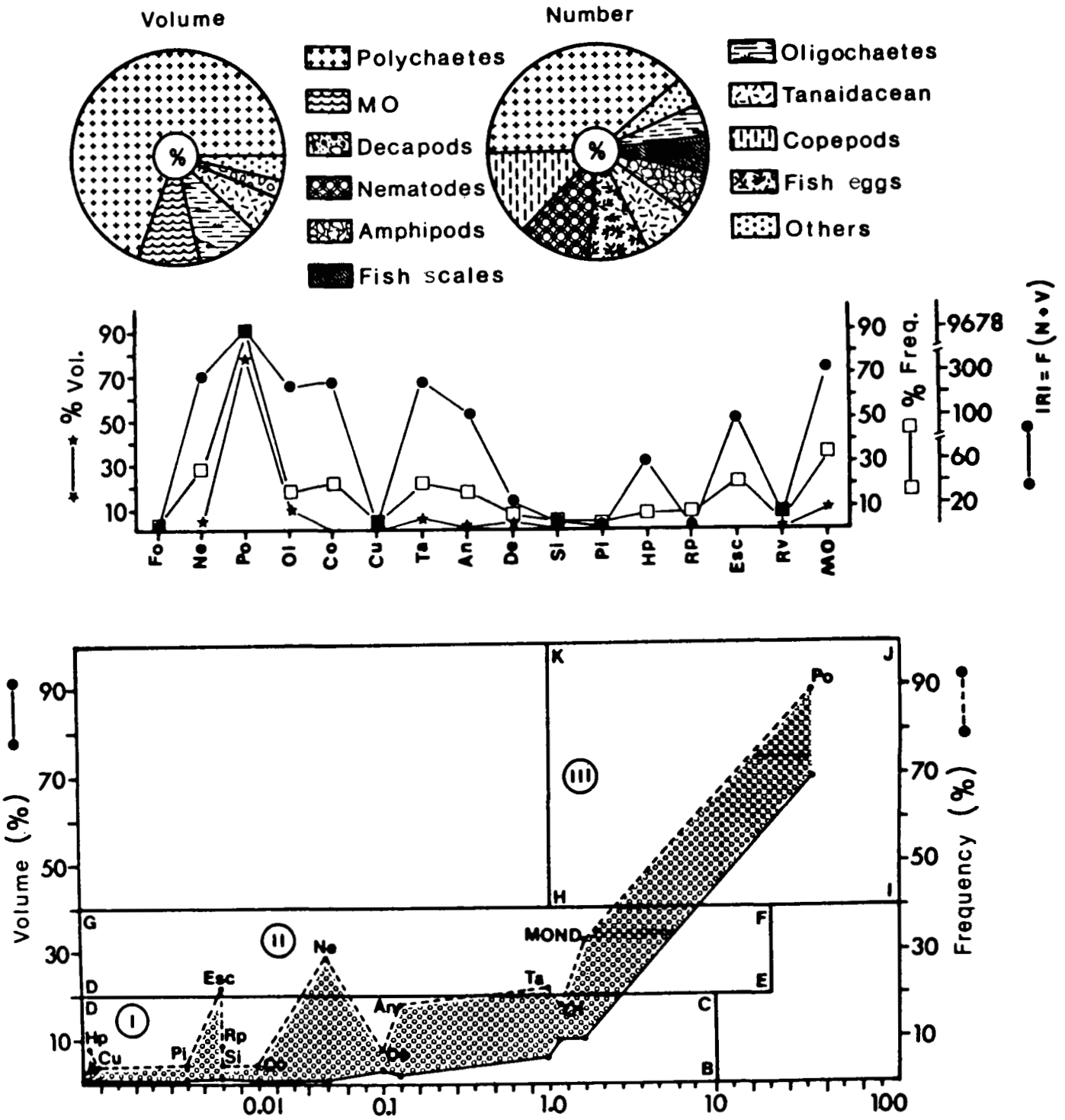


Figure 3. Trophic spectrum of Arius melanopus population in Terminos Lagoon, Southern Gulf of Mexico, during the dry and wet seasons. (See Table 1 for abbreviations)

Eucinostomus gula ILCI Dry season N = 28

Stomach contents:



Index of relative importance of food items

Figure 4. Trophic spectrum of Eucinostomus gula population in the inner littoral of Carmen Island in Terminos Lagoon, Southern Gulf of Mexico, during the dry season. (See Table 1 for abbreviations).

Orthopristis chrysoptera ILCI Wet season N = 15

Stomach contents:

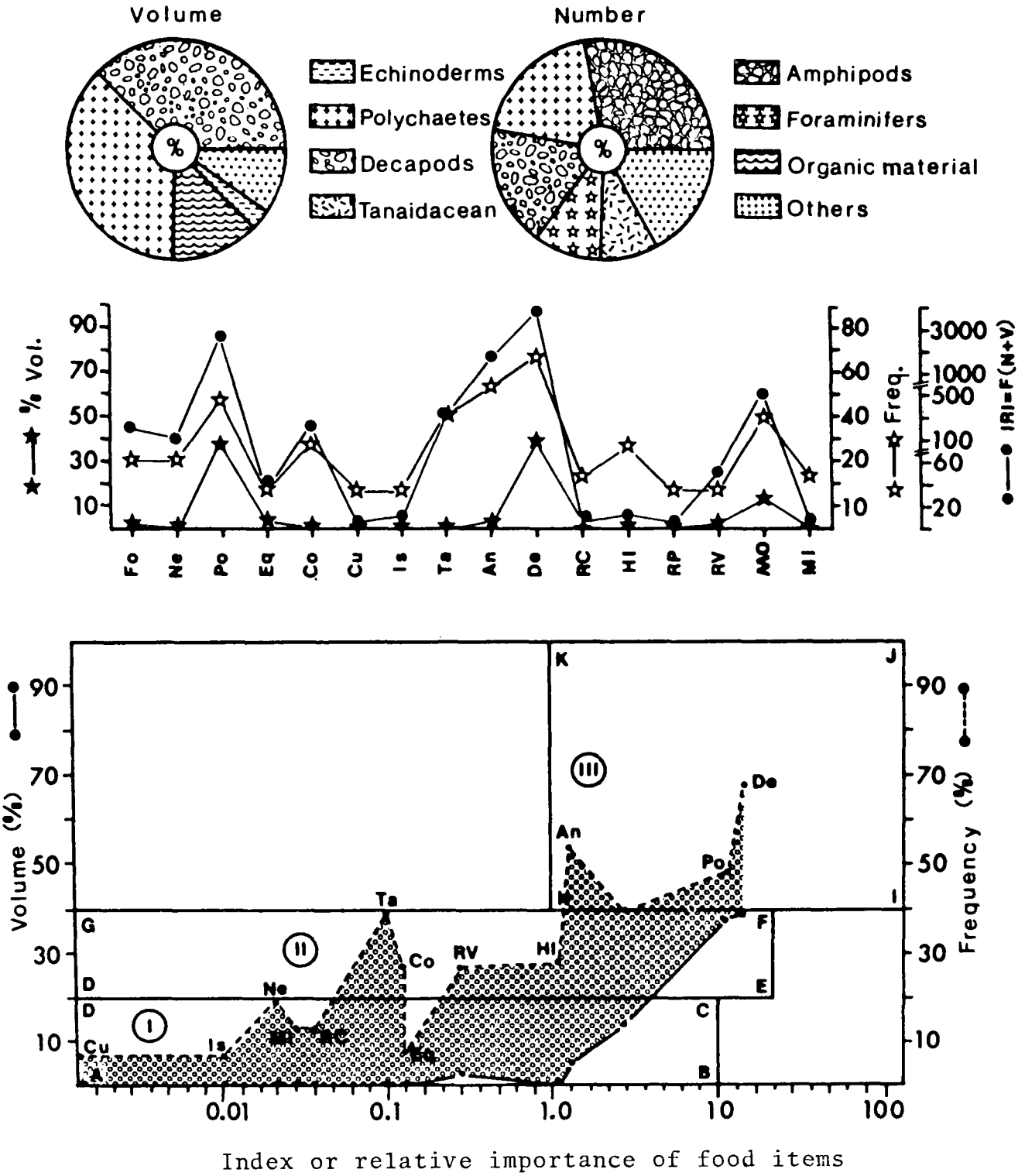


Figure 5. Trophic spectrum of Orthopristis chrysoptera population in the inner littoral of Carmen Island in Terminos Lagoon, Southern Gulf of Mexico, during the rainy season. (See Table 1 for abbreviations).

Bairdiella chrysoura ILCI Dry season N = 19

Stomach contens:

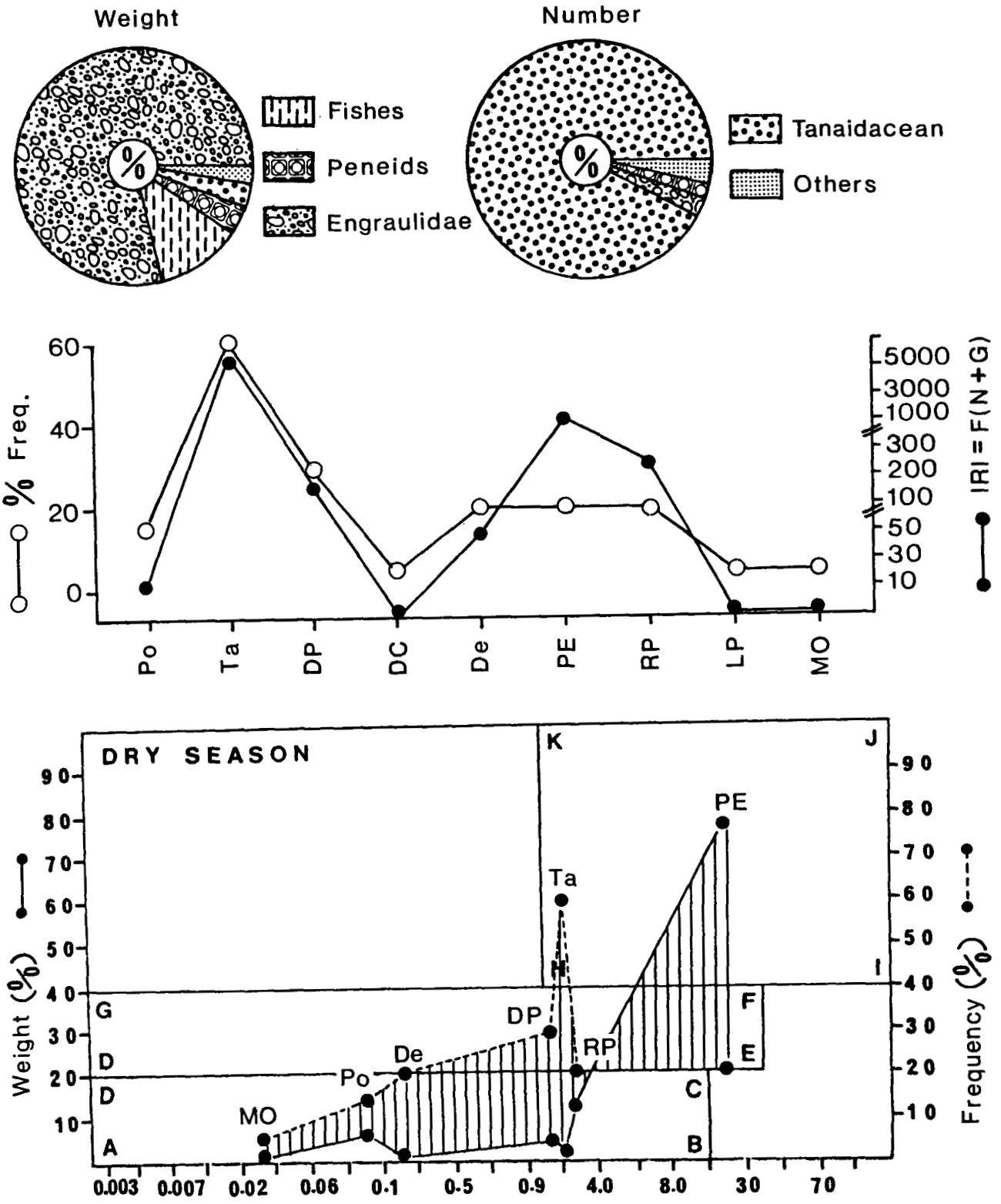


Figure 6. Trophic spectrum of the Bairdiella chrysoura population in Terminos Lagoon, Southern Gulf of Mexico, during the dry and wet seasons. (See Table 1 for abbreviations).

Cichlasoma urophthalmus ILCI Dry season Adults N = 24

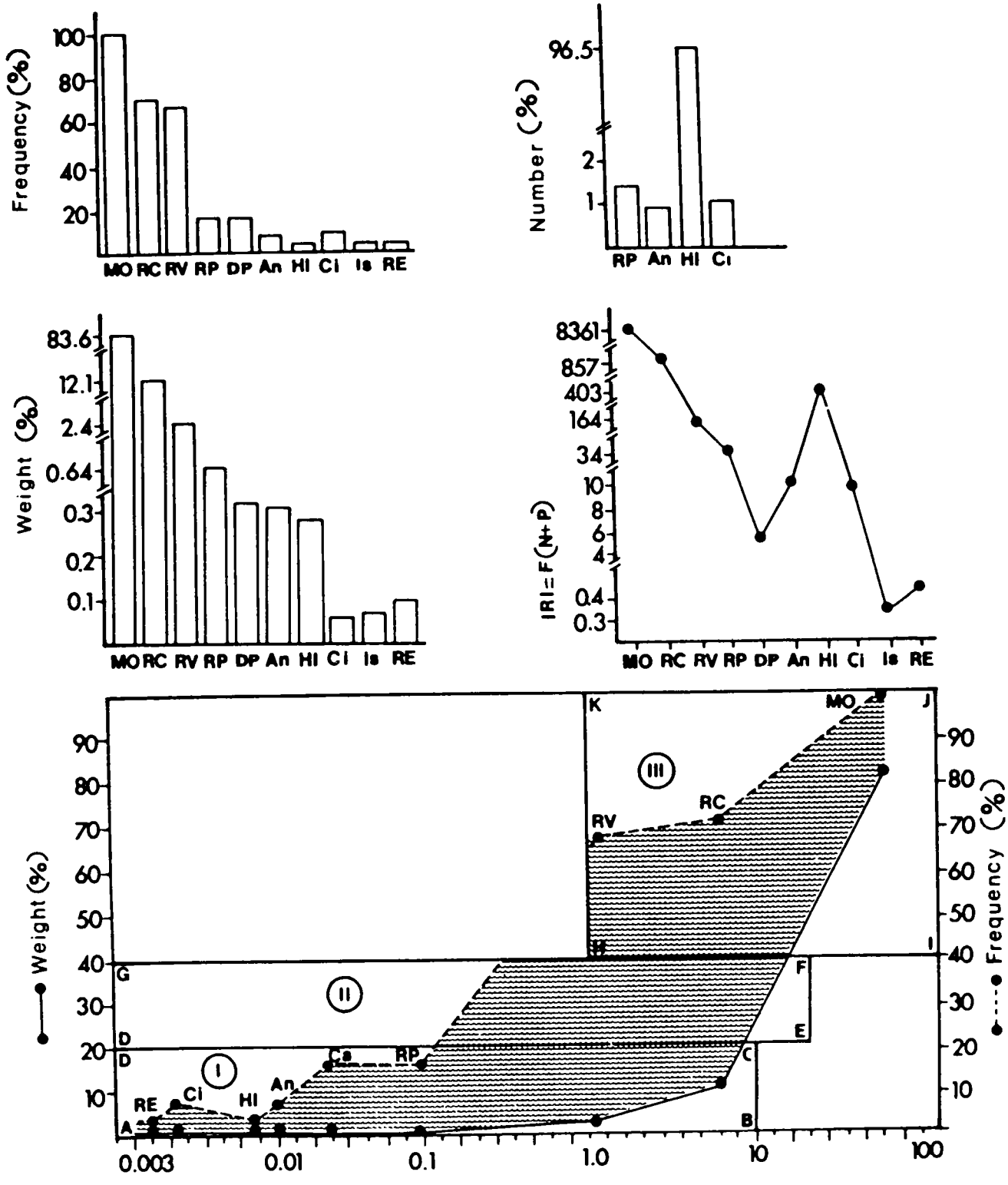


Figure 7. Trophic spectrum of adult Cichlasoma urophthalmus population in the inner littoral of Carmen Island in Terminos Lagoon, Southern Gulf of Mexico, during the dry season. (See Table 1 for abbreviations).

Sphoeroides testudineus TOTAL Dry season N = 14

Stomach contents:

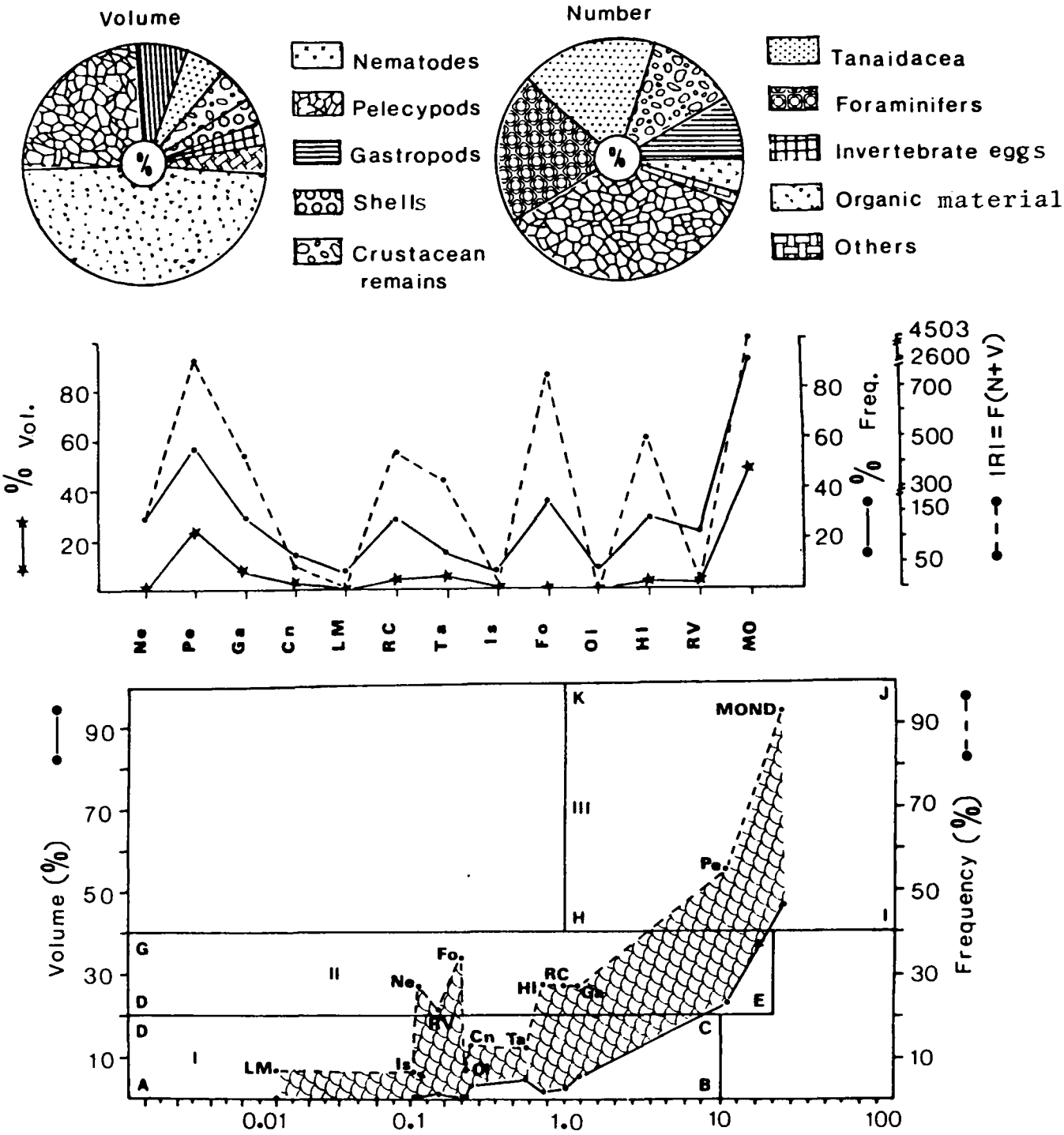


Figure 8. Trophic spectrum of the Sphoeroides testudineus population in Terminos Lagoon, Southern Gulf of Mexico, during the dry season. (See Table 1 for abbreviations).

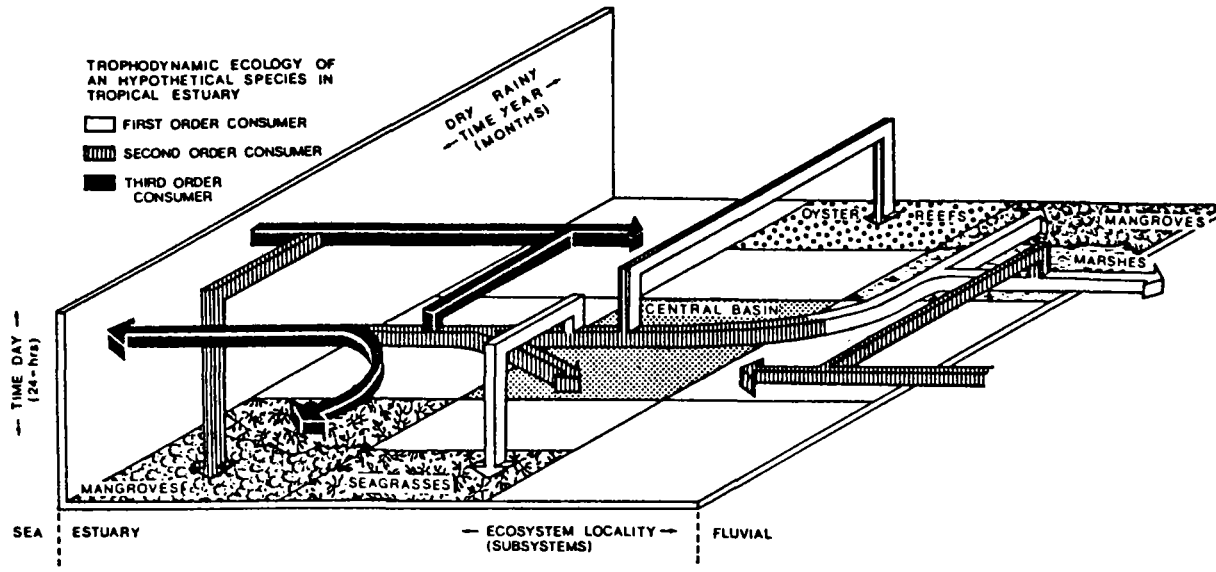


Figure 9. Conceptual diagram illustrating the trophodynamic ecology of an hypothetical fish species. The elements of space, time, and habitat separation are shown. In tropical estuarine communities with high diversity, this determines a multidimensional trophic structure in space and time, and also why the fish do not operate at one rigid trophic level (Yáñez-Arancibia, 1985b). See text for explanations.

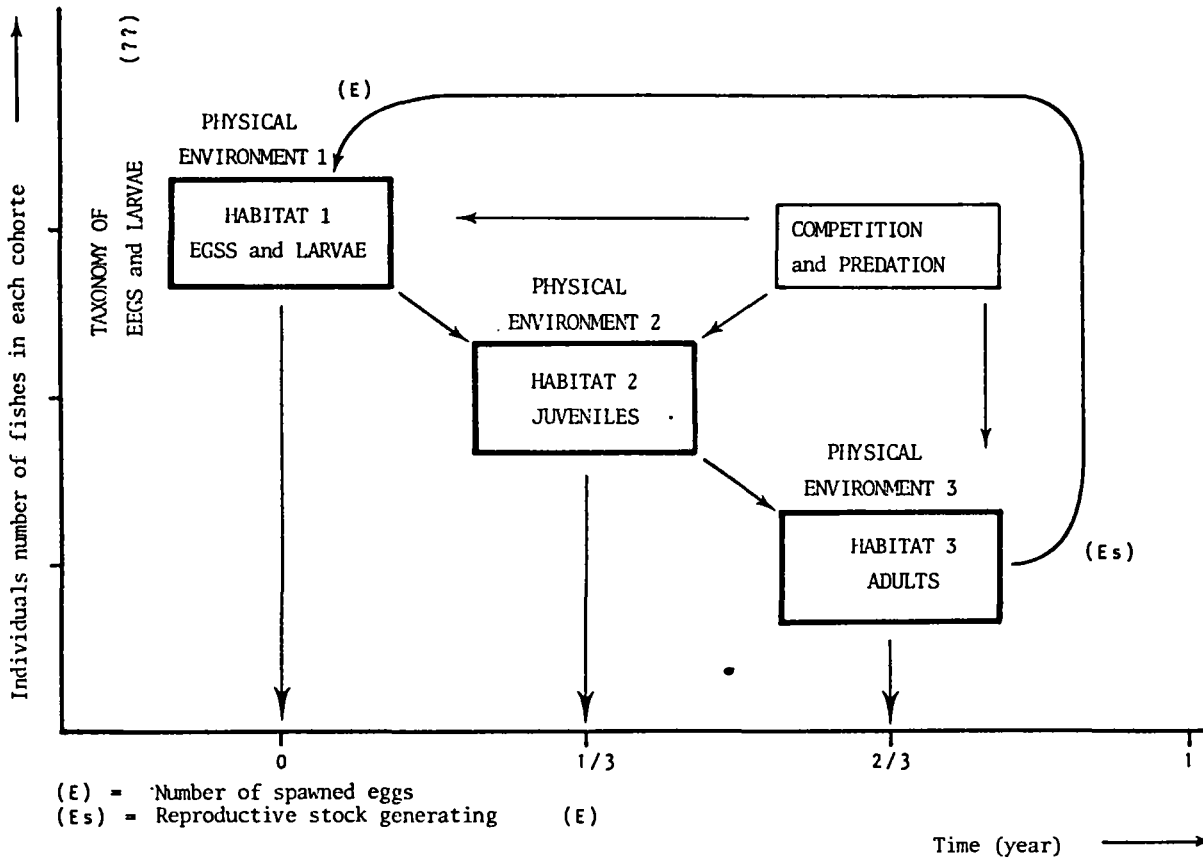


Figure 10. Conceptual diagram of ecological processes in the recruitment of the tropical coastal demersal fishes. (Yáñez-Arancibia, 1985b).

their life cycle. This is normally due to the fact that secondary consumers are predominantly demersal and no limited to a certain habitat but usually have a wide distribution in the ecosystem. Secondary consumers are the most important in determining particular characteristics of tropical estuarine fish communities, due to their high diversity, numerical abundance, wide trophic spectra and habitat specificity during the distinct stages of their life cycles. On the Pacific coast of Mexico, in tropical estuarine communities with more than 100 species, more than 50 % are secondary consumers (Yáñez-Arancibia, 1978a, 1978b). At the same time in the southern Gulf of Mexico, in communities with more than 120 fish species more than 50 % are secondary consumers (Yáñez-Arancibia, 1981 and Yáñez-Arancibia et al., 1980).

Thus, the whole trophic structure, in dynamic terms, does not consist of specific trophic levels, but rather, it is a complex of multidimensional biological interactions in space and time. Future research in trophodynamic ecology in tropical estuarine communities of high diversity should be oriented in this direction.

Life cycle strategies are generally adapted to seasonal variations. Fish encounter natural barriers at the egg, larval, juvenile and adult stages, and these determine the levels of mortality and of recruitment. Figure 10 illustrates the successive stages which a species must survive in order to finally be recruited into the adult stock. The curve is arbitrary and does not attempt to represent the relative real mortality of any species in particular. The sequence in the life cycle begins with the first biological stages that can be quantitatively sampled, where predation and competition may be observed as the major causes of mortality.

Among the fundamental problems related to such studies are (see Fig. 10) a) the species have a clear separation of habitats between the eggs, juvenile and adult stages, b) eggs and larvae that are often taxonomically indistinguishable, c) strong biotic interactions between the different species, especially trophic competition and predation in the juvenile stages exist, and d) life cycles are short, often less than a year, and recruitment is often continuous in species with interspecific programming between them (Yáñez-Arancibia, 1985b). This separation of the different biological stages and the trophic dynamic with regards to different habitats (for example, habitat-1 inner shelf, habitat-2 sea grasses and mangroves, habitat-3 continental shelf or oyster banks), suggests close ties between fishes, the specific characteristics of the habitat, and the trophic dynamic. These features must be considered in future studies linking recruitment and feeding dynamics.

ACKNOWLEDGMENTS

Institucional and financial support for the present study was provided by the Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML) Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). The support was also provided by the UNAM-CONACYT project "Ecologia, Usos, Recursos y Manejo de los Ecosistemas Costeros del Estado de Campeche PCECBNA-021924", and the UNAM-CONACYT project "Interacciones Ecológicas Estuario-Mar en la Región de la Laguna de Términos : Fisicoquímica, Contaminación, Ecología Trófica, Modelos Matemáticos y Análisis del Sistema y sus Recursos Bióticos PECBNA-021925". Logistic support was provided by "El Carmen" Station in Campeche. Dr. Daniel Pauly, International Center for Living Aquatic Resources Management, reviewed the draft and made comments and suggestions for organization of data and discussion.

6. REFERENCES

Adams, S. M. (1976) Feeding ecology of eelgrass fish communities. Trans. Amer. Fish. Soc., 105 : 514-519.

Aguirre-León, A. & A. Yáñez-Arancibia (1986) Las mojarras de la Laguna de Términos, Campeche : Taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica (Pisces:Gerreidae). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ Nal. Autón. México, 13(1).

Aoyama, T. (1956) Concerning the survey of food habits, specially the survey of food habits of benthos fishes which were caught at Yellow Sea and East China Sea. In: Japanese Materials.

Austin, H. M. & S. Austin (1971) The feeding habits of some juvenile marine fishes from the mangroves in western Puerto Rico. Caribb. Journ. Sci., 11 (3-4): 171-178.

Bajkov, D. A. (1935) How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. Trans. Amer Fish. Soc., 65: 288-289.

Brook, I. M. (1977) Trophic relationships in a seagrasses community (Thalassia testudinum) in Card Sound, Florida. Fish diet in relation to macrobenthic and cryptic faunal abundance. Trans. Amer. Fish. Soc., 106(3): 219-229.

Caillet, G. M. and C. A. Simenstad (Eds.) (1982) Fish Food Habits Studies. Washington Sea Grant Publication WSG-WO 82-8. Proceedings of the Third Pacific Technical Workshop, Asilomar Conference Center Pacific Grove, California, December 6-9, 1981. 312p.

Carr, W. E. S. & C. A. Adams (1973) Food habits of juvenile marine fishes occupying seagrasses beds in the estuarine zone near Crystal River, Florida. Trans. Amer. Fish. Soc., 102(3): 511-540.

Caso Chávez, M., A. Yáñez-Arancibia & A. L. Lara-Domínguez (1986) Biología, ecología y dinámica de las poblaciones de Cichlasoma urophthalmus (Gunther) con énfasis en habitat de Thalassia testudinum, Laguna de Términos, Campeche (Pisces:Cichlidae). Biotica 11(1)

Chavance, P., D. Flores Hernández, A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua Linares (1984) Ecología, biología y dinámica de las poblaciones de Bairdiella chrysoura (Lacépède) en la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces:Scianidae). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ Nal. Autón. México, 11(1):123-161.

Darnell, R. M. (1959) Food habits of fishes and larger invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. Publ. Inst. Mar. Sci. Texas, 5: 353-416.

Darnell, R. M. (1961) Trophic spectrum of an estuarine community based on studies of Lake Pontchartrain, La. Ecology, 42(3): 553-568.

Darnell, R. M. & R. R. Meierotto (1962) Determination of feeding chronology in fishes. Trans. Amer. Fish. Soc., 91(3): 313-320.

Day, Jr., J. W. & A. Yáñez-Arancibia (1982) Coastal lagoons and estuaries: ecosystem approach. Ciencia Interamericana, 22(1-2): 11-26.

Day, Jr., J. W., S. G. Smith & C. S. Hopkinson (1973a) Some trophic relationships of marsh and estuarine areas. In: Proceeding of the Coastal Marsh and Estuary Management Symposium, editor R. H. Chabreck, Louisiana State University, Baton Rouge, La. Jul. 1972: 115-135.

Day, Jr., J. W., W. G. Smith, P. Wagner & W. Stone (1973b) Community structure and carbon budget of a salt marsh and shallow bay estuarine system in Louisiana. Publ. No. LSU-56-72-04 Center for Wetland Resources. Louisiana State University, Baton Rouge, La., 79 p.

De Sylva, D. P. (1975) Nektonic food webs in estuaries. In: Estuarine Research, editor L. E. Cronin, Academic Press, New York, I: 420-447.

Díaz-Ruiz, S. & A. Yáñez-Arancibia (1986) Los pomadásidos de la Laguna de Términos, Campeche: Taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica (Pisces:Pomadasyidae). (manuscript).

Ellis, J. E., J. A. Wiens, Ch. F. Rodell & J. C. Anway (1976) A conceptual model of diet selection as an ecosystem process. J. Theor. Biol., 60: 93-108.

Heald, E. J., W. E. Odum & D. C. Tabb (1974) Mangroves in the estuarine food chain. In: Environmental of South Florida: Past and Present, editor P. J. Gleason. Miami Geol. Soc. Mem., 2: 182-189.

Heck, Jr., K. L & R. J. Orth (1980) Seagrass habitats: The roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrates assemblage. In: Estuarine Perspectives, editor V. S. Kennedy, Academic Press, Inc. New York: 449-464.

Hellawell, J.M. & R. Abel (1971) A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. J. Fish. Biol., 3: 29-37.

Hess, D.A. & J.H. Rainwater (1939) A method for measuring of food preference of trout. Copeia, 3: 154-157.

Hiatt, R. W. (1947) Food-chains and food cycle in the Hawaiian fish ponds. Part II. Biotic Interaction. Trans. Amer. Fish. Soc., 1944, 74: 262-280.

Hobson, E. S. (1974) Feeding patterns among tropical reef fishes. Amer. Scient. 63: 389-392.

Hyslop, E J. (1980) Stomach contents analysis a review of methods and their application. The Fisheries of the British Isles, 411-429.

Keast, A. & L. Welsh (1968) Daily feeding periodicies, food uptake rates and dietary changes with the hour of the day in some lake fishes. J. Fresh. Res. Bd. Can., 25: 1134-1143

Kikuchi, T. & J. M. Pérès (1977) Consumer ecology of seagrass beds. In: Seagrass Ecosystems a Scientific Perspective, editors C. P. McRoy & C. Helfferich, Marcel Dekker, Inc. New York & Basel: 148-193.

Kimball, D. C. & W. T. Helm (1971) A method estimating fish stomach capacity. Trans. Amer. Fish. Soc., 100:572-575.

Kislalioglu, M. & R. N. Gibson (1977) The feeding relationship and shallow water fishes in a Scottish sea loch. J. Fish. Biol., 11: 257-266.

Kitchell, J. F., R. V. O'Neill, D. Webb, G. W. Gallepp, S. M. Bartell, J. F. Koonce & B. S. Ausmus (1979) Consumer regulation of nutrient cycling. Bio. Science, 29(1): 28-34.

Kjelson, M. A., D. S. Peters, G. W. Thayer & G. N. Johnson (1975) The general feeding ecology of postlarval fishes in the river estuary. Fish. Bull., 73(1): 133-144.

Lara-Domínguez, A. L., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua Linares (1981) Biología y ecología del bagre Arius melanopus Günther en la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces:Ariidae). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 8(1): 267-304.

Lipovsky, S. J. and C. A. Simenstad (Eds.) (1979) Fish Food Habits Studies. Washington Sea Grant Publication WSG-WO 79-1. Proceeding of Second Pacific Northwest Technical Workshop, Lake Wilderness Conference Center, Maple Valley, October 10-13, 1978. 222p.

Livingston, R. J. (1980) Ontogenetic trophic relationships and stress in a coastal seagrass system in Florida. In: Estuarine Perspectives, editor V. S. Kennedy, Academic Press, Inc. New York: 423-435.

Livingston, R. J. (1982) Trophic organization of fish in a coastal seagrass system. Marine Ecology Progress Series, 7: 1-2.

Livingston, R. J. (1984) Trophic response of fish to habitat variability in coastal seagrass systems. Ecology, 65(4): 1258-1275.

Livingston, R. J. (1985) Organization of fishes in coastal seagrass systems : The response to stress, Chap. 16. In : Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons : Towards and Ecosystem Integration, editor A. Yanez-Arancibia. Editorial Universitaria, UNAM-PUAL-ICML, México. 900p.

Longhurst, A. R. (1957) The food of the commercial demersal fish of a West African estuary. Jour. Anim. Ecol., 26(2): 369-387.

Mallard Colmenero, L., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua Linares (1982) Taxonomía, distribución y abundancia de los tetraodóntidos de la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces: Tetraodontidae). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 9(1): 161-211.

Man, H. S. H. & I. J. Hodgkiss (1977) Studies on the ichthyo-fauna in Plover Cove Reservoir, Hong: feeding and food relations. Jour. Fish. Biol., 11: 1-13.

McHugh, J. L. (1967) Estuarine nekton. In: Estuaries, editor G. K. Lauff, Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. 83. Washington D. C.: 581-620.

Miles, D. W. (1949) A study of the food habits of the fishes of the Aransas Bay area. Ann. Rept. Mar. Lab. Texas Game, Fish. Oyst. Comm., 1948-1949: 129-169.

Moore, J. W. & I. A. Moore (1975) The basis of food selection in some estuarine fishes eels, whithing, sprat and stickleback. Jour. Fish. Biol., 9: 375-390.

Odum, W. E. & E. J. Heald (1972) Trophic analyses of an estuarine mangrove community. Bull. Mar. Sci., 22(3): 671-738.

Odum, W. E. & E. J. Heald (1975) The detritus based food web of an estuarine mangrove community. In: Estuarine Research, editor L. E. Cronin, Academic Press, Inc. New York: 265-286.

Peters, D. S. & Pernell Lewis (1984) Estuarine productivity: relating trophic ecology to fisheries. In: Research for Managing the Nation's Estuaries. Proceedings of a Conference in Raleigh, North Carolina, March 13-15, 1984, editors B. J. Copeland, K. Hart, N. Davis & S. Friday. UNC Sea Grant College Publication UNC-SG-84-08 : 255-264.

Pinkas, L., M. S. Oliphant & I. L. K. Iverson (1971) Food habits of albacore, blue fin tuna and bonito in California waters. Department of fish and Game, California. Fish. Bull., 152: 1-105.

Qasim, S. Z. (1978) Some problems related to the food chain in a tropical estuary. In: Marine Food Chain, editor J. H. Steele, Univ. California Press, Berkeley: 45-51.

Randall, J. E. (1967) Food habits of reef fishes os the West Indies. Stud. Trop. Oceanogr. Miami, 5: 665-847.

Rao, K. S. (1967) Food and feeding habits of fishes from trawl catches in the Bay of Begal with observations on diurnal variations in the nature of the feed. Indian Jour. Fish. (1964), 11(A): 277-314.

Reid, Jr., G. K., A. Inglis & H. D. Hoese (1956) Summer foods of some fish species in East Bay, Texas. Southwestern Nat., 1(3): 100-104.

Robblee, M. B. & J. C. Zieman (1984) Diel variation in the fish fauna of a tropical seagrass feeding ground. Bull. Mar. Sci., 34(3): 335-345.

Sainsbury, K. J. (1982) The ecological basis of tropical fisheries management. In: Theory and Management of Tropical Fisheries, editors D. Pauly & G. I. Murphy. ICLARM Conference Proceeding 9, Manila, Philippines: 167-194.

Seaburg, K. G. (1957) A stomach sampler for live fish. Progve. Fish. Cult., 19: 137-139.

Seaburg, K. G. & J. B. Moyle (1964) Feeding habits, digestive rates, and growth of some Minnesota warmwater fishes. Trans. Amer. Fish. Soc., 93: 269-285.

Sheridan, P. F. & R. J. Livingston (1979) Cyclic trophic relations of fishes in a unpolluted, river dominated estuary in north Florida. In: Ecological Processes in Coastal an Marine Systems, editor R. J. Livingston, Plenum Press, New York: 143-161.

Simenstad, CH. A. & S. J. Lipovsky (Eds.) (1977) Fish Food Habits Studies. In: Proceedings of 1st Pacific Northwest Technical Workshop, Held in Astoria, OR, on October 13-15, 1976. Washington Sea Grant Publication WSG-WO 77-2. 210 p.

Snedaker, S. C. & I. M. Brook (1976) Ecology and the food webs of Biscayne Bay, In: Biscayne Bay: Past Present Future. Symposium University of Miami, April 2-3, 1973, editors A. Thorhaug & A. Volker. 316 p.

Springer, V. G. & K. D. Woodburn (1960) An ecological study of the fishes of the Tampa Bay area. Florida Bd. Conserv., Prof. Paper Ser., 1: 1-104.

Thomson, J. N. (1957) The food of western Australian estuarine fish. Fish. Bull. W. Australia, 7: 1-13.

Venkataraman, G. (1960) Studies on the food and feeding relationships of the inshore fishes off Calicut on the Malabar Coast. Indian. J. Fish., 7(2): 275-306.

Whitfield, A. K. (1980) Distribution of fishes in the Mhlanga estuary in relation to food resources. S. Afr. J. Zool., 15(3): 159-165.

Windell, J. T. & S. H. Bowen (1978) Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. In: Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Water, 3rd edn, editor T. Bagnel. Oxford: Blackwell Scientific Publications: 219-226.

Yáñez-Arancibia, A. (1978a) Patrones ecológicos y variación cíclica de la estructura trófica de las comunidades nectónicas en lagunas costeras del Pacífico de México. Rev. Biol. Trop., 26(1): 191-218.

Yáñez-Arancibia, A. (1978b) Taxonomía, Ecología y Estructura de las Comunidades de Peces en Lagunas Costeras con Bocas Efímeras del Pacífico de México. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, Publ. Esp. 2: 1-306.

Yáñez-Arancibia, A. (1981) Ecological studies in Puerto Real inlet, Terminos Lagoon, Mexico: Discussion on trophic structure of fish communities in Thalassia testudinum banks. In: Coastal Lagoon Research: Present and Future. II Proceedings, UNESCO IABO, editors P. Lasserre, H. Postma, J. Costlow & M. Steyaert. Tech. Pap. Mar. Sci. UNESCO, 33: 191-232.

Yáñez-Arancibia, A. (Ed.) (1985a) Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards and Ecosystem Integration. Editorial Universitaria, UNAM-PUAL-ICML, Mexico. 900 p.

Yáñez-Arancibia, A. (1985b) Recursos demersales del alta diversidad en las costas tropicales: Perspectiva ecológica. In: Recursos Pesqueros Potenciales de Mexico: La Pesca Acompanante del Camaron, editor A. Yáñez-Arancibia. Progr. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nal. de Pesca. UNAM, México: 17-38.

Yáñez-Arancibia, A. (1986) Ecología de la Zona Costera: Análisis de Siete Tópicos. Editorial AGT, México. 250 p.

Yáñez-Arancibia, A. & G. Díaz-Gonzalez (1977) Ecología trofodinámica de Dormitator latifrons (Richardson) en nueve lagunas costeras del Pacífico de México (Pisces:Eleotridae). An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 4(1): 125-180.

Yáñez-Arancibia, A. & R. S. Nugent (1977) El papel ecológico de los peces en estuarios y lagunas costeras. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 4(1): 107-114.

Yáñez-Arancibia, A. & J. W. Day, Jr. (1982) Ecological characterization of Terminos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the Southern Gulf of Mexico. In: Coastal Lagoons, editor P. Lasserre & H. Postma. Oceanologica Acta, Vol. Spec., 5(4): 431-440.

Yáñez-Arancibia, A. & A. L. Lara-Domínguez (1986) Biology and comparative ecology of three sea catfish species (Ariidae) with different life cycle in a tropical coastal ecosystem -southern Gulf of Mexico. In: Common Strategies of Anadromous and Catadromos Fishes. An International Symposium. March 9-13, 1986. Boston, Massachusetts, USA Northeast Division-Amer. Fish. Soc. (Abstract).

Yáñez-Arancibia, A., J. Curiel Gómez & V. Leyton (1976) Prospección biológica y ecológica del bagre marino Galeichthys caerulescens (Gunther) en México (Pisces:Ariidae). An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 3(1): 125-180.

Yáñez-Arancibia, A., F. Amezcua Linares & J. W. Day, Jr. (1980) Fish community structure and function in Terminos Lagoon a tropical estuary in the Southern Gulf of Mexico. In: Estuarine Perspectives, editor V. S. Kennedy, Academic Press, Inc. New York: 465-486.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Chavance & D. Flores Hernández (1983) Environmental behavior of Terminos lagoon ecological system, Campeche, Mexico. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 10(1): 137-176.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, A. Aguirre-León, S. Díaz-Ruiz, F. Amezcua Linares, D. Flores Hernández y P. Chavance (1985) Ecology of dominant fish populations in tropical estuaries: Environmental factors regulating biological estrategies and production. Chap. 15. In: Fish Community in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration, editor A. Yáñez-Arancibia. Editorial Universitaria, UNAM-PUAL-ICML, México. 900 p.

Yasuda, F. (1960) The types of food habits of fishes assured by stomach contents examination. Bull. Japanese Soc. Sci. Fish., 26(7): 653-662.

Yokota, T. (1956) The construction of fish community at Nankai Regional Area from the view point of their food habits. In: Japanese Materials.

INFLUENCIA DEL RECLUTAMIENTO SOBRE EL RENDIMIENTO PESQUERO

Francisco Arreguín-Sánchez
Ernesto A. Chávez
Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN
Unidad Mérida, A.P. 73 - Cordemex, 97310 Mérida, Yucatán, México

ABSTRACT:The success of reproductive process is of striking importance due to its influence upon yields; recruitment of exploited fish populations depends on environmental variables as well as on the fishing intensity. The parent-recruit relationship is stronger in denso-dependent stable populations than in denso-independent unstable populations with short life cycles. Stock recruitment models properly describe most of the parent-recruit relationships. The data analysis have shown that the Schaefer surplus yield model is more informative than it appears and the scattered data above and below the equilibrium indicates the effect of environmental changes upon recruit numbers as well as the effect of fishing pressure on the reproductive success. Understanding of parent-recruit relationship and its knowledge is a basic requirement for a suitable management of the resources.

1. INTRODUCCION

El fenómeno de la reproducción y su efecto sobre el mantenimiento de las poblaciones sometidas a explotación es sin duda uno de los aspectos de mayor interés, por la influencia que tiene sobre los rendimientos. La cantidad de organismos que se incorporan a una población después de cada ciclo reproductivo puede ser muy variable dependiendo de las diferentes condiciones ambientales. En su sentido más simple es evidente que no habrá reclutamiento en una población si no hay adultos y viceversa, y en consecuencia, debe existir una relación entre ellos. De esta forma se han generado diversos modelos que describen la relación parentela-progenie; Beverton y Holt (1957) describen un modelo representado por una curva donde el número de reclutas aumenta en función del número de adultos hasta que el nivel de reclutamiento se vuelve asintótico; dicho nivel estaría limitado por la capacidad de soporte del medio ambiente. Esto implica además que los efectos denso-dependientes sean mínimos lo cual ha sido interpretado por muchos biólogos pesqueros como la ausencia de una relación entre el número de adultos y el de crías. Por otra parte, el modelo de Ricker (1954) describe una relación donde a un cierto nivel de adultos corresponde un número máximo de reclutas, y por arriba o debajo de ese nivel de adultos el número de reclutas se reduce. Este modelo describe una estrecha relación entre el número de adultos y el de reclutas y la amplitud de la curva, será un indicador de la magnitud de los efectos causados por la densidad de población. Como es de esperarse, ambos modelos incorporan en su descripción parámetros relacionados con la mortalidad dependiente e independiente de la densidad de población (Cushing, 1968). Cushing (1971) describe otro modelo donde el número de reclutas se incrementa en una proporción exponencial ($b < 1$) con respecto al número de adultos, y es aplicable únicamente a poblaciones fuertemente explotadas donde no hay una relación parentela-progenie definida, lo cual es interpretado como una estrategia adaptativa de la población tendiente a recuperar su nivel natural dentro de la comunidad.

Aún con estos intentos, los mecanismos biológicos que afectan estas relaciones no son tan claros y esto ha provocado que continuamente se realicen investigaciones sobre el tema y que resulten nuevas consideraciones y modelos que intenten describir mejor los fenómenos observados (Cushing y Horwood, 1977; Shepherd y Cushing, 1980; Pauly, 1982; Shepherd, 1982); y sin embargo, el problema continua porque la variabilidad intrínseca de las poblaciones y el efecto adicional producido por la pesca pueden provocar, por ejemplo, que bajo ciertas condiciones, en una población explotada se manifiesten con mayor o menor intensidad cambios y fluctuaciones que dependen de la magnitud de los efectos densodependientes.

Para efectos de la regulación de las pesquerías la importancia de conocer los mecanismos biológicos que regulan la relación parentela-progenie resulta obvia, pues con frecuencia de ello dependerá el obtener el máximo beneficio de la explotación. El problema, en términos generales, consiste en definir cuando las fluctuaciones que se observan en los rendimientos de una pesquería son causados por razones naturales, manifestándose su efecto sobre el reclutamiento, o cuando son consecuencia de la intensidad de pesca aplicada. En el primer caso se tienen que explicar los mecanismos de regulación de las poblaciones, conocer su variación natural y tomar esta información al momento de tomar decisiones administrativas. El segundo caso es especialmente importante, porque la intensidad de la pesca es un factor que puede inducir fuertes cambios, pero también porque puede ser controlado por el hombre.

2. DISPONIBILIDAD DE RECURSOS Y RECLUTAMIENTO

Diversos tipos de modelo han sido descritos para estimar la disponibilidad de los recursos pesqueros; los modelos de rendimiento excedente basados en el planteamiento de Schaefer (1954, 1957) y sus diferentes versiones (Fox, 1970; Pella y Tomlinson, 1969; Walter, 1975; y Schnute, 1977) utilizan únicamente datos de captura y esfuerzo de pesca; y los modelos de grupos dinámicos, como se conoce a todos aquellos métodos que tienen como base la estructura por edades de la población, tales como el de Beverton y Holt (1957), y la técnica denominada Análisis de la Población Virtual (Gulland, 1965; Pope, 1972).

Walter (1978) ha incorporado en el modelo de Schaefer una función que define la tasa de reclutamiento, la cual puede estar expresada en términos de los parámetros que caracterizan a cualquiera de los diferentes modelos de reclutamiento. Este procedimiento hace que el modelo de Schaefer resulte dinámico, pues desde el punto de vista del rendimiento pesquero, uno de los datos más importantes que se derivan del conocimiento de la estructura por edades es la magnitud del reclutamiento.

Arreguín-Sánchez (1984) aplica este procedimiento a la pesquería de camarón café (Penaeus californiensis) del Golfo de Tehuantepec (Fig. 1), para la pesquería de mero (Epinephelus morio) Arreguín-Sánchez (en prensa) (Fig. 2) y para el pulpo (Octopus maya) Arreguín-Sánchez y Solís (1984) (Fig. 3), ambos de la Sonda de Campeche, usando para ello la información de varias temporadas de pesca. En dichos análisis (Tabla 1) se observa claramente el efecto del reclutamiento sobre el rendimiento pesquero poniendo de manifiesto una

relación directa entre la mortalidad (vista a través de los parámetros del modelo de Ricker) y el rendimiento pesquero.

En el caso del camarón café los cambios que de un año a otro se registran en las capturas obedecen a varias razones: a cambios en el reclutamiento, a cambios en el esfuerzo de pesca o bien a combinaciones entre estos (Tabla 2). En especies de mayor longevidad es probable que no se manifiesten de manera clara todos los casos indicados en la Tabla 3, pues en especies cuyas poblaciones tienen una alta tasa de crecimiento (estrategia adaptativa de tipo r) como el camarón y el pulpo, la recuperación del recurso, después de ser sometido a una presión de pesca intensa, puede ocurrir de un año a otro si las condiciones del ambiente resultan favorables; por el contrario, cuando se trata de poblaciones fuertemente densodependientes y generalmente de gran longevidad (estrategia adaptativa de tipo K) como es el caso del mero (E. morio), los cambios tienden a ser más graduales en el tiempo, lo cual en casos de sobre explotación se traduce en una lenta recuperación de la población que solo sería efectiva a través de un estricto control del esfuerzo pesquero. Esta situación puede observarse claramente en la Tabla 2, donde se presentan los tiempos de recuperación de poblaciones con diferentes características y diferentes niveles de intensidad de explotación.

Cuando una población es sometida a explotación se induce a cambios en su estructura y su dinámica; y en cualquier caso ocurren fenómenos relacionados con la supervivencia y el crecimiento de los organismos que combinados entre si tienden a mantener a la población dentro de cierto nivel de biomasa en la comunidad. En los casos señalados en la Tabla 3 se ignoran deliberadamente los efectos inducidos por cambios en la tasa de crecimiento individual y en la capturabilidad con el fin de señalar de manera preponderante el efecto particular de los cambios en la tasa de reclutamiento sobre el rendimiento pesquero.

3. VARIACIONES EN EL RECLUTAMIENTO Y LA TOMA DE DECISIONES

Los modelos de rendimiento son una herramienta muy útil que genera la información que sirve de base a los administradores para la toma de decisiones al definir el uso que se le va a dar a un recurso. Sin embargo, el problema radica a veces en que la información que alimenta a dichos modelos no es adecuada o confiable, o más aun, a veces no existe; y esto se hace más notorio cuando se desean identificar cambios en el reclutamiento y su efecto en el rendimiento pesquero, pues generalmente es necesario disponer de información de las poblaciones por períodos de tiempo más o menos largos. Información de esta naturaleza puede ayudar a conocer los límites de variación de la población debidos a cambios en el reclutamiento, de tal suerte que esta sea considerada en la toma de decisiones.

Walter (1978) demuestra para los modelos de rendimiento excedente, que las variaciones en la tasa de reclutamiento producen cambios directamente proporcionales en el rendimiento, condición que ha sido demostrada también por Beverton y Holt en su modelo, así como en el uso de otros métodos como el VPA (Pope, 1972). Si se cuenta con datos sobre la estructura por edades de varias temporadas aisladas, es posible estimar el nivel de reclutamiento y sus límites de variación, ya sea expresado como número de reclutas o como tasa de

reclutamiento. En el primer caso se tendría el patrón de comportamiento general de la pesquería y en el segundo, cuando el nivel de reclutamiento es mínimo, se tendría una expresión del límite crítico de la población.

4. CONCLUSIONES

La relación parentela-progenie de las especies explotadas puede caracterizarse a través de los modelos que han sido descritos; sin embargo, esto dependerá de la existencia de información precisa sobre las poblaciones sometidas a explotación.

El conocimiento de las fluctuaciones del reclutamiento es fundamental y puede ser crítico para la toma de decisiones, por lo tanto es recomendable que este fenómeno reciba más atención por parte de los biólogos pesqueros de regiones tropicales en donde la presión de pesca se ha hecho cada día más intensa como resultado del aumento de la demanda de productos pesqueros por parte de los países en desarrollo.

5. REFERENCIAS

Arreguín-Sánchez, F. (1984) Análisis de la Pesquería de Camarón del Golfo de Tehuantepec. Tesis Maestría en Ciencias - CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida, México.

Arreguín-Sánchez, F. (en prensa) Present status of the red grouper fishery of the Campeche Bank. Proc. 38th. Ann. Sess. Gulf and Caribbean Fisheries Institute. Martinique (nov. 1985).

Arreguín-Sánchez, F. & M. Solís (1984) Bioeconomic analysis of the octopus fishery of the Campeche Bank. 9th. Ann. Sess. Mexus-Gulf. Program. NMFS-SEPESCA. Cancún, Q. Roo, Mexico (manuscript).

Beverton, R.J.H. & S.J. Holt (1957) On the dynamics of exploited fish populations. Fish. Invest. Minist. Agric. Fish. Food U.K. (Series Z), No. 19: 533 pp.

Cushing, D.H. (1968) Fisheries Ecology: A Study in Population Dynamics, University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.

Cushing, D.H. (1971) The dependence of recruitment on parent stock in different groups of fishes. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer., 33 (3): 340-362.

Cushing, D.H. & J.W. Horwood (1977) Development of a model of stock and recruitment. In: Fisheries Mathematics, editor, J.H. Steele, Academic Press, London, pp. 21-36.

Fox, W.W. (1970) An exponential surplus-yield model for optimizing exploited fish populations. Trans. Am. Fish. Soc., 99 (1): 80-88.

Gulland, J.A. (1965) Estimation of mortality rates. Annex to Rep. Arctic Fish Working Group. ICES. CM 1965 (3): 9 p.

Pauly, D. (1982). A method to estimate the stock-recruitment relationship of shrimps. Trans. Amer. Fish. Soc. 111: 13-20.

Pella, J.J. & P.K. Tomlinson (1969) A generalized stock production model. Bull. I-ATTC, 13 (3): 421-496.

Pope, J.G. (1972) An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. Bull. I-ICNAF, No. 9: 65-74.

Ricker, W.E. (1954) Stock and recruitment. J. Fish. Res. Board. Can., 11 (5): 559-623.

Schaefer, M.B. (1954) Some aspects of the dynamics of populations important to the management of marine fisheries. Bull. I-ATTC, No. 1: 25-56.

Schaefer, M.B. (1957) A study of the dynamics of the fishery for yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean. Bull. I-ATTC, No. 2: 245-285.

Schnute, J. (1977) Improved estimates from the Schaefer production model: theoretical considerations. J. Fish. Res. Board Can., 34: 583-603.

Shepherd, J.G. (1982) A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and the construction of sustainable yield curves. J. Cons., Cons. Int. Explor. Mer, 40 (1): 67-75.

Shepherd, J.G. & D. Cushing (1980) A mechanism for density-dependent survival of larval fish as the basis of a stock-recruitment relationship J. Cons. Int. Explor. Mer., 39: 160-167.

Walter, G.G. (1975) Graphical methods for estimating parameters in simple models of fisheries. J. Fish. Res. Board Can., 32 (11): 2163-2168.

Walter, G.G. (1978) A surplus yield model incorporating recruitment and applied to a stock of Atlantic Mackerel. J. Fish. Res. Board Can., 35: 229-234.

TABLA 1. Resultado obtenido al incorporar la tasa de reclutamiento al modelo de Schaefer.

PESQUERIA	REGION	MSYe (m.t.)	fe	γ max	γ min	MSYe c/γ min (m.t.)	MSYe c/γ max (m.t.)	ΔMSYe (m.t.)
CAMARON CAFE (P. californiensis)	Golfo de Tehuantepec Pacífico sur de México	4630	2698[1]	$0.510\bar{\gamma}$	$1.205\bar{\gamma}$	2580	5200	2620
PULPO (Octopus maya)	Banco de Campeche Golfo de México	8300	220000[1]	$0.884\bar{\gamma}$	$1.237\bar{\gamma}$	7180	10050	2870
MERO (Epinephelus morio)	Banco de Campeche Golfo de México	12000	10000[2]	$0.716\bar{\gamma}$	$1.34\bar{\gamma}$	8600	16100	7500

[1] Viajes de pesca
[2] Tonelaje de capacidad de flota
fe = esfuerzo de pesca requerido para MSYe

Tasa de reclutamiento = γ
Tasa de reclutamiento media de 5 temporadas de pesca = $\bar{\gamma}$
MSYe = Rendimiento Máximo de equilibrio.

TABLA 2. Condición actual de diversas pesquerías mexicanas.

PESQUERIA	REGION	MSYe (m.t.)	fe	r (anual)	αP_∞(año)	Tiempo de recuperación sin pesca[3] (años)	DIAGNOSTICO SOBRE MSYe
CAMARON CAFE (P. californiensis)	Golfo de Tehuantepec Pacífico sur de México	4000	2700[1]	9.8761	$0.4P_\infty$(1981)	0.04	Explotación óptima.
CAMARON BLANCO (P. vannamei)	Golfo de Tehuantepec Pacífico sur de México	812	2700[1]	8.1207	$0.5P_\infty$(1981)	0.0	Explotación óptima.
MERO (Epinephelus morio)	Banco de Campeche Golfo de México	12000	10000[2]	0.2100	$0.28P_\infty$(1981)	4.50	sobre-explotación.
PULPO (Octopus maya)	Banco de Campeche Golfo de México	8300	220000[1]	0.5721	$0.35P_\infty$(1982)	1.08	Explotación óptima con tendencia a sobre explotación.
ABULON AMARILLO (Haliotis corrugata)	Costa Occidental de La Península de Baja California, México	151.1	5095[1]	0.112	$0.255P_\infty$(1982)	9.57	Intensa sobre-explotación
ABULON AZUL (H. fulgens)	Costa Occidental de la Península de Baja California, México	119.2	5095[1]	0.106	$0.270P_\infty$(1982)	9.38	Intensa sobre-explotación
ABULON NEGRO (H. cracherodii)	Costa Occidental de la Península de Baja California, México	7.5	5095[1]	0.233	$0.285P_\infty$(1982)	3.95	Sobre-explotación

[1] Viajes de Pesca
[2] Toneladas de Capacidad de la Flota
[3] Del nivel αP_∞ a $0.5P_\infty$, siendo $\alpha \leq 0.5$

MSYe = Rendimiento máximo de equilibrio (biomasa)
fe = Esfuerzo de pesca requerido para MSYe
r = Tasa intrínseca de crecimiento de la población.

TABLA 3. Posibles situaciones encontradas al analizar datos de captura y esfuerzo y su relación con el reclutamiento (Fig. 4).

CASO	ESFUERZO f	CAPTURA C	TASA DE RECLUTAMIENTO γ	POSIBLES CAUSAS
1	Permanece constante	Aumenta o decrece en relación directa con γ	Variable: aumenta o decrece	Si f = constante, entonces la mortalidad por pesca será constante (asumiendo que q = constante) y las fluctuaciones serán debidas a cambios en la intensidad del reclutamiento asociado con variaciones en la mortalidad natural.
2	Cambia: aumenta o decrece	Permanece constante	Variable: aumenta o decrece	Hay dos posibilidades: a) Si f se reduce entonces γ también decrece. Al reducirse el esfuerzo se permitiría en principio mayor supervivencia de tal suerte que C aumentaría; sin embargo, al permanecer constante significa que la aportación del reclutamiento es menor lo cual equilibra la mayor supervivencia haciendo que C permanezca constante. En este caso la mortalidad natural podrá variar y jugar un papel regulatorio asociado a la supervivencia tanto de reclutas como de otros grupos de edad. b) Si f aumenta entonces γ también aumentará. Al incrementar f la supervivencia decrece por lo cual γ tendría que aumentar como mecanismo compensatorio de tal forma que C permanezca constante. Debe notarse que la mortalidad natural, si decrece provocaría el mismo efecto de tal forma que tanto γ como C si varían lo hacen aumentando y decreciendo, respectivamente. En ambos casos se observa que los cambios en f inducen los cambios en la población.
3	Aumenta	Decrece	Decrece, permanece constante; o inclusive aumenta	Al incrementar f la población tiende a compensar las pérdidas pero en este caso el reclutamiento no alcanza a compensar las pérdidas debidas a la pesca.
4	Aumenta	Aumenta	Permanece constante o incrementa	Si γ aumenta puede provocar que la supervivencia sea mayor aun a las pérdidas causadas por una intensidad de pesca creciente provocando una mayor disponibilidad y en consecuencia que C aumente. Cuando γ es constante y C aumenta con el incremento de f se trata de una pesquería que no está plenamente explotada (por debajo del nivel de MSY).

5	Decrece	Decrece	Decrece	El reclutamiento al ser de menor intensidad provoca también una baja disponibilidad y si, aun cuando se reduzca el esfuerzo de pesca intentándose una mayor supervivencia, las capturas decrecen significa de alguna manera se ha afectado la capacidad de recuperación de la población. Es un claro caso de sobre-explotación.
6	Decrece	Aumenta	Aumenta, permanece constante o inclusive decrece	Significa que γ compensa sobradamente lo extraído por la pesca pudiendo tratarse de una pesquería subexplotada o que está siendo explotada cerca de su nivel óptimo.

Observaciones: Debe notarse que en ningún caso se habla de manera específica de problemas relativos a la densidad de población y los mecanismos compensatorios de las poblaciones (como características intrínsecas de las mismas) cuando se encuentran condiciones extremas. Sin embargo, debe comprenderse que van implícitos en cada uno de los seis casos señalados pues las poblaciones responderán a cambios inducidos por el medio ambiente o la explotación mediante cambios en K, M, γ, q, etc., procurando mantener un equilibrio entre la supervivencia y la mortalidad con el fin de mantener la población estable dentro de la comunidad.

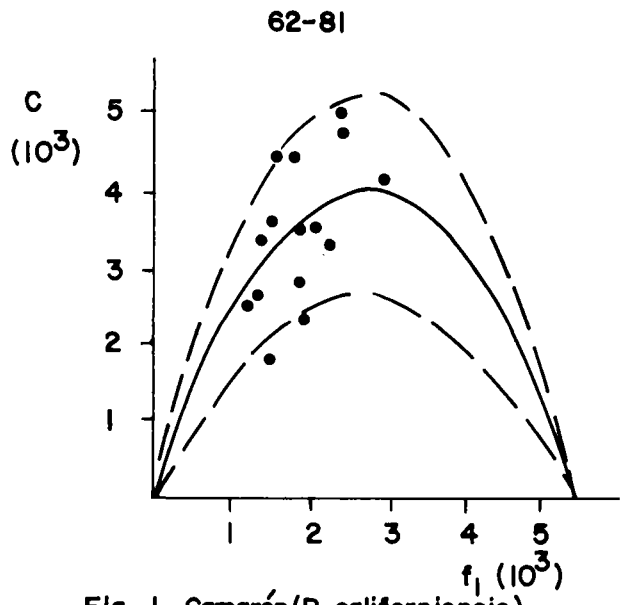


Fig. 1 Camarón (P. californiensis)

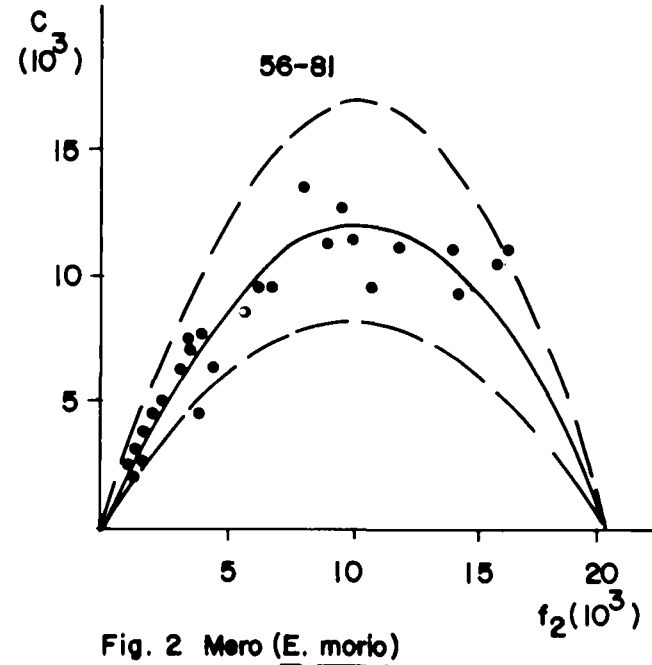


Fig. 2 Mero (E. morio)

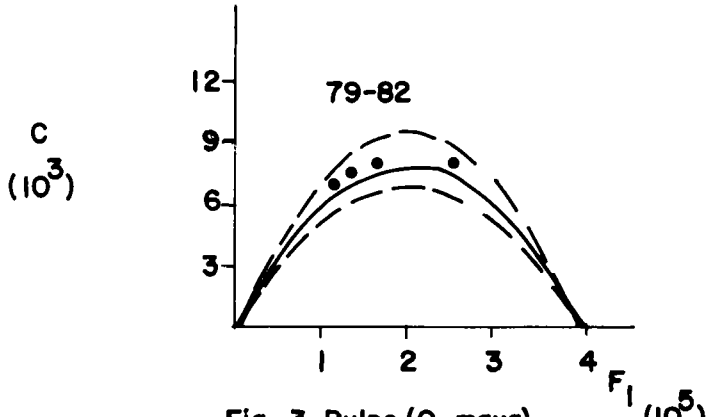


Fig. 3 Pulpo (O. maya)

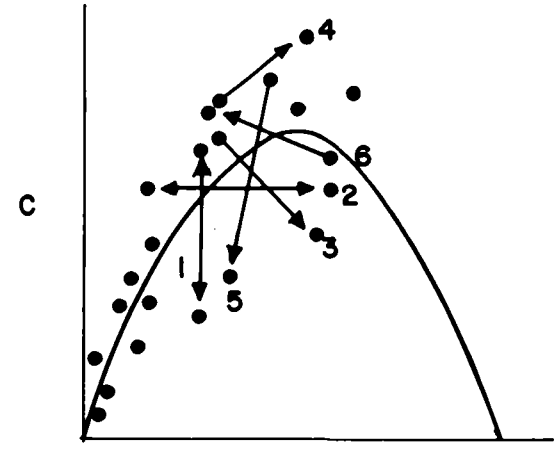


Fig. 4 Efectos combinados con la intensidad de pesca (ver Tabla 3).

Variación en el rendimiento pesquero debido a fluctuaciones de la tasa de reclutamiento. C = Captura en toneladas; f_1 = Esfuerzo de pesca en viajes; f_2 = Esfuerzo de pesca en toneladas de capacidad de la flota.

UN MÉTODO ALTERNATIVO PARA LA EVALUACIÓN DE POBLACIONES PESQUERAS

Francisco Arreguín-Sánchez
Ernesto A. Chávez
Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN
Unidad Mérida, A.P. 73 - Cordemex, 97310 Mérida, Yucatán, México

RESUMEN: Se presenta un procedimiento tendiente a efectuar evaluaciones pesqueras a corto plazo. Este modelo, denominado ANPOVIR, parte del conocimiento de la edad y crecimiento y toma como consideraciones iniciales: 1) un estado estable de la población, 2) que el reclutamiento ocurre solo una vez al año, al inicio del mismo y 3) que el número de individuos de la edad máxima bien representada en la población explotada es similar al que se encontraría en la última edad de una muestra análoga de la población vírgen. Este último valor permitirá estimar la mortalidad natural (M). Con estas estimaciones es posible reconstruir la estructura de la población vírgen, pues se considera que la mortalidad natural permanece constante. Al hacer reducciones sucesivas en el número de grupos de edad en la población mediante la eliminación de los de la última clase, se reconstruyen poblaciones hipotéticas donde la diferencia en la mortalidad total corresponde a cambios en la mortalidad por pesca. Para cada población hipotética reconstruida es posible estimar su biomasa (B), producción biológica (PB) y rendimiento (Y). Como resultado de estas simulaciones se obtiene una familia de curvas empíricas que describen la tendencia de los cambios en B, PB, incrementos en PB entre dos estados de sucesivos de explotacion y Y, en función de la intensidad de pesca. Con la descripción de estas curvas en términos de los parámetros de la población se obtienen resultados análogos a los de los modelos tradicionalmente utilizados. Se discute la validez del modelo, en particular con respecto al inciso (3), que permite la estimacion de M y es el punto de partida, pues si bien este procedimiento ha sido aplicado a varias poblaciones con resultados comparables a los obtenidos con otros métodos, no se tienen todavia evidencias concretas que sustenten en la practica esta premisa, por lo cual el modelo propuesto no puede considerarse por el momento como un método universalmente aplicable a pesar de sus ventajas y de la sencillez de su aplicación.

ASPECTOS SOBRE EL RECLUTAMIENTO DE LOS RECURSOS DEMERSALES EN LAS COSTAS COLOMBIANAS

Ricardo Alvarez-León
CIOH - Proyecto Zona Costera. Apdo. Aéreo 1820, Cartagena (Bol), Colombia

Edward S. Lesser M.
UBJTL - Fac. Ciencias del Mar. Apdo. Aéreo 1310, Cartagena (Bol), Colombia

ABSTRACT: An exhaustive revision of colombian works related to recruitment permitted a definition of the level of knowledge on mollusk, crustacean and fish resources. Comments are given on the limitations due to the lack of information and orientation in methodology and concepts are presented for further investigations. Special attention is given to resources which are most intensely exploited : shallow water shrimp and coastal lagoons and estuarine fishes.

RESUMEN: Una exhaustiva revisión de las referencias colombianas sobre el reclutamiento, permitió definir el estado de conocimiento que se tiene de las especies de moluscos, crustáceos y peces en relación con este parámetro poblacional. Se hacen comentarios sobre las limitantes de información y se dan pautas de metodologías y conceptualización en las futuras investigaciones, especialmente de los recursos en los cuales se encuentra la mayor explotación pesquera : los camarones de agua somera y, los peces de lagunas costeras y estuarios.

1. INTRODUCCION

La evaluación básica de los recursos pesqueros demersales en Colombia abarca un gran número de especies (Alvarez-León, 1985) no obstante, sólo en algunos de reconocida importancia económica se ha podido profundizar en diversos aspectos de su biología, tales como fecundidad, crecimiento, trofodinámica y ecología, entre otros.

El tener costas sobre el Caribe y Pacífico americano presenta al país una doble responsabilidad por cuanto no sólo debe propender por una investigación planificada y profunda de sus recursos, sino por su óptimo aprovechamiento. Por tanto, la presente contribución ofrece una síntesis del nivel de conocimiento en cada una de las especies demersales de las plataformas así como aquellas de ecosistemas lagunares y estuarinos, identifica los vacíos existentes y la variedad de metodologías utilizadas. Se tiene la seguridad de brindar bases de ordenamiento en las pesquerías nacionales y fuente de discusión en beneficio a la unificación de criterios para el análisis de la comunidades demersales costeras tropicales.

2. MATERIAL Y METODOS

El trabajo consta fundamentalmente de : un detallado análisis de la información nacional sobre el tema central del taller de trabajo y los términos de referencia originalmente propuestos por los organizadores : evidencias de controles bióticos y/o físicos sobre las comunidades, perturbaciones inducidas por el hombre en los habitats de dichas comunidades, estudios de huevos, larvas y juveniles en zonas costeras así como análisis crítico de las metodologías usadas en la evaluación de recursos pesqueros y su utilidad para conocer el reclutamiento en comunidades demersales costeras y tropicales.

3. RESULTADOS Y DISCUSION

En la figura 1 y tabla 1 se ofrece una síntisis de los taxa (15 familias y 40 especies) sobre los cuales se tiene la información básica que se analizara a continuación.

3.1 Huevos, Larvas y Juveniles

Si bien la mayoría de estudios biológicos realizados (Tabla 1) se efectuaron en la década del setenta, recientemente ha sido muy notoria la tendencia a comenzar a resolver la problemática de las historias de vida en aquellas especies de mayor importancia comercial. Elemento fundamental de estos estudios han sido los análisis realizados sobre el plancton colectado en cruceros exploratorios de las plataformas continentales (Jaramillo, 1979; Avila de Tabares, Avila de Tabares, 1981; Avila de Tabares y Rentería de Monsalve, 1981; Echeverry y Bergamen, 1982; Godoy y Escobar, 1984; Lara y Cabra, 1984; López, 1984; López y Mesa, 1984; Caraballo y Rueda, 1984; Niño y Herrera, 1984 Niño y López, 1985) de gran utilidad y aplicación en las pesquerías nacionales. Así mismo, se tiene una base de trabajos en la zona costera tanto en bahías como en estuarios y lagunas costeras, tal es el caso de los estudios sobre elopiformes (Dahl, 1965; Mercado, 1971; Mercado y Ciardelli, 1972; Gómez, 1974), mugílidos (Gurzeda y Mercado, 1982), larvas y juveniles (Avila de Tabares, 1975; González, 1984), langostas (Botero, 1981) y camarones (Prahl y Gardeazabal, 1977; León, 1982; Martínez *et al.*, 1982). Los estudios sobre sábalos (*Tarpon atlanticus*), lisas y lebranches (*Mugil incilis*, *M. liza*) y camarones peneidos (*Penaeus brasiliensis*, *P. notialis*, *P. subtilis*, *P. schmitti*, *P. stylirostris*, *Xiphopenaeus kroyeri*) han permitido un avance significativo en la acuicultura nacional, siendo utilizados los peces en el repoblamiento de lagunas costeras y estanques, y los camarones en la propagación masiva de larvas para la naciente camaronicultura tanto en el Caribe como en el Pacífico.

3.2 Fecundidad

En los estudios realizados se observa en alto porcentaje de análisis de parámetros tendientes a conocer la fecundidad de los organismos mediante la observación macro y microscópica de las gónadas, las tallas de primera madurez y los indices gonosomáticos correspondientes. Naturalmente estos estudios han proporcionado valiosos datos sobre el potencial reproductivo de las especies, siendo en la actualidad la mojarra rayada (*Eugerres plumieri*), el pargo cebao (*Lutjanus analis*), el pargo chino (*L. synagris*) y el calamar del Pacífico (*Lolliguncula panamensis*) las mejor conocidas en este aspecto.

3.3 Edad y Crecimiento

Quizá este es el aspecto en el cual más variedad de metodologías se ha empleado, en respuesta no solo a la influencia de diferentes escuelas y la necesidad de esplicar las particularidades del crecimiento en especies tropicales, sino a la tendencia internacional para conocer su compartimiento. Se nota un mínimo de esfuerzos para utilizar la interpretación de anillos o marcas en estructuras tales como escamas y otolitos para los peces, o el número de mudas en los crustáceos. En cambio, la tendencia general es la de calcular el crecimiento, con base en la frecuencia de tallas o sea a través del método de Petersen (1892) y usar otra serie de ecuaciones complementarias que utilizan esta relación morfométrica. Sobresale sin duda la formulada por Bertalanffy (1938) que se ha usado indiscriminadamente en los cinco grupos de organismos, le sigue el método del papel de probabilidades desarrollado por Harding (1949) y modificado por Cassie (1954), utilizado con éxito en peces como la mojarra rayada (*Eugerres plumieri*), el pargo rojo amarillo (*Lutjanus vivanus* y el corvinón rayado (*Micropogonias furnieri*). La utilización de método integrado ideado por Pauly (1983) es reciente en el país, habiéndose probado en

estudios biológico pesqueros de engraúlidos y áridos de la Ciénaga Grande de Santa Marta y, de camarones peneidos (P. brasiliensis y (P. notialis). en el Caribe Colombiano.

3.4 Reclutamiento

Como puede observarse en la tabla 1, son escasos los trabajos que involucran el reclutamiento como elemento fundamental en el estudio de los ciclos de vida. Sin excepción, el análisis en crustáceos se ha utilizado el método de Squires (1973) para determinar el potencial reproductivo, según el cual, el tiempo requerido para que se produzca un desove es igual al número de meses necesarios para que la suma de los porcentajes de las hembras maduras sea del 100%. En los estudios realizados se halló que se requieran los siguientes tiempos para el desove de jaibas (Callinectes arcuatus, C. toxotes) 3 meses (Estevez, 1974), langostas espinosas (Panulirus argus) 2.5 meses (Squires, 1973), camarones rosados (Penaeus notialis) 3 meses (Buchelli, 1971), blancos (P. occidentalis) 3 meses (Barona, 1975) y P. schmitti 2 a 3 meses (Squires et al., 1974a; Squires et al., 1974b), y tití (Xiphopenaeus riveti) 2.2 meses (Mora, 1973; Squires, 1973).

Aunque dicho método indirecto es aplicable a otros organismos tropicales cuando se conoce el porcentaje de las hembras con ovas listas a ser expulsadas, varios estudios principalmente sobre peces han formulado concluciones parciales sobre el reclutamiento con base en la imcorporación de reclutas a la pesquería y a los análisis también indirectos derivados de diferentes métodos de crecimiento.

Es patente la reducida información disponible sobre el reclutamiento de los recursos pesqueros en Colombia, lo cual es el reflejo de la situación nacional en cuanto a la obtención y publicación de estadisticas pesqueras fundamentalmente las provenientes de la captura y esfuerzo de la pasca artesanal. Otro problema que ha permitido la pérdida de información sobre el reclutamiento, es la utilización de tallas comerciales en los análisis biológico-pesqueros, aunque no se descartan sus beneficios en estudios de pesquerías en desarrollo y relativamente jovenes como es el caso de las colombianas.

En la pesca costera artesanal los problemas de definición de stock, tanto en distancia como a los largo de las costas, ha dificultado el uso de modelos convencionales de la dinámica de poblaciones, lo cual, unido a la falta y dificultad en obtener información de captura y esfuerzo, hace necesario considerar una nueva dirección investigativa, a nivel de historias de vida y el efecto de factores ambientales, independientemente de la densidad de las especies.

3.5 Relación con Factores Abióticos

La información abiótica existe en cuanto a las variaciones de las especies en abundancia, periodicidad, presencia, dispersión y migraciones entre otras, es escasa y reciente. Como puede observarse en la Tabla 1, las correlaciones más frecuentes se han efectuado con la temperatura y la salinidad, aunque factores como oxígeno disuelto, pH, transparencia, pluviosidad, corrientes, fases lunares han sido considerados en algunos trabajos. Existen así mismo trabajos que han correlacionado parámetros bióticos y abióticos en función del comportamiento de las pesquerías potenciales (Alvariño, 1975; Niño y Herrera, 1984) y la pesquería del camarón (Mora y Barona, 1979; García et al., 1984; Mora et al., 1984).

Las fluctuaciones y efectos producidos en los recursos demersales por fenómenos anormales tales como mareas rojas (Maldonado, 1978), derrames de petróleo (Escobar et al., 1976) y fenómeno de El Niño (García et al., 1984; Mora et al., 1984) en el Pacífico, y surgencia en el Caribe (Alvarez-León, 1972, De Nogales, 1974; Saiz, 1974; Corredor, 1977; Buruque, 1978; Arboleda, 1985) han permitido relacionar e interpretar la información obtenida y diseñar nuevas investigaciones tendientes a clarificar los interrogantes planteados.

Especial mención merecen los trabajos sobre los portúnidos del Caribe (Callinectes bocourti, C. maracaiboensis, C. sapidus) y del Pacífico (C. arcuatus, C. toxotes, Euphylax dovii) en relación con su dependencia de las aguas frescas y de baja salinidad, así como los mecanismos fisicoquímicos, las respuestas adaptivas y los stress biológicos determinantes de su distribución (Norse, 1977; Norse y Estevez, 1977; Norse y Fox-Norse, 1977; Norse, 1978a; Norse, 1978b).

4. COMENTARIOS Y RECOMENDACIONES

4.1 Camarones de Aguas Someras

El reclutamiento de los peneidos explotados en Colombia no se ha estudiado en forma constante en ambas costas. No obstante y tal como se puede apreciar en la tabla 1 existen algunos estudios aislados sobre Penaeus brasiliensis, P. notialis y P. schmitti en el Caribe y, P. occidentalis, Trachypenaeus byrdi y Xiphopenaeus riveti en el Pacífico, que no son suficientes para el ordenamiento integral del recurso.

Desde luego en Colombia como en otros países latinoamericanos, la limitación de recursos financieros y de personal calificado restringe al biólogo pesquero para trabajar con modelos que requieren un mínimo de información sobre reclutamiento y muchas veces se subestima su importancia o se utilizan métodos indirectos. Esta situación será factible mientras el nivel de esfuerzo no supere el nivel máximo sostenible estimado con modelos de biomasa. Sin embargo, con aumentos en el esfuerzo mayor información será necesaria, por ello deberá evitarse el alcanzar los límites críticos, sin contar con una buena base biológica, fundamental en la administración del recurso camaronero.

La carencia de información de reclutamiento en forma contínua depende de los programas de toma de estadísticas pesqueras, pero quizá en esto es donde podemos hacer más progresos con respecto a la evaluación del recurso. Uno de estos avances se podría lograr teniendo en cuenta como indicador general de talla, aquellas tomadas directamente en planta y no los grupos de talla para su comercialización; igualmente debería emprenderse un amplio sistema de muestreo a bordo a fin de reducir la sobre-utilización de factores de conversión.

En cuanto a la divulgación de la información deberá propenderse por la publicación y distribución de anuarios de pesca que incluyan además de los datos de movilización y desembarco, la información detallada del recurso, con base en las capturas comerciales y exploratorias : tallas en planta y a bordo, proporción de sexos, regresiones morfométricas y correlación con parámetros abióticos, entre otros.

4.2 Peces en Lagunas Costeras

La evaluación de estos ecosistemas en cuanto a sus recursos pesqueros por medio de modelos a nivel de unidad de stock está obstaculizada por las propias condiciones de estos sistemas, la naturaleza de las poblaciones costeras y la falta de información. Es conocido que las lagunas costeras tienden a ser controladas por factores independientes de la densidad y es muy posible que el papel de la misma población sea relativamente reducido. A esto se puede sumar que una población de peces no está definida necesariamente por los límites geográficos de un estuario o laguna costera, sino que puede ser contínua con otras poblaciones distribuidas en ecosistemas vecinos o adyacentes.

El hecho de no contarse con un sistema de evaluación del recurso en el punto de desembarque, obviamente será un limitante futuro en el análisis del reclutamiento.

Actualmente se dispone del análisis de tallas y aspectos reproductivos, pero esta información no es suficiente para definir una unidad de stock que pueda servir de punto de comparación y hasta clarificar las diferencias en períodos de reproducción como el observado en la mojarra rayada (Eugerres plumieri) en diferentes lagunas del Caribe colombiano, Ciénaga Grande (Mag.) y Ciénaga de Tesca (Bol.). Es claro que el tema necesita mucho estudio para poder ser aplicado a un análisis poblacional y es hasta concebible que debe ser sumada con la dispersión de una forma u otra, aún si se tiene el stock de una población definida.

Vale la pena considerar la posibilidad que existe en estos ecosistemas y que no existe en los marinos, cual es el empleo de obras hidráulicas para mejorar las condiciones ambientales. El reclutamiento de muchas especies se podría mejorar debido a que tales obras controlarían las condiciones del sistema, pudiéndose mediante la medición de reprodución, sobrevivencia prelarval, larval y juvenil, evaluar efectivamente dichos cambios al medio natural.

5. CONCLUSIONES

La determinación del reclutamiento por métodos indirectos ha dificultado la aplicación de esta característica poblacional, en la evaluación integral de los recursos pesqueros. No obstante, en la mayoría de las especies estudiadas existe un buen número de datos básicos que permitirá reutilizarlos y actulizarlos a la luz de análisis unificados y estandarizados.

El conocimiento de cualquier factor de reclutamiento en lagunas costeras y estuarios, ofrecerá la posibilidad de disponer de indicadores de los efectos ambientales favorables o nocivos. En cuanto al recurso camaronero, nuestro conocimiento del reclutamiento y otros factores pesqueros, se podría mejorar considerablemente con el empleo de tallas medidas en forma directa tanto en el campo como en planta, en lugar de utilizar las clasificaciones comerciales (colas/libra, camarones/kilogramo).

Los estudios de reclutamiento deberán extenderse a todas las especies que se han identificado como potenciales en la pesca exploratoria de las plataformas (lutjánidos, serránidos, camarones de profundidad) y en la zona costera (áridos, sciaenidos, haemúlidos).

Disponiendo de abundante y depurada información sobre captura y esfuerzo, se podrá clarificar muchos de los aspectos de dispersión, abundancia relativa y reclutamiento, no explicados suficientemente a través de las historias de vida.

6. AGRADECIMIENTOS

Se expresan los mas sinceros reconocimientos a las entidades organizadoras del evento y a doctores F. Robles (COI), D. Pauly (ICLARM), A. Yáñez-Arancibia (UNAM), R. Buzeta y A. Chaparro (CIID) por su gentil invitación, el permanente apoyo y el patrocinio recibido. Se agradece igualmente a los Capitanes de Fragata R. Steer Ruíz, Director del Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas CIOH y E. Cajiao Gómez, Secretario Ejecutivo de la Comisión Colombiana de Oceanografía CCO, por la colaboración y el respaldo ofrecido por las instituciones a su cargo; y al señor H. Castillo y la señora T. Sotomayor, quienes trascribieron el texto.

7. REFERENCIAS

Alegría, J.R. (1982) Aspectos biológicos y pesqueros de la langosta Panulirus argus (Latreille) en la Guajira colombiana. INDERENA-Rev.Divulgación Pesquera, 18(1) : 1-56.

Alvarez-León, R. (1972) Contribución al conocimiento biológico del Selar crumenophthalmus (Bloch, 1793) (Pisces : Carangidae) en el Caribe colombiano.

Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 72p.

Alvariño, A. (1976) Zooplancton y la pesca en el Pacífico colombiano. In : Mem. Sem. Pacífico Suramericano, editores M. Vegas-Vélez & R. Rojas-Beltrán, Cali (Valle) Colombia, sep. 1°-5. Vol., 1 : 206-271.

Arango, M.L. & E. Rodas (1978) Fecundidad, maduración y ciclo anual de los oocitos de la "mojarra rayada" Eugerres plumieri (C. & V., 1830) (Pisces Gerreidae) en la Ciénaga Grande de Santa Marta. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 51p.

Arboleda, S. (1985). Evaluación de la pesquería de camarones en el Caribe colombiano. INDERENA-CIP, Cartagena (Bol.), Inf. Técnico : 1-17.

Arias, E. & O.R. Cabrales (1980) Análisis de la prospección pesquera del "pargo rojo amarillo" Lutjanus vivanus (Cuvier, 1828) en el Caribe colombiano y algunos aspectos de su biología. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 51p.

Avila de Tabares, G. (1975) Ictioplancton y características de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia) In : Mem. Simp. Lat.-Amer. Oceanogr. Biológica,editor R. Pérez-Rodríguez, México D.F. nov. 25-29 : 3-18.

Avila de Tabares G. (1981) Zooplancton de la media y alta Guajira (B/I Chocó, Crucero A-7015). INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 15 (1) : 1-5.

Avila de Tabares, G. & B. Rentería de Monsalve (1981) Zooplancton de la media y alta Guajira (B/O Discoverer, Crucero NOAA-Caribe, 1972). INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 15 (5) : 1-16.

Barona, O. (1975) Valor de la biología del Penaeus occidentalis en relación con su pesquería. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 6 (4) : 1-30.

Beltrán, J & E. Corral (1982) Algunos aspectos biológico-pesqueros de la "corvina" Cynoscion virescens (Cuvier, 1830) en el Caribe colombiano. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 66p.

Bertalanffy, L. von (1938) A quantitative theory of organic growth. Hum. Biol., 10 (2) : 180-213.

Beese, G. (1974) Results of a trap fishery in Ensenada de Chengue with special reference to Lutjanus synagris and Lutjanus analis. INDERENA - Rev. Divulgación Pesquera, 3 (5) : 1-28.

Blanco, J. (1981) Algunos aspectos ecológicos y biológico-pesqueros de la lisa Mugil incilis Hancock 1830, en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia (Pisces: Mugilidae). Tesis Profesional. Fac. de Ciencias. Univ. Nal. de Colombia, 69p.

Blanco-Racedo, J.A. (1983) The condition factor of Mugil incilis Hancock (Pisces : Mugilidae) and its seasonal changes in the Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia).An. Inst. Inv. Mar.-Punta de Betín, 13 : 133-142.

Botero, L. (1981) Reclutamiento de postlarvas de langosta espinosa Panulirus argus (Latreille) en aguas costeras de la región de Santa Marta, Colombia. Proy. COLCIENCIAS-INVEMAR-30003-1-40-82. Santa Marta (Mag). Inf. Final: 1-19.

Buchelli, L.I. (1971) Estimación del efectivo del "camarón rojo" Penaeus

(Melicertus) duorarum notialis Pérez Farfante 1967, en aguas costeras del Caribe colombiano. Proy. INDERENA-FAO para el Desarrollo de la Pesca Marítima. Bol. Informativo, 1 (6) : 31-65.

Buenaventura, D. & S. Arango (1980) Biología dinámica de las poblaciones de los camarones del genero Penaeus en el area de Santa Marta y Ciénaga Grande. Tesis Profesional Fac. Ciencias Univ. del Valle, 136p.

Bula-Meyer, G. A. (1973). Estudio comparativo de algunos aspectos de la dinámica de poblaciones entre los miembros de la familia Penaeidae Penaeus duorarum notialis Pérez Farfante 1967 y Penaeus schmitti Burkenroad 1936. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 43p

Dahl, G. (1965) La metamorfosis desde leptocephalus hasta el estado de postlarva en el sábalo Tarpon atlanticus (Cuv. y Val.). Corp. Autón Reg. de los Valles del Magdalena y del Sinú, CVM. Cartagena (Bol.), Publ. Especial : 1-20.

Caraballo, P. & C. Rueda (1984) Avances en el estudio de la composición y distribución del ictioplancton superficial del Pacífico colombiano. Rev. Pacífico Sur CPPS (15) : 293-302.

Cárdenas, H. (1975) Estudio biológico y pesquero del camarón tití Xiphopenaeus riveti en la zona costera de Guapi (Cauca). Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 65p.

Cassie, R.M. (1954) Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. Fish Res. Lab. Mar. Depart. Wellington, New Zeland : 513-522.

Corredor, J. E. (1977) Aspectos of phytoplankton dynamics in the Caribbean Sea. FAO Fish. Rep., 200 : 101-114.

Cuestas, S. (1977) Contribución al estudio de la biológia y pesquería de la "centolla" Maiopsis panamensis (Faxon) del Pacífico colombiano. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 49p.

Echeverry, A. M. & H. M. Bergamen (1982). Estudio preliminar de la taxonomía y distribución de larvas de peces en la bahía de Buenaventura. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. del Valle, 64p.

Erhardt, H. (1972) Licht-und elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Eihüllen des marinen Teleosters Lutjanus synagris. Helgoländer wiss. Meeresunters., 28 : 90-105.

Erhardt, H. (1977) Beiträge zur Biologie von Lutjanus synagris (Linnaeus, 1758) an der Kolombianischen Atlantikküste. Zool. Beitrage, 23 : 235-265.

Erhardt, H. (1978) Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Eihüllen von Lutjanus analis (Cuvier & Valenciennes, 1828) (Lutjanidae, Perciformes, Pisces). Biol.Zbl., 97 : 181-187.

Erhardt, H. & W. Meinel (1977) Beiträge zur Biologie von Lutjanus analis (Cuvier & Valenciennes, 1828) (Lutjanidae, Perciformes, Pisces) an der Kolombianischen Atlantikküste. Int. Revue ges. Hydrobiol., 62 (1) : 161-171.

Escobar, J.J., P. Fernández & J. Granados (1976) Evaluación de la contamina-

por hidrocarburos a partir del buque cisterna "Saint Peter" en el Pacífico colombiano. INDERENA-Dir. Gral. de Pesca. Bogotá D.E., Inf. Técnico : 1-128.

Estevez, M. (1974) Informe preliminar sobre la biología de dos especies alopátricas de cangrejos del Pacífico (Brachyrhyncha : Portunidae). INDERENA- Rev. Divulgación Pesquera, 1 (3) : 1-51.

Fernández, P. (1979) Estudio biológico pesquero de algunas especies de tiburón del Pacífico colombiano del Orden Lamiformes. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 14 (2 y 3) : 1-142.

Galvis, O.D. (1983) Los áridos de la Ciénaga de Santa Marta (Pisces : Siluriformes). Tesis MSc. Fac. Ciencias. Univ. Nal. de Colombia, 163p.

García M.A. (1978). La pesquería de tres pertenecientes a la familia Penaeidae, Penaeus occidentalis, Trachypenaeus byrdi y Xiphopenaeus riveti en la Bahía de Tumaco, Pacífico colombiano. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 45p.

García M.A. (1985). Informe sobre la biología de camarones en el Atlántico colombiano. FAO Fish. Rep., Suppl., 327 : 137-146.

García, M.A.C. Barreto & S. Cuestas (1984). El recurso camaronero y el fenómeno de El Niño 1982-1983 en Colombia. Boletín CPPS-ERFEN (11) : 6-10.

Giraldo, F. & R.A. Posada (1985) Aportes al conocimiento de la historia de vida de Centropomus undecimalis (Bloch, 1792) y C. ensiferus (Poey, 1860) en la Ciénaga de Tesca. Tesis Profesional. Fac. de Biología Marina. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 65p.

Godoy, D. & J.E. Escobar (1984) Descripción distribución y abundancia del ictioplancton para el Archipiélago de San Andrés y Providencia (Crucero Océano V, Area I, Septiembre - Octubre, 1981). Tesis Profesional. Fac. de Biología Marina. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 199p.

Gómez, A. (1974) Observaciones sistemáticas y ecológicas de algunos leptocéfalos Elopiformes. II Sem. Nal. Cienc. del Mar. Cartagena (Bol.) oct. 29-nov. 1°, 10p.

González, E. (1984) Los habitats costeros de los juveniles de peces en la región de Punta Gloria a la Isla de Salamanca, Caribe colombiano. An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín, 14.

Gurdeza, A. & J.E. Mercado. (1982) Recolección, adaptación y distribución de juveniles de mugílidos. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 19 (1) : 1-13.

Harding, J.P. (1949) The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frecuency distribution. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 28 : 141-153.

Herazo, B. (1974) Reproducción de la langosta común Panulirus argus Latreille en la Guajira colombiana. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 1 (5) : 1-45.

Ibañez, F. (1975) Aspectos biológicos del camarón blanco Penaeus occidentalis (Streets) de la zona de Guapi (Cauca) Colombia. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 61p.

Jaramillo, F. (1979) Las zoeas de algunos crustáceos decápodos encontrados en el plancton de la bahía de Buenaventura y los factores relacionados con su

distribución. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 101p.

Lara, G. & H.E. Cabra (1984) Dinámica y distribución de larvas y juveniles de peces de las especies pelágicas de interés comercial en el archipiélago de San Andrés y Providencia (Cruceros Océano VI, VII, VIII Area I, 1983-1984) (Reconocimiento preliminar). Tesis Profesional. Fac. Biología Marina. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 75p.

León, B. (1982) Desarrollo larval del camarón tití Xiphopenaeus kroyeri (Heller, 1862) en condiciones de laboratorio. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 46p.

Londoño, A. (1969) La investigación preliminar sobre la pesca del camarón comercial en el Caribe colombiano, con algunas anotaciones biológicas sobre Penaeus duorarum notialis Canet. Zona I Golfo de Urabá a Puerto Colombia. Consorcio Pesquero Colombiano S.A., COPESCOL. Bogotá D.E., 92p.

López, R.H. (1984) Descripción, distribución y abundancia del ictioplancton entre 0 y 10 metros de profundidad para el Pacífico colombiano (nov. - dic. 1982). Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 231p.

López-Salgado, N. (1972) Loligínidos del Caribe colombiano. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 79p.

López, W. & N. Mesa (1984) Estudio del zooneuston colectado en el Caribe colombiano por el B/O Malpelo Crucero Océano V Fase II (Areas II y III). Tesis Profesional. Fac. Biología Marina. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano",166p.

Maldonado, J. (1978) Observaciones realizadas sobre el fenómeno de la marea roja, presentando en aguas del Pacífico colombiano en los meses de julio a septiembre de 1976. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 12 (2) : 1-20.

Martínez, J. (1983) Algunos aspectos biológicos y pesqueros del lebranche Mugil liza (Valenciennes, 1836) en la Ciénaga Grande de Santa Marta (Pisces Mugilidae). INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 21 (3) : 1-25.

Martínez, L.E., T.L. Huang, C.C. Chiu. R. Remolina, M.J. Torres, H. Cárdenas, C. De Nogales & J. Maldonado (1982) Reproducción artificial de cinco especies diferentes de camarón marino para la obtención de semilla como alternativa en el repoblamiento de áreas naturales y desarrollo acuicola. Concurso Nacional de Ciencias del Mar/INDEGA. Bogotá D.E., 117p.

Mercado, J. E. (1971) Notas sobre los estados larvales del sábalo Megalops atlanticus con comentarios sobre su importancia comercial y deportiva. UBJTL, Bol. Museo del Mar (2) : 1-15.

Mercado, J.E. & A. Ciardelli (1972) Contribución a la morfología y organogénesis de los leptocéfalos del sábalo Megalops atlanticus (Pisces : Megalopidae). Bull. Mar. Sci., 22 (1) : 153-184.

Mercado, J.E. & C.H. Súarez (1978) Autoecología y algunos aspectos bioestadísticos de Mugil brasiliensis Agassiz 1829, de la costa atlántica de Colombia. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 12 (4) : 1-35.

Mora, O. (1973) Biology and fishery of the "titi shrimp" Xiphopenaeus riveti on the Pacific coast of Colombia, South America. Thesis MSc. Memorial Univ. Newfoundland, 106p.

Mora, O. & O. Barona (1979) Evaluación preliminar de la pesquería de camarones en el Pacífico colombiano. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 14 (1) : 1-25.

Mora, O., C. Barreto & S. Cuestas (1984) Cambios en la abundancia de camarones en la costa del Pacífico colombiano durante el fenómeno "El Niño" 1982-1983. Rev. Pacífico Sur CPPS (15) : 247-257.

Morales, J (1976) Estudio biecológico pesquero del róbalo (Centropomus undecimales Bloch, 1792) en la Ciénaga Grande de Santa Marta. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 81p.

Niño, L.M. & O. Herrera (1984) Distribución de huevos, larvas y juveniles de peces en el Pacífico colombiano, area ERFEN y su relación con algunos predadores zooplanctónicos. IV Sem. Nal. Cienc. y Tecnol. Mar, Cartagena (Bol.) junio 26-30, 19p.

Niño, L.M. & W. López (1985). Abundancia y distribución espacio temporal de huevos y larvas de peces comerciales del archipiélago de San Andrés y Providencia (1983-1984). I Cong. Lat.-Amer. sobre Ciencias del Mar, COLCIENCIAS/INVEMAR/ALICMAR. Santa Marta (Mag.) Colombia, nov. 25-29, 21p.

Norse, E.A. (1977) Aspectos of the zoogeographic distribution of Callinectes (Brachyura : Portunidae). Bull. Mar. Sci., 27 : 440-447.

Norse, E.A. (1979b) Physicochemical and biological stressors as distributional determinants of Caribbean and tropical eastern Pacific swimming crabs. In : Energy and Environmental Stress in Aquatic Systems, editors J.H. Thorp & J.W. Gibbens. DOE Symp. Ser. Augusta, Ga., Nov. 2-4, 1977, CONF-771114 NTIS : 120-140.

Norse, E.A. & M. Estevez (1977) Studies on portunid crabs from eastern Pacif. I Zonation along environmental stress gradients from the coast of Colombia. Mar. Biol., 40 : 365-373.

Norse, E.A. & V. Fox-Norse (1977) Studies on portunid crabs from the eastern Pacific. II Significance of unusual distribution of Euphylax dovii. Mar. Biol., 40 : 374-376.

Pauly, D. (1983) Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. FAO Doc. Tec. Pesc., 234 : 1-49.

Paterson, C. (1982) Fiskenesbiologiske forhold i Holboek Fjor, 1890-1891. Beret Landbugminist. Dan. Biol. Stn. (Fiskeriberet), 1890 (1891) : 121-184.

Perdomo, J.M. (1973) Contribución al estudio biológico pesquero de la lisa Mugil incilis Hancock. Tesis Profesional. Fac. Cienc. del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 57p.

Perea, F.L. (1981) Contribución al conocimiento de la ecología de dos especies de camarones peneidos Penaeus schmitti (Burkenroad) y P. aztecus subtilis (Pérez Farfante) en la región de Santa Marta (Mag.). Tesis Profesional. Fac. de Ciencias. Univ. del Valle, 77p.

Piñeros, V.E. & P.A. Siegert (1981) La pesquería de camarón en el Caribe colombiano. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 64p.

Polanía, J. (1983) Período de maduración y potencial reproductivo de dos espe-

cies de cangrejos Callinectes sapidus Rathbum 1896 y C. bocourti Milne Edwards, 1879 (Brachyura, Portunidae) en la zona de La Boquilla (Cartagena). Tesis Profesional. Fac. Biología Marina. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 46p.

Prahl, H. von & M. Gardeazabal (1977) Descripción de las larvas del camarón azul Penaeus stylirostris Stimpson. An. Inst. Inv. Mar.-Punta de Betín, 9 : 157-172.

Rios, C.E. (1975) Contribución al estudio biológico del jurel Caranx hippos. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 5 (1) : 1-28.

Riveros, G. (1972) Spiny lobsters Panulirus argus and P. laevicauda of the Caribbean coast of Colombia with particular reference to their biology and fishery for both species on the coast of the Guajira Peninsula. Thesis MSc. Memorial Univ. Newfoundland, 115p.

Rodriguez, V.E. (1982) Contribución al conocimiento biológico de las mojarras (Pisces: Gerreidae) de la Ciénaga de la Virgen. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 52p.

Rojas-Beltrán, R. (1976) Estimación del crecimiento de los camarones peneidos a partir de estadísticas pesqueras. In : Mem. Océano Pacífico Sudamericano, editores M. Vegas-Vélez & Rojas-Beltrán, Cali (Valle) Colombia, sep. 1°-5. Vol. 1 : 122-161.

Rubio, C.E. (1977) Crecimiento, sexualidad y desarrollo gonadal de la mojarra rayada Eugerres plumieri Cuvier, de la Ciénaga Grande de Santa Marta con anotaciones sobre su biología. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 10 (1) : 1-67.

Rubio, C.E. (1978) Análisis de la captura de mojarra rayada Eugerres plumieri Cuvier, en la Ciénaga Grande de Santa Marta. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 13 (4) : 1-21.

Rubio, C.E. & F. Ibañez (1976) Contribución al estudio del crecimiento y la biología del "camarón blanco", Penaeus occidentalis. In. : Mem. Sem. Océano Pacífico Sudamericano, editores M. Vegas-Vélez & Rojas-Beltrán, Cali (Valle) Colombia, sep. 1°-5 Vol. 1 : 164-189.

Sierra, J.H. (1976) Estudio de prospección pesquera y algunos aspectos biológicos del camarón coliflor Solenocera agassizzi Faxon en el Pacífico colombiano. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 39p.

Squires, H.J. (1973) El potencial reproductivo de los crustaceos decápodos. UBJTL, Bol. Museo del Mar, 5 : 3-7.

Squires, H.J. & Riveros (1978) Fishery biology of spiny lobster (Panulirus argus) of the Guajira Peninsula of Colombia, South America, 1969-1970. Proc. National Shellfisheries Ass., 68 : 63-74.

Squires, H.J. & J.H. Barragán (1979) Lolliguncula panamensis (Cephalopoda : Loliginidae) from the Pacif coast of Colombia. Veliger, 22 (1) : 67-74.

Squires, H.J., G. Riveros, A. Ben-tuvia & C.E. Rios (1974a) Cruceros exploratorios para camarones del B/I Chocó en la costa del Caribe de Colombia en 1969. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 2 (1) : 1-11.

Squires, H.J., L. Buchelli, B. Herazo, S.A. Testaverde & G. Riveros (1974b) Cruceros para camarones y langostas en la costa del Caribe colombiano por el B/I Chocó en 1970. INDERENA-Rev. Divulgación Pesquera, 2 (3) : 1-16.

Suárez, C.H. (1976) Contribución al conocimiento biológico e importancia en la piscicultura del "lebranche" Mugil brasiliensis Agassiz, 1829. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 89p.

Terán, M.C. (1976). Contribución a la biología de la "pelada yanca" Cynoscion phoxocephalus Jordan & Gilbert 1881 , Pacífico colombiano . Tesis Profesional.Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 80p.

Toro, M.C. & F.A. Villa (1983) Algunos aspectos de la vida de Ariopsis bonillai (Miles) (Pisces :Ariidae) en la Ciénaga de Tesca. Tesis Profesional. Fac. Biología Marina. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 36p.

Torres, M.J. (1976) Aspectos biológicos del camarón blanco Penaeus schmitti Burkenroad 1963 (Crustacea : Penaeidae) en la Ciénaga La Redonda y sus posibilidades de cultivo en estanques. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 123p.

Trujillo, A.L. (1979) Biología y pesquerías del "coliflor" Solenocera agassizzi Faxon 1983, del Pacífico colombiano. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 48p.

Trujillo, J. (1977) Algunos aspectos biológicos-pesqueros del camarón tigre Trachypenaeus byrdi Burkenroad (Crustacea : Decapoda) en el area Guapi-Timbiquí en el Pacífico colombiano. Tesis Profesional. Fac. Ciencias del Mar. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 48p.

Vásquez, C. (1971) Contribución al estudio biometríco y ecológico de las jaibas del genero Callinectes (Decapoda, Brachyura) en el caño Amansaguapo, Ciénaga del Totumo. Tesis Profesional. Fac. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 36p.

Veloso, F.X. (1983) Estimación del crecimiento y de algunas relaciones morfométricas del camarón pintado Penaeus (Farfantepenaeus) brasiliensis Latreille, 1817 y del camarón rojo Penaeus (Farfantepenaeus) notialis Pérez-Farfante, 1967 del Caribe colombiano. Tesis Profesional. Fac. Biología Marina. Univ. de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano", 42p.

Addenda

Alvarez-León, R. (1985) Evaluación de los recursos demersales del Caribe y Pacífico colombiano. Cap. 11 : 511-570. In. : Recursos Pesqueros Potenciales de México : La Pesca Acompañante del Camarón, editor A. Yáñez-Arancibia. PUAL/ICML/INP/UNAM, México D.F. 748p.

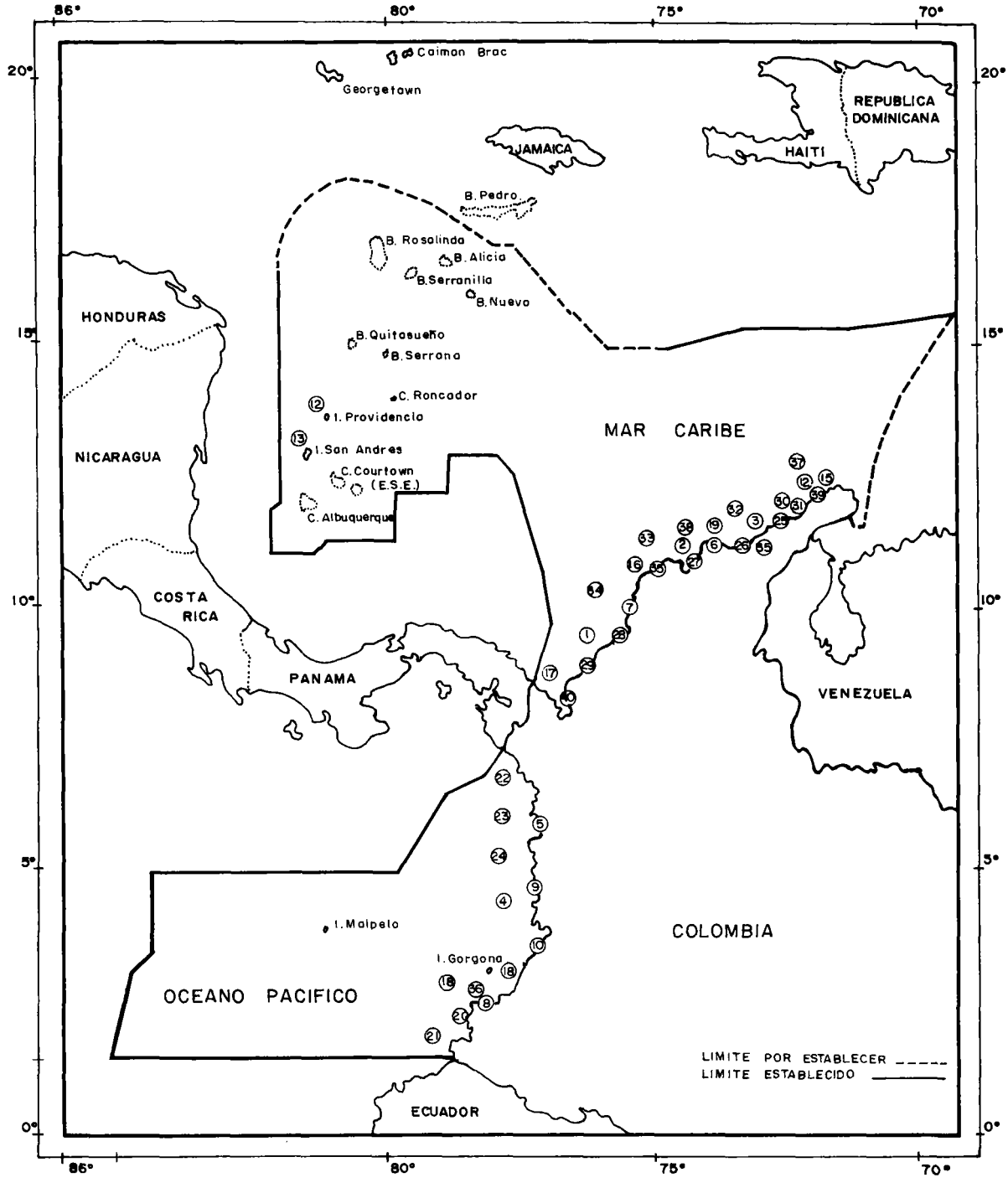


Fig. 1 - Distribución de las 40 especies demersales del Caribe y Pacífico colombiano incluidas en el presente estudio.

Tabla 1. Estado actual del conocimiento de los recursos demersales del Caribe y Pacífico colombiano, en relación con los parámetros que directa e indirectamente permiten evaluar su reclutamiento.

RECURSO	AREA GEOG	NUMERO EJEMPL	TALLAS Min - Max	FECUNDIDAD					EDAD Y CRECIMIENTO									FAC. ABIOT.				FUENTE
				Eg	Ch	Ig	Ps	Hu	Le	Lo	Fc	Pe	Be	Pa	Ca	Sq	Re	°t	‰	Od	Fa	
1. LOLIGINIDAE																						
1. Loligo pealei Lesueur, 1821	C	629	35 - 225				x					x										30
2. L. plei Blainville, 1823	C	160	58 - 324				x					x										30
3. Lolliguncula brevis Blainville, 1823	C	638	29 - 94				x					x										30
4. L. panamensis Berry, 1911	P	648	32 - 110	x	x	x	x					x	x						x			6,53
2. PORTUNIDAE																						
5. Callinectes arcuatus Ordway, 1863	P	472	30 - 47				x	x				x	x			x	x	x	x			22,37
6. C. boucurti Milne Edwards, 1879	C	605	36 - 102	x			x	x				x				x		x	x	x		42,61
7. C. sapidus Rathbun, 1896	C	484	64 - 99	x			x	x				x	x			x	x	x	x	x		42,61
8. C. toxotes Ordway, 1863	P	338	64 - 86				x	x				x				x		x	x			22,37
9. Euphylax dovii Stimpson, 1860	P	1.545 *	180 - 468				x					x						x	x			37,38
10. E. robustus A. Milne Edwards, 1874	P	295	180 - 566				x					x						x	x			37,38
3. XANTHIDAE																						
11. Maiopsis panamensis (Faxon, 1893)	P	132	109 - 269				x					x						x	x	x		16
4. PALINURIDAE																						
12. Panulirus argus Latreille, 1804	C	12.208	40 - 140	x			x	x				x				x	x					1,28,44,54
13. P. laevicauda Latreille, 1817	C	280	42 - 130	x			x					x										44,51
5. SOLENOCERIDAE																						
14. Solenocera agassizii Faxon, 1893	P	1.565	139 - 152	x			x	x				x						x	x			52,60
6. PENEIDAE																						
15. Penaeus (F.) brasiliensis Latreille, 1817	C	2.438	52 - 203				x					x	x	x				x	x			26,62
16. P. (F.) notialis Perez Farfante, 1967	C	6.047	60 - 190	x			x	x				x	x	x			x	x	x			11,12,13,31,41,46,62
17. P. (F.) subtilis Perez Farfante, 1967	C						x					x							x			39
18. P. (L.) occidentalis Streets, 1871	P	93.834	75 - 225	x			x	x				x					x	x	x		x	5,25,29,41,49
19. P. (L.) schmitti Burkenroad, 1936	C	2.064	10 - 180	x			x	x			x	x					x	x	x	x		13,26,41,46,58
20. Trachypenaeus byrdi Burkenroad, 1934	P	1.785	100 - 200	x			x					x				x	x	x			x	11,25,59
21. Xiphopenaeus riveti Bouvier, 1907	P	3.166	40 - 150	x			x					x				x	x	x			x	14,25,34,35
7. CARCHARHINIDAE																						
22. Carcharhinus galapagensis (Snodgrass y Heller, 1905)	P	152	2880 - 3600				x					x	x									23
23. C. leucas (Valenciennes, 1839)	P	37	2880 - 3150				x					x	x									23

Tabla 1. Continuación...

| | | |

ESTRATEGIA REPRODUCTORA Y RECLUTAMIENTO EN RECURSOS DEMERSALES TROPICALES

Julio A. Baisre
Centro de Investigaciones Pesqueras, Ave. 1ra. y 26, Miramar, La Habana, Cuba

ABSTRACT: The species reviewed in this paper (fish and invertebrates) show a common reproductive strategy consisting in a directional movement to spawn far away of the adult population towards the edge of the shelf. In that direction, food is more scarce, larvae can be removed by ocean currents, but predation pressure is lower and environmental conditions more stable for the very delicates eggs and larvae. Tactics developed by each species are different and run from the short-distance and site-unselective movement exhibited by the most sedentary species to the spectacular mass migrations showed by the generalistic fishes which spawns in very particular sites and are synchronized with lunar phases. Coupled with this strategy, spawning all the rear round, perhaps intensified during spring and summer, also seems to be a common feature of tropical animals although one, two, or several spawning peaks are tactics employed by different species. This strategy may represent a successful accomodation to scarcity of food and low seasonality of tropical plankton instead of the postulated association with transport mechanisms favourable to larval retention and recruitment. Colonization of shallow coastal waters is carried out by an active swimming phase and postlarvae and juveniles of most the species grows in lagoons, mangrove areas or grass beds near to the coast. The importance of biological factors in the plankton community increase towards the open ocean while in demersal and benthic postlarvae the influence of physical factors becomes more important when approaching to the coast. A hypothesis is put forward that recruitment variations due to physical factors are higher in more coastal communities and biological factors (mainly competition) are responsible for the less abrupt variations ocurrying in coral reef species.

RESUMEN: Las especies aqui discutidas (peces e invertebrados) muestran una estrategia reproductiva común que consiste en un movimiento para desovar lejos de la población adulta en dirección al borde del talud. En esa dirección el alimento es mas escaso, las larvas pueden ser alejadas por las corrientes oceánicas pero la presión de los depredadores es menor y las condiciones ambientales, para fases tan delicadas, como los huevos y larvas son mas estables. Las tácticas desarrolladas por cada especie son diferentes y van desde los movimientos cortos poco selectivos exhibidos por las especies mas sedentarias hasta las espectaculares migraciones de desove que presentan las especies mas generalistas que desovan en sitios muy precisos y en sincronismo con las fases de la luna. Acoplada a esta estrategia, el desove durante todo el año quizás intensificado en la primavera y verano, también es una característica común aunque las especies pueden desplegar tácticas diferentes al presentar uno, dos o varios picos de desove al año. Se considera que esta estrategia puede representar una adaptación a la falta de alimento y poca variablidad estacional del plancton tropical en lugar de a mecanismos de transporte que favorezcan la retención de las larvas y el reclutamiento. La colonización de las aguas costeras es llevada a cabo por las fases nadadoras activas y las postlarvas y juveniles de la mayoría de las especies crecen en lagunas, manglares y bancos de hierbas próximos a la costa. La importancia de los factores biológicos en la comunidad planctónica se incrementa en dirección al oceáno, mientras que en las postlarvas demersales y bénticas la influencia de los factores físicos, son mayores en las comunidades mas costeras mientras que los llega a ser mas importante cuando nos acercamos a la costa. Se propone la hipótesis de que las variaciones en el reclutamiento, debidas a factores físicos, factores biológicos (principalmente competencia) son responsables de las variaciones menos pronunciadas que ocurren en las especies de arrecifes coralinos.

1. INTRODUCCION

El propósito del presente trabajo es revisar algunas ideas relacionadas con la estrategia reproductora y el reclutamiento en poblaciones demersales. Se ha tratado de identificar aquellos mecanismos o factores comunes que operan tanto en peces como en invertebrados y tanto en especies costeras como de arrecife.

Siguiendo las recomendaciones del Taller sobre el Programa Internacional de Reclutamiento (IREP) celebrado en Halifax (IOC, 1983), hemos tratado de hacer algunas inferencias sobre los mecanismos comunes que regulan el éxito reproductivo y tratado de identificar aquellos aspectos que pueden ser cruciales para la supervivencia de las fases larvales.

El autor quiere dejar constancia de que algunas de las ideas que se expresan, requieren de una argumentación más concienzuda, pero no quiso pasar por alto la oportunidad de discutirlas en el contexto de este Taller, con la intención de que las mismas pudieran ser analizadas criticamente.

2. AGRUPACIONES DE DESOVE Y DESOVE EN EL TALUD: TACTICAS O ESTRATEGIA

La formación de grandes agrupaciones de peces que migran espectacularmente para desovar en épocas precisas y sitios específicos, casi siempre localizados en el borde de la plataforma, ha sido bien argumentada para un número importante de peces demersales tropicales de diferentes regiones geográficas (Randall, 1961; Randall y Randall, 1963; Smith, 1972; Johannes, 1978; Olsen y La Place, 1979; Claro, 1981a y 1981b; Colin, 1982). Las especies involucradas son las más generalistas.

En otro número grande de especies más pequeñas, asociadas permanentemente a las zonas coralinas, existe una conducta reproductiva similar, aunque en este caso el desove se realiza usualmente en parejas o en pequeños grupos y los desplazamientos son menores (Lobel, 1978; Colin, 1982).

En los invertebrados, se conoce que las langostas del género Panulirus migran hacia el talud durante la época reproductora (Buesa, 1965) mientras que otras especies de invertebrados que habitan zonas más próximas a la costa también realizan movimientos reproductivos más restringidos, pero con el mismo componente direccional: hacia aguas más profundas y alejadas de la costa. Esta conducta reproductora ha sido documentada para los camarones peneidos (García y Le Reste, 1981) para la jaiba azul Callinectes sapidus (Truitt, 1939), para el cangrejo moro Menippe mercenaria (Porter, 1960), etc. En todas estas especies, los desplazamientos parecen ser menos organizados y más restringidos que en los peces además de que es probable que también exista una elección más oportunista de los sitios para el desove.

La reproducción de los peces pelágicos costeros sigue el mismo patrón general y se ha reportado que varias especies de clupeidos se alejan de la costa para desovar (Fuss et.al, 1968;Martínez y Houde, 1975 mientras que el ciclo larval de los Carángidae Costeros transcurre completamente en aguas oceánicas (Montolio, 1978)

A partir de las referencias anteriores se puede concluir que, aunque las tácticas reproductivas pueden variar en cuanto al nivel de organización y agregación de los reproductores, elección del sitio y la época para el desove, distancia de los recorridos, etc. se puede distinguir una estrategia general que consiste en reproducirse en aguas alejadas de aquellas que usualmente ocupa la población adulta y cuyo vector de dirección es hacia el borde de la plataforma. Contrario a esto, las fases postlarvales y juveniles se crían en áreas muy próximas a la costa (Fig.1).

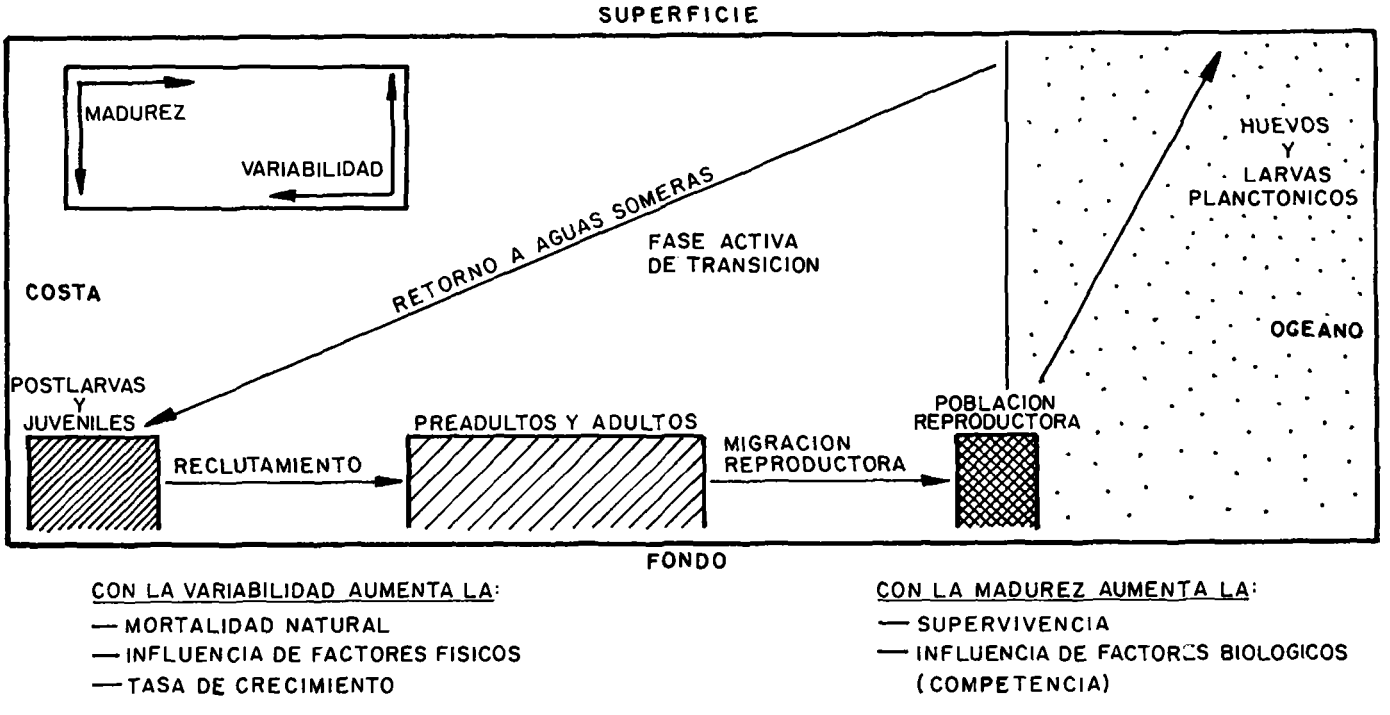


Fig. 1 Esquema de la estrategia reproductora de las especies demersales y de los movimientos durante las etapas del ciclo vital

El análisis de la literatura publicada revela, que esta estrategia es practicada tanto por las especies propias de los arrecifes coralinos muy influenciadas por el océano (Acanthuridae, Pomacanthidae, Scaridae, Labridae, Chaetodontidae, Mullidae, Serranidae) como por habitantes de las zonas estuarinas y costeras influenciadas por los aportes terrígenos (Mugilidae, Gerridae, Penaeus, Callinectes) pasando por aquellas que prefieren las zonas de Thalassia con parches coralinos (Lutjanidae, Carangidae, Haemulidae) e incluso por especies terrestres (cangrejos gecarcínidos) o de agua dulce (Anguilla) pero que poseen un abolengo marino.

Como ha señalado Baisre(1985), desde la costa y en dirección al océano abierto, se puede establecer un gradiente en que la madurez y estabilidad del ambiente aumentan mientras que disminuye tanto la cantidad de alimento como el número de depredadores, todo lo cual posee numerosas implicaciones ecológicas y pesqueras.

Al analizar la conducta reproductora de la mayor parte de las especies e invertebrados de importancia comercial, que poseen en su desarrollo larvas planctónicas (exceptuando los invertebrados sésiles y las especies migratorias), se puede pensar con toda lógica,que estos necesitan que sus fases inmaduras sean colocadas en un ambiente lo más apropiado posible en términos de supervivencia. Como la comunidad planctónica está sujeta a mayores variaciones que la bentónico-demersal y los factores físicos ejercen una influencia apreciable en las tasas de mortalidad natural, la supervivencia máxima estaría asegurada si se logra que los huevos y larvas nazcan en un ambiente relativamente estable, donde exista una menor probabilidad de encuentro con los depredadores, una mayor disponibilidad de alimento y menores posibilidades de ser trasladados por las corrientes hacia áreas inapropiadas.

Dada la imposibilidad de maximizar a un mismo tiempo todos estos factores, la elección de un ambiente más estable y con un número menor de depredadores, lleva implícito el incremento de las posibilidades de que las corrientes puedan arrastrar los huevos y larvas a lugares inapropiados o que las larvas lleguen a padecer de hambruna.

3. DOS ESTACIONES DE DESOVES VS DESOVES DURANTE EL AÑO

La creencia de que los animales marinos tropicales pueden desovar continuamente durante el año, ha sido reemplazada por las observaciones de varios autores (Munro et al., 1973; Johannes, 1978; Lobel, 1978; Nzioka, 1979) que han identificado distintos picos de reproducción en comunidades de peces tropicales. Como en estas regiones no existen las fluctuaciones estacionales características de las altas latitudes, los picos exhibidos por estas especies son difíciles de explicar (Lobel y Robinson, 1983).

Es por ello, que aunque se acepta que la estrategia reproductora en aguas frías consiste en desovar cuando existe una mayor disponibilidad de alimento (Cushing, 1972) los picos de desove de los mares tropicales se han asociado a diferentes factores ambientales que pueden favorecer el retorno de las larvas hasta las zonas de cría. De esta forma, mientras que algunos autores señalan que estos picos coinciden con las épocas de mayor calma y corrientes más débiles (Johannes, 1978; Munro, 1983) otros postulan relaciones con los monzones (Nzioka, 1979) y con los giros y remolinos que actuan en determinados meses (Lobel y Robinson, 1983).

Desafortunadamente, ninguna de estas hipótesis explica como es que puede producirse un retorno exitoso de las larvas de aquellas especies que desovan fuera de estas estaciones. En la actualidad, hay datos publicados que indican, al menos para el Caribe, que no pocas especies de importancia comercial pueden reproducirse unicamente fuera de las épocas pico de primavera (Marzo-Abril) y otoño (Septiembre-Octubre) reportadas por Munro et al., (1973). Se conoce, por ejemplo, que varias especies de Mugilidae y Serranidae (Alvarez-Lajonchere, 1978; Olsen y Laplace, 1979) son desovadores de invierno y algunos Lutjanidae se reproducen principalmente en pleno verano (Baez y Alvarez-Lajonchere, 1982; Claro, 1981b; Croker, 1962). Por otro, si bien la eclosión de los huevos de la langosta Panulirus argus tiene lugar en los meses de primavera (Sutcliffe, 1952; Davis, 1977), el retorno de los puerulii a las aguas someras se produce principalmente durante el invierno (Baisre, sin publicar). Otro grupo importante de peces demersales tropicales puede incluso desovar durante todo el año (Erdman, 1977; Boardman y Weiler, 1980).

El otro lado vulnerable de las hipótesis anteriores, es que tales picos poseen solamente un significado cualitativo, es decir, reflejan solamente los números de especies que desovan en determinadas épocas y no la cantidad de huevos que son desovados, y estas cifras no tienen necesariamente que ser coincidentes o estar correlacionadas.

Una hipótesis basada en la disponibilidad de alimento parece explicar, de manera satisfactoria, las variaciones observadas en las épocas de reproducción. Es bien conocido que el plancton de aguas tropicales es menos abundante que el de latitudes más frías y que los ciclos estacionales son menos marcados y se relacionan generalmente con los períodos de lluvia y seca (Wickstead, 1965; Raymont, 1963). En el Banco de Campeche, el desove masivo de Calamus proridens (Sparidae) coincide con la época de máxima producción de plancton (Dubovitsky, 1977).

Parece entonces más razonable, asumir que la estrategia reproductora de las comunidades tropicales se ha desarrollado como una adaptación a la disponibilidad de alimento y que las tácticas empleadas por las diferentes especies permiten un empleo más eficiente de los recursos disponibles y constituyen un alivio de la competencia. Al estudiar las características generales de la ictiofauna cubana Claro et. al, (1974) concluyen que el ordenamiento de los períodos de desove constituye una vía para la mejor utilización del alimento. La secuencia que se observa en los períodos de desove de 3 especies del género Lutjanus en aguas cubanas (Fig.2) parece ser una buena evidencia de como este ordenamiento puede representar una importante adaptación evolutiva en el caso de especies que poseen gran afinidad y pueden competir al utilizar recursos similares.

De ser válida esta hipótesis, no existirían diferencias esenciales entre las estrategias reproductivas de especies demersales tropicales y templadas y probablemente el incremento de la actividad reproductora en la primavera y verano, reportado para aguas tropicales, también se corresponda con el pico de producción del plancton, determinado en esta región por el inicio de la temporada de lluvias.

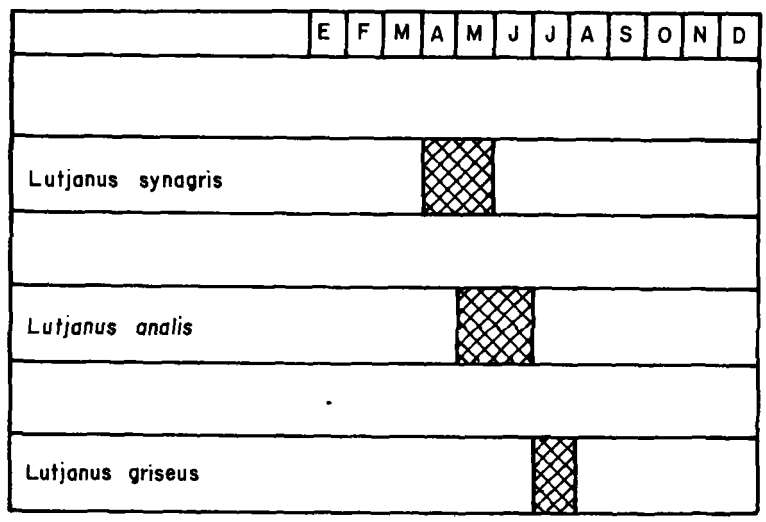


Fig. 2 Picos reproductivos de 3 especies comerciales de la plataforma cubana de la familia Lutjanidae.

4. FACTORES QUE INFLUYEN EN LA MORTALIDAD LARVAL

4.1 Hambre

Practicamente no existen informaciones sobre la alimentación de larvas de peces e invertebrados de regiones tropicales y aunque recientemente se ha postulado que el hambre no es una causa principal de mortalidad larval en peces de zonas templadas (Sissenwine, 1984), la escasez de alimento en mares tropicales y particularmente en la zona oceánica, pudiera hacernos pensar que en estas regiones la mortalidad por hambre se convierta en un factor limitante del reclutamiento. No obstante, hemos argumentado, que la estrategia de reproducirse todo el año, debe propiciar un mejor aprovechamiento de los recursos alimentarios y aliviar la competencia por el alimento.

Por otra parte, en especies que como las langostas tienen un prolongado ciclo larval (Lewis, 1951; Chittleborough y Thomas, 1969), la evolución no parece haber invertido en el perfeccionamiento de las estructuras y apéndices para la captura del alimento y este es uno de los factores que probablemente explica la persimonia en su desarrollo. En general, parece existir una estrecha correspondencia entre los ciclos larvales prolongados y la vida en el medio oceánico y uno está tentado de especular que algunas especies han evolucionado paralelamente con la falta de alimento a través de la prolongación de su ciclo larval (e.g. Anguilla).

Pero además de la distribución en el tiempo, que permite una mejor utilización de los recursos, la dispersión adicional que sufren las larvas en el medio oceánico es otro factor que disminuye tanto la competencia por el alimento como la depredación a que pueden estar sometidas estas fases.

4.2 Depredación

En la actualidad, casi todos los autores coinciden en que la depredación es una de las causas principales de mortalidad larval y por consiguiente debe ser un importante factor de selección en la evolución de las conductas (tácticas) reproductoras.

En una revisión sobre los patrones de reclutamiento en peces tropicales de arrecife, Mc Farland (1982) ha señalado que una de sus características distintivas es la fuerte tendencia a que la reproducción se sincronice con las fases lunares y con horarios bastantes fijos, mientras que Johannes (1978) y Lobel (1078) han sugerido que esta complejidad reproductiva asegura que los huevos sean liberados cuando las corrientes de marea los alejan de sus depredadores.

Por otra parte, Hobson y Chess (1978) discutieron el alto valor adaptativo, que tiene para los peces de arrecife, el desove a la caída de la tarde o en las primeras horas de la noche, cuando los huevos tienen el máximo de tiempo para dispersarse, debido a que resultan practicamente invisibles para sus depredadores. Estos autores encontraron que mientras que los huevos de peces eran un alimento principal de los planctófagos diurnos, su papel en la dieta de los planctófagos nocturnos fue insignificante a pesar de que su número aumentó en más de 7 veces.

Es decir, que tanto el sincronismo con las fases lunares, como el desove nocturno y la elevada transparencia de los huevos y larvas, que son atributos comunes a un gran número de especies, parecen haber tenido un gran significado evolutivo al contribuir de manera importante a la supervivencia de estas fases.

Aunque la táctica practicada por algunos peces de desovar en una misma localidad de forma permanente (Colin, 1978) pudiera también reducir la competencia, el hecho de que algunas de estas áreas sean utilizadas por un buen número de especies (Johannes, 1978) puede ser interpretado como que tales sitios son más favorables para la dispersión de los huevos recién desovados o para el retorno exitoso de las postlarvas una vez que culmina el período larval.

4.3 Traslado por las corrientes

Quizás el aspecto más discutido en torno al desarrollo de las larvas de muchas especies en el ambiente oceánico, es la posibilidad de que estas fases sean alejadas de la costa y trasladadas hacia otras localidades o hacia zonas desfavorables. Para esta discusión nos vamos a referir al ciclo de vida de la langosta pues lo prolongado de la fase larval, unido a las dificultades natatorias de las filosomas hacen a estas larvas mucho más vulnerables que ninguna otra.

Si consideramos por ejemplo, la abundancia de sus poblaciones, el nivel de explotación a que están sometida la langosta Panulirus argus en el área del Caribe y la relativa estabilidad de las capturas de esta especie, tenemos que convenir que la mortalidad durante la fase larval no parece ser un factor limitante. Según Chittleborough y Thomas (1962) las fluctuaciones en la abundancia anual de puerulii de Panulirus cygnus en Australia es el resultado de la acción de factores independientes de la densidad, tales como las corrientes que operan sobre la fase planctónica. Años después, se señaló que la disponibilidad de larvas que entran a las aguas neríticas no parece ser

un factor limitante y que una vez que los puerilii penetran hasta las zonas de cría, los factores dependientes de la densidad llegan a limitar el nivel de reclutamiento (Chittleborough, 1970). Según Morgan et al. (1982) estos factores pueden influir en la curva de stock-reclutamiento haciendo más asintótica esta relación (Harris, 1975).

Otro aspecto que se ha tenido poco en cuenta al examinar la dispersión y el retorno de las fases larvales es la existencia de una fase nadadora que conecta las larvas planctónicas con las postlarvas bénticas o demersales, la cual podría jugar un papel mucho más activo la colonización de las áreas costeras que lo que se ha pensado hasta ahora.

5. DISCUSION

Teniendo en cuenta que la comunidad planctónica está sujeta a mayores fluctuaciones que las bénticas y demersales, se hace necesario que el desove o el nacimiento de las larvas ocurra en un ambiente más estable, con el menor número posible de depredadores y donde las posibilidades de dilución, sean máximas. Esto es posible, cada vez en mayor grado, en la medida que nos alejamos de la costa hacia el océano abierto y esta ha sido la elección que ha perdurado a lo largo de la evolución: reproducirse en un ambiente ecologicamente más maduro que el que frecuenta la especie adulta.

La práctica de una estrategia reproductiva general de desovar o eclosionar sus larvas en ambientes más maduros tiene multitud de variantes o tácticas ensayadas a lo largo de la evolución y cada una de ellas comporta un costo energético diferente, posee diferentes valores de supervivencia y ha representado multitud de tipos de éxitos evolutivos.

El producir huevos o larvas planctónicas conlleva sus dificultades; además de la energía empleada en la búsqueda del alimento o en evitar la acción de los depredadores estas fases también tienen que gastar una cantidad adicional para mantenerse a flote y para no ser arrastradas lejos de sus lugares de origen, de ahí que en el proceso evolutivo hayan sido favorecidas todas aquellas estructuras que aumenten la flotabilidad y la transparencia las que tienden a eludir y disuadir a los depredadores así como aquellos patrones de conducta que como las distribuciones en "manchas" o "constelaciones" permiten disminuir la acción de estos, reducen la dispersión y contribuyen a la localización y utilización de las "manchas" de alimento a un costo energético más reducido.

En las fases más avanzadas los cambios morfológicos que posibiliten una mejor natación (pleopódos, en las larvas de crustáceos, aumento de la capacidad natatoria en larvas de peces, etc.) y el desarrollo del mecanismo de orientación junto con la posibilidad de posponer la metamorfosis deben ser las adaptaciones más favorecidas por la selección.

Con respecto al reclutamiento se puede volver a tomar como referencia el gradiente desde la costa al océano a que hicimos alusión. Para las larvas planctónicas, la influencia de los factores biológicos crece en dirección al océano (aumenta la competencia por el alimento y disminuye la depredación) mientras que para las postlarvas que habitan las zonas más costeras, los factores físicos (lluvia,

contaminación) pueden llegar a ser decisivos. No sería erróneo pensar, que la variabilidad del reclutamiento se ordena sobre este mismo gradiente y que aquellas poblaciones muy costeras que no pueden "exportar" sus larvas hacia el océano (camarones Penaeidos, clupeidos, etc.) experimentan mayores fluctuaciones que aquellas que están más alejadas o están aptas para realizar migraciones con el propósito de exportar sus larvas hacia afuera (peces oportunistas, Panulirus argus).

6. REFERENCIAS

Alvarez-Lajonchere, L. (1978) La pesca de lisas (Pisces: Mugilidae) en Cuba. Univ. Hab. Cuba. Invest. Mar. 8,35:15pp.

Báez, M. & Alvarez-Lajonchere L. (1982) Reproducción del caballerote, Lutjanus griseus (Linnaeus) en Tunas de Zaza, Cuba. Rev. Invest. Mar. 3:43-86.

Baisre, J.A. (1985) Los complejos ecológicos de pesca: definición e importancia en la administración de las pesquerías cubanas. FAO Fish. Rep., 327 (Suppl.): 251-272

Boardman, C. & Weiler D. (1980) Aspects of the life history of three deep water snappers around Puerto Rico. Proc. Gulf. Caribb. Fish. Inst., 32:158-172

Buesa, R.J. (1965) Biología de la langosta, Panulirus argus (Latreille, 1804. Crustacea, Decapoda, Reptantia) en Cuba. Inst. Nac. Pesca, Cuba. 230 pp.

Chittleborough, R.G. & L.R. Thomas (1969) Larval ecology of the western Australian marine crayfish, with notes upon other panulirid larvae from the eastern Indian Ocean. Aust. J.mar. Freshwat. Res., 20: 199-223

Chittleborough, R.G. (1970) Studies on recruitment in the western Australian rock lobster Panulirus longipes cygnus George density and natural mortality of juveniles. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 21:131-148

Claro, R. (1981a) Ecología y ciclo de vida de la biajaiba, Lutjanus synagris (Linnaeus), en la plataforma cubana. II. Biología pesquera. Acad. Cienc. Cuba. Inst. Oceanol. Inf. Ciént. Tec., 177:53 pp.

Claro, R. (1981b) Ecología y ciclo de vida del pargo criollo Lutjanus analis (Cuvier) en la plataforma cubana. Ibid., 186: 83 pp.

Claro, R. D.V. Radakov, Y.S. Reshetnikov & A. Silva (1974) Algunas características de la ictiofauna de la plataforma cubana. Acad. Cienc. Cuba. Inst. Oceanol. Ser. Oceanol., 20: 10 pp.

Colin, P.L. (1978) Daily and summer-winter variation in mass spawning of the striped of the striped parrot fish, Scarus croicencis. Fish. Bull., 76:117-124.

Colin, P.L. (1982) Aspects of the spawning of Western Atlantic reef fishes. In the biological bases for reef fishery management, editors G.R. Huntsman, W.R. Nicholson and W.W.Fox, NOAA Tech. Memo. NMFS SEFC-80:69-78.

Croker, R.A. (1962) Growth and food of the gray snapper, Lutjanus griseus in Everglades National Park. Trans. Amer. Fish. Soc., 91: 379-383

Cushing, D.H. (1972) The production cycle and the nuumber of marine fishes Symp. Zool. Soc. London, 29: 213-232.

Davis, G.E. (1977) Effects of recreational harvest on a spiny lobster, Panulirus argus, population. Bull. Mar. Sci., 27:223-276

Dubovitsky, S.A. (1977) Distribution, migrations and some biological features of littlehead porgy (Calamus proridens, Jordan and Gilbert, 1884) Family Sparidae, of the Gulf of Mexico. FAO Fish. Rep., 200: 123-143.

Erdman, D.S. (1977) Spawning patterns of fishes from the northeast Caribbean. FAO Fish. Rep., 200:145-170

Fuss, C.M. Kelly J.A. & Prest. K.W., (1969) Gulf thread herring: aspects of the developing fishery and biological research. Proc. Gulf. Cariib. Inst., 21:115-125

Garcia, S. Le Reste L. (1981) Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stock. FAO Fish. Tech. Pap., 203:213 pp.

Harris, J.G.K. (1975) The effect of density-dependent mortality on the shape of the stock and recruitment curve. J. Cons., 36:144-149.

Hobson, E.S. & J.R. Chess (1978) Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak atoll, Marshall Islands. Fish. Bull., 76:133-153.

IOC (1983) Workshop on the IREP Component of the IOC Programme on Ocean Science in relation to Living Resources (OSLR). Halifax, N. Scotia, 26-30 Sept. 1983 IOC Workshop Rep., 33: 15 pp.

Johannes, R.E. (1978) Reproductive strategies of coastal marine fishes in the Tropics. Env. Biol. Fish., 3:65-84

Lewis, J.B. (1951) The phyllosoma larvae of the spiny lobster Panulirus argus (Latreille). Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb., 1:89-103.

Lobel, P.S. (1978) Diel, Lunar and Seasonal Periodicity in the Reproductive Behavior of the Pomacanthid Fish, Centropyge potteri and Some Other Reef Fishes in Hawaii. Pacific Sci., 32:193-207

Lobel, P.S. & A.R. Robinson, (1983). Reef fishes at sea: ocean currents and the advection of larvae. In the Ecology of Deep and Shallow Coral Reefs editor M.L. Reaka, NOAA'S Undersea Res. Prog., 1:29-38.

Martínez,S. & Houde E. D. (1975) Fecundity, sexual maturation, and spawning of scaled sardine (Harengula jaguana Poey). Bull. Mar. Sci., 25:35-45

Mc. Farland, W.N. (1982) Recruitment pattern in tropical reef fishes. In the biological bases for reef fishery management, editors G.R. Huntsman, Nicholson W.R. and Fox W.W. NOAA Tech. Memo NMFS SEFC-80:83-91

Montolio, M. (1978) Algunos aspectos sobre el desove y las concentraciones larvarias de las especies de la familia Carangidae en el Mar Caribe. Rev. Cub. Invest. Pesq., 3 (3):29-49.

Morgan, G.R., Phillips B.F. & Holl L.M. (1982) Stock and recruitment relationships in Panulirus cygnus, the commercial rock (spiny) lobster of Western Australia. Fish. Bull., 80:475-486.

Munro, J.L. (1983) Some Advances and Development in Coral Reef Fisheries Research: 1973-1982. Proc. Gulf. Caribb. Fish. Inst., 35:161-178.

Munro, J.L., V.E.Gaut, R.Thompson & P.H.Reeson, 1973. The spawning season of Caribbean reef fishes. J.Fish. Biol., 5: 69-84

Nzioka, R.M. (1979) Observations on the spawning seasons of East African reef fishes J.Fish. Biol., 14:329-342

Olsen, D.A. & La Place, J.A. (1979) A study of a Virgin Islands grouper fishery based on a breeding aggregation. Proc. Gulf. Caribb. Fish. Inst., 31:130-144

Porter, H.J. (1960) Zoeal stages of the stone crab, Menippe mercenaria Say. Chesapeake Sci., 1:168-177.

Randall, J.E. (1961) Observations on the spawning of surgeon fishes (Acanthuridae) in the Society Islands. Copeia 1961:237-238.

Randall. J.E. & Randall H.A. (1963) The spawning and early development of the Atlantic parrot fish, Saparisoma rubripinne, with notes on other scarid and labrid fishes Zoologica, 48:49-60.

Raymont, J.E.G. (1963) Plankton and productivity in the oceans. Pergamon Press, Oxford 660 pp.

Sissenwine, M.P. (1984) Why do fish populations vary? NAFO SCR Doc. 84/VI/58:31 pp.

Smith, C.L. (1972) A spawning aggregation of Nassau groyper Epinephelus striatus (Bloch.) Trans. Amer. Fish. Soc., 101:257-261.

Sutcliffe, W.H. (1952) Some observations of the breeding and migration of the Bermuda lobster, Panulirus argus. Proc. Gulf. Caribb. Fish. Inst., 4:64-69

Truitt, R.V. (1939) Our water resources and their conservation. Maryland Conservation Department. 103 pp.

Wickstead, J.H. (1965) An introduction to the sudy of tropical plankton. Hutchinson Tropical Monographs, London 160 pp.

RECLUTAMIENTO DE PECES COSTEROS DEMERSALES DE IMPORTANCIA COMERCIAL EN COSTA RICA : ESTUDIOS PRELIMINARES

Jorge A. Campos
Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CICMAR)

ABSTRACT : Costa Rica fishery production has decreased substancially since 1979 and urgent actions are needed to stabilize this trend. Among is the regulation of pre-recruitment mortality of commercially important fishes imposed by bottom trawling. This problem is discussed briefly, based on data obtained through experimental and commercial fishing. An estimation of the economic loss caused by growth over -fishing of two species is provided. Artificial reef construction is shallow waters for stock rebuilding purposes through enhanced recruitment is discussed.

RESUMEN : El rendimiento de los recursos pesqueros de Costa Rica ha experimentado una disminución considerable desde 1979. Existe conciencia de opinión en que se requieren acciones inmediatas para estabilizar la situación. Una de ellas esta relacionada con la regulación de la pesca de pre-reclutas de peces de importancia comercial por barcos de arrastre. Este problema se discute brevemente, con base de datos obtenidos de pesca experimental y comercial. Asimismo, para algunas especies se realiza una estimación del beneficio económico no percibido debido a la sobrepesca. Se trata también sobre la construcción de arrecifes artificiales en zonas de aguas someras para la revitalización de los "stocks" de peces comerciales y su potencial para mejorar el reclutamiento.

1. INTRODUCCION

Costa Rica alcanzó una producción pesquera de 16593 toneladas métricas en 1984. Según estimaciones de FAO (1984) la máxima producción sostenible para las aguas del país es del orden de las 25000 toneladas métricas, considerando reducciones en las pérdidas por el mal manejo del producto y la explotación de los recursos potenciales. Esto indica que podría aumentarse la producción anual en un 34% si se da un aprovechamiento óptimo e integral de los recursos pesqueros. Los datos de FAO se basan en aproximaciones por lo que no se pueden considerar como absolutos; sirven, sin embargo, para indicar que el potencial para expansión de la actividad pesquera en Costa Rica es limitado y que cualquier aumento en producción en el futuro es de esperar que sea modesto.

Además de considerar la producción total que podría alcanzar el país es importante estudiar su comportamiento temporal. La Figura 1 resume la información sobre la producción pesquera de Costa Rica durante el último decenio. Hasta 1979 se observa un patrón de crecimiento acelerado de la pesquería. Esto se debió a mejoras tecnológicas de las flotas, a la introducción de artes de pesca nuevos y más efectivos como las redes agalleras, a un aumento por el esfuerzo por expansión en el número de embarcaciones y, la búsqueda de recursos en áreas no tradicionales de pesca a lo largo del litoral Pacífico. A partir de 1979 se da la situación inversa como se evidencia en la Figura 1. Esta drástica baja determinó que la producción llegara a niveles similares a los alcanzados a principios de la decada de los setenta. Es difícil establecer con certeza las razones de esta baja, aunque parece que se debió a un crecimiento acelerado de la pesquería, pues se dio un aumento de un 60% en el número de embarcaciones artesanales a partir de 1981 y hasta el presente. Es conveniente resaltar que este esfuerzo se concentra sobre las "aguas artesanales" (Kesteven, 1975) que son zonas de aguas someras donde los recursos son muy diversos, poco abundantes y fácilmente accesibles pero, por las mismas razones, muy propensos a mermar su abundancia ante una situación de sobrepesca.

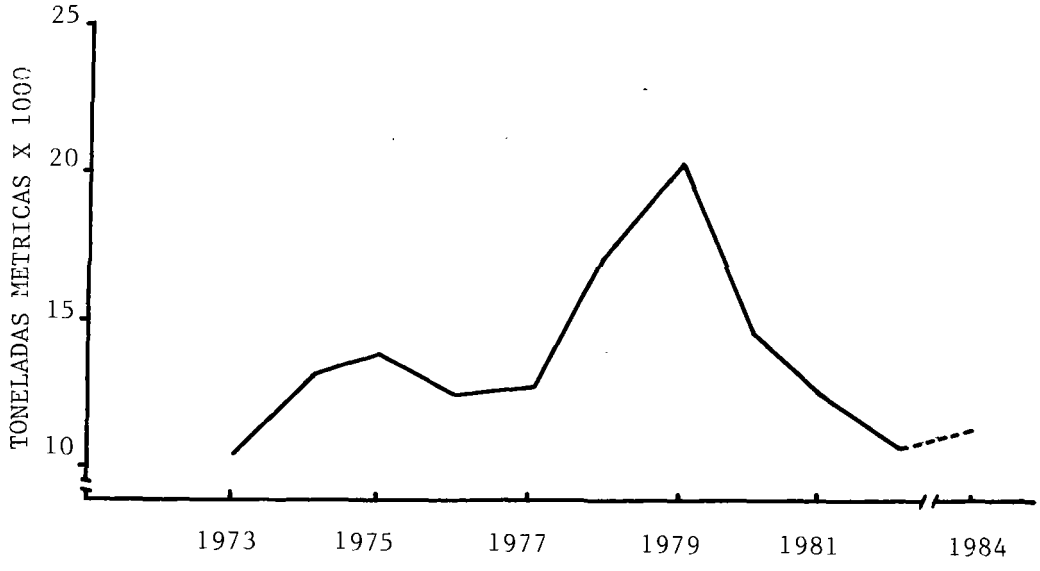


Fig. 1. Capturas nominales de productos pesqueros de Costa Rica de 1973 a 1974. Tomados de Yearbook of Fishery Statistics 1982, FAO y ampliado con MAG 1985.

2. RESULTADOS Y DISCUSION

Es claro que la pesca en Costa Rica se encuentra en una etapa crítica de su desarrollo y que además faltan criterios adecuados para ordenar la explotación de los recursos. Uno de estos es la protección de las áreas de reproducción y crianza de los juveniles que se uniran a las poblaciones adultas que se explotan comercialmente.

Este aspecto ha sido estudiado analizando la composición de la fauna descartada por los barcos de arrastre que generalmente pescan en las mismas aguas artesanales donde labora la flota artesanal. Así, se determinó que la fauna descartada no sólo representa una pérdida real en el momento que se bota al mar sino que por su constitución representa una pérdida potencial en biomasa. Tal es el caso de gran cantidad de peces comerciales de escasa talla (pre-reclutas) que se capturan y se desechan sin dejarlos crecer hasta unatalla en que son de importancia comercial. La Figura 2 muestra la talla a la primera captura de algunas especies desembarcadas por la flota artesanal que utilizan cuerdas y redes agalleras y, por la flota camaronera que utiliza redes de arrastre. En un 90% de las especies, la talla es considerablemente menor cuando se pesca con arrastre. Mas importante aún, muchos de estos peces son capturados antes de alcanzar su madurez sexual (Figura 3). Esto indica que se han capturado peces juveníles que no se han reclutado a los stocks comerciales y que no se han reproducido.

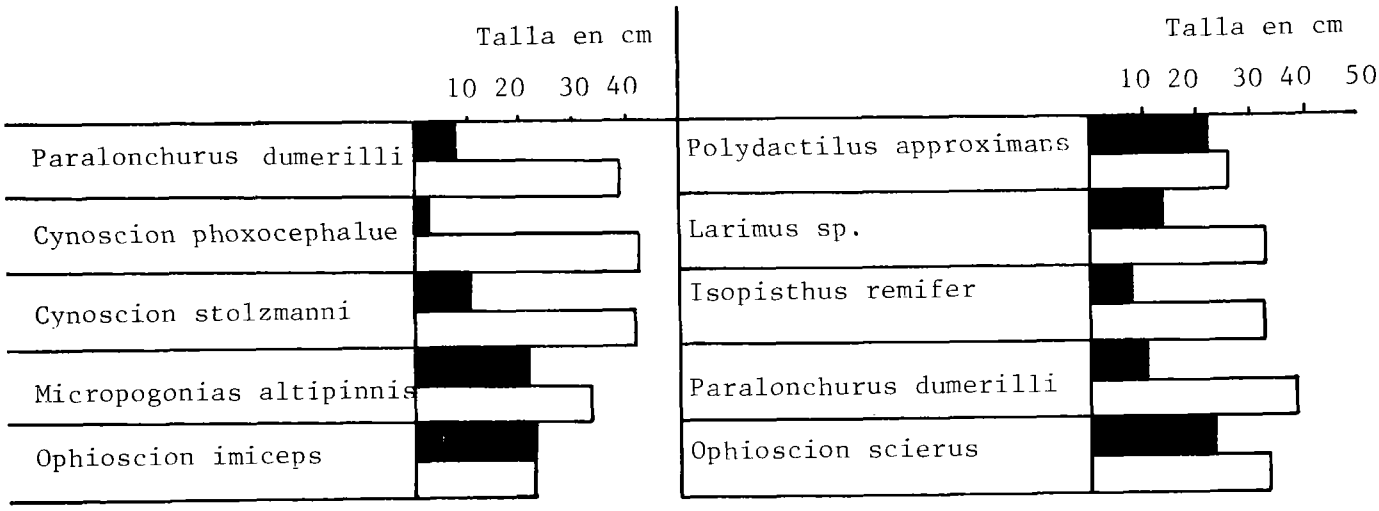


Fig. 2. Talla mínima a la primera captura de 10 especies de peces de importancia comercial desembarcados por las flotas pesqueras artesanales, comparada con la talla mínima a la primera captura de espqcies pescadas con redes de arrastre.
Flota artesanal ☐ Arrastreros ■

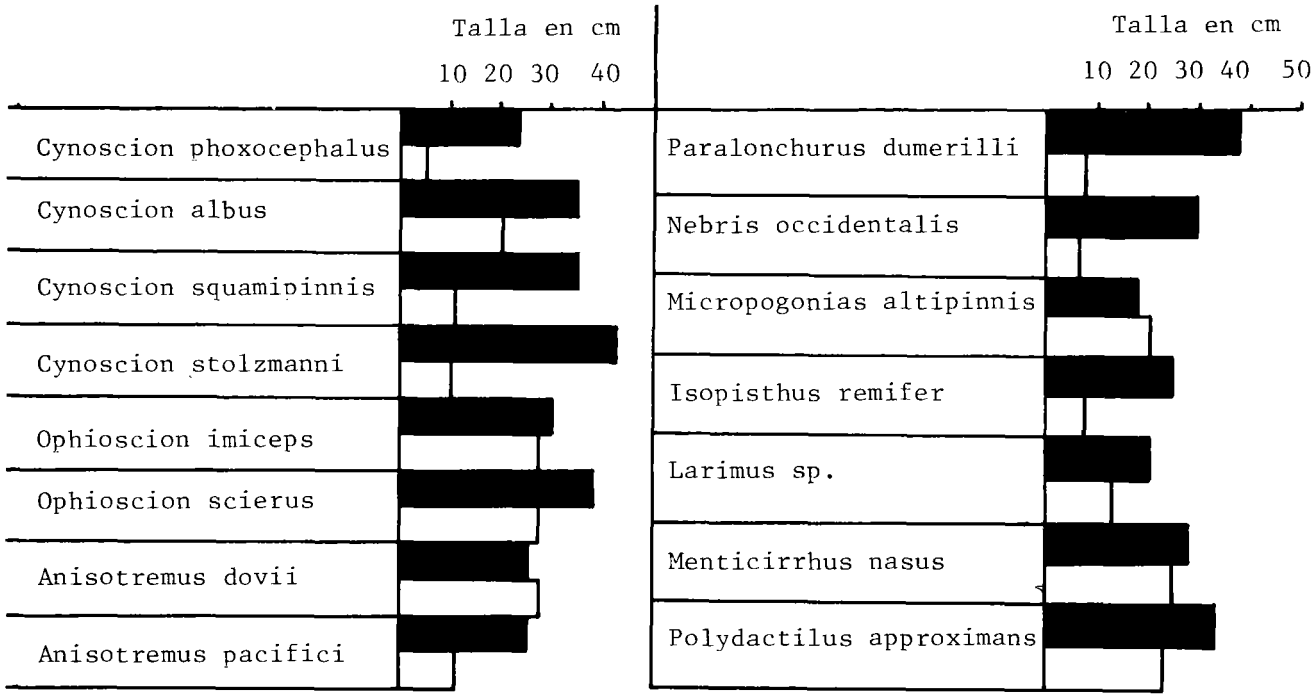


Fig. 3. Talla a la primera madurez sexual ■ y talla a la primera captura □ de 15 especies que se capturan comercialmente en la parte externa del Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Con escasa información disponible es difícil establecer con certeza el efecto que esta sobrepesca de juveniles puede tener sobre el sistema. Sin embargo, se puede inferir que si se limita la reproducción, que es la energía que mantiene estable a una población en el tiempo, y a esto se suma un esfuerzo excesivo sobre los stocks bajo explotación, la probabilidad de un colapso en la pesquería debe considerarse como una posición real a corto plazo.

La pérdida de biomasa que se genera al capturar peces antes de que hayan alcanzado una talla comercial es otro aspecto importante a considerar. A modo de ejemplo en forma preliminar se pueden utilizar las siguientes especies : Cynoscion phoxocephalus (corvina picuda) y C. stolzmanni (corvina coliamarilla).

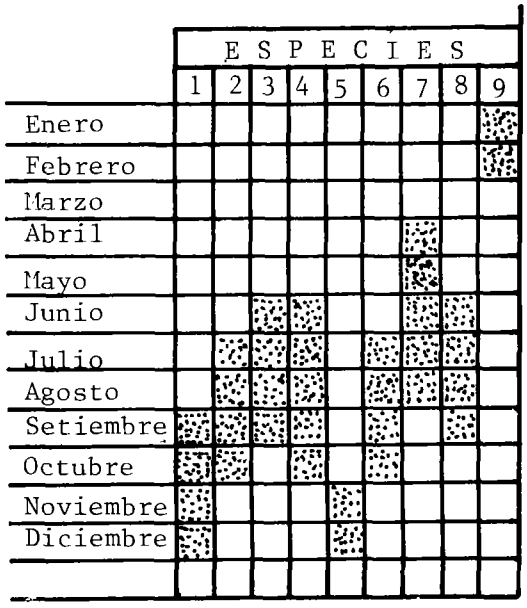
En un periodo de 12 meses de estudio la flota camaronera descartó 16036 Kg de estas dos especies con una talla promedio inferior a los 25 cm. El peso promedio de un individuo de 15 cm es de 335 gr, lo que dividido por 16036 Kg da un total de 45172 peces inmaduros descartados. Los desembarques de estas especies se ubican en la categoría comercial de primera grande si el pez supera los 2.3 Kg y en la primera pequeña si es inferior a ese peso. Utilizando 2.3 Kg como peso promedio se cálculo el peso potencial que pudieron alcanzar los peces descartados en 103895 Kg. El precio promedio entre la primera grande y primera pequeña pagado al pescador en el muelle en 1984, fué de ¢ 38 ($0.76 U.S.) con lo que se llega a una cifra de ¢ 3.948,010 ($78.960 U.S.) que pudo percibirse como retribución económica por la venta del producto. Esto representa un 18% del ingreso total promedio del desembarque de pescado de primera en 1984.

Como puede apreciarse, el impacto de la sobrepesca de pre-reclutas (juveníles) es considerable. Debe mantenerse presente que estas cifras no son absolutas. Si los peces juveniles no se capturaran, es seguro que un porcentaje moriría por causas naturales antes de llegar a adultos por lo que no todos se integrarían a los stocks comerciales. Por otra parte, en este análisis se consideraron sólo dos especies. Si se incluyeran todas aquellas de importancia comercial que se capturaran como pre-reclutas, la estimación de su valor sería bastante superior a la cifra antes ofrecida. Asimismo, no se consideró en este análisis que el valor de los productos pesqueros colocados en los mercados nacionales aumenta hasta en un 250% del valor que tienen en el muelle al ser desembarcados (IICE, 1981).

Existen muchos otros parámetros que conviene considerar para refinar esta estimación de la pérdida económica por la pesca de pre-reclutas. Sin embargo, independientemente de su valor real, el análisis presentado indica que existe un problema de gran magnitud cuyos efectos se pueden predecir no sólo en el campo biológico sino en el económico.

Con el análisis y comentarios presentados se pretende reforzar la idea de que la explotación de los recursos pesqueros no sólo implica explotación -entendiéndose como pesca- sino más bien un aprovechamiento óptimo de los recursos explotados por ejemplo evitando pérdidas por fallas en las estrategias de manejo del recurso. Esto es especialmente importante en un país como Costa Rica donde se cree que muchos de los recursos pesqueros explotados se encuentran en su máximo nivel de rendimiento o sobre él. Se han considerado dos alternativas para buscar solución al problema de la pesca de pre-reclutas. La estrategia mas simple consiste en vedar geográfica o estacionalmente aquellas areas donde se sepa que se da crecimiento de juveníles de especies de peces de importancia comercial. En forma preliminar se han llevado a cabo análisis de tallas de peces utilizando el programa ELEFAN II (Pauly et al., 1981) para identificar posibles épocas de reclutamiento. La Figura 4 ilustra el resultado obtenido con 9 especies. La distribución por meses y especies permite buscar épocas donde una veda temporal beneficie al mayor número. El criterio para decidir cuales especies deben protegerse debe basarse en la biología de cada una como es su suceptibilidad a la presión de pesca y a alteraciones del medio ocasionadas por el hombre (Campos et al., 1984).

Otra opción considera la recuperación de las poblaciones afectadas. Esto se ha investigado puesto que el problema de la pesca de pre-reclutas es muy complejo y para solucionarlo se requiere de acciones políticas y de carácter económico. Además, la posibilidad de lograr a corto plazo una regulación más efectiva del esfuerzo pesquero de arrastre o de modificar la abertura de las mallas es remota. Con estas consideraciones en mente se busco una solución biológica al problema, no relacionada con el manejo de la pesquería per-se, que permitiera una recuperación del sistema ecológico severamente afectado por la pesca.



1- Peprilus snydery
2- Selene brevoortii
3- Diapterus peruvianus
4- Brotula clarkae
5- Polydactilus approximans
6- Lutjanus guttatus
7- Cynoscion phoxocephalus
8- Cynoscion stolsmanni
9- Micropogonias altipinnis

Fig. 4. Epocas de reclutamiento de 9 especies de peces capturados por la flota pesquera artesanal del Pacífico de Costa Rica.

Los arrecifes artificiales se utilizan extensivamente como refugios para fauna o para aumentar la productividad de peces. Durante dos años se construyó y se dió seguimiento mensual a un arrecife artificial (a.a) con un aproximado de 4000 llantas (Campos y Guzman, 1986). El estudio de la talla de las especies y el estado del desarrollo gonadal indicó que un 75% de los peces estaban inamduros. Esta información sumada a la de nuestras observaciones submarinas indican que la mayoría de los individuos de especies como Lutjanus guttatus, L. argentiventris, Haemulon sucundderi y H. steindachneri no se han reclutado a las poblaciones comerciales del Golfo de Nicoya. Es por esta razón que creemos que a.a funge como una zona de crianza.

En un sistema tropical con una pesquería de especies múltiples como se da en aguas someras del Pacífico de Costa Rica, existe una gran diversidad de especies cuya sobrevivencia a nivel de pre-reclutas podría mejorarse construyendo arrecifes artificiales en áreas geográficas apropiadas. No se ha confirmado aunque el a.a favorezca el reclutamiento de las especies estudiadas. Sin embargo, si estas superan una etapa crucial de su desarrollo protegidas en el arrecife, la secuencia natural de eventos indica que se debería favorecer el reclutamiento en alguna medida.

Para lograr evaluar los diversos aspectos que rigen la dinámica del reclutamiento de poblaciones de peces en paises donde existen recursos limitados para la investigación, es preciso convencer a quienes toman decisiones , acerca del impacto económico que un adecuado reclutamiento puede tener sobre la industria pesquera.

De la misma forma, es importante dirigir estudios en más de una dirección en caso de que una estrategia no pueda ponerse en práctica. Una combinación de acciones que involucren al sector administrativo (legislación), al sector pesquero (pescador) y al sector científico (universidades, investigación) como la propuesta aquí, debería proveer un enfoque integral que permita estudiar en detalle aspectos concernientes al reclutamiento de peces costeros demersales.

Bajo esta línea de pensamiento, se planea incorporar la idea antes mencionada en los programas de evaluación de recursos y de diseño de estrategias de manejo a desarrollar por el CIMAR durante el próximo quinquenio.

3. REFERENCIAS

Campos, J., B. Burgos & C. Gamboa (1984) Effect shrimp trawling on the commercial ichthyofauna of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 32 (2) : 203 - 207.

Campos, J. & H. Guzmán (1986) An artificial reef for artisanal fisheries enhancement in Costa Rica. ICLARM Newsletter (aceptado para publicación).

FAO (1982) Yearbook of ishery statistics : catches and landings. Vol. 54 : 1984.

FAO (1984) Diagnóstico de la situación de la pesquería marítima : limitaciones y potenciales. Informe de la Misión FAO 2EE a Costa Rica.

IICE (1981) Perfil del Sector Pesquero Costarricense. Documento de trabajo No. 27 Instituto de Investigaciones en Ciencias Económicas, Universidad de Costa Rica.

Kesteven, G. L. (1975) Resources availability related to artisanal fisheries. Proceedings of the Seminar, Workshop on artisanal fisheries development and aquaculture in Central America and Panama. San José de Costa Rica, January 13 - 17.

Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG) (1985) Dirección General de Recursos Pesqueros y Agricultura. Sección de Estadística Pesquera. Estadística Pesquera 1983 - 1984, San José.

Pauly, D., N. David & J. Ingles (1981) ELEFAN II: User's instructions and program listing. Mimeo. ICLARM.

LAGOA DOS PATOS AS A NURSERY GROUND FOR SHORE FISHES OFF SOUTHERN BRAZIL

N. Labbish Chao
João P. Vieira
Luiz R. R. Barbieri
Departamento de Oceanografia, Universidade do Rio Grande
Caixa Postal 474, 96.200 Rio Grande, RS Brasil

ABSTRACT: A brief description of the fisheries in the Lagoa dos Patos and southern Brazilian coastal waters is given. The lagoon serves as a nursery ground for several major fishery resource species, notably, sciaenid fishes : *Micropogonias furnieri*, *Umbrina canosai*, *Cynoscion striatus*, *Macrodon ancylodon*, sea catfishes *Netuma* spp and mullet *Mugil platanus*. Their composition in the industrial trawl and artisanal fisheries are compared with those found in the estuarine fish community. The possible relationships among the recruitment patterns of the artisanal fishery and the estuarine fish community, and the reproductive seasons are discussed.

1. INTRODUCTION

Twenty years ago, McHugh (1966) reported that two-third by value of the U.S. commercial catch is composed of species that spend at least a part of their lives within land-bound estuaries. He also urged an "unusually detailed knowledge of ecology" on the complex life-histories of estuarine fishery resources as a basis for "effective scientific management." Long-term ecological studies of coastal ecosystems and their application to resource management have made great progress during the years (e. g. Livingston, 1984). The importance of estuaries as nurseries of many coastal fishery resources was well-documented in the recent literature (e. g. in Yáñez-Arancibia, 1985). Nevertheless, research on the fishery recruitment process has rarely included this part of life-history.

In this paper, we first compare the compositions of the fish landings of Rio Grande with that in the estuarine fish community of the Lagoa dos Patos (BELAP project, Chao et al. 1985). Then, we analyze the recruitment patterns of the resources exploited by the artisanal fishery, the estuarine part of their life histories and reproduction. We, finally, attempt to identify relationships among these patterns.

2. THE FISHERY AND THE DATA BASES

A hypothesis was made before selecting our data bases, that the estuarine fishery resources landed at Rio Grande utilized the Lagoa dos Patos and adjacent shore regions (Fig. 1) as the principal nursery ground during part of their life-histories.

2.1. The Fishery of Rio Grande

The marine fish landing at the port of Rio Grande (Fig. 1), including industrial trawl and artisanal fisheries, annually represented about 16-20 % of the 500,000 tons of total national marine fin-fish production during the late 70s, but was reduced to less than 10% of the 700-800,000 tons landed in the 80s. Among

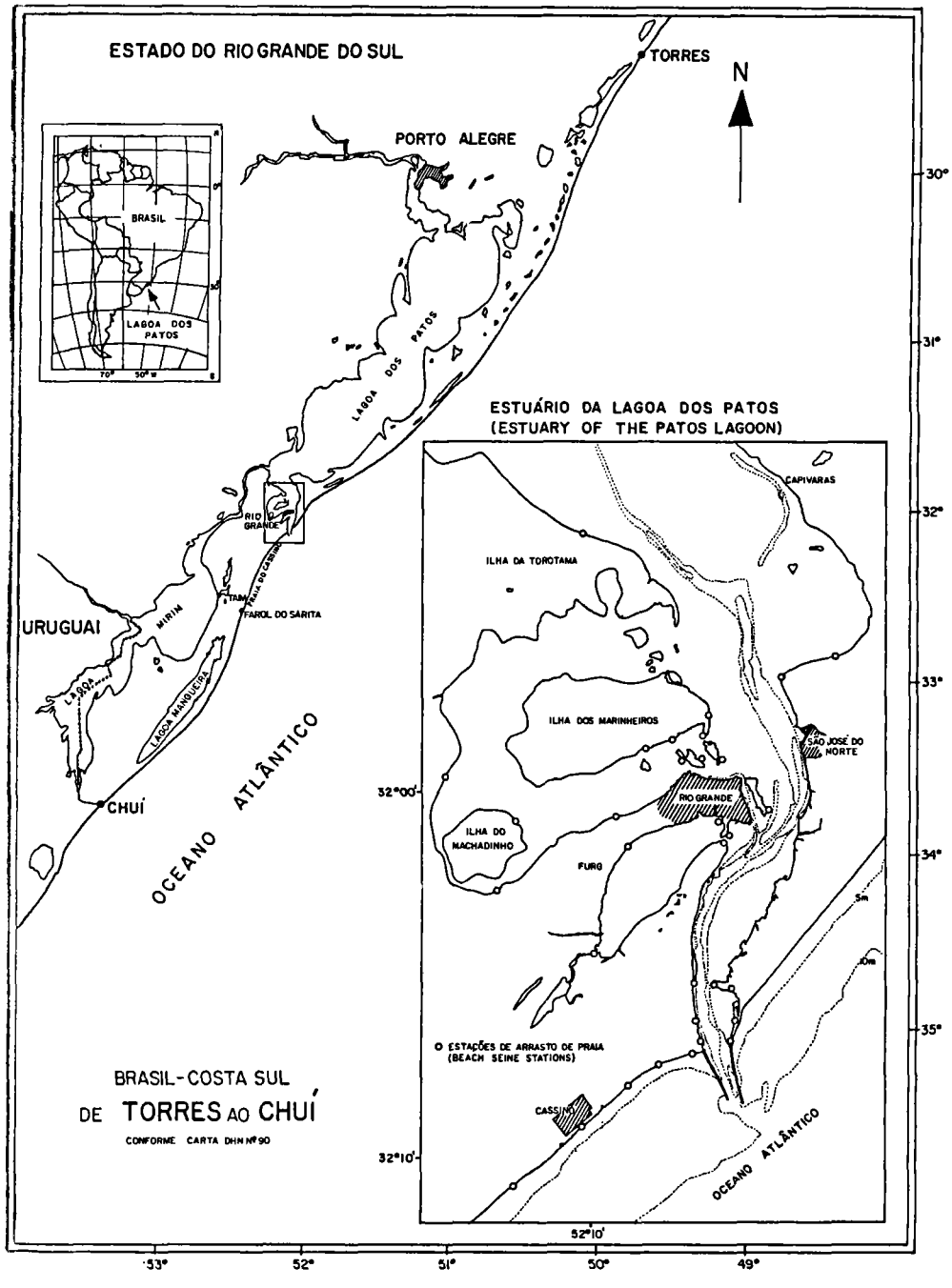


Figure 1. Coastal lagoon systems of the Lagoa dos Patos. The estuarine area (BELAP Project) is shown in the inset.

various social-economic reasons, the net reduction of industrial landings in Rio Grande (from over 70,000 to less than 35,000 tons), was mainly due to the prohibition of Brazilian trawlers to fish in the Uruguayan and Argentinian waters for hake (Merlucius hubbsi) in 1974, and eventually limits were set on importation in 1980. Since 1974, the Rio Grande based bottom trawlers (from 119 to 700 HP) have operated between 28 30′ to 33 41′S, mostly to the south of Rio Grande during the summer within 35m of depth and move to northern and deeper (70-100m) fishing grounds during the winter and spring (Haimovici & Vieira, in press). The artisanal fishery operating in the Lagoa dos Patos and shore regions uses diverse gears and exploits specific fishery resources seasonally (e. g. paenaeid shrimps in summer, mullet in fall), its annual fish landing varied between 15,620 and 25,889 tons from 1974 to 1983.

2.2. Fishery Statistics and Data Bases

Two sets of fishery statistics, the industrial trawl and artisan fishery landings of Rio Grande (SUDEPE, 1974 -1983), were used to determine the species compositions. A third data base came from an estuarine fish community survey study, with monthly bottom trawl and beach seine haul samples in the estuary of the Lagoa dos Patos and the adjacent coastal areas (BELAP Project, Chao et al. 1985). The mean Catch Per Unit of Effort (CPUE) in number and weight of the estuarine fishes were used to determine their relative abundance and ranks. Eight species were selected (Table 1) for this study; they all spend part of their life-histories in the estuary and were ranked among the ten most abundant in each data set, and thus defined as "estuarine fishery resources".

3. RESULTS AND DISCUSSION

Four sciaenid fishes, Umbrina canosai, Micropogonias furnieri, Cynoscion striatus and Macrodon ancylodon, were ranked highest and composed 75.3% of total industrial trawler landing at Rio Grande (Table 1). Other high ranking (R) teleosts, Pagrus pagrus (5), Merlucius hubbsi (6) Paralichthys spp. (8) and Urophycis brasiliensis (10), which amounted to 6.2 % total industrial landing and elasmobranchs, which amounted to 7.5 % (Haimovici & Vieira, in press), are not regular estuarine visitors. The artisanal fishery caught more M. furnieri, Netuma spp. and Mugil platanus, with 58.6 % of total landing. In the estuarine fish community, sciaenids and Netuma spp. contributed about 78 % by number and weight of total bottom trawl samples. Beach seine hauls caught few commercial fishes, juvenile Mugil platanus was most numerous (31% of total catch), the silverside Odontesthes bonariensis (7.4%) and M. furnieri (2.3%) were the only other fishery resources occurring in larger quantity. Small unexploited fishes, Xenomelaniris brasiliensis and Jenysia lineata amounted to more than 40 % by number and 50% by weight of total beach seine catch.

TABLE 1. Compositions of the major estuarine fishery resources in the commercial landings at Rio Grande and the estuarine fish community of the Lagoa dos Patos. Their relative abundance (%) and ranks (R.) in total industrial and artisanal catches from 1974 to 1983 are compared with those of the BELAP Project, the mean CPUE in number and weight of fishes caught per bottom trawl (T) and beach seine hauls (S) were calculated from samples made between December 1978 and December 1982.

	AVERAGE COMMERCIAL LANDINGS				ESTUARINE FISH COMMUNITY (BELAP PROJECT***)					
	INDUSTRIAL*		ARTISANAL**		CPUE			CPUE (in kg.)		
SPECIES	%	R.	%	R.	NUMBER	%	R.	WEIGHT	%	R.
1. Umbrina canosai	31.2	(1)	4.2	(5)	6.3	2.2	(T8)	0.002	<0.1	(T)
2. Micropogonias furnieri	18.8	(2)	35.6	(1)	116.6	40.4	(T1)	3.661	49.4	(T1)
					3.4	2.3	(S5)	0.013	6.8	(S5)
3. Cynoscion striatus	16.0	(3)	2.6	(6)	14.3	5.0	(T4)	0.016	0.2	(T)
4. Macrodon ancylodon	9.3	(4)	4.4	(4)	19.9	6.9	(T3)	0.115	1.5	(T)
5. Pogonias cromis	1.0	(7)	2.1	(7)	0.9	0.3	(T)	0.158	2.1	(T6)
					0.7	0.5	(S)	0.001	0.5	(S9)
6. Netuma spp.	0.6	(9)	14.0	(2)	68.4	23.7	(T2)	1.803	24.3	(T2)
7. Mugil platanus	0.4		9.0	(3)	46.5	31.0	(S1)	0.035	18.0	(S3)
8. Odontesthes bonariensis			0.6		11.1	7.4	(S4)	0.011	5.8	(S4)

MEAN ANNUAL FISH LANDINGS (1974 - 1983) , Rio Grande, RS, Brazil.

Industrial Fishery: 36,980.4 metric tons.
Artisanal Fishery: 20,864.3 metric tons.

BELAP PROJECT (1978-1982)***

	Bottom Trawl (CPUE)	Beach Seine (CPUE)
Total number of samples	698	1295
Total number of individuals	201688 (288.95)	194254 (150.00)
Total weight in kilograms	5169.599(7.406)	253.26 (0.196)

* Data extracted from Haimovici & Vieira (in press).

** Calculated from artisanal fishery landing statistics of SUDEPE (1974-1983), Rio Grande, RS, Brazil.

*** See Chao et al. (1985) for details on the BELAP Project and the estuarine fish community of the Lagoa dos Patos, RS, Brazil.

The cumulative percentage compositions of eight estuarine fishery resources presented a clear correlation between the artisanal fishery and estuarine trawl samples (Fig. 2). This indicates that the information obtained from the bottom trawl samples in the estuary of the Lagoa dos Patos may be used to predict the recruitment process of the artisanal fishery resources of the region, even the survey area (BELAP Project) only occupied a small portion of the entire artisanal fishing grounds (Fig. 1).

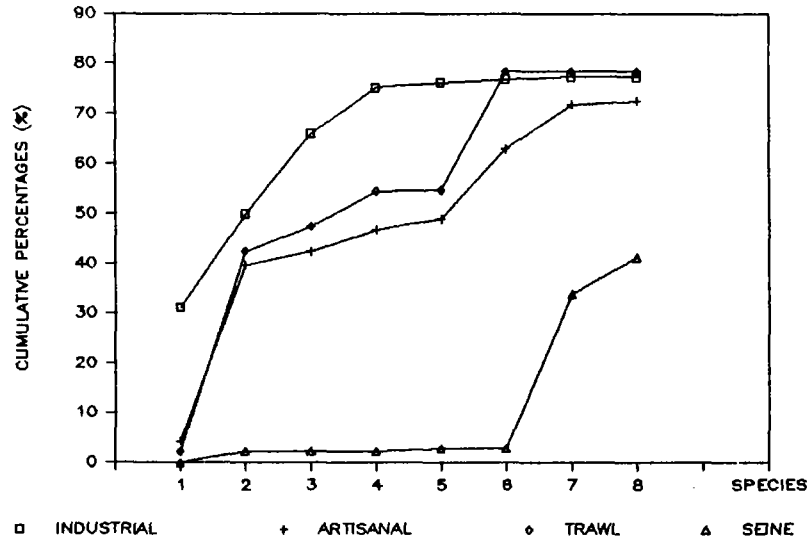


Figure 2. The cumulative percentages of eight estuarine fishery resources in the industrial and artisanal landings of Rio Grande, and in the bottom trawl and beach seine samples of the BELAP Project. Species numbers (1 - 8) as in Table 1.

Estuarine fishes often have a major recruitment peak shortly after their spawning seasons, with additional one or two minor peaks annually (Fig. 3; Chao et al. 1985). Young-of-the-year sciaenids often entered the estuary in "waves" during the first half of the year. Yearlings of M. furnieri were caught in the estuary year round, the August recruitment peak included young-of-the-years from the fall spawners (Feb.-June), which matured in the Lagoa (<3 years old), and from the larger coastal stocks (> 3 years old) in the previous spring (Sept.-Dec.). Sea catfishes, Netuma spp. stayed in the lagoon nursery for the first two to four years of their lives. Larvae of M. platanus (<40mm TL) were captured with beach seine hauls in the estuary year round, which were closely associated with southward ocean currents along the southern Brazilian coast (Vieira, 1986).

The artisanal fishery has every year one peak fishing season for a specific resource, this often coincided with the spawning migration of the fish concerned (Fig. 3). In spring (Sept.-Nov.), the principal artisan fishery started with anadromous Netuma spp. in the Lagoa, when large spawners (>6 years old) were migrating to headwaters for reproduction. The fishery then continued with

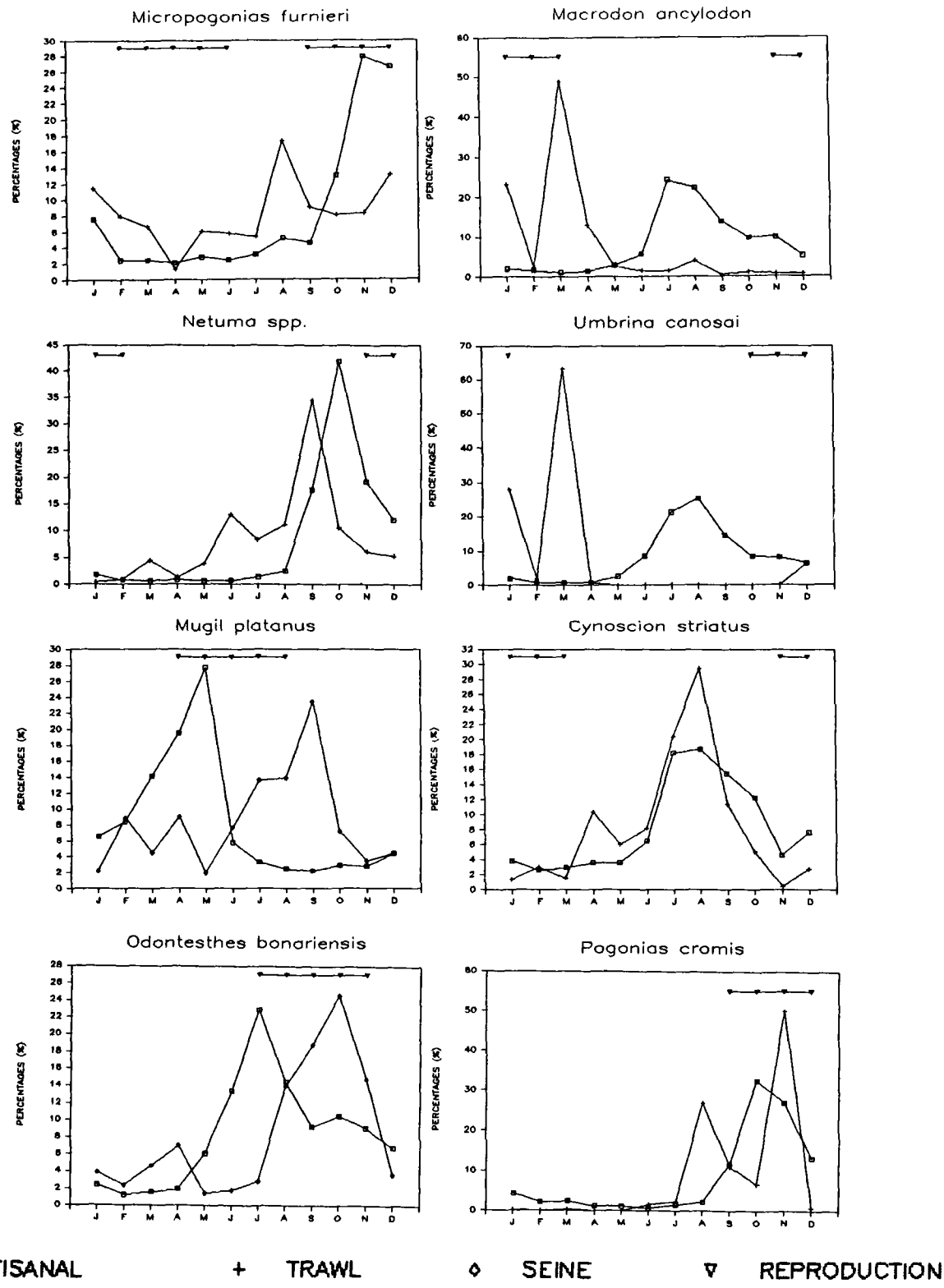


Figure 3. Monthly percentage distributions of eight estuarine fishery resources in the artisan fishery landed at Rio Grande and caught by bottom trawl and beach seine samples of BELAP project. The possible periods of their reproduction are marked on top.

M. furnieri, a costal spawner, and P. cromis, an inshore and lagoon spawner. During the summer, the fishery gradually shifted to shrimps in the Lagoa. In fall (March-May), when Mugil platanus left the Lagoa for their spawning run, they became the most important resource. The sciaenid fishes M. ancylodon, U. canosai and C. striatus were caught together with other demersal resources on the coast, whereas the silverside O. bonariensis sustained a small fishery inside the Lagoa dos Patos.

The artisanal fishery of Rio Grande has traditionally relied on the spawning stocks of several important estuarine fishery resources. Whether this fishery may eventually run into recruitment problems, and how a knowledge of the ecology of estuarine fishes may be applied to an "effective scientific management" on coastal fishery of southern Brazil are our concerns.

4. REFERENCES

Chao, N. L.; L. E. Pereira & J. P. Vieira (1985) Estuarine fish community of the Patos Lagoon, Brazil. - A base line study. Chapter 20, 26 p., In: A. Yáñez-Arancibia, editor (1985). Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 900 p.

Haimovici, M. & P. C. Vieira (in press) Captura e esforço na pesca industrial de arrasto no litoral do Rio Grande do Sul, no período 1975-1984. Anais de 4a. Congresso Brasileiro de Engenharia de Pesca. 29 de julho - 2 de agosto de 1985, Curitiba, Parana.

Livingston, R. J. (1984) The ecology of the Apalachicola Bay system: an estuarine profile. Fish and Wildlife Service, U.S. Department of the Interior, Washington, D. C., 148 p.

McHugh, J. L.(1966) Management of Estuarine Fishes. In: A symposium on estuarine fishes, editors R. F. Smith, A. H. Swarta & W. H. Massmann, American Fisheries Society, Washington D. C., Special Publication No. 3:133-154.

SUDEPE, Superintendência do Desenvolvimento da Pesca (1974-1983) Estatística de desembarque de matéria prima no Rio Grande do Sul. Informes trimestrais, Base de Rio Grande, pag. var. (mimeogr.).

Vieira, J. P. (1986) Distribuição, abundância e alimentação dos juvenis de Mugilidae no estuário da Lagoa dos Patos, e movimentos reprodutivos da "Tainha", Mugil platanus Günther 1880, no litoral Sul do Brasil. M. Sc. Thesis, Universidade do Rio Grande, 100 p.

Yáñez-Arancibia, A., editor (1985) Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 900 p.

ECOLOGICAL PROCESSES OF RECRUITMENT IN COASTAL EPIBENTHIC MACROBIOTA : A COMPARATIVE APPROACH

Robert J. Livingston
Center for Aquatic Research and Resources Management
Florida State University. Tallahassee, Florida 32306-2043, USA

ABSTRACT: A comparison was made of recruitment patterns of dominant fishes and invertebrate taken in long-term (10-15 years) studies of three estuaries in the northeast Gulf of Mexico. Various habitat conditions were represented in these estuaries. Species chosen for analysis exhibited different recruitment patterns and varying levels of trophic complexity. Trophic simplicity was associated with generalized distributions in different estuarine systems. Anthropogenous habitat alteration was an important factor in the area-specific recruitment patterns of different species, in part as a result of changes in systems energetics and trophodynamic interactions in specific habitats. Recruitment processes were thus viewed as a complex combination of species-specific spawning patterns, spatial-temporal habitat differences, productivity levels, and the response of different feeding populations to area-specific habitat trends. The use of trophic designations in the definition of recruiting populations allowed simplification of complex growth trends with increased emphasis on process-related ecological relationships.

1. INTRODUCTION

Recruitment in coastal demersal assemblages is a complex process that is controlled by various factors: physical-chemical (habitat) conditions and biological interactions including reproductive success, growth, immigration, emigration, tropho-dynamic processes, competition, and mortality. Such factors are often changed by habitat alteration due to anthropogenous activities. There is a considerable body of scientific literature concerning recruitment factors in demersal, coastal communities. In many cases, such recruitment depends on the arrival of young-of-the-year from offshore spawning areas. Various analytical methods have been developed for the determination of how the above-mentioned factors influence the recruitment of coastal species (Weinstein and Walters, 1981).

Yáñez-Arancibia (1978) and Guillén et al. (1985) have illustrated the diverse factors that determine the structure of coastal communities. Such studies often associate food web processes with recruitment factors; this relationship is well founded and deserves attention. Often, such connections are usually inferential and tenuous at best. Luczkovich and Olla (1983) showed the interaction of feeding behavior, predator-prey interactions, and growth leading to differential size classes within a given cohort. Ontogenetic patterns of feeding and morphological development also contribute to species-specific patterns of recruitment (Chao and Musick, 1977; Stoner and Livingston, 1984), with complex dietary trends as a central theme of recruitment and food habits of coastal populations (Carr and Adams, 1973).

2. BACKGROUND INFORMATION

The study area (Figure 1) includes a series of estuaries (Apalachicola, Econfina, Fenholloway) along the north Florida gulf coast. The Apalachicola estuary was divided into the oligohaline East Bay and the meso-polyhaline Apalachicola Bay for all analyses in this paper. Long-term (10-15 years) studies have been carried out concerning habitat conditions and population-community structure at various levels of biological organization (Dugan and Livingston, 1982; Kobylinski and Sheridan, 1979; Livingston et al., 1976; Sheridan and Livingston, 1983). The Apalachicola Bay system consists of a relatively unpolluted, big-river estuary characterized by high natural productivity in sports and commercial fisheries. The Econfina River-estuary is much smaller but is also in a relatively natural state with the main fisheries potential associated with highly developed seagrass beds. The Fenholloway system has, for over 30 years, been polluted by a kraft pulp mill; recent (1974) efforts to clean up this system have been partially successful (Livingston, 1984a), but considerable portions of the seagrass system were destroyed by the pulp discharge (Zimmerman and Livingston, 1976a, b, 1979), and only partial recovery of the seagrass beds has been noted in recent years.

A considerable effort has been made to characterize the trophic organization in the respective river-estuaries (Laughlin, 1979; Leber, 1983; Livingston 1982, 1984a, b; Sheridan, 1978, 1979; Sheridan and Livingston, 1979; Stoner and Livingston, 1980, 1984). The relationship of pollution to the trophic organization of the Fenholloway estuary has also been documented (Clements and Livingston, 1983; Livingston, 1980, 1984a, b). Overviews of the general estuarine organization of the Apalachicola system are provided by Livingston (1983, 1984c).

In this paper, I will relate long-term recruitment patterns of dominant, commercially important species to specific habitat trends (including pollution). In addition, I will compare standard methods of analysis of recruitment trends with an approach utilizing functional (trophic) units of the respective species in an attempt to relate the observed patterns of recruitment to known tropho-dynamic processes.

3. MATERIALS AND METHODS

Detailed accounts of field sampling methods and laboratory techniques for trophic analyses have been given by Livingston (1982, 1984a, b) and Livingston et al. (1976). River flow data in the respective rivers were provided by the U.S. Army Corps of Engineers (Mobile, Alabama) and the U. S. Geological Survey (Tallahassee, Florida). Rainfall data were provided by the National Oceanic and Atmospheric Administration (Apalachicola, Florida). Dissolved oxygen and water temperature were measured with meters (Yellow Springs Instruments) and mercury thermometers. Salinity was measured with temperature-compensated refractometers. Turbidity was analyzed with Hach 100-A turbidimeters, and color was determined with an American Public Health Association platinum-cobalt standard test.

Fish and invertebrate collections were made with five-meter otter trawls (1.9 cm mesh wing and body, 0.6 cm mesh liner). Repetitive 2-minute otter trawl tows were made at each station at speeds of 2.0 to 2.5 knots.

Stomach content analyses were carried out on various species of fishes and invertebrates by means of the gravimetric sieve fractionation procedure (Carr and Adams, 1972). Dry mass in milligrams per item per individual of predetermined food-type categories was used in all analyses. Cluster analyses were run using the "rho" similarity coefficient with the flexible grouping method (beta = -0.25). Livingston (1984b) described these methods in detail. All calculations were carried out with the SPECS-MATRIX software system (G. C. Woodsum, L. E. Wolfe).

4. RESULTS AND DISCUSSION

4.1. Physical-chemical Data

Long-term synopses of the primary variables are given in Table 1. Temperature was comparable in the various study areas. Bottom salinities were comparable in the Econfina, Fenholloway, and outer Apalachicola estuaries. East Bay was dominated by Apalachicola River flow, so salinity was low and turbidity was rather high in this oligohaline area. Water color was highest in the polluted Fenholloway estuary, and dissolved oxygen was lowest in this area, reflecting the existing pollution due to the discharge of pulp mill effluents. Otherwise, the Apalachicola Bay and the Fenholloway-Econfina estuaries had comparable water quality data. The high turbidity of the Apalachicola system is a natural part of the influence of a major river on the estuary.

These data are comparable with other reports (Livingston, 1975; Livingston et al., 1976), which indicate that the Apalachicola and Econfina estuaries are natural, relatively unpolluted systems, whereas the Fenholloway estuary has been polluted by pulp mill effluents, with corresponding increases in the color and turbidity, which superficially resemble the Apalachicola system in this regard. Differences among the various systems are illustrated in Figure 2. There is not much variation in temperature from surface to bottom or from estuary to estuary. Salinity in East Bay is particularly low during winter and spring months. Both East Bay and Apalachicola Bay are vertically stratified in terms of salinity, a condition not found in the

Table 1. Mean values (and associated statistics) of long-term (13-year) trends of temperature (°C), salinity (°/oo), color (Pt-Co units), turbidity (NTU), and dissolved oxygen (ppm) at stations in the Apalachicola, Econfina, and Fenholloway estuaries. All samples were taken at the bottom.

	Dissolved oxygen (ppm)	Color (Pt-Co units)	Turbidity (NTU)	Temperature (°C)	Salinity (°/oo)
Econfina Estuary					
Mean	7.70	54.38	4.16	21.45	19.99
Standard deviation	1.88	59.44	3.31	6.27	4.27
Maximum	11.57	356.67	22.67	30.38	28.67
Minimum	4.47	.00	.00	7.25	6.00
Fenholloway Estuary					
Mean	7.31	68.70	6.18	21.26	22.77
Standard deviation	1.99	47.59	4.77	6.76	3.34
Maximum	12.00	230.00	27.00	31.27	30.00
Minimum	3.58	.00	.67	7.90	12.67
Apalachicola Bay					
Mean	7.65	31.68	20.23	21.68	18.78
Standard deviation	1.49	26.18	15.65	6.36	5.97
Maximum	11.66	113.00	90.20	31.20	32.50
Minimum	4.43	.00	.00	4.75	4.20
East Bay					
Mean	7.89	67.08	25.45	21.78	6.54
Standard deviation	1.59	49.23	19.81	6.39	5.49
Maximum	12.06	241.00	135.00	31.60	20.55
Minimum	4.10	.00	2.40	7.28	.00

Econfina and Fenholloway estuaries. These estuaries do not have the considerable seasonal fluctuations in salinity that are apparent in the big river system. Salinities in Apalachicola Bay, the Econfina estuary, and the Fenholloway estuary tend to be comparable during summer and fall months, with peak values usually occurring in November (the end of the fall drought).

4.2. Biological Organization

The dominant epibenthic fishes and invertebrates representing over 95% of all organisms taken at all stations over the entire sampling period (Table 2) indicate quite different levels of biological organization in the three subject estuaries. The Apalachicola system was dominated strongly by penaeid shrimp and blue crabs.

Table 2. Percent representation (based on numerical abundance) of trawl-susceptible fishes and invertebrates taken monthly on stations in the Apalachicola estuary (3/72-7/84), the Econfina estuary (6/71-5/79), and the Fenholloway estuary (6/71-5/79). Species represent 95% of all animals taken.

Apalachicola Estuary

Invertebrate Species	Percentage of total	Fish Species	Percentage of total
Penaeus setiferus	40.48	*Leiostomus xanthurus*	37.73
Callinectes sapidus	20.86	*Anchoa mitchilli*	21.70
Palaemonetes pugio	16.72	*Micropogonias undulatus*	15.37
Penaeus aztecus	5.34	*Brevoortia patronus*	12.73
Neritina reclivata	3.82	*Cynoscion arenarius*	5.85
Penaeus duorarum	3.31	*Lagodon rhomboides*	1.32
Lolliguncula brevis	1.94	*Trinectes maculatus*	.58
Acetes americanus	1.74		
Palaemonetes vulgaris	1.08		

Econfina Estuary

Invertebrate Species	Percentage of total	Fish Species	Percentage of total
Palaemonetes intermedius	17.22	*Lagodon rhomboides*	53.95
Palaemon floridanus	15.40	*Leiostomus xanthurus*	13.46
Pagurus bonairensis	14.75	*Bairdiella chrysoura*	6.97
Tozeuma carolinense	10.99	*Gobiosoma robustum*	2.60
Neopanope texana	8.41	*Monacanthus ciliatus*	2.26
Hippolyte zostericola	8.04	*Eucinostomus gula*	1.97
Periclimenes longicaudatus	5.84	*Orthopristis chrysoptera*	1.91
Anachis avara	3.82	*Diplodus holbrooki*	1.77
Thor dobkini	3.07	*Syngnathus floridae*	1.66
Penaeus duorarum	2.20	*Micrognathus criniger*	1.58
Neopanope packardii	1.93	*Eucinostomus argenteus*	1.45
Periclimenes americanus	1.50	*Opsanus beta*	1.36
Callinectes sapidus	1.21	*Paraclinus fasciatus*	1.01
Palaemonetes pugio	.67	*Stephanolepis hispidus*	.85
		Syngnathus scovelli	.75
		Centropristis striata	.73
		Chasmodes saburrae	.63
		Cynoscion nebulosus	.62

Table 2 (continued).

Fenholloway Estuary

Invertebrate Species	Percentage of total	Fish Species	Percentage of total
Neopanope texana	15.95	Anchoa mitchilli	26.34
Hippolyte zostericola	13.44	Leiostomus xanthurus	25.92
Pagurus bonairensis	11.80	Lagodon rhomboides	10.80
Palaemon floridanus	11.36	Bairdiella chrysoura	6.14
Periclimenes longicaudatus	9.56	Anchoa hepsetus	4.08
Diopatra cuprea	4.17	Orthopristis chrysoptera	2.94
Neopanope packardii	3.69	Eucinostomus gula	2.59
Thor dobkini	3.27	Eucinostomus argenteus	2.16
Penaeus duorarum	3.17	Gobiosoma robustum	1.70
Palaemonetes intermedius	2.87	Paraclinus fasciatus	1.41
Periclimenes americanus	2.35	Chilomycterus schoepfi	1.16
Callinectes sapidus	2.35	Micropogonias undulatus	1.05
Anachis avara	2.24	Syngnathus scovelli	.96
Ophiothrix angulata	1.41	Urophycis floridana	.91
Brachidontes exustus	1.37	Cynoscion arenarius	.85
Alpheus normanni	1.19	Opsanus beta	.73
Libinia dubia	1.14	Micrognathus criniger	.60
Metaporhaphis calcarata	.98	Sphoeroides nephelus	.59
Tozeuma carolinense	.96	Polydactylus octonemus	.56
Portunus gibbesii	.94	Cynoscion nebulosus	.55
Platynereis dumerili	.90	Monacanthus ciliatus	.46
		Syngnathus floridae	.43
		Etropus crossotus	.42
		Prionotus tribulus	.39
		Arius felis	.39
		Paralichthys albigutta	.37
		Chasmodes saburrae	.36
		Synodus foetens	.33

The fish fauna was low in species richness, with dominance shared by Leiostomus, Anchoa, and Micropogonias. Fenholloway fishes were somewhat similar, with anchovies and spot as the dominant fishes; the decapod crustaceans in the Fenholloway estuary were evenly distributed over a number of species. The Econfina fishes were dominated by Lagodon rhomboides, with Leiostomus and Bairdiella a distant second and third in overall abundance. The speciose invertebrates represent a seagrass fauna with dominance by palaemonetid, pagurid, and caridean shrimp and xanthid crabs. Thus, in terms of the respective faunas, the highest dominance was usually noted in the unpolluted areas, with the lowest dominance found in the polluted portions of the Fenholloway estuary.

From these lists, the following species were chosen for a more comprehensive review of recruitment patterns: Lagodon rhomboides, Leiostomus xanthurus, Anchoa mitchilli, Callinectes sapidus, and Penaeus duorarum. All of the above species were found as dominants in all three estuaries. These five species represent a broad cross-section of feeding types. The trophic structure of each species has been analyzed in detail in one or more of the subject estuaries. Thus, comparative analyses of functional recruitment phases of all five species can be evaluated under widely varying estuarine conditions.

4.3. Distributions

The distribution of the five dominant species in space and time (Figure 3) indicates relatively decisive species-specific response to habitat and season of the year. Anchovies are particularly abundant in East Bay and Apalachicola Bay during summer and fall months. Increased numbers of anchovies (over those noted in adjacent seagrass beds) were found in polluted portions of the Fenholloway estuary during June and November-January. Leiostomus was abundant in East Bay and Apalachicola Bay during winter-spring months; lesser peaks of this species occurred in the Econfina-Fenholloway systems during similar time periods. The pinfish, however, was most abundant in the seagrass beds of the Econfina estuary with peaks of numerical abundance during March and April. The blue crab was most abundant in East Bay during summer and winter periods. Low numbers of blue crabs were noted in the other three systems, with no decisive seasonal pattern indicated. The pink shrimp was most abundant in East Bay and the Econfina and Fenholloway estuaries during the months of July, August, and September. In sum, each species had a distinctive seasonal pattern with some similarities and some differences when viewed as a geographical distribution.

4.4. Recruitment Patterns: Abundance

Recruitment patterns of the dominant fishes in the respective estuaries (Figure 4) are somewhat divergent in terms of seasonal periodicity. Recruitment of anchovies occurs throughout the year although the sequence of population additions tends to vary from estuary to estuary. Larger forms of anchovies were noted in East Bay. Spot, on the other hand, tended to recruit (young of the year) from January to March (including December in the Econfina estuary). Growth was relatively uniform in all the subject estuaries from month to month. The pinfish, while showing a similar pattern of the young of the year (January-March) in the various study areas, was somewhat divergent in the ensuing growth patterns from estuary to estuary. The pattern of growth in the Econfina estuary was orderly through time, with relatively stable population size distribution from September through December. The recruitment pattern in the polluted Fenholloway estuary was less orderly, with a general lack of low- to mid-size classes (21-30 mm; 30-40 mm). During the fall months, the pinfish in the Fenholloway estuary tended to be larger than those in the Econfina estuary. Growth was more rapid in East Bay and Apalachicola Bay. By mid-summer, the populations were dominated by fish exceeding 80 mm. Thus, species-specific patterns of recruitment were evident with some species having uniform response from estuary to estuary, while others responded to specific habitat features in growth patterns and recruitment characteristics.

Among the invertebrates, blue crabs tended to recruit young of the year during winter and summer months in all four systems. The seasonal growth patterns were relatively complex with this species. The penaeid shrimp in the Econfina and Fenholloway estuaries had one major recruitment of young of the year during summer months. Growth was regular during fall and early winter months. The peak growth stages were realized during the spring in both estuaries. In East Bay, recruitment of early stages was noted during early fall, with the highest percentage of large specimens found during June and July. In the outer (Apalachicola) bay, no true pattern of recruitment was evident, with high percentages of large pink shrimp during all months of the year.

4.5. Recruitment Patterns: Feeding Groups

The conversion to trophic units by length (Table 3) resulted in a series of recruitment patterns that reflect shifts in feeding populations in the respective estuaries (Figure 5). Anchovies showed relatively uniform patterns in all four

Table 3. Trophic unit classification (in mm).

ECONFINA

Leiostomus xanthurus (Livingston, 1982)	*Lagodon rhomboides* (Livingston, 1982)	*Anchoa mitchilli* (Livingston, 1982)
11-20	11-15	21-60
21-25	16-50	61+
26-40	51-80	
41-120	81-120	
121+	121+	

FENHOLLOWAY

Leiostomus xanthurus (Livingston, 1982)	*Lagodon rhomboides* (Livingston, 1982)	*Anchoa mitchilli* (Livingston, 1982)
11-20	11-20	21-70
21-50	21-60	71+
51-90	61-90	
91-120	91-120	
121+	121+	

APALACHICOLA (including East Bay)

Leiostomus xanthurus (Sheridan and Livingston, 1979)	*Lagodon rhomboides* (Livingston, 1982)	*Anchoa mitchilli* (Sheridan and Livingston, 1979)
20-69	11-15	10-39
70-99	16-50	40-69
100+	51-80	70+
	81-120	
	121+	

ALL AREAS (Invertebrates)

Callinectes sapidus (Laughlin, 1979)	*Penaeus duorarum* (Leber, 1983)
0-30	0-28
31-60	29-51
61+	52+

systems, with some tendency for anchovies in Apalachicola Bay to be somewhat larger and differentiated in terms of feeding pattern. The larger anchovies had a somewhat more diverse diet than the smaller types. Spot, on the other hand, showed distinct differences in seasonal changes in the trophic groupings. Young of the year entered the Econfina estuary from December through March, with relatively rapid growth to the two largest trophic units. In the Fenholloway system, recruitment started about a month later with a somewhat similar pattern of seasonal changes in trophic groups, although the two largest groups were more or less replaced by the mid-size trophic units. Recruitment of the smallest spot occurred from January to mid-summer in East Bay and Apalachicola Bay; subsequent growth was represented by somewhat larger fish in Apalachicola Bay, although the latter trophic groups were somewhat different from those found in the Econfina and Fenholloway systems. The diet of this species had greater representation of detritus and bivalve mollusks in the Apalachicola system. Unlike that of the anchovies, recruitment by trophic designation of spot differred from one system to another. This trend was particularly striking in the pinfish. With some minor differences from estuary to estuary, young of the year moved in from January to March. However, the mid-trophic groups (21-60 mm) were not as well represented in the Fenholloway system as in the Econfina. The pinfish in East Bay and Apalachicola Bay represented the more advanced (i.e. larger-sized) trophic groups compared to the other two estuaries. The progressions from one trophic unit

to the next were more uniform in the Econfina estuary, which was probably a reflection of habitat differences among the subject systems. Thus, the level of variation in temporal progression of trophic units of these dominant fishes depended on species-specific responses to different habitat conditions and available food. Species such as anchovies (generalized plankton feeders) showed the least such differentiation, whereas the highly developed (in terms of trophic response) pinfish manifested considerable differences in the temporal partitioning of feeding populations.

Young of the year blue crabs tended to recruit during winter and summer months in all four systems; however, further temporal changes in the trophic units varied from estuary to estuary. Growth to the larger feeding classes was greatest in East Bay. In the Fenholloway system, there was continuous recruitment of the smallest feeding class through June with subsequent heavy recruiting of this group from July through September. The penaeid shrimp also had divergent trends of recruitment of feeding units. Young of the year were prevalent during the summer and early fall in the Econfina and Fenholloway estuaries. The larger feeding types were more prevalent throughout the year in East Bay, with the pattern in Apalachicola Bay somewhat in between those in the two above-mentioned estuaries. Whereas all four subject areas showed a bi-annual recruitment of the smallest blue crab feeding populations, no such pattern prevailed with pink shrimp. As with the fishes, the recruitment patterns of feeding stages of epibenthic invertebrates tended to be species-specific and closely related to habitat type and food availability in the respective study areas.

5. CONCLUSIONS

The habitat types analyzed in this study included big-river and small-river estuaries, unpolluted and polluted conditions, and a broad range of vegetated and non-vegetated areas. Dominant fishes and invertebrates in such coastal systems represent diverse patterns of habitat utilization, trophic organization, and recruitment processes. Each species had distinctive seasonal patterns of abundance with certain similarities and differences when viewed as a geographic distribution. In cases such as anchovies, which displayed relatively simple feeding habits, recruitment patterns were similar in the subject ecosystems. In others, such as the trophically complex pinfish, there were specific patterns of recruitment that reflected habitat differences among systems.

In some cases, such as spot and blue crabs, recruitment of young of the year was similar in the different areas in terms of timing. Other species such as pinfish, while recruiting young of the year during winter months, showed divergent patterns of growth depending on specific ecological conditions in the various estuaries. Growth patterns varied considerably from estuary to estuary in species such as anchovies, pinfish, and pink shrimp, and such differences could have been due to varying levels of productivity. Such patterns of recruitment and growth were distinctive in different portions of the same estuary, with indications of salinity as a determinant of intraspecific distribution of different size classes.

When viewed in terms of recruitment of trophic equivalents (within species), the anchovies showed uniform patterns, while trophically complex fishes such as spot and pinfish exhibited considerable differences in the seasonal shifts of feeding populations in a given estuary. The relationship of ontogenetic feeding progressions as a determinant of recruitment patterns was striking in some species. The level of variation in the temporal progression of feeding types (within species) depended to a considerable degree on species-specific responses to habitat conditions and available food. The use of feeding populations (rather than arbitrary size classifications) permitted a more sophisticated approach to the evaluation of the recruitment patterns of these coastal species.

6. ACKNOWLEDGMENTS

The author wishes to thank Loretta E. Wolfe for performing the computer analyses used for this paper and Glenn C. Woodsum and Anne B. Thistle, respectively, for editing and typing the manuscript. Funds supporting the computer analyses were provided by the U. S. Department of State Man and the Biosphere program order number 1753-400530.

7. REFERENCES

Carr, W. E. S. & C. A. Adams (1972) Food habits of juvenile marine fishes: evidence of the cleaning habit in the leatherjacket, Oligoplites saurus, and the spottail pinfish, Diplodus holbrooki. U. S. Fish. Bull., 70:1111-1120.

Carr, W. E. S. & C. A. Adams (1973) Food habits of juvenile marine fishes occupying seagrass beds in the estuarine zone near Crystal River, Florida. Trans. Am. Fish. Soc., 102(3):511-540.

Chao, L. N. & J. A. Musick (1977) Life history, feeding habits, and functional morphology of juvenile sciaenid fishes in the York River estuary, Virginia. Fish. Bull., 75(4):657-702.

Clements, W. H. & R. J. Livingston (1983) Overlap and pollution-induced variability in the feeding habits of filefish (Pisces: Monacanthidae) from Apalachee Bay, Florida. Copeia, 1983(2):331-338.

Dugan, P. J. & R. J. Livingston (1982) Long-term variation of macroinvertebrate assemblages in Apalachee Bay, Florida. Est. Coastal Shelf Sci., 14:391-403.

Guillén, H. A., A. Yañez-Arancibia & A. L. Lara-Domínguez (1985) Ecología de la boca del Carmen, Laguna de Términos. El habitat y estructura de las comunidades de peces. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 12(1):107-144.

Kobylinski, G. J. & P. F. Sheridan (1979) Distribution, abundance, feeding and long-term fluctuations of spot, Leiostomus xanthurus, and croaker, Micropogonias undulatus, in Apalachicola Bay, Florida, 1972-1977. Contrib. Mar. Sci., 22:149-161.

Laughlin, R. A. (1979) Trophic ecology and population distribution of the blue crab, Callinectes sapidus Rathbun, in the Apalachicola estuary (north Florida, U.S.A.). Ph.D. Dissertation, Florida State University, Tallahassee, Florida.

Leber, K. M. (1983) Feeding ecology of decapod crustaceans and the influence of vegetation on foraging success in a subtropical seagrass meadow. Ph.D. Dissertation, Florida State University, Tallahassee, Florida.

Livingston, R. J. (1975) Impact of kraft pulp-mill effluents on estuarine and coastal fishes in Apalachee Bay, Florida, USA. Mar. Biol., 32:19-48.

Livingston, R. J. (1980) Ontogenetic trophic relationships and stress in a coastal seagrass system in Florida. In: Estuarine Perspectives, Academic Press, New York: 423-435.

Livingston, R. J. (1982) Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. Mar. Ecol. Progr. Ser., 7:1-12.

Livingston, R. J. (1983) Resource Atlas of the Apalachicola Estuary. Florida Sea Grant College Report Number 55, 65 pp.

Livingston, R. J. (1984a) The relationship of physical factors and biological response in coastal seagrass meadows. Estuaries, 7(4A):377-390.

Livingston, R. J. (1984b) Trophic response of fishes to habitat variability in coastal seagrass systems. Ecology, 65(4):1258-1275.

Livingston, R. J. (1984c) The Ecology of the Apalachicola Bay System: An Estuarine Profile. U. S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. 148 pp.

Livingston, R. J., G. J. Kobylinski, F. G. Lewis, III & P. F. Sheridan (1976) Long-term fluctuations of epibenthic fish and invertebrate populations in Apalachicola Bay, Florida. Fish. Bull., 74(2):311-321.

Luczkovich, J. J. & B. L. Olla (1983) Feeding behavior, prey consumption, and growth of juvenile red hake. Trans. Am. Fish. Soc., 112:629-637.

Sheridan, P. F. (1978) Food habits of the bay anchovy, Anchoa mitchilli, in Apalachicola Bay, Florida. Northeast Gulf Sci., 2(2):126-132.

Sheridan, P. F. (1979) Trophic resource utilization by three species of sciaenid fishes in a northwest Florida estuary. Northeast Gulf Sci., 3(1):1-15.

Sheridan, P. F. & R. J. Livingston (1979) Cyclic trophic relationships of fishes in an unpolluted river-dominated estuary in north Florida. In: Ecological Processes in Coastal and Marine Systems, editor R. J. Livingston, Plenum Press, New York: 143-161.

Sheridan, P. F. & R. J. Livingston (1983) Abundance and seasonality of infauna and epifauna inhabiting a Halodule wrightii meadow in Apalachicola Bay, Florida. Estuaries, 6(4):407-419.

Stoner, A. W. & R. J. Livingston (1980) Distributional ecology and food habits of the banded blenny Paraclinus fasciatus (Clinidae): a resident in a mobile habitat. Mar. Biol., 56:239-246.

Stoner, A. W. & R. J. Livingston (1984) Ontogenetic patterns in diet and feeding morphology in sympatric sparid fishes from seagrass meadows. Copeia, 1984(1):174-187.

Weinstein, M. P. & M. P. Walters (1981) Growth, survival and production of young-of-year populations of Leiostomus xanthurus Lacépéde residing in tidal creeks. Estuaries, 4(3):185-197.

Yáñez-Arancibia, A. (1978) Taxonomy, Ecology and Structure of Fish Communities in Coastal Lagoons with Ephemeral Inlets on the Pacific Coast of Mexico. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. Mexico, Publ. sp. 2:1-306.

Zimmerman, M. S. & R. J. Livingston (1976a) Seasonality and physico-chemical ranges of benthic macrophytes from a north Florida estuary (Apalachee Bay). Contrib. Mar. Sci., 20:33-45.

Zimmerman, M. S. & R. J. Livingston (1976b) The effects of kraft mill effluents on benthic macrophyte assemblages in a shallow bay system (Apalachee Bay, North Florida, U. S. A.). Mar. Biol., 34:297-312.

Zimmerman, M. S. & R. J. Livingston (1979) Dominance and distribution of benthic macrophyte assemblages in a north Florida estuary (Apalachee Bay, Florida). Bull. Mar. Sci., 29(1):27-40.

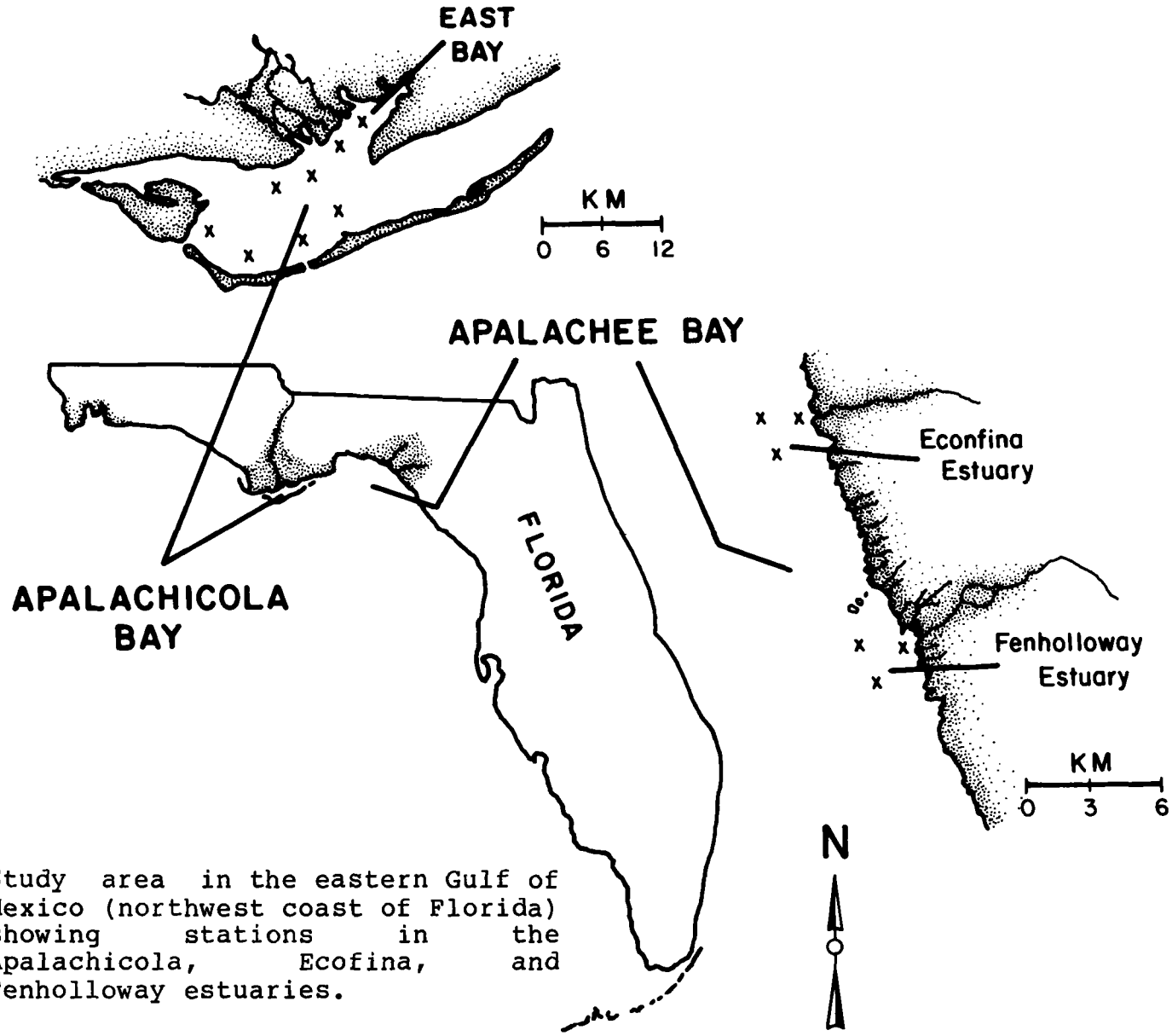


Fig.1. Study area in the eastern Gulf of Mexico (northwest coast of Florida) showing stations in the Apalachicola, Ecofina, and Fenholloway estuaries.

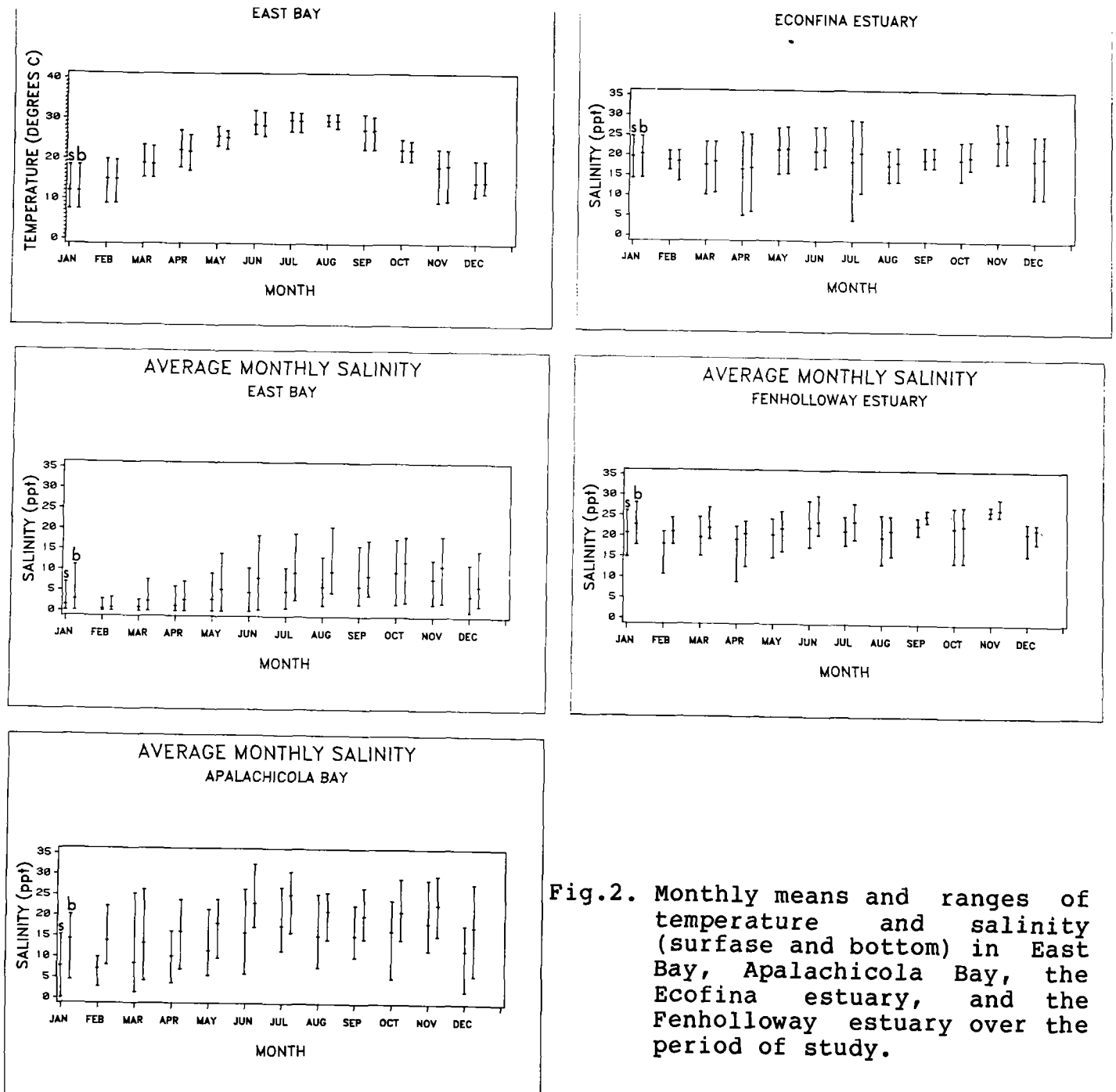


Fig.2. Monthly means and ranges of temperature and salinity (surfase and bottom) in East Bay, Apalachicola Bay, the Ecofina estuary, and the Fenholloway estuary over the period of study.

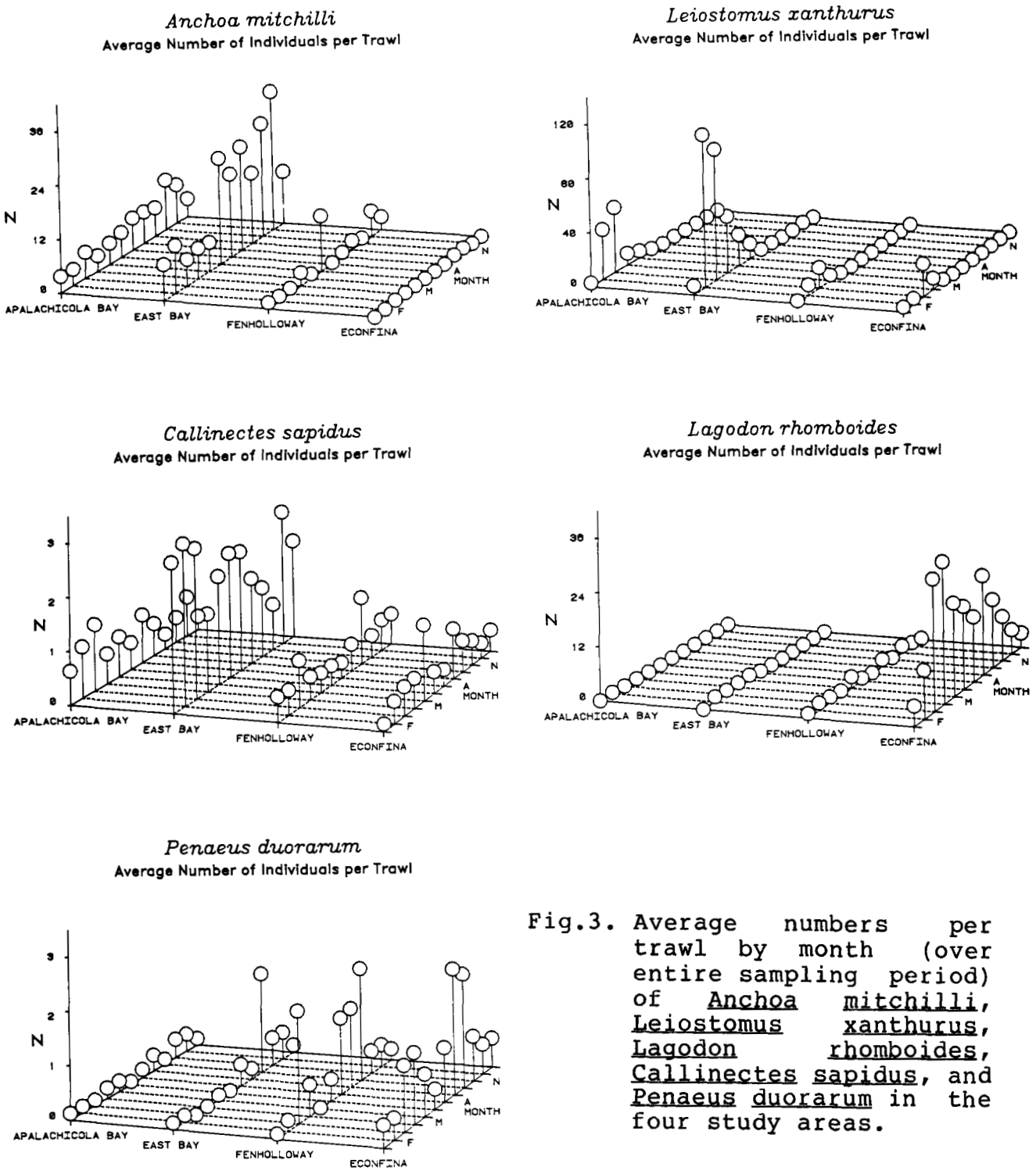


Fig.3. Average numbers per trawl by month (over entire sampling period) of Anchoa mitchilli, Leiostomus xanthurus, Lagodon rhomboides, Callinectes sapidus, and Penaeus duorarum in the four study areas.

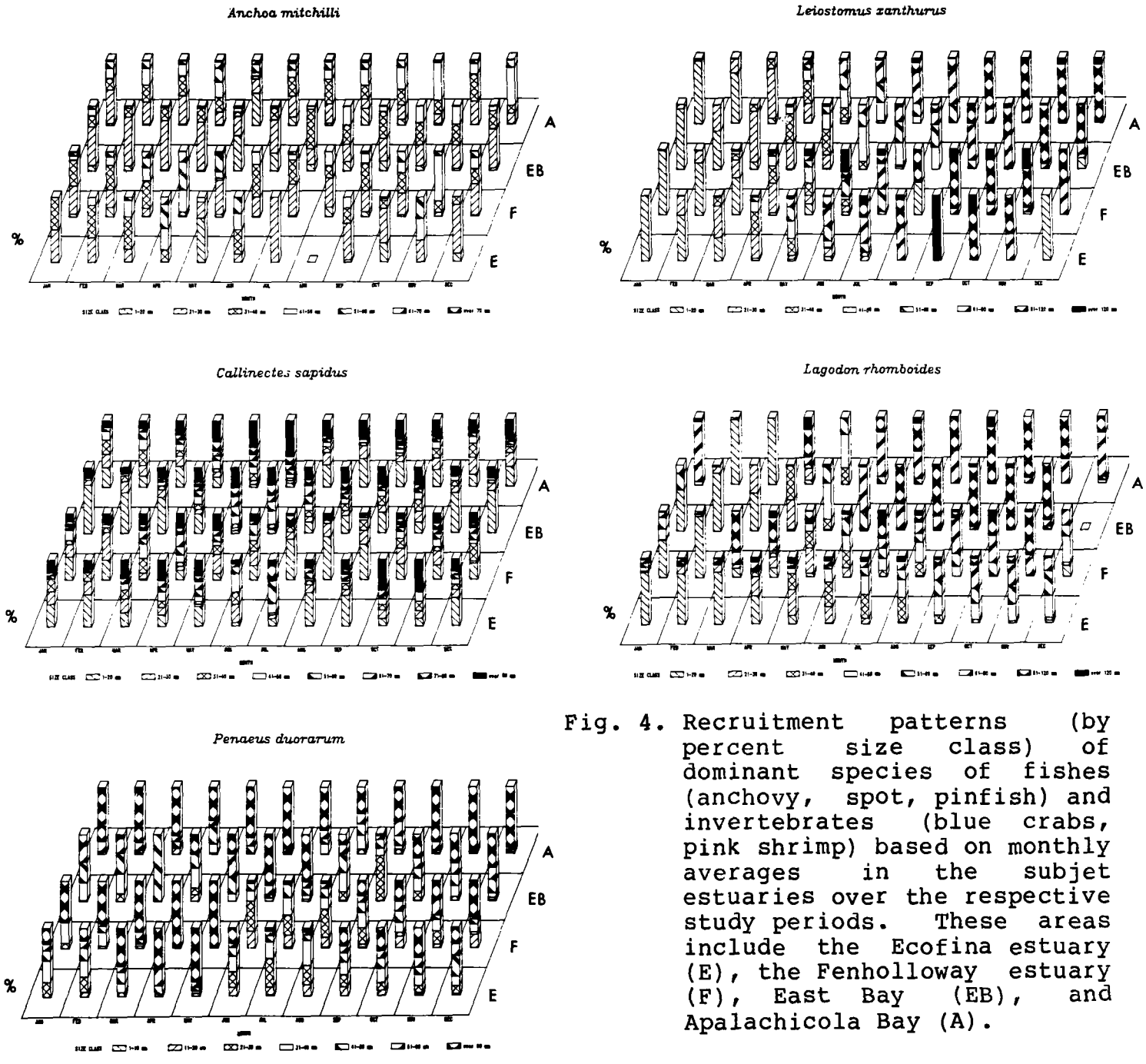


Fig. 4. Recruitment patterns (by percent size class) of dominant species of fishes (anchovy, spot, pinfish) and invertebrates (blue crabs, pink shrimp) based on monthly averages in the subjet estuaries over the respective study periods. These areas include the Ecofina estuary (E), the Fenholloway estuary (F), East Bay (EB), and Apalachicola Bay (A).

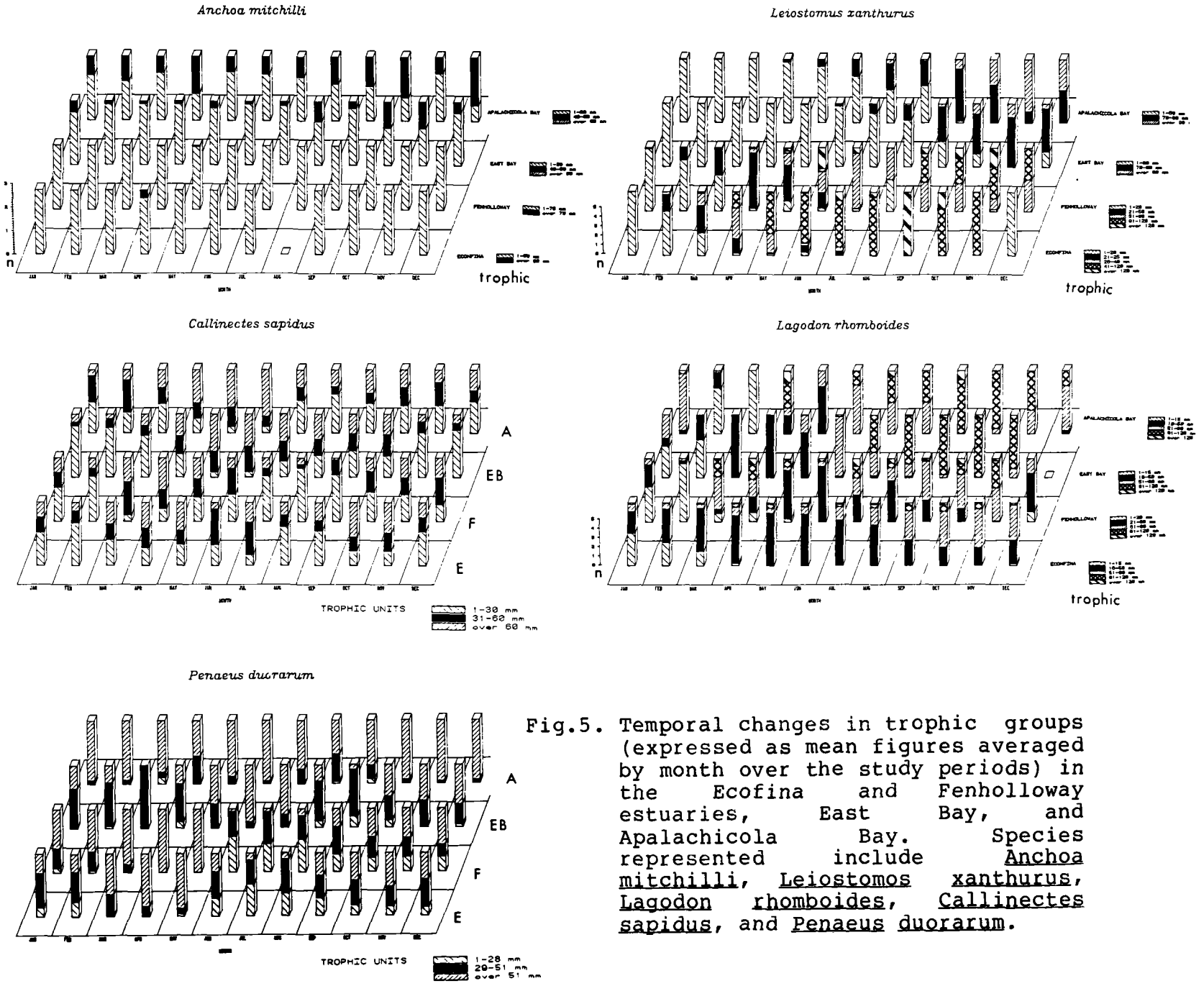


Fig.5. Temporal changes in trophic groups (expressed as mean figures averaged by month over the study periods) in the Ecofina and Fenholloway estuaries, East Bay, and Apalachicola Bay. Species represented include Anchoa mitchilli, Leiostomos xanthurus, Lagodon rhomboides, Callinectes sapidus, and Penaeus duorarum.

SEASONALITY IN THE RECRUITMENT OF PHILIPPINE FISHES AS RELATED TO MONSOON WIND PATTERNS*

Noli A. Navaluna
Institute of Fisheries Development and Research
University of the Philippines in the Visayas
Diliman, Quezon City, Philippines

Daniel Pauly
International Center for Living Aquatic Resources Management
MCC Post Office Box 1501, Makati, Metro Manila, Philippines

ABSTRACT: Wind-generated Ekman transport and turbulence indices were computed for selected stretches of the Philippine coast. Results show for most locations a biannual switch in the direction of offshore surface water transport and marked changes in turbulence in the curse of the year, as caused by the reversal and fluctuations of the intensity of monsoon winds. Twenty-eight length-frequency data sets, representing 17 species of Philippine fishes were analyzed with the ELEFAN method; all data sets pertained to fish with two recruitment pulses per year. The relationships between intensity of recruitment, turbulence and Ekman transport were examined in the light of hypothesis formulated for tropical fishes by R.E. Johannes, and for fishes of upwelling systems by R. Lasker & A. Bakun. Our test of these hypothesis is considered inconclusive and some alternative tests are suggested.

RESUMEN: La turbulencia y el transporte de Ekman generados por el viento fueron computados para secciones selectas de la costa de Filipinas. Los resultados muestran para la mayoria de las localidades un cambio bianual en la dirección del transporte de agua superficial frente a la costa y un marcado cambio en turbulencia a lo largo del año, causado por la dirección contraria y las fluctuaciones de la intensidad de los vientos monsones. Vientiocho juegos de datos de frecuencia de longitudes, representando 17 especies de peces de Filipinas fueron analizados con el metodo ELEFAN; todos los juegos de datos son de peces con dos pulsos de reclutamiento por año. Las relaciones entre la intensidad del reclutamiento, la turbulencia y el transporte de Ekman fueron examinados a la luz de la hipótesis formulada por R. E. Johannes para peces tropicales y para peces de sistemas de surgencias formulada por R. Lasker y A. Bakun. Las pruebas para estas hipótesis se consideran inconclusas y se sugieren algunas pruebas alternas.

* ICLARM Contribution No. 197; revised version of a contribution presented orally at the Early Life History Larval Fish Conference, 7-9 May, Vancouver, Canadá.

1. INTRODUCTION

Identification of the factors that cause year-to-year variations in recruitment probably is the single most important problem facing fishery science today. Research on this topic is greatly hampered because only one estimate of recruitment per year is available for most fish stocks, which limits the strength of statistical analysis. This is one reason why fishery biologists tend to force the few available data points onto various stock-recruitment curves, rather than use them to generate new hypotheses about processes underlying the recruitment fluctuations (Bakun et al. 1982).

One way out of the one-point-per-year problem involves comparison among similar systems, this approach being best illustrated by the work of Bakun & Parrish (1981) and Parrish et al. (1983). A second involves using within-year variations of recruitment to draw inferences on between-year variations.

This paper is a follow-up to an earlier one by Pauly & Navaluna (1983) in which the typical oscillations in the recruitment of Philippine fishes were identified, quantified, and tentatively linked with the seasonal pattern of the monsoon winds prevailing in the Philippines.

Here, the link shown in Pauly & Navaluna (1983) between monsoon wind patterns and the seasonality of recruitment of Philippine fishes is examined in detail, along with hypotheses of other authors which aim at explaining why there should be such a link.

2. RECRUITMENT HYPOTHESES

Several authors have investigated the relationship between wind patterns and spawning and recruitment of fish. For upwelling systems, an elaborate scheme for the influence of wind on recruitment has been proposed by Bakun and associates (Bakun & Parrish 1981; Parrish et al. 1983). It is based on turbulence and Ekman transport indices computed from wind data (Bakun, 1973, 1975) and relies on the work of Lasker (1975, 1978) for its biological basis. Its main features, which lead to what will be called here the "Lasker-Bakun hypothesis" are as follow:

1) Strong winds induce turbulence, which destroys the patches of highly concentrated zooplankton upon which the survival of larval fish depends.

2) Strong winds, given a certain angle to the coastline, induce upwelling which increases primary and secondary production, and provides a large standing stock of food for juvenile and adult planktivorous fishes,

3) Strong upwellings imply strong offshore transport of surface waters and associated plankton such as fish larvae.

Put summarily, these three points imply: wind ---> upwelling ---> phytoplankton patches ---> zooplankton patches; but: wind ---> turbulence ---> dispersed plankton. Therefore the best conditions for survival of fish larvae are upwelling followed by calm. In the present paper, we investigate the suitability of the Lasker-Bakun hypothesis to explain recruitment fluctuations in a monsoon-dominated tropical system. We are aware that, in doing so, we probably are stretching the theory to its limits.

Several authors have compiled data on the spawning and recruitment seasons of tropical fishes. Such compilations, besides confirming the widely-held view that tropical fishes tend to have protracted recruitment seasons, also suggest the presence of two such seasons per year off countries as diverse as Jamaica (Munro et al., 1973), India (Qasim, 1973; Weber, 1976), Brazil (Alves & Lima, 1979) and the Philippines (Pauly & Navaluna 1983). For the tropical Indo-pacific area, Weber (1979) and Pauly & Navaluna (1983) have postulated a link between monsoon winds and recruitment. Moreover, Qasim (1973) and Johannes (1978) have suggested that the major recruitment season(s) of tropical fishes should be the calm intermonsoon period. Only Johannes has been specific about, it, however, and we shall call the "Johannes hypothesis" the suggestion that tropical fishes recruit during the calm intermonsoon period because "wind-induced water motion may accelerate the flushing and loss of pelagic larvae for coastal waters and therefore, spawning occurs during calm periods when loss of larvae to the open ocean would be minimal" (Johannes 1978). It will be noted that Johannes' hypothesis, as defined here, is less elaborate than, and may be a subset (point 3) of, the Lasker-Bakun hypothesis as defined above.

3. DATA AND MODELS

3.1 Wind and Upwelling

Daily wind speeds and directions during 1951-1981, provided for Iba, Aparri and Daet by the Philippine Atmospheric, Geophysical and Astronomical Services Administration, Manila were used in the present analysis (Fig. 1).

According to Ekman theory (Ekman 1905) wind creates a stress on the sea surface that causes a horizontal transport of water 90° to the right of the wind direction in the northern hemisphere and to the left in the southern hemisphere. The wind-stress vector is computed from

$$\vec{\tau} = P_a C_D |\vec{V}||\vec{V}| \qquad ...1)$$

where $\vec{\tau}$ = stress Vector
P_a = density of air,
C_D = empirical drag coefficient,

$\vec{V}$ = estimated wind velocity vector near the sea surface with magnitude $|V|$. The direction of the stress and that of the wind are the same. The Ekman mass transport E caused by the wind stress is

$$E = 1/f\ \vec{\tau}\ \vec{x}k; \qquad ...2)$$

where k = unit vertical directed upward; f is the Coriolis parameter. The Coriolis parameter is a function of latitude (ϕ) and the angular velocity of the earth's rotation ($\Omega = 0.72921 \times 10^{-4}$ rad/s):

$$f = 2\Omega \sin \phi \qquad ...3)$$

(It will be noted that the method collapses at the Equator because sin ϕ becomes zero)

Once the Ekman transport has been computed the upwelling index (UI) can be estimated from

$$UI = \vec{E}\ \vec{n} = |E| \cos \alpha \ ; \qquad ...4)$$

where n is a unit vector directed offshore perpendicular to the coastline trend. Put in scalar notation

$$UI = E \cos \alpha \; ; \qquad \ldots 5)$$

where α is the angle between E and n, equivalent to the angle difference between the coastline and the wind source (Fig. 2).

The absolute value of the upwelling index will be minimum when the wind is perpendicular to the coastline, (Ekman transport is parallel to the shore) and maximum when the wind is parallel to the coastline (Ekman transport is perpendicular to the the coastline). Positive values of the upwelling index indicate an offshore component of Ekman transport. Negative values indicate onshore transport of water which is sometimes called "downwelling".

The values of the air density P_a and the drag coefficient C_D in this study are 0.00122 g cm^{-3} and 0.0013, respectively, the same values used by Bakun (1975). The correct values of the constants may differ from place to place; however, the absolute values are less important than the comparability of various data sets (Bakun 1975).

The "coastline" considered in this study refers to the large scale trends of the coastline, which were used in computing the α values. For Manila Bay, which is actually an indentation of the coastline, the coastline angles were computed with reference to the major coastline trend. (see Fig. 1)

Another index considered in this study is turbulence. The turbulence created by wind in the upper water column is proportional to the cube of the wind speed (Niiler & Kraus 1977). Since this is an index only, any unit can be used here; we used $km^3 hr^{-3}$.

The computations of Ekman turbulence indices (including interpolation of missing data) were performed with the help of a BASIC microcomputer program in which further details on the various computations are provided (Navaluna *et al*. 1984).

3.2 Recruitment Patterns

The length-frequency data used in this study are fully documented in Ingles & Pauly (1982); they were analysed by species, area and year with the ELEFAN I microcomputer program (Pauly & David 1981) to obtain the growth parameters L_∞ (asymptotic length) and K of the von Bertalanffy equation for each of the stock investigated (Pauly & David 1981), then with the ELEFAN II program to obtain recruitment patterns (Pauly 1982; Pauly & Navaluna 1983), i.e., graphs showing the seasonal oscillations of recruitment into the exploited phase. All length-frequency analyses pertain to Manila Bay fishes, available data from other localities being insufficient to identify collective recruitment peaks.

Recruitment patterns are based on the premise that peaks and troughs in size-frequency data are caused by pulses of recruitment. The converse also applies that the backward projection, onto the time axis, of length-frequency data, should lead to a graph showing the seasonality of recruitment of fish of length zero (*i.e.* $L_r = 0$, see Fig. 3) into a stock, granted that values of growth parameters (L_∞ and K of the VBGF) are used for the backward projection which summarize well the growth of the average fih in the population investigated (Fig. 3).

In order for recruitment patterns to be located properly on the time scale, values of the third parameter of the VBGF, t_o, are also needed; since such values

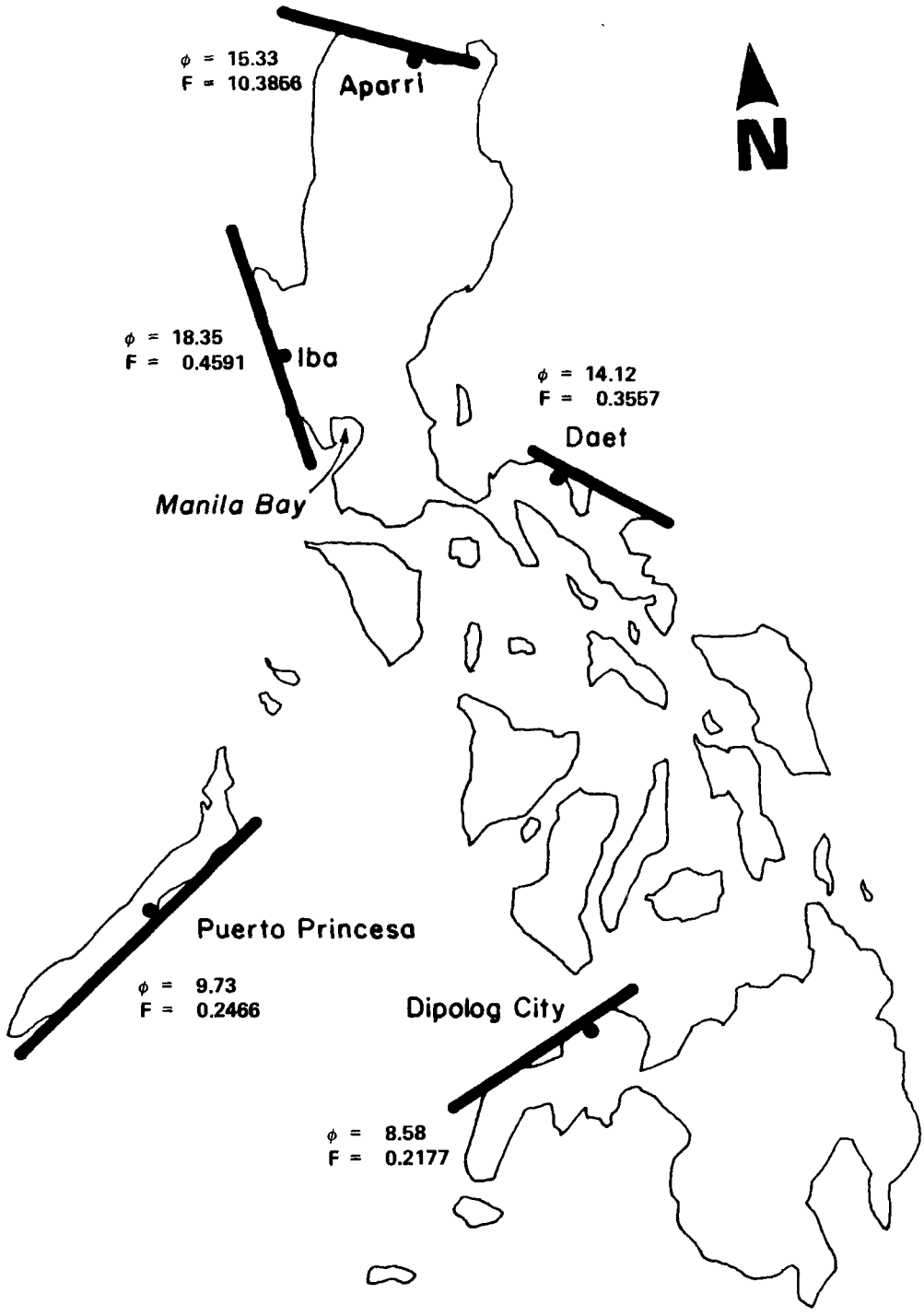


Fig. 1. The Philippines showing directional coastline trends (heavy bars), latitudes (ϕ, °N), and Coriolis parameters (F, 10^4 rad/s) at study areas. Note that Iba which is outside Manila Bay, was selected because of the observation by Tiews and Caces-Borja (1965) that Manila Bay fishes spawn *outside* the Bay.

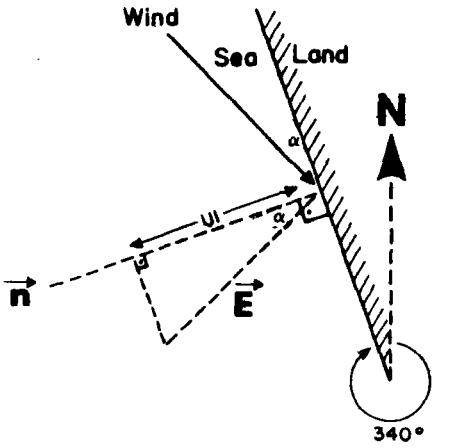


Figure 2. Illustration of the concepts in equations 1 to 5, with UI expressing the magnitude and direction of the Ekman transport (see text).

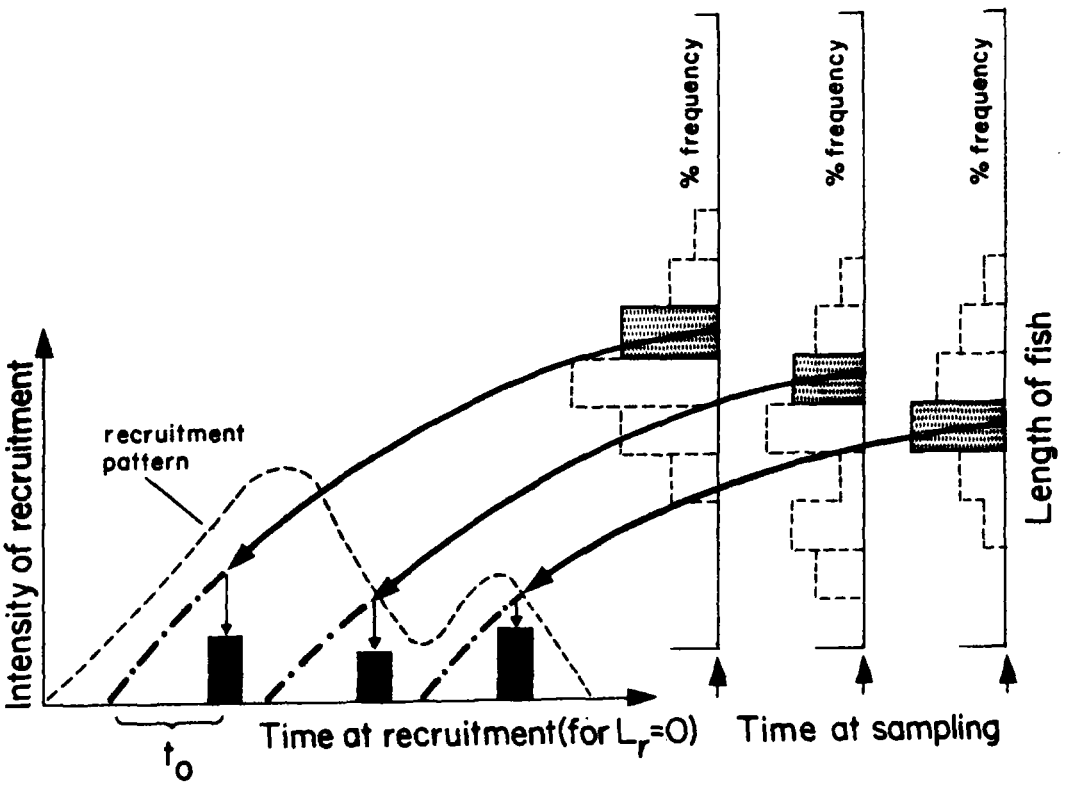


Figure 3. Schematic representation of method for obtaining recruitment patterns using ELEFAN II. The steps involved are: 1) projection onto the time axis of the frequencies of a set of length-frequency data using a set of growth parameters; 2) summation, for each month of the frequencies projected onto given months (the dotted line gives the sums achieved for each month after the projection of frequencies suggested by the arrows is completed); 3) subtraction, from each monthly sum of the lowest of the 12 monthly sums to obtain a zero value where apparent recruitment was lowest; 4) output of monthly apparent recruitment in % of annual recruitment. The projection of only a few (shaded) frequencies is shown here. (adapted from Pauly et al., 1982).

cannot be obtained from length-frequency data alone, approximate values of t_o were obtained from the empirical relationship

$$\log_{10}(-t_o) = -0.3922-0.2752\text{Log}_{10}L_\infty-1.038\text{Log}_{10}K \qquad ...6)$$

derived by Pauly (1979) on the basis of 153 triplets of L_∞ (in cm) K and t_o values for fishes of widely varying sizes and longevities. For the purpose of this paper, equation (6) was used only in conjunction with fishes with values of $K \geq 1$, i.e., in which the low values of t_o reduce the chance of misidentifying the months with recruitment peaks.

Recruitment patterns as defined in Fig. 3 can easily be split into their component distributions when they consist of more than one recruitment pulse per year using, e.g., the NORMSEP program for the separation of mixtures of normal distributions (Abramson 1971).

It is thus possible, using equation (6) and the component distribution of recruitment patterns to identify (at least in fast-growing fishes) the months in which the pulses of recruitment are generated which contribute to a given recruitment pattern (Fig. 3).

Months with collective recruitment peaks, i.e. months in which large numbers of species/stocks have their most intensive recruitment were identified by weighting each instance of a month with a recruitment peak, and corresponding to a given recruitment pulse (in Table 1), by the percent recruitment in that pulse, then pooling all percentage values by month (Table 2).

4. RESULTS AND DISCUSSION

Ekman transport shows a biannual switch of its direction in three of the five locations investigated here, including the northwestern coast of Luzon (Iba weather station) close to Manila Bay (Fig. 4).

The turbulence indices also exhibit strong changes, caused by the varying intensity of the monsoon winds.

All recruitment patterns considered here, pertaining to Manila Bay fishes, consist of two unequal pulses of recruitment per year, separated by an average of 4.3 months (Table 1; Fig. 5).

The months with collective recruitment peaks are May, July and November (Table 2). Running means (over 3 months) would put the collective recruitment peaks in April, June, and December. This, however does not alter the thrust of the findings, that the evidence at hand does not allow a clear-cut rejection or tentative confirmation of the hypotheses examined here (Table 2).

Possibly some transformation of the recruitment indices (e.g., taking logarithms) could have been used to shift the maxima and minima by a few months. Similarly, using various methods for aggregating the monthly turbulence and Ekman transport values for 1951 to 1981 (we simply took arithmetic means) could have led to a plot of turbulence on Ekman transport better in line with our data on recruitment. However, there actually may be good reasons - beyond the validity of the hypotheses tested - why our results are inconclusive:

Table 1. Months of intensive recruitment in 17 species and 28 "stocks" of Manila Bay fish, as identified using recruitment patterns (see text).

Stock No.[a]	Species	Year	No. of specimens measured	Approx.[b] t_0 (yr)	% recruitment in smaller pulse	Mode of main recruitment pulse	Mode of secondary recruitment pulse	Lesser diff. between peaks (in months)
3	*Sardinella longiceps*	78-79	1,870	−0.16	30.8	Nov	June	5
8	*Stolephorus heterolobus*	58	2,087	−0.12	19.5	Sep	Feb	5
10	*Stolephorus indicus*	57-58	3,402	−0.13	37.7	Feb	May	3
12	*Stolephorus zollingeri*	57	29,388	−0.19	6.5	Nov	Jun	5
13	*Stolephorus zollingeri*	58	40,864	−0.11	28.0	Jan	Sept	4
14	*Stolephorus zollingeri*	61	6,029	−0.19	10.6	Aug	Dec	4
15	*Saurida tumbil*	78-79	4,174	−0.14	18.0	Jun	Nov	5
19	*Ambassis gymnocephalus*	78-79	1,477	−0.15	17.4	Jun	Nov	5
47	*Mene maculata*	78-79	2,160	−0.14	1.2	Mar	Aug	5
50	*Leiognathus bindus*	58	6,286	−0.17	16.1	Jan	Jun	5
51	*Leiognathus bindus*	59	2,074	−0.18	31.6	Feb	Sep	5
52	*Leiognathus bindus*	60	1,002	−0.17	1.7	Nov	Jul	4
53	*Leiognathus blochii*	58	615	−0.16	5.6	May	Oct	5
54	*Leiognathus blochii*	58	1,401	−0.17	16.8	Apr	Nov	5
56	*Leiognathus blochii*	59-60	956	−0.16	20.6	Jul	Mar	4
59	*Leiognathus daura*	59	6,140	−0.17	3.7	May	Nov	6
60	*Leiognathus daura*	60	1,301	−0.17	3.7	Apr	Aug	4
62	*Leiognathus leuciscus*	57	1,754	−0.16	18.7	Mar	Nov	4
64	*Leiognathus lineolatus*	57	1,530	−0.20	3.4	Jan	Sep	4
65	*Leiognathus lineolatus*	58	3,326	−0.16	3.3	Feb	Nov	3
66	*Leiognathus lineolatus*	59	1,685	−0.16	5.0	Dec	Sep	3
71	*Secutor insidiator*	57	3,835	−0.14	38.2	Mar	Jul	4
74	*Secutor ruconius*	57	38,051	−0.14	18.7	May	Dec	5
75	*Secutor ruconius*	59	10,217	−0.19	34.8	Apr	Jan	3
76	*Secutor ruconius*	60	1,820	−0.14	6.5	Jul	Mar	4
90	*Pennahia anea*	78-79	4,354	−0.12	28.3	Jul	Oct	3
96	*Scatophagus argus*	78-79	1,977	−0.14	18.1	May	Dec	5
107	*Rastrelliger brachysoma*	78-79	2,966	−0.14	17.8	Jul	Mar	4

[a]Number in Pauly and Navaluna (1983) and Ingles and Pauly (1982)
[b]From equation (6)

Table 2. Identification of months with intensive recruitment in Manila Bay, with comments based on the hypotheses of Johannes and Lasker/Bakun. Note that neither of these two hypotheses can be rejected, nor confirmed.

Month	Recruitment indices[a]	Sum	Remarks on hypotheses by Johannes	Remarks on hypotheses by Lasker/Bakun
Jan	72, 84, 97, 35	288	confirmatory, since relatively low recruitment corresponds to transport that is predominantly offshore or at least not strongly inshore	confirmatory, for same reasons as under Johannes hypothesis
Feb	20, 62, 68, 97	247		
Mar	99, 21, 81, 62, 06, 18	287		
Apr	82, 96, 65	243		
May	38, 94, 96, 81, 82	391	confirmatory, since relatively high recruitment corresponds to increased inshore transport	negative because highest recruitment in the year happens in two months (particularly July) with high turbulence
Jun	31, 06, 82, 83, 16	218		
Jul	02, 79, 38, 94, 72, 82	367		
Aug	01, 89, 04	94	negative, because hypothesis provides no explanation for recruitment minimum	confirmatory, because lowest recruitment in the year occurs when turbulence is high
Sep	80, 28, 32, 03, 05	148		
Oct	06, 28	34		
Nov	69, 94, 18, 17, 98, 17, 04, 19, 03	339	negative, because hypothesis provides no explanation for November maximum	confirmatory, because of high recruitment in month when turbulence begins to drop
Dec	11, 95, 19, 18	143		

[a]From Table 1.

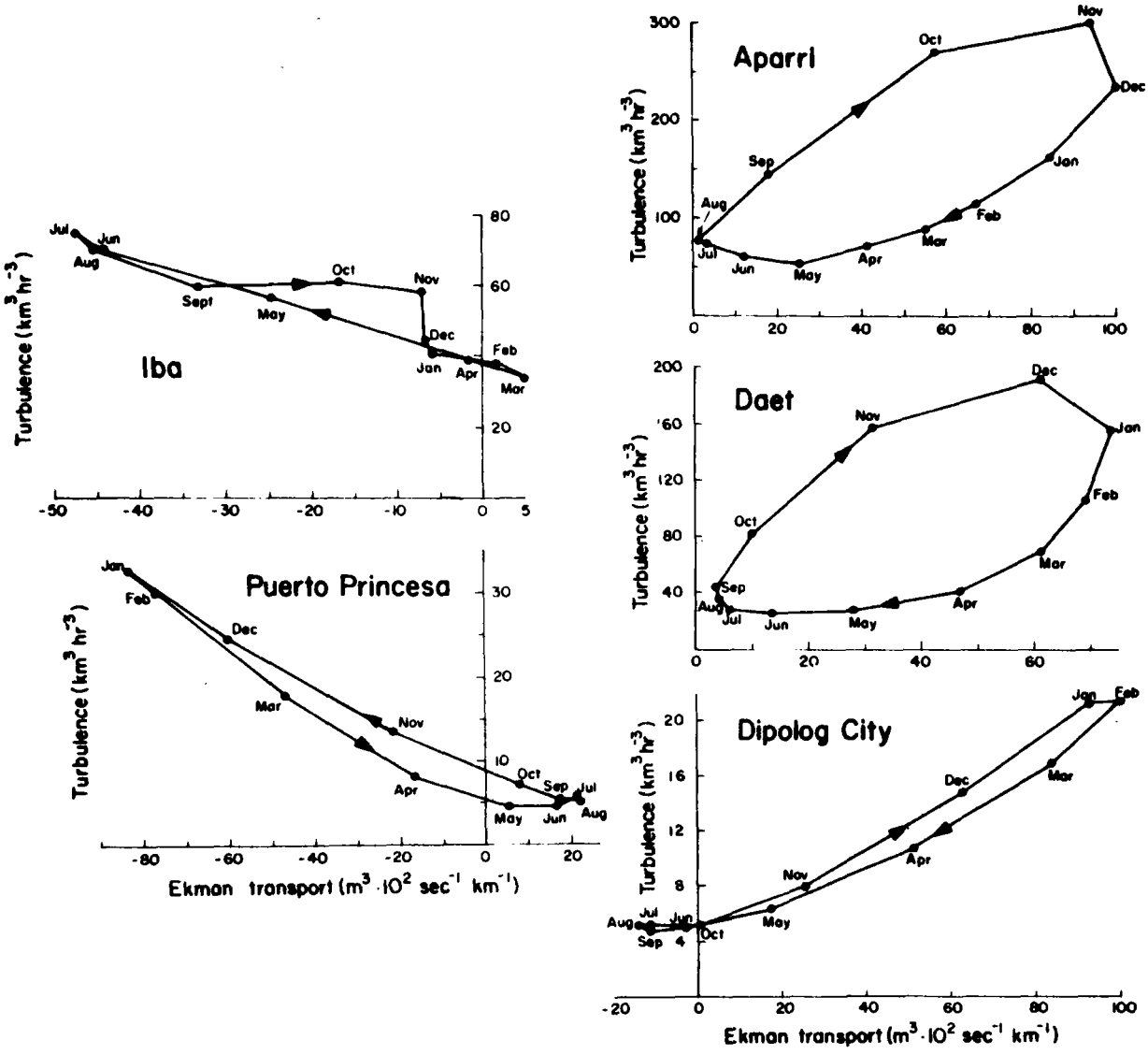


Fig. 4. Seasonal changes of turbulence and Ekman transport in five selected localities of the Philippines. Note biannual reversal of Ekman transport (i.e., transition from "upwelling" to "downwelling") in three of the five localities, and the single minimum of turbulence and Ekman transport in the other two. All ordinate scales (turbulence) are expressed in $km^3\ hr^{-3}$; all abscissas (Ekman transport) are expressed in $m^3 \cdot 10^2\ sec^{-1}\ km^{-1}$

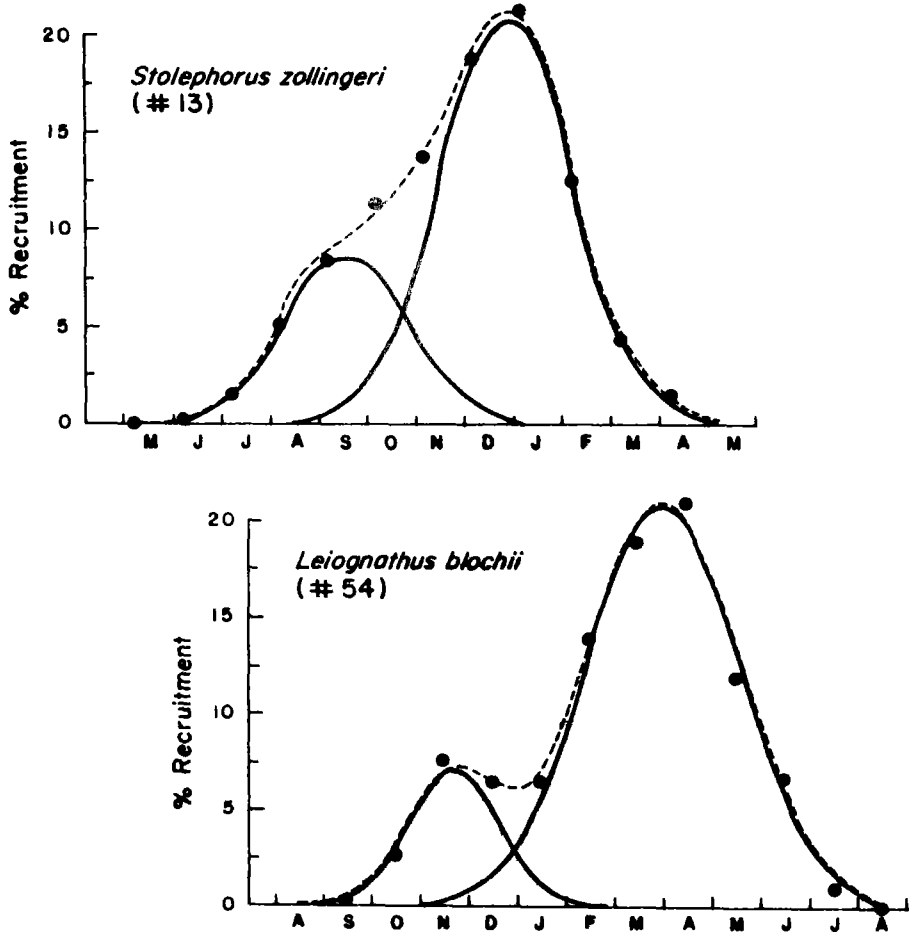


Figure 5. Two typical recruitment patterns of Manila Bay fishes (see Table 2 for details).

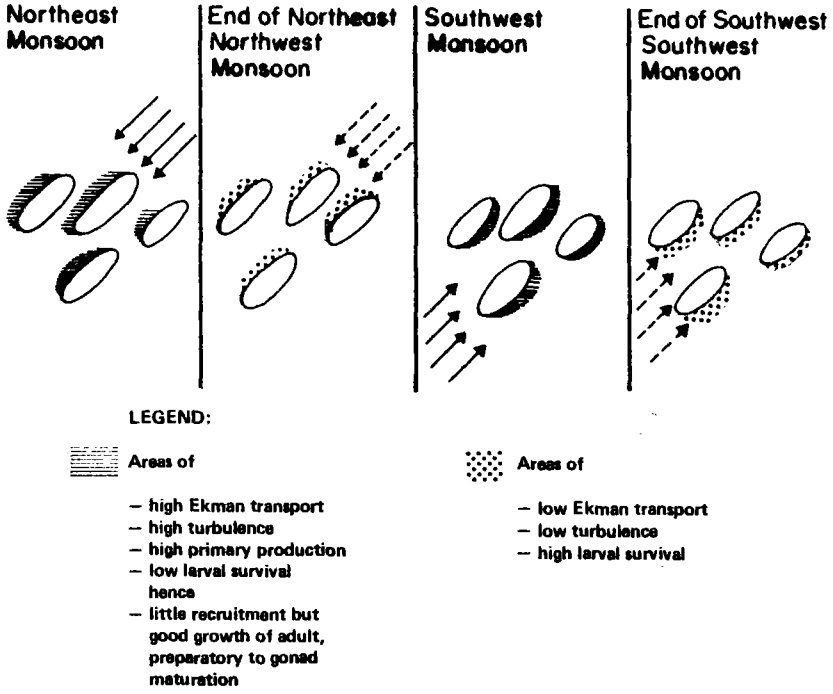


Figure 6. Tentative scheme for the interaction of wind (i.e. turbulence and Ekman transport) primary production, gonad maturation and larval survival (i.e. recruitment) in a monsoon-dominated archipelago (*see text*).

i) The wind data we used might be from a station too far from Manila Bay,

ii) In tropical regions the time scale for Ekman adjustment (i.e., for equilibrium to be reached) is relatively long. It is possible that an Ekman transport description is not appropriate for ocean surface transport driven by higher frequency components of the measured wind signals,

iii) There might be a good match between the recruitment and wind-driven indices in specific years, but, due to between- year variability, not when long term averages are taken - as was done here,

iv) The indirect method we used to identify months with collective recruitment peak might be inappropriate.

Each of these reasons, or any combination thereof would be sufficient to mask an existing relationship between wind and recruitment - and at present, we have no means of assessing whether such masking effect occured or not. Because of this, we do not think we have presented here the rigorous test that the hypotheses of Johannes and Lasker-Bakun deserve.

The points in i) to iv) give an indication of the problems that must be overcome for a rigorous test to become possible. In fact, it seems that a rigorous test bypassing all the problems encountered here, would have to involve in any locality (a) a direct monitoring of small-scale current patterns and (b) a direct monitoring of the recruitment process, i.e., of pulses of young fishes (of various species) reaching their nursery grounds, both over a period of at least one year. (Such direct investigations would be, however, much more expensive than the indirect approach we used). Fig. 6 is an attempt to generalize the hypotheses of Johannes and Lasker-Bakun to a monsoon-dominated archipelago. As might be seen, this scheme implies that, for any island, two pulses of recruitment are generated per year (each from a different side of the island) with the fish from different pulses and islands subsequently mixing or not, depending among other things, on the size of the island(s) and the growth, mortality and mobility of the fish.

Such complex factors, which would also have to be considered in the direct monitoring scheme alluded to above, may be the real reason behind our inability to come to a definitive conclusion concerning the hypotheses examined here.

5. ACKNOWLEDGEMENTS

We take this opportunity to thank A. Bakun and R. L. Kendall for their editorial comments on earlier versions of this contribution.

6. REFERENCES

Abramson, N.J. (1971) Computer programs for fish stock assessment. FAO Fish. Tech. Rep., 101. pag. var.

Alves, M.I.M. & H.H. Lima (1979) Sobre a epoca de desova de algun peixes marinhos do Estado Caera, Brazil. Boletin de Ciencias do Mar, 30: 1-7.

Bakun, A. (1973) Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946-71. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-671, 103 p.

Bakun, A. (1975) Daily and weekly upwelling indices, West Coast of North America, 1967-73. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-693.

Bakun, A., J. Bayer, D. Pauly, J.G. Pope & G.D. Sharp (1982) Ocean Science in relation to Living Resources. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39(7): 1059-1070

Bakun, A. & R.H. Parrish (1981) Environmental inputs to fishery population models for eastern boundary current regions. In: Workshop on the effect of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes, editor G.D. Sharp, IOC Workshop Report No. 28, UNESCO, Paris: 67-104.

Ekman, V.W. (1905) On the influence of the earth's rotation on ocean currents. Ark. Mat. Astron. Fys., 2(11): 1:55.

Ingles, J. & D. Pauly (1982) Raw data and intermediate results for an atlas of the growth, mortality and recruitment of Philippine fishes. i-xv + 224 p. ICLARM (mimeo).

Ingles, J. & D. Pauly (1984) An atlas of the growth, mortality and recruitment of Philippine fishes. ICLARM Tech. Rep., 13, 127 p.

Johannes, R.E. (1978) Reproduction strategies of coastal marine fishes in the tropics. Env. Biol. Fish., 3: 65-84.

Lasker, R. (1975) Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish. Bull., 73(3): 453-461.

Lasker, R. (1978) The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current: identification of factors leading to recruitment failure. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer., 173: 212-230.

Munro, J.L., V.C. Gant, R. Thompson & P.H. Reeson (1973) The spawning seasons of Caribbean reef fishes. J. Fish. Biol., 5: 69-84.

Navaluna, N.A., L. Palomares & D. Pauly (1984) A BASIC program for the computation of monthly turbulence and Ekman transport indices from daily wind data. ICLARM (mimeo) 15 p.

Niiler, P.P. & E.B. Kraus (1977) One-dimensional models of the upper ocean. In: Modelling and prediction of the upper layers of the ocean, E.B. Kraus (ed.), Pergamon press, New York: 143-172.

Parrish, R.H., A. Bakun, D.M. Husby & C.S. Nelson (1983) Comparative climatology of selected environmental processes in relation to Eastern Boundary Current pelagic fish reproduction. In: FAO Fish. Tech. Rep. No. 291, Vol. 3, editors G. Sharp and J. Csirke, Rome, Italy: 731-778.

Pauly, D. (1979) Gill size and temperature as governing factors in fish growth: A generalization of von Bertalanffy's growth formula. Ber. Inst. f. Meeresk. Univ. Kiel, 63, 156 p.

Pauly, D. (1982) Studying single species in a multispecies context. In: Theory and Management of Tropical Fishes, editors D. Pauly and G.I. Murphy, ICLARM Conference Proceedings 9, Manila, Philippines: 33-70.

Pauly, D. & N. David (1981) ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. Meeresforsch., 28(4): 205-211.

Pauly, D., N. David & J. Ingles (1982) ELEFAN II: User's Instruction and Program Listings, ICLARM (mimeo) pag. var.

Pauly, D. & N. Navaluna (1983) Monsoon-induced seasonality in the recruitment of Philippine fishes. In: FAO Fish. Rep. No. 291, Vol. 3, editors G. Sharp and J. Csirke, Rome, Italy: 823-833

Qasim, S.Z. (1973) An appraisal of the studies on maturation and spawning in marine teleosts from the Indian waters. Indian J. Fish., 20(1): 166-181.

Tiews, K. & P. Caces-Borja (1965) On the availability of fish of the Family Leiognathidae Lacépede in Manila Bay and San Miguel Bay on their accessibility to controversial fishing gears. Philipp. J. Fish., 7: 59-86.

Weber, W. (1976) The influence of hydrographical factors on the spawning time of tropical fish. In: Fisheries Resources and their Management in Southeast Asia, editor K. Tiews, West Berlin: 269-281.

RESULTADOS DE LOS MUESTREOS DE FONDO EN EL AREA ESTUARINA DEL DELTA DEL RIO ORINOCO, VENEZUELA

Daniel Novoa E.
Fernando Cervigón
Departamento Pesquero, Corporacion Venezolana de Guayana
Av. Germania, Ap. Postal 209, Ciudad Bolívar, Estado Bolivar
Venezuela

RESUMEN: En la desembocadura del Delta del Orinoco existen ambientes estuarinos, permanentes o transitorios en el sector norte, en donde se ha establecido una fauna característica dominada por especies de las familias Ariidae, Sciaenidae y Dasyatidae. En el caño Manamo, esta fauna permanece en la desembocadura todo el año. En el caño Macareo se presenta durante el periodo de aguas bajas, entre diciembre y mayo. Durante las aguas altas, la fauna estuarina se desplaza al lado oceánico, produciéndose asi el reclutamiento de peces y camarones del lado marino. El uso de sistemas de pesca como el arrastre de fondo en las zonas costeras parece causar profundos cambios en la biomasa total asi como en la naturaleza de los fondos. Dada la importancia de las pesquerías artesanales e industriales en el estuario y aguas oceánicas, dependientes de la magnitud del reclutamiento de peces y camarones, una explotación incontrolada en el área costera puede producir serias consecuencias en el entorno de la socio-economía local.

1. INTRODUCCION

El Delta del Rio Orinoco es un vasto territorio que cubre una superficie superior a los 22000 Km^2, recorrido por numerosisimos canos, formando una intrincada red fluvial que cruza terrenos muy planos y cenegosos. El Rio Orinoco, despues de recorrer cerca de 2000 Km, a la altura del Puerto de Barracas, a 50 Km de la desembocadura, se bifurca en dos grandes ramales, cada uno de los cuales se subdivide dando origen a muchos canos, llegando algunos hasta la desembocadura situada en el Oceano Atlantico. Entre las mas septentrionales estan los canos Manamo, Pedernales y Macareo. En 1967, el Cano Manamo fue regulado mediante una estructura de control que solo permite el paso de 200 m^3 seg, con lo cual se impide el desbordamiento de las aguas a las areas aledanas, pudiendo recuperar estas tierras para la agricultura. Las aguas de los canos del Delta establecen una fuerte interaccion con las agua de origen marino, recibiendo una influencia constante a traves de las corrientes de marea, debido a un regimen de marea semidiurno cuyos efectos se sienten hasta a unos 200 Km de la desembocadura. Esta influencia es aun mayor durante la epoca de sequia, cuando se reduce el gasto o flujo de agua dulce de los canos permitiendo una mayor penetracion de las aguas de origen marino. Este comportamiento sin embargo, no es uniforme puesto que en los canos situados mas al sur, especialmente el Rio Grande, conservan gran parte del volumen de aguas del Rio Orinoco, manteniendo, aun en epoca de seca, retiradas de la desembocadura las aguas salobres o de origen marino por lo cual su efecto es menos marcado en este sector del Orinoco que en los canos mas septentrionales. Tal como lo apunta Cervigon (1985), este dinamismo y multiplicidad de interacciones que se dan en el Delta del Orinoco es de gran interes y le confieren caracteristicas muy singulares reflejadas en situaciones atipicas que registra la fauna ictica y otros organismos. En este contexto y consciente de la importancia y potencialidad del recurso pesquero en el Delta del Orinoco, a partir de 1981 la Corporacion Venezolana de Guayana inicia estudios de la fauna ictica deltana, asi como la evaluacion de las pesquerias mas importantes. Como producto de este esfuerzo, en 1982 se publican los primeros trabajos tanto de los recursos del Delta medio como del Bajo Delta (Novoa, 1982a y b; Ramos et al., 1982; Cervigon, 1982) incluyendo un catalogo de los recursos pesqueros del Delta del Orinoco (Novoa et al., 1982). En anos recientes, estos estudios se han extendido hacia los canos Macareo y "barras" arenosas o fangosas de Merejina y Cangrejito, situadas mas al sur, con el fin de conocer la comunidad ictica y su dinamica en un area mas extensa del Delta del Orinoco.

2. AREA DE ESTUDIO

En el mapa adjunto (Fig. 1) se indican las zonas del Delta del Orinoco que se han estudiado, comprendiendo las desembocaduras de los caños Mánamo y Pedernales; la desembocadura del caño Macareo (Barra de Macareo); la Barra de Merejina y la Barra de Cangrejito, cerca de la desembocadura del río Grande. Las zonas de las desembocaduras seccionadas son áreas abiertas, de notable turbulencia y de aguas totalmente mezcladas. Los fondos generalmente fangosos, son de escasa profundidad, no mayores de 2 m. Constituyen las zonas de mayor sedimentación y su topografía es muy plana, extendiéndose suavemente en el lado marino. Como es usual, los sedimentos están constituídos por limos y arcillas de origen fluvial y arenas de origen marino. A todo lo largo de la inmensa costa deltáica de unos 300 Km aproximadamente e internándose hasta donde llegue la influencia de las aguas salobres, la vegetación esta dominada por manglares, especialmente Rhizophora mangle de una densidad impresionante, formando grandes bloques que ocupan una importante superficie deltana y constituye uno de los elementos naturales más característicos del Bajo Delta.

3. MATERIALES Y METODOS

Los trabajos de campo efectuados en la desembocadura del caño Mánamo están descritos en Ramos et al. (1982). En el resto de las zonas estudiadas los trabajos de investigación se iniciaron en abril de 1984 extendiéndose hasta marzo de 1985. Fue utilizada una red de arrastre tipo camaronero de 10 m de largo y 6 m de abertura de boca. El diámetro de la malla de la red era de 2 cm en las alas y de 1.5 cm en el copo. Se efectuaron arrastres de 10 a 30 minutos de duración, clasificándose la captura de acuerdo a las especies presentes. En general, la totalidad de la captura fué preservada en formol al 10% para proceder a su muestreo biológico posteriormente. En las Barras de Merejina y Macareo se pescó con una flota de redes agalleras que permitiera una mayor capacidad de colecta y muestreo. Se emplearon redes con diferentes aberturas de malla, variando desde 12 , 15 , 17 y 20 cm. Se seleccionaron localidades fijas, colocándose las redes sucesivamente, operando durante periodos de 12 a 14 horas, después de lo cual se hacían las revisiones para retirar el pescado capturado. Las capturas se analizaron por red y total, estableciéndose la composición de la captura y los rendimientos obtenidos. En 1981, se hizo un crucero con un barco arrastrero tipo florida frente a las desembocaduras de los caños de Mánamo y Pedernales, en el lado oceánico y recorriendo la costa del Delta en dirección sur hasta las proximidades de la desembocadura del caño Macareo. Para obtener un marco de referencia adecuado, se obtuvieron datos estadísticos sobre las actividades pesqueras comerciales tanto artesanales como industriales que se desarrollan en el Bajo Delta, tanto en el lado oceánico como en las zonas costeras.

4. BREVE DESCRIPCION DE LAS PESQUERIAS EN EL BAJO DELTA Y ZONAS ADYACENTES

4.1. Area estuarina en el lado oceánico

En el lado oceánico, frente al Delta del Orinoco, existe una pesquería de arrastre efectuada por embarcaciones venezolanas y de otros paises. En la Tabla la se presentan los datos más recientes disponibles, correspondientes al periodo 1973-1980 (Mánamo, 1977 y comunicación personal). Se deduce que se trata de una pesquería en expansión en la cual las especies comerciales más importantes, constituídas por camarones peneidos y especies de la familia Sciaenidae, que durante su etapa juvenil se encuentran en las zonas de las "barras de los caños del norte del Delta. La futura expansión y salud de la pesquería de arrastre dependerá de la estabilidad de los sistemas costeros en los cuales las especies más abundantes desarrollan parte de su ciclo de vida.

4.2. Area dulceacuícola y estuarina próxima a las "barras" del Delta

A todo la ancho del abanico deltáico, en el Delta inferior o Bajo Delta, existe una pesquería artesanal muy importante que cubre extensas areas del Delta, desde Pedernales hasta Amacuro. Los pescadores, en su mayoría indígenas, utilizan pequeñas embarcaciones y redes agalleras de dimensiones variables.

También emplean pequeños palangres. Suelen estar incorporados a las "Estaciones Pesqueras", que son empresas con buen nivel de organización, dedicadas a la explotación y comercialización del pescado en la zona de las desembocadura de los caños del Río Orinoco en el Océano Atlántico. Existen unas 15 "Estaciones Pesqueras" manteniendo una actividad pesquera con una producción global de unas 4000 toneladas anuales. Se han obtenido datos de captura de algunas de estas empresas y la comparación es muy interesante. Las estaciones ubicadas al norte, en los caños Mánamo y Macareo, presentan capturas con una clara dominancia de especies de origen marino, entre las que destacan los bagres de la familia Ariidae, peces de la familia Mugilidae, Scienidae, Centropomidae, Serranidae y Carcharhinidae. Las especies dulceacuícolas, aunque aparecen, constituyen una fracción minoritaria. En la Tabla 1b se presentan los datos de desembraques oficiales correspondientes a esa zona del Delta. En la misma tabla se muestran los datos de los desembarques registrados de una estación pesquera ubicada más al sur, en el caño Guaneida a 3 Km de la desembocadura. Se evidencía el predominio de las especies dulceacuícolas las cuales conforman mas del 70 % del total de los desembarques reportados. El Piaractus brachypomun y los bagres de la familia Pimelodidae son los más importantes. Las especies de origen marino y típicos habitantes de ambientes estuarinos, sólo conformaron el 10 % de los desembarques totales. El 9.31 % lo representaron los bagres de la familia Ariidae.

El análisis de los datos de tales empresas que operan en las desembocaduras de los caños del Orinoco en el Océano Atlántico, sugieren que hay cambios importantes en la composición de la fauna íctica a madida que se avanza de norte a sur, a lo largo de la costa deltáica, predominando abiertamente la fauna estuarina en las "barras" y desembocaduras mas septentrionales, disminuyendo su importancia en las zonas costeras del Bajo Delta situadas más al sur, hacia el Rio Grande.

4.3. Pesca de camarones en el área estuarina del Bajo Delta

Pescadores trinitarios explotan los recursos camaroneros en la desembocadura de los caños de Cocuina y Macareo a través de permisos otorgados por el Gobierno de Venezuela. La actividad se ejerce entre diciembre y mayo y se estima una captura total entre 450 y 600 toneladas de camarones peneidos por temporada y un volúmen considerable, no determinado, de peces demersales constituído principalmente por los estadios juveniles de las especies de peces componentes de la fauna de acompañamiento del camarón. Novoa (1982b) ofrece datos sobre esta pesquería y de la biología del camarón en el Bajo Delta.

5. RESULTADOS

5.1. Pesca de arrastre exploratoria experimental en la desembocadura de los caños Mánamo y Pedernales

En el área más septentrional del Bajo Delta se efectuaron 50 arrastres experimentales con un tiempo total acumulado de 14 horas y 22' de muestreo. Ramos et al. (1982) presentan los resultados de estos arrastres y las conclusiones y observaciones más importantes. Destacando las siguientes:

- Las especies pertenecientes a las familias Ariidae, Dasyatidae y Sciaenidae, constituyen los elementos ictiofaunísticos mas importantes en peso durante todo el periodo estudiado.

- Camarones peneidos, especialmente el Penaeus schmitti conforman una fracción importante de la fauna de fondo, estando presentes solo las fases juveniles y preadulta de tales organismos.

- Durante la epoca de lluvias y de mayor influencia del flujo de agua dulce, es frecuente la presencia de diversas especies de peces de origen continental, particularmente los juveniles de algunos bagres de la familia Pimelodidae, así como Plagioscion squamosissimus, de la familia Sciaenidae y Serrasalmus sp. de la familia Characidae. Sin embargo, aún en época de lluvias la importancia relativa de los representantes de la ictiofauna dulceacuícola en ésta área es muy pequeña.

- Fué interesante constatar la presencia de ejemplares juveniles de especies de gran importancia comercial en las pesquerías marítimas, artesanales e industriales, que se desarrollan frente al Delta. Fueron frecuentes las capturas de juveniles de roncador (Micropogonias furnieri), robalo (Centropomus undecimalis; C. sp), curvina (Cynoscion acoupa; C. microlepidotus), curvinata (Macrodon ancylodon), torroto (Genyatremus luteus), lisa (Mugil incilis), pampano zapatero (Trachinotus cayenensis), jurel y ojo gordo (Caranx hippos; Caranx latus), lamparosa (Selene vomer; Vomer setapinnis), etc.

La presencia de adultos de la mayoría de éstas especies en los fondos someros de 3 a 10 brazas, en la plataforma frente a las costas del Delta demuestra la asociación y significado ecológico de las áreas costeras deltáicas de naturaleza estuarina en donde penetran los primeros estadios del desarrollo de esas especies, encontrando gran disponibilidad de alimentos y mayor protección que en las areas abiertas. De esta forma, las areas costeras deltáicas constituyen la zona de crecimiento de esas especies desde donde migran hacia el lado oceánico a completar su ciclo vital. Ginez y Cervigón (1968), Cervigón (1985) ofrecen un inventario de la fauna íctica común en los fondos someros ubicados frente a las costas Deltanas. Es notable la similitud al comparar estos inventarios con los obtenidos y reportados por Cervigón (1982) para el caño Macareo y los de este trabajo, que incluye el área estuarina del caño Macareo.

En la Figura 2, se muestran las curvas de distribución de frecuencias de talla para algunas de las especies de peces visitantes cíclicas encontradas en las zonas estuarinas del Bajo Delta, en su fase juvenil y las encontradas para las mismas especies en su fase adulta en el lado oceánico en mayo de 1981, en profundidades que oscilaron entre 3 y 10 brazas. En la Tabla 2 se completa la información ofreciendo los rangos de tallas encontrados para otras especies comunes y de importancia comercial, tanto en la desembocadura de los caños del Delta como en el lado oceánico, obtenidos desde un barco arrastrero típico de los que operan en esos fondos.

Este fenómeno no es exclusivo de los peces puesto que otros organismos utilizan ambos sistemas durante su ciclo vital. Los camarones de la familia Peneidae se distribuyen en las zonas costeras del Delta durante las fases juvenil y preadulta migrando al lado oceánico para desovar y completar su ciclo vital (Novoa, 1986). En las Figuras 3, 4 y 5 se presentan las distribuciones de frecuencia de tallas para el Penaeus schmitti y el P. subtilis encontrados en el Delta.

El análisis de los cambios e la composición por tallas encontrados durante el periodo de muestreo sugieren que el periodo de reclutamiento de los ejemplares preadultos al área oceánica abarca los meses secos, de aguas bajas, intensificándose en los meses de abril y mayo. Durante esos dos últimos meses, las curvas de frecuencia de tallas para los camarones en los dos sistemas tiene un alto grado de sobre-lape o superposición. Durante los meses de aguas altas y de mayor descarga de los caños, se encontraron las menores tallas. Si bien ambas especies presentaron un patrón de reclutamiento semejante al área oceánica, el Penaeus schmitti tiene una talla media de reclutamiento mayor que el Penaeus subtilis.

Finalmente para el área costera del Delta se presenta la Tabla 3 con valores estimativos de la biomasa (Kg Ha) obtenidos empleando el método del área de barrido. El alto valor obtenido puede ser debido al caracter virgen, sin explotación, que tiene la fauna bentónica de la desembocadura de los caños Mánamo y Pedernales, ya que en esos fondos no se realiza pesca de arrastre. De hecho, para algunas de las especies comúnes en esa área del Delta (Arius spp, Batrachoides surinamensis, Achirus achirus, etc) se registraron las tallas máximas, siendo esto una indicación de la longevidad que alcanzan los peces en esa área por no existir explotación pesquera de fondo.

5.2. Pesca de arrastre exploratoria experimental en la desembocadura del caño Macareo

En el área de la desembocadura del caño Macareo, se realizó pesca de arrastre de fondo a partir del mes de abril de 1984, escogiendo una pequeña bahía que se forma frente a la Barra de Macareo. En este sector, que se puede dominar Macareo interior, se hicieron muestreos bimestrales extendiéndose hasta marzo de 1985 el periodo de muestreo. Por razones que se explican más adelante, en los meses de lluvia o aguas altas (agosto y noviembre) se efectuaron algunos arrastres en el área externa a la bahía, en lo que se ha denominado Macareo exterior, ubicando las estaciones de muestreo a una distancia de 0 - 1 km de la línea de costa, en el lado oceánico.

Como se puede apreciar en la Tabla 4, durante los meses de aguas bajas o de sequía, cuando el aporte de agua dulce del caño Macareo disminuye, la ictiofauna esta fundamentalmente constituída por especies de origen marino o típicamente estuarinas. Las especies de origen dulceacuícola están muy pobremente representadas, presentándose solo unas pocas ya encontradas en el área de Pedernales, típicamente eurihalinas. La composición de las especies presentes en el muestreo de los meses de abril, febrero y marzo, presenta gran semejanza con la del área Pedernales, donde prevalencen las condiciones de tipo estuarino todo el año.

Sin embargo, el caño de Macareo aumenta su caudal a partir del mes de mayo, dejando sentir su influencia en el área de la desembocadura. Es por esto que durante el muestreo del mes de junio de 1984, los valores de salinidad bajan considerablemente notándose dicho efecto en la ictiofauna colectada durante el muestreo de ese mes. El número de especies marinas o estuarinas disminuye considerablemente así como su importancia relativa, notándose un marcado aumento en la presencia y peso específico de las especies de origen dulceacuícola. Las especies de origen marino presentes en este muestreo fueron las típicamente eurihalinas, incluyendo algunas cuya distribución preferente es en el medio dulceacuícola (Anchoviella surinamensis). Las dos especies del género Stellifer, abundantes en ambientes estuarinos, comienzan a ser sustituídas por S. venezuelae, especie ampliamente distribuída en ambientes de baja salinidad. Durante el mes de agosto, con la máxima descarga del caño Macareo, se acentúa la dominancia de la fauna dulceacuícola, desapareciendo todos los elementos de origen marino exceptuando algunos engraulidos y el Himantura shmardae, reconocidamente eurihalinos.

Entre los meses de agosto y noviembre se efectuaron muestreos de fondo en el lado oceánico, frente a la bahía de Macareo, en donde se registraron valores de salinidad entre 4 y 17 ppm. En la tabla 5, se presenta el resultado de 5.66 horas de pesca de arrastre, constatándose que gran parte de los elementos faunísticos típicos de las aguas salobres presentes en la bahía de Macareo interno, en los meses de febrero y abril, se encontraban desplazados hacia el lado oceánico por efecto del mayor aporte de agua dulce. El desplazamiento es variable generalmente dentro de una franja de 1 km en relación a la costa, con lo cual se confirmo que el área estuarina en la desembocadura del caño Macareo tiene gran movilidad horizontal a lo largo del año.

La comparación entre los resultados de los muestreos de fondo entre el área de Pedernales y la de Macareo es interesante. En la Tabla 4 se puede verificar que para la Barra de Pedernales se lograron unos valores de rendimiento (Kg h) y estimación de biomasa (Kg Ha) muy superiores a los obtenidos para la Barra de Macareo.

La mayor estabilidad relativa de las condiciones estuarinas en la Barra de Pedernales unido a la inexistencia de la pesca de arrastre costero como sistema de explotación pueden ser algunas de las razones o causas del fenómeno observado. La composición de la fauna de fondo parece estar mejor equilibrada, con varias especies o grupos con perfiles similares de abundancia. En la Barra de Macareo, por su parte, en donde se presentan cambios estacionales marcados y en donde existe una intensa pesquería de arrastre costero, se observa una menor equitatividad en la composición por especie de la captura. Los camarones,

ubicados en eslabones inferiores de la cadena alimenticia, representaron un elevado porcentaje de capturas. La eliminación de los predadores naturales del camarón unido a la progresiva adecuación de los fondos tienden a acentuar la dominancia de esos organismos en la composición de la comunidad íctica del fondo. Este efecto simplificante de la pesca de arrastre como sistema de explotación pesquero ha sido señalado por numerosos autores (Pauly, 1980; Novoa, et al., 1980).

5.3. Pesca exploratoria con redes de ahorque en el área de la desembocadura del caño Macareo

En el área interna de la desembocadura del caño Macareo se efectuaron pescas exploratorias empleando redes de ahorque de diversos diámetros de malla a fin de generar una mayor información sobre la comunidad íctica, su composición y cambios estacionales. A partir de abril de 1984 hasta mayo de 1985 se efectuaron las mencionadas exploraciones dejando las redes de ahorque operando en las mismas localidades durante periodos contínuos de 12 a 14 horas. El tiempo total acumulado fue de 215.35 horas de pesca empleando una flota de redes que sumaban un total de 307.4 m exceptuando el mes de noviembre que emplearon solo 171.7 m.

En la Figura 6, se presentan los resultados obtenidos bimestralmente indicándose la composición de la captura y los rendimientos (Kg h 100 m red) por especie y total.

En general se verifica que durante el periodo de aguas altas, de mayor descarga del caño Macareo (mayo-agosto) las especies de peces dulceacuícolas o de aguas continentales son las más abundantes y representaron cerca del 75 % del total de la captura, destacando algunas especies de las familias Characidae y Pimelodidae en la cual se incluyen los grandes bagres de los rios suramericanos. Sólo algunas especies estuarinas, eurihalinas, fueron capturadas en las pescas exploratorias, aunque en general sus tasas de captura no fueron las máximas. Entre estas destacan el Tarpon atlanticus, el cual remonta el río Orinoco y penetra cientos de kilometros; el Arius pasany y Arius couma; el Centropomus paralellus y el Achirus achirus, también encontrado en aguas arriba de la desembocadura.

Para el periodo de noviembre-diciembre, la composición de las capturas aparece balanceada, con ligero dominio de las especies de origen marino o estuarinas. La transición es clara, entre enero y febrero, meses en los cuales las especies marino-estuarinas representaron el 97 % de la captura. Este elevado porcentaje se mantuvo en los muestreos de marzo-abril.

En el lapso comprendido entre enero-abril, los representantes de la ictiofauna de agua dulce prácticamente desaparecieron reportándose solamente algunas especies resistentes a valores relativamente altos solamente algunas especies resistentes a valores relativamente altos de salinidad y cuyos juveniles ya se habían capturado con redes de arrastre durante el mismo periodo. Entre estas podemos destacar la Pellona flavipinnis, un clupéido carnívoro que alcanza grandes tallas; el Plagioscion squamosissimus, un escienido muy abundante en el Orinoco, y el Hypostomus sp, un bagre típicamente dulceacuícola perteneciente a la familia Loricariidae.

Cabe destacar que de las 24 especies de peces colectadas en las redes de ahorque, mayormente en su fase adulta, un total de 16 fueron igualmente colectadas empleando simultaneamente el sistema de pesca de arrastre de fondo. Los resultados parecen indicar que el área de distribución de las fases adulta y juvenil de esas ocho especies, no coinciden o que hay una clara separación de dichos estadios en la misma área de distribución.

Como era de esperar, numerosas especies de origen marino, visitantes ocasionales durante la fase juvenil de los estuarios, no aparecen en las capturas de las redes de ahorque, confirmando asi que la fase adulta se desarrolla en el lado oceánico. En esta categoría están la mayoría de las especies de la familia Scienidae, Carangidae, Gerreidae, etc.

Igualmente, los resultados sugieren que algunas especies de peces, cuyos adultos permanecen en el área costera, tienen residencia permanente en tales ecosistemas. Algunas especies del género Arius y Centropomus estarían en esta categoría. En algunos casos, se colectaron ejemplares sexualmente maduros.

6. DISCUSION

Las investigaciones efectuadas en el bajo delta desde 1981 han demostrado que en el área de la desembocadura de los caños se presentan procesos costeros complejos que definen una condición de gran dinamismo que se refleja en la propia comunidad íctica presente en esas areas.

El caño Mánamo, al norte del Delta, posee una situación muy especial ya que, como consecuencia de la regulación de su flujo, persisten las condiciones estuarinas en su desembocadura a lo largo del año. La composición de la ictiofauna no registra cambios estacionales significativos, prevaleciendo las especies estuarinas, visitantes ocasionales de los sistemas costeros o residentes permanentes de tales habitats.

Contiguo al caño Mánamo, se encuentra el caño Macareo, en donde se registran profundos cambios estacionales en la composición de la ictiofauna, motivando la variación del gasto o flujo de dicho caño a lo largo del año. Durante los meses de aguas bajas, prevalecen en la desembocadura aguas de tipo estuarino con salinidades intermedias, estableciéndose una comunidad íctica dominada por especies estuarinas conformando un ensamblaje de gran similitud al encontrado en el caño Mánamo. Durante las aguas altas, el estuario se desplaza hacia el lado oceánico, incluyendo a las especies ícticas asociadas a él. En la desembocadura las especies dulceacuícolas desplazan a la fauna estuarina.

En resumen, en los estuarios del Delta, la ictiofauna esta constituída por tres grupos básicos:

a) Formas juveniles de especies que completan su ciclo de vida en el lado oceánico.

b) Formas juveniles y adultas de peces estuarinos residentes permanentes de las areas costeras y sus alrededores.

c) Formas juveniles de algunas especies dulceacuícolas.

Cuando la descarga del caño Macareo desplaza al estuario hacia el lado oceánico, provoca el movimiento de numerosos peces pertenecientes a diversas especies cuya fase adulta se desarrolla en el lado oceánico. Ese movimiento constituye la primera etapa de la migración de dichas especies hacia el océano, en donde completan el resto de su ciclo vital. En efecto, las formas juveniles presentes en las zonas costeras, una vez en el mar, no retornan a estos sistemas, puesto que no se consiguen allí ni las tallas intermedias ni los ejemplares adultos de estas mismas especies.

La comparación cuantitativa de la composición ictiofaunística, rendimientos y estimación de biomasa entre los caños Mánamo y Macareo, mostró diferencias atribuíbles, en parte, al efecto provocado por la explotación pesquera con el sistema de arrastre de fondo que se ejerce en el caño Macareo. Este efecto parece reflejarse en una menor biomasa y una comunidad bentónica algo más simple, con claro dominio de algunos grupos, especialmente invertebrados.

De verificarse este hecho, los efectos sobre las pesquerías artesanales tradicionales, asi como la de arrastre industrial serán inevitables. De intensificarse la explotación de las formas juveniles y acentuarse las modificaciones en el habitat (tipo de fondo) cambiará la magnitud e intensidad del reclutamiento de los juveniles y preadultos de peces y camarones al lado oceánico y, sin duda, los rendimientos de las pesquerías comerciales, fundamentalmente en los estadios de vida mas avanzados de las especies bajo explotación. Este hecho sugiere la necesidad de establecer un esquema de ordenación que permita la coexistencia de las diferentes pesquerías,

estableciendo límites a la tasa de mortalidad por pesca y total de los recursos distribuídos en los ambientes costeros. Entre estos, destacan los camarones peneidos, muy abundantes en los estuarios estudiados y, en el caño Macareo, tienen el mayor peso relativo en las capturas totales. El camarón blanco, Penaeus schmitti, es más abundante y alcanza mayores tallas en la desembocadura del caño Mánamo. El camarón marrón, Penaeus subtilis, registra tallas menores y es más abundante en la desembocadura del caño Macareo.

En ambas areas estuarinas, tanto el camarón blanco como el marrón, registraron un comportamiento similar en cuanto a los cambios en la composición por tallas a lo largo del año, presentándose las mayores tallas en las areas costeras durante los meses de aguas bajas demostrándose que el reclutamiento al área oceánica se intensifica durante los meses de abril y mayo. Durante los meses de aguas altas (junio-septiembre), en las areas costeras predominan los camarones de pequeñas tallas.

7. CONCLUSIONES

En el Delta del Orinoco existen ambientes estuarinos permanentes o temporales en su sector centro-norte. En el sur, existe una franja más o menos permanente que mantiene alejados de la línea de costa a las aguas estuarinas.

En el caño Mánamo, al norte, se ha establecido una comunidad íctica estuarina de origen marino en forma permanente. Entre los peces predominan las especies pertenecientes a las familias Ariidae, Dasyatidae y Sciaenidae, el camarón Penaeus schmitti es la especie más abundante de camarón y presente todo el año. En el Caño Macareo, las variaciones estacionales en su caudal, provocan cambios en la composición de la ictiofauna en el área de su desembocadura. Durante el periodo de aguas bajas predominan las especies estuarinas de gran similitud a la comunidad bentónica encontrada en el caño Mánamo. La mayor descarga en los meses de aguas altas provoca el desplazamiento del frente estuarino hacia el lado oceánico y la comunidad íctica asociada a ese ambiente. Mediante este mecanismo juveniles de peces y preadultos se reclutan al lado marino donde completan su ciclo de vida. Simultaneamente, el área costera es ocupada por numerosas especies dulceacuícolas.

El uso de sistemas de explotación pesquera no selectivos en las zonas costeras, parece producir profundos cambios en la biomasa total, reduciendo su tamaño. Esto puede reducir la magnitud del reclutamiento de las especies de peces e invertebrados hacia el lado oceánico, incidiendo negativamente en las pesquerías comerciales que allí se desarrollan basadas en los preadultos de esos organismos. La explotación incontrolada en el área costera puede producir un serio colapso a dichas pesquerías. Las especies de camarones peneidos tienen un comportamiento similar en cuanto a los cambios en la composición por tallas a lo largo del año y en el proceso de reclutamiento al mar.

8. REFERENCIAS

Cervigón, F. (1982) La ictiofauna estuarina del Caño Mánamo y areas adyacentes. In: Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación, editor D. Novoa Editorial Arte, Caracas. 386 p.

Cervigón, F. (1985) La ictiofauna de las aguas estuarinas del Delta del Río Orinoco en la costa Atlántica occidental, Caribe, Chap. 6. In: Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons : Towards an Ecosystem Integration, A. Yáñez-Arancibia. Editorial Universitaria, UNAM-PUAL-ICML México Chap. 5 : 57-78.

Ginez, H. & F. Cervigón (1968) Exploración pesquera en las costas de Guayana y Surinam. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle, 28 (79): 5-96

Marcano, L. (1977) Análisis de las pesquerías de la zona atlántica Venezolana durante los años 1969-1975. Tesis de Grado, Univ. Central de Venezuela, Caracas.

Novoa, D. (1982a) Las pesquerías del Busco o Curito (Hoplosternum littorale) en el Delta del Orinoco. In: Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación, editor D. Novoa. Editorial Arte, Caracas. 386 p.

Novoa, D. (1982b) El recurso camaronero del Delta del Orinoco. In: Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación, editor D. Novoa. Editorial Arte, Caracas. 386 p.

Novoa, D., J. Rabinovich & A. Urbaneja (1980) Las pesquerías de arrastre en la zona nor-oriental de Venezuela. Soc. Cienc. Nat., 25, Bol. 138, Caracas : 138.

Novoa, D., F. Cervigón & F. Ramos (1982) Catálogo de los recursos Pesqueros del Delta del Orinoco. In: Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación, editor D. Novoa. Editorial Arte, Caracas. 386 p.

Pauly, D. (1983) Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. FAO. Doc. Tec. Pesca, (234): 49 p.

Ramos, F., D. Novoa & I. Itriago (1982) Resultados de los programas de pesca exploratoria efectuados en el Delta del Orinoco. In: Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación, editor D. Novoa. Editorial Arte, Caracas. 386 p.

Tabla 1a.

Actividad pesquera en la Zona Atlántica Venezolana (Guayana)
Flotas: Guiria y Cumaná

AÑO:	DESEMBARQUE (TON)								CAPTURA POR ESFUERZO (KGRS/DIA)								ESFUERZO		
	Camar. Blanco	Camar. Marrón	Camar. Total	Roncador	Curbina	Cazón	Pargo	Otras Espec.	Camar. Blanco	Camar. Marrón	Camar. Total	Roncador	Curbina	Cazón	Pargo	Otras Espec.	Nro. Barcos/mes	Nro. Viajes	Nro. Días
1973		1.395	1.395	125	138	84	32	225		193.05	193.05	17.30	19.10	11.62	4.43	31.14	347	456	7.226
1974	169	545	714	441	221	151	146	730	37.13	119.73	156.85	96.88	48.55	33.17	32.07	160.37	258	978	4.552
1975	437	1.114	1.551	358	168	74	94	1.093	56.66	144.45	201.12	46.42	21.78	9.60	12.19	141.73	411	794	7.712
1976	129	1.344	1.473	327	696	95	68	1.022	16.59	172.82	189.40	42.05	89.49	12.22	8.74	131.41	423	651	7.275
1977	53	2.022	2.075	471	832	159	269	1.667	6.50	247.82	254.32	57.73	101.97	19.49	32.97	204.31	529	854	8.956
1978	26	792	818	352	517	79	109	799	6.04	183.97	190.01	81.77	120.09	18.35	25.32	185.60	261	430	4.306
1979	130	1.182	1.312	407	241	50	87	918	26.64	242.26	268.91	83.42	49.40	10.25	17.83	188.15	284	531	4.879
1980	227	733	960	565	262	89	125	1.156	42.77	138.12	180.89	106.46	49.37	16.77	23.55	217.83	289	531	5.307

Tabla 1b.

Desembarque de pescado en el delta del Orinoco reportado por pescadores artesanales durante 1981 (Pedernales, Norte Delta) y 1983-1984 (Guaneida, Sur Delta)

FAMILIA	1981 Kg	1983-1984 Kg
Ariidae	1141887	24862
Scienidae (mar)	461676	789
Centropomidae	262121	434
Serranidae	31183	25
Mugilidae	771228	-
Carcharhinidae	309805	-
Dasyatidae	178860	-
Carangidae	883	-
Scienidae (río)	-	12562
Characidae	-	133973
Pimelodidae	-	42504
Megalopidae	-	668
Total	3157643	215638

Tabla 2

Rangos de tallas (longitud total en cm) encontrados para algunas especies de peces de importancia comercial en la desembocadura de los caños del área estuarina del delta y en el lado oceánico, frente a las costas deltáicas

ESPECIES	CAÑOS DELTA	LADO OCEANICO	OBSERVACIONES
Caranx hippos	3,1 - 13,0	-	Se han reportado tallas superiores a 1 m de longitud total.
Cynoscion acoupa	14,8 - 30,9	-	Se ha reportado una talla máxima de 109 cm.
C. microlepidotus	13,0 - 18,0	32,5 - 69,0	-
Geniatremus luteus	4,2 - 10,4		La talla máxima reportada es de 35,0 cm.
Oligoplites palometa	5,0 - 16,5	49,5 - 52,0	-
Selene vomer	4,0 - 11,5	39,5 - 43,0	-
Trachinotus cayenensis	4,1 - 11,0	30,0 - 36,5	Se ha reportado una talla máxima de 65,8 cm de longitud total.
Trichiurus lepturus	16,7 - 50,0	-	-

Tabla 3

Comparación de los resultados de los muestreos de fondo empleando el sistema de arraste entre las zonas estuarinas de los Caños Macareo y Manamo: Delta del Orinoco

Familia	CAÑO MANAMO BARRA DE PEDERNALES (FEB. - NOV.)			CAÑO MACAREO BARRA DE MACAREO (FEB. - ABRIL)		
	Kg/h.	Kg/ha.	%	Kg/h.	Kg/ha.	%
Ariidae	19,89	39,78	33,84	0,58	1,45	10,84
Auchenipteridae	0,57	1,14	0,98	0,03	0,08	0,56
Batracoididae	2,95	5,90	5,02	0,00	0,00	0,05
Scienidae	8,47	16,94	14,41	0,24	0,60	4,50
Dasyatidae	9,38	18,76	15,97	1,13	2,83	21,33
Megalopidae	-	-	-	0,04	0,10	0,79
Soleidae	2,01	4,02	3,42	0,05	0,13	0,86
Centropomidae	0,55	1,10	0,94	0,00	0,00	0,06
Gerreidae	0,00	0,00	0,01	-	-	0,02
Pomadasyidae	0,18	0,36	0,31	0,03	0,08	0,52
Aspredinidae	0,15	0,30	0,26	0,07	0,17	1,35
Engraulidae + Clupeidae	0,48	0,96	0,81	0,28	0,70	5,22
Mugilidae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04
Carangidae	0,19	0,38	0,11	0,07	0,18	1,29
Ephippidae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08
Trichiuridae	0,10	0,20	0,18	0,08	0,20	1,47
Tetraodontidae	0,07	0,14	0,12	0,13	0,33	2,51
Pimelodidae	0,22	0,44	0,18	0,01	0,03	0,16
Doradidae	0,10	0,20	0,17	-	-	-
Polynemidae	0,05	0,10	0,08	0,01	0,03	0,13
Peneidae	13,16	26,32	21,59	2,50	6,25	46,99
Paleomonidae	0,01	0,02	0,01	0,00	0,00	0,03
Portunidae	0,06	0,12	0,11	0,06	0,15	1,10
Total	58,79	117,18		5,31	13,31	

Tabla 4

Resultados de los muestreos de fondo efectuados en el área estuarina del Caño Macareo entre Abril/1984 y Marzo/1985

FAMILIA	ABRIL			JUNIO			AGOSTO			NOVIEMBRE			FEBRERO			MARZO		
	Kg	Kg/h	%	Kg	Kg/h	%	Kg	Kg/h	%	Kg	Kg/h	%	Kg	Kg/h	%	Kg	Kg/h	%
Dasyatidae	-	-		6,767	1,726	37,96	8,000	19,37	28,36		-	-	3,600	0,942	19,18	5,604	1.160	23.38
Megalopidae	-	-		-	-	-					-	-	0,900	0,236	4,80	-	-	
Mugilidae	-	-			-	-					-	-				0,046	0,010	0,19
Engraulidae	1.934	0.150	3,32	0,032	0,005	0,18	0,150	0,036	0.53	0,014	0,014	8,40	0,555	0,145	2.96	0.812	0,168	3,38
Clupeidae	1.940	0,150	3,33	0,002	0,001	0,01					-	-	0,285	0,069	1,41	0,469	0,097	1,96
Ariidae	4,161	0.323	7,13	3,753	0.957	20,55				0,827	0,127	76.51	2,734	0,716	14,57	5,513	1,141	23,00
Auchenipteridae	0,110	0,009	0,19	0,579	0,148	3,17	0,003	0,001	0.01	0,019	0,019	11.45	0,308	0,081	1,64	0,224	0,046	0,94
Aspredinidae	0,300	0.023	0,51	0,010	0,003	0,06					-		0,849	0,222	4.52	0.396	0,082	1,65
Ageneiosidae							0,092	0.022	0.33		-		-	-		-	-	-
Ibradidae			-	1,100	0,281	6,02	8,643	2,093	30.64		-		-	-		-	-	-
Hypophtalmidae				0,138	0.035	0.76	2,546	0,616	9.03		-					-	-	-
Pimelodidae	0,003	0,000	0,01	5,511	1,406	30.18	8,401	2,034	29.78		-		0,185	0,048	0.99	-	0,000	-
Batrachoididae	0,059	0,005	0,10								-		-	-		-	-	-
Serranidae	0,065	0,003	0,11	-	-	-					-		-	-		-	-	-
Carangidae	0,700	0,054	1.20	-	-	-					-		0,100	0,026	0.53	0,601	0,124	2,51
Centropomidae				-	-	-					-		-	-		0,073	0,015	0.31
Pomadasydae	0,463	0,036	0,79								-		-	-		0,132	0,027	0,53
Scienidae	3,557	0.276	6,10	0,082	0,021	0.45	0,256	0,062	0,91		-		0,815	0,213	4,34	0,782	0,162	3,26
Ephippidae	0,063	0,005	0,11	-	-	-					-		-	-		0.025	0,005	0,15
Polynemidae	0,083	0,006	0,14	-	-	-	-	-			-		0,055	0,014	0,29	0,007	0,001	0.03
Trichiuridae	0,717	0,056	1,23	-	-	-	-	-			-		0,382	0,095	1,93	0,608	0,126	2,54
Gerreidae	0,007	0,000	0,01	-	-	-					-		-	-		0,019	0,004	0,08
Characidae	-	-		-			0,007	0,002	0.03		-							
Soleidae	0,638	0,049	1.09	0,073	0,019	0,40	0.003	0,001	0,01		-		0,211	0,055	1,12	0.150	0,027	0,54
Bothidae				0,020	0.005	0,11					-					0,022	0,005	0,09
Ogcocephalidae	0,005	0,000	0.01								-							
Tetraodontidae	2,719	0,211	4,66	0,007	0,002	0,04					-		0,001	0.000	0,00	0,188	0,039	0,78
Ramphitidae							0,059	0,014	0,21		-	-						
Peneidae	39,560	3.067	67,82	0,172	0.044	0.94					-		5956,0	1,559	41,55	8,288	1.716	34.58
Paleomonidae	-	-		0,002	0,001	0.01	0,044	0,011	0,16	0,006	0,006	3,61	0,029	0,088	0,16	0,024	0,005	0.10
Portunidae	1,238	0,096	2.12	0,014	0,004	0,08	0,005	0,001	0,02				-	-		0,006	0,001	0,03
Total	58,322	4,522		18,262	4.659		28.209	6,831		0,166	0.166		18,766	4.913		23,969	4,963	
Nº Horas de arrastre	12,9			3.92			4,13			1,0			3,82			4,83		

Tabla 5

Resultados de la pesca de arrastre de fondo efectuados entre Punta de Pescadores y Punta Baja (Macareo exterior) durante los meses de Agosto y Noviembre de 1984

ESPECIE	AGOSTO		NOVIEMBRE	
	No.	Kg/h.	No.	Kg/h.
Dasyatis geikesi	3	2,73	-	-
Odontognathus mucrunatos	12	0,03	3	0,00
Anchoa spinifer	6	0,05	6	0,06
Anchoviella lepidentostole	2	0,00	-	-
Anchoviella guianensis	1	0,00	-	-
Anchovia surinamensis	-	-	1	0,00
Cetengraulis edentulus	-	-	3	0,02
Lycengraulis battesii	-	-	3	0,09
Lycengraulis grossidens	-	-	2	0,03
Arius couma	2	0,23	-	-
Arius rugispinnis	14	0,29	20	2,51
Bagre bagre	11	0,05	-	-
Cathorops spixii	6	0,01	9	0,05
Pseudoaucheniptérus nodosus	15	0,14	17	0,17
Aspredo aspredo	-	-	1	0,00
Brachyplatystoma rauseauxii	1	0,00	-	-
Brachyplatystoma sp	5	0,07	1	0,01
Caranx hippos	-	-	4	0,01
Oligoplites palometa	-	-	1	0,00
Scomberomorus brasiliensis	-	-	1	0,00
Genyatremus luteus	-	-	3	0,01
Macrodon ancylodon	5	0,01	6	0,01
Stellifer microps	7	0,07	4	0,05
Stellifer rastrifer	23	0,07	127	0,32
Stellifer sp	1	0,00	-	-
Polydactilus virginicus	-	-	7	0,01
Mylossoma duriventris	-	-	2	0,01
Triportheus sp	-	-	1	0,05
Penaeus schmitti	-	-	75	0,62
Penaeus subtilis	-	-	99	0,21
Xiphopenaeus kroyeri	29	0,03	721	1,19
Nematopaleomon schmitti	4	0,00	36	0,02
Callinectes boucortii	5	0,04	1	0,01
Tiempo de arrastre:	3,33 horas		2,33 horas	
Rango temperatura (°C) (Sup)(0,30 m)	28,0-29,0 °C		-	
Rango salinidad (°/oo) (Sup)(0,30 m)	12,0-17,0		(Sup) 4,0-10,0	
Rango salinidad (°/oo) (2,5-3,0 m)	18,0-21,0		(0,8-15 m) 7,5-10,5	

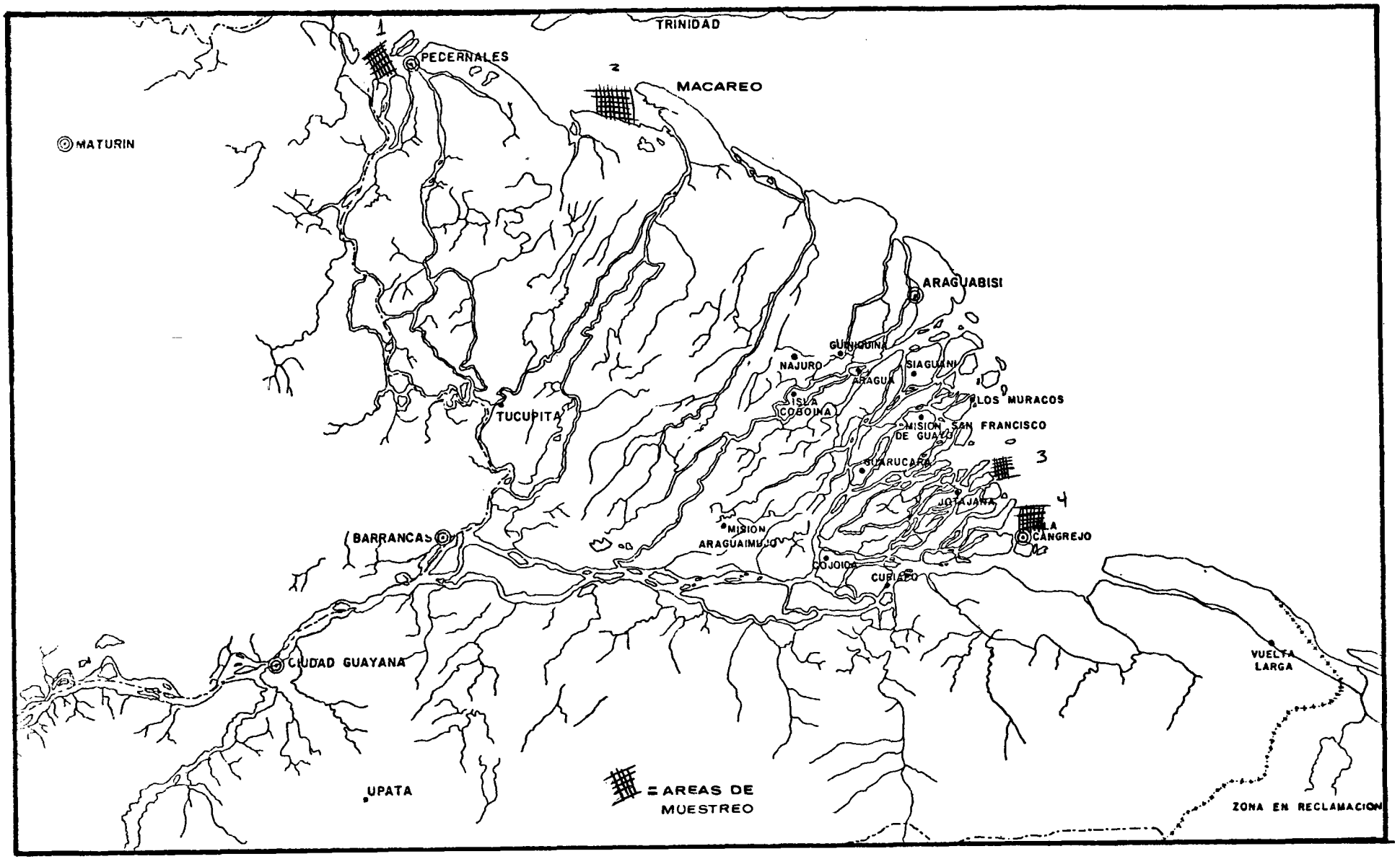


Fig.1. El Delta del Orinoco. Se señalan características fisiográficas y zonas de muestreo.

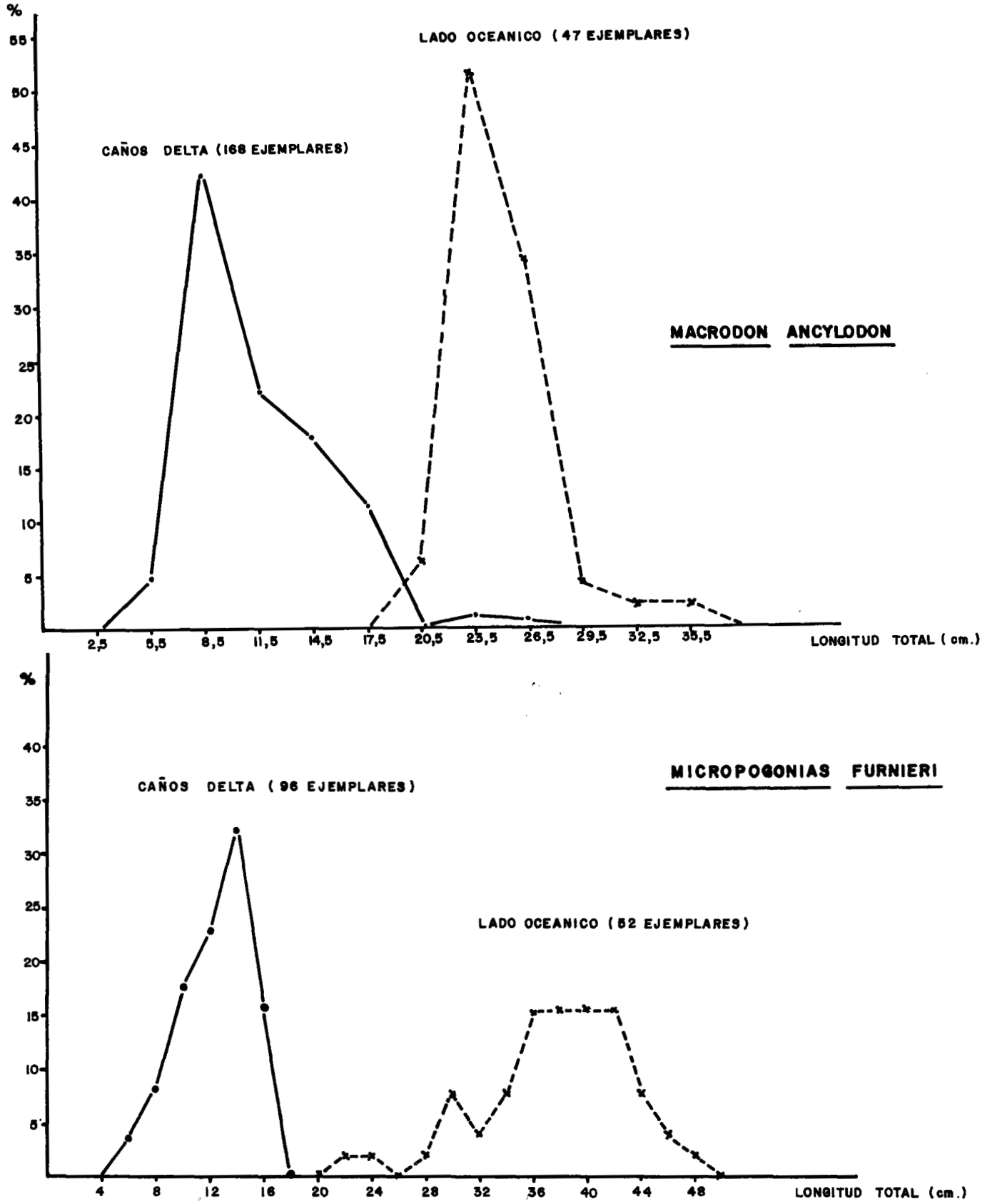


Fig.2. Composición por largos de algunas especies de peces durante su fase juvenil (Caños Delta) y adulta (lado oceánico).

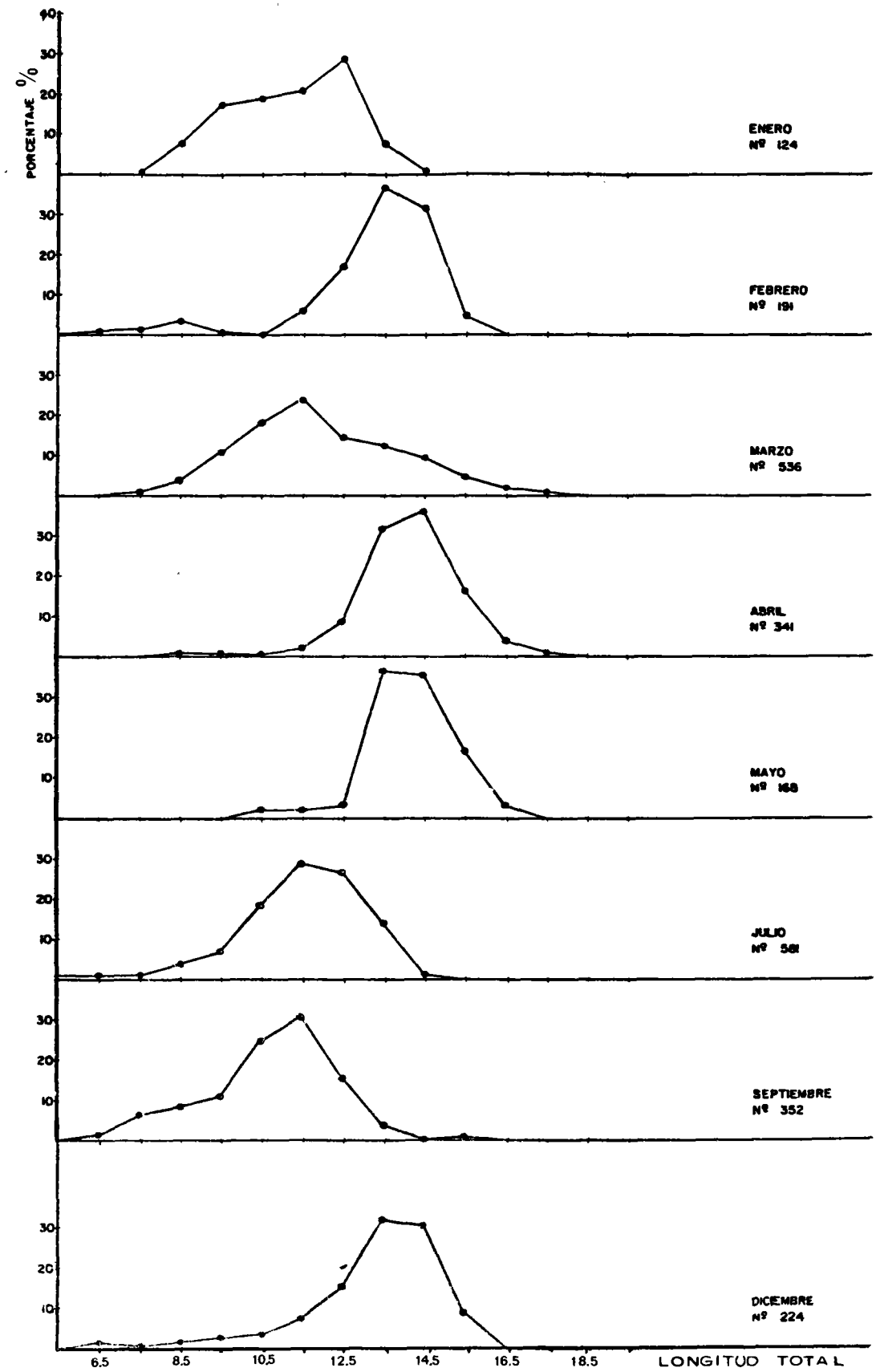


Fig.3. Composición por largos y mes para el camarón blanco *Penaeus schmitti*, de las desembocaduras de los Caños del Delta del Orinoco durante 1981.

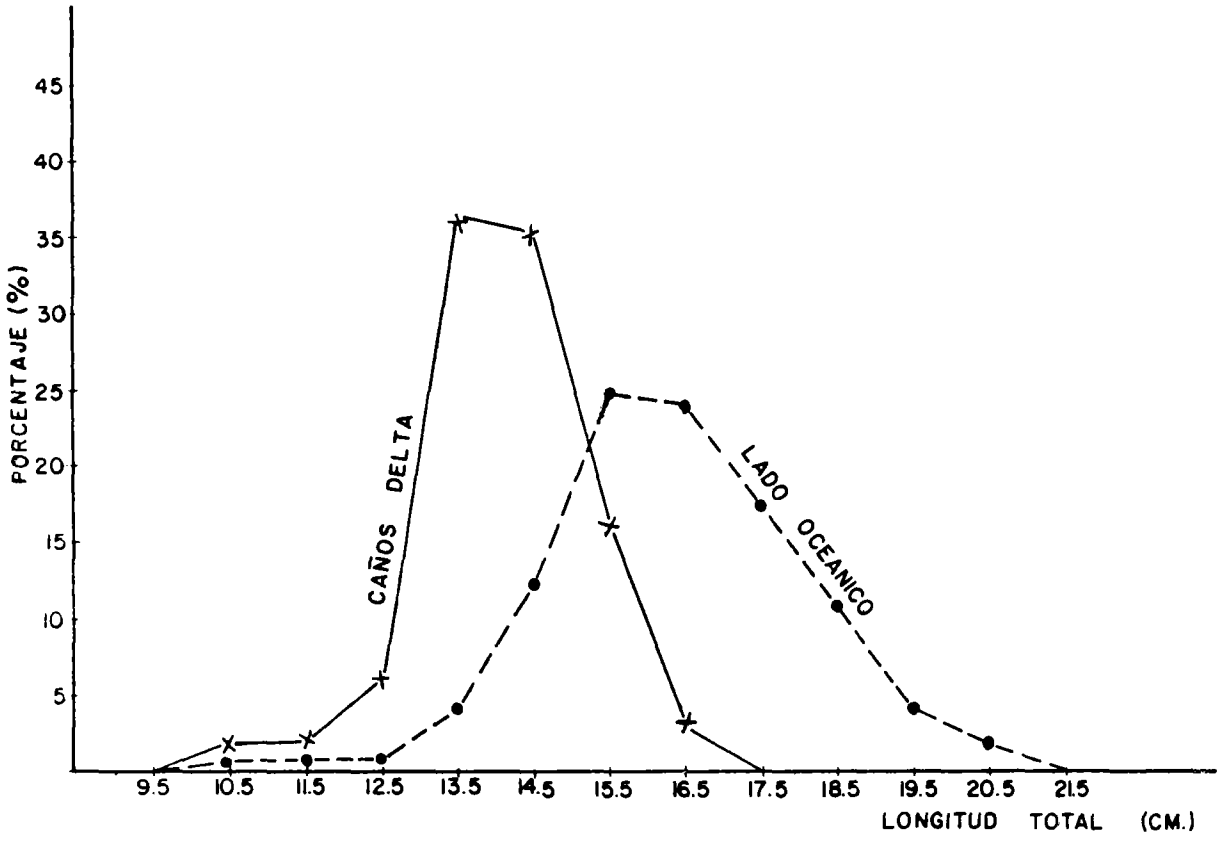


Fig.4. Composición por longitudes totales del camaron blanco Penaeus schmitti, de los Caños del Delta del Orinoco en el Océano Atlántico, correspondiente al muestreo realizado durante el mes de mayo de 1981.

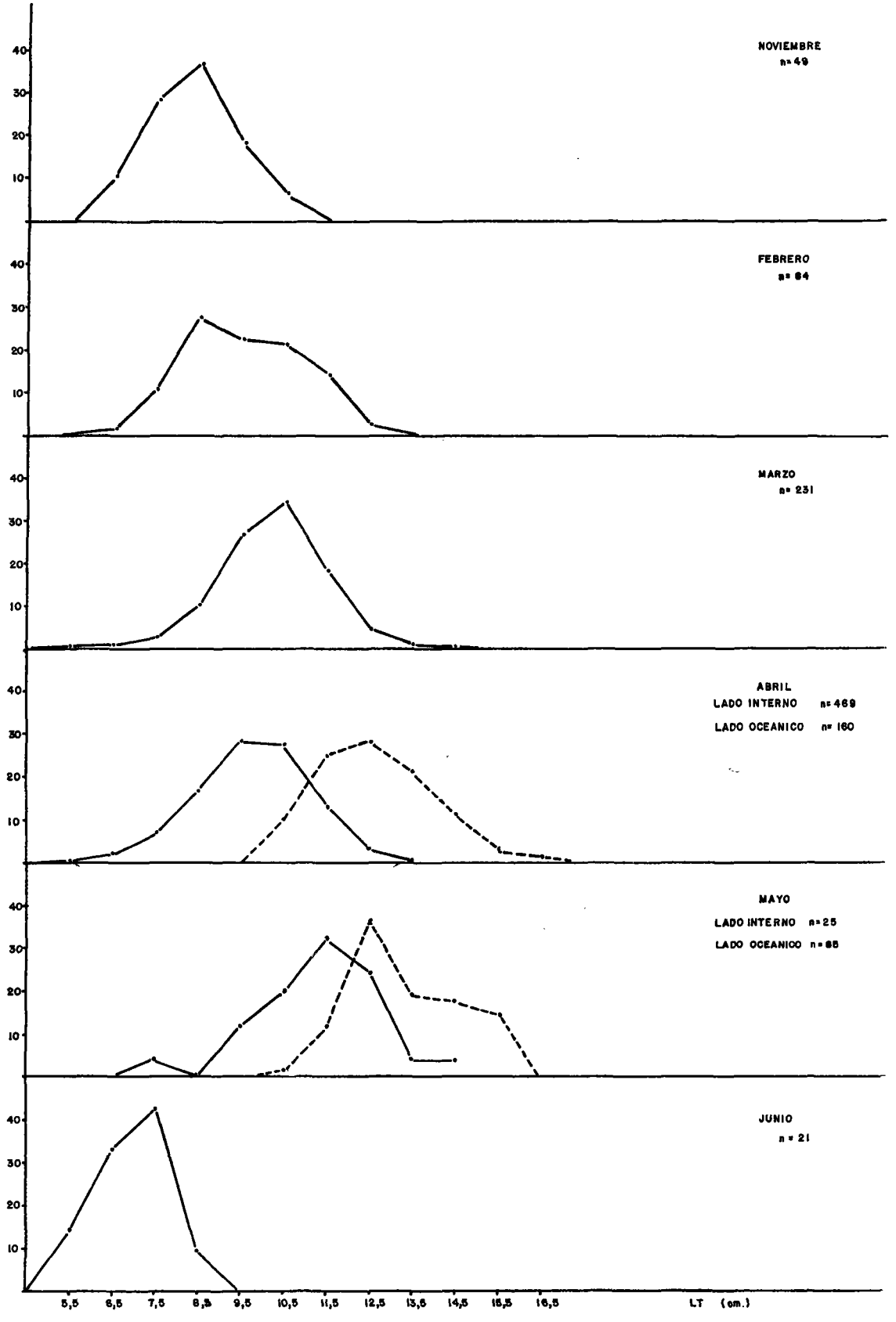


Fig.5. Composición por largos del camarón marrón Penaeus subtilis, en la desembocadura del Caño Macareo durante 1984 y 1985. Comparación de la composición por largos del camarón marrón en la desembocadura del Caño Macareo y el lado oceánico, entre 3 y 7 brazas de profundidad, colectados en abril y mayo de 1981.

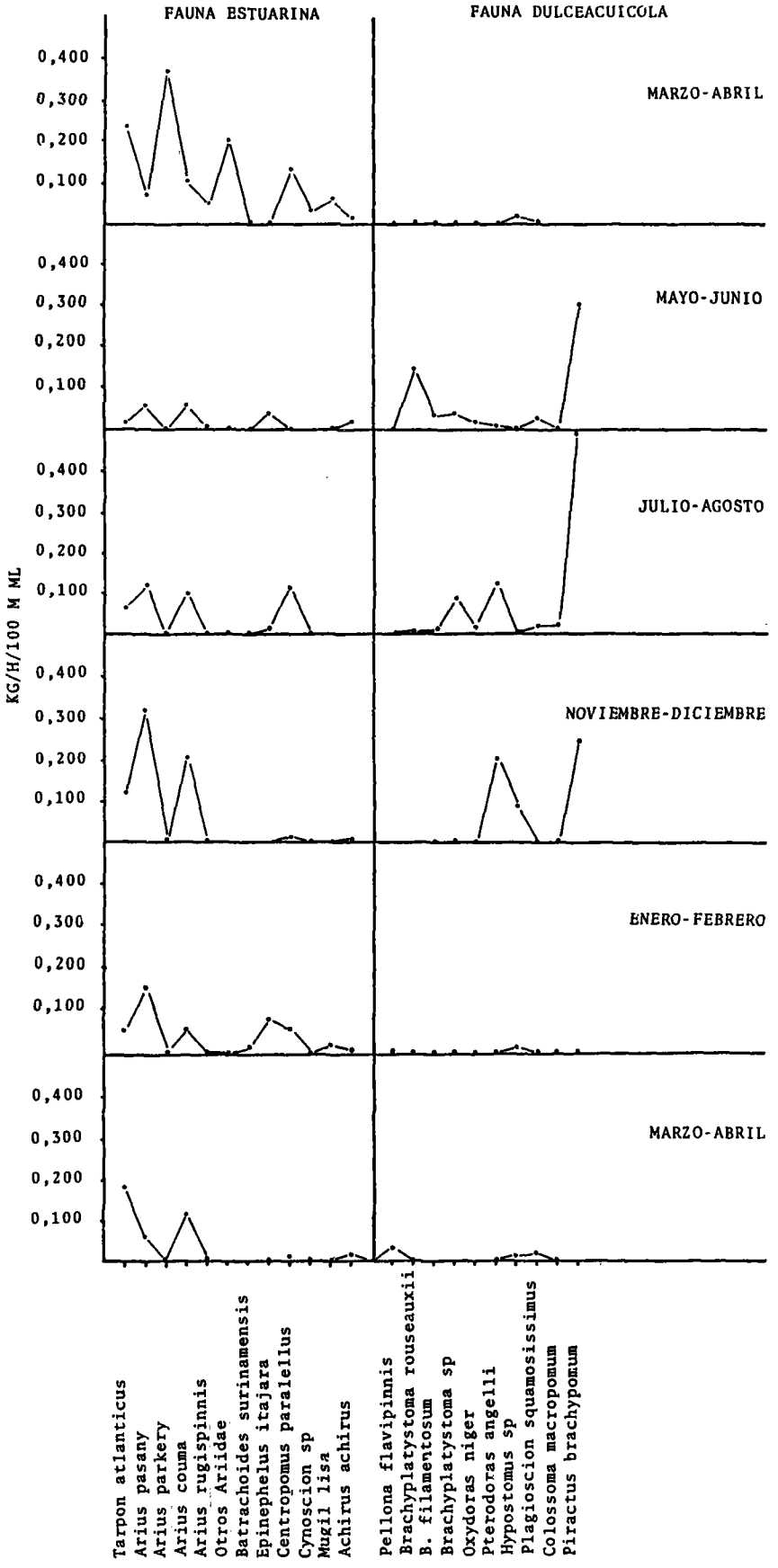


Fig.6. Resultados de las pescas exploratorias empleando redes de ahorque en la desembocadura del Caño Macareo, durante el periodo de abril de 1984 a marzo de 1985.

ASPECTOS DE RECLUTAMIENTO EN COMUNIDADES DEMERSALES EN EL GOLFO TRISTE, VENEZUELA

P. E. Penchaszadeh
J. J. Salaya
R. Molinet
O. Defeo
INTECMAR, Universidad Simón Bolívar, Apartado 80659. Caracas, Venezuela

ABSTRACT: The recruitment pattern of ten fish species and of the shrimp *Penaeus notialis* are discussed. Differences are recorded on the seasonality of recruitment between the species, in relation to depth and day-nigth cycle. We could recognize species which recruits to the fishing area from shallow waters (*Chloroscombrus chrysurus*, *Diapterus rhombeus* and *Gerres cinereus*) and species recruiting from deeper waters (*Lutjanus synagris*, *Synodus foetens* and *Upeneus parvus*). The recruitment age to the fishing ground also show differences, *i. e.* about 1 month for *Lepophidium profundorum* and 18 months for *Sphyraena guachancho*. The recruitment index used shows that some species have a short recruitment period, others have a long one while others do not display well defined recruitment patterns.

1. INTRODUCCION

El objetivo principal de la pesquería de arrastre de Golfo Triste es la captura del camarón Penaeus notialis debido a su alto valor comercial. Salaya et al (1981) encontraron que el 95% de las capturas de camarón se realizan de noche mientras que el 75% de los peces se capturan durante las horas diurnas. Los peces más importantes de la captura comercial son el pargo guanapo Lutjanus synagris, la picúa lista amarilla Sphyraena guachancho, la lamparosa Selene setapinnis y la caitipa Diapterus rhombeus. El material de descarte está constituido principalmente por especies no comerciales y por juveniles de especies comerciales, dependiendo su importancia en los lances según la profundidad y ciclo diario.

Este trabajo es complementario de otros realizados sobre la pesca comercial por Salaya et al.(1981); Penchaszadeh et al.(1984) referente a las características del material de descarte y Penchaszadeh y Salaya (1985) sobre las relaciones tróficas interespecíficas en la pesquería de arrastre de Golfo Triste.

En el presente trabajo se pretende interpretar las modalidades del reclutamiento de algunas de las especies más importantes en volumen de captura, entre las cuales se tienen el camarón Penaeus notialis y los peces Chloroscombrus chrysurus, Diapterus rhombeus, Gerres cinereus, Lepophidium profundorum, Lutjanus synagris, Selene setapinnis, Sphyraena guachancho, Syacium gunteri, Synodus foetens y Upeneus parvus.

Se han registrado los pesos de los reclutas al área, las épocas y profundidad de reclutamiento, la abundancia diferencial en las capturas diurnas y nocturnas y en algunos casos el nicho trófico.

2. MATERIALES Y METODOS

Para el desarrollo del presente trabajo se utilizaron los datos de los muestreos mensuales realizados entre 1977 y 1979, a bordo de embarcaciones arrastreras tipo Florida. Estas embarcaciones tienen como puerto base a Puerto Cabello (región centro-occidental de Venezuela) y operan con 2 redes polivalentes de popa, cuya luz de malla varía diferencialmente entre 3,6 y 2,3 cm desde las alas hasta el copo, respectivamente.

Penchaszadeh et al.(1984) describe con detalle la metodología de muestreo. El

muestreo consistió en una caja de material de descarte (una vez seleccionada la captura comercial por parte de los pescadores) al azar, con un peso promedio de 6 a 8 kg a 12, 20 y 30 brazas durante el día y la noche. Adicionalmente en cada lance se registró la captura comercial respectiva y el número de cajas de material de descarte.

Para determinar las épocas y profundidades del reclutamiento se hizo uso de la relación **Pmin/Px**. El **Pmin** se refiere al peso mínimo absoluto registrado; mientras que el **Px** es el peso promedio de los ejemplares juveniles (de descarte) registrado para cada muestreo (para cada profundidad, día y noche y a través de los dos años). Este índice varía entre un mínimo de 0 y un máximo de 1, correspondiendo éste al máximo reclutamiento al área.

Se han utilizado asimismo datos de otros trabajos de la misma zona para algunas especies en particular, como Larghi (1981) para el camarón, Molinet (1982) para Sphyraena guachancho, Llaneza (1983) para Selene setapinnis y Posada (1984) para Lepophidium profundorum. En algunos casos se ha tratado de relacionar las épocas de reclutamiento con observaciones de abundancia de larvas y post-larvas de algunas especies halladas en el plancton costero de Golfo Triste (Powles et al., 1979; Nass et al., 1983 y Lasala, com. pers.).

3. RESULTADOS

3.1 Características del Reclutamiento en el camarón Penaeus notialis

Las tallas mínimas de Penaeus notialis fueron de 24,5 mm (0,17 g) y los mayores reclutamientos se registraron de marzo a mayo y de septiembre a noviembre.

Aunque la reproducción es durante todo el año, hay dos períodos de mayor actividad (Larghi, 1981) en abril-junio y en septiembre-noviembre. Los reclutas constituyen parte de la dieta de numerosos peces de la pesquería demersal de Golfo Triste, entre los cuales se tienen: Lutjanus synagris, Upeneus parvus, Selene setapinnis, Gerres cinereus y Lepophidium profundorum.

3.2 Características del Reclutamiento en Chloroscombrus chrysurus

C. chrysurus representó hasta el 8,8% en peso y hasta el 14,8% en número de individuos en los lances, y es especialmente importante en muestreos a 12 y 20 brazas, aunque también está presente a profundidades mayores.

El reclutamiento al área de pesca se produce durante todo el año, especialmente en la profundidad de 12 brazas. El peso medio mínimo fue de 6 g.

En el ambiente costero (0-10 m) fue abundante especialmente en los meses de mayo y julio, con una talla absoluta mínima de 20 mm y tallas medias de 6,5 cm. La abundancia de larvas en el plancton costero fue mayor en los meses de septiembre-octubre y abril.

El área de crianza de esta especie es costera; los hábitos alimentarios de juveniles y reclutas son zooplanctívoros.

3.3 Características del Reclutamiento en Diapterus rhombeus

La caitipa o mojarra representó hasta el 12,9% en peso y hasta el 18,3% en número de individuos. Se haya presente en las tres profundidades muestreadas aunque su importancia es mayor a las 12 brazas y en los lances diurnos. Por otra parte es mas abundante en los meses de mayo, y de octubre a diciembre.

El reclutamiento ocurre durante todo el año, pero hay un período de mayor intensidad entre agosto y octubre, y un pico en abril. El peso mínimo registrado fue de 8 g. El reclutamiento se produce desde la zona costera, siendo mayor en las 12 y 20 brazas de profundidad.

La reproducción de D. rhombeus es durante todo el año, aunque se reconocen dos períodos de mayor actividad, entre abril-julio y entre octubre-diciembre.

3.4 Características del Reclutamiento en Gerres cinereus

G. cinereus se captura en Golfo Triste fundamentalmente durante la noche, y representó hasta el 10,2% en peso y hasta el 12,5% en número de individuos. Es especialmente importante en las 30 brazas y en los meses entre junio y octubre.

El reclutamiento se registró con mayor intensidad en los meses de junio-agosto y un pico en febrero. El peso mínimo registrado fue de 7 g y la profundidad del reclutamiento sería 12 brazas.

3.5 Características del Reclutamiento en Lepophidium profundorum

Lepophidium profundorum es una especie que aparece exclusivamente en los lances nocturnos, donde constituyó menos del 6,7% en peso y entre el 5,8 y 12,7% en número de individuos. Está presente en las tres profundidades consideradas siendo más abundante entre los meses de enero-abril.

El reclutamiento se produce durante todo el año pero con períodos de mayor incidencia entre septiembre y febrero y abril-mayo, y es mayor en las profundidades menores (12 y 20 brazas). El peso mínimo registrado fue de 5 g.

La reproducción de la especie es durante todo el año con una época de desove más acentuada de junio a septiembre (Posada, 1984). Según Posada (op. cit.) la edad relativa de reclutamiento es de 1,1 meses.

La alimentación de los juveniles (5-15 cm de Lt) se compone fundamentalmente de camarones Processidae y Penaeidae (hasta 35,6% del número de presas), cangrejos Portunidae (hasta un 25%) y Squillidae (hasta un 50%). Son fundamentalmente carcinófagos durante toda su vida, y los peces, aunque presentes en la dieta de tallas mayores, no superan nunca el 10% del número de presas ingeridas y son siempre especies demersales (Bothidae, Gobiidae, Ophididae, Serranidae) (Posada, 1984).

3.6 Características del Reclutamiento en Lutjanus synagris

El pargo guanapo L. synagris es la especie más importante en peso de las capturas tanto diurnas como nocturnas y a las tres profundidades consideradas, representando hasta el 19,1% del peso. En número de individuos el porcentaje es bastante menor, llegando hasta 8,8%.

El reclutamiento parece presentar dos períodos de mayor importancia, en diciembre-enero y entre abril y julio. El peso mínimo registrado fue de 5 g. El reclutamiento se produce mayormente a la profundidad de 30 brazas.

3.7 Características del Reclutamiento en Selene setapinnis

S. setapinnis constituyó entre el 6,7 y 8,5% en peso y entre el 5,1 y el 9,6% en número de individuos de la captura, siendo en general mayor su representación en los lances diurnos y en las profundidades de 12-20 brazas (Penchaszadeh et al., 1984). Su importancia en las capturas es mayor durante los meses de agosto, septiembre y octubre.

El reclutamiento al área de pesca se realiza desde la zona costera de poca profundidad. Se registró un período de mayor reclutamiento entre mayo y agosto (12 brazas) y un pico en febrero (20 brazas). Los ejemplares más pequeños registrados en la zona de pesca fueron de 4 g (70 mm). Llaneza (1983) registra una talla mínima de 45 mm (1 g) con un pico modal de 65 mm para los meses de octubre y marzo. La reproducción de S. setapinnis en Golfo Triste es contínua a través de todo el año aunque se reconocen dos períodos de mayor actividad en diciembre-enero y en marzo-

mayo (Llaneza, op. cit.).

La presencia de S. setapinnis en las comunidades costeras (0-10 m) fue registrado como importante en los meses de mayo y julio con una talla promedio de 54,3 mm (Luckhurst, 1979) por lo que se considera a esta área poco profunda costera como una zona de crianza de juveniles de la especie. En el plancton costero, sin embargo, no se registra un importante stock de larvas de Selene (Powles et al., 1979).

Se cree que hay una correspondencia entre la reproducción en diciembre-enero y el reclutamiento en mayo por un lado, y el período de máxima actividad reproductiva de marzo-mayo y el reclutamiento de agosto-octubre.

Existe un notorio cambio en el nicho trófico con la edad en S. setapinnis. En las tallas menores la alimentación se centra exclusivamente sobre crustáceos del macrozooplancton, para ir aumentando la proporción de peces en la dieta con la talla. El grupo de tallas de 30-40 cm se alimenta principalmente de peces, engráulidos (34,2%) y clupéidos (22,8%) (Llaneza, op. cit.). Se puede decir que S. setapinnis pasa gradualmente de consumidor secundario a consumidor terciario.

3.8 Características del Reclutamiento en Sphyraena guachancho

S. guachancho representó hasta el 10,2% en peso y menos del 5% en número de individuos en las capturas, tratándose generalmente de individuos adultos. No hay diferencias muy marcadas entre el día y la noche. Los ejemplares más pequeños registrados pesaron 25,8 g (Lt= 17,0 cm). El reclutamiento de la especie al área de pesca se produce entre los meses de junio a septiembre y con un pico en febrero, a las profundidades de 12 y 20 brazas, y a una edad de 18 meses (Molinet com. pers.). Molinet (1982) encuentra un grupo de reclutas en junio, con un modo de 17 cm, aunque con un pico de mayor actividad en mayo.

La alimentación de los reclutas (hasta 20 cm de Lt) se centra sobre peces engráulidos (47% del número de presas), clupéidos (35%), synódidos (11%) y bregmacerótidos (5%). El espectro trófico aumenta con la talla y aunque la especie es ictiófaga en toda su vida, el grupo de los calamares (Loligo sp.) cobra cierta importancia en las tallas superiores a 20 cm, talla a la que también cobran importancia elementos demersales como crustáceos, lutjánidos, bóthidos y pomásidos (Molinet, 1983).

S. guachancho realiza migraciones hacia la superficie, las cuales deben ser consideradas como migraciones tróficas.

En la zona costera (5-10 m) se registra la presencia de S. guachancho entre abril y julio (Luckhurst y Luckhurst, 1979). Los registros de ictioplancton costero indican que S. guachancho está representada en una abundancia muy escasa (0,02% del total de larvas de peces) (Nass et al., 1983).

3.9. Características del Reclutamiento en Syacium gunteri

Esta especie cobra importancia solamente en cuanto a número de individuos, llegando a representar hasta el 12%; en peso no es significativo. Es abundante todo el año tanto de día como de noche.

El reclutamiento es durante todo el año por con una mayor incidencia entre septiembre y diciembre. El peso mínimo consignado es de 4 g.

3.10 Características del Reclutamiento en Synodus foetens

Representó hasta el 6,0% en peso y hasta el 7,0% en número, especialmente en los lances nocturnos de 20 y 30 brazas. Es más abundante en septiembre y en marzo-abril.

El reclutamiento parece tener dos picos, uno en marzo y otro entre los meses de septimebre a diciembre. Se realiza a las profundidades mayores (20 y 30 brazas). El

peso mínimo registrado fue de 6 g.

3.11 Características del Reclutamiento en Upeneus parvus

U. parvus es una especie abundante mayormente en la profundidad de 30 brazas, con una representación en peso de hasta el 8,9% y hasta 14,4% en número de individuos. Es más abundante entre mayo y septiembre.

El reclutamiento se realiza durante todo el año con un período más significativo entre mayo y noviembre, especialmente a la mayor profundidad (30 brazas). El peso mínimo registrado fue 7 g.

Los juveniles de Upeneus son presa de Trichiurus lepturus y de Lutjanus analis.

4. DISCUSION

En el cuadro siguiente se presentan los meses de mayor reclutamiento para diez especies de peces de la pesca de arrastre de Golfo Triste, consignándose los meses en que la relación **Pmin/Px** es mayor o igual que 0,5.

ESPECIES	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Chloroscombrus chrysurus	*	*	*	*	*		*	*	*		*	*
Lepophidium profundorum	*	*		*	*				*		*	*
Lutjanus synagris	*			*		*	*					*
Selene setapinnis		*			*	*	*	*				
Gerres cinereus		*				*	*	*				
Sphyraena guachancho		*					*	*	*			
Diapterus rhombeus				*				*	*	*		
Upeneus parvus					*	*	*	*	*	*	*	
Synodus foetens			*						*		*	*

En las Figuras 1-5 se encuentra graficada esta relación para cada una de las profundidades consideradas y el ciclo diurno-nocturno. Se observa que las épocas de reclutamiento varían para cada especie de acuerdo a la profundidad.

Aunque todas las especies aquí analizadas se reproducen durante todo el año y de hecho reclutan durante todo el año, es posible reconocer diferencias notorias entre ellas. Se aprecia que hay especies como Chloroscombrus chrysurus y Lepophidium profundorum en las que no se pueden determinar períodos claros de mayor reclutamiento; otras como Lutjanus synagris, Selene setapinnis, Gerres cinereus, Sphyraena guachancho, Diapterus rhombeus y Synodus foetens, presentan un período definido de mayor reclutamiento durante varios meses (de tres a cuatro) y además un pico aislado de un mes. El período de tres-cuatro meses, generalmente está comprendido entre los meses de junio a diciembre, y los picos de un mes entre febrero y marzo. En el caso de Syacium gunteri, existe sólo un período de cuatro meses de máximo reclutamiento, y en Upeneus parvus es de siete meses. El período de reclutamiento es particular para cada especie considerada, como se puede ver claramente en el cuadro anterior.

Con respecto a la edad de reclutamiento, se pueden observar diferencias entre algunas especies. Por ejemplo la edad de reclutamiento al área de Lepophidium profundorum es de 1,1 meses, mientras que para Sphyraena guachancho es de 18 meses.

Observando las figuras 1-5 se pueden ver también claras diferencias en el reclutamiento según la profundidad y el ciclo diurno-nocturno. Un grupo de especies recluta al área de pesca desde las aguas costeras someras (Chloroscombrus chrysurus, Diapterus rhombeus, Gerres cinereus); otras especies reclutan por las dos profundidades menores consideradas (12 y 20 brazas): Lepophidium profundorum, Selene setapinnis, Sphyraena guachancho. Por último, especies como Lutjanus synagris, Synodus foetens y Upeneus parvus, lo hacen a profundidades mayores (30 brazas).

Con respecto a la alimentación, se han identificado algunas diferencias según la edad en Selene setapinnis y Sphyraena guachancho; en el primer caso los juveniles son zooplanctófagos y los adultos son ictiófagos. En el caso de S. guachancho se encontró que los juveniles se alimentan exclusivamente de peces pelágicos, mientras que a edades mayores incorporan especies de peces demersales a su dieta.

5. REFERENCIAS

Larghi, R. (1981). Contribución a la biología y pesquería del camarón (Penaeus notialis Pérez Farfante, 1967) de Golfo Triste. Tesis UCV Caracas Venezuela. 71 p.

Luckhurst, B. (1979). Contribución al estudio de la fauna de peces de las aguas costeras aledañas a Punta Morón, p 27-92. En: P. E. Penchaszadeh (Ed.) Ecología del Ambiente Marino Costero de Punta Morón. Termoeléctrica. Planta Centro, Edo. Carabobo. Fase I. INTECMAR. Universidad Simón Bolívar. Caracas. 346 p.

Llaneza, R. (1983). Contribución al estudio de la biología y pesquería de la lamparosa, Selene setapinnis Mitchilli, 1914 (Pisces: Carangidae). Tesis UCV Caracas, Venezuela. 170 p.

Molinet, R. (1982). Contribución a la biología y pesquería de picúa lista amarilla, Sphyraena guachancho (Pisces: Sphyraenidae) en Golfo Triste, Venezuela. Tesis USB Caracas, Venezuela. 163 p.

Nass, P. E., O. Maya & J. F. Lasala (1983). Estudio de la comunidad de peces (huevos, larvas, juveniles y adultos) de Punta Morón, p 233-284. En: P. E. Penchaszadeh (Ed.) Ecología del Ambiente Marino Costero de Punta Morón. Termoeléctrica Planta Centro, Edo. Carabobo. Fase II. INTECMAR. Universidad Simón Bolívar. Caracas. 464 p.

Penchaszadeh, P. E. & J. J. Salaya (1985). Estructura y ecología trófica de las comunidades demersales en el Golfo Triste, Venezuela. Cap. 12: 571-598. En: Yañez-Arancibia, A. (Ed.) Recursos Pesqueros Potenciales de México: La Pesca Acompañante del Camarón. Progr. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nal. de Pesca, UNAM, México D.F. 748 p.

Penchaszadeh, P. E., J. J. Salaya, R. Guzmán & R. Molinet (1984). Estructura de la pesquería de arrastre de Golfo Triste, región centro-occidental de Venezuela, con especial referncia al material de descarte o broza. Edición INTECMAR, Universidad Simón Bolívar, Caracas. 160 p.

Posada, J. M. (1984). Contribución al estudio de la biología y pesquería de la perla de mar, Lepophidium profundorum Gill 1963 (Pisces: Ophididae) en la zona de Golfo Triste, Venezuela. Tesis UCV Caracas, Venezuela. 156 p.

Powles, H., B. Luckhurst & K. Luckhurst (1979). Distribución y abundancia de huevos y larvas de peces en el área de Punta Morón. p 93-118. En: P. E. Penchaszadeh (Ed.) Ecología del Ambiente Marino Costero de Punta Morón. Termoeléctrica Planta Centro, Edo. Carabobo. Fase I. INTECMAR. Universidad Simón Bolívar, Caracas. 346 p.

Salaya, J. J., R. Guzmán & P. E. Penchaszadeh (1980). Evaluación de la pesquería de arrrastre de Golfo Triste y áreas adyacentes (Venezuela) p 137-168. En: P. E. Penchaszadeh (Ed.) Simposia Biología y Ecología de Organismos Acuáticos. Universidad Simón Bolívar. Caracas. 316 p.

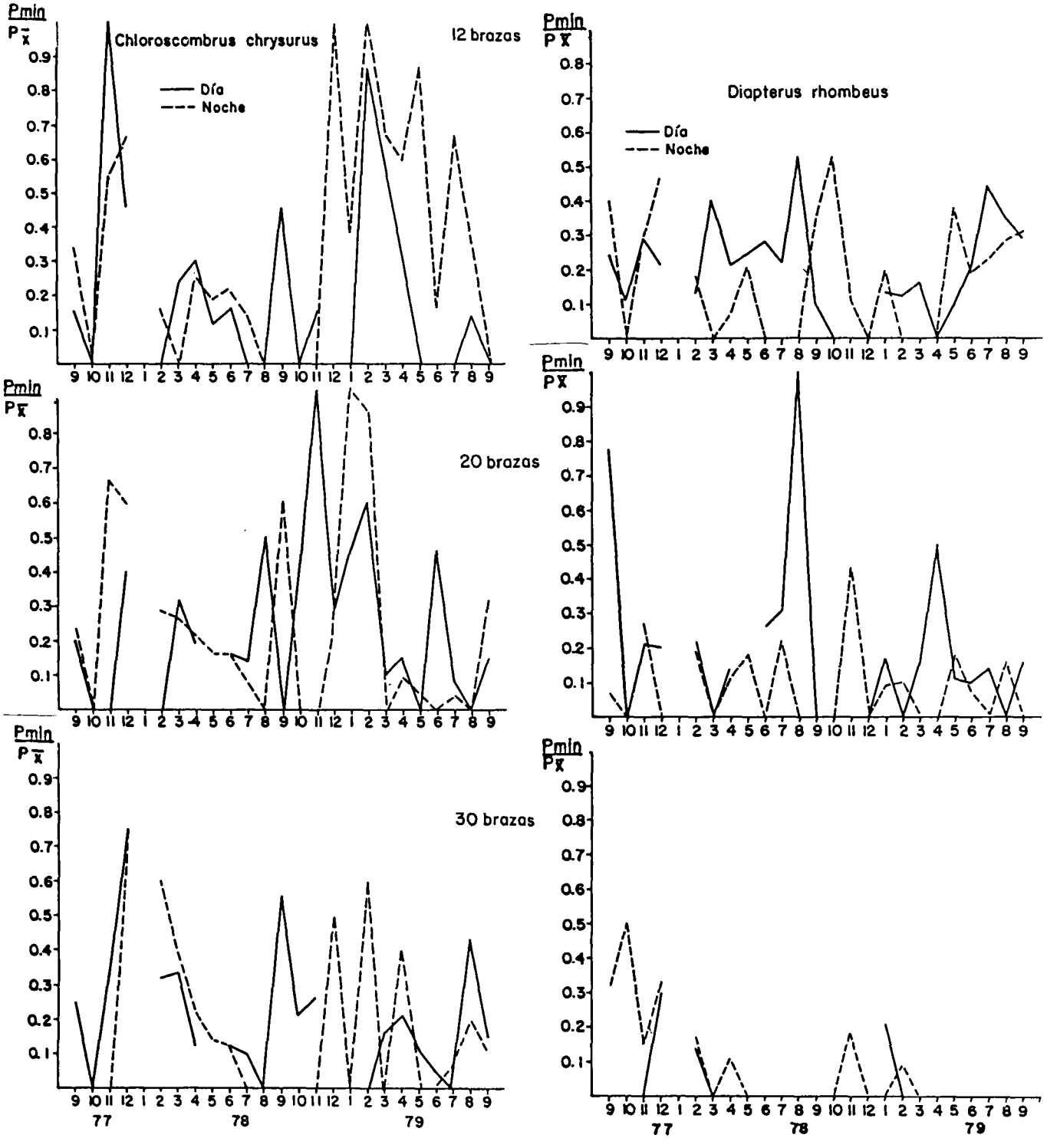


FIGURA 1 Variación mensual del reclutamiento (Pmin/Px), para tres profundidades y el ciclo día-noche, de Chloroscombrus chrysurus (izquierda) y Diapterus rhombeus (derecha) en Golfo Triste.

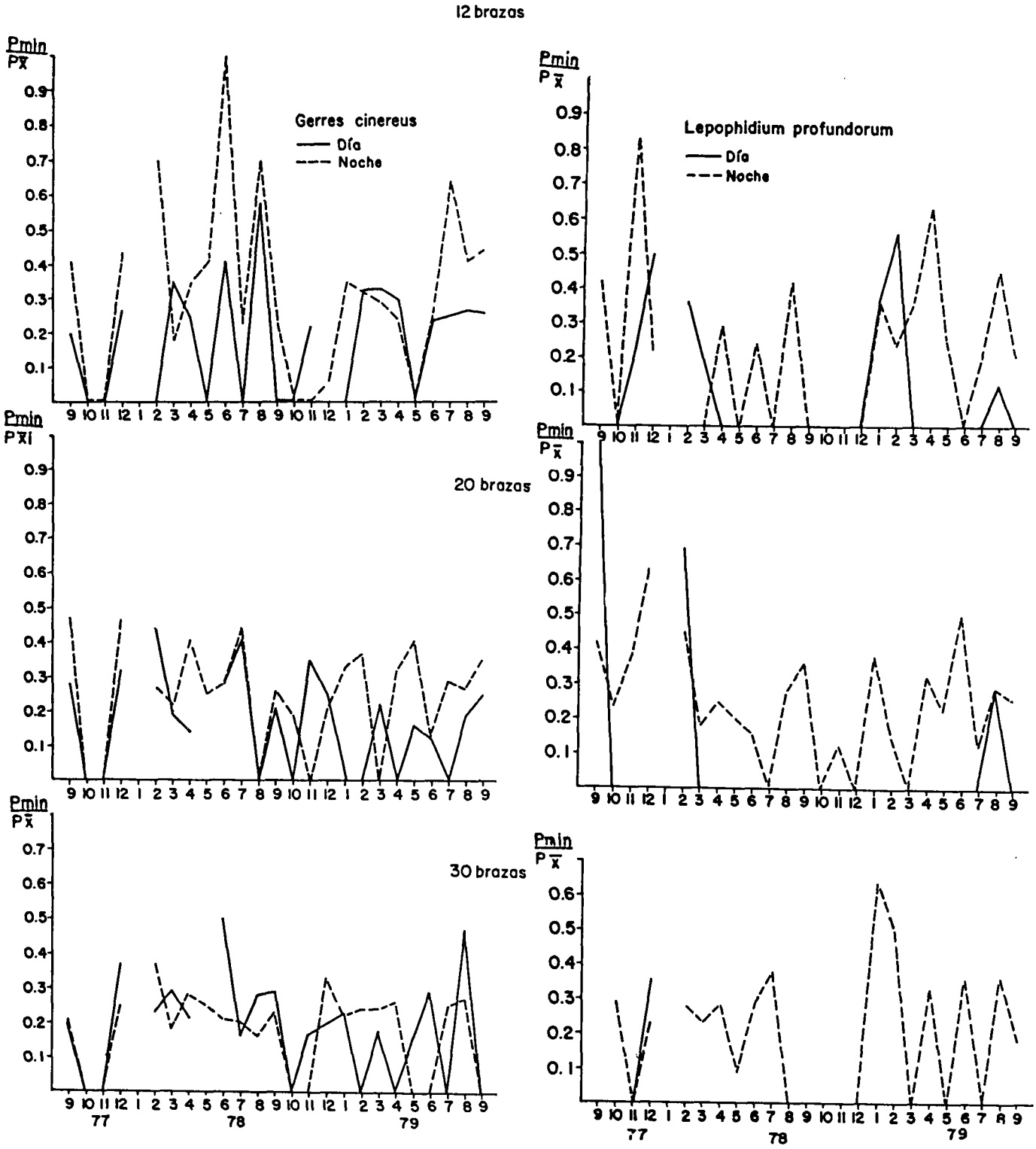


FIGURA 2. Variación mensual del reclutamiento (Pmin/Px), para tres profundidades y el ciclo día-noche, de Gerres cinereus (izquierda) y Lepophidium profundorum (derecha) en Golfo Triste.

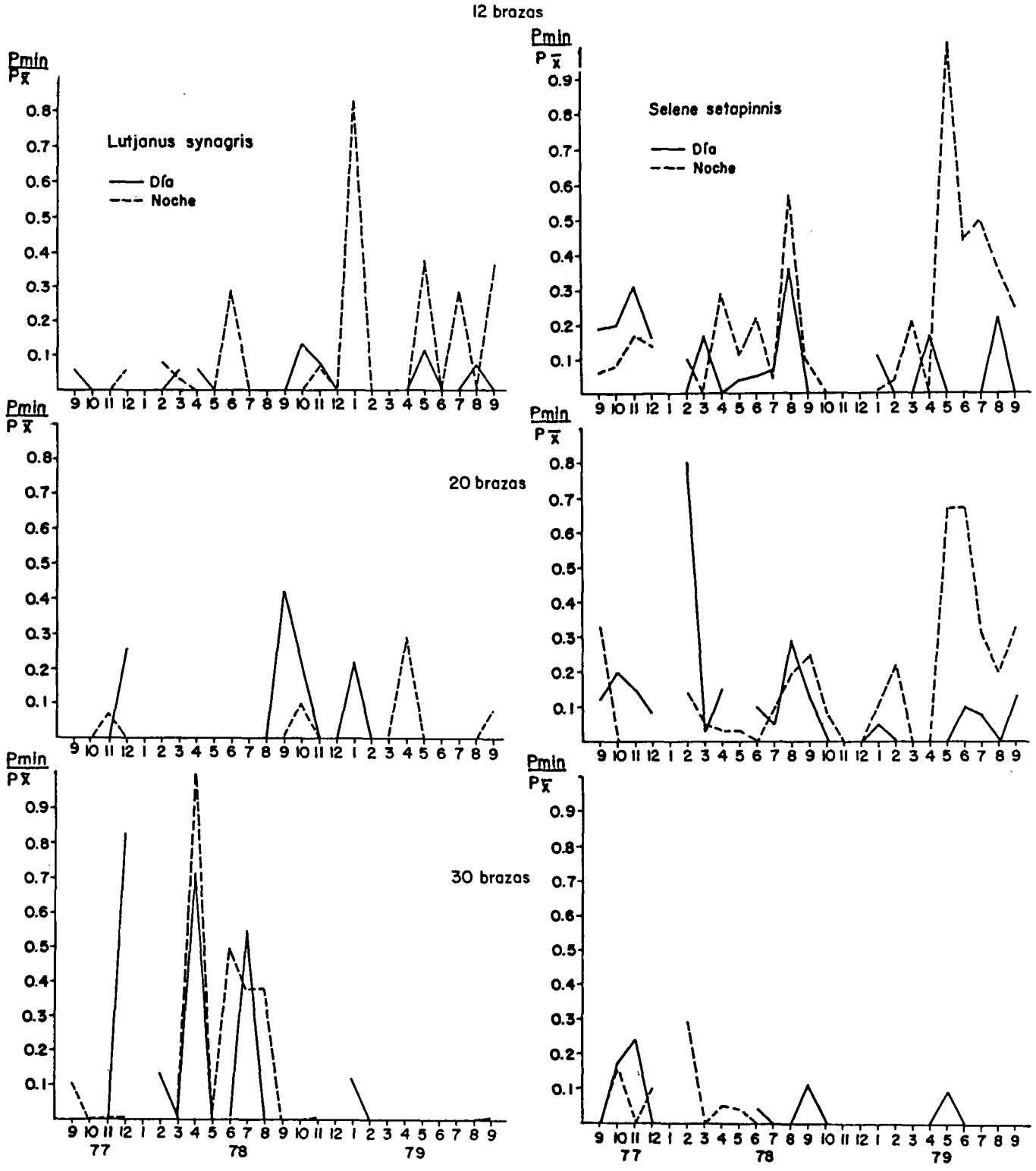


FIGURA 3. Variación mensual del reclutamiento (Pmin/Px), para tres profundidades y el ciclo día-noche, de Lutjanus synagris (izquierda) y Selene setapinnis (derecha) en Golfo Triste.

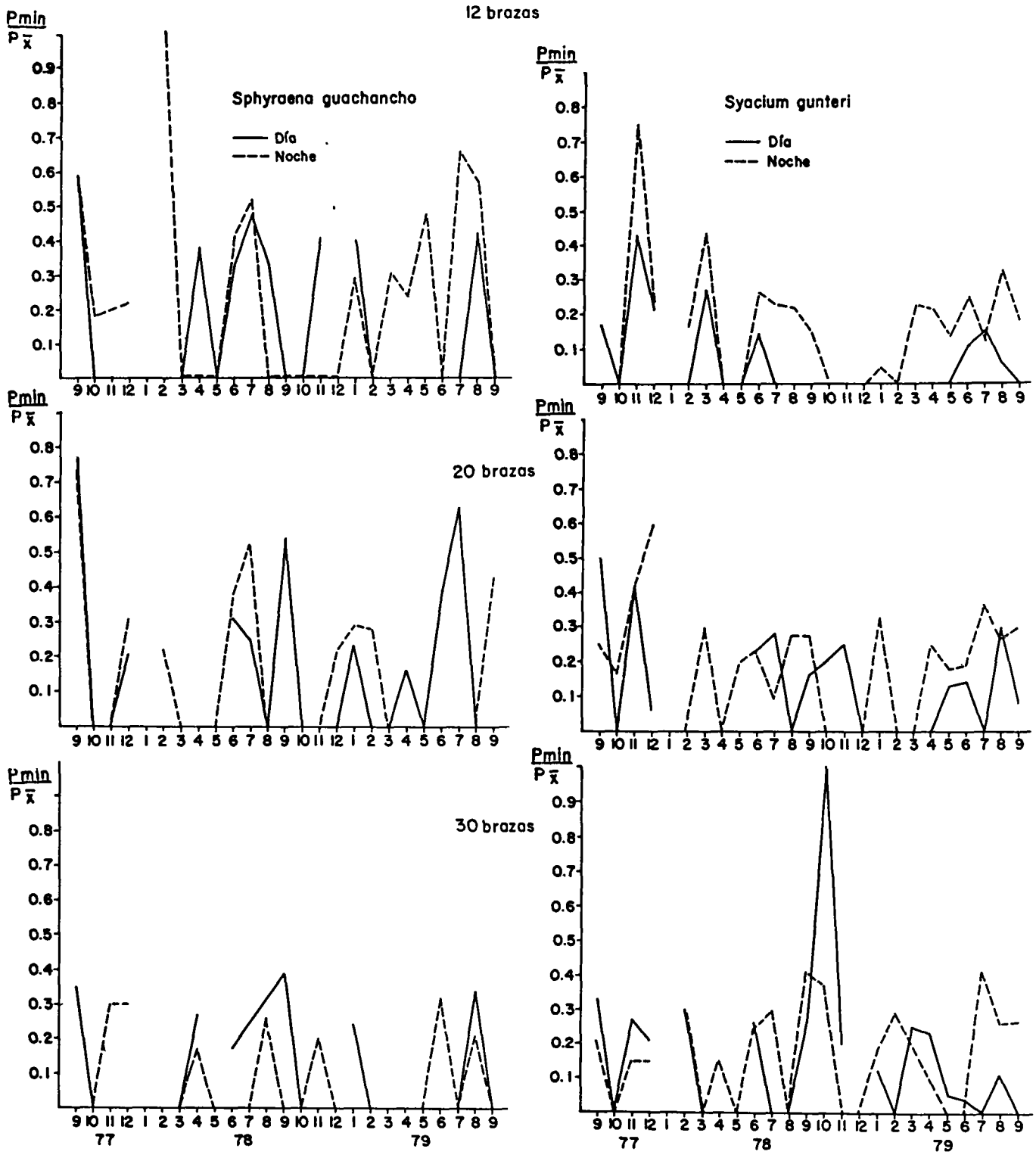


FIGURA 4. Variación mensual del reclutamiento (Pmin/Px), para tres profundidades y el ciclo día-noche, de Sphyraena guachancho (izquierda) y Syacium gunteri (derecha) en Golfo Triste.

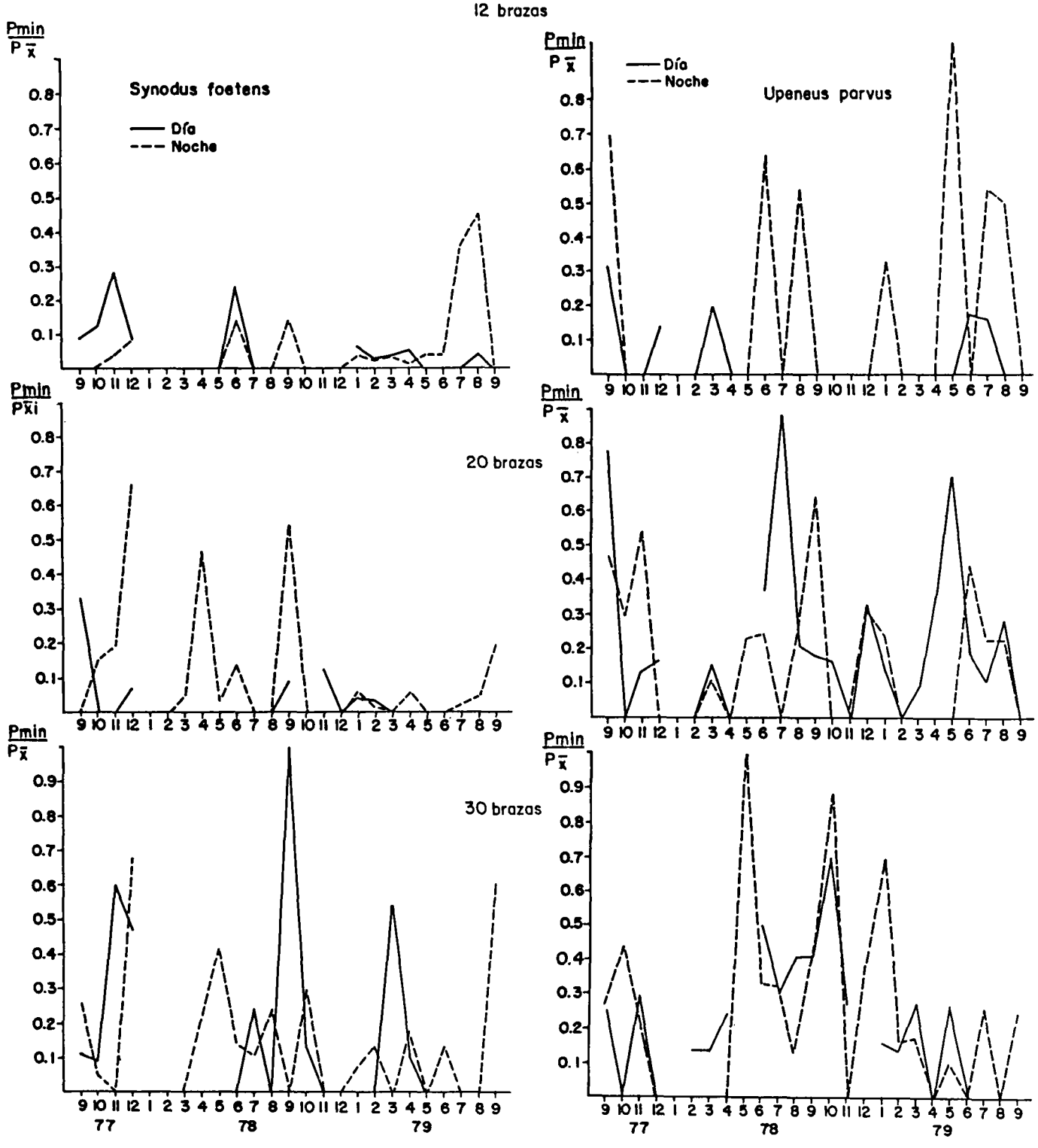


FIGURA 5. Variación mensual del reclutamiento (Pmin/Px), para tres profundidades y el ciclo día-noche, de Synodus foetens (izquierda) y Upeneus parvus (derecha) en Golfo Triste.

DISCUSION SOBRE RELACIONES DE RECLUTAMIENTO EN SISTEMAS LAGUNARES-ESTUARINOS DE LOS PECES DEL SUR DEL GOLFO DE MEXICO

Patricia Sánchez-Gil
Alejandro Yáñez-Arancibia
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
Laboratorio de Ictiología y Ecología Estuarina
Ap. Postal 70 - 305, México 04510, D. F. México

RESUMEN : El reclutamiento de las poblaciones de comunidades demersales costeras tropicales de alta diversidad, se relaciona directamente con la interpretación integrada de la ecología de la zona costera y su vínculo con las estrategias biológicas de las especies. Las interacciones entre distintos habitats costeros y la competencia interespecífica determinan patrones de migración y colonización relacionados a la reproducción, protección, crianza, alimentación y reclutamiento de las especies. Los patrones biológicos se relacionan directamente con la alta productividad de las aguas costeras, el gran aporte de materia orgánica, la disponibilidad de alimento, protección de predadores y migración estuario-mar como adaptaciones de anadromía a pequeña escala. Las especies atenúan las barreras naturales que dificultan su ciclo de vida optimizando el reclutamiento al separar las etapas de su desarrollo en distintos habitat costeros. Las especies dominantes en las comunidades de alta diversidad, son un buen ejemplo para discutir la presencia de diversas modalidades de ciclos de vida, dependiendo de capacidades termohalinas, necesidades tróficas y adaptaciones para explotar la heterogeneidad ambiental y diversidad de hábitats costeros tropicales.

1. INTRODUCCION

En las costas tropicales, diversas experiencias han podido visualizar que el conocimiento de las comunidades de alta diversidad actualmente es muy complejo, especialmente desde el punto de vista de los procesos ecológicos ligados al reclutamiento. La comprension de estos fenomenos requiere de un enfoque de investigaciones integradas de los procesos físicos y biológicos en escalas espaciales y temporales, ya que las estrategias de los ciclos de vida generalmente estan adaptadas a las variaciones estacionales y, de esa manera, es posible intentar futuras evaluaciones y manejo de los recursos.

Con este enfoque, surgen problemas inherentes, como son el desarrollo de tecnologías de muestreo, así como el conocimiento y análisis de las variaciones estacionales de los parámetros ecológicos de diversidad, distribución y abundancia de las comunidades. El diagnóstico sobre planteamientos en esta dirección, ha permitido detectar necesidades de investigación primaria como : estudios del potencial reproductivo de adultos, comparación de los ciclos de vida de especies selectas en distintos hábitats, análisis de los cambios en la composición de las capturas, estructura poblacional basada en frecuencias de tallas, técnicas de estudios de edades y su relación con los procesos costeros; así como la implementación y manejo de métodos sobre producción de huevos y larvas, interacciones tróficas, y la relación peces-habitat con el monitoreo de los recursos y su medioambiente (Yáñez-Arancibia, 1985).

La alta diversidad demersal es una generalidad en las costas tropicales y las explicaciones al respecto son diversas. La mayoría de estas explicaciones están relacionadas al desarrollo de estrategias biológicas y ecológicas de las comunidades vinculadas a los procesos físicos y a la heterogeneidad de la zona costera tropical.

Contribución 472 del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

De esa manera los peces costeros tropicales muestran procesos de reclutamiento relacionados a las características ecológicas de ecosistemas de aguas protegidas como sistemas lagunares-estuarinos, pastos marinos, manglares, y pantanos con influencia de mareas. Esto involucra elevada intercacción biológica (p. ej., competencia y predación) entre poblaciones pelagico-neríticas, demerso-pelágicas y bentónicas o estríctamente demersales.

Probablemente, en estas comunidades demersales costeras tropicales de alta diversidad, intervienen procesos físicos (ambientales) y biológicos para controlar el reclutamiento. Desde luego intervengan estos procesos independientemente o en conjunto, los efectos sinergísticos determinan que el problema de reclutamiento debe ser entendido integralmente en términos ecológicos. El propósito de este trabajo es describir y discutir información para la plataforma del sur del Golfo de México, donde la gran diversidad de peces marinos dependen de ecosistemas de aguas protegidas para reclutarse y completar sus ciclos de vida.

2. AREA DE ESTUDIO

El sur del Golfo de México tiene un clima cálido-humedo, con tres estaciones climáticas definidas. De junio a fines de septiembre se presentan lluvias frecuentes. De octubre a marzo es la estación de "nortes" o tormentas de invierno. Estas tormentas son fuertes y están asociadas con chubascos desde octubre hasta enero. De febrero a mayo es la época de secas. La precipitación varía entre 1200 y 2000 mm por año, con un promedio cercano a 1700 mm anuales.

La Sonda de Campeche en la plataforma continental del sur del Golfo de México no presenta marcados pulsos estacionales. La temperatura varía de 22 a 29 °C y la salinidad de 34 a 38 ppm. Sin embargo, existen patrones de distribución espacial de salinidad, pH, oxígeno disuelto, materia orgánica en sedimentos y transparencia de las aguas, que dan lugar a dos habitats principales. El subsistema en la parte oeste de la región, está fuertemente influenciada por aguas estuarinas y fluviales (i.e., sedimentos limo-arcillosos, alta turbidez, y materia orgánica). El área este presenta características marinas, con alta salinidad, aguas claras, y sedimentos calcáreos. Es evidente también un patrón estacional de temperatura, salinidad y transparencia, altamente correlacionados con las condiciones climáticas.

La Laguna de Términos adyacente a la Sonda de Campeche es un sistema estuarino grande (± 2500 km) y somero (profundidad promedio de 3.5 m). Los vientos prevalecientes del este, las corrientes litorales y la descarga de los ríos causan un fuerte flujo neto hacia adentro del sistema por la boca este (Puerto Real) y hacia afuera en la boca oeste (El Carmen). El rango de mareas es de 0.3 a 0.7 m, la temperatura fluctúa entre 22 y 31 °C y la salinidad va de 12 a 30 ppm. La descarga total de los ríos se estima de 6 x 10 m3/año. Presenta un pulso estacional moderado de temperatura y luz con gradientes semi-permanentes de salinidad muy marcados y por lo tanto, una alta diversidad de habitats estuarinos.

En el área de estudio existe un gradiente estuario-plataforma de parámetros bien definidos. Los valores más altos de temperatura y salinidad se presentan de marzo a septiembre, y los más bajos de octubre a febrero. Descripciones ecológicas detalladas del área que conforman la Laguna de Términos, sus bocas de conexión y la Sonda de Campeche, se encuentran en los trabajos de Yáñez-Arancibia et al., 1983 y 1985a; Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1983.

3.DISCUSION

3.1. Antecedentes

El sur del Golfo de México presenta alrededor de 250 especies de peces marinas asociadas al fondo de la plataforma continental. La Laguna de Términos presenta alrededor de 130 especies de peces adaptadas al ecosistema estuarino. Cerca del 75 % de las especies que son dominantes en la plataforma continental se capturan con frecuencia en la laguna. El análisis detallado de estos

resultados se encuentra en los trabajos de Yáñez-Arancibia et al. (1980, 1985a, 1985b, 1985c).

Esto sugiere la existencia de patrones de migración o colonización y numerosas interacciones entre los peces de la plataforma continental y los ecosistemas de aguas protegidas. Más aún, los peces demersales de la región muestran las siguientes tendencias principales: 1) especies que son dependientes estuarinas y, 2) especies que no son dependientes estuarinas. Las especies del primer grupo son aquellas que utilizan de alguna manera la Laguna de Términos y se pueden definir tres patrones principales; a) las que se encuentran preferentemente en la plataforma continental y que sin embargo, utilizan las lagunas y estuarios como áreas de alimentación y crianza (i.e. Harengula jaguana, Synodus foetens); b) las que se encuentran estacionalmente en la plataforma, desarrollando parte de su ciclo de vida en la laguna donde crecen, se reclutan y alimentan (i. e., Cetengraulis edentulus, Stellifer colonensis/lanceolatus); c) especies que son ocasionales con baja frecuencia en la plataforma continental y gran parte de su ciclo de vida lo pasan en el interior de la laguna (i. e., Urolophus jamaicensis, Bairdiella chrysoura). Las especies que no son dependientes estuarinas y que no han sido reportadas en el interior de lagunas costeras y estuarios, también se subdividen en tres patrones; a) las que se encuentran permanentemente en la plataforma continental sin fluctuaciones evidentes (i. e., Syacium gunteri, Priacanthus arenatus, Trachurus lathami); b) las que presentan migraciones estacionales (i. e., Lutjanus campechanus, Pristipomoides macrophthalmus); c) especies que son ocasionales en la plataforma sin un patrón definido (i. e., Lagodon rhomboides, Aluterus monoceros). El análisis detallado de estos resultados se encuentran en los trabajos de Sánchez-Gil et al. (1981), Yáñez-Arancibia et al. (1985d, 1985e), Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil (1986).

La utilización del sistema lagunar-estuarino por los peces marinos no es al azar. Muchas epecies se benefician en cuanto a su alimentación, reproducción, protección y crianza de juveniles, explotando tiempo y espacio en las aguas protegidas, las bocas de conexión y la plataforma interna. Esta es una región que aún cuando requiere de un elevado costo energético para ser colonizada, es apta para los peces que optimizan sus adaptaciones morfológicas y fisiológicas y sus estrategias reproductivas y alimentarias.

3.2. Composición de las comunidades de peces demersales

La alta diversidad en el sur del Golfo de México cuenta con alrededor de 160 géneros y 80 familias. Algunas de estas familias son particularmente importantes por su abundancia en peso, en número de ejemplares y en diversidad de especies. La presencia de estas familias claves y su comportamiento biológico y ecológico en relación con su alimentación, reproducción y migraciones locales, determinan en gran medida la abundancia de los recursos demersales costeros tropicales. El análisis detallado de estos resultados se encuentran en los trabajos de Sánchez-Gil et al. (1981), Yáñez-Arancibia et al. (1985c, 1985d), Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil (1986).

Estas familias claves representan cerca del 40 % de las capturas totales y alrededor de 60 % de la diversidad de las especies. Pueden ser caracterizadas en tres grupos principales. Un primer grupo esta compuesto por familias de hábitos pelágicos las que, sin embargo, es muy común encontrarlas y capturarlas con familias típicas del fondo, asociadas a las pesquerías de camarón; un ejemplo de estas son Carangidae, Engraulidae, Clupeidae y Stromatidae. Algunos autores consideran que estas familias están asociadas en su alimentación directamente con organismos bentónicos (Darnell et al., 1983), o bien las distinguen como consumidores de peces y macroinvertebrados asociados al fondo. Estas familias contribuyen a las comunidades con un número moderado de especies, un alto número de individuos y por lo tanto altos valores de biomasa; sus variaciones estacionales son más evidentes en abundancia que en diversidad. La estrecha columna de agua, la dependencia trófica por el fondo, el comportamiento en cardúmenes, además de la gran eficiencia de la red de arrastre -que por otra parte baja y sube abierta-, explica este tipo de capturas y el incremento en la diversidad de la comunidad.

Otro grupo lo conforman familias demerso-pelágicas como Sciaenidae, Serranidae, Gerreidae, Pomadasyidae. Estas familias están representadas por consumidores de segundo y tercer orden con un espectro trófico muy amplio y contribuyen a las comunidades con un alto número de especies. Debido al gran número de individuos en muchos casos el valor de biomasa es más alto que en el grupo anterior; las variaciones estacionales de estas familias son menos evidentes y están en función de su diversidad más que de su abundancia en peso, observándose una clara sucesión estacional entre sus especies, por lo que se encuentran bien representadas a lo largo de todo el año.

Sin embargo, el grupo mejor representado es el compuesto por una gran variedad de familias típicas demersales destacando Ariidae, Synodontidae, Bothidae, Trichiuridae, entre otras. Son familias cuyos patrones de alimentación se encuentran asociados a los cambios nictemerales, predominando los consumidores de segundo y tercer orden. Estas familias constituyen un grupo permanente en la plataforma continental interna, cuyas especies mantienen en gran parte la diversidad de las comunidades y, aún cuando algunas de ellas se encuentran representadas por una sola especie, su permanencia y predominancia durante el año hacen que contribuyan al total de las comunidades con un alto número de especies, un alto número de individuos y los valores más altos de biomasa.

La gran mayoría de estas familias (principalmente del segundo y tercer grupo mencionados), son eurihalinas y son las que caracterizan las áreas litorales vegetadas, áreas de arrecifes y los sistemas lagunares-estuarinos adyacentes a la plataforma continental tropical. Dentro de este contexto la complejidad de las interacciones entre los diversos grupos generales mencionados es muy grande.

3.3. Comportamiento de especies dominantes

Las interacciones ecológicas etuario-plataforma son dinámicas desde el punto de vista de estructura y función de poblaciones de peces. Detalles de estos resultados se encuentran en los trabajos de Yáñez-Arancibia *et al.* (1981, 1982, 1985c, 1985d).

Lo esencial de estos trabajos en análisis de variaciones estacionales y espaciales, muestran que las especies dominantes caracterizan el comportamiento de la comunidad en general. Estas interacciones estuario-plataforma pueden caracterizarse con el diagrama de la Figura 1. Esta figura muestra la alta complejidad entre estos sistemas en términos de intercambio de especies dominantes; así se puede observar que existen especies marinas que permanecen en las aguas de la plataforma interna sin penetrar a la Laguna de Términos (Fig. 1, A), otras especies marinas aún cuando penetran a ala Laguna de Términos, sólo son dominantes en la Sonda de Campeche (Fig. 1, B), otro grupo de especies son dominantes tanto en los diferentes habitats del interior de la laguna, como en la plataforma continental (Fig. 1,C), y un tercer grupo de especies que se encuentran mejor representadas en las bocas de conexión de estos sistemas, en las áreas de mayor influencia marina (Fig. 1,D), o bien en las áreas de mayor influencia estuarina (Fig. 1, E). Todas ellas desarrollan papeles ecológicos distintos en cada uno de los diferentes habitats, siendo algunas de ellas visitantes cíclicos, otras ocasionales o bien componentes permanentes del sistema lagunar-estuarino.

Los patrones de migración relacionados a la reproducción, alimentación, protección, crianza y reclutamiento de la mayoría de estas epecies, ponen de manifiesto los distintos aspectos de interacción, integrados a los procesos físicos y a la heterogeneidad ambiental de la zona costera. Estos movimientos se mantienen a lo largo del año como reflejo de una marcada programación estacional de las poblaciones en cuyo ciclo de vida esta incorporada la utilización de sistemas estuarinos.

Durante las distintas épocas del año, un porcentaje muy alto de especies en las comunidades demersales de la Sonda de Campeche, presentan dependencia estuarina. La estacionalidad en la descarga de los ríos consecuencia de la época de lluvias entre junio y octubre, controla la abundancia y movimientos migratorios de las especies de la plataforma interna. En esta época en la región de la Laguna de Términos, se presenta un aumento en la productividad primaria cuyos efectos tróficos no son inmediatos, manifestándose al final de las lluvias y principio de la época de "nortes". Esto esta correlacionado a las máximas descargas de los ríos y la alta exportación de nutrientes (Day.,et al., 1982).

En esta época, un gran número de especies de la plataforma contienental penetran a la Laguna de Términos a utilizar los distintos subsistemas ecológicos como áreas de crianza, reproducción y alimentación. Las especies dominantes que caracterizan el área en esta época climática son casi en su totalidad (63 a 80 %)eurihalinas. Aquellas especies marinas que ocupan regularmente profundidades mayores a 30m, durante esta época tienden a acercarse a la línea de costa donde muchas de ellas permanecen, mientras que otras llegan a penetrar a la laguna. Las especies típicamente costeras (± 25 m), permanecen en las cercanías de alguna de las bocas de conexión del sistema estuario-plataforma, o bien, penetran a la laguna ocupando las áreas de mayor influencia marina.

De octubre a marzo, durante la época de mayor frecuencia de nortes y de marzo a mayo, durante la época de secas, la abundancia y distribución de las poblaciones se encuentran controladas por las condiciones climatico-meteorológicas predominantes. En la plataforma interna, durante la época de nortes entre el 60 y 70 % de las especies que caracterizan al área son eurihalinas, mientras que durante la época de secas un gran número de especies presentan migraciones tanto hacia las aguas marinas mas profundas, como hacia el interior del sistema lagunar-estuarino y sólo el 30 % de las especies en la plataforma son eurihalinas. Las especies que penetran al interior de la laguna, son especies en maduración o reproductivas, las cuales permanecen en este sistema aportando a la comunidad con la salida de juveniles hacia la plataforma adyacente de manera contínua.

3.4. Estrategias adaptativas de especies marinas en la utilización de sistemas lagunares-estuarinos

Una de las limitantes para entender la dinámica de las comunidades demersales de alta diversidad, es -por una parte- al conocimiento parcial que se tiene sobre las adaptaciones biológicas de las especies al marco físico ambiental del ecosistema y -por otro- a la falta de información sobre las interacciones ecológicas entre las múltiples especies. Esto puede conceptualizarse con el diagrama de la Figura 2, donde se conjugan las siguientes características en las diferentes etapas del reclutamiento: a) estas especies tienen una clara separación de habitats entre sus etapas de huevos, juveniles y adultos, b) los huevos y larvas son taxonómicamente indistinguibles, en comunidades tropicales de alta diversidad, c) se presentan fuertes interacciones bióticas entre las especies, particularmente competencia y predación en las etapas juveniles y, d) los ciclos de vida son cortos -menos de un año-, y el reclutamiento es contínuo programado interespecíficamente.

Los habitat de los juveniles mencionados en el punto a) involucran pantanos, medio ambiente lagunar-estuarino, pastos marinos, manglares. Todos estos o no se presentan o no participan como áreas de reclutamiento y crianza en las costas templadas. La fuerte separación de habitats entre juveniles por una parte, y los adultos o etapas del ictioplancton por otra, hacen que los estudios de reclutamiento en los peces demersales tropicales sean particularmente importantes, especialmente observando los efectos de degradación que induce el hombre en los habitats costeros.

Esta separación de las etapas biológicas en habitats radicalmente distintos (p. ej., habitat 1 plataforma interna, habitat 2 pastos marinos y manglares, habitat 3 plataforma continental o bancos de ostión), sugieren además fuertes relaciones entre los peces y las características específicas de cada habitat,

siendo -por lo tanto- los estudios ecológicos directamente relevantes para los estudios de reclutamiento y dinámica de las comunidades demersales tropicales (Fig. 2).

Las observaciones mencionadas en el punto b) conciernen a problemas taxonómicos con los primeros estadios de los peces demersales tropicales, y se aplican tanto a los huevos como a las larvas. Los huevos de especies diferentes son inherentemente similares y esto es un problema conocido en regiones templadas; por lo tanto en áreas tropicales donde co-existen cientos de especies esto se complica y es prácticamente imposible atribuir categorías específicas a los diferentes huevos del ictioplancton. Esto también es aplicable a las larvas, aún cuando de manera menos drástica.

Las observaciones mencionadas en los puntos c) y d) conciernen con interacciones bióticas intensas entre poblaciones altamente diversas, además que en aguas tropicales las etapas de huevos, larvas y juveniles, son muy cortas y eso implica la necesidad de muestreos a microescala con alta intensidad de frecuencia a nivel de ictioplancton para obtener coberturas representativas de la dinámica de esas etapas biológicas. Además, el reclutamiento contínuo de múltiples especies -que están desfazadas ligeramente en el tiempo o con prolongados periodos de desove- hacen más complejas las actividades biológicas y la armonía de los distintos ciclos biológicos y sus estrategias reproductivas y alimentarias.

Los cambios en la estructura trófica de los peces en relación con la edad, la localidad (habitats), la diponibilidad de alimento, la época del año, o la hora del día, son fenómenos regulares especialmente en los peces consumidores de segundo orden, como sucede en estas áreas, donde más del 50 % de los peces son consumidores secundarios. Estos peces muestran una gran afinidad por algún habitat particular en relación con cada etapa específica de su ciclo de vida.

3.5. Modelos generales de comportamiento biológico y reclutamiento : enfoque ecológico

Puede generalizarse que la necesidad biológica de las especies a nivel ecosistema están directamente relacionada a la alta productividad de las aguas protegidas, alto aporte de materia orgánica, disponibiliad de alimento, protección de predadores, y la importancia de los ecosistemas costeros como áreas de migración mar-estuario a manera de anadromía a pequeña escala (Yáñez-Arancibia y Lara-Domínguez (1986).

Asi el análisis de la dinámica ecológica de las especies dominantes tanto espacial como temporalmente dentro del sistema estuario-plataforma, establece en base a las variaciones de abundancia y densidad, distribución espacial, rangos de tallas y madurez gonádica, los principales patrones y estrategias de utilización del sistema lagunar-estuarino, de las especies que caracterizan la plataforma continental interna del sur del Golfo de México. Estos patrones generales de comportamiento pueden explicarse en cuatro grupos principales (Fig. 3). Dentro de estos patrones generales existen variaciones que dependen básicamente de los hábitos particulares de la especie en aspectos de alimentación, capacidad eurihalina, y estrategias adaptativas diversas que les permiten usar óptimamente los distintos habitats.

Grupo A. Algunas especies permanecen la mayor parte de su ciclo de vida en la plataforma continental, más allá de los 36 m de profundidad donde se reproducen (Fig. 3 A, 1). Posteriormente migran hacia aguas de profundidad intermedia, las cuales les sirven como áreas de crianza y alimentación (Fig. 3 A,2). Un gran porcentaje de estas especies migran hacia la platafortma interna a profundidades menores a 20 m, donde muchas de ellas reclutan a sus juveniles (Fig. 3 A, 3), pero en su mayoría las especies de este grupo se reclutan en el interior de los sistemas estuarinos, donde se protegen y alimentan (Fig. 3 A, 4). Estas especies regresan a la plataforma continental a ocupar las áreas de profundidad intermedia (± 36 m) donde además de alimentarse, maduran para posteriormente migrar hacia las zonas más profundas donde ocurre nuevamente la reproducción, completando su ciclo (Fig. 3 A, 5).

Harengula jaguana (Clupeidae), es un ejemplo del modelo del Grupo A . Esta especie presenta hábitos pelágico-costeros y gregarios, sus variaciones estacionales no son muy marcadas en el área. Durante la época de lluvias esta especie se encuentra en aguas marinas entre los 18 y 54 m de profundidad,donde se reproduce y migra hacia las áreas estuarinas. Al final de la época de lluvias y durante la época de nortes, su abundancia disminuye y ocupa la plataforma interna. Se ha observado que ocasionalmente penetra a la laguna durante la época de nortes, por lo que su reclutamiento sucede tanto en la línea de costa, y en áreas internas de la laguna, pero generalmente en áreas de baja salinidad. Los ejemplares adultos permanecen en las áreas de mayor influencia marina. Durante la época de secas, nuevamente migra hacia las aguas marinas donde ocupa las profundidades intermedias, antes de reproducirse nuevamente (Fig. 3 A). Otra especie cuyo patrón se identifica con este modelo es Synodus foetens (Synodontidae). Esta especie es típica demersales, sus hábitos son gregarios costeros y presenta una amplia capacidad eurihalina. Al principio de la época de lluvias se encuentra ocupando las áreas de mayor profundidad entre 36 y 76 m, donde se reproduce. Al final de la época de lluvias su abundancia disminuye migrando hacia la línea de costa, mientras que los adultos permanecen en estas áreas alimentándose, los ejemplares pequeños penetran al sistema estuarino ocupando las áreas de mayor influencia marina. Los juveniles se incorporan a las poblaciones adultas al comienzo de la época de secas, madurando en aguas marinas de profundidades bajas e intermedias, posteriormente migra hacia las aguas más profundas para reproducirse (Fig. 3 A).

Grupo B. Este grupo se caracteriza por especies que ocupan las áreas más cercanas a la línea de costa (alrededor de los 20 m), donde realizan la mayor parte de su ciclo de vida generalmente asociadas a las áreas de la plataforma interna que presentan gran influencia de aguas estuarinas. Estas especies penetran cíclicamente al interior del sistema estuarino; sin embargo se reproducen en la plataforma y la mayoría utiliza las mismas áreas para su crianza (Fig. 3 B, 1). Estas especies generalmente penetran a la laguna reclutando a sus juveniles y alimentándose (Fig. 3 B, 2), o bien, realizan su crianza y reclutamiento en las áreas de la plataforma interna de mayor influencia estuarina, penetrando sólo para alimentarse (Fig. 3 B, 3). La mayoría de estas especies se alimentan y maduran en estas áreas de baja salinidad y alta turbidez (Fig. 3 B, 4).

Cetengraulis edentulus (Engraulidae) es un ejemplo del modelo del Grupo B. Esta especie presenta hábitos pelágico-costeros gregarios. Sus variaciones cíclicas en la plataforma continental son muy marcadas. A fines de la época de nortes y principios de la época de secas esta especie se reproduce en la franja de los 20 m, utilizando como áreas de crianza las zonas de mayor influencia estuarina, mientras que los adultos penetran a la laguna y ocupan cíclicamente las áreas de mayor influencia fluvial, para su alimentación. El reclutamiento se da en las áreas de la plataforma interna de mayor influencia estuarina. Los individuos en maduración migran nuevamante a las áreas marinas antes de iniciar la reprodcción (Fig. 3 B). Otra especie cuyo patrón se identifica con este modelo es Cynoscion nothus (Sciaenidae). Esta es una especie típica demersales con capacidad eurihalina, la cual aún cuando no depende de los sistemas lagunares-estuarinos se encuentra muy influenciada por estos procesos durante su ciclo de vida. La reproducción de esta especie se presenta en en la plataforma interna en dos periodos definidos, a principios de la época de lluvias y durante la época de "nortes", generalmente en las áreas de mayor influencia estuarina. Ocupa por lo general profundidades menores a 15 m, sin embargo; las áreas de crianza y reclutamiento de presentan alrededor de los 20 m en áreas de baja salinidad y alta turbidez. En estas mismas áreas la especie madura y nuevamente se incorpora a las poblaciones de adultos reproductivos. Tanto juveniles como adultos penetran a la laguna con fines de protección y alimentación (Fig. 3 B). Tapia García et al. (en prensa) analizan en detalle esta especie.

Grupo C. Este tercer grupo se caracteriza por especies marinas, las cuales a pesar de presentar una alta distribución y penetrar al sistema lagunar, a lo largo de su ciclo de vida se encuentran asociadads a las áreas de mayor salinidad y características marinas. Estas especies se reproducen en la plataforma interna a profundidades menores a 20 m, donde establecen sus áreas de crianza (Fig. 3 C, 1). Otras utilizan como áreas de crianza las áreas de mayor influencia marina en el interior del sistema lagunar, sin embargo; los individuos adultos se consideran visitantes cíclicos de áreas de alta influencia fluvial (Fig. 3 C, 2). El reclutamiento se realiza en aguas de profundidad intermedia en la plataforma, donde maduran (Fig. 3 C, 3), migrando hacia aguas más profundas, donde permanecen antes de regresar a la plataforma interna para su reproducción (Fig. 3 C, 4).

Chloroscombrus chrysurus (Carangidae) es un ejemplo del modelo del Grupo C. Esta especie presenta hábitos pelágico-costeros, gregarios y eurihalinos. Durante la época de secas esta especie se encuentra ocupando una amplia área de la plataforma continental migrando hacia la línea de costa donde se realiza la reproducción, la cual se prolonga durante el inicio de la época de lluvias. Utiliza como áreas de crianza y alimentación tanto la plataforma interna, como las áreas de mayor influencia fluial en el interior de la laguna. El reclutamiento y maduración de esta especie se da en aguas intermedias y bajas durante la época dde lluvias y nortes, para posteriormente migrar hacia áreas más profundas donde completa su maduración y regresa a la línea de costa a reproducirse (Fig. 3 C). Otra especie cuyo patrón se identifica con este modelo, es Haemulon aurolineatum (Pomadasyidae). Esta especie es típica de hábitos costeros con capacidad estenohalina, la cual ocupa principalmente áreas someras salobres y sus variaciones estacionales en la plataforma continental son marcadas. Esta especie se reproduce durante todo el año en áreas de la plataforma interna alrededor de los 20 m. Generalmente como áreas de crianza utiliza las áreas de mayor influencia marina en el interior de la laguna, la cual es también área de alimentación de adultos. El reclutamiento de juveniles hacia la plataforma es contínuo y la maduración se da en las áreas marinas de profundidad mayores, para posteriormente regresar a la línea de costa para reproducirse (Fig. 3 C).

Grupo D. El último patrón se refiere a aquellas especies que no dependen de las aguas etuarinas para completar su ciclo de vida. Estas especies realizan su ciclo biológico completamente en aguas de la plataforma continental y no penetran por lo general a los sistemas lagunares-estuarinos. Las variaciones estacionales de estas especies están en función de migraciones relacionadas a la disponibilidad de alimento más que a la reproducción. Estas especies generalmente se reproducen en la plataforma continental a profundidades de 40 y hasta 80 m, utilizando las mismas áreas para su crianza (Fig. 3 D, 1). Algunas de ellas utilizan también las aguas de profundidad intermedia como áreas de crianza y alimentación (Fig. 3 D, 2). En su mayoría migran hacia las áreas de la plataforma interna (alrededor de 20 m) para reclutarse y alimentarse (Fig. 3 D, 3), realizando su crecimiento y maduración en aguas marinas intermedias y profundas (Fig. 3 D, 4). Estas especies pueden presentar ciclos de vida muy cortos, o bien largos periodos de reproducción, con lo cual incorporan juveniles a sus poblaciones adultas con reclutamiento contínuo.

Trachurus lathami (Carangidae) es un ejemplo del modelo del Grupo D. Esta especie presenta hábitos pelágico-costeros y gregarios, considerándose una especie típicamente marina. No se tiene conocimiento de que penetre en sistemas costeros, aún cuando puede ocupar aguas costeras de ambientes salobres. Esta especie se reproduce en la plataforma continental en aguas marinas profundas, probablemente a fines de la época de nortes. Esta fase se prolonga hasta el principio de lluvias, utilizando como áreas de crianza y alimentación áreas de menor profundidad (alrededor de 36 m), para lo cual migra durante la época de lluvias. El reclutamiento de juveniles se presenta en aguas someras alrededor de los 20 m influenciadas por sistemas costeros. Hacia el fin de la época de lluvias y principio de la época de nortes, la especie migra nuevamente hacia aguas marinas más profundas madurando en aguas intermedias y altas, lo que se hace evidente por una disminución marcada de la abundancia en las áreas costeras someras (Fig. 3 D).

AGRADECIMIENTOS

El apoyo institucional y financiero para el presente estudio fué proporcionado por el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México (ICML-UNAM) y por el Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT), a través del proyecto de investigación: "Interacciones Ecológicas Estuario-Mar en la Región de la Laguna de Términos: Fisicoquímica, Contaminación Ecología Trófica, Modelos Matemáticos y Análisis del Sistema y sus Recursos Bióticos", clave PCECBNA-021925. Al personal del laboratorio de Ictiología y Ecología Estuarina del ICML, por su ayuda en el procesamiento de los datos y sus comentarios en las distintas etapas de desarrollo del trabajo, especialmente a M. de la C. García-Abad, Margarito Tapia García y A. Laura Lara-Dominguez. También se agradece muy especialmente al Dr. Daniel Pauly (ICLARM), quien realizó una revisión crítica de los resultados de este manuscrito.

4. REFERENCIAS

Darnell, R. M., R. E. Defenbaugh & D. Moore (1983) Northwestern Gulf Shelf Bio-Atlas: a Study of the Distribution of Demersal Fishes and Penaeid Shrimp of Soft Bottoms of the Continental Shelf from the Rio Grande to the Mississippi River Delta. Open File Report No. 82-04. Metaire, L. A : Mineral Management Service, Gulf of Mexico O. C. S. Regional Office : 438.

Day, Jr., J. W., R. H. Day, M. T. Barreiro, F. Ley-Lou & C. J. Madden (1982) Primary production in the Laguna de Terminos, a tropical estuary in the Southern Gulf of Mexico, In : Coastal Lagoons, editors P. Lasserre & H. Postma. Oceanologica Acta, Vol. Spec. 5 (4) : 269-276.

Sánchez-Gil, P., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua Linares (1981) Diversidad, distribución y abundancia de las especies y poblaciones de peces demersales de la Sonda de Campeche (Verano 1978). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ Nal. Autón. México, 8 (1) : 209-240.

Tapia Garcia, M., A. Yáñez-Arancibia, P. Sánchez-Gil & Ma. de la C. García-Abad (enprensa)Aspectosbiológicos y ecológicos de Cynoscion nothus Holbrook, en las comunidades demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México. (Pisces: Sciaenidae). Rev. Biol. Trop.

Yáñez -Arancibia, A. (1985) Recursos demersales de alta diversidad en las costas tropicales : Perspectiva ecológica, In : Recursos Pesqueros Potenciales de Mexico : La Pesca Acompañante del Camarón, editor A. Yáñez-Arancibia. Progr. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nal. de Pesca. UNAM, México Cap. 1 : 17-38.

Yáñez-Arancibia, A. & J. W. Day, Jr. (1982) Ecological characterization of Terminos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the Southern Gulf of Mexico, In: Coastal Lagoons, editors P. Lasserre & H. Postma. Oceanologica Acta, Vol. Spec. 5 (4) : 431 -440.

Yáñez-Arancibia, A. & P. Sánchez-Gil (1983) Environmental behavior of Campeche Sound ecological system, off Terminos Lagoon, Mexico : Preliminary results. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 10 (1) : 117-136.

Yáñez-Arancibia, A. & P. Sánchez-Gil (1986) Los Peces Demersales de Plataforma Continental del Sur del Golfo de México. Vol. 1 Caracterización del Ecosistema y Ecología de las Especies, Poblaciones y Comunidades. Inst. Cienc. del Mar y Limnol Univ. Nal. Autón. México. Publ. Esp. 9, 200p.

Yáñez-Arancibia, A. & A. L. Lara-Domínguez (1986) Biology and comparative ecology of three sea catfish species (Ariidae) with different life cycle in a tropical coastal ecosystem -southern Gulf of Mexico. In : Common Strategies of Anadromous and Catadromous Fishes. An International Symposium March 9-13, 1986. Boston Massachusetts, USA. Northeast Division Amer. Fish. Soc. (Abstract).

Yáñez-Arancibia, A., F. Amezcua Linares & J.W. Day, Jr. (1980) Fish community structure and function in Terminos Lagoon, a tropical estuary in the Southern Gulf of Mexico, In: Estuarine Perspectives, editor V. Kennedy, Academic Press Inc., New York : 465-482.

Yáñez-Arancibia, A., F. Amezcua Linares, P. Sánchez-Gil, I. Vargas Maldonado, A. L. Lara-Domínguez, S. Díaz Ruiz, A. Aguirre León & P. Chavance (1981) Estuary - shelf fish community interactions in the southern Gulf of Mexico : Fish-habitat comparison. Estuaries, 4 (3) : 295 (abstract).

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil, I. Vargas Maldonado, Ma. de la C. García-Abad, H. Alvarez Guillén, M. Tapia García, D. Flores Hernández, & F. Amezcua Linares (1982) Ecology and evaluation of fish community in the Campeche Sound and Terminos Lagoon : Estuary-shelf interactions in the Southern Gulf of Mexico. Atlantica Rio Grande, 5 (2) : 130 (abstract).

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Chavance & D. Flores Hernández (1983) Environmental behavior of Terminos Lagoon ecological system, Campeche, Mexico. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 10 (1): 137 - 176.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez & H. Alvarez Guillén (1985a) Fish community ecology and dynamic in estuarine inlets, In: Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons : Towards an Ecosystem Integration, editor A. Yáñez-Arancibia. UNAM-PUAL-ICML, Editorial Universitaria, México Chap. 7 : 127-167.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, A. Aguirre León, S. Díaz Ruiz, F. Amezcua Linares, D. Flores Hernández & P. Chavance (1985b) Ecology of dominant fish population in tropical estuaries : Environmental factors regulating biological strategies and production, In : Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons : Towards an Ecosystem Integration, editor A. Yáñez-Arancibia. UNAM-PUAL-ICML, Editorial Universitaria, México Chap. 15 : 311-165.

Yáñez -Arancibia, A., P. Sánchez-Gil, M. Tapia García & Ma. de la C. García-Abad (1985c) Ecology, community structure and evaluation of tropical demersal fishes in the Southern Gulf of Mexico. Cah. Biol. Mar. France 26 (2) : 137-164.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil, Ma. de la C. García Abad, H. Alvarez Guillén, M. Tapia García, D. Flores Hernández & F. Amezcua Linares (1985d) Ecology and evaluation of fish community in coastal ecosystems : Estuary - shelf interrelationships in the Southern Gulf of Mexico, In: Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons : Towards an Ecosystem Integration, editor A. Yáñez-Arancibia. UNAM-PUAL-ICML, Editorial Universitaria, México Chap. 22 : 475-498.

Yáñez-Arancibia, A., P. Sánchez-Gil & A. L. Lara-Domínguez (1985e) Inventario evaluativo de los recursos de peces marinos del sur del Golfo de México : Los recursos actuales, los potanciales reales y perspectivas, In : Recursos Pesqueros Potenciales de Mexico : La Pesca Acompañante del Camarón, editor A. Yáñez-Arancibia. Progr. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nal. de Pesca. UNAM, México Cap. 6 : 255-274.

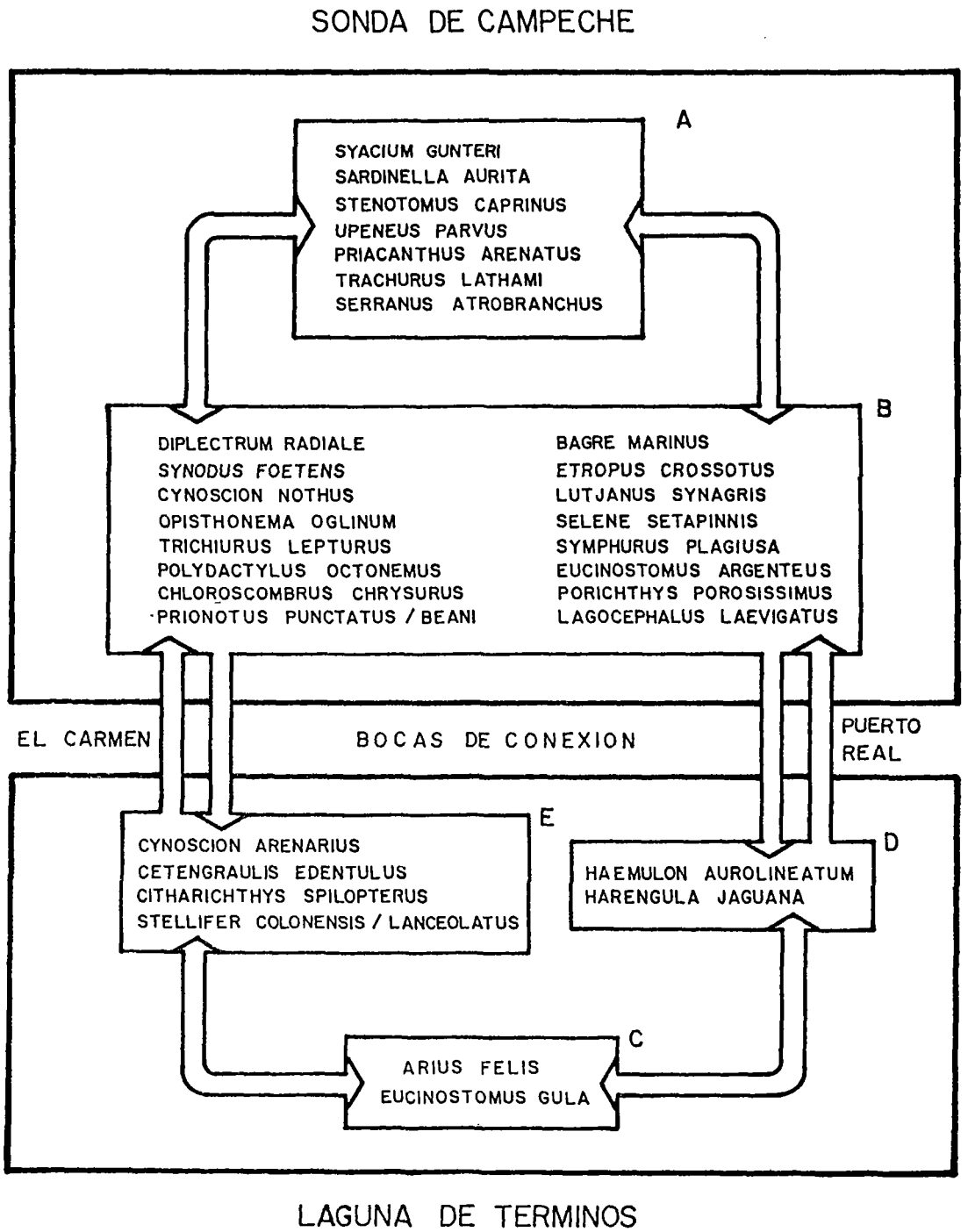


Figura 1. Modelo diagramático de los principales movimientos de las especies marinas dominantes en la plataforma continental. Se muestran los grupos de especies y sus interacciones en los diferentes habitat; Sonda de Campeche, bocas de conexión y Laguna de Términos. Explicación en el texto.

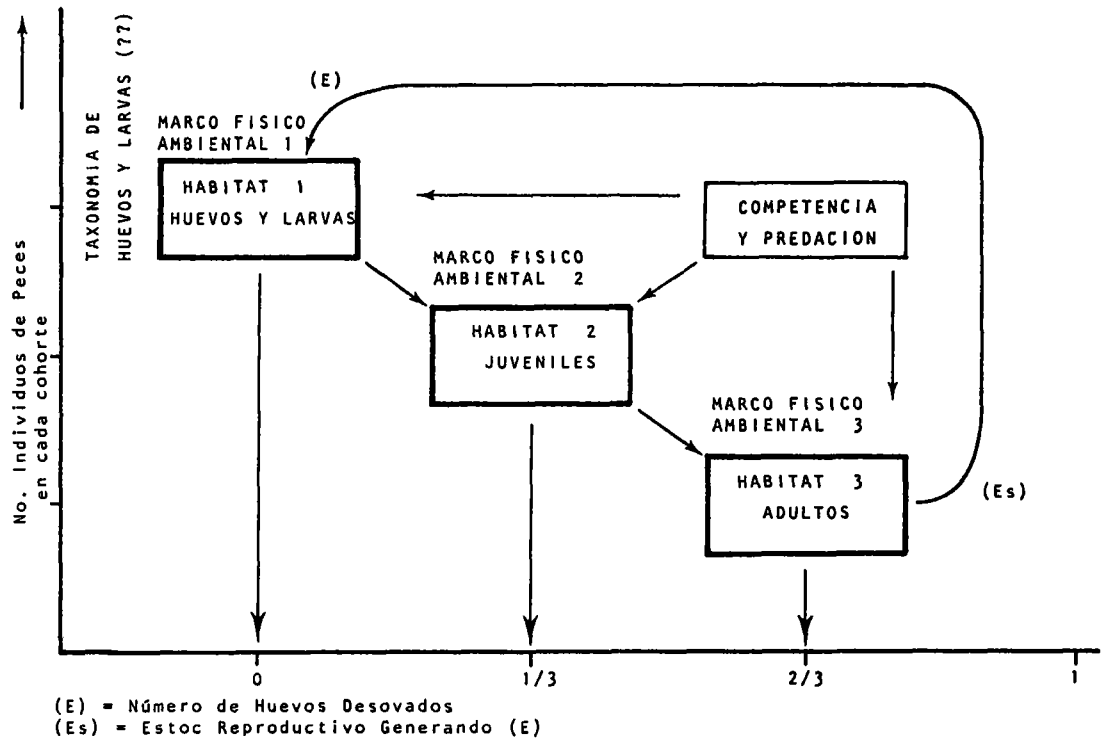


Figura 2. Diagrama conceptual de procesos ecológicos en el reclutamiento de los peces demersales costeros tropicales.

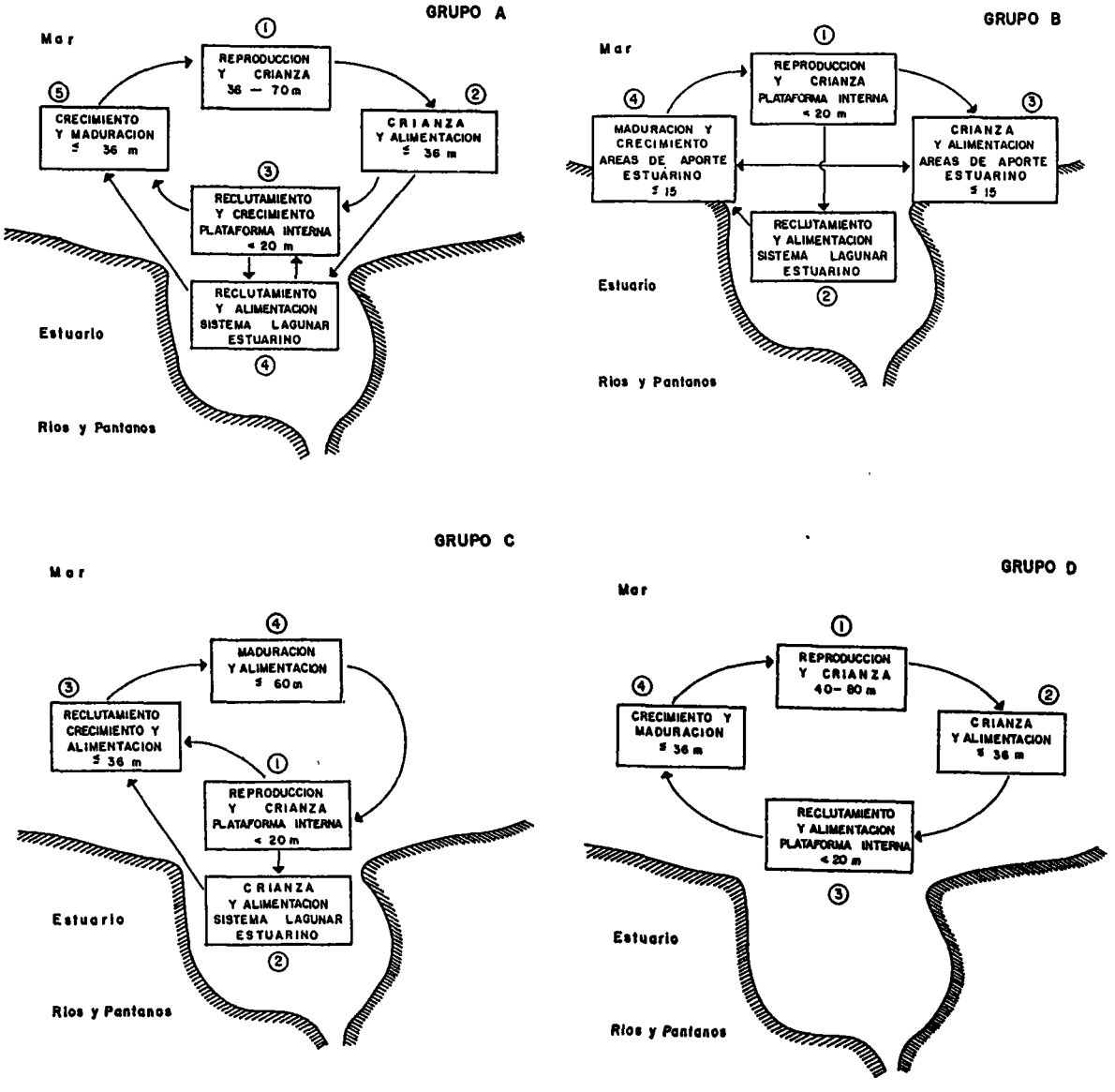


Figura 3. Modelo diagramático general de las estrategias de reclutamiento de especies marinas. Se muestran las principales etapas del ciclo biológico de estas especies. Grupo A. Especies que utilizan en su reclutamiento tanto las áreas internas de la plataforma continental, como sistemas lagunares-estuarinos. Grupo B. Especies que utilizan en su reclutamiento sistemas lagunares-estuarinos. Grupo C. Especies que utilizan en su reclutamiento las áreas de mayor salinidad tanto en el interior de la plataforma continental, como en sistemas lagunares-esturinos. Grupo D. Especies que no utilizan en su reclutamiento sistemas lagunares-estuarinos, pero presentan migraciones hacia las áreas internas de la plataforma.

SPATIAL AND TEMPORAL SCALES OF PROCESSES DETERMINING INTER-ANNUAL VARIATION IN RECRUITMENT OF FISHES OF THE GREAT BARRIER REEF: SOME PRELIMINARY DATA

David McB. Williams
Australian Institute of Marine Science
PMB No. 3, Townsville MC, Queensland 4810, Australia

ABSTRACT: Examples of pattern in recruitment of coral reef fishes over a range of temporal and spatial scales are presented. It is suggested that inter-annual fluctuations in success of recruitment may be the result of recruitment events occurring on only one or a few days of the year and that these events often occur simultaneously over scales of tens of kilometers. Evidence suggests that these exceptional recruitment events are the results of occasional dense patches of larvae moving over the reefs. It is hypothesised that such a model of inter-annual variation in recruitment may have considerable generality for coral reef fishes.

1. INTRODUCTION

The traditional view of population dynamics of coral reef fishes has been that "recruitment is limited by niche availability " (Bakun et al.,1982): that potential juveniles are in excess supply and that adult assemblages are determined by interactions between fishes for limited space (reviewed in Sale, 1980). More recently, evidence of such a mechanism has been questioned and it has been suggested that reef fish populations may be "recruitment limited" i.e that insufficient larvae are available to saturate the available resources on coral reefs (Williams,1980; Doherty,1983a; Victor,1983; Wellington and Victor, 1985).

In contrast to most fishes, coral reef fishes are particularly suited to studies of juvenile ecology because the young of many species can be readily observed and censused in situ within days, if not hours, of settling from the larval stage. (In this paper "recruitment" refers to the arrival of juvenile fishes in the local reef environment). Studies of spatial and temporal patterns of newly recruited fishes, in turn, permit strong inferences of the spatial and temporal scales of processes determining these patterns of recruitment (Doherty, 1983b).

The Great Barrier Reef (GBR) comprises over 2,500 individual reefs stretching from nearshore to the shelf-edge and spread over 2,000 km long-shore. This system offers unique oppurtunities to examine patterns of recruitment of fishes over scales of metres to 100's of kilometres. Studies of recruitment in the GBR have tended to emphasise spatial and temporal variability (e.g. Sale and Dybdahl,1975, 1978 ; Talbot et al., 1978; Williams, 1980; Williams and Sale,1981; Doherty, 1982; Sale and Douglas,1984). In this brief paper I hope to redress this balance somewhat by emphasising some of the spatial pattern of recruitment. In particular, I wish to examine the spatial scale of coherence in inter-annual variation and hence make some preliminary inferences of the spatial and temporal scales of some major processes determining inter-annual variation in recruitment.

2. TEMPORAL SCALES

2.1 Interannual

To the extent that variation in recruitment determines year-class strength, the magnitude of inter-annual variation is of major significance. In a four year study of recruitment of 7 species of pomacentrids to One Tree Lagoon,

recruitment of the least variable species varied 3-fold from poorest year to the best, while the most variable species varied 12-fold (Williams, 1983). Similar variability in year-to-year recruitment (several- fold to one order-of-magnitude) of reef fishes has been recorded at One Tree Reef (Russell et al., 1977, Williams and Sale, 1981) at six other reefs in the Southern GBR (Eckert, 1984; Sale et al., 1984), in the Central GBR (Williams, English and Doherty unpubl. data) and elsewhere (see Munro and Williams, 1986).

2.2 Seasonal

Seasonal peaks in the breeding activity of reef fishes are well documented (reviewed in Johannes, 1978) and seasonal peaks in recruitment or larval abundance have been observed on the GBR (Russell et al., 1977; Williams, 1983; Williams and Sale, 1981; Leis and Goldman, 1983) as in other coral reef locations (see Munro and Williams, 1986). In contrast to some locations where seasonal peaks tend to be bimodal (e.g. Philippines, Hawaii, Jamaica) there appears to be only one major seasonal peak on the GBR (see Munro and Williams, 1986).

2.3 Daily, Monthly

Studies of daily recruitment of pomacentrids at One Tree Reef clearly indicate that recruitment is neither continuous nor random during the summer seasonal peak but occurs in a number of pulses (Williams, 1983). Pulses are often multi-specific and one exceptionally "good" pulse (Fig. 1) is sufficient to make an exceptional year for recruitment . While a year may be exceptionally good (or bad) for a number of ecologically similar and closely related species, it is not necessarily good (or bad) for all members of a guild, 1979 was an exceptionally good year for 4 of the 7 species examined and 1980 was an exceptionally poor year for just 4 (different) species (Williams, 1983).

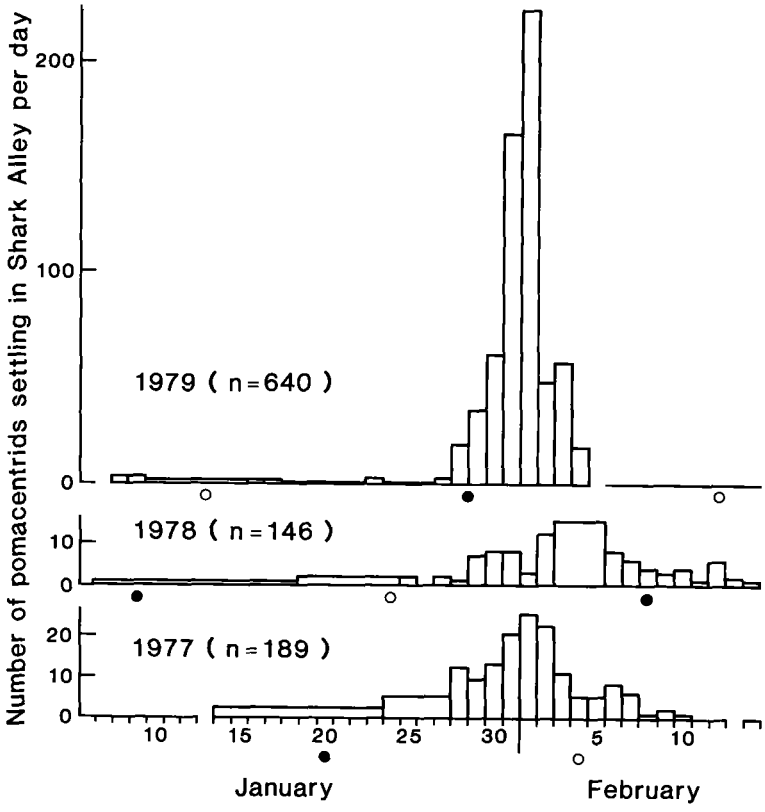


Fig 1.
Numbers of pomacentrids recruiting per day in Jan.- early Feb. in 1977, 1978, 1979. Gaps on horizontal axis: beginning and end of census period. Times of new and full moons indicated by black and open circles. (From Williams, 1983 with permission from Inter-research)

3. SPATIAL SCALES

3.1 Within-Reef

Initial studies of recruitment of coral reef fishes were on the scale of metres to 100's of metres within reefs and emphasised variability at these scales (refs. in introduction). In contrast, intensive studies of a guild of pomacentrids in One Tree Lagoon (Williams, 1979; in prep.) suggest considerable coherence in inter-annual patterns of recruitment over these scales. The exceptional pulse of recruitment of Pomacentrus amboinensis in 1979 occurred simultaneously on patches 10's and 100's of metres apart (Fig 2) and apparently over the 5km length of One Tree Reef (pers. obs.). Similarly the recruitment failure of P.pavo in 1977,'78, '79 and '80 and of P.australis in 1977,'78 and '80 led to a major decline in densities of adults of these species over the same scales (Fig 3, pers.obs.).

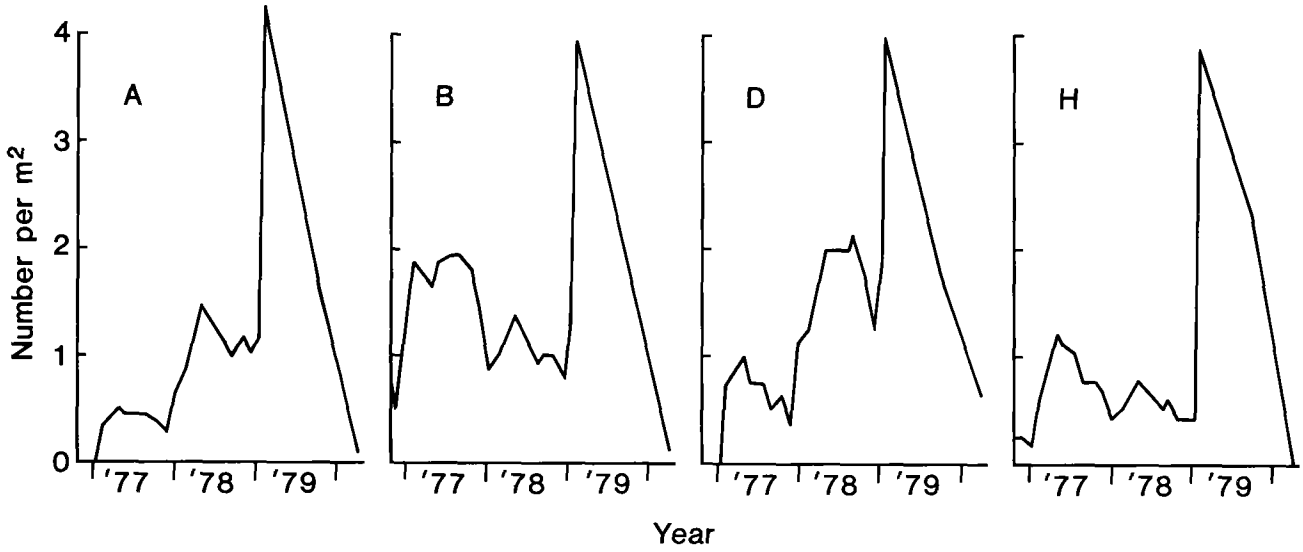


Fig 2. Densities of juvenile Pomacentrus amboinensis on four discrete habitat patches (A,B,D,H) spread over 400m at One Tree Reef (from Williams in prep.)

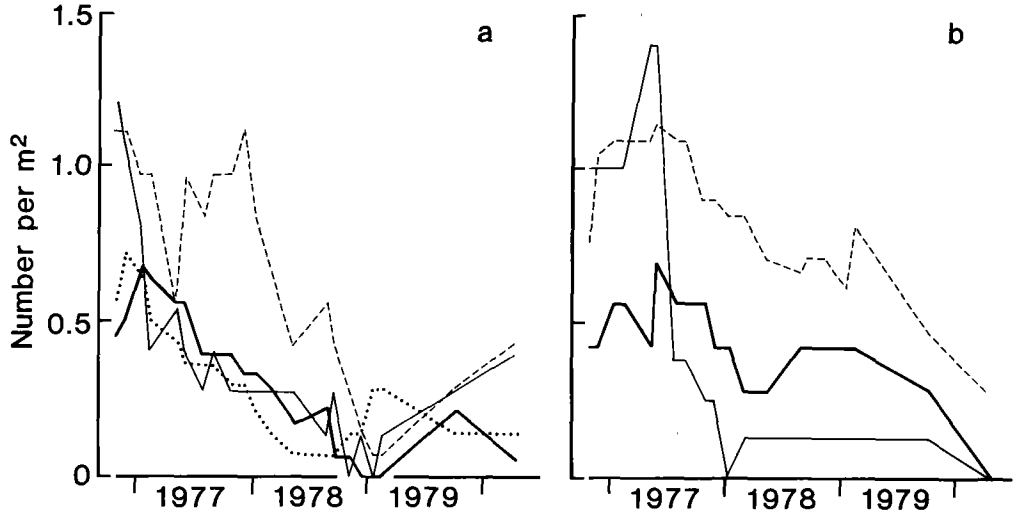


Fig 3. Densities of adult (a) Pomacentrus australis on four discrete habitat patches and (b) P.pavo on thre patches spread over 400m, One Tree Reef (from Williams in prep.)

3.2 Among-reef

Given coherent patterns of inter-annual variation in recruitment within reefs, differences in concurrent recruitment among different reefs (kilometres to 100's of kilometres) are of particular interest. Is a good year on one reef necessarily a good year on an adjacent reef ? Do some reefs have consistently higher recruitment from year-to-year than other reefs ?

Doherty (1983b), Eckert (1984) and Sale et al. (1984) examined variation in annual recruitment of a total of 22 species among 7 reefs in the southern GBR. They found significant differences in recruitment between reefs and between years and chose to emphasise the significant site x time interactions in their analyses i.e. for some of the species a good year on one of the seven reefs was not necessarily a good year on other reefs.

Our own studies of among-reef variation in recruitment in the Central GBR (Williams and S.English in prep.) lead us to a different emphasis. The southern GBR studies examined recruitment to seven reefs lying in the long-shore direction and spread over 70km. We examined recruitment in the cross-shelf direction (one nearshore reef 15km offshore, three mid-shelf reefs 50km offshore and one shelf-edge reef 100km offshore) including three mid-shelf reefs spread 30km in the long-shore direction (Fig 4). The main objective of our study was to determine whether recruitment patterns alone were adequate to determine the marked cross-shelf distribution patterns of adults (Williams, 1982; Williams and Hatcher, 1983) or whether differential post-recruitment mortality rates were necessary. Four results of this study are of particular interest:

(1) The cross-shelf distributions of recruits are closely correlated with the distributions of the adults e.g. a species which as an adult occurs only on nearshore reefs also tends to recruit only to nearshore reefs.

(2) A good (bad) year for recruitment of a particular species on one of the three mid-shelf reefs is often also a good (bad) year for that species on the other two mid-shelf reefs (Fig 4).

(3) A good (bad) year for recruitment of one species is not necessarily good (bad) for others (Fig 4).

(4) While inter-annual fluctuations in recruitment are often synchronous over reefs spread 30km in the long-shore direction, a similar synchrony does not occur 30km cross-shelf to the nearshore reef (Fig 4).

These observations suggest that the spatial scale of a major process determining inter-annual variation in recruitment is 10's of kms in the long-shore direction. The results are not inconsistent with those for the southern GBR. Half of the species examined by Sale et al. (1984 , which includes data of Doherty, 1983b and Eckert, 1984) did not show significant site x time interactions but covaried over reefs spread over 70km. Even in cases where interactions were found, covariance often occurred over adjacent reefs and over tens of kms but not the entire set of reefs (their Table 2). On the other hand, some site x time interactions are also apparent in our own data. The results are also consistent with those of Victor (1984) who reconstructed the daily recruitment patterns of the Caribbean bluehead wrasse, Thalassoma bifasciatum, onto a number of coral reefs using daily otolith increments to age the fishes. He determined that recruitment occurred simultaneously to a series of reefs spread over 46km.

If coherence in inter-annual recruitment is regularly found at a scale of tens of kilometres in the longshore direction in the GBR, what might be the upper limit to such coherence? For half the species studied by Sale et al. (1984), 10's of kilometres clearly was the upper limit but what of the other species and other times and locations? Doherty, Williams and Sale are presently testing this by examining annual patterns of recruitment to 5 longshore groups of reefs (5 reefs per group), spread over 1100 kms.

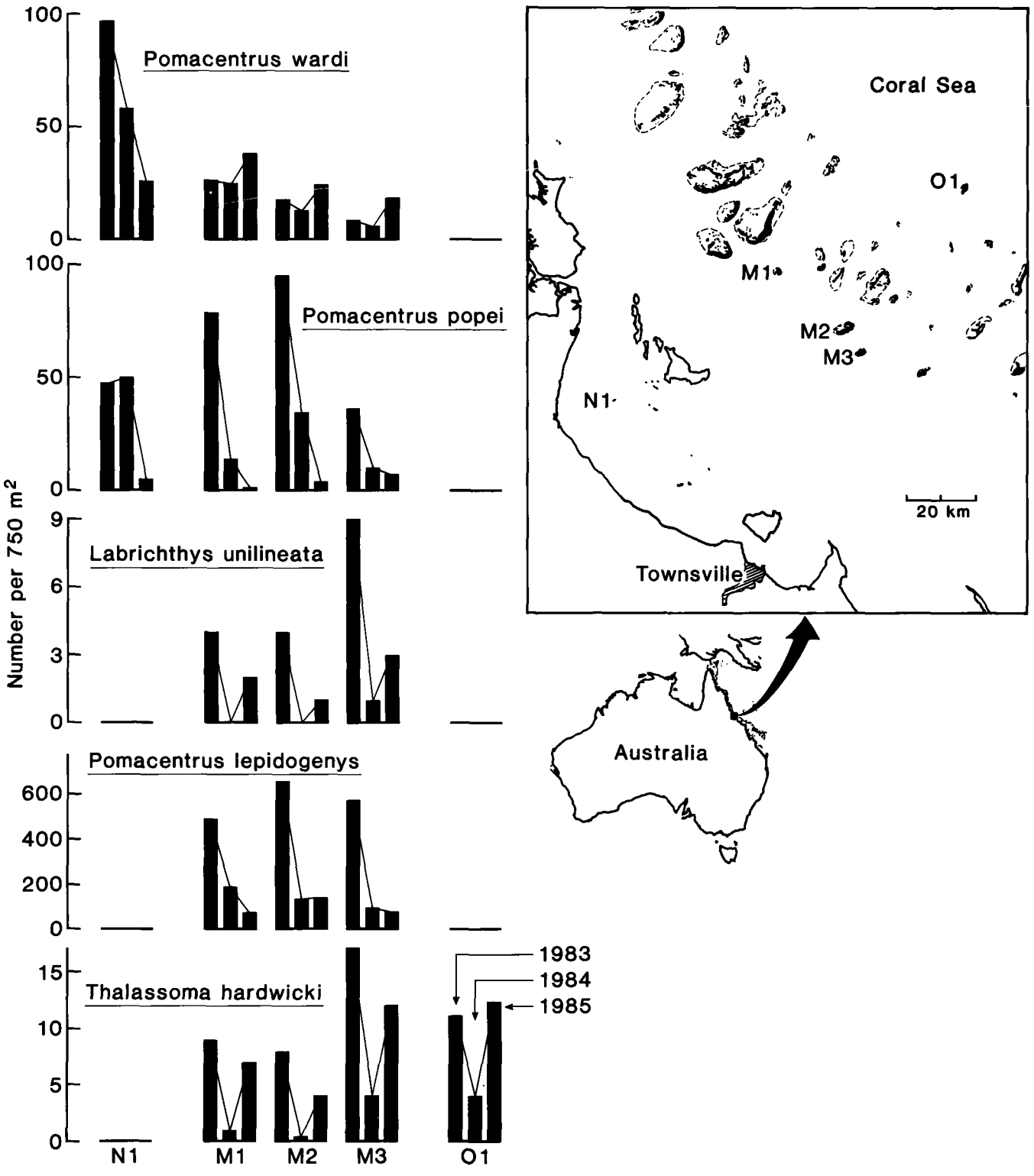


Fig 4. Annual recruitment of 5 species of fish to one nearshore, three mid-shelf and one outer shelf reef in the central Great Barrier Reef as estimated by visual surveys of newly-settled juveniles at end of recruitment season (from Williams and English in prep.)

4. THE PROCESSES ?

4.1 The Larval Patch Hypothesis

Considerable evidence is accumulating to suggest that the observed pulses of recruitment coherent over kilometres and 10's of kilometres are the result of occasional dense patches of larvae passing over the reefs. Preliminary evidence of Victor's indicates that in the San Blas Islands of Panama peaks of bluehead wrasse recruitment closely correspond to peaks of abundance and diversity of fish larvae sampled at a night-light sampling station (Victor, 1984). Doherty and I have made similar observations of multi-specific patches of larvae, kilometres in size, in night-light samples on the mid- shelf reefs of the central GBR (Doherty, 1983b). At least one series of netted samples also demonstrates a patch of reef fish larvae at least kilometres in diameter. Sampling off Myrmidon Reef, the outer reef of the central GBR recruitment study, we have detected a multi-specific patch of larvae (apogonids, gobies and lutjanids) at least 7km in diameter (Williams and English, in prep.).

Patches of phytoplankton and zooplankton at the scale of 1-100km have been observed extensively in a wide range of marine environments and their causes have been the subject of considerable research and much speculation over the last 50 years (Longhurst, 1981; Steele, 1978). Preliminary observations of patches (and presumed patches) of reef fish larvae that need to be taken into account when considering causal mechanisms include: (1) they are often (usually?) multispecific (2) patches of both young and competent larvae have been observed and (3) a patch of competent larvae may include fishes of widely varying ages (37-72 days for Victor's (1984) wrasses). Victor (1984) has pointed out that it is possible that rather than being delivered passively to the reef by circulating water masses, larvae are able to choose actively when to move inshore either by swimming or by manoeuvering themselves into favourable onshore currents. If this is true the cues for such behaviour must operate over the same scale as the observed recruitment and whether movement is active or passive, the recruitment phenomenon still involves the simultaneous presence of larvae on a front of size at least the scale of observed recruitment (Victor, 1984). Correlations with spatial scales of the physical environment suggest that factors likely to effect organisms on a scale of 1-100km include oceanic fronts, coastal upwelling events, island wakes and eddies captured over banks (Haury et al., 1978; Bakun this volume).

A general lack of clear relationships between stock-size and inter-annual fluctuations in recruitment has been the major stimulus for recruitment studies of fishes (e.g. Hjort 1926) but there have been very few detailed studies of inter-annual variation in reproductive sucess of coral reef fishes (Doherty, 1983c). The possible role of such variation in determining recruitment cannot be totally dismissed until further studies are completed.

4.2 Predictable Patterns

While inter-annual variation in recruitment is considerable and may be largely unpredictable, some significant pattern also occurs at the scale of 1-100kms. A particularly striking example is the consistent cross-shelf pattern of recruitment in the central GBR (Williams and English, in prep.). This pattern is correlated, in the majority of cases, with adult distributions and is a clear response to a major environmental gradient from turbid, relatively productive nearshore waters to very clear, low productivity waters of the Coral Sea. Conservative estimates of turbulent mixing cross-shelf (Williams et al., 1984) suggest these patterns are unlikely to be the result of passive drift. Whether they are the result of habitat selection or differential mortality remains to be tested. The lack of coherence in inter-annual variation between mid-shelf and the nearshore reef suggests that the sources of larvae for the two areas differ or the factors determining larval survivorship are not coherent over 30km in the

cross-shelf direction.

Major changes in the recruitment patterns of at least two previously abundant species on mid-shelf reefs have occurred as a result of extensive habitat modification (coral death) by the crown-of-thorns starfish, Acanthaster planci. Chromis atripectoralis and Pomacentrus popei recruited to these reefs in high densities prior to infestations of A.planci in 1983 but decreased dramatically (apparently as a result of habitat selection) after extensive coral mortality. Over three years the scale of this phenomenon has corresponded to that of the infestations. The species continue to recruit in relatively high numbers on adjacent mid-shelf reefs unaffected by A.planci. Presumably, if coral mortality is extensive among reefs and live cover does not recover relatively quickly, recruitment of these species to downstream reefs may also be effected.

Consistent differences in recruitment do appear to occur between apparently similar reefs at similar geographic locations even in the absence of major disturbances such as A.planci (Eckert, 1984; Williams and English, in prep.). Such differences are most likely to be the result of habitat selection by larvae, local topographic effects on current patterns or perhaps to differential mortality in very early stages of recruitment (Eckert, 1984).

5. CONCLUSIONS

Pattern and variation in recruitment of coral reef fishes occurs over a wide range of scales from metres to 10's of kilometres. Different processes will determine recruitment at different spatial and temporal scales. The data presented in this paper, together with those of Victor (1984) suggest that major differences in inter-annual recruitment can be the result of recruitment events occurring over a very few days of the year and these events often occur simultaneously over scales of tens of kilometres.

That these preliminary observations on the GBR are consistent with the observations of Victor (1983, 1984) in the Caribbean, suggests they may have some geographic generality. They may also have some taxonomic generality despite being based largely on studies of pomacentrids and labrids. These two families together include hundreds of reef species and tend to be studied because they are among the most common recruits readily observed on coral reefs. I can think of no a priori reason why processes affecting recruitment should differ for more cryptic species. Different processes may affect species with widely differing larval life histories, in particular those that have widely different lengths of larval life. Data presented here, however, cover pomacentrids which have relatively short larval lives (approx. 3 weeks, Brothers et al., 1983) and labrids whose larval duration encompasses the entire range reported for reef fishes (Victor, 1986). Thalassoma bifasciatum, the species studied in detail by Victor has a particularly long larval life (mean of 10 weeks, Victor, 1986).

Further research is clearly required to demonstrate the link between pulses of recruitment and patches of larvae and to determine the structure, distribution and causes of larval patches. Study of the ecology of patches of pelagic organisms is extremely difficult when traditional net tows are the only tool available. Several alternative sampling strategies are, however, available in the reef environment. Approaches likely to be particularly effective at this stage of our knowledge, particularly if used in combination, include: the use of daily otolith increments and recruitment marks (where present) to determine the chronology of recruitment over large scales (Victor, 1984); arrays of larval light-traps to determine the fine scale (100m-10km) structure of patches of larvae (P.J.Doherty pers. comm.) together with daily censuses of recruits to determine the relationship between patches and pulses; annual surveys of recruitment (juvenile censuses) over nested scales of 100m-1000km to determine the scales of coherent inter- annual variation (e.g. work of Doherty, Williams

and Sale, in progress) and the use of satellite imagery to determine the potential role of oceanic fronts, upwelling events and topographically induced wakes and eddies in determining patch structure (e.g. Cowen, 1985; Wolanski et al, 1984).

6. REFERENCES

Bakun, A., J. Beyer, D. Pauly, J.G. Pope & G.D. Sharp (1982) Ocean Sciences in Relation to Living Resources. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39: 1057-1070

Brothers, E.B., D. McB. Williams & P.F. Sale (1983) Length of larval life in twelve families of fishes at "One Tree Lagoon", Great Barrier Reef, Australia. Mar. Biol., 76: 319-324

Cowen, R.K. (1985) Large scale pattern of recruitment by the labrid, Semicossyphus pulcher: causes and implications. J. Mar. Res., 43: 719-742

Doherty, P.J. (1982) Coral reef fishes: recruitment-limited assemblages? Proc. Fourth Int. Coral Reef Symp., 2: 465-470

Doherty, P.J. (1983a) Tropical territorial damselfishes: is density limited by aggression or recruitment? Ecology, 64: 249-261

Doherty, P.J. (1983b) Recruitment surveys of coral reef fishes as tools for science and management. In: Proceedings Inaugral Great Barrier Reef Conference editors J.T. Baker, R.M. Carter, P.W. Sammarco & K.P. Stark, JUC Press, Townsville, Australia: 191-196

Doherty, P.J. (1983c) Diel, lunar and seasonal rhythms in the reproduction of two tropical damselfishes: Pomacentrus flavicauda and P. wardi Mar. Biol., 75: 215-224.

Eckert, G.J. (1984) Annual and spatial variation in recruitment of labroid fishes among seven reefs in the Capricorn/Bunker Group, Great Barrier Reef Mar. Biol., 78: 123-127

Haury, L.R., J.A. McGowan & P.H. Wiebe (1978) Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In: Spatial patterns in plankton communities editors J.H. Steele, Plenum Press, London: 277-238

Hjort, J. (1926) Fluctuations in the year classes of important food fishes. J. Cons. int. Explor. Mer, 1: 5-38

Johannes, R.E. (1978) Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. Env. Biol. Fish., 3: 65-84

Leis, J.M. & B. Goldman (1983) Studies on the biology of larval fishes in the Lizard Island area, Northern Great Barrier Reef. In: Proceedings Inaugral Great Barrier Reef Conference editors J.T. Baker, R.M. Carter, P.W. Sammarco & K.P. Stark, JCU Press, Townsville, Australia: 221-225

Longhurst, A.R. (1981) Significance of spatial variability. In: Analysis of Marine Ecosystems editor A.R. Longhurst, Academic Press, London: 415-441

Munro, J.L. & D. McB. Williams (1985) Assessment and Management of coral reef fisheries: Biological, environmental and socio-economic aspects. In: Proceedings Fifth International Coral Reef Congres, Tahiti 4: 544-578

Russell, B.C., G.R.V. Anderson & F.H. Talbot (1977) Seasonality and recruitment of coral reef fishes. Aust. J. Mar. Freshwat. Res., 28: 521-528

Sale, P.F. (1980) The ecology of fishes on coral reefs. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 18: 367-421

Sale, P.F. & W.A. Douglas (1984) Temporal variability in the community structure of fish on coral reefs, and the relation of community structure to reef structure. Ecology, 65: 409-422

Sale, P.F. & R. Dybdahl (1975) Determinants of community structure for coral reef fishes in an experimental habitat. Ecology, 56: 1343-1355

Sale, P.F. & R. Dybdahl (1978) Determinants of community structure of coral reef fishes in isolated coral heads at lagoonal and reef slope sites. Oecologia, 34: 57-74

Sale, P.F., P.J. Doherty, G.J. Eckert, W.A. Douglas & D.J. Ferrell (1984) Large scale spatial and temporal variation in recruitment to fish populations on coral reefs. Oecology, 64: 191-198

Steele, J.H. (1978) Spatial pattern in plankton communities. Plenum Press, London

Talbot, F.H., B.C. Russell & G.R.V. Anderson (1978) Coral reef fish communities: unstable, high-diversity systems? Ecol. Monogr., 48: 425-440

Victor, B.C. (1983) Recruitment and population dynamics of a coral reef fish Science, 219: 419-420

Victor, B.C. (1984) Coral reef fish larvae: Patch size estimation and mixing in the plankton Limnol. Oceanogr., 29: 1116-1119

Victor, B.C. (1986) Duration of the planktonic larval stage of one hundred species of Pacific and Atlantic wrasses (family Labridae). Mar. Biol., 10: 319-326

Wellington, G.M. & B.C. Victor (1985) El Nino mass coral mortality: a test of resource limitation in a coral reef damselfish population. Oecologia, 68: 15-19

Williams, D. McB. (1979) Factors influencing the distribution and abundance of pomacentrids on small patch reefs in One Tree Lagoon (Great Barrier Reef). PhD Thesis, University of Sydney, Australia

Williams, D. McB. (1980) The dynamics of the pomacentrid community on small patch reefs in One Tree Lagoon (Great Barrier Reef). Bull. Mar. Sci., 30: 159-170

Williams, D. McB. (1982) Patterns in the distribution of fish communities across the central Great Barrier Reef. Coral Reefs, 1: 35-43

Williams, D. McB. (1983) Daily, monthly and yearly variation in recruitment of a guild of coral reef fishes. Mar. Ecol. Prog. Ser., 10: 231-237

Williams, D. McB. & A.I. Hatcher (1983) Structure of fish communities on outer slopes of inshore, mid-shelf and outer shelf reefs of the Great Barrier Reef. Mar. Ecol. Prog. Ser., 10: 239-250

Williams, D. McB. & P.F. Sale (1981) Spatial and temporal patterns of recruitment of juvenile coral reef fishes to coral habitats within "One Tree Lagoon", Creat Barrier Reef. Mar. Biol., 65: 245-253

Williams, D. McB., E. Wolanski & J.C. Andrews (1984) Transport mechanisms and the potential movement of planktonic larvae in the central region of the Great Barrier Reef. Coral Reefs, 3: 229-236

Wolanski, E., G.L. Picjard & D.L.B. Jupp (1984) River plumes, coral reefs and mixing in the Gulf of Papua and the northern Great Barrier Reef. Est. Coast. Shelf Sci., 18: 291-314

FACTORS AFFECTING RECRUITMENT IN PENAEID PRAWNS IN TROPICAL AUSTRALIA

Peter C. Rothlisberg
Derek J. Staples
Burke J. Hill
CSIRO Division of Fisheries Research, P.O. Box 120 Cleveland, Qld., Australia

ABSTRACT: The different facets of, and key results from the CSIRO multi-disciplinary penaeid prawn research in tropical Australia are described. These include the effects of biotic and abiotic factors on activity, growth and habitat selection, along with ecological studies of larval,juvenile and adult penaeids. The impact of these biological studies on management are also considered.

1. INTRODUCTION

Over 50 species of penaeid prawns [=shrimp] have been recorded in Australia, with 10 of these of commercial importance (Grey et al.,1983). The major fisheries are in tropical northern Australia centred in the shallow Gulf of Carpentaria. The CSIRO Division of Fisheries Research, has been involved in penaeid research in tropical Australia since 1963 and over the past 23 years has undertaken large-scale, long-term research programmes to explain factors which affect fluctuations in production and yield (Dall,1985). These studies have been predominantly on three species, Penaeus merguiensis, P. esculentus and P. semisulcatus, the most important commercial species in tropical Australia. The research has been team oriented covering ecological studies on all stages of the life cycle, population dynamics, behaviour and physiology along with aspects of the abiotic and biotic environment (Figure 1). This short paper gives a precis of some of those findings, as they pertain directly to an understanding of recruitment processes at various phases of the life cycle.

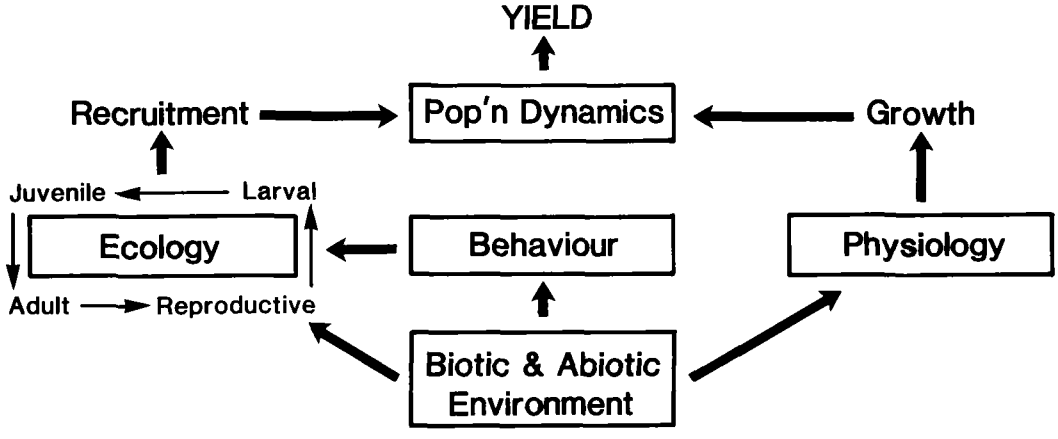


Figure 1. Flow diagram of research programmes (boxes) and objectives of the CSIRO penaeid prawn research.

2. ENVIRONMENT

2.1. Abiotic

A knowledge of the abiotic environment has been sought to help understand factors which affect growth, survival and habitat preference, and also the dynamics of tides, currents and runoff which affect access to and movement from habitats occupied by each life history stage. The Gulf of Carpentaria has marked seasonality in temperature, salinity, rainfall and wind regimes. The dominant features are seasonal wind events, with rainfall restricted to the northwestern monsoon in the austral summer, December to February, and a very dry period during the southeast trades (Staples,1983; Munro,1984). Most variation in hydro-meteorological conditions is in coastal waters (seasonal temperature range 20 to 31°, salinity 20-34‰), largely influenced by runoff, with smaller seasonal ranges seen in the central Gulf (Forbes,1984). This variation offshore, though largely locally generated, can be modified by intrusions of water from the Coral and Arafura Seas.

The effect of temperature, salinity and substrate on prawn ecology have been studied by CSIRO. Laboratory observations of the behaviour of P. esculentus have shown that below 27°C they respond to lowered temperature by reducing the time spent emerged at night. This also reduces their catchability (Hill,1985). As temperatures in the Gulf drop to 22°C during the winter months measurements of CPUE taken at this time have to allow for the temperature effect.

Physiological studies by Dall (1981) revealed that juvenile stages of four species of penaeid were euryhaline with respect to tolerance and osmoregulatory ability in low salinity. Adult stages of P. merguiensis and P. esculentus were less euryhaline. This euryhalinity of the juveniles ties in well with their estuarine or inshore habitat as compared to the offshore habitat of adults. The possibility that salinity changes in nursery areas act as a cue for emigration of juveniles is presently under investigation.

Adult penaeids are selective with respect to the type of substrate on which they live. By surveying substrates on fishing grounds and using data on substrate preferences, we can now partition fishermen's logbook data on the tiger prawn and endeavour prawn groups into species thereby enhancing considerably the value of commercial catch records (Somers,in press).

2.2. Biotic

Biotic factors affecting prawns appear to be availability of food, competition, predation and parasitisation. Although early work suggested that Australian penaeids fed mainly on meiofauna (Moriarty and Barclay,1981), more recent studies by Wassenberg and Hill (in press) have shown that they are predators of small benthic molluscs and crustaceans. Since these organisms appear to be eaten by most prawn species there may be competition for these resources.

Blaber (1980) found that 11% of estuarine fish and 15% of inshore fish in a bay in northern Queensland were feeding almost exclusively on penaeids. Penaeids were the main food items of juvenile sciaenids, carangids and all sizes of pomadasids. Year to year variation in the numbers of predators could account for a significant part of the variation in numbers of penaeids since predation acts at all levels of the life cycle. CSIRO is currently conducting a major program on predation on penaeids to test this hypothesis.

The most prominent parasites of penaeids in northern Australia are bopyrid isopods. Owens and Glazebrook (1985) found that P. semisulcatus was the most frequently parasitised species. Apart from considerable economic expense to the fishery since they have to be removed from the prawns by hand labour before the prawns can be sold, the parasite causes castration which may greatly affect population fecundity in areas of high infestation.

3. ECOLOGY

3.1. Larval and reproductive

The study of larval ecology of individual species of penaeids has been made possible by the development of numerical taxonomic techniques to identify early larval stages and thereby demonstrate times and places of reproductive activity on broad spatial and temporal scales (Rothlisberg, Jackson and Pendrey, 1983, 1985). These findings along with detailed studies of adult population fecundity (Crocos and Kerr, 1983) have shown that reproduction by some species such as P. merguiensis is seasonal, while other species like P. esculentus seem to reproduce at low levels year round. In the case of the banana prawn, P. merguiensis, we have shown that peaks of reproductive output do not necessarily coincide with peaks of postlarval recruitment. Differential larval advection, caused by the interaction of larval vertical migratory behaviour and tidally dominated currents, move larvae towards their nursery grounds only part of the year. In the southeastern Gulf, larvae are moved away from the nursery grounds during the period of peak reproductive output (Rothlisberg, Church and Forbes, 1983).

3.2. Juvenile and adult

Our studies on the recruitment dynamics of postlarvae entering into inshore nursery areas and of juvenile prawns moving back offshore into the adult population have demonstrated the extreme variability of these processes. Despite this variability, given sufficient time-series data, broad patterns are discernible and generalisations are possible.

In the case of the banana prawn, P. merguiensis, spatial variability between major regions of the Gulf of Carpentaria is greater than the variability within regions and four main regions can be distinguished, each with its own characteristic seasonal pattern of inshore postlarval immigration and offshore juvenile emigration (Staples, 1979). Within estuaries, the postlarvae of most species have very restricted habitat requirements with P. merguiensis postlarvae recruiting only to the silt/clay substrate immediately adjacent to mangroves and P. esculentus and P. semisulcatus settling only in seagrass beds (Staples et al., 1985). Identification of these nursery grounds has led to extensive areas being closed permanently to trawling. The Gulf-wide distribution of these habitat types in turn influences the large scale offshore distribution of the adults of each species. Adult P. merguiensis are found adjacent to mangrove-lined estuaries which extend around the entire Gulf whereas seagrasses and adult P. esculentus and P. semisulcatus are restricted mainly to the western Gulf. Within these broad offshore zones, local environmental conditions such as substrate determine whether a particular species recruits into a given area (Somers in press).

Temporal variabilty in recruitment of P. merguiensis in the southeastern Gulf ranges from short-term tidal periodicity in both postlarval immigration and juvenile

emigration to longer-term inter-annual variability. Inter-annual variability in postlarval recruitment is associated with changes in the amount of rainfall during the previous year's monsoon (and associated changes in nutrients) and/or the size of the spawning stock (Staples and Vance,1985). In the case of juvenile emigration the timing and amount of rainfall are the driving forces in the system with more rainfall resulting in increased emigration and subsequent commercial catch (Staples and Vance,1986).

Studies of migration and growth of penaeids in Australia have used streamer tags extensively (Somers and Kirkwood,1984; Kirkwood and Somers,1984). Insufficient knowledge of the extent of mortality of tagged prawns in the wild has prevented tag return data being used for estimates of natural mortality. Experimental work by Hill and Wassenberg (1985) showed that streamer tags did not affect growth or moulting of the tiger prawn P. esculentus but did cause mortality of about 2% per week in juveniles of less than 20 mm carapace length. Newly trawled and tagged prawns have a greatly reduced catchability and thus tagging is regarded as not being suitable for mark-release-recapture studies for population estimation.

4. POPULATION DYNAMICS AND MANAGEMENT

Short-term management goals of Australia's prawn fisheries centre around optimising the economic yield of prawns caught while longer-term goals are more concerned with biological conservation. Recruitment studies have helped achieve both sets of goals. A synthesis of much of the known ecological data of P. merguiensis in the Gulf has enabled an accurate description of the dynamics of all life-history stages to be made (Rothlisberg, Staples and Crocos, 1985). We now know that the commercial catch of P. merguiensis is composed mainly of newly recruited prawns and prediction of catches in some areas of the Gulf are possible based on a knowledge of the environmental factors affecting earlier life-history stages (for example, rainfall in the southeastern Gulf, Vance et al., 1985; Staples,1985). Estimates of the parameters of growth and mortality (Lucas et al.,1979) have also enabled estimates of the date for opening (and closing) fishing areas in order to optimise yield and value per recruit (Somers,1985). This has been achieved through seasonal closures of up to 4.5 months a year coupled with intensive sampling of size frequencies using commercial and research vessels before the fishing season opens. A computer model which can be used to analyse length frequency data to express value per recruit, as a function of opening date, rather than size at first capture has been developed (Somers,1985).

Long-term management of Australia's major prawn fisheries has been achieved through license limitation. Despite these restrictions however, fishing effort is continuing to increase. Reduced spawning stocks and subsequent recruitment has been described in one stock of P. esculentus (Penn and Caputi,1985). Unless the effects of environmental factors on recruitment can be separated from the effects of fishing operations on stocks themselves, interpretation of long-term trends in the fisheries, as seen in landing statistics and logbook data, cannot be interpreted correctly. Our future recruitment studies aim to address this problem for the major commercial species in different regions of the Gulf.

5. REFERENCES

Crocos, P.J. & J.D. Kerr (1983) Maturation and spawing of the banana prawn Penaeus merguiensis de Man (Crustacea: Penaeidae) in the Gulf of Carpentaria, Australia. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 69: 37-59.

Blaber, S.J.M. (1980) Fish of the Trinity Inlet system of north Queensland with notes on the ecology of fish faunas of tropical Indo-Pacific estuaries. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 31: 137-146.

Dall, W. (1981) Osmoregulatory ability and juvenile habitat preference in some penaeid prawns. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 54: 55-64.

Dall, W. (1985) A review of penaeid prawn biological research in Australia. P. 11-21. In: P.C. Rothlisberg, B.J. Hill and D.J. Staples editors, Second Aust. Nat. Prawn Sem., NPS2. Cleveland, Australia. 368 p.

Forbes, A.M.G. (1984) The contribution of local processes to seasonal hydrology of the Gulf of Carpentaria. Oceanogr. Trop., 19: 193-201.

Grey, D.L., W. Dall & Baker (1983) A Guide to the Australian Penaeid Prawns. Northern Territory Government Printing Office, Drawin 140 p.

Hill, B.J. (1985) Effect of temperature on duration of emergence, speed of movement, and catchability of the prawn Penaeus esculentus. p. 77-83. In: P.C. Rothlisberg, B.J. Hill and D.J. Staples editors, Second Aust. Nat. Prawn Sem., NPS2, Cleveland, Australia, 368 p.

Hill, B.J. & T.J. Wassenberg (1985) A laboratory study of the effect of streamer tags on mortality, growth, moulting and duration of nocturnal emergence of the tiger prawn, Penaeus esculentus (Haswell). Fisheries Research, 3: 223-235.

Kirkwood, G.P. & I.F. Somers (1984) Growth of two species of tiger prawn, Penaeus esculentus and P. semisulcatus, in the western Gulf of Carpentaria. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 35: 703-712.

Lucas, C., G. Kirkwood & I. Somers (1979) An assessment of the status of the banana prawn Penaeus merguiensis in the Gulf of Carpentaria. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 30: 639-652

Moriarty, D.J.W. & M.C. Barclay (1981) Carbon and nitrogen content of food and the assimilation efficiences of penaeid prwns in the Gulf of Carpentaria. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 32: 245-251.

Munro, I.S.R. (1984) Atlas of operational, environmental and biological data from the Gulf of Carpentaria prawn survery, 1963-65. Part. 3. Physical and chemical environment. CSIRO Marine Lab. Rep., 153, 81 p.

Owens, L. & J.S. Glazebrook (1985) The biology of bopyrid isopods parasitic on commercial penaeid prawns in northern Australia. p. 105-113. In: P.C. Rothlisberg, B.J. Hill and D.J. Staples editors, Second Aust. Nat. Pawn Sem., NPS2, Cleveland, Australia, 368 p.

Penn, J.W. & N. Caputi (1985) Stock recruitment relationships for the tiger prawn, Penaeus esculentus, fishery in Exmouth Gulf, Western Australia, and their implications for management. p. 165-175 . In: P.C. Rothlisberg, B.J. Hill and D.J. Staples editors, Second Aust. Nat. Prawn Sem., NPS2, Cleveland, Australia. 368 p.

Rothlisberg, P.C., C.J. Kackson & R.C. Pendrey (1983) Specific identification and assessment of distribution and abundance of early penaeid shrimp larvae in the Gulf of Carpentaria, Australia.Biol. Bull., 164: 279-298.

Rothlisberg, P.C., C.J. Jackson & R.C. Pendrey (1985) Distribution and abundance of early penaeid larvae in the Gulf of Carpentaria, Australia. p. 23-30 . In: P.C. Rothlisberg, B.J. Hill and D.J., Staples editors, Second Aust. Nat. Prawn Sem., NPS2 , Cleveland, Australia 368 p.

Rothlisberg, P.C., J.A. Church & A.M.G. Forbes (1983) Modelling the advection of vertically migrating shrimp larvae. J. Mar. Res., 41: 511-538.

Rothlisberg, P.C., D.J. Staples & P.J. Crocos (1985) A review of the life history of the banana prawn, Penaeus merguiensis, in the Gulf of Carpentaria. p. 125-135 . In: P.C. Rothlisberg, B.J. Hill and D.J. Staples editors, Second Aust. Nat. Prawn Sem., NPS2, Cleveland, Australia. 368 p.

Somers, I.F. (1985) Maximising value per recruit in the fishery for banana prawns, Penaeus merguiensis, in the Gulf of Carpentaria. p. 185-191. In: P.C. Rothlisberg, B.J. Hill and D.J. Staples editors, Second Aust. Nat. Prawn Sem., NPS2, Cleveland, Australia. 368 p.

Somers, I.F. (in press) The distribution of the tiger prawns Penaeus esculentus and P. semisulcatus relative to sediment particle size in the western Gulf of Carpentaria. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 38

Somers, I.F. & G.P. Kirkwood (1984) Movements of tagged tiger prawns, Penaeus spp., in the western Gulf of Carpentaria. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 35: 713-723.

Staples, D.J. (1979) Seasonal migration patterns of postlaval and juvenile banana prawns, Penaeus merguiensis de Man, in the major rivers of the Gulf of Carpentaria, Australia. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 30: 143-157.

Staples, D.J. (1983) Environmental monitoring: Climate of Karumba and hydrology of the Norman River estuary, South-east Gulf of Carpentaria. CSIRO Marine Labs. Rep., 156, 30 p.

Staples, D.J. (1985) Modelling the recruitment processes of the banana prawn, Penaeus merguiensis in the southeastern Gulf of Carpentaria, Austraia. p. 175-184 . In: P.C. Rothlisberg, B.J. Hill and D.J. Staples editors, Second Aust. Nat. Prawn Sem., NPS2, Cleveland, Australia. 368 p.

Staples, D.J. & D.J. Vance (1985) Short-term and long-term influences on the immigration of postlaval banana prawns Penaeus merguiensis, into a mangrove estuary of the Gulf of Carpentaria, Australia. Mar. Ecol. Prog. Ser., 23: 15-29

Staples, D.J. & D.J. Vance (1986) Emigration of juvenile banana prawns Penaeus merguiensis from a mangrove estuary and recruitment to offshore areas in the wet-dry tropics of the Gulf of Carpentaria, Australia. Mar. Ecol. Prog. Ser., 27: 239-252

Staples, D.J., D.J. Vance & D.S. Heales (1985) Habitat requirements of juvenile penaeid prawns and their relationship to offshore fisheries. p. 47-54. In: P.C. Rothlisberg, B.J. Hill and D.J. Staples editors, Second Aust. Nat. Prawn Sem., NPS2, Cleveland, Australia. 368 p.

Vance, D.J., D.J. Staples & J. Kerr (1985) Factors affecting year-to-year variation in the catch of banana prawns (Penaeus merguiensis) in the Gulf of Carpentaria, Australia. J. du Cons. int. Explor. Mer, 42: 83-97

Wassenberg, T.J. & B.J. Hill (in press) Natural diet of the tiger prawns Penaeus esculentus Haswell and P. semisulcatus de Haan. Aust. J. Mar. Freshw. Res., 38

PROCESOS DE RECLUTAMIENTO EN CAMARONES PENEIDOS DEL PACIFICO MEXICANO

Emilio Macias-Regalado
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM
Estacion" Mazatlán", Apdo. Postal 811,
Mazatlán 82000, Sinaloa

ABSTRACT : Among 88 pairs taken during a year-long tidal cycle study, number of postlarvae (n.p.) and temperature were positively correlated while association was found between n.p. and salinity. In contrast to salinity, temperatures followed a cyclical behaviour during ebb flow cycles. results suggest *Penaeus* postlarvae recruitment into coastal lagoons being associated with a positive thermic gradient having the highest temperatures in the lagoon. Together with the tidal currents, this mechanism is suggested as having first order importance in the recruitment of postlarvae into coastal lagoons.

1. INTRODUCCION

En las costas del Oceano Pacífico frente a México, se explotan de manera exhaustiva cuatro especies de la familia Penaeidae: Penaeus (Litopenaeus) vannamei, P. (L.) stylirostris, P. (Farfantepenaeus) californiensis y P. (F.) brevirostris Camarón blanco, azúl, café y rojo respectivamente. El aspecto general de la distribución ecológica de los peneidos es ampliamente conocido. Los "camarones blancos" son especies litorales asociados a elevados escurrimientos, salinidades bajas y variables y fondos fangosos. Los "camarones cafés" tienen requerimientos de aguas marinas hidrodinámicamente más estables y fondos arenosos o limo-arcillosos. También se ha sugerido que los requerimientos diferentes de larvas, postlarvas y sub-adultos conducen a disminuir el traslape en tiempo y espacio para las diferentes especies, reduciendo la competencia interespecífica dentro del grupo de los peneidos.

En México, en las lagunas litorales al sur de los 22 00' de latitud norte en el Pacífico, la explotación comercial se basa en P. vannamei, en tanto que al norte de esa latitud es P, stylirostris y en la plataforma continental el predominio es de P. californiensis y en menor proporción P. brevirotris.

Contribución 501 del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

Diversos autores han tratado de explicar los movimientos de entrada de postlarvas a las lagunas costeras donde son explotadas comercialmente al llegar al estado juvenil.

Sin tratar de agotar la literatura publicada eal respecto, se pueden citar a Gunter (1950), Linder y Cook (1970), Aldrich (1968), Keiser y Aldrich (1976), Young y Carpenter (1977) entre otros.

En general se puede decir que los argumentos que se sustentan para explicar el acceso de postlarvas a las lagunas costeras son fundamentalmente las corrientes de marea y la salinidad. Gunter (1950) es quizá el primero que alude la temperatura como un factor ambiental al que se le ha prestado poca atención en el comportamiento de organismos invertebrados en estuarios, especialmente a los camarones peneidos por la importancia económica que revisten; desafortunadamente el mismo no aborda el problema.

Macías-Regalado (en prensa) analizó la asociación entre dos variables con la población de postlarvas, que se consideran los factores que mas influyen en el comportamiento del camarón, la salinidad y la temperatura. Analizó 88 pares de datos a lo largo de un año de observaciones durante el flujo de marea y el reflujo subsecuente en un punto de intercomunicación laguna-mar (Tablas 1, 2 y 3).

Primeramente encontró que la temperatura durante el flujo de marea y el reflujo subsecuente tiene un comportamiento cíclico a lo largo del año, en tanto que la salinidad bajo las mismas condiciones es altamente variable.

El grado de asociación entre postlarvas-temperatura aplicando la prueba de Spearman fue de entre 0.01 y 0.001, en tanto que para postlarvas-salinidad fue de entre 0.2 y 0.1.

Esto sugiere que el factor más importante que permite acceder a la laguna a las postlarvas es la temperatura.

Debe mencionarse que el Sistema Lagunar donde se hicieron las observaciones es del tipo III A segun Lankford (1976) en donde el río que alimenta la laguna ha derivado hacia un extremo.

El área ha sido descrita por Ayala-Castañares et al. (1970) y se considera una laguna senil en proceso de extinción. La derivación del río configura la intercomunicación laguna-mar a través de un largo y sinuoso canal de aproximadamente 8 Km de longitud, camino que tienen que recorrer las postlarvas para lograr invadir su área de crecimiento que es la Laguna Caimanero.

Según los resultados obtenidos el autor considera que es posible esquematizar el proceso de reclutamiento de postlarvas a las lagunas costeras de la siguiente manera.

Dado un punto X del canal de intercomunicación laguna-mar en el momento inicial del flujo de marea Δt positivo que se presenta , orienta la actividad natatoria de las postlarvas auxiliadas por la corriente de marea, al cesar la corriente en dirección hacia la laguna, las postlarvas son obligadas a cambiar la dirección de su movimiento y al detectar el gradiente negativo de la temperatura se orientan hacia el fondo donde evitan ser transportadas nuevamente hacia el mar para reiniciar su ciclo de entrada, al reiniciarse el siguiente flujo de marea (Fig. 1).

Aldrich *et al* (1968) mencionan que las postlarvas de *Penaeus aztecus* y *P. setiferus* son capaces de nadar en aguas estáticas 4.8 Km dia^{-1}. Las observaciones de Macías-Regalado y Calderón-Perez (1980) muestran que en muestreos simultáneos a lo largo del canal de intercomunicación laguna-mar se encuentran concentraciones de postlarvas más altas, aproximadamente a casi la mitad del camino por recorer para alcanzar la laguna lo que indica que en dos periodos de marea las postlarvas pueden lograr exitósamente la laguna en donde crecen y son explotadas comercialmente.

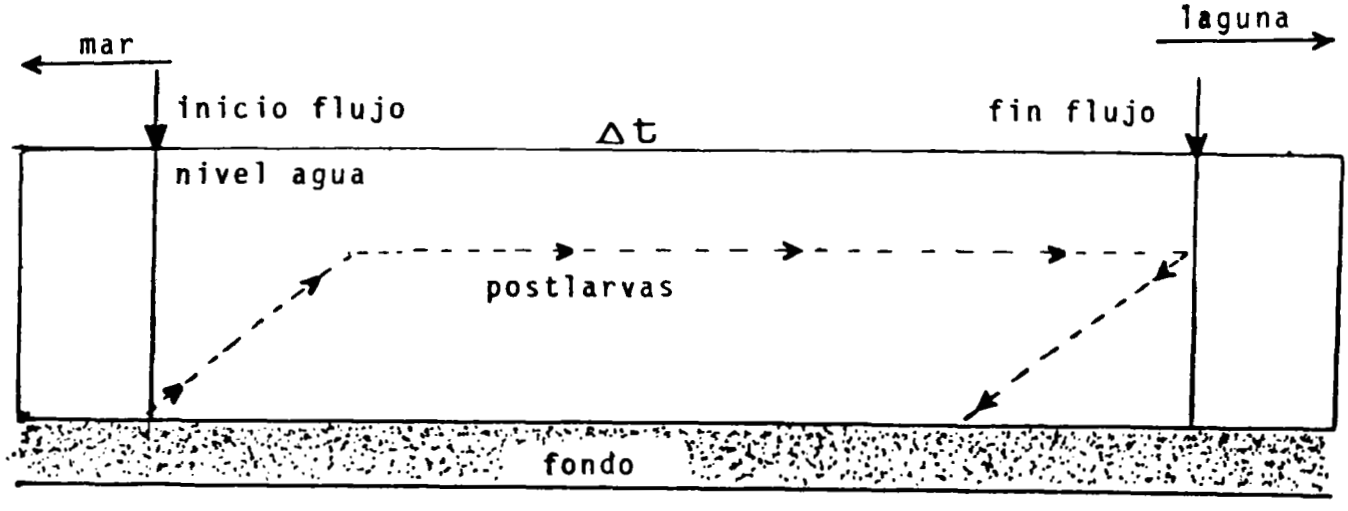


Fig. 1. Esquema hipotético de acceso de postlarvas de *Penaeus* a una laguna costera (sin relación escalar) según Macías-Regalado.

TABLA 1. PARAMETROS REGISTRADOS DURANTE UN FLUJO Y EL REFLUJO SUBSIGUIENTE ESTACION 1.

FASE LUNAR	SUPERFICIE POSTLARVAS Flujo	SUPERFICIE POSTLARVAS Reflujo	SUPERFICIE TEMPERATURA °C Flujo	SUPERFICIE TEMPERATURA °C Reflujo	SUPERFICIE SALINIDAD °/oo Flujo	SUPERFICIE SALINIDAD °/oo Reflujo	FONDO POSTLARVAS Flujo	FONDO POSTLARVAS Reflujo	FONDO TEMPERATURA °C Flujo	FONDO TEMPERATURA °C Reflujo	FONDO SALINIDAD °/oo Flujo	FONDO SALINIDAD °/oo Reflujo
O-MARZO	48.7	9.5	22.0	23.9	33.7	32.5	31.0	14.2	22.3	23.5	33.4	33.1
O-ABRIL	3.0	0.0	24.1	25.4	33.0	35.0	0.8	0.0	22.9	25.8	34.3	35.4
●-MAYO	2.0	0.9	27.4	28.1	34.5	35.5	5.6	1.3	27.2	28.4	34.8	35.5
O-MAYO	0.5	0.6	30.3	28.3	34.8	34.4	2.2	0.9	30.0	28.4	35.1	34.6
●-JUNIO	18.0	15.9	28.6	27.2	33.5	30.3	19.1	18.0	27.9	26.9	34.9	34.7
O-JUNIO	6.5	4.8	30.0	28.6	34.3	34.0	38.5	3.3	29.7	28.6	34.8	34.0
●-JULIO	90.0	24.5	30.6	29.6	33.7	26.7	92.1	55.5	30.4	29.4	33.9	33.6
O-JULIO	199.6	6.3	30.2	29.7	0.6	2.2	463.7	5.5	30.3	29.6	24.7	30.6
●-AGOSTO	206.5	20.9	31.5	29.5	5.5	4.0	218.0	14.5	30.8	30.3	27.8	25.5
O-AGOSTO	9.3	1.0	31.0	29.9	13.4	13.0	11.7	6.0	30.8	30.4	31.0	32.3
●-SEPTIEMBRE	236.5	47.5	32.4	30.6	8.0	1.8	175.8	69.4	31.0	30.8	32.0	27.6
O-SEPTIEMBRE	1066.7	13.6	31.1	28.8	0.5	3.4	1522.7	66.8	31.3	29.4	19.8	17.8
●-OCTUBRE	2509.7	48.4	29.1	27.6	1.1	2.5	1867.7	239.3	29.9	28.3	22.5	8.6
O-OCTUBRE	129.0	40.2	28.9	26.7	10.1	6.2	183.4	72.5	29.4	28.7	31.0	30.2
●-NOVIEMBRE	36.5	67.0	27.4	26.3	15.9	9.4	208.5	121.0	28.2	27.8	31.4	30.5
O-NOVIEMBRE	36.0	48.6	26.3	25.6	23.0	15.9	77.4	26.0	26.1	26.3	32.3	31.8
●-DICIEMBRE	-	252.9	24.2	23.8	8.5	8.9	945.0	275.3	25.1	24.4	23.5	24.6
O-DICIEMBRE	-	165.4	24.8	24.6	15.9	16.0	78.1	109.8	25.5	25.5	27.9	30.0
●-ENERO	203.1	90.5	22.9	22.2	13.6	14.2	183.6	505.6	23.8	23.6	23.6	27.5
O-ENERO	26.5	117.0	24.2	23.9	17.5	16.3	34.1	37.6	24.7	24.5	26.1	24.5
●-FEBRERO	36.0	53.0	24.2	23.9	18.4	19.1	18.7	228.3	24.7	24.5	28.3	28.0
O-FEBRERO	54.0	328.7	23.4	23.0	21.6	24.5	54.4	279.6	24.0	22.2	28.3	29.3
●-MARZO	8.1	95.8	23.4	24.8	21.1	22.5	32.0	80.1	24.0	24.7	31.9	28.7

TABLA 2. PARAMETROS REGISTRADOS DURANTE UN FLUJO Y EL REFLUJO SUBSIGUIENTE ESTACION 2.

FASE LUNAR	SUPERFICIE POSTLARVAS Flujo	SUPERFICIE POSTLARVAS Reflujo	SUPERFICIE TEMPERATURA °C Flujo	SUPERFICIE TEMPERATURA °C Reflujo	SUPERFICIE SALINIDAD °/oo Flujo	SUPERFICIE SALINIDAD °/oo Reflujo	FONDO POSTLARVAS Flujo	FONDO POSTLARVAS Reflujo	FONDO TEMPERATURA °C Flujo	FONDO TEMPERATURA °C Reflujo	FONDO SALINIDAD °/oo Flujo	FONDO SALINIDAD °/oo Reflujo
O-MARZO	3.2	4.9	21.4	21.1	33.6	33.4	2.1	5.0	21.8	21.4	34.0	33.8
O-ABRIL	0.6	1.0	23.6	24.8	33.5	34.9	0.4	1.8	23.2	24.7	33.8	34.7
●-MAYO	0.9	0.5	26.7	28.5	35.0	35.5	3.8	0.3	24.0	28.0	35.6	35.2
O-MAYO	10.3	0.5	29.4	28.0	34.6	35.0	9.2	0.5	26.8	28.1	35.0	35.1
●-JUNIO	8.2	4.8	26.5	26.2	33.8	34.3	7.4	5.2	26.0	26.0	34.5	34.8
O-JUNIO	31.8	1.4	29.6	27.8	34.0	34.1	29.0	1.1	29.2	27.7	34.7	34.3
●-JULIO	51.4	20.6	30.0	29.3	32.8	29.5	32.5	35.5	29.9	29.9	33.9	34.0
O-JULIO	211.2	122.9	31.7	29.6	2.5	3.2	217.0	2.4	30.3	29.8	30.0	27.3
●-AGOSTO	201.2	4.0	28.9	27.9	1.8	1.6	133.4	9.9	29.3	28.6	19.0	16.0
O-AGOSTO	40.8	1.5	29.5	28.0	9.7	16.5	12.6	0.9	30.3	29.5	31.0	25.9
●-SEPTIEMBRE	409.4	127.6	31.7	29.2	9.6	7.4	254.0	167.0	30.6	27.8	27.0	28.5
O-SEPTIEMBRE	360.0	54.0	28.3	26.8	1.3	0.4	182.0	49.2	28.5	27.0	13.8	1.9
●-OCTUBRE	1177.8	95.8	30.0	28.8	1.9	3.3	1800.7	1573.2	29.8	29.7	14.5	22.5
O-OCTUBRE	42.1	4.5	29.7	27.1	14.6	14.4	53.5	20.2	30.1	29.5	29.4	30.0
●-NOVIEMBRE	232.6	169.6	28.0	26.7	18.2	16.7	2001.8	206.0	28.0	27.0	29.7	31.0
O-NOVIEMBRE	108.1	14.0	26.7	25.1	27.2	23.8	120.6	32.2	26.5	25.5	33.7	32.7
●-DICIEMBRE	-	196.2	23.6	23.6	8.1	9.2	825.1	321.0	24.0	23.9	9.6	14.3
O-DICIEMBRE	-	53.8	24.3	23.9	16.1	16.8	258.1	131.4	24.9	24.0	23.6	27.5
●-ENERO	42.5	144.8	22.8	22.2	14.0	14.8	1886.2	595.0	23.2	22.5	19.6	15.3
O-ENERO	58.0	13.6	23.6	23.6	17.6	17.6	123.2	57.5	24.4	23.8	24.6	20.8
●-FEBRERO	13.2	26.0	23.1	21.8	19.5	20.0	23.8	23.6	24.3	23.5	28.8	25.0
O-FEBRERO	41.0	29.7	23.0	22.3	21.6	23.0	84.5	22.0	23.9	23.3	30.3	28.1
●-MARZO	76.2	129.1	25.0	24.0	21.1	24.6	38.5	9.5	24.6	24.4	28.4	32.0

2. REFERENCIAS

Aldrich, D.V., C. E. Wood & K. N. Baxter (1978) An ecological interpretation of low temperature responses in Penaeus aztecus and P. setiferus postlarvae. Bull. of Mar. Sci. Vol., 18 (1): 61 - 71.

Gunter, G. (1950) Seasonal population changes and distribution as related to salinity of certain invertebrates of the Texas areas including commercial shrimp. Publ. of the Inst. of Mar. Sci. Univ. Texas, 1 (2): 7 - 51.

Keiser, R. R. & D. V. Aldrich (1976) Salinity preferences of postlarval brown and white shrimp (Penaeus aztecus and P. setiferus) in gradient tanks. Texas Agricultural Exp. S. and Fish Sci. Texas A. and M. Univ.

Lankford, R. R. (1976) Coastal Lagoons of Mexico. Their Origin and Classification. In: Estuarine Processes Vol. II. Circulation, Sediments, and Transfer of Material in the Estuary, Editor M. Wiley. Acad. Press. pp. 182 - 215.

Linder, M. J. & H. L. Cook (1970) Synopsis of biological data on the white shrimp Penaeus setiferus (Linnaeus) 1767. Rep. from: FAO Fish Rep., 4 (57) , 1970.

Macías-Regalado, E. (in press) Study on the migration of postlarval shrimp of the genus Penaeus from the Pacific Ocean to the Lagoon Complex Caimanero -Huizache. State of Sinaloa. México. Diss. rer. nat. Christian Albercht Univ. Kiel., 1 - 88.

Macías-Regalado, E. & J. A. Calderón Pérez (1980) Influencia de los tapos (artes de pesca fijos) en la migración de postlarvas al Sistema Lagunar Huizache-Caimanero, Sin., México. (Crustácea, Decápoda, Penaeus). An. Centro Cien. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 7 (1): 39 - 50.

Young, P. C. & S. M. Carpenter (1977) Recruitment of postlarval penaeid prawns to nursery areas in Moreton Bay, Queens Land. Austr. J. Mar. Freshwater Res., 28: 745 - 793.

CONDICIONES DE RECLUTAMIENTO DE LAS POBLACIONES DE CAMARONES PENEIDOS EN UN SISTEMA LAGUNAR-MARINO TROPICAL : LAGUNA DE TERMINOS-BANCO DE CAMPECHE

Adolfo Gracia
Luis A. Soto
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM
Apartado Postal 70-305, México 04510 D. F.

RESUMEN: Se reconoce la importancia de la Laguna de Terminos como un area de crianza para las tres especies de camarones peneidos explotados comercialmente en el Banco de Campeche. Debido a la utilizacion diferencial del sistema estuarino por las tres especies en forma espacio-temporal se atenuan las relaciones competitivas interespecificas y se facilita el establecimiento de las fases estuarinas. El proceso de inmigracion es continuo a traves del ano con pulsos bimensuales y una marcada estacionalidad. La abundancia de fases estuarinas bentonicas de *P. duorarum* y *P. setiferus* presentan variaciones significativamente positivas ($0.5 > P > 0.02$, $0.02 > P > 0.01$) con el volumen de precipitacion pluvial del area. Sin embargo, las tasas de crecimiento y mortalidad semanal estimadas para ambas especies no muestra cambios estacionales significativos. El nivel de reclutamiento al ambiente estuarino es regulado por los factores asociados al regimen de precipitacion, principalmente el aporte de nutrientes al sistema via descargas fluviales y la consecuente productividad primaria. La disponibilidad de alimento y la complejidad del habitat regulan la incorporacion de fases larvales de peneidos. Se propone la existencia de un mecanismo regulador mixto de tipo ambiental-densodependiente para explicar los cambios en la abundancia y las caracteristicas observadas en cada cohorte.

1. INTRODUCCION

La pesquería de camarón en el Banco de Campeche es un valioso recurso demersal cuya explotación anual depende de tres especies de mayor importancia comercial: Penaeus duorarum (camarón rosado), P. aztecus (camaron café) y P. setiferus (camarón blanco), las cuales constituyen 61 %, 21 % y 18 %, respectivamente de la captura. El volumen de captura en esta área representa aproximadamente dos tercios de la producción camaronera total en aguas mexicanas del Golfo de México. El esfuerzo de pesca sobre este recurso (multiespecífico)se ha incrementado desde 1970 y se ha alcanzado el nivel de máximo rendimiento con tendencia ligera a disminuir en los últimos años (COPACO, 1981; Soto et al., 1982; Arreguín y Chávez, 1985).

La Laguna de Términos, situada frente al Banco de Campeche, representa un area de crianza importante para estos peneidos, cuya utilización diferencial en forma espacio-temporal evita las interacciones competitivas y permite el establecimiento de las primeras fases del ciclo de vida de las tres especies. De esta forma, las fases estuarinas de P. duorarum se establecen en los ambientes de la Laguna de Términos de mayor influencia marina sobre sustratos cubiertos principalmente por Thalassia testudinum. El camarón blanco aunque coexiste, temporalmente con el camarón rosado, presenta una exclusión espacial, ya que se establece en sustratos limo-arcillosos del área suroeste de la Laguna de Términos y subsistemas lagunares adyacentes que reciben la descarga directa de los rios. El camarón café se distribuye en la misma zona que el camarón blanco; sin embargo, la mayor abundancia se presenta en un periodo corto (2 meses) cuando la población de P. setiferus disminuye a niveles mínimos (Fig. 1).

Contribucion 503 del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

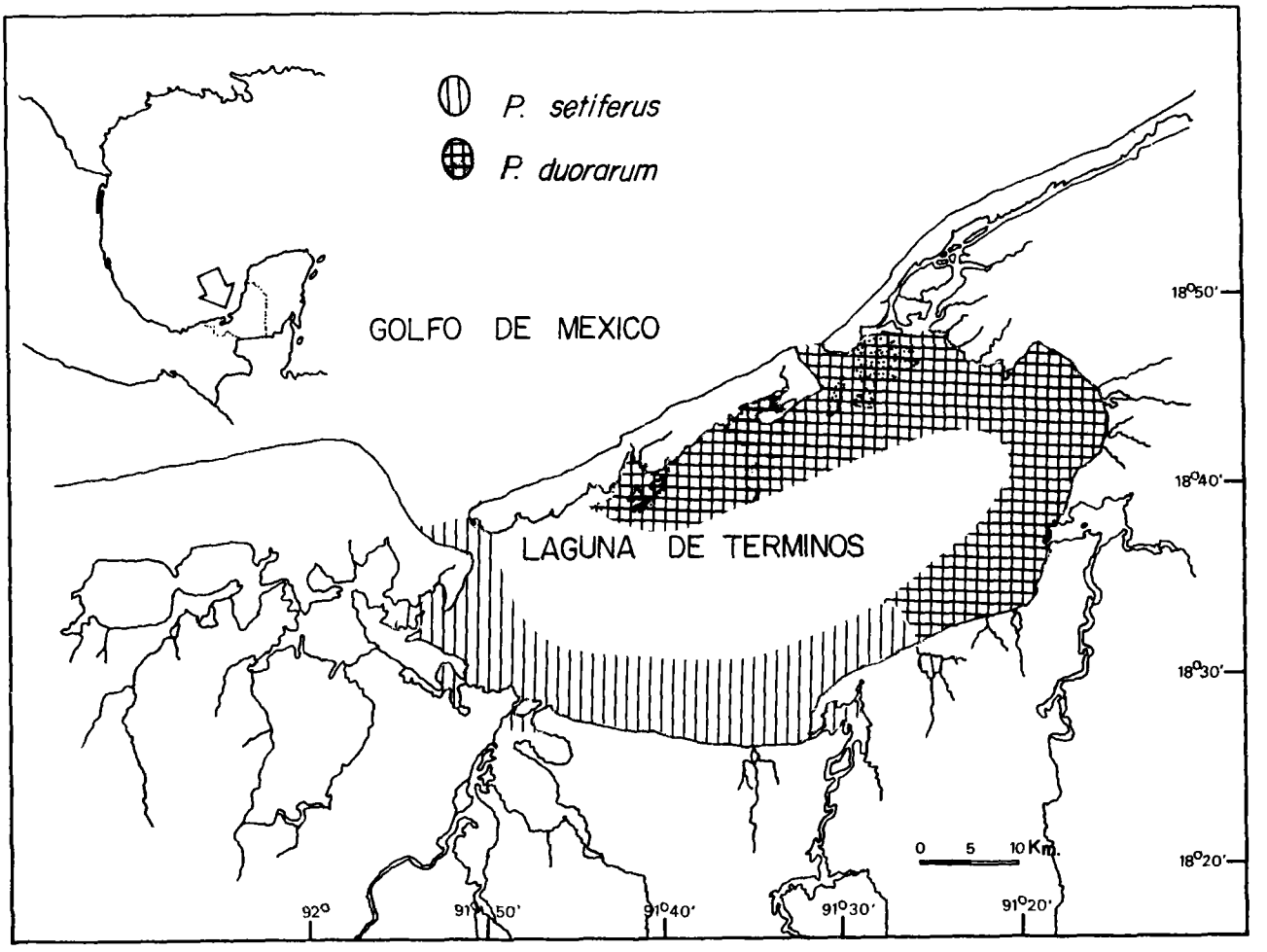


Fig. 1. Distribución espacial diferencial de Penaeus duorarum y P. setiferus en la Laguna de Términos. Penaeus aztecus se presenta en el área señalada para P. setiferus en períodos distintos.

2. INMIGRACION DE POSTLARVAS PLANCTONICAS

Las postlarvas planctónicas de camarón rosado y camarón blanco ingresan a la Laguna de Términos durante todo el año; sin embargo, presentan un patrón de inmigración variable con pulsos bimensuales y diferencias estacionales en el número de postlarvas que entran a la Laguna de Términos (Fig. 2). Ambas especies presentan los valores máximos de inmigración durante los meses de junio a enero que comprende las temporadas de lluvias y de nortes, y los valores mínimos durante el periodo de estiaje (febrero-mayo) (Arenas Mendieta y Yáñez-Martínez, 1981; Alarcón et al., 1985; Gracia y Soto, inédito). La relación directa entre las postlarvas planctónicas y la actividad reproductiva de los adultos en alta mar sugiere un periodo de desove continuo a la largo del año, típico de especies tropicales, con un comportamiento similar a las variaciones registradas en la abundancia de las de postlarvas planctónicas. En este punto es conveniente resaltar el efecto del sistema de circulación del Banco de Campeche cuya velocidad más alta en primavera y verano, además de la presencia de un giro ciclónico dominante (Bessonov, 1971; Anónimo, 1974), pueden favorecer la inmigración de postlarvas a la Laguna de Términos. La mínima velocidad de la corriente de invierno, por otro lado, disminuye la capacidad de la dispersión de estos estadios. Las postlarvas planctónicas de P. aztecus no han sido registradas en la Laguna de Términos en números significativos.

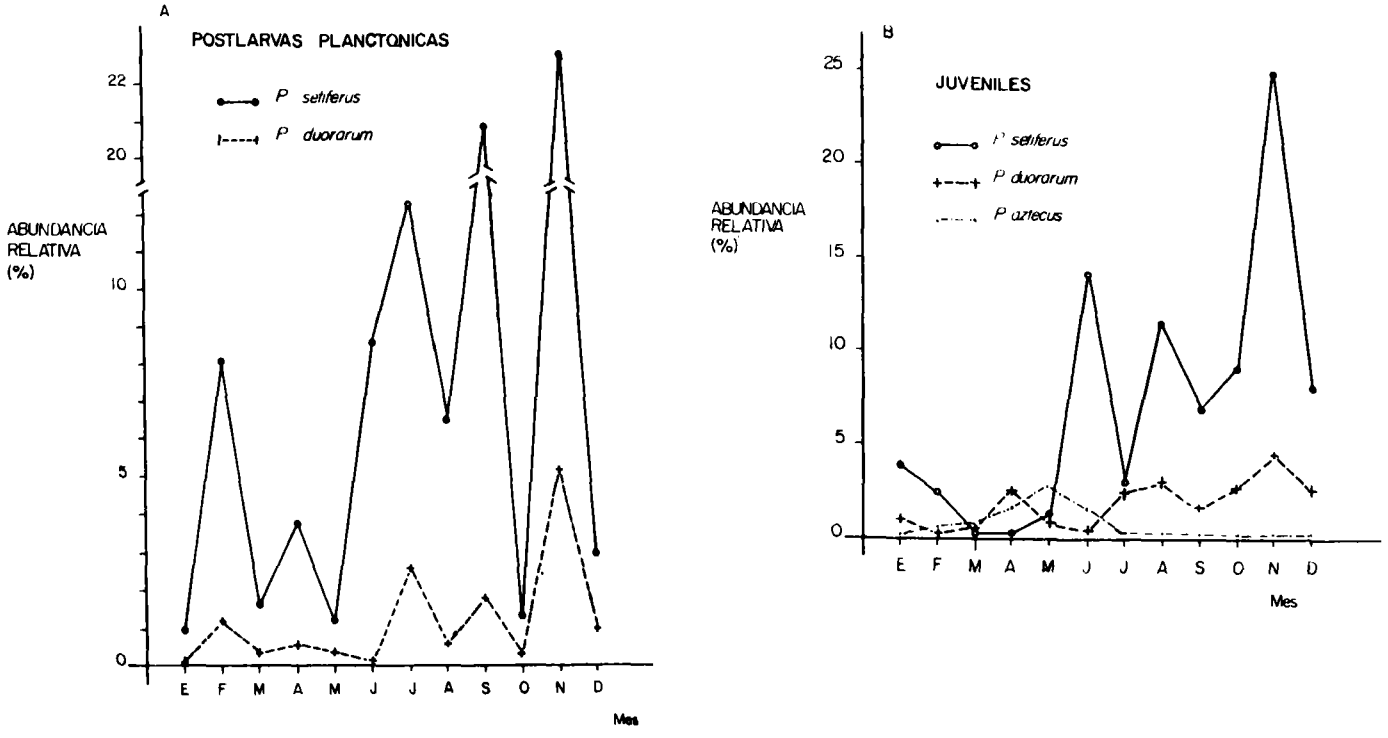


Fig. 2. a) Patrón de inmigración anual de P. duorarum y P. setiferus a la Laguna de Términos. Abundancia relativa de ambas especies. b) Abundancia relativa de los juveniles de P. duorarum, P. aztecus y P. setiferus en la Laguna de Términos durante un ciclo anual.

3. VARIACIONES ESTACIONALES

La presencia de las fases estuarinas bentónicas de P. duorarum y P. setiferus dentro de la laguna, en correspondencia con las formas planctónicas es continua durante todo el año y registra variaciones asociadas al régimen de precipitación pluvial. Gracia y Soto (inédito) señalan que existe una correlación significativamente positiva entre la abundancia de P. duorarum ($r = 0.67$, $0.50 > P > 0.02$) y P. setiferus ($r = 0.73$, $0.02 > P > 0.01$) y los volumenes de precipitación pluvial del área. Los valores más altos de abundancia se presentan durante la temporada lluviosa y parte de la temporada de nortes (junio-diciembre). Las variaciones en la densidad de las fases estuarinas de ambas especies no presentan correlaciones significativas ($P > 0.05$) con los registros de salinidad y temperatura del agua en la laguna (Fig. 2 y 3).

Otras características poblacionales de las fases bentónicas de estas especies tales como: tasas de crecimiento, tasas de mortalidad, tiempo de residencia y el número y fuerza de las cohortes presentan variaciones estacionales con valores ligeramente superiores asociados a la temporada de lluvias (Tabla 1). No obstante, las tasas de crecimiento y mortalidad estimadas en el ciclo anual no muestran diferencias significativas al ser examinadas mediante análisis de covarianza (Aguilar-Sierra et al., 1985; Alvarez et al., en prensa). La salinidad y temperatura no representan un papel importante en esta laguna como sucede en otras áreas donde la estacionalidad en estos parámetros es alta.

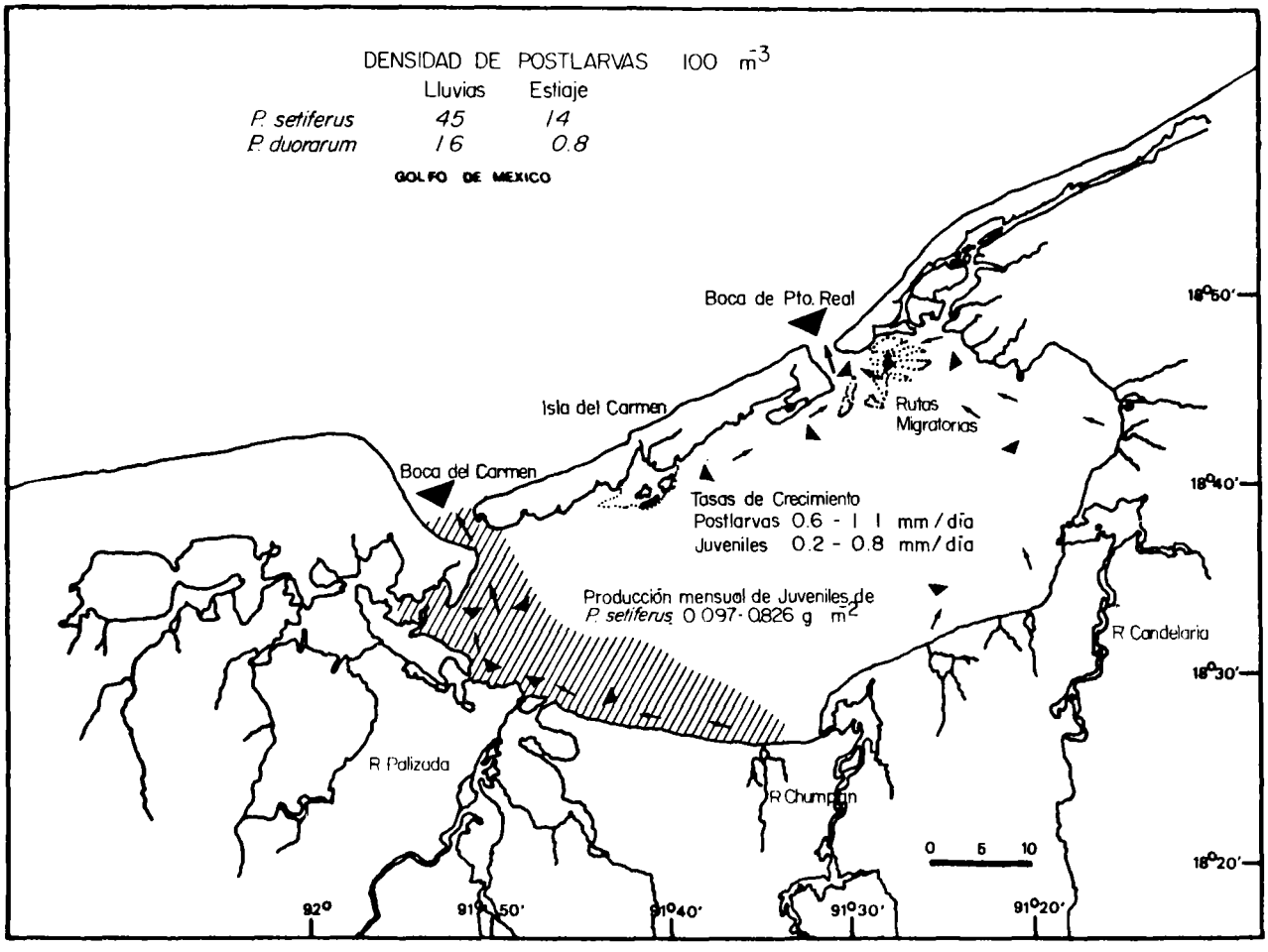


Fig. 3. Rutas migratorias de las fases juveniles de camarones peneidos en la Laguna de Términos.

Tabla 1. Variación estacional de los parámetros poblacionales de P. duorarum y P. setiferus.

		ESTIAJE	LLUVIAS	NORTES	REFERENCIAS
P. duorarum intervalo de tallas 6-80mm L.T.	CRECIMIENTO mm $día^{-1}$	0.70	0.66-1.11	0.70	Alvarez et al. inédito
	MORTALIDAD TOTAL SEMANAL	0.6993	0.6190	-	
	DENSIDAD ind. m^{-2}	0.66	0.50-3.37	0.37-2.38	
P. setiferus intervalo de tallas 40-120 mm de L.T.	CRECIMIENTO mm $día^{-1}$	0.756	1.0-1.2 0.44-1.5	0.94-1.01	Aguilar et al. 1985 Gracia y Soto, 1986
	MORTALIDAD TOTAL	0.2485	0.337-0.4753 M= 0.220	0.3696	Aguilar et al. 1985 Gracia y Soto, 1986
	DENSIDAD ind. m^{-2}	0.137 0.020	0.181 0.124±0.06 0.1263	0.0976 0.223	Aguilar et al. 1985 Gracia y Soto, 1986 Gracia y Soto inédito

4. FACTORES REGULADORES DEL RECLUTAMIENTO

La baja estacionalidad que presenta la Laguna de Términos en la temperatura, cuya variación anual (25-30 °C) se encuentra dentro del intervalo óptimo para el desarrollo de las dos especies de peneidos (Zein-Eldin y Griffith, 1967; Costello y Allen, 1970; Lindner y Cook, 1970); y la relación de las fases estuarinas de P. duorarum y P. setiferus con la salinidad y la temperatura, indican que la precipitación pluvial representa el factor regulador dominante en la determinación del nivel de reclutamiento. El efecto principal de las lluvias se manifiesta a través de la descarga de los ríos que introducen nutrientes al sistema y permiten el incremento de la productividad primaria. En esta laguna, Yáñez-Arancibia y Day (1982) y Day et al. (1982) señalan una mayor productividad del fitoplancton (≈ 5 mg m^3) y manglares durante el periodo de lluvias. Estos cambios en la productividad del área repercuten directamente en la disponibilidad de alimento que aunado a la disponibilidad de espacio constituyen los factores limitantes reales en los niveles de establecimiento de P. duorarum y P. setiferus en la Laguna de Términos. A la vez representa el punto de partida de un mecanismo regulador mixto de tipo ambiental-densodependiente mediante el cual las variaciones estacionales de la capacidad de carga del sistema lagunar ejercen influencia sobre la abundancia de P. duorarum y P. setiferus, en tanto que la acción de los factores densodependientes, modelan las características de cada cohorte (Fig. 4).

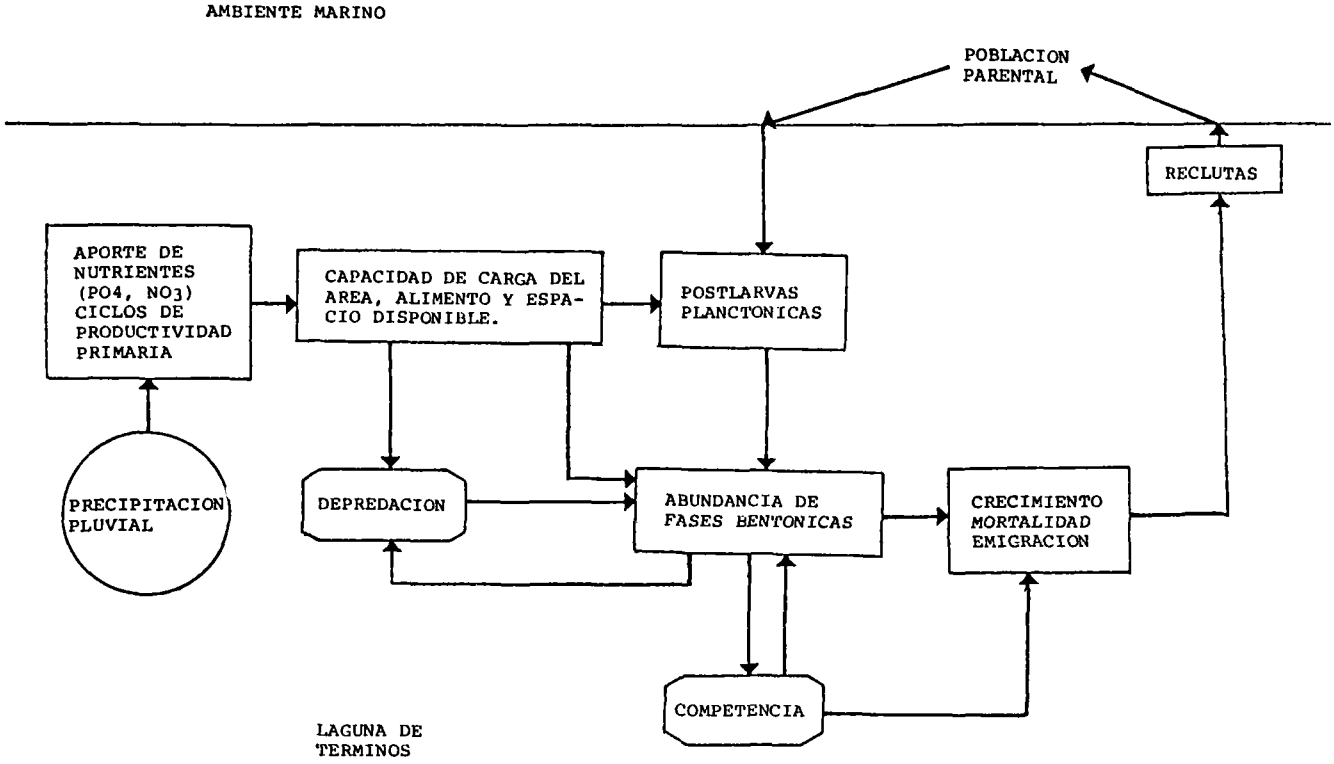


Fig. 4. Factores que afectan al reclutamiento de camarón en la Laguna de Términos.

La función reguladora de los factores bióticos se reconoce claramente sobre las tasas de crecimiento de camarón rosado y camarón blanco, cuyas variaciones estacionales responden a la densidad de organismos y no a cambios en la temperatura (Alvarez et al. en prensa; Gracia y Soto, inédito), como sucede en estuarios con mayor estacionalidad.

El comportamiento de las tasas de crecimiento de P. duorarum observado por Alvarez et al.(en prensa) refuerza la existencia de un mecanismo regulador mixto; ya que de acuerdo al análisis de correlación parcial entre las tasas de crecimiento, temperatura y precipitación pluvial la mayor parte de la varianza del crecimiento (52 - 96 %) se explica por la densidad de organismos. La precipitación pluvial representa un porcentaje alto de la varianza de las tasas de crecimiento sólo cuando se considera un periodo de retraso aproximado de 1 mes en los valores de precipitación. Así, el efecto de la precipitación pluvial sobre las tasas de crecimiento es indirecto a través de la densidad de organismos. Con respecto al cálculo de la tasa de mortalidad de fases juveniles de camarón blanco, esta muestra un incremento en el periodo de lluvias, cuando se presentan las densidades más altas (Tabla 1). Dichos cálculos tienden a estar sobreestimados debido al efecto de la emigración y la pesquería artesanal ilegal a que están sujetos en el interior de la laguna. Sin embargo, su incremento puede estar relacionado con factores densodependientes, entre los cuales, las interacciones competitivas intraespecíficas pueden provocar la salida temprana de organismos del área y causar sobreestimaciones en la mortalidad. La distribución diferencial de tallas de las fases estuarinas de peneidos con respecto a la profundidad atenúa en parte las interacciones de caracter espacial y tróficas. No obstante, en tallas similares el establecimiento de una cohorte mensual fuerte parece limitar el reclutamiento al área de organismos pequeños. La dominancia de las cohortes esta asociado a los pulsos en la actividad reproductiva y a los valores máximos de inmigración de postlarvas planctónicas y no necesariamente puede estar relacionada a interacciones competitivas. Por otro lado, ambos casos pueden contemplarse como parte de respuesta evolutiva de las poblaciones de peneidos a las presiones ambientales, particularmente a los factores bióticos.

Otro factor biótico fundamental que afecta la tasa de mortalidad de los peneidos es la depredación, cuya presión se incrementa durante el periodo de lluvias debido al aumento del número y densidad de depredadores potenciales (Callinectes sp y peces). La mortalidad natural relativamente alta de P. setiferus (M = 0.220 semanal), estimada por medio de marcado y recaptura (Gracia y Soto, 1986), comparada con otras estimaciones para la misma especie en estuarios del norte del Golfo de México (Klima, 1974), resalta la importancia de los factores bióticos en un ambiente tropical como la Laguna de Términos. Gran parte de este efecto se centra en torno a la ictiofauna la cual acusa su mayor abundancia y diversidad a fines del periodo de lluvias y comienzo de nortes (Yáñez-Arancibia et al., 1980).

A pesar del patrón de inmigración continuo a traves del año, se destacan tres cohortes principales de camarón blanco y rosado con características diferentes como resultado de la interacción estacional de los factores mencionados. La característica mas importante que puede determinar la influencia de cada una de ellas en la población parental y en el potencial reproductivo es la fuerza de cada cohorte. Asimismo, el reclutamiento continuo a lo largo del año con tres cohortes principales cada una con características diferentes, contribuye al mantenimiento de la variabilidad genética de la población y proporciona una alta capacidad de respuesta ecológica para afrontar fluctuaciones ambientales. Por otro lado, estas condiciones, permiten a las poblaciones adoptar una actitud oportunista para aprovechar en forma óptima las variaciones estacionales de la capacidad de carga ambiental.

5. SUMMARY

Terminos Lagoon plays an important role as a nursery area for the penaeid shrimp harvested in Campeche Bank. The three species that inmigrate into this estuarine system exhibit a remarkable strategy of spatial-temporal nature through which the interspecific competition may be significantly reduced, thus increasing the chances of successfull postlarval settling. Inmigration of planktonic stages occurs throughout the year with a bimonthly pulses and strong seasonal fluctuations. The abundance of epibenthic postlarvae of Penaeus duorarum and P. setiferus show significant positive variations (0.05 > P > 0.02; 0.02 > P > 0.01) with the precipitation volume recorded in the area of study. Nonetheless, growth (daily) and mortality (weekly) rates estimated for both species did not display significant seasonal changes. The settlement intensity in the lagoon is regulated by factors associated to rainfall, such as river's runoff, nutrient concentrations and primary productivity. Food availability and habitat complexity are the two mechanisms that control incorporation of early larval stages to the bottom. To explain the seasonal fluctuations observed on abundance and compostition of each cohort a combined regulatory mechanism, which includes biotic and abiotic factors is proposed. Continuous offshore spawning and inmigration of planktonic stages allow penaeid populations to adopt an opportunistic behavior in order to exploit efficiently the estuarine carrying capacity.

6. REFERENCIAS

Aguilar-Sierra, V., A. Gracia & L. A. Soto (1985) Aspectos poblacionales de los juveniles de P. setiferus en la Laguna de Términos, Camp. VIII Congreso Nacional de Zoología. Saltillo, Coah. 25-30 agosto, 1985.

Alarcón, G., L. A. Soto & A. Gracia (1985) Patron de inmigración de postlarvas planctónicas de camarones peneidos en la Laguna de Términos, Campeche. VIII Congreso Nacional de Zoología. Saltillo, Coah. 25-30 agosto, 1985.

Alvarez F., A. Gracia & L. A. Soto (en prensa) Crecimiento y mortalidad de las fases estuarinas de Penaeus Farfantepenaeus duorarum en la Laguna de Términos. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 14 : 1987.

Anónimo (1974) Atlas Oceanográfico del Golfo de México y Mar Caribe. Sec. I Mareas y Corrientes. Sría. de Marina, Dir. Gral. Ocean. y Señal. Mar. OSM No. 1000, México, D. F. : 39 p.

Arenas-Mendieta, R. & A. Yáñez-Martínez (1981) Patrón anual de inmigración de postlarvas de camarón (Crustácea : Decápoda : Penaeidae) en la Boca de Puerto Real, Laguna de Términos, Campeche. Tesis Profesional, Fac. Ciencias, Univ. Nal. Autón, México, 92 p.

Arreguín-Sánchez, F. & E. A. Chávez (inédito) Estado de conocimiento de las pesquerías de camarón en el Golfo de México. 34 p.

Bessonov, N., O. González & A. Elizarov (1971) Reultados de las investigaciones Cubano-Soviéticas en el Banco de Campeche. In: UNESCO (Ed.) Coloquio Sobre Investigaciones del Mar Caribe y Regiones Adyacentes. Willenstad, Curacao, Antillas Holandesas, 18-26 Nov. 1969 : 317 - 323.

COPACO (1981) Informe de la Tercera Reunión de la Comisión de Pesca para el Atlántico Centro Occidental. La Habana, Cuba, 18 - 22 Nov. 1980. FAO Informe de Pesca, (246) : 44 p.

Costello, T. J. & D. M. Allen (1970) Synopsis of biological data on the pink shrimp Penaeus duorarum duorarum, Burkenroad 1939. FAO Fish Rep., 57 (4).

Day, J. W., R. H. Day, M. T. Barreiro, F. Ley Lou & C. J. Madden (1982) Primary production in the Laguna de Terminos, a tropical estuary in the Southern Gulf of Mexico, In: Coastal Lagoons, editors P. Lasserre y H. Postma. Oceanol. Acta, Vol. Spec., 5 (4) : 269 - 280.

Gracia, A & L. A. Soto (en prensa) Estimación del tamaño de la población, crecimiento y mortalidad de los juveniles de P. setiferus (Linnaeus, 1767) mediante marcado-recaptura en la Laguna de Chacahito, Camp., México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 13 (3).

Gracia, A. & L. A. Soto (inédito) Studies of penaeid shrimp in Laguna de Terminos, Campeche, Mexico. II. Annual fluctuations and productions of the shrimp populations.

Klima, E. F. (1974) A white shrimp mark recapture study. Trans. Am. Fish., 103 (1) : 107 - 113.

Lindner, M. J. & M. L. Cook (1970) Synopsis of biological data on the white shrimps Penaeus setiferus (Linnaeus, 1767). FAO Fish. Rep. 57 (4) : 1439 -1469.

Soto, L. A., M. C. Rodríguez de la Cruz, R. Rodríguez, A. Gracia, F. J. Soto, F. Arreguín & E. Chávez (1982) Análisis del conocimiento científico-tecnológico nacional del las pesquerías del camarón del Golfo de México. Reunión Nacional sobre la Investigación Científico-Pesquera, Cocoyoc, Morelos, 26-29 Mayo 1982. Sría. Pesca, Inst. Nal. Pesca, Univ. Autón. Metrop., 150 p.

Yáñez-Arancibia, A., F. A. Amezcua Linares & J. W. Day Jr. (1980) Fish community structure and function in Terminos Lagoon, a tropical estuary in the southern Gulf of Mexico, In: Estuarine Perspectives editor, V. Kennedy . Academic Press, Inc. New York. 465-482.

Yáñez-Arancibia & J. W. Day Jr. (1982) Ecological characterization of Terminos Lagoon, A southern Gulf of Mexico ecosystem, In: Coastal Lagoons, editors P. Lasserre, y H. Postma Oceanologica Acta, Vol. Spec. 5 (4) : 431 - 440.

Zein-Eldin, Z.P. & G.W. Griffith (1967) The effect of temperature on the growth of laboratory held postlarval Penaeus aztecus. Biol., Bull., 131 (1) : 186 - 196

RELATIONSHIPS BETWEEN COASTAL WETLANDS, CLIMATE AND PENAEID SHRIMPS YIELDS

R. Eugene Turner
Department of Marine Sciences, Louisiana State University
Baton Rouge, Louisiana, LA 70803, USA

ABSTRACT: Penaeid shrimps recruitment from larvae to adult is influenced strongly by climatic events and habitat quality and quantity. The hyphotesis that habitat quantity sets adult stock sizes is suppoted by limited field observations of predator-prey interactions, the direct relationships between yields and intertidal area, relative densities in disturbed and natural habitats, and by observations following wetland removal from the ecosystem. Conservation of habitat quantity is of high significance to sustained stock recruitment success since it seems to be the final determinate of natural potential stock densities which climate annually modifies.

1. INTRODUCTION

Mortality from larvae to adult stages in penaeid shrimp stocks is generally considered to be most severe while the organism is smallest. In many fisheries the variations in recruitment of an age group into the exploited stock is often driven by adult spawning biomass size, but stock recruitment relationships for penaeid shrimp are not clearly demonstrable (Garcia, 1983). However, there are causal relationships, with reasonable assumptions about them, between larval and juvenile abundances and the subsequent adult densities. Recruitment success is clearly dependent on climatic factors, predation levels, food supply and habitat quality. Of these, the details of what constitutes quality habitat are not very precisely defined for penaeid shrimp. The relative significance of climate and habitat is discussed here.

2. EFFECTS OF COASTAL WETLANDS ON RECRUITMENT OF PENAEID SHRIMP STOCKS

Reviewers of shrimp life cycles generally conclude that larval movement from the spawning sites offshore into estuaries is so high that postlarval growth and survival in the estuary are probably the most important factors affecting the harvestable adult population size (Garcia and LeReste, 1981; Garcia 1983; Turner and Brody, 1983). Although estuarine salinity and temperature changes affect the annual potential for postlarval survival (dicussed below), the *long-term* yields are linearly related to both the quantity and quality of intertidal habitat. For example, the inshore commercial yields in the northern Gulf of Mexico are generally a fixed percentage of the total annual yield. Within each hydrological unit the inshore harvest is directly correlated with the area of estuarine vegetation, from Louisiana to Florida (Figure 1). There is no obvious relationship between harvest and open estuarine water surface area, except for a possible inverse relationship. In addition, the species of shrimp caught are directly related to the kinds of intertidal coastal vegetation within that hydrologic unit. The same direct relationship between penaeid shrimp, commercial harvests, and intertidal vegetation is found worldwide, though it changes with latitude, rising with decreasing latitude until around 5° N/S where it declines (Figure 2).

The above conclusions regarding wetland area and penaeid shrimp yields have been indirectly tested through large-scale changes in wetland area. For example, Ecuadorian shrimp ponds were introduced on a large scale during the late 1970's. Most of these ponds were formed in mangrove areas and the cumulative effect is now evident in catch statistics. The annual changes in catch-per-unit effort are related to changes in climate. But, once that influence of climate is subtracted, there is a statistically-significant decline in harvests that is directly related to the decline in mangroves (Turner, 1986). In Japan, Doi et al.

(1973) showed that the decline in yields of *P. japonicus* declined in proportion to land reclamation in the estuary (Figure 3); however, the intertidal land was not vegetated, only shallow. Morgan and Garcia (1982) noted a long-term decrease in the recruitment of *P. semisuculatus* in Kuwait and Saudi Arabia which was not related to changes in effort but probably to estuarine land reclamation. In Louisiana, the 0.8% wetland loss rates result in the species becoming representative of more saline environments, the catch distribution changing with changes in estuarine wetland area, and the declining relative quantity of yields (Turner, unpublished).

Experiments in predator-prey interactions give similar patterns of interpretation. For example, wetlands blocked off from the estuary with levees or bulkheads result in decreased amounts of adult shrimp at the altered sites (Mock, 1967). Field and laboratory predator-prey experiments with *P. aztecus* in vegetated and non-vegetated salt marsh habitats indicate that small juveniles use the food-rich habitat among the stems to escape predators (Zimmerman and Minello, 1984; Minello and Zimmerman, 1985). The shallow marsh habitats appear to be favored sites for juvenile shrimp; this is consistent with organism adaptation to resource depression in the presence of predators (Charnov et al. 1976). Boesch and Turner (1984) attempted to review the general dependent relationship between fishery species and salt marshes and concluded that "disproportionately little effort in fisheries research and management is devoted to coastal habitat evaluation, protection and enhancement." In this regard, the type of work by Zimmerman and Minello (loc cit.) is valuable, but rarely attempted.

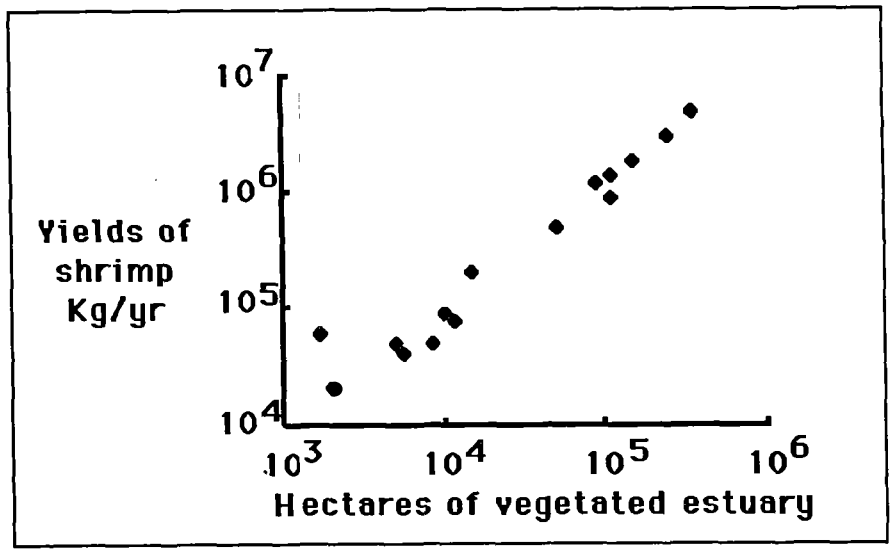


Figure 1. The relationship between intertidal vegetation and penaeid shrimp yields from the estuaries of the northern Gulf of Mexico (from Boesch and Turner, 1984).

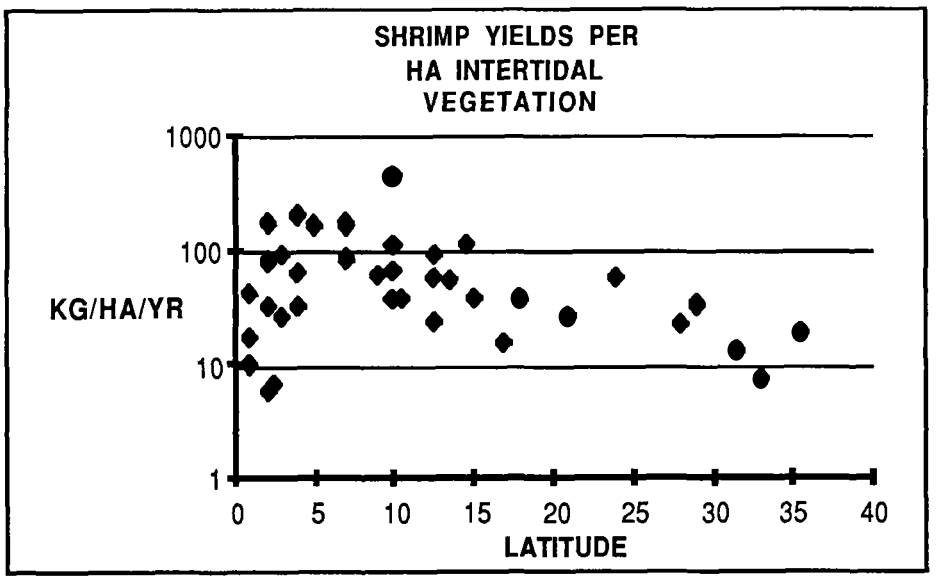


Figure 2. The relationship between intertidal vegetation and penaeid shrimp yields from developed fisheries (modified and updated from Turner (1977).

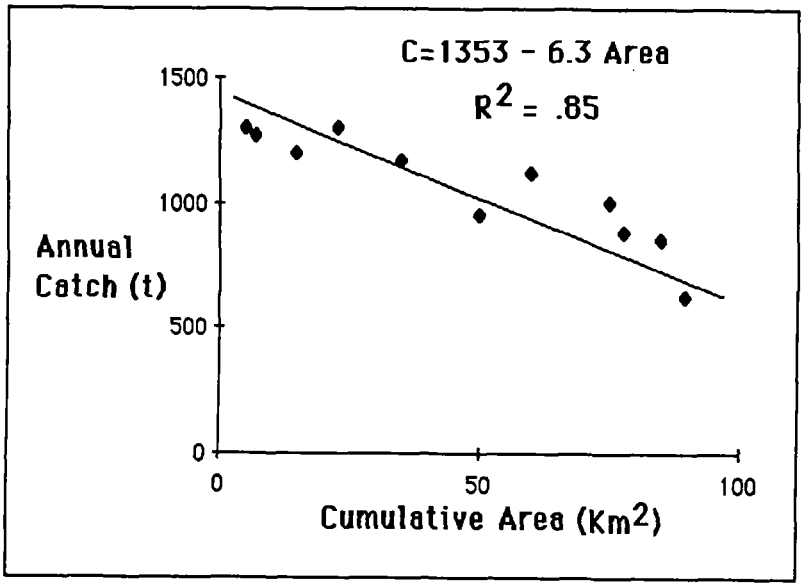


Figure 3. The decline of shrimp yields in Japan as related to reclamation of intertidal lands (from Doi et al., 1973).

3. EFFECTS OF CLIMATE ON RECRUITMENT OF PENAEID SHRIMP

It is now well-documented that changes in estuarine conditions when the juveniles are in the estuary are related to annual variations in future adult stock sizes. Adult stock harvests may vary as much as 100% from year to year. Changes in estuarine salinity and temperature are the best-documented climatic influences (Table 1), but the frequency and intensity of frontal passages, river discharges or substrate conditions may also be important. Numerous data sets

Table 1. Examples of the effects of climate on coastal penaeid shrimp stocks.

Location	Species	Effect on yields	Source
North Carolina (USA)	*P. duorarum*	temperature (-)	Hettler and Chester (1982)
Louisiana (USA)	*P. setiferus* *P. aztecus*	salinity (-) riverflow(-)	Barrett and Gillespie (1973)
Louisiana (USA)	*P. setiferus* *P. aztecus*	salinity (-) temperature (+) salinity(+) temperature (+)	Turner (1979)
Northern Gulf Mexico (USA)	*P. setiferus* *P. aztecus*	salinity (-) temperature (+) salinity (+) temperature (+)	Copeland and Bechtel (1974)
Florida (USA)	*P. duorarum*	water level (+)	Browder (1986)
Laguna Madre, Texas; (USA) hypersaline	*P. fluviatilis* *P. aztecus*	rainfall (+)	Gunter and Edwards (1969)
Australia	*P. merguiensis*	rainfall (+)	Staples et al. (1984) Ruello (1973)
Indonesia	*P. merrguiensis* *P. monodon*	riverflow (+)	Turner (1975)
Senegal	*P. duorarum*	salinity (+)	Le Reste (1980)

on catch-per-effort are available (e.g. Gulland and Rothschild, 1984; Kapetsky 1981; Kapetsky and Lasserre, 1984a,b), but no systematic and comparative analysis of climatic influences seems to be completed, to date. Copeland and Bechtel (1974) analyzed the salinity and temperature preferences of several penaeid species in estuaries of the northern Gulf of Mexico. They clearly demonstrated the interactive *optimal* preferences by shrimp for temperature and salinity, rather than linear relationships dominated by one factor or the other.

4. IMPLICATIONS FOR MANAGEMENT OF PENAEID SHRIMP STOCKS

The management options available to penaeid shrimp managers might be described as being of three types: *economic*, or fleet and processing management, *personnel*, or socio-cultural elements, and *habitat* management. Habitat management is emphasized here. It seems to this author that without more attention to the latter the first two become less important and more difficult to implement. Louisiana's coastal wetlands are being lost at a rate of 0.8% annually (Craig et al., 1979; Turner, 1982) with an annual additional cumulative loss of millions of dollars every year. The primary causal agent of changes in these wetlandsis man-made activities and is therefore manageable. As the potential crop decreases with these wetland losses, our options to manage whatever remains becomes much more difficult. Penaeid shrimp managers must include habitat management as their primary responsibility. Otherwise, we will have the recurring inconvenience of trying to determine why our models don't work as well any more, how to divide fewer and fewer stocks amongst more and more people, especially fishermen, and to watch our well-designed and static management plans falter with changing environmental conditions.

5. REFERENCES

Barrett, B. B., & M. C. Gillespie (1973) Primary factors which influence commercial shrimp production in coastal Louisiana. Louisiana Wildl. and Fish. Comm. Tech. Bull. 9. 28 pp.

Boesch, D. F. & R. E. Turner (1984) Dependence of fisheries species on salt marshes: a question of food or refuge. Estuaries.7:460-468.

Browder, J. A. (1986) Relationship between pink shrimp production on the Tortugas grounds and water flow patterns in the Florida Everglades. Bull. Mar. Sci., 37:839-856.

Charnov. E. L., G. H. Orians & K. Hyatt (1976) Ecological implications of resource depression. Am Nat. 110:247-259.

Copeland, G. J. & T. J. Bechtel (1974) Some environmental limits of six gulf coast estuarine organisms. Cont. Mar. Sci., 18:169-204.

Craig, N. J., R. E. Turner, & J. W. Day, Jr. (1979) Land loss in coastal Louisiana (USA). Environm. Managmt., 3:133-144.

Doi, T., K. Okada & K. Isibashi (1973) Environmental assessment on survival of Juruma prawn, Penaeus japonicus, in tideland. I. Environmental condiditions in Saizya tideland and selection of essential characteristics. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. ,76:37-52.

Garcia, S. (1983) The stock-recruitment relationship in shrimps: reality or artefacts and misinterpretations? Oceanogr. trop., 18:25-48.

Garcia, S. & L. LeReste (1981) Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stock. FAO Fish. Technical Paper 203. 215 pp.

Gulland, J. A. & B. J. Rothschild (1984) Penaeid Shrimps: Their Biology and Management. Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey, England. 309 p.

Gunter, G. & J. C. Edwards (1969) The relation of rainfall and freshwater drainage to the production of penaeid shrimp (Penaeus fluviatilis Say and Penaeus aztecus Ives) in Texas and Louisiana waters. FAO Fish Rept., 57:875-892.

Hettler, W. F. & A. J. Chester (1982) The relationship of winter temperature and spring landings of pink shrimp, Penaeus duorarum, in North Carolina. Fish. Bull., 80:861-768.

Kapetsky, J. M. (1981) Some Considerations for the Mangement of Coastal Lagoon and Estuarine Fisheries. FAO Fish. Tech. Pap., 218. 47 pp.

Kapetsky, J. M. & G. Lasserre (1984a) Management of Coastal Lagoon Fisheries. Stud. Rev. GFCM/Etud. Rev. CGPM. 61Vol 1:438 p.

Kapetsky, J. M. & G. Lasserre (1984b) Management of Coastal Lagoon Fisheries. Stud. Rev. GFCM/Etud. Rev. CGPM. 61Vol 2:438 p.

Le Reste (1980) The relation of rainfall to the production of the penaeid shrimp (Penaeus duorarum) in the Casamance Estuary (Senegal). In: Tropical Ecology and Development Proceedings of the Fifth International Symposium on

tropical ecology, editor, J. I. Furtado. Kuala Lumpur, International society of Tropical Ecology, pp. 1169-1173.

Minello, T. J. & R. J. Zimmerman (1985) Differential selection for vegetative structure between juvenile brown shrimp (*Penaeus aztecus*) and white shrimp (*P. setiferus*), and implications in predator-prey relationships. Est., Coast. and Shelf Sci.. 20:707-716.

Mock, C. R. (1967) Natural and altered estuarine habitats of penaeid shrimp. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.,19:86-98.

Morgan, G. R. & S. Garcia (1982) The relationship between stock and recruitment in the shrimp stocks of Kuwait and Saudi Arabia. Oceanogr. trop.,17:133-137.

Ruello, N. V. (1973) The influence of rainfall on the distribution and abundance of the school prawn *Metapeaeus macleayi* in the Hunter River Region (Australia). Mar. Biol.,23:221-228.

Staples, D. J., W. Dall, & D. J. Vance (1984) Catch prediction of the banana prawn, *Penaeus merguiensis*, in the south-eastern Gulf of Carpentaria. In: Penaeid Shrimps: Their Biology and Management. editors, Gulland, J. A. and B. J. Rothschild, Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey, England.:259-267.

Turner, R. E. (1975) The Segara Anakan Reclamation Pproject: The impact on commercial fisheries. Report Ministry of Public Works, Republic of Indonesia. 71 pp.

Turner, R. E. (1977) Intertidal vegetation and commercial yields of penaeid shrimp. Tran. Am. Fish. Soc.,106:411-416.

Turner, R. E. (1979) Louisiana's fisheries and changing environmental conditions. In: Proceedings 3rd Coastal Marsh and Estuary Management Symposium. editors J. W. Day, Jr., D. D. Culley, R. E. Turner, and A. J. Murphrey, Center for Continuing Education, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana: 363-370.

Turner, R. E. (1982) Impacts of land loss on Louisiana's coastal fisheries. In: Proceedings of the Conference on coastal erosion and wetland modification in Louisiana: causes, consequences, and options. editor D. F. Boesch, U. S. Fish and Wildl. Serv., Biological Services Program, Washington, D. C. FWS/OBS-82/59: 112-120.

Turner, R. E. (1986) Relationships between mangrove, aquaculture pond construction and shrimp in Ecuador. Workshop Report Instituto de Pesca, Guayaquil, Ecuador, July 1986.

Turner, R. E. & M. S. Brody (1983) Habitat suitability index models: Northern Gulf of Mexico brown and white shrimp. U. S. Dept. Int. Fish Wildl. Serv. FWS/OBS-82/10.5. 24 pp.

Zimmerman, R. J., T. J. Minello & G. Zamora 1984. Selection of vegetated habitat by brown shrimp, *Penaeus aztecus*, in a Galveston Bay salt marsh. Fish. Bull. 82:325-336.

THE RELATIONSHIP BETWEEN SHRIMP YIELDS AND INTERTIDAL VEGETATION (MANGROVE) AREAS: A REASSESSMENT*

Daniel Pauly
International Center for Living Aquatic Resources Management
MCC Post Office Box 1501, Makati, Metro Manila, Philippines

Jose Ingles
College of Fisheries, University of the Philippines in the Visayas
Diliman, Quezon City, Philippines

ABSTRACT: Three data sets (one from a worldwide survey, one from Indonesia and one using Philippine data) are combined to derive a single relationship linking penaeid shrimp yield, intertidal vegetation area (mainly mangrove) and latitude. This relationship, being logarithmic, cannot be used to compute precise estimates of shrimp fishery losses, given destruction or reclamation of a given surface area of intertidal vegetation. It gives support, however, to the widely held perception that intertidal vegetation plays a major role in penaeid shrimp recruitment.

RESUMEN: Tres juegos de datos (uno de investigaciones a nivel mundial, otro de Indonesia y otro usando datos de Filipinas) son combinados para derivar una relación simple vinculando capturas de camarones peneidos, áreas de vegetación intermareal (principalmente manglares) y la latitud. Estas relaciones, siendo logarítmicas, no pueden ser usadas para computar estimaciones precisas de pérdidas de capturas pesqueras, por destrucciones o usos alternativos de áreas de vegetación intermareal dadas. Sin embargo, justifica la noción ampliamente aceptada de que la vegetación intermareal juega un papel principal en el reclutamiento de camarones peneidos.

* ICLARM Contribution No. 282.

1. INTRODUCTION

Mangrove and other forms of intertidal vegetation have greatly increased in status in recent years. Once viewed as "wasteland", the sole raison d'être of which was to be drained, filled, defoliated, burned or otherwise brought into the folds of "development", they are now seen as a resource of their own, and the habitat of a variety of aquatic animals, especially the larvae and juveniles of commercially exploited stocks (Kutkuhn, 1966).

Among the stocks which wholly depend on intertidal vegetation for their recruitment are various species of penaeid shrimps (Garcia & Le Reste 1981). The requirement of such commercially important species as Penaeus duorarum in the Atlantic and P. monodon and P. indicus in the Indo-Pacific for sheltered, estuarine conditions - e.g. as occur in mangrove swamps - has prompted several researchers to postulate, and later to demonstrate the existence, for various areas, of a correlation between penaeid shrimp yields and area of intertidal vegetation (MacNae, 1974; Turner, 1977; Martosubroto & Naamin, 1977).

The purpose of this paper is to expand on these earlier approaches, and more specifically:

- to demonstrate that earlier data (those of Turner 1977 and Martosubroto & Naamin 1977) can be combined into a single relationship,
- to show that data now available from various regions of the Philippines can also be incorporated into this single relationship,
- to show that the correlation between penaeid shrimp yields and intertidal vegetation can be increased by the inclusion of latitude as an explanatory variable, and
- to discuss some of the computational problems associated with both our and earlier approaches, notably with the use of logarithmic relationships.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1 Materials

Three sets of data on penaeid shrimp yields and intertidal vegetation area were used in the present study:

2.1.1 Data compiled by Turner (1977)

The data set consists of 24 pairs of estimated maximum sustainable yield (MSY) of penaeid shrimps and intertidal vegetation areas from 3 continents, together with the latitude corresponding to each area. All MSY estimates consist of the average landings in years with high, stabilized effort (see Turner, 1977). Turner's estimate of MSY were turned from "head off" to "head on" values through multiplication by a factor of 1.6 (Kutkuhn, 1962) to make them comparable with the "head on" values from Indonesia and the Philippines.

The surface areas of intertidal vegetation (salt marsh macrophytes, Spartina spp., Juncus spp., mangrove) were estimated by Turner (1977, Table 1, numbers 1-14) mainly by planimetry from high-scale maps. These data are reproduced in Table 1, numbers 15-24 and numbers 25-38. Turner's estimates for Indonesia and the Philippines (one data triplet each) have been omitted, much more detailed data being available from these two countries (see below).

2.1.2 Data compiled by Martosubroto & Naamin (1977)

The data set consists of 7 pairs of penaeid MSY and intertidal vegetation area (i.e. mangrove in this case). Both MSY and mangrove area were estimates as in Turner (1977) except for South Java where MSY was estimated from a plot of catch per effort on effort (Zalinge & Naamin, 1978). The Indonesian data are reproduced in Table 1 (#1-7), with latitudes added.

2.1.3 Original data from the Philippines

The data consist of 7 pairs of values of shrimp MSY and mangrove area from seven administrative Regions of the Philippines (Table 3). We used the same definition of MSY as Turner (1977). We have discounted shrimp landings from Region III (Manila Bay and adjacent waters and from Region IX to XII (Southern Philippines) for fear of over-reporting and under-reporting, respectively. The MSY estimates were obtained for each region by adding to the average "commercial" landings of the year 1974 to 1978 the average "municipal" (=artisanal) landings for the years 1977 and 1978 (Table 2). Gaps in the Philippine Fisheries Statistics prevented a more consistent approach.

The surface areas of intertidal vegetation are taken from Anon. (1979). They refer to mangrove areas as obtained using LANDSAT imagery, and differentiate between more or less untouched or "virgin" mangrove and logged-over or "exploited" mangrove (see Table 3). The summary data for the Philippines are given in Table 1 (#8-14).

2.2 Methods

Three approaches were used in the analysis of the data of Table 1.

- Plotting $\log_{10}$MSY/area on $\log_{10}$ intertidal vegetation area, and plotting $\log_{10}$MSY/surface area on latitude, to demonstrate the effects of intertidal vegetation area and latitude on shrimp MSY.

- Plotting $\log_{10}$MSY on $\log_{10}$ intertidal vegetation area and latitude by means of a multiple regression, and comparing the results with those obtained without taking logarithms, to demonstrate that the relationship between MSY and intertidal vegetation area is not linear.

- Calculating the residuals of the best fitting multiple regression and ranking these residuals (= differences between actual and predicted values) to identify outlyers.

3. RESULTS

The relationship between $\log_{10}$MSY/ha and $\log_{10}$ intertidal vegetation in km^2 can be described by the equation

$$\log_{10}\text{MSY/area} = 2.761 - 0.24194\log_{10}\text{intert.veg.} \qquad ...1)$$

with R = 0.508, which is significant ($P < 0.01$). The relationship between MSY/area and latitude (° N or S) is, similarly:

$$\log_{10}\text{MSY/area} = 2.158 - 0.01539\ \text{lat.} \qquad ...2)$$

with R = 0.327, which is significant ($P < 0.05$).

Table 1. Data on penaeid shrimp yield (MSY) and its relationship to intertidal vegetation (mainly mangrove) and latitude.[a]

Nr	Area	Latitude	Intertidal vegetation $km^2 \times 10^3$	Shrimp MSY $t \times 10^3$	MSY per area[b] kg/ha
	Indonesian Waters				
1	Northern Sumatra	2°N	1.29	9.57	74.2
2	Southern Sumatra	2°S	5.26	14.9	28.3
3	N-E Java Coast	6.5°S	0.587	5.21	88.8
4	South Java Coast	8°S	0.262	4.31	165
5	Kalimantan	0°	6.97	11.9	17.1
6	Sulawesi	3°S	0.962	5.24	54.5
7	Western New Guinean and Moluccan Waters	5°S	9.69	15.4	15.9
	Philippine Waters[c]				
8	Region I	16.5°N	0.010	0.340	344
9	Region II	18°N	0.0268	0.721	270
10	Region IV	15°N	0.406	5.29	130
11	Region V	13.5°N	0.163	4.75	291
12	Region VI	10.5°N	0.0972	3.40	350
13	Region VII	10°N	0.103	2.88	278
14	Region VIII	11°N	0.184	2.45	133
	Misc. Asian Waters				
15	Sri Lanka	7°N	0.370	1.01	273
16	West Bengal	21°N	41.6	17.4	41.8
17	Malaysia	4°N	30.0	97.0	323
18	Pakistan	24°N	32.0	30.4	95.0
19	Thailand[d]	10°N	16.4	124[d]	756[d]
20	Cambodia	10°N	2.15	1.38	64.2
21	South Vietnam	10°N	4.74	88.8	187
	African Waters				
22	Madagascar	17°S	3.20	7.84	24.5
23	South Africa	18°S	1.35	0.845	62.6
24	Mozambique	15°S	8.58	5.28	61.6
	American Waters				
25	Ecuador and Peru	2°S	4.00	9.98	250
26	Venezuela (Lake) Macaraibo	10°N	12.0	12.9	108
27	Trinidad	10.5°N	1.41	0.870	61.7
28	Nicaragua (Pacific Coast)	12.5°N	1.50	2.30	153
29	Nicaragua (Atlantic Coast)	12.5°N	21.2	7.97	37.6
30	El Salvador	13.5°N	6.5	5.76	88.6
31	Costa Rica (Pacific Coast)	9°N	3.85	3.81	99
32	Guatemala (Pacific Coast)	14.5°N	1.83	3.39	185
33	Louisiana to Texas (USA)	29°N	122	65.7	53.7
34	West Florida to Mississippi (USA)	29°N	4.05	22.4	55.3
35	East Florida (USA)	28°N	6.15	2.21	35.9
36	Georgia (USA)	31.5°N	14.8	3.08	20.8
37	South Carolina (USA)	33°N	17.6	2.22	12.6
38	North Carolina (USA)	35.5°N	6.43	2.03	31.6

[a]See text for sources of data.
[b]To convert kg/ha to tonnes/km^2, multiply kg/ha by 10.
[c]See also Tables 2 and 3.
[d]Probably includes shrimp caught outside Thailand, as is also known to occur with "Thai" fish landings.

The linear plot of MSY (in tonnes) on intertidal vegetation area (in km^2) and latitude in (° N or S) is described by the equation

$$MSY = 19.9 + 0.1334 \text{ int. veg.} - 0.8292° \text{lat.} \quad ...3)$$

with R = 0.510, which is significant ($P < 0.01$). Using logarithms, i.e. plotting $\log_{10}$MSY on $\log_{10}$ intert. veg. and latitude, leads however to the equation

$$\log_{10}MSY = 2.41 + 0.4875 \log_{10} \text{int.veg.} - 0.0212° \text{lat.} \quad ...4)$$

and a much improved fit (R = 0.726), explaining 53% of the variance in the dependent variable (MSY).

Table 2. Data on shrimp landings by regions of commercial and artisanal fisheries for 1974-1978.

	Commercial fishing vessels ($t \times 10^3$)						Artisanal fisheries ($t \times 10^3$)			Commercial and artisanal ($t \times 10^3$)
	1974	1975	1976	1977	1978	Mean (1974-1978)	1977	1978	Mean (1977-1978)	Annual mean (1974-1978)
Region										
I	0.055	0.0641	0.0827	0.058	0.051	0.0622	0.389	0.167	0.278	0.340
II	–	–	–	–	–	–	0.695	0.747	0.721	0.721
IV	2.29	4.06	1.73	0.941	1.10	2.03	3.89	2.62	3.26	5.29
V	4.22	4.59	4.42	2.91	0.633	3.36	1.37	1.41	1.39	4.75
VI	3.01	2.7	2.59	1.68	1.08	2.21	1.21	1.17	1.19	3.40
VII	2.71	2.18	2.32	1.32	3.74	2.44	0.585	0.296	0.439	2.88
VIII	0.527	0.686	0.713	0.667	0.236	0.565	2.20	1.56	1.88	2.45

Table 3. Data on mangrove areas of the Philippines by regions (adapted from Anon. 1979).

Region	Virgin mangrove km^2	Exploited mangrove[a] km^2	Total mangrove area km^2
I	–	9.89	9.89
II	6.47	20.3	26.8
IV	346.00	59.6	406.00
V	101.00	61.6	163.00
VI	39.00	58.2	97.2
VII	72.1	31.3	103
VIII	139.00	45.3	184

[a]Exploited mangrove consists of logged-over areas and low density areas.

4. DISCUSSION

Our results suggest that the data sets of Turner (1977), that of Martosubroto & Naamin (1977) and the one we present here from the Philippines are, as a whole, mutually compatible and can be incorporated into a single relationship. The analysis of the residuals suggest that the values of MSY and/or mangrove areas for Thailand and possibly Malaysia may be erroneous (MSY too high).

The residuals for the Philippine data all have negative signs, i.e., the actual MSY values are lower than predicted by equation (4). Possible reasons for this may be found in the fact that we have not differentiated between virgin and exploited mangrove, that reported shrimp landings were underestimated, or both. The frequency distribution of all residuals is normally distributed ($P < 0.01$), as assessed through a Kolmogorov-Smirnov test (Siegel,1956). This justifies the use of the statistical model implied in equation (4). (See Blalock 1972, p. 464 footnote).

The problem with a relationship such as (4) is however that as a logarithmic relationship, it cannot be used in a predictive mode, as is illustrated in the example below:

Let's assume a country, located at 0°latitude had 3 shrimping grounds, each with associated mangroves as follows:

area A	300000 km^2
area B	100000 km^2
area C	50000 km^2
	450000 km^2

Equation (4) provides estimates of $\log_{10}$ shrimp MSY of 5.08, 4.85 and 4.70 for areas A, B, and C respectively; the sum of their antilogs (241000 t) is much more than the value of 147000 t that would have been obtained, had the total area of 450000 km^2 been inserted into equation (4).

This dilemma cannot be avoided: it is due to the fact that large areas of intertidal vegetation have, on a per area basis, a smaller impact on fish yields than small areas, a fact reflected by the improved fit of equation (4) over equation (3). When reviewing aspects of this shrimp/mangrove relationship, the Standing Committee on Resource Research and Management of the Indo-Pacific Fisheries Commission (Anon. 1980 p. 6) wrote about this:

> "there appears to be a logarithmic relationship between the recruitment of shrimps in a given stock and the area of mangrove. [...]. If the logarithmic relationship holds, the impact of a given reduction of mangrove area on shrimp production will become greater as the remaining area is reduced".

We have demonstrated that the logarithmic relationship holds (even if it cannot be used directly for predictive purposes) and that, therefore destroying intertidal vegetation will affect shrimp fisheries, especially in those areas that have little of such vegetation.

5. REFERENCES

Anon. (1979) Mangrove inventory of the Philippines using Landsat data. Nat. Res. Management Center. Rep, (mimeo) 12 p.

Anon. (1980) Report of the second session of the Indo. Pacific Fishery Commission. Standing Committee on Resources Research and Development, Hong Kong, 3-8 Dec. 1979. FAO, Rome 1980, 54 p.

Blalock, H.M. (1972) Social Statistics. McGraw-Hill, San Francisco, 583 p.

Garcia, S. & L. Le Reste. (1981) Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stocks. FAO Fish. Tech. Pap. (203), Rome, 215 p.

Kutkuhn, J.H. (1962) Conversion of "whole" and "headless" weights in commercial Gulf of Mexico shrimps. U.S. Dept. Int. Fish Wildl. Serv. Sp. Sci. Rep. Fish. (409), 7 p.

Kutkuhn, J.H. (1966) The role of estuaries in the development and perpetuation of commercial shrimp resources. Amer. Fish. Soc. Sp. Publ. No. 3: 16-36.

MacNae, W. (1974) Mangrove forests and fisheries. Indian Ocean Programme, Ind. Ocean Fish. Comm. IOFC/DEV/74/34, Rome, 35 p.

Martosubroto, P. & N. Naamin. (1977) Relationship between tidal forests (mangroves) and commercial shrimp production in Indonesia. Marine Res. Indonesia No. 8: 81-86.

Philippines, Republic of the. (1974-1979) Fisheries Statistics of the Philippines. Ministry of Nat. Res. Bull. Fish. Aquat. Res.

Siegel, S. (1956) Non-parametric statistics for the behavioral science. McGraw-Hill Book Company, New York, 312 p.

Turner, R.E. (1977) Intertidal vegetation and commercial yields of penaeid shrimps. Trans. Am. Fish. Soc. 106: 411-416.

Van Zalinge, N. & N. Naamin (in press, in 1977) Cilacap based trawler fishery for shrimp along South coast of Java. Publ. Mar. Fish. Inst. (not seen).

CONTRIBUCIÓN DE NUTRIENTES DE UN MANGLAR DE LA BAHÍA DE PANAMA

Luis D'Croz
Juan del Rosario
Ricardo Holness
Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Panamá
Estafeta Universitaria, Panamá

RESUMEN : La relación entre las pesquerías y los manglares ha sido indicada desde los inicios de los años 70 (Macnae, 1974). Aún cuando hay fuertes evidencias que sugieren que los manglares favorecen a las pesquerías en la actualidad, no es posible discernir si se trata de un proceso relacionado con la transferencia de parte de la productividad primaria de los manglares, o de su importancia como habitat para la crianza de larvas y juveniles de especies de la zona costera.

En la Bahía de Panama, estudios han indicado que las áreas de mayor rendimiento pesquero, principalmente de camarones y anchovetas, están relacionadas a la extensión de costas con manglares. Mas aún en el caso de las anchovetas, a estas se les encuentra en sus mas altas densidades en las zonas enriquecidas con la contribución orgánica de los manglares (D' Croz y Kwiecinski, 1980). Sin embargo, la dinámica de esta relación es desconocida.

Los estudios realizados en un manglar de la Bahía de Panama (mangle rojo), indican que la hojarasca es de 3.97 g m^{-2} $día^{-1}$. Esto representa un aporte de 9 Kg de nitrógeno y 6 Kg de fósforo por hectárea al año. De estos, aproximadamente la mitad de nitrógeno y dos tercios de fósforo son transferidos a la zona costera, por efectos de mareas. El resto, es reciclado dentro del manglar. La contribución nutritiva de los manglares puede tener los siguientes destinos:

A) Una porción es exportada hacia la zona costera, como se indico anteriormente, en forma de detritus o como materia disuelta. Parte de los nutrientes de los detritus puede ser incorporada a la biomasa de organismos detritívoros, como los juveniles de camarones y algunos peces.

B) La otra porción es reciclada in situ por el mangle o por cualquier otra planta luego de la remineralización de los nutrientes de la materia detrítica. Otros procesos asociados incluyen la liberación de nitrógeno amoniacal derivado de las heces de los detritívoros.

Estudios muy recientes indican que la contribución nutritiva de los manglares representa el 50% de la ingestión alimenticia de camarones, cangrejos y peces los manglares (Rodelli et al., 1984). Esto implica que la producción de hojarasca del manglar tiene importancia de ser parcialmente responsable de la magnitud de la biomasa de juveniles de organismos de la zona costera, que posteriormente reclutaran a las poblaciones adultas. Esto último, también resulta ser parte de la exportación de nutrientes, incorporados a la biomasa de los detritívoros, hacia la zona costera cercana.

AGRADECIMIENTO

El apoyo institucional y financiero del CIID (Centro Internacional de Investigaciones para el Desarrollo), que a través del Dr. Ramón Buzeta, hicieron posible la participación de este estudio en el IREP (OSLR) Workshop on Recruitment in Tropical Coastal Demersal Communities, celebrado en Ciudad del Carmen, Campeche, México en la Estación "El Carmen" del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, del 21 al 25 de abril de 1986.

REFERENCIAS

D'Croz, L. & Kwiecinski (1980) Contribucion de los manglares de la pesquería de la Bahía de Panamá. Rev. Biol. Trop., 28 (1) : 13 - 29.

Macnae, W. (1974) Mangrove forest and fisheries. FAO, Rome, 35 p.

Rdelli, M. R., J. N. Gearing, N. Marshall & A. Sasekumar (1984) Stable isotope ratio as a traacer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems. Oceanologia, 61 : 326 - 333.

RECLUTAMIENTO EN BAGRES MARINOS TROPICALES

Ana Laura Lara-Domínguez
Alejandro Yáñez-Arancibia
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM
Laboratorio de Ictiología y Ecología Estuarina
Apartado postal 70-305 04510 México, D.F.

RESUMEN : La familia Ariidae es una de las más importantes en las comunidades de alta diversidad en el sur del Golfo de México, registrándose tres especies en la Laguna de Términos, *Arius felis*, *A. melanopus* y *Bagre marinus*. Presentan una gran capacidad eurihalina, siendo capturadas en salinidades de 0 a 37 ° oo. Las poblaciones de juveniles y adultos separan sus habitat, atenuando la competencia inter e intraespecífica, de esta manera optimizan la gran heterogeneidad ambiental que existe en la region por sus estrategias de alimentacion, reproducción y reclutamiento. Para *A. felis* el reclutamiento es contínuo desde la plataforma continental adyacente hacia la laguna; *A. melanopus* su patrón de reclutamiento es estacional y sólo se presenta en el sistema lagunar-estuarino; *B. marinus* presenta un reclutamiento estacional desde la plataforma continental adyacente hacia la Laguna de Términos y visceversa.

Contribución 473 del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

1. INTRODUCCION

La biología pesquera es ecología aplicada y por tanto la integración e interacción de los procesos físicos y biológicos, es fundamental para el desarrollo de actividades de prospección, evaluación, explotación y administración racional de la pesca demersal. La persistencia, magnitud, variabilidad y perspectivas ecológicas de los recursos, dependen de los cambios en el reclutamiento (Yáñez-Arancibia, 1985).

Los problemas inherentes, como tecnologías de muestreos o el desconocimiento de la distribución del recurso, surgen para abordar este tipo de enfoques y permiten detectar las necesidades de investigaciones prioritarias como: estudios del potencial reproductivo de los adultos, comparación de ecosistemas y ciclos de vida, análisis de los cambios en la composición de las capturas, estructura poblacional basada en longitudes, tecnicas de estudio de edades y utilización de registro de procesos costeros y ambientales sedimentarios, sobre todo en la implementación y manejo de métodos sobre producción de huevos, técnicas de captura, interacciones tróficas, relaciones peces-habitat, el vínculo de las condiciones oceanográficas, y el monitoreo de los recursos y su ambiente (Yáñez-Arancibia, 1985).

El entendimiento de esta problemática, permite visualizar que el conocimiento de los recursos demersales de alta diversidad, es muy limitado desde el punto de vista de los procesos ambientales ligados con el reclutamiento. Este es un problema muy complejo por el estrecho vínculo que se presenta en las costas tropicales entre el marco físico ambiental, las interacciones con pantanos, los ambientes lagunares-estuarinos, la plataforma continental interna, y los recursos de alta diversidad en compleja organización biológica.

En América tropical y subtropical, la familia Ariidae es una de las más importantes en número de especies y biomasa en las comunidades de lagunas costeras y estuarios. Por lo tanto, su importancia es también grande en la estructura y función de las comunidades estuarinas, además de representar un importante recurso pesquero. En el Golfo de México, existen 3 especies Arius felis, A. melanopus y Bagre marinus (Yáñez-Arancibia et al., 1980, 1985a y b; Sánchez-Gil et al., 1981; Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986). Los bagres marinos están entre los peces con mayor éxito biológico en la zona costera tropical. Sus adaptaciones morfológicas estan optimizadas y funcionalmente tienen comportamientos reproductivos y alimentarios y patrones de migración altamente vinculados a los procesos físicos y heterogeneidad de habitat en sistemas lagunares estuarinos con variaciones en salinidad, descarga de rios, aporte de sedimentos y disponibilidad de alimento (Day y Yáñez-Arancibia, 1982, 1985).

El objetivo principal de este trabajo es determinar y comparar el patrón de reclutamiento de las 3 especies de bagres registradas en el sur del Golfo de México. Esto complementa la discusión de los ciclos de vida, en base a las estrategias de utilización de los diferentes habitat que precisan para cada una de las etapas biológicas, estableciendo el papel del habitat y los factores físicos en dichos estados de desarrollo. Otros trabajos complementarios son Lara-Domínguez et al. (1981) y Yáñez-Arancibia y Lara-Domínguez (1986).

2. AREA DE ESTUDIO

El sur del Golfo de México tiene un clima cálido-húmedo, con tres estaciones climáticas definidas. De junio a fines de septiembre se presentan lluvias frecuentes. De octubre a marzo es la estación de "nortes" o tormentas de invierno. Estas tormentas son fuertes y estan asociadas con chubascos desde octubre hasta enero. De febrero a mayo es la época de secas. La precipitación varía entre 1200 y 2000 mm por año, con un promedio cercano a 1700 mm anuales.

La Sonda de Campeche en la plataforma continental del sur del Golfo de México no presenta marcados pulsos estacionales. La temperatura varia de 22 a 29 °C y la salinidad de 34 a 38 °/oo. Sin embargo, existen patrones de distribución espacial de salinidad, pH, oxígeno disuelto, materia orgánica en sedimentos y transparencia de las aguas, que dan lugar a dos habitat principales. El subsistema en la parte oeste de la región (Zona A), esta fuertemente influenciada por las aguas estuarinas y fluviales (i.e., sediemtos limo-arcillosos, alta tubidez, y materia orgánica). El área este (Zona B) presenta características marinas, con alta salinidad, aguas claras, y sedimentos calcáreos. Es evidente también un patrón estacional de temperatura, salinidad y transparencia, altamente correlacionados con las condiciones climáticas (Fig. 1).

La Laguna de Términos adyacente a la Sonda de Campeche es un sistema estuarino grande (± 2500 Km^2) y somero (profundidad promedio de 3.5 m). Los vientos prevalecientes del este, las corrientes litorales y la descarga de los rios causan un fuerte flujo neto hacia adentro del sistema por la boca este (Puerto Real) y hacia afuera en la boca oeste (El Carmen). El rango de mareas es de 0.3 a 0.7 m, la temperatura fluctúa entre 22 y 31 °C y la salinidad va de 12 a 30 °/oo. La descarga total de los rios se estima de 6×10^9 m^3 año. Presenta un pulso estacional moderado de temperatura y luz con gradientes semipermanentes de salinidad muy marcados y por lo tanto una alta diversidad de habitats estuarinos.

En el área de estudio existe un gradiente estuario-plataforma de parámetros bien definidos. Los valores más altos de temperatura y salinidad se presentan de marzo a septiembre, y los más bajos de octubre a febrero. Descripciones ecológicas detalladas del área que conforman la Laguna de Términos, sus bocas de conexión y la Sonda de Campeche, se encuentran en los trabajos de Yáñez-Arancibia y Day (1982), Yáñez-Arancibia et al. (1983 y 1985a), Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil (1983).

3. MATERIAL Y METODOS

3.1 Actividades de campo

Para los muestreos se utilizó una red de arrastre de prueba camaronera de 5 m de largo, 5 m de boca (abertura de trabajo de 2.5 m) y luz de malla de 3 4 de pulgada en arrastres de 10 a 12 minutos y velocidad de 2 a 2.5 nudos, cubriendo un área de 1500 a 2000 m^2. Las profundidades nunca excedieron los 4 m. Las capturas se efectuaron de marzo de 1980 a enero de 1982. La ubicación de las estaciones de colecta caracterizan los diferentes habitat de la laguna que se muestran el la Figura 1. En cada estación de colecta se realizaron mediciones

SUBSISTEMAS ECOLOGICOS

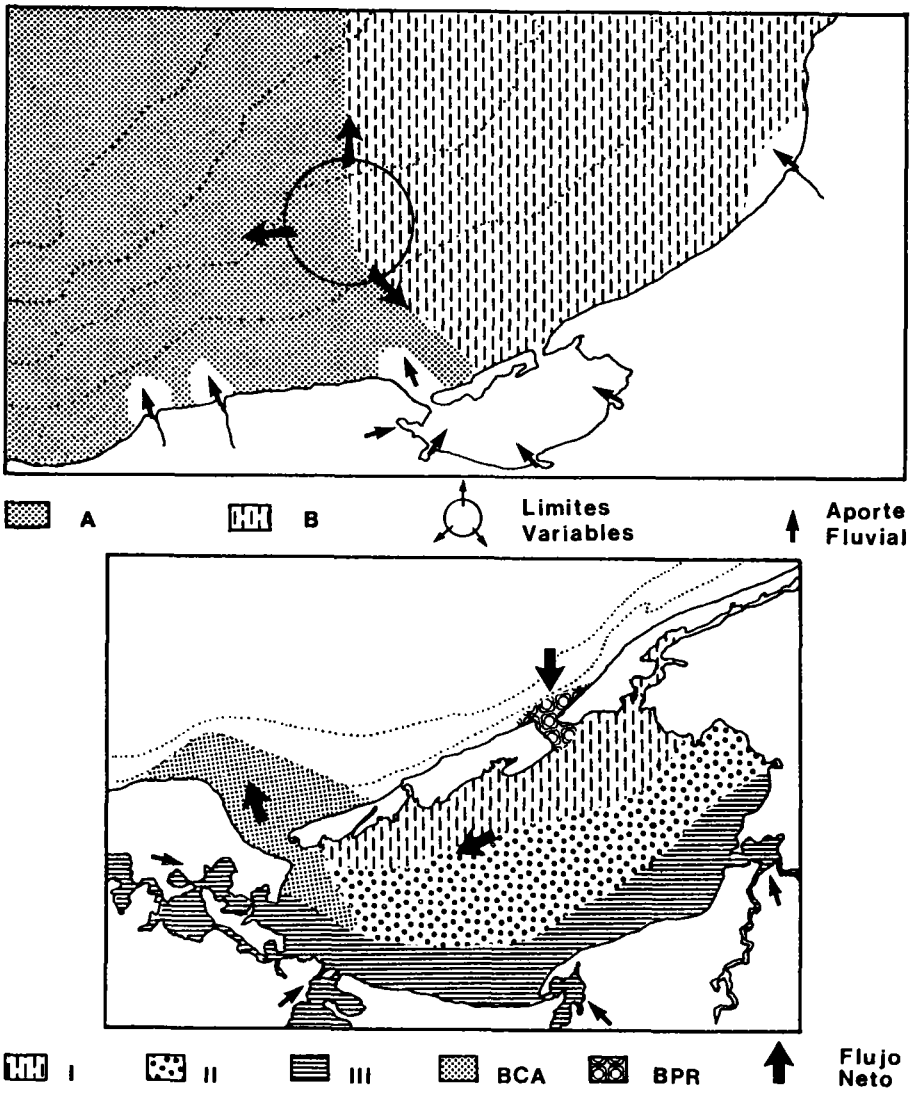


Figura 1. Delimitación de los dos habitat caracterizados para la Sonda de Campeche denominados : **Zona A** con influencia estuarina, se relaciona con la provincia terrígena y el aporte de aguas epicontinentales y **Zona B** tipicamente marina, se relaciona con la provincia carbonatada. Así como, los cinco habitat caracterizados para la Laguna de Términos denominados : **Grupo I** (litoral interno de la Isla del Carmen) con persistente influencia marina manteniendo valores elevados de salinidad y transparencia; **Grupo II** (cuenca central lagunar) es un área de transición entre las condiciones marinas en el sector noreste hasta salobres en el sector sur y oeste; **Grupo III** (sistemas fluvio - lagunares) zona de mayor influencia de los ríos manteniendo valores bajos de salinidad; **BCA** (Boca del Carmen) es una zona en la que prevalecen las condiciones estuarina debido al flujo neto de salida de las aguas hacia la plataforma continental ; **BPR** (Boca de Puerto Real) es una zona predominantemente marina debido al flujo neto de agua del Golfo de México hacia la laguna.

de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, profundidad y transparencia. Se hicieron observaciones respecto al tipo de vegetación sumergida y circundante, macrofauna béntica, mareas y datos climáticos.

3.2 Material de estudio

De los muestreos realizados, se obtuvo un total de 1200 ejemplares de Arius felis, 4511 de A. melanopus y 113 de Bagre marinus en un rango de tallas de 35 a 377, 25 a 282 y 70 a 240 mm de longitud total (LT), respectivamente. Una colección de referencia ha quedado depositada en el Laboratorio de Ictiología y Ecología Estuarina del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM; catalogada para Arius felis CCML-PF 0.001562/1568 (Camp.), para A. melanopus CCML-PF 0.001569/1573 (Camp.) y para Bagre marinus CCML-PF 0.001556/1561 (Camp.).

3.3 Actividades de Laboratorio

La abundancia, la talla promedio, alimentación, hábitos alimenticios, sexo y madurez gonádica en función del espacio y el tiempo, fue determinada de acuerdo a los trabajos de Nikolsky (1963), Randall (1967), Yáñez-Arancibia et al. (1976), Lara-Domínguez et al. (1981), Chavance et al. (1984), Sánchez-Gil y Yáñez-Arancibia (1985), Yáñez-Arancibia et al. (1986), Aguirre-León y Yáñez-Arancibia (1986) y Caso Chávez et al. (1986).

Para la determinación de los parámetros de dinámica de poblaciones, se siguieron los métodos desarrollados sobre la base de distribución de frecuencia de tallas establecidos por Pauly (1981, 1982, 1983), Jones (1982) y David et al. (1983).

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Relación de los parámetros poblacionales con los parámetros ambientales

Las tres especies de bagres de la Laguna de Términos, presentan una gran capacidad eurihalina. No obstante, cada una tiende a ser más abundante de acuerdo a un rango de salinidad determinado. Para A. felis, que se capturó entre 0 y 37 °/oo, la mayor abundancia se presenta a mayor salinidad entre 25 y 35 °/oo; en A. melanopus que se colectó en un rango de 0 a 36 °/oo, registra dos valores máximos, el primero en salinidades menores a 5 °/oo, el cual corresponde a individuos juveniles y el segundo entre 25 y 30 °/oo constituido de adultos; mientras que B. marinus, que se registro entre 4 y 32 °/oo, presenta una distribución homogénea de abundancia en relación a la salinidad en que se capturó.

4.2 Distribución espacial

A. felis se reporta para toda la Laguna de Términos. Sin embargo, sus valores más altos en biomasa y de frecuencia en las capturas se registran en el sector oriental de la laguna, el cual presenta una persistente influencia marina con praderas de pastos marinos. Esta población esta constituida tanto por organismos juveniles como adultos. Los individuos juveniles se localizan principalmente en la cuenca central lagunar, los preadultos o de tallas intermedias en el litoral interno de la Isla del Carmen y los adultos en toda la laguna. Existe una correspondencia de la distribución espacial de las tallas con las fases de desarrollo gonádico determinadas para la especie, esto es, en la cuenca central se capturó el 48 % de los individuos en Fase I, mientras que en el litoral interno de la Isla del Carmen el 48 % en Fase II, 62 % en Fase III, 58 % en Fase IV, 30 % en Fase VI y 61 % en Fase VII. Este patrón de distribución indica que la especie se localiza principalmente en el litoral interno de la Isla del Carmen, este habitat constituye un área de reproducción y crianza, mientras que la cuenca central es un área de alimentación para los organismos juveniles. Esta especie penetra a la laguna a través de la Boca de Puerto Real como adultos en maduración, dirigiéndose hacia las áreas de reproducción, una vez concluido este periodo, abandonan la laguna a través de la Boca del Carmen como adultos postreproductivos y algunos juveniles que se reclutan a la Sonda de Campeche.

A. melanopus también se captura en todos los habitat de la Laguna de Términos. Los valores mas altos de densidad biomasa y frecuencia de aparición en las capturas se registran en el sector occidental de los sistemas fluvio-lagunares, es decir en bajas salinidades, alta turbidez y caracterizada por la presencia de arrecifes de ostión. Esta especie esta constituída tanto por juveniles como adultos. Los individuos juveniles se localizan en la Boca del Carmen y sector occidental de los sistemas fluvio-lagunares; los preadultos en la cuenca central y las tallas adultas en toda la laguna. En esta población también existe una correspondencia con la distribución espacial de las tallas y las fases de desarrollo gonádico, puesto que el 53 % de los organismos en Fase I se capturaron en el sector occidental de los sistema fluvio-lagunares; en toda el área de persistente influencia dulceacuícola se capturaron el 74 % de los individuos en Fase II, 51 % en Fase III, 69 % en Fase IV, 59 % en Fase VI y 48 % en Fase VII. De acuerdo a esto se establece que el área de reproducción y parte de la crianza se lleva a cabo en los sistemas fluvio-lagunares principalmente en el sector occidental, mientras que el área de reclutamiento de los preadultos es la cuenca central y el litoral interno de la Isla del Carmen es el área de alimentación y maduración de los individuos preadultos y adultos.

B. marinus sólo se captura en la Boca del Carmen, sistemas fluvio-lagunares y cuenca central lagunar. Los valores más altos de densidad, biomasa y frecuencia de ocurrencia en las capturas se presenta en la Boca del Carmen y en menor proporción en los sistemas fluvio-lagunares. Para esta población sólo se registran tallas pequeñas, en Fases I y II de maduración gonádica, que corresponde a organismos juveniles. De acuerdo a esto, se establece que la especie se reproduce en la plataforma continental adyacente, penetrando a la laguna a través de la Boca del Carmen, para alimentarse y protegerse.

4.3 Alimentación

Las tres especies de bagres marinos en la Laguna de Términos presentan un amplio espectro trófico y son clasificadas como consumidores de segundo y eventualmente de tercer orden (Randall, 1967; Bravo-Núñez y Yáñez-Arancibia, 1979; Amezcua Linares y Yáñez-Arancibia, 1980; Yáñez-Arancibia et al., 1980, 1985a y b; Lara-Domínguez et al., 1981; Yáñez-Arancibia y Lara-Domínguez, (en prensa). No obstante, existe pequeñas diferencias en sus dietas: A. melanopus es un típico consumidor de segundo orden omnívoro, incluyendo en su dieta restos vegetales y fauna de pequeño tamaño como crustáceos y moluscos. Mientras que B. marinus es un consumidor de segundo orden predominantemente carnívoro, alimentándose principalmente de crustáceos decápodos, peces y anélidos. En el caso de A. felis, se encuentra entre estas dos categorías, puesto que se alimenta de meio y macrofauna béntica, así como de peces en proporciones similares.

En la dieta de las tres especies, se incluye gran cantidad de materia orgánica. Los cambios en la alimentación de estas especies están en relación con la edad, disponibilidad del alimento, época del año y el habitat lagunar, entre otros.

4.4 Distribución temporal

4.4.1 Frecuencia de tallas y patrones de reclutamiento

A. felis fue capturada durante todo el año en la Laguna de Términos. Presenta un continuo intercambio entre la plataforma continental adyacente y la laguna; no obstante en junio y octubre de 1980 son las principales inmigraciones. En junio se registran los valores más altos en peso total capturado, que coincide con organismos de tallas adultos; mientras que en octubre se presenta el valor más alto de biomasa (0.21 g m^2), el cual se relaciona con individuos de tallas juveniles. La primera inmigración, se relaciona con adultos maduros gonádicamente que se dirigen a áreas someras y protegidas para reproducirse y la segunda esta constituída de juveniles y preadultos dirigiéndose a areas de alimentación y protección dentro de la Laguna. En general, los individuos preadultos y adultos se capturan todo el año, mientras que los juveniles sólo de junio a enero. Esto último se relaciona

directamente con el periodo de reproducción, el cual se lleva a cabo de mayo a septiembre (época de lluvias), cuando también son capturadas hembras en Fase IV de maduración gonádica, con las aletas modificadas, y machos con huevos y/o embriones en la cavidad bucal. El patrón de reclutamiento determinado por el programa ELEFAN II, se observa que probablemente existan dos reclutamientos a lo largo del año, siendo el primero más intenso que el segundo (Navaluna y Pauly, 1986). En relación a la abundancia relativa de juveniles capturados (Fase I y II de maduración gonádica), la mayor proporción se presenta en noviembre, la cual puede tener correspondencia con el segundo reclutamiento establecido por el programa, mientras que el primero esta relacionado con la inmigración de adultos maduros a la laguna (Fig. 2). Con los datos de los rangos de tallas en que fue capturada esta especie en cruceros experimentales , tanto en la laguna como en la Sonda de Campeche, se observa que los juveniles se encuentran principalmente en la laguna, y los adultos en ambos sistemas (Fig. 3). En noviembre, se registran juveniles en la Sonda de Campeche, estableciéndose que esta población esta migrando entre estos dos sistemas ecológicos, reclutándose a la población adulta de la Sonda de Campeche.

A. melanopus también fue capturada durante todo el año. La biomasa de esta especie presenta varios pulsos a lo largo del periodo de muestreo, de los cuales el máximo valor registrado en abril de 1981 que corresponde a individuos adultos, mientras que en agosto y septiembre de 1980 el valor alto de biomasa corresponde a juveniles. Por otro lado, las tallas de preadultos y adultos están presentes todo el año y los juveniles sólo de junio a enero. Esto último, se relaciona directamente con la época de reproducción, la cual ocurre de mayo a septiembre (época de lluvias), capturándose hembras en Fase IV y machos con huevos y/o embriones en la cavidad bucal. En A. melanopus el reclutamiento sólo se presenta en la Laguna de Términos, siendo muy evidente una vez al año (Fig. 2). El patrón de reclutamiento que el programa ELEFAN II muestra, se relaciona directamente con el porcentaje de individuos juveniles capturados a lo largo del año, el cual es muy evidente de junio a enero (Fig. 2).

B. marinus, sólo se capturó de junio de 1980 a enero de 1981, en tallas juveniles. Su comportamiento esta muy relacionado con la plataforma continental adyacente, donde son capturados los organismos adultos, los cuales se reproducen durante el mismo periodo que las especies anteriores, de mayo a septiembre; o bien al menos de 60 a 70 días antes de que los juveniles libres nadadores, con la bolsa de vitelo reabsorbida entren a la laguna. Esta suposición es basa en la duración del periodo de incubación que Gudger (1912, 1916, 1918) establece para B. marinus en las costas de Estados Unidos, el cual es de aproximadamente de 60 a 70 días y que puede ser muy similar para esta especie en el sur del Golfo de México. Comparando los rangos de tallas en los meses que B. marinus fue capturada, tanto en la laguna como en la plataforma continental adyacente, se observa que las tallas adultas sólo se localizan en la Sonda de Campeche y los juveniles en la laguna. En noviembre existe una sobreposición en el rango de tallas entre ambos sistemas ecológicos, esto indica que la población juvenil de la laguna esta migrando hacia la plataforma, reclutándose de esta manera a la población adulta (Fig. 3).

4.5 Ciclos Bio-ecológicos

A. felis es una especie muy abundante en número y biomasa en las comunidades de peces del sur del Golfo de México, estando bien adaptada fisiológica y morfologicamente al sistema ecológico. Es dominante tanto en la Laguna de Términos como en la Sonda de Campeche, por tanto, presenta hábitos costeros con dependencia esturina. El modelo conceptual del ciclo bio-ecológico de A. felis se ilustra en la Figura 4. 1) A finales de la época de secas y principio de la de lluvias, los adultos maduran gonadicamente. Migran desde aguas profundas a áreas someras y protegidas del sector oriental de la plataforma continental adyacente, y entran a la Laguna de Términos a través de la Boca de Puerto Real, dirigiéndose hacia el litoral interno de la Isla del Carmen y sector nororiental de la laguna. Estas áreas constituyen las zona de reproducción y parte de la crianza. 2) Durante la estación de "nortes", los juveniles y adultos postreproductivos abandonan las áreas de reproducción, transitando la cuenca central, moviéndose hacia la Boca del Carmen, por donde la

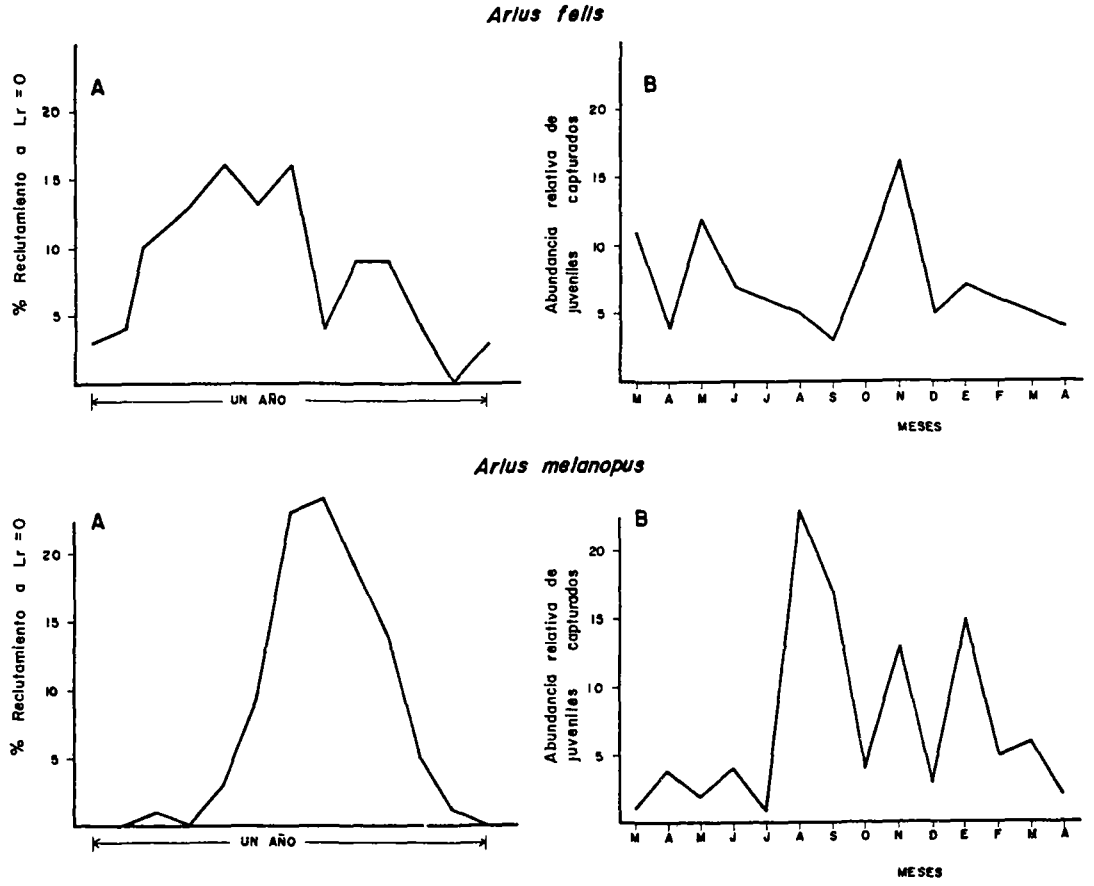


Figura 2. Patrón de reclutamiento en dos especies de bagres marinos en la Laguna de Términos, sur del Golfo de México, en base a: A) el análisis del método ELEFAN II y B) con la abundancia relativa de juveniles capturados (Fases I y II de maduración gonádica de acuerdo a Nikolsky, 1963)

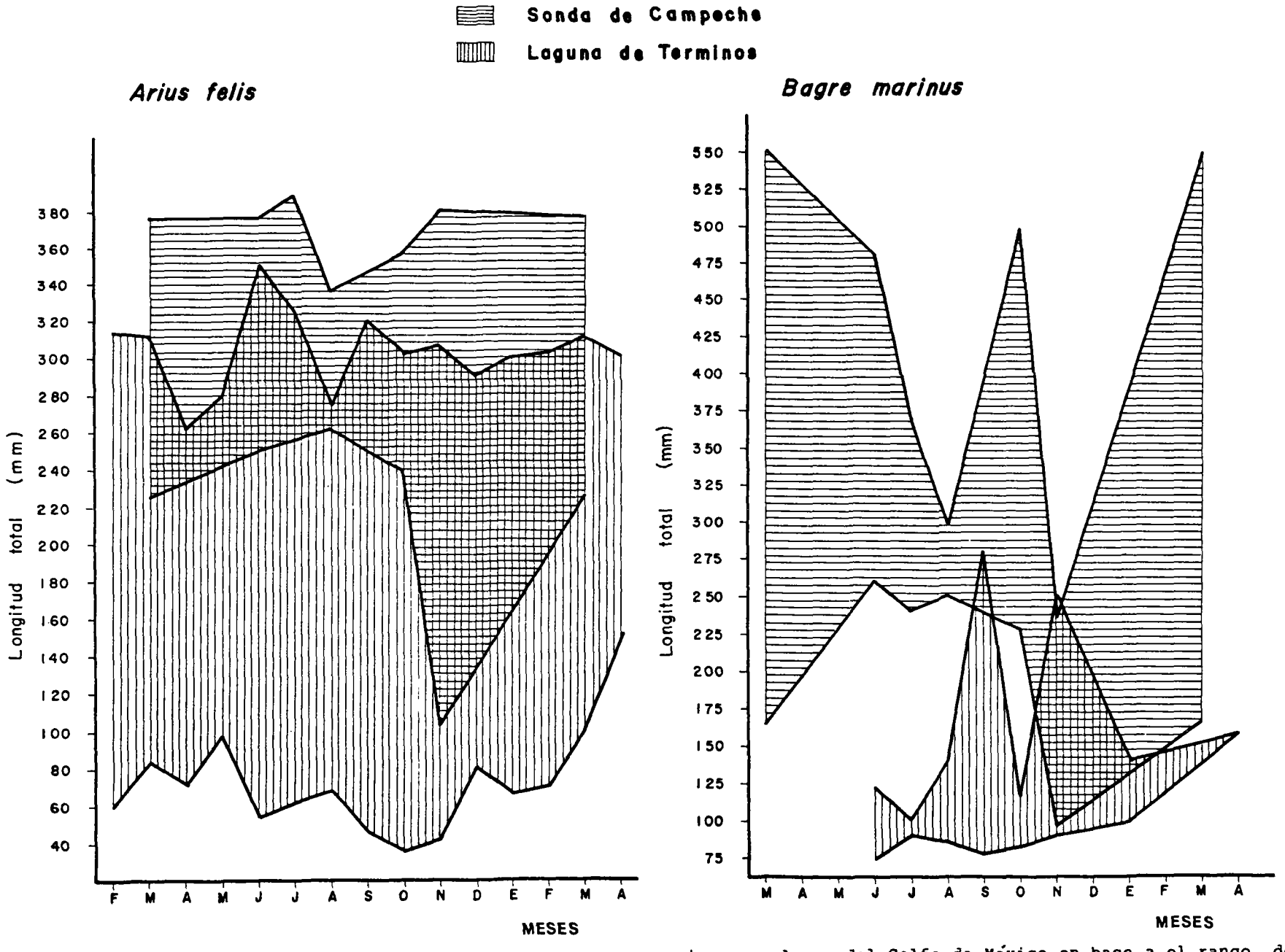
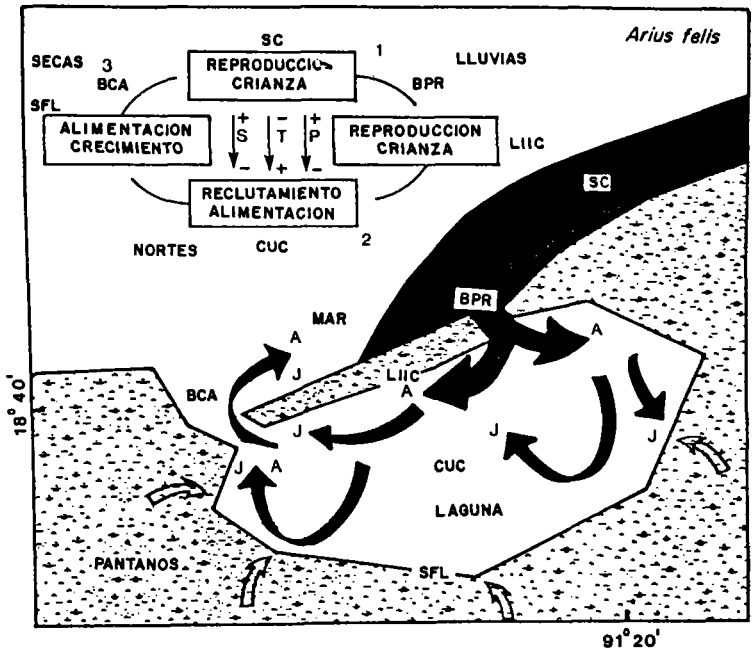


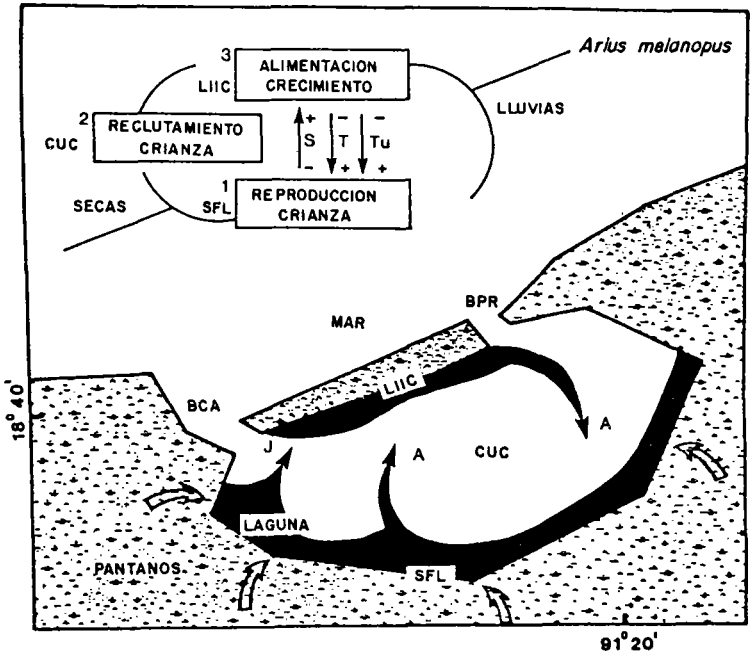
Figura 3. Patrón de reclutamiento en dos especies de bagres marinos en el sur del Golfo de México en base a el rango de tallas capturado en cada uno de los cruceros oceanográficos.

especie principalmente emigra hacia la plataforma continental adyacente, o bien se dirige hacia otros habitat de la Laguna de Términos. 3) Las áreas de pantanos o de influencia dulceacuícola, así como la plataforma continental, son zonas de alimentación para la población adulta y de maduración y crecimiento de los juveniles preadultos, esto último ocurre durante la estación de secas. Finalmente, los adultos maduros abandonan las áreas de alimentación, dirigiéndose hacia las áreas de reproducción y crianza. El patrón de migración de A. felis en la Laguna de Términos generalmente sigue el patrón de corrientes prevalecientes (este-oeste). Estacionalmente los movimientos migratorios para la reproducción están influenciados por las condiciones de elevada salinidad en áreas del litoral interno de la Isla del Carmen y sector noreste de la laguna, mientras que los juveniles están asociados principalmente a valores bajos de salinidad (Fig. 4).

A. melanopus es una especie tipicamente estuarina, completa todo su ciclo de vida en la Laguna de Términos, siendo una de las mas abundantes en número y biomasa, así como el bagre mejor adaptado fisiológica y morfologicamente al sistema lagunar-estuarino. Realiza migraciones dentro de la laguna como estrategias reproductivas y de alimentación. El modelo conceptual del ciclo bio-ecológico de A. melanopus se ilustra en la Figura 4. 1) A finales del periodo de secas y principio de la épocas de lluvias, los sistemas fluvio-lagunares asociados a la laguna, principalmente el sector occidental, constituyen áreas de reproducción y parte de la crianza. 2) A finales del periodo de lluvias e inicio de la época de "nortes", los juveniles y los adultos postreproductivos abandonan las áreas de reproducción, siendo la cuenca central de la laguna un área de tránsito donde se recluta la gran población de juveniles. 3) A finales de la época de "nortes" y principio del periodo de secas, las áreas del litoral interno de la Isla del Carmen son zonas de alimentación para adultos y de crecimiento y maduración para juveniles y preadultos. Finalmente, la población adulta en proceso de maduración abandona las áreas del litoral interno de la Isla del Carmen, dirigiéndose a las áreas de reproducción. Los gradientes de salinidad, temperatura y turbidez parecen ser los factores más relevantes, relacionados con el modelo. El movimiento reproductivo es en el sentido de la circulación prevaleciente, y el movimiento alimenticio en contra de la corriente (Fig. 4).

B. marinus es una especie predominantemente marina, típica de las comunidades de peces demersales de la plataforma continental adyacente (Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986, Yáñez-Arancibia et al., 1985c). No obstante, penetra a la Laguna de Términos y es considerada como un componente cíclico de las comunidades ícticas de este sistema ecológico, ya que sólo se le captura durante las épocas de lluvias y "nortes", realizando importantes etapas de su ciclo de vida en el medio ambiente lagunar-estuarino, como son alimentación y crianza. El modelo conceptual del ciclo bio-ecológico de B. marinus se ilustra en la Figura 4. 1) Al inicio de la época de lluvias, la especie probablemente se esta reproduciendo en aguas someras (< 20 m) del sector occidental de la Sonda de Campeche. Esta zona también es utilizada como área de crianza. 2) A finales de la época de lluvias y comienzo de la de "nortes", los juveniles abandonan la cavidad oral de los machos adultos y permanencen en áreas protegidas y someras de la plataforma, o entran a la Laguna de Términos a través de la Boca del Carmen para alimentación y crecimiento. Al mismo tiempo, los adultos postreproductivos se dirigen hacia aguas más profundas de la plataforma. 3) A finales del periodo de "nortes", la población juvenil deja la laguna a través de la Boca del Carmen dirigiéndose hacia áreas más profundas de la Sonda de Campeche donde continuan creciendo y alcanzan la madurez gonádica. El patrón de migración de esta especie, obedece a estrategias de crianza de juveniles así como de alimentación de los preadultos. La especie durante la época de "nortes" penetra a la laguna, a través de la Boca del Carmen. En este periodo climático-meteorológico durante las tormentas de invierno el patrón de corrientes en la laguna cambia, penetrando el agua por ambas bocas pero en el balance del ciclo de mareas tiende a penetrar mayor cantidad por la Boca del Carmen y a salir por la Boca de Puerto Real (Yáñez-Arancibia y Day, 1982; Yáñez-Arancibia et al.1983). Esto puede favorecer la inmigración de la especie a la laguna moviéndose de mayor a menor profundidad, transparencia y salinidad, siendo inversa esta relación para la temperatura. Por otro lado, el movimiento de emigración se lleva a cabo por la misma boca, siguiendo el sentido de la corriente de agua prevaleciente (Fig.4).





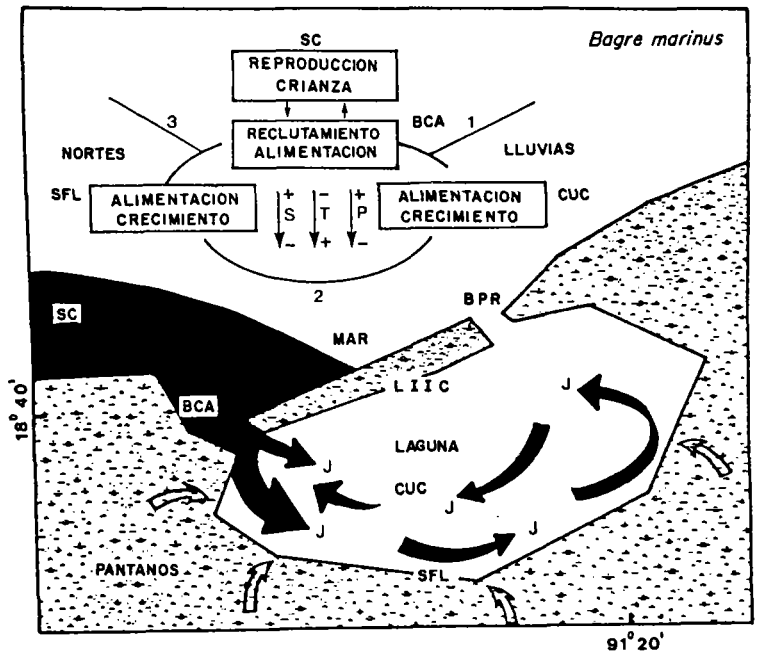


Figura 4. Patrón de migración y ciclos de vida de tres especies de bagres en la Laguna de Términos y Sonda de Campeche en función a su reclutamiento. Explicación en el Texto.

AGRADECIMIENTOS

El apoyo institucional y financiero para el presente estudio fue proporcionado por el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de Mexico (ICML-UNAM) y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través de los proyectos "Ecología, Usos, Recursos y Manejó de los Ecosistemas Costeros del Estado de Campeche" clave PCECBNA-021924 e "Interacciones Ecológicas Estuario-Mar en la Región de la Laguna de Términos : Fisicoquímica, Contaminación, Ecología Trófica, Modelos Matemáticos y Análisis del Sistema y sus Recursos Bióticos" clave PCECBNA-021925.

Al personal del Laboratorio de Ictiología y Ecología Estuarina del ICML por su ayuda en el procesamiento de las colectas de peces y en comentarios de los resultados en las distintas etapas de desarrollo del trabajo en especial a Margarita Caso-Chávez y Patricia Sánchez-Gil. A Eduardo Sáinz Hernández por su colaboración en el procesamiento de datos y ayuda en los programas de computación. Parte de este manuscrito fue revisado por Antonio García-Cubas, Albert van der Heiden, Felipe Amezcua, Raul Gío-Argaez. A John W. Day, Jr. y Daniel Pauly quienes hicieron una revisión crítica de los resultados.

5. REFERENCIAS

Aguirre-León, A. & A. Yáñez-Arancibia (1986) La mojarras de la Laguna de Términos, Campeche: Taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica. (Pisces : Gerreidae). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 13 (1)

Amezcua Linares, F. & A. Yáñez-Arancibia (1980) Ecología de los sistema fluvio-lagunares asociados a la Laguna de Términos. El habitat y estructura de las comunidades de peces. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 7 (1) : 69 - 118

Bravo-Núñez, E. & A. Yáñez-Arancibia (1979) Ecología de la Boca de Puerto Real, Laguna de Términos. I. Descripción del área y análisis estructural de las comunidades de peces. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 6 (1) : 125 - 182

Caso Chávez, M., A. Yáñez-Arancibia & A. L. Lara-Domínguez (1986) Biología, ecología y dinámica de la poblaciones de Cichlasoma urophthalmus (Günther) en habitat de Thalassia testudinum y Rhizophora mangle, Laguna de Términos, Campeche. (Pisces : Cichlidae). Biótica, 11 (1)

Chavance, P., D. Flores Hernández, A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua Linares (1984) Ecología, biología y dinámica de las poblaciones de Bairdiella chrysoura (Lacépède, 1803) en la Laguna de Términos, sur del Golfo de México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 11 (1) : 123 - 161

David, N., L. Palomares & D. Pauly (1982) ELEFAN 0, a BASIC program for creating and modifying files for use with the ELEFAN I, II and III programs (MS) ICLARM, Manila pag. var.

Day, J. W., Jr. & A. Yáñez-Arancibia (1982) Coastal lagoons and estuaries: ecosystem approach. Ciencia Interamericana. OEA Washington Vol. Esp. Ciencias del Mar, 22 (1-2): 11 - 26

Day, J. W., Jr. & A. Yáñez-Arancibia (1985) Coastal lagoons and estuaries as environment for nekton, Chap. 3 : 17-34. In: Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration, editor A. Yáñez-Arancibia Editoral Universitaria, UNAM-PUAL-ICML, México. 900 p.

Gudger, E. W. (1912) Oral gestation in the grafftopsail cat-fish, Felichthys felis. Science, 35 (892): 192

Gudger, E. W. (1916) The graff-topsail, Felichthys felis, a sea catfish that carries its eggs in its mounth. Zoologica, 2 (5): 123 - 158

Gudger, E. W. (1918) Oral gestation in the graff-topsail catfish Felichthys felis. Carn. Inst. Wash. Publ., 252 : 25 - 52

Jones, R. (1981) The use of length composition data in fish stock assessment (with notes on VPA and Cohort Analysis). FAO Fish. Circ. 734 Rome, 55 p

Lara-Domínguez, A. L., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua Linares (1981) Biología y ecología del bagre Arius melanopus Gunther en la Laguna de Términos, sur del Golfo de México. (Pisces : Ariidae) An. Inst. Cienc. del. Mar. y Limnol. Univ. Nal. Auton. Mexico, 8 (1): 267 - 304

Navaluna, N. A. & D. Pauly (1986) Seasonality in the recruitment of Philippine fishes as related to monsoon wind patterns In: Recruitment Processes in Tropical Coastal Demersal Communities, editors A. Yáñez-Arancibia y D. Pauly. Ocean Science and Living Resources (OSLR) International Recruitment Project (IREP) COI-FAO-UNESCO, Workshop Press Serie, Paris

Nikolsky, G.V. (1963) The Ecology of Fishes.Academic Press Inc.,New York, 352 p.

Pauly, D. (1981) The relationship between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. Meeresforschung Reports on Marine Research, 28 (4): 251 - 282

Pauly, D. (1982) Studying single-species dynamics in a multispecies context. In: Theory and Management of Tropical Fisheries, editors D. Pauly y G. I. Murphy. ICLARM Conference Proceeding 9, Manila, 360 p

Pauly, D. (1983) Some simple methods for assessment of tropical fish stock. FAO Fisheries Technical Paper No. 234: 52 p

Randall, J. E. (1967) Foods Habits of Reefs Fishes of the west Indies. Studies Tropical of Oceanography Miami, 5 (20) : 487 p.

Sánchez-Gil, P. & A. Yáñez-Arancibia (1985) Evaluación ecológica de recursos demersales costeros tropicales : un enfoque metodológico en el sur del Golfo de México. In: Recursos Pesqueros Potenciales de México: La Pesca Acompañante del Camarón, editor A. Yáñez-Arancibia, Progr. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nal. de Pesca. UNAM, México D.F., Cap. 7: 275 - 314

Sánchez-Gil, P., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua Linares (1981) Diversidad, distribución y abundancia de las especies y poblaciones de peces demersales de la Sonda de Campeche (Verano 1978). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 8 (1): 209 - 240

Yáñez-Arancibia, A. (1985) Recursos demersales de alta diversidad en las costas tropicales : Perspectiva ecológica. In: Recursos Potenciales de México: La Pesca Acompañante del Camarón, editor A. Yáñez-Arancibia. Progr. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nal. de Pesca. UNAM D.F., Cap. 1: 17 - 38

Yáñez-Arancibia, A. & J. W. Day, Jr. (1982) Ecological characterization of Terminos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the Southern Gulf of Mexico. In: Coastal Lagoons, editors P. Lasserre and H. Postma. Oceanológica Acta. Vol. Spec., 5 (4) : 431 - 440.

Yáñez-Arancibia, A. & P. Sánchez-Gil (1983) Environmental behavior of Campeche Sound ecological system, off Terminos Lagoon Mexico: preliminary results. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 10 (1): 85 - 116

Yáñez-Arancibia, A. & A. L. Lara-Domínguez (1986) Biology and comparative ecology of three sea catfish species (Ariidae) with different life cycle in a tropical coastal ecosystem - southern Gulf of Mexico. In: Common Strategies of Anadromous and Catadromous Fishes. An International Symposium, March 9 -13, 1986. Boston Massachusetts, USA Northeast Division Amer. Fish. Soc. (Abstract).

Yáñez-Arancibia, A. & P. Sánchez-Gil (1986) Los Peces Demersales de la Plataforma Continental del Sur del Golfo de México. Vol. 1. Caracterización del Ecosistema y Ecología de las Especies, Poblaciones y Comunidades. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, Publ. Esp. 9

Yáñez-Arancibia, A., J. Curiel Gómez & V. Leyton (1976) Prospección biológica y ecológica del bagre marino Galeichthys caerulescens (Gunther) en el sistema lagunar de Guerrero México. (Pisces : Ariidae). An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 3 (1): 125 - 180

Yáñez-Arancibia, A., F. Amezcua Linares & J. W. Day, Jr. (1980) Fish community structure and function in Terminos Lagoon, a tropical estuary in the southern Gulf of Mexico. In. Estuarine Perspectives, editor V. Kennedy. Academic Press Inc., New York, 465 - 482

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Chavance & D. Flores Hernández (1983) Environmental behavior of Términos Lagoon ecological system, Campeche Mexico. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 10 (1): 137-176

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez & H. Alvarez Guillén (1985 a) Fish community ecology and dynamics in estuarine inlets. In: Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration, editor A. Yáñez-Arancibia. Editorial Universitaria, UNAM-PUAL-ICML, México Chap. 7 : 127-168

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil, Ma. de la C. Garcia-Abad, H. Alvarez Guillén, M. Tapia García, D. Flores Hernández & F. Amezcua Linares (1985 b) Ecology and evaluation of fish community in coastal ecosystem: estuary-shelf interrelationships in the southern Gulf of Mexico. In: Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons : Towards an Ecosystem Integration, editor A. Yáñez-Arancibia. Editorial Universitaria, UNAM-PUAL-ICML, México Chap. 22 : 475-498

Yáñez-Arancibia, A., P. Sánchez-Gil, M. Tapia Garcia & Ma. de la C. Garcia-Abad (1985 c) Ecology, community structure and evaluation of tropical demersal fishes in the southern Gulf of Mexico. In: Recursos Pesqueros Potenciales de México: La Pesca Acompañante del Camarón, editor A. Yáñez-Arancibia. Progr. Univ. de Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Inst. Nal. de Pesca. UNAM, Mexico D.F., Cap. 13: 599 - 634

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, A. Aguirre León & S. Diaz Ruiz (1986) Feeding ecology of tropical estuarine fishes in relation to recruitment processes. In: Recruitment Processes in Tropical Coastal Demersal Communities, editors A. Yáñez-Arancibia y D. Pauly. Ocean Science and Living Resources (OSLR) International Recruitment Project (IREP) COI-FAO-UNESCO, Workshop Press Serie, Paris

SEASONAL RECRUITMENT OF SUBTROPICAL SHARKS IN CHESAPEAKE BIGHT, USA

J. A. Musick
J. A. Colvocoresses
Virginia Institute of Marine Sciences, School of Marine Science
The College of William and Mary Gloucester Point, Virginia 23062, USA

ABSTRACT: Chesapeake Bight is distinguished by one of the most extreme seasonal sea temperature ranges known (28-30 °C). The demersal fishfauna is mostly migratory with boreal species dominating in winter and sub-tropical species dominating in summer. The sharks are represented by a large population of *Squalus acanthias* in winter and by a large number (~20)of galeoid species in summer. Of these, *Carcharinus plumbeus* and *C. obscurus* are most abundant. Mature *C. plumbeus* enter lower Chesapeake Bay and high salinity lagoons on the Eastern Shore of Virginia in May and June to deliver their pups. After pupping these females migrate offshore (10-40m depth). The young remain in the estuarine nurseries until September when water temperatures drop below 18-20 °C, and then migrate to warmer water south of Cape Hatteras. Mature *C. obscurus* enter the near shore zone (<10 m depth) to pupe in June and July. Newborn *C. obscurus* use this area and lagoonal inlets as nursery grounds. They emigrate south with *C. plumbeus* in the fall. Although both species are widespread in the western Atlantic and subject to fisheries as far as the southern Gulf of Mexico, their primary nursery grounds for young of the year appear to be in the Chesapeake Bight and perhaps north to the New Jersey coast. Most sharks, including these two species, are "K" selected with slow growth, late maturity, low fecundity, and a close, direct relationship between parental stock size and recruitment. As fisheries continue to develop for *C. plumbeus* and *C. obscurus*, strict management will be necessary to avoid depletion of the stocks. Juvenile surveys on the nursery grounds (using gill nets) may provide indices of recruitment. These values, in turn, may provide estimates of parental stock condition. Monitoring year-class strength in other shark species could be used as an important management tool so long as the nursery areas are well known, and sufficiently circumscribed to be adequately sampled.

VIMS Contribution No. 1313

1. INTRODUCTION

The Chesapeake Bight includes the continental sea between Delaware Bay (38°53'N) and Cape Hatteras, North Carolina (35°13'N) USA. The coastal teleost fauna there has been shown to be highly migratory with many warm-temperate and tropical species migrating south of Cape Hatteras in fall, and returning to the Bight in spring (Musick et al. 1986). These massive seasonal migrations are mediated by seasonal seawater temperature changes that are among the greatest to be found in the world (Musick et al. 1986). In winter the fish fauna is dominated by the squaloid shark, Squalus acanthias which comprises around 50% of the biomass in otter trawl catches in Chesapeake Bight (Colvocoresses and Musick 1980, Musick et al. 1986, Nammack et al. 1985). In the warmer months, S. acanthias emigrates to the north out of Chesapeake Bight, and is replaced by a diverse and abundant galeoid shark fauna which migrates from south of Cape Hatteras (Musick et al. 1985 and Musick and Colvocoresses, ms.). The present paper describes recruitment patterns of two of the most abundant of these galeoids, Carcharhinus plumbeus and C. obscurus.

2. METHODS

A total of 206 long-line sets were made from April to November from 1973 to 1984 in the Chesapeake Bight. Not all months were sampled in each year and stations were stratified into eight geographic zones: Zone 1 included lower Chesapeake Bay; Zone 2 comprised the high salinity shallow lagoons behind the Barrier Islands of the Eastern Shore of Virginia; Zone 3 included the inlets and surf zone ($\leq$ 10 m depth) in the same region; Zone 4 included the surf zone ($\leq$ 10 m) from Cape Henry south to Cape Hatteras; Zone 5 included the coastal zone at depths of 11-20 m; Zone 6 included the inner continental shelf from 21-40 m; Zone 7 included the outer shelf between 41 and 200 m; Zone 8 comprised the shelf break to upper slope >200 m. Each long-line set comprised from 80 to 100 number nine Japanese tuna hooks with steel leaders fished on gangions of about 3 m length, spaced about 18 m apart on tarred, nylon, main line with floats spaced between every 20 hooks. Bait usually consisted of finfish such as bluefish (Pomatomus saltatrix). Most sets were made between 0400-1600 hours and were about four hours in duration. Long-line catch data are notoriously variable because results depend on feeding behavior of fishes. In our analysis we computed mean catch, per hook, per set (CPUE) for each sampling stratum.

3. RESULTS AND DISCUSSION

Few galeoid sharks were captured at surface temperatures below 16°C. Catches increased at about 19°C (usually late May) and remained high throughout the summer even at the maximum temperature sampled, 29°C (Fig. 1). This pattern reflected the tropical nature of the galeoid fauna. Shark catches made at temperatures ≤17°C were comprised mostly of *Mustelus canis*, a warm temperate species, or *Squalus acanthias*, a boreal squaloid. The sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus* was by far the most abundant shark taken in our long-line collections (Fig. 2) followed by *C. obscurus*, and *Rhizoprionodon terraenovae*. Whereas *R. terraenovae* was represented in catches, primarily by mature males (Musick and Colvocoresses, MS), *S. plumbeus* and *C. obscurus* were represented by juveniles of various sizes and mature females. Both of these species were captured primarily in depths ≤40 m and the remainder of the analyses herein will be restricted to data from within that isobath.

Mature (≥ 130 cm S.L.) female *C. plumbeus* entered lower Chesapeake Bay and the lagoons of the eastern shore in May and June (Fig. 3) where they delivered their pups. These young-of-the-year (YOY) remained in their estuarine nursery area throughout the summer. These YOY's were taken only occasionally on the long-line because the baits and hooks were too large for such small fishes but their presence has been well documented in studies using gill nets and other gear (Merriner and Boehlert 1977, Medved and Marshall 1981, Hoese 1962, Schwartz 1960). By August the large females had migrated offshore (21-40m), (Fig. 4). In fall (September and October) *C. plumbeus* of all sizes migrated south and out of the research area (Musick et al. 1985).

Female *C. obscurus* mature at a much larger size (≅220 cm SL) than *C. plumbeus*, and the young are born at a larger size (60-80 cm SL) (Lawler 1976, Castro 1983). Large pregnant female *C. obscurus* were captured in small numbers throughout the summer from the surf-zone and near shore waters (Fig. 5). The YOY were taken frequently particularly along the Eastern Shore barrier island inlets and surf zone (Fig. 5). In fall *C. obscurus* also migrated out of the region to south of Cape Hatteras (Musick and Colvocoresses ms).

Although both these species are widespread in the western North Atlantic (Bigelow and Schroeder 1951, Castro 1983) and subject to fisheries as far as the southern Gulf of Mexico (Applegate et al. 1979, Casey 1986), the primary nursery grounds for YOY appear to be in the Chesapeake Bight and adjacent coastal areas as far north as New Jersey. Springer (1960) reported that nursery areas for C. plumbeus extend from Great South Bay, Long Island to Cape Canaveral, Florida, but records of C. plumbeus from these areas are mostly from coastal not estuarine areas (Dahlberg 1975, Radcliffe 1916, Schwartz 1984). Detailed accounts of C. obscurus (Schwartz 1983) suggest that this species passes northward through the Carolinas in spring and southward in fall, but is rare in summer during the pupping season. In addition, although historical records indicate that C. plumbeus has used Great South Bay, Long Island as a nursery (Thorne 1916), recent records are lacking and abundance of C. plumbeus in this northern area may be limited by temperature from year to year (Casey et al. 1978). Both C. plumbeus and C. obscurus have been recently reported to use nursery areas in New Jersey (Millstien 1978).

Nammack et al (1985) pointed out that most species of sharks have a "K" selected life-history strategy with relatively slow growth, late maturity, low fecundity and a close direct relationship between parental stock size and recruitment. The single most important factor controlling recruitment in large galeoid sharks is probably parental stock size. Both C. plumbeus and C. obscurus fit this pattern well (Lawler 1976, Casey et al. 1983, Schwartz 1983). Such species may be subject to catastrophic overfishing and rapid stock depletion (Holden 1973, 1974, Nammack et al. 1985). Management is necessary early in the course of the development of the fisheries. Harvest of western Atlantic shark stocks is increasing at a rapid rate, and management may be necessary for some species very soon (Anon 1980). Management of C. plumbeus and C. obscurus may be facilitated by surveys of juveniles on the Chesapeake Bight nursery grounds (using gill nets) to provide indices of relative recruitment. These values may not only provide estimates of year class strength, but also estimates of parental stock condition. This method could be used in other shark species as well providing that the nursery areas are well known, and sufficiently circumscribed to be adequately sampled.

4. REFERENCES

Anonymous (1980) Draft fishery management plan for the shark and other elasmobranch fishes of the Gulf of Mexico. Gulf of Mexico Fishery Management Council, Lincoln Center, Suite 881, 5401 W. Kennedy Blvd. Tampa, FL 33609.

Applegate, S. P., L. Espinosa, L. B. Menchaca & F. Sotelo. (1979) Tiburones Mexicanos. Subsecretaria de Educacion E Investigacion Technologica De Mexico: 146pp.

Bigelow, H. B. & W. C. Schroeder. (1948) Fishes of the western North Atlantic, Pt. 1. Lancelets, cyclostomes and sharks. New Haven. Mem Sears Fdn. Mar. Res.: 576pp.

Casey, J. G., F. J. Mather, J. M. Mason & S. Hoenij. (1978) Offshore fisheries of the Middle Atlantic Bight (pp. 107-129) in Proc. Sec. Ann. Mar. Rec. Fish. Symp. Sport and Fish Institute, Wash. DC.

Casey, J. G., H. L. Pratt & C. E. Stillwell. (1983) Age and growth of the sandbar shark, Carcharinus plumbeus from the western North Atlantic. NOAA Tech. Pap. NMFS 8: 189-191.

Casey, J. G., H. W. Pratt, C. Stillwell & N. Kohler. (1986) The shark tagger 1985 summary. Coop Shark Tagging Program, Nat. Ocean. Atmosph. Admin., Nat. Mar. Fish. Serv., Narragansett, RI, USA: 10pp.

Castro, J. I. (1983) The sharks of North American waters. Texas A&M Un. Press, College Station: 180pp.

Colvocoresses, J. A. & J. A. Musick. (1980) A preliminary evaluation of the potential for a shark fishery in Virginia. VA Inst. Mar. Sci. Spec. Rep. in Applied Mar. Sci. and Engineering. No. 234: 39 pp.

Dahlbeg, M. P. (1975) Guide to coastal fishes in Georgia. Un. Georgia Press, Athens: 186 pp.

Holden, M. J. (1973) Are long-term sustainable fisheries for elasmobranchs possible? Rapports Proces-Verbaux des Reimions Conseil International pour l´ Exploration de la Mar. 164: 360-367.

Holden, M. J. (1974) Problems in the rational exploitation of elasmobranch populations and some suggested solutions. Pages 117-137 in F. R. Harden-Jones ed. Sea Fisheries. Halstead Press, New York, NY, USA.

Hoese, H. D. (1962) Sharks and rays of Virginia´s seaside bays. Ches. Sci. 3(3): 166-172.

Lawler, E. F. (1976) The biology of the sandbar shark, Carcharhinus plumbeus in the lower Chesapeake Bay and adjacent waters. M.S. Thesis, College of William and Mary, Williamsburg, VA: 49pp.

Medved, R. J. & J. A. Marshall. (1981) Feeding behavior and biology of young sandbar sharks, Carcharinus plumbeus, in Chincoteague Bay, VA. Fish. Bull. 73(3): 441-447.

Merriner, J. V. & G. W. Boehlert. (1979) Higher level consumer interactions pages 89-92 in The functional ecology of submerged aquatic vegetation in the lower Chesapeake Bay. R. L. Wetzel, Program Manager, Annual Data Report submitted by the Virginia Institute of Marine Science to the U. S. Environmental Protection Agency, EPA/CBP Grant No. R805974.

Millstien, C. B. (1978) Sharks taken by long-line in inshore New Jersey waters during 1973 and 1974. Bull. New Jersey Acad. Sci. 23(1): 34-38.

Musick, J. A. & J. A. Colvocoresses (M.S.) Distribution and abundance of coastal sharks in Chesapeake Bight, U.S.A. VA Inst. of Mar. Sci., Gloucester Pt., VA.

Musick, J. A., J. A. Colvocoresses, E. F. Lawler & W. G. Raschi. (1985) Distribution of sharks in Chesapeake Bight. Proc. 65th Annual Meeting of Ann. Soc. of Ichthyologists and Herpetologists. (Abst.).

Musick, J. A., J. A. Colvocoresses & E. J. Foell. (1986) Seasonality and the distribution, availability and composition of fish assemblages in Chesapeake Bight. Chp. 21, in A. Yanez-Arancibia (ed.) Fish Community Ecology in Estuaries and Coastal Lagoons: Towards an Ecosystem Integration.

Nammack, M. F., J. A. Musick & J. A. Colvocoresses. (1985) Life history of spiny dogfish off the northeastern U. S. Trans. Amer. Fish. Soc. 114: 367-376.

Radcliffe, L. (1916) The shark and rays of Beaufort, North Carolina. Bull. Bur. Fish. 34: 241-284.

Schwartz, F. I. (1960) Measurements and occurrence of young sandbar shark, Carcharhinus milberti in Chesapeake Bay, Maryland. Ches. Sci. 1(3-4): 204-206.

Schwartz, F. I. (1983) Shark ageing methods and age estimation of scalloped hammerhead, Sphyuri lewini and dusky, C. obscurus, sharks based on vertebral ring counts. NOAA Tech. Pap. NMFS 8: 167-174.

Schwartz, F. I. (1984) Sharks, sawfish, skates, and rays of the Carolinas. Spec Pub. Un. North Carolina, Inst. Mar. Sci., Morehead City, NC: 101.

Springer, S. (1960) Natural history of the sandbar shark, Eulamia milberti. Fish. Bull. 178: 1-38.

Thorne, E. (1916) Occurrence of ground sharks Carcharhinus in Great South Bay. Copeia (35): 71-96.

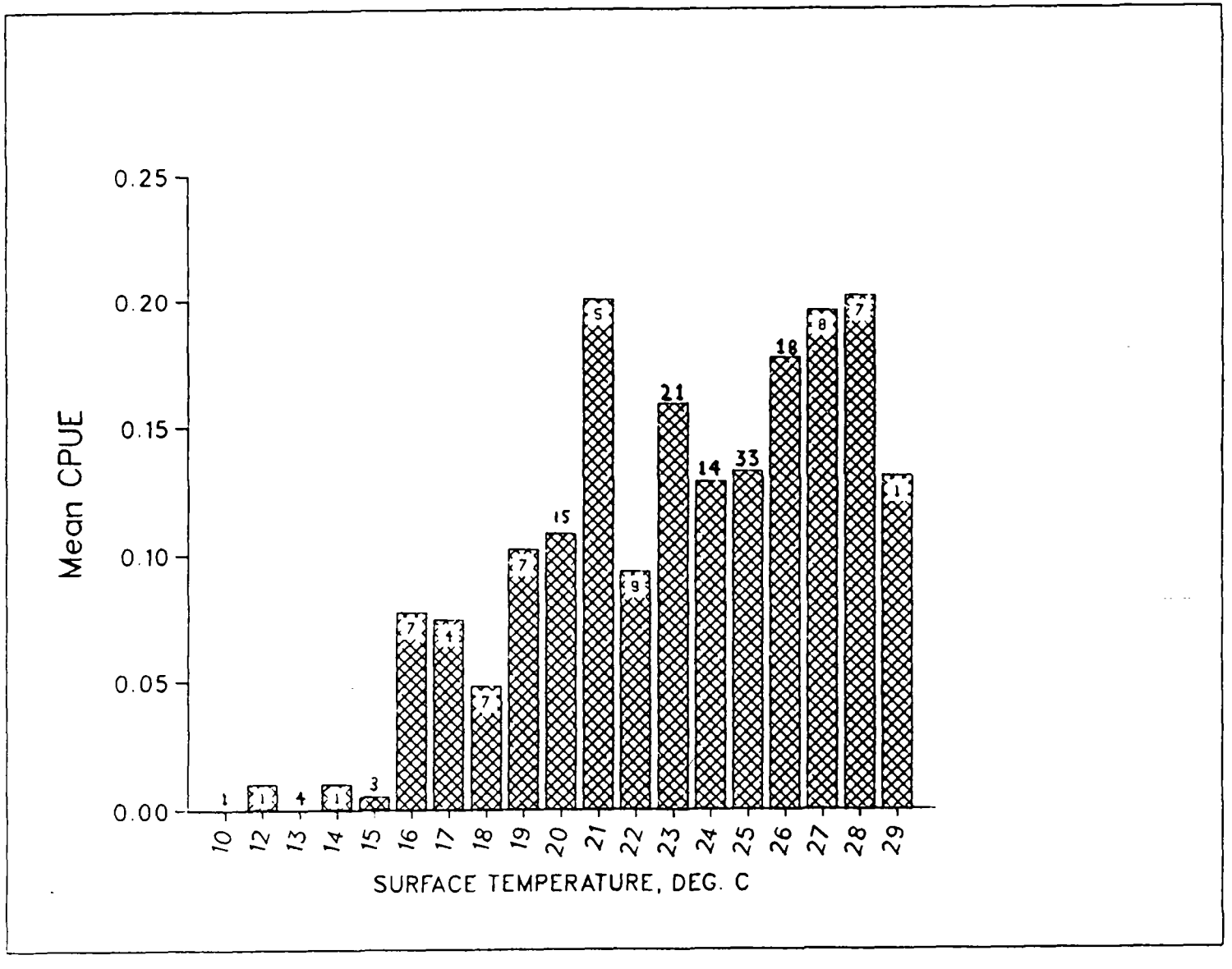


Figure 1. Mean catch per hook, per set (CPUE) of all sharks captured.

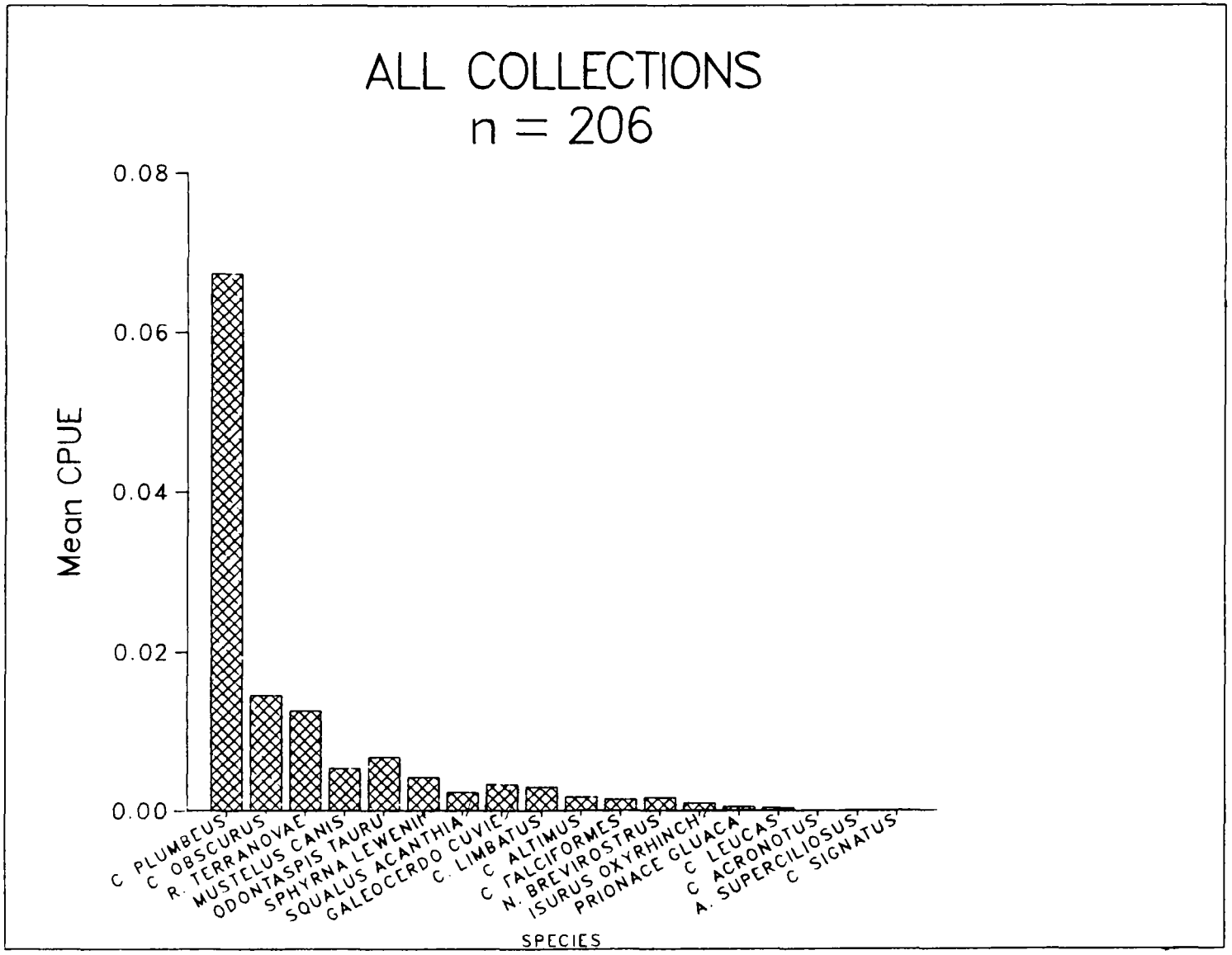


Figure 2. Mean catch per hook, per set (CPUE) of sharks by species.

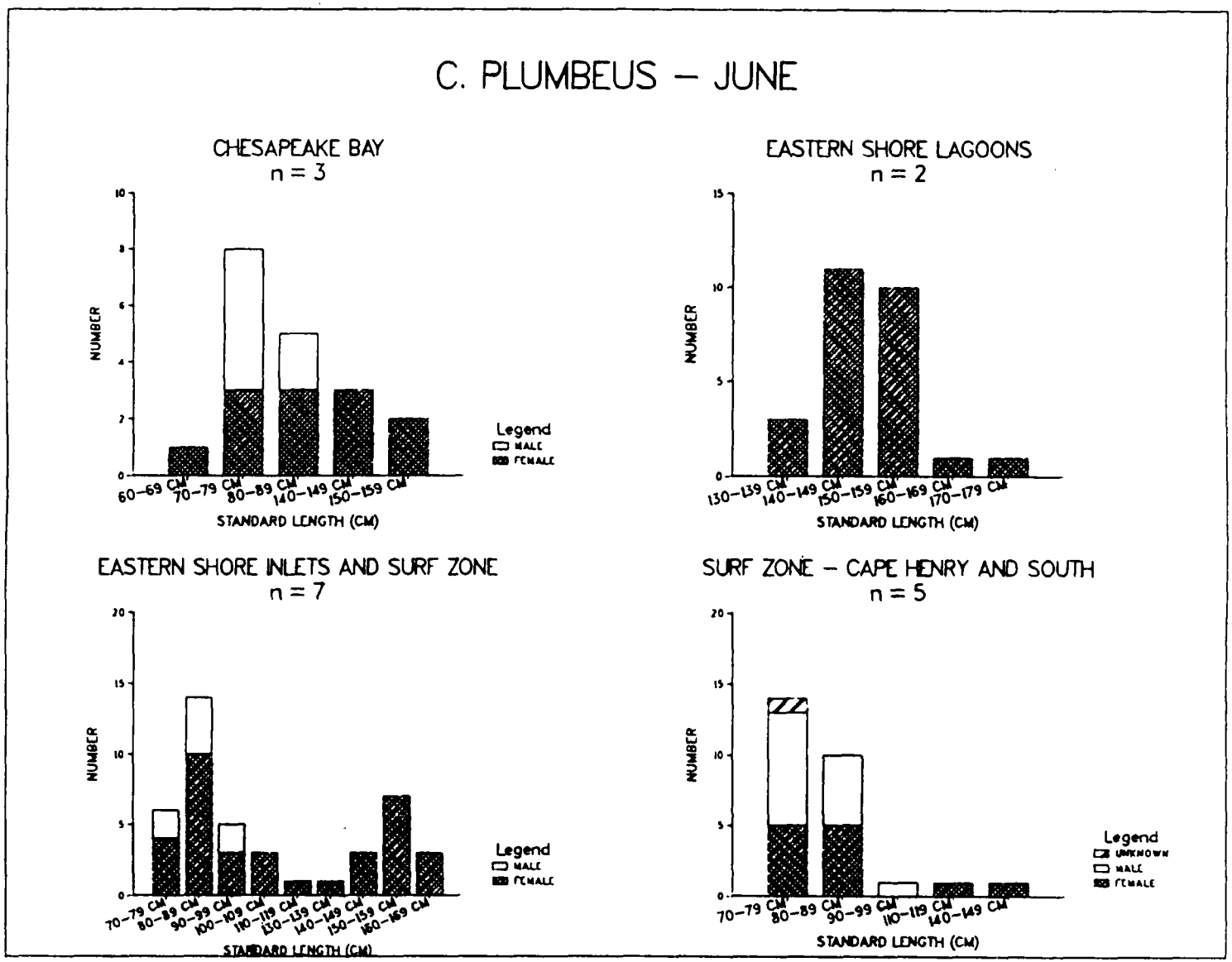


Figure 3. Frequency distribution of standard lengths of C. plumbeus collected in nearshore habitats in June. Note presence of mature females (≥ 130 cm SL) Chesapeake Bay and Eastern Shore lagoons. (n = number of long-line sets, 80-100 hooks/set).

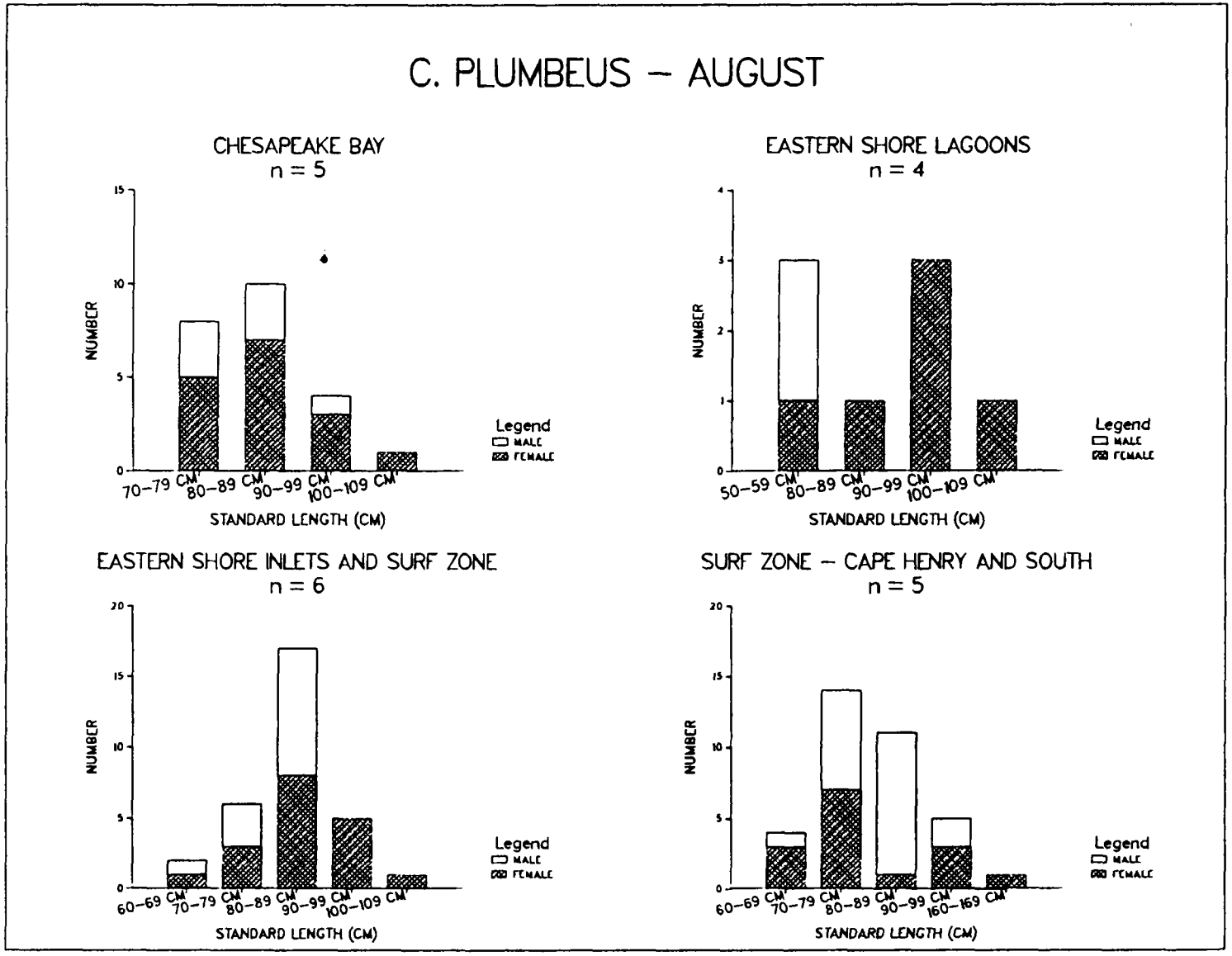


Figure 4. Frequency distributions of standard lengths of C. plumbeus collected in nearshore habitats in August. Note mature females have departed from inshore pupping areas. (n = number of long-line sets, 80-100 hooks/set).

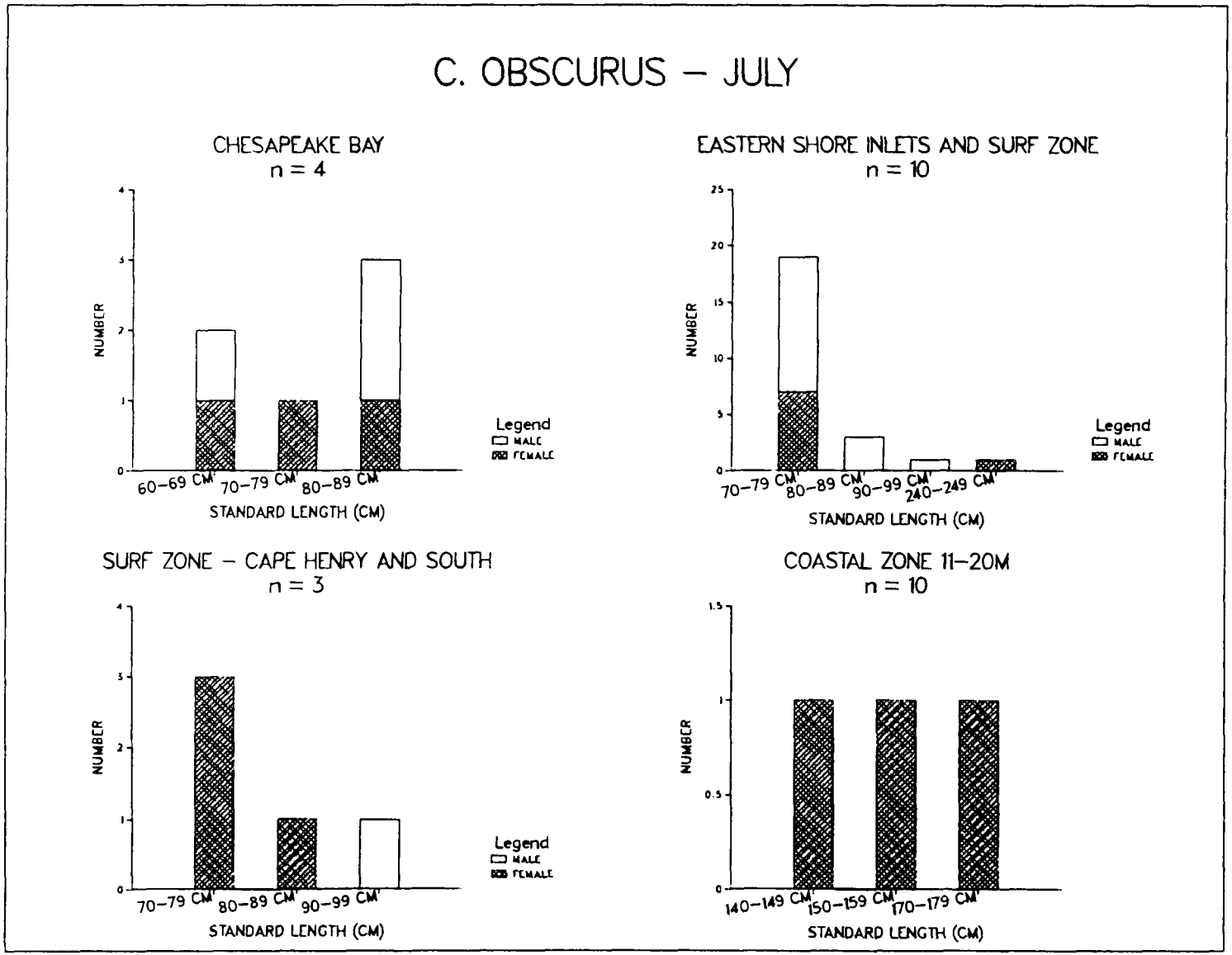


Figure 5. Frequency distributions of standard lengths of C. obscurus collected in nearshore habitats. Note large number of YOY (<80 cm SL) in Eastern Shore Inlets and Surf Zone. (n = number of long-line sets, 80-100 hooks/set).

AUTHOR INDEX

Abel, R., 75, 91
Abramson, N.J., 173, 177
Adams, C.A., 90, 151, 152, 159
Adams, S.M., 46, 50, 52, 74, 89
Aguilar-Sierra, V., 264
Aguirre-Leon, A., iii, 52, 73, 89, 94, 225, 291, 298, 300
Alarcon, G., 259, 264
Aldrich, D.V., 251, 252, 255
Alegria, J.R., 112
Allend, D.M., 262, 264
Alvares, F., 263, 264
Alvares-Guillen, H., 72, 225, 300
Alvarez-Lajonchere, L., 127, 131
Alvarez-Leon, R., iv, 107, 110, 112, 119
Alvarino, A., 110, 113
Alves, M.I.M., 169, 177
Amerzcua-Linares, F., 52, 71, 90-92, 94, 224, 225, 265, 292, 298-300
Anderson, G.R.V., 238
Andrews, J.C., 20, 30, 44, 238
Anonymous, 26, 30, 259, 264, 279, 282, 283, 304, 305
Anway, J.C., 91
Aoyama, T., 77, 89
Applegate, S.P., 304, 305
Arango, M.L., 113, 114
Arango, S., 114
Arboleda, S., 110, 113
Arenas-Mendieta, R., 259, 264
Arias, E., 113
Armstrong, N.E., 48, 49, 67, 69
Arnold, C.R., 51
Arreguin-Sanchez, F., iv, 95, 97, 99, 105, 258, 264, 265
Atkinson, M., 16, 30
Ausmus, B.S., 91
Austin, H.M., 74, 90
Austin, S., 90
Avila de Tabares, G., 109, 113
Ayala-Castanares, 251

Baeyer, J., 4, 11
Baez, M., 127, 131
Bagenal, T.B.,10
Baisre, J.A., iv, 123, 126, 127, 131
Bajkov, D.A., 75, 90
Baker, 246
Bakun, A., iii, 4, 10-12, 15, 29, 30, 35-38, 40, 168, 170, 177, 178, 230, 235, 237
Balling, S.S., 49, 51
Barbieri Luiz, R.R., iv, 143
Barclay, M.C., 243, 246
Barkley, R.A., 19, 23, 30, 32, 35, 37, 40, 44
Barlow, G.W., 17, 30, 34, 40
Barnes-Johnson, W., 70
Barona, O., 110, 113, 117
Barragan, J.H., 118
Barreiro, M.T., 224, 264
Barreto, C., 117
Barrett, B.B., 273
Bartell, S.M., 91
Baxter, C., 29, 31
Baxter, N., 255
Bayer, J., 178
Bayley, I., 50
Bayley, P., 5, 11, 46
Bechtel, T.J., 273, 274
Beese, G., 113
Beltran, J., 113
Ben-Tuvia, A., 118
Bergamen, H.M., 109, 114
Bermingham, E.L., 43
Bertalanffy, L. von, 113
Bessonov, N., 259, 264
Beverton, R.J.H., 4, 8, 11, 96-99
Beyer, J., 237
Bigelow, H.B., 304, 305
Birkeland, C.E., 13
Blaber, S.J.M., 243, 246
Blalock, H.M., 282, 283
Blanco, J., 113
Blanco-Racedo, J.A., 113
Boardman, C., 127, 131
Boden, B.P., 16, 22, 23, 30, 35, 40
Boehlert, G.W., iii, 20, 30, 33, 35, 39, 41, 303
Boesch, D.F., 270, 271, 273
Botero, L., 109, 113
Bowen, S.H., 50, 75, 93
Bozeman, E.L., 46, 47, 50
Brainard, R., 23, 30
Bravo-Nunez, E., 292, 298
Breder, C.M. Jr., 10, 11
Brody, M.S., 268, 276
Brook, I.M., 74, 90, 93
Brooks, H.A., 47, 52
Brothers, E.B., 16, 30, 36, 37, 40, 41, 43, 44, 236, 237, 306
Browder, J.A., 67, 69, 273
Brown, B.E., 31
Brusher, H.A., 71
Bryan, K., 19, 31
Buchelli, L.I., 113, 119
Buddemeyer, R.W., 13
Buenaventura, D., 114
Buesa, R.J., 124, 131
Bula-Meyer, G.A., 114
Burgos, B., 141
Buruque, 110

Cabra, H.E., 109, 116
Cabrales, O.R., 113
Caces-Borja, P., 171, 179
Caillet, G.M., 74, 75, 90
Calderon-Perez, J.A., 252, 255
Campos, J.A., iv, 135, 139, 140, 141
Caputi, N., 245, 247
Caraballo, P., 109, 114
Cardenas, H., 114, 116
Carpenter, S.M., 251, 255
Carr, W.E.S., 74, 90, 151, 152, 159
Casey, J.G., 304, 305
Caso-Chavez, M., 77, 90, 291, 298
Cassie, R.M., 109, 114
Castro, J.I., 304, 305
Cavit, N.H., 49, 50
Cervigon, F., iv, 181, 182, 185, 189
Chao, L.N., 151, 159
Chao, N.L., iv, 143, 144, 146, 148, 150
Charnov, E.L., 271, 273
Charpy, L., 38, 41
Chavance, P., 52, 90, 94, 225, 291, 298, 300
Chavez, E.A., iv, 95, 105, 264, 265
Chess, J.R., 129, 132
Chester, A.J., 274
Chittleborough, R.G., 128, 130, 131
Chiu, C.C., 116
Church, J.A., 31, 244, 247
Ciardelli, A., 109, 116
Cintron, G., 64, 69, 70

Claro, R., 124, 127, 131
Clements, W.H., 152, 159
Colin, P.L., 124, 129, 132
Coll de Hurtado, A., 67, 70
Colvocoresses, J.A., 301-306
Conner, W., 50, 70
Cook, H.L., 255, 262
Cook, M.L., 251, 265
Copaco, 258, 264
Copeland, G.L., 273, 274
Corral, E., 113
Corredor, J.E., 110, 114
Costelo, T.J., 262, 264
Cowen, R.K., 237
Craig, N.J., 273, 274
Crocos, P.J., 244-247
Croker, R.A., 127, 131
Csirke, J., i, 4, 11-13
Cuestas, S., 114, 115, 117
Curiel-Gomez, J., 94
Cushing, D., 4, 11, 96, 97, 99, 100, 126, 132

D'Croz, vi, 285, 286
Dahl, G., 109, 114
Dahlbeg, M.P., 304, 305
Dall, W., 243, 246, 275
Dandonneau, Y., 38, 41
Darnell, R.M., 55, 64, 70, 74, 75, 90, 218, 224
David, N., 13, 141, 170, 179, 291, 298
Davis, G.E., 127, 132
Day, J.W. Jr., iii, 45, 49, 50, 53, 54, 60, 64, 69, 70, 75, 90, 94, 220, 224, 225, 262, 264, 265, 274, 228, 289, 298, 300
Day, R.H., 224, 264
De Nogales, C., 110, 116
De Sylva, D.P., 74, 90
Dean, J.M., 46, 47, 50
Deegan, 57, 60-63, 66, 67
Deegan, L.A., iii, 45-50, 53-55, 70
Defenbaugh, R.E., 70, 224
Defeo, O., v, 203
Del Rosario, J., vi, 285
Delsman, H.C., 7, 11
Diaz-Gonzales, G., 77, 94
Diaz-Ruiz, S., iii, 52, 73, 90, 94, 225, 300
Doherty, P.J., 13, 16, 17, 25, 28, 30, 34, 36, 41, 43, 230, 231, 233, 235-238
Doi, T., 268, 271, 274
Dooley, H.D., 20, 21, 30, 35, 41
Doty, M.S., 20, 30
Doubleday, W.G., 8, 11
Douglas, W.A., 13, 34, 43, 230, 238
Dubovitsky, S.A., 127, 132
Dugan, P.J., 152, 159
Dybdahl, R., 230, 238
Echeverry, A.M., 109, 114
Eckert, G.J., 34, 41, 43, 231, 233, 236-238
Edwards, J.C., 274
Ehrlich, P.R., 16, 22, 30
Ekman, S., 34, 41
Ekman, V.M., 25, 30, 169, 178
Elizarov, A., 264
Ellis, J.E., 75, 91
Emery, A.R., 41
Emilsson, , 67
English, 231, 233-236
Epperly, S.P., 51
Erdman, D.S., 127, 132
Erhardt, H., 114
Escobar, J.E., 109
Escobar, J.J., 110, 114, 115
Espinosa, L., 305
Estevez, M., 110, 111, 115, 117
Ewing, G., 27, 30

FAO, 141
Fernandez, P., 114, 115
Ferrell, D.J., 43, 238
Flores-Hernandez, D., 90, 94, 225, 298, 300
Foell, E.J., 306
Forbes, A.M.G., 31, 243, 244, 246, 247
Fox, W.W. Jr., 10, 11, 97, 99
Fox-Norse, V., 111, 117
Frank, K.T., 37, 41
Fuss, C.M., 124, 132

Gallepp, G.W., 91
Galviz, O.D., 115
Gamboa, C., 141
Gant, V.C., 178
Garcia, M.A., 110, 115
Garcia, S., 5, 11, 124, 132, 268, 269, 274, 275, 278, 283
Garcia-Abad, Ma. de la C., 72, 224, 225, 300
Gardeazabal, M., 109, 118
Gates, M.A., 71
Gearing, J.N., 286
Genin, A., 20, 30
Gentien, P., 20, 30
Gibson, R.N., 75, 91
Gillespie, M.C., 273
Gilmartin, M., 35, 41
Gines, H., 185, 189
Giraldo, F., 115
Glantz, M.H., 29, 30
Glazebrook, J.S., 244, 246
Godoy, D., 109, 115
Goldberg, E.D., 70
Goldberg, S.R., 10, 11, 67
Goldman, B., 37, 38, 42, 237
Gomez, A., 109, 115
Gomez, E., 13
Gomez, J.C., 300
Gonzales, E., 109, 115
Gonzales, O., 264
Gosselink, J.G., 49, 50, 70
Gracia, A., 257, 259, 263-265
Granados, J., 114
Grey, D.L., 242, 246
Graffith, G.W., 262
Gudger, E.W., 293, 298, 299
Guillen, H.A., 151, 159
Gulland, J.A., 8, 11, 97, 99, 273, 274
Gunter, G., 43, 251, 255, 274
Gurdeza, A., 109, 115
Guzman, H., 140, 141
Guzman, R., 209

Haimovici, M., 147, 150
Hamner, W.M., 23, 30, 35, 41
Harding, J.P., 109, 115
Harris, J.G.K., 4, 11, 130, 132
Hatcher, A.I., 233, 238
Hauri, I.R., 23, 30, 35, 36, 41
Haury, L.R., 235, 237
Heald, E.J., 64, 70, 71, 74, 91, 92
Heales, D.S., 248
Heck, K.L. Jr., 47, 51, 74, 91
Helfman, G.S., 36, 41
Hellawell, J.M., 75, 91
Helm, W.T., 75, 91
Hennemuth, R.C., 22, 31
Herazo, B., 115, 119
Herke, W., 48, 51
Heron, M.L., 32, 44
Herrera, O., 109, 110, 117
Hess, D.A., 75, 91
Hettler, W.F., 274

Hewitt, R.P., 37, 42
Heydorn, E.F., 22, 31
Hiatt, R.W., 74, 91
Hide, R., 19, 31
Hill, B.J., v, 241, 243, 245, 246, 248
Hjort, J., 21, 31, 235, 237
Hobson, E.S., 75, 91, 129, 132
Hodgkiss, I.J., 75, 92
Hoenij, S., 305
Hoese, H.D., 92, 303, 305
Hogg, N.E., 35, 42
Hogg, N.G., 19, 31
Holden, M.J., 304, 305
Holl, L.M., 133
Holness, R., vi, 285
Holt, S.J., 4, 8, 11, 96-99
Holt, S.W., 49, 51
Hopkinson, C.S., 50, 70, 90
Horwood, J.W., 97, 99
Houde, E.D., 124, 132
Huang, T.L., 116
Hunter, J.R., 10, 11, 23-25, 31, 37, 42
Hunstman, G.R., 10, 11
Huppert, E.H., 19, 31
Husby, D.M., 4, 12, 178
Hyatt, K., 273
Hyslop, E.J., 74, 75, 91

Ibañez, F., 115, 118
IICE,, 141
Imberger, J., 32, 44
Ingles, J., vi, 6, 13, 141, 174, 178, 179, 278
Inglis, A., 92
IOC,, 6, 7, 9, 11, 132
Isibashi, K., 274
Itriago, I., 190
Iverson, I.L.K., 92
Iwasa, Y., 29, 31
Jackson, C.J., 244, 247
Jaramillo, F., 109, 115
Johannes, R.E., 6, 11, 16, 17, 21-23, 27, 31, 34, 35, 37, 42, 124, 126, 129, 132, 169, 178, 237
Johnson, G.N., 91
Jones, 291
Jones, E.C., 35, 42
Jones, R., 299
Jupp, D.L.B., 239

Kackson, C.J., 247
Kapetsky, J.M., 273, 274
Katz, E.J., 42
Keast, A., 75, 91
Keiser, R.R., 251, 255
Kelly, J.A., 132
Kerr, J.D., 244, 246, 248
Kesteven, G.L., 136, 141
Kikuchi, T., 75, 91
Kimball, D.C., 75, 91
Kirkwood, G., 245-247
Kirwan, A.D. Jr., 31
Kislalioglu, M., 75, 91
Kitchell, J.F., 75, 91
Kitting, C.L., 51
Kjelson, M.A., 75, 91
Kjerfve, B., 71
Klima, E.F., 12, 263, 265
Kobylinski, G.J., 152, 159, 160
Kohler, N., 305
Koonce, J.F., 91
Kotchian-Prentis, N.M., 43
Krauss, E.B., 178
Kutkuhn, J.H., 278, 283
Kwiecinski, 285, 286

La Place, J.A., 124, 127, 133
Lacroix, M.W., 52
Langmuir, I., 26, 31
Lankford, R.R., 251, 255
Lara, G., 109, 116
Lara-Dominguez, A.L., iii, vi, 52, 72, 73, 77, 90, 91, 94, 159, 221, 225, 287, 288, 291, 292, 298-300
Larghi, R., 205, 209
Lasala, J.F., 205, 209
Lasker, R., 4, 12, 36, 42, 178
Lasserre, G., 273, 274
Laughlin, R.A., 152, 159
Lawler, E.F., 303-306
Leber, K.M., 152, 159
Legget, W.C., 37, 41
Leibovich, S., 26, 31
Leis, J.M., 16, 31, 36-38, 42, 237
Lenanton, R.C.J., 46, 51
Leon, B., 109, 116
Leong, R., 10, 11
Lereste, L. , 124, 132, 268, 274, 283
Lesser, M.E.S., 107
Lewis, F.G. III, 160
Lewis, J.B., 128, 132
Ley-Lou, F., 224, 264
Leyton, V., 94, 300
Lima, H.H., 169, 177
Lindner, M.J., 251, 255, 262, 265
Lipovsky, S.J., 74, 75, 91, 93
Livingston, R.J., iv, 74, 91-93, 150, 151-153, 159-161
Llaneza, R., 205, 207, 209
Lo, N.C.H., 42
Lobel, P.S., 35, 39, 42, 126, 132
Londono, A., 116
Longhurst, A.R., 28, 31, 74, 92, 235, 237
Longuet-Higgens, M.S., 26, 27, 31
Lopez, R.H., 109, 116
Lopez, W., 109, 116, 117
Lopez-Salgado, N., 116
Lucas, C., 245, 246
Lockhurst, B., 207, 208
Lockhurst, K., 208
Luczkovich, J.J., 151, 160
Lugo, A.E., 60, 64, 70
Lutjeharms, J.R.E., 22, 31

Macias-Regalado, E., v, 249, 251, 252, 255
Macnae, W., 278, 283, 285, 286
Madden, C.J., 224, 264
Maddock, L., 35, 36, 43
Maldonado, J., 110, 116
Mallard-Colmenero, L., 77, 92
Man, H.S.H., 75, 92
Manamo, 183
Mann, K.H., 64, 71
Marcano, L., 189
Marsh, J.A. Jr., 13
Marshall, J.A., 303, 305
Marshall, N., 286
Martinez, J., 116
Martinez, L.E., 109, 116
Martinez, S., 124, 132
Martosubroto, P., 278, 282, 283
Mason, J.M., 305
Mather, F.J., 305
Maya, O., 209
McFarland, W.N., 36, 37, 41, 43, 129, 132
McGowan, J.A., 237
McHugh, J.L., 74, 92, 144, 150
McNally, G.J., 26, 31
Medved, R.J., 303, 305
Meierotto, R.R., 75, 90
Meinel, W., 114

Menchaca, L.B., 305
Mercado, J.E., 109, 115, 116
Merriner, J.V., 303, 306
Mesa, N., 109, 116
Methot, R.D. Jr., 4, 12
Miles, D.W., 74, 92
Miller, 48
Miller, C.B., 43
Miller, J.M., 36, 37, 42, 43, 46, 51
Millstein, C.B., 304, 306
Minello, T.J., 271, 275, 276
Ministerio De Agricultura Y Ganaderia, 141
Mock, C.R., 271, 275
Moers, C.N.K., 38, 43
Molinet, R., v, 203, 205, 209
Montgomery, R.B., 21, 31
Montolio, M., 124, 133
Moore, D., 60, 67, 69-71, 224
Moore, I.A., 75, 92
Moore, J.W., 75, 92
Mora, O., 110, 116
Morales, J., 117
Morgan, G.R., 14, 130, 133, 269, 275
Moriarty, D.J.W., 243, 246
Morris, G.L., 60, 64, 70
Morse, W.W., 35, 44
Moyle, J.B., 75, 93
Mundy, B.C., 35, 39, 41
Munro, I.S.R., 243, 246
Munro, J.L., 7, 12, 126, 127, 133, 169, 178, 231, 237
Murphy, G.I., 4, 5, 12
Musick, J.A., vi, 151, 159, 301-306

Naamin, N., 278, 279, 282, 283
Nammack, M.F., 302, 304, 306
Nass, P.E., 205, 209
Navaluna, N.A., iv, 6, 13, 22, 60, 167, 169, 170, 174, 178, 179, 299
Nelson, C.S., 4, 12, 178
Newell, R.C., 71
Nicholson, W.R., 10, 11
Niiler, P.P., 178
Nikolsky, G.V., 291, 294, 299
Nino, L.M., 109, 110, 117
Nixon, S.W., 48, 49, 51, 71
Noaa, , 67, 71
Norse, E.A., 111, 117
Novoa, D., iv, 181, 184, 187, 190
Nugent, R.S., 74, 94
Nzioka, R.M., 126, 133

O'Neill, R.V., 91
Odum, W.E., 64, 70, 71, 74, 75, 91, 92
Ogden, J.C., 36, 43
Oguri, M., 20, 30
Okada, K., 274
Oliphant, M.S., 92
Olla, B.L., 151, 160
Olsen, D.A., 124, 127, 133
Orians, G.H., 273
Orth, R.J., 47, 51, 74, 75, 91
OSLR, 6, 7, 9, 11, 132
Owen, R.W., 37, 43
Owens, L., 244, 246

Palmer, J.E., 31
Paloheimo, J.E., 64, 71
Palomares, L., 178, 298
Parrish, R., 4, 10, 12, 28, 168, 178
Paterson, C., 109, 117
Patzert, W.C., 31
Pauly, D., i, iii, iv, 3-8, 11-13, 22, 60, 97, 99, 109, 117, 141, 167-170, 172, 174, 178, 179, 187, 190, 237, 277, 291, 298, 299
Pearcy, W.G., 38, 43
Pella, J.J., 97, 99
Penchaszadeh, P.E., v, 203, 204, 209
Pendrey, R.C., 244, 247
Penn, J.W., 245, 247
Perdomo, J.M., 117
Perea, F.L., 117
Pereira, L.E., 150
Peres, J.M., 75, 91
Pernell-Lewis, 74, 92
Peters, D.S., 74, 92
Peterson, W.T., 35, 43
Philippines, Republic of the, 283
Phillips, B.F., 133
Phillips, O.M., 26, 31
Picard, G.L., 16, 20, 32
Picjard, G.L., 138
Pineros, V.E., 117
Pingree, R.D., 35, 36, 43
Pinkas, L., 76, 92
Pitcher, T.J., 4, 13
Polania, J., 117
Pollard, D.A., 46, 51
Polovina, J., 5, 13, 14
Pope, J.G., 4, 11, 13, 97, 98, 100, 178, 237
Porter, H.J., 133
Posada, J.M., 205, 206, 209
Posada, R.A., 115
Powles, H., 205, 209
Prahl, H. Von., 109, 118
Pratt, H.L., 305
Prest, K.W., 132
Proudman, J., 19, 31
Pullin, R.S.V., 7, 13

Qasim, S.Z., 74, 92, 169, 179

Rabinovich, J., 190
Radakov, D.V., 131
Radcliffe, L., 304, 306
Rainwater, J.H., 75, 91
Ralston, S., 5, 14, 36, 43
Ramos, F., 182, 184, 190
Randall, H.A., 124, 133
Randall, J.E., 74, 75, 92, 124, 133, 291, 292, 299
Rao, K.S., 74, 92
Raschi, W.G., 306
Rattray, 27
Rayburn, R., 48, 51
Raymont, J.E.G., 127, 133
Rdelli, M.R., 286
Reeson, P.H., 178
Relevante, N., 35, 41
Remolina, R., 116
Renteria de Monsalve, B., 109, 113
Resh, V.H., 49, 51
Reshetnikov, Y.S., 131
Richards, W.J., 37, 43
Ricker, W.E., 4, 5, 13, 96, 98, 100
Rios, C.E., 118
Rivard, D., 8, 11
Riveros, G., 118, 119
Robinson, A.R., 35, 38, 42, 43, 126, 132
Roblee, M.B., 74, 92
Robles, F., i
Rodas, E., 113
Rodell, Ch.F., 91
Rodriguez de la Cruz, M.C., 265
Rodriguez, R., 265
Rodriguez, V.E., 118

Rojas-Beltran, R., 118
Rosen, D.E., 10, 11
Ross, S.W., 51
Rothlisberg, P,C., v, 16, 25, 28, 31, 241, 244, 245, 247
Rothschild, B.J., 273, 274
Roughgarden, J., 29, 31
Rubio, C.E., 118
Rueda, C., 109, 114
Ruello, N.V., 275
Russel, B.C., 231, 238

Sainsbury, K.J., 74, 92
Saiz, 110
Salaya, J.J., v, 203, 204, 209
Sale, P.F., 7, 13, 16, 30, 32, 34-36, 38, 41, 43, 230, 231, 233, 237-239
Sanchez-Gil, P., iii, v, 52-54, 60, 71, 72, 215, 217, 218, 224, 225, 288, 289, 291, 296, 299, 300
Sanford, T.B., 42
Sasekumar, A., 286
Schaefer, M.B., 97, 100
Schaeffer-Novelli, Y., 64, 69, 70
Schnute, J., 97, 100
Schroeder, W.C., 304, 305
Schulman, M.J., 34, 37, 43, 44
Schwartz, F.I., 304, 306
Schwing, B.F., 69, 71
Seaburg, K.G., 75, 93
Secretaria de Marina, 67, 71
Shanks, A.L., 27, 32
Sharp, G.D., i, 4, 11, 12, 23-25, 31, 178, 237
Shepherd, J.G., 4, 14, 97, 100
Sheridan, P.F., 74, 75, 93, 152, 159, 160
Shomura, R.S., 19, 32, 44
Siegel, S., 282, 283
Siegert, P.A., 117
Sierra, J.H., 118
Silva, A., 131
Simenstad, Ch.A., 74, 75, 90, 91, 93
Sissenwine, M.P., 128, 133
Smith, C.L., 7, 14, 34, 44, 124, 133
Smith, S.G., 90
Smith, S.V., 16, 30
Smith, W.G., 35, 44, 70, 90
Snedaker, S.C., 74, 93
Sneed, J.E., 71
Soberon-Chavez, G., iii, 6, 14, 53-55, 60, 64, 70-72
Solis, M., 97, 99
Somers, I., 243-247
Soniat, T.M., 64, 70
Sotelo, F., 305
Soto, F.J., 265
Soto, L.A., 257, 259, 263-265
Springer, S., 304, 306
Springer, V.G., 74, 93
Sprules, W.G., 71
Squires, H.J., 110, 118
Staples, D.J., v, 241, 243-245, 247, 248, 275
Steele, J.H., 235, 238
Stillwell, C., 305
Stone, W., 90
Stoner, A.W., 151, 152, 160
Stowe, W.C., 70
Stroup, E.D., 16, 21, 30, 31
Suarez, C.H., 116, 119
Sundby, S., 35, 44
Superintendencia do desenvolvimento de Pesca Brazil, 150
Sutcliffe, W.H., 48, 52, 127, 133

Tabb, D.C, 70, 91
Talbot, F.H., 230, 238
Tapia-Garcia, M., 72, 222, 224, 225, 300
Taylor, G.I., 18, 19, 32
Teran, M.C., 119
Testaverde, S.A., 119
Thayer, G.W., 47, 52
Theilacker, G.H., 42
Thomas, L.R., 128, 129, 131
Thompson, 46
Thompson, B.A., 46, 49, 50
Thompson, R., 178
Thomson, J.N., 74, 93
Thomson, R.E., 20, 32
Thorne, E., 304, 306
Thresher, R.E., 36, 37, 40, 41, 44
Tiews, K., 171, 179
Tomlinson, P.K., 97, 100
Toro, M.C., 119
Torres, M.J., 116, 119
Trent, L., 71
Truit, R.V., 124, 133
Trujillo, A.L., 119
Trujillo, J., 119
Tsuda, R.T., 13
Tsukayama, I., 4, 13
Turner, R., v, 6, 14, 48, 52, 60, 71, 267-271, 273-276, 278, 279, 282, 283
Tyler, J.C., 34, 44

UNESCO, 6, 7, 9, 11, 132
Urbaneja, A., 190
Ursin, E., 5, 14

Van der Elst, R.P., 46, 52
Van Zalinge, N., 279, 283
Vance, D.J., 245, 247, 248, 275
Vargas-Maldonado, I., 52, 225
Vasquez, C., 119
Vastano, A.C., 31
Veloso, F.X., 119
Venkataraman, G., 74, 93
Victor, B.C., 16, 22, 32, 34-37, 44, 230, 233, 235, 236, 238
Vieira, J.P., iv, 143, 148, 150
Vieira, P.C., 147, 150
Villa, F.A., 119

Wagner, P., 70, 90
Walford, L.A., 21, 32
Wallace, J.H., 46, 52
Walter, G.G., 97, 98, 100
Walters, M.P., 151, 160
Warburton, K., 46, 52
Warner, R.R., 35, 36, 44
Wassenberg, T.J., 243, 245, 246, 248
Webb, D., 91
Weber, W., 169, 179
Weiler, D., 127, 131
Weinstein, M.P., 46, 47, 52, 151, 160
Wellington, G.M., 230, 238
Welsh, L., 91
Wetherall, J.A., 5, 14
Wetstone, G.S., 51
Whitfield, A.K., 75, 93
Wickstead, J.H., 127, 133
Wiebe, P.H., 237
Wiens, J.A., 91
Williams, 232-236
Williams, D., v, 7, 12, 16, 21-23, 30, 32, 34, 37, 41, 44, 230, 231, 233, 237-239
Williams, R., 64, 72

Windell, J.T., 75, 93
Wittmann, P., 23, 30
Wolanski, E.J., 16, 20, 23, 32, 35, 36, 44, 237, 239
Wolfe, L.E., 152
Wood. C.E., 255
Woodburn, K.D., 74, 93
Woodsum, G.C., 152

Yañez-Arancibia, A., i, iii, v, vi, 6, 14, 47, 50, 52-55, 60, 64, 70-78, 88, 90-94, 144, 150, 151, 159, 160, 215-219, 221, 224, 225, 262, 263, 265, 287-289, 291, 292, 296, 298-300
Yañez-Martinez, A., 259
Yasuda, F., 74, 94
Yakota, T., 74, 94
Young, P.C., 251, 255

Zamora, G., 169
Zein-Eldin, Z.P, 262, 265.
Zieman, J.C., 74, 92
Zimerman, A.P., 71
Zimmerman, M.S., 152, 160
Zimmerman, R.J., 271, 275, 276

SPECIES INDEX

Abulon amarillo, see Haliotis corrugata
azul, see Haliotis fulgens
negro, see Haliotis cracherodi
Acanthaster planci, 236
Acanthuridae, 38, 43, 126, 133
Acanthurus triostegus, 38, see Acanthuridae
Acarus, 78
Acetes americanus, 154, see also shrimp
Achirus achirus, 185, 187, 202, see also shrimp
Ageneiosidae, 195
Algae, 78
Alopias superciliosus, 308, see also shark
Alpheus normanni, 155, see also shrimp
Aluteres, see Monacanthidae
Ambassis, see Centropomidae
Anachis avara, 154, 155
Anchoa, see Engraulidae
Anchoveta, see anchovy
Anchoviella, see Engraulidae
Anchovy, 9, 11-13, 36, 42, 43, 155-158, 160, 165, 178, 285, see also Engaulidae
Angelfish, 44, see also Pomacanthidae
Anguilla, 126, 128
Anisotremus, see Pomadasyidae
Annelid, 78
Apogonid, 235
Archosargus, see Sparidae
Arido, see Ariidae
Ariidae, 73, 78, 110, 112, 119, 122, 181, 184, 189, 192, 194, 195, 202, 219, 224, 287, 288, 299
Ariopsis bonillai, 119, 122
Arius, 185, 188
couma, 187, 196, 202
felis, 55, 58, 155, 226, 287, 288, 291-299
melanopus, 55, 59, 73, 75, 78-80, 82, 91, 287, 288, 291-294, 296, 297, 299
parkery, 202
pasany, 187, 202
proops, 122
rugispinnis, 196, 202
Bagre, 55, 58, 59, 91, 94
bagre, 196
marinus, 55, 58, 226, 287, 288, 291-293, 295-297
Cathorops spixii, 122, 196
Felichthys felis, 298, 299
Galeichthys caerulescens, 73, 75, 78-81, 94, 300
Netuma, 143, 146-149
Aspredinidae, 194, 195
Aspredo aspredo, 196, see also Aspredinidae
Auchenipteridae, 194, 195
Bagre, see Ariidae
Bairdella, see Sciaenidae
Balistes capriscus, 10
Batrachoididae, 194, 195
Batrachoides surinamensis, 185, 202
Opsanus beta, 154, 155
Porichthys porosissimus, 226
Biajaiba, 131, see also Lutjanidae, Lutjanus synagris
Bivalve, 157, see also Mollusk
Blenny, banded, see Paraclinus fasciatus
Bluefish, see Pomatomus saltatrix
Botete, see Tetraodontidae, Sphoeroides testudineus
Bothidae, 195, 206, 207, 219
Citharichthys spilopteris, 226
Etropus crossotus, 155, 226
Paralichthys, 146
Paralichthys albigutta, 155
Synacium guntheri, 204, 207, 208, 213, 218, 226
Bothido, see Bothidae
Brachydontes exustus, 155
Brachyplatystoma, see Pimelodidae
Brachyrhyncha, 115, see also Brachyura
Brachyura, 117-119, see also Crustacea
Bregmacerotido, 207
Brevoortia, see Clupeidae
Brotula clarkae, 140
Butterfly fish, 43, see also Chaetodontidae

Caballerote, see Lutjanidae, Lutjanus griseus
Calamares, 122, 207, see also Loliginidae
Calamus, see Sparidae
Calinecticus, 117, 119, 126
Calinectes arcuatus, 110, 111, 121, see also Crab
bocourti, 111, 118, 121, 196
maracaiboensis, 111
sapidus, 56, 110, 111, 118, 121, 122, 124, 154, 155, 157, 159, 164-166
toxotes, 110, 121
Camaron, v, vi, 13, 56, 62, 67, 71, 93, 98, 99, 107, 109-119, 122, 131, 137, 138, 183, 184, 285, 286, see also Shrimp
azul, 118, 250
blanco, 101, 115, 118, 119, 189, 191, 250, 258
cafe, 97, 101, 104, 250, 258
coliflor, 118, 119
marino, 116
marron, 189, 191

pintado, 119
rojo, 113, 119, 250
rosado, 110, 258
tigre, 119
titi, 110, 114, 116
Cangrejo moro, see Menippe mercenaria
Canthidermis maculatus, 10
Carangidae, 112, 122, 124, 126, 133, 187, 192, 194, 195, 218, 222, 223, 243
Caranx hippos, 118, 122, 185, 193, 196
Caranx latus, 185
Chloroscombrus chrysurus, 203-205, 208, 210, 223, 226
Oligoplites palometa, 193, 196
Oligoplites saurus, 159
Selar crumenopthalmus, 112, 122
Selene, 207
brevoortii, 140
vomer, 185, 196
setapinnis, 204-209, 212, 226
Trachinotus cayenensis, 185, 193
Trachurus lothami, 218, 223, 226
Vomer setapinnis, 185
Carcharhinidae, 121, 184, 192, 306
Carcharhinus acronotus, 308
altimus, 308
falciformes, 308
galapagensis, 121
leucas, 121, 308
limbatus, 308
milberti, 306
obscurus, 301-304, 306, 308, 311
plumbeus, 301-305, 308-310
signatus, 308
Eulamia milbertii, 306
Galeocerdo cuvieri, 308
Musteus canis, 308
Mustelus henlei, 122
Negaprion brevirostris, 308
Prionace glanca, 308
Rhizoprionodon tenaenovae, 303, 308
Catfish, vi, 80, 143, 148, 224, 298, 299, see also Siluriformes
Catfish, graff-topsail, see Ariidae, Felichthys felis
Cathorops, see Ariidae
Cazon, 191
Centolla, see Maiopsis panamensis
Centropomidae, 122, 184, 192, 194, 195
Ambassis gymnocephalus, 174
Centropomus, 188
ensiferus, 115, 122
paralellus, 187, 202
undecimalis, 115, 117, 122, 185
Centropristis, see Serranidae
Centropyge, see Chaetodontidae
Cephalopoda, 118
Cetenegraulis, see Engraulidae
Chaetodontidae, 43, 126
Centropyge potteri, 132
Chaetodon miliaris, 43
Characidae, 184, 192, 195
Colossoma macropomum, 202
Serrasalmus, 184
Chasmodus saburrae, 154, 155
Chilomycterus schoepfi, 155
Chloroscombrus, see Carangidae
Chromis, see Pomacentridae
Cichlasoma urophthalmus, 73, 75, 78-80, 86, 90, 298, see also Cichlidae
Cichlidae, 73, 298
Cirripedes, 78
Citharichthys, see Bothidae
Clinidae, 160
Clupeidae, 9, 10, 67, 124, 131, 132, 194, 195, 207, 208, 218, 222
Brevoortia patronus, 154
Harengula jaguana, 55, 59, 132, 218, 222, 226
Odontognathus mucrunatus, 196
Opisthonema oglinum, 55, 59, 226
Pellona flavipinnis, 187, 202
Sardinella aurita, 55, 59, 226
Sardinalla longiceps, 174
Clupeido, see Clupeidae
Colossoma, see Characidae
Copepoda, see Plankton
Coral, 7, 11-18, 21-23, 29-32, 34-37, 40-44, 70, 74, 91, 123, 131-133, 141, 231-233, 235
Corvina, 63, 64, 113, 185, 191, see also Sciaenidae
Corvina coliamarilla, see Sciaenidae, Cynoscion stolzmanni
Corvina picuda, see Sciaenidae, Cynoscion phoxocephalus
Corvinon rayado, see Sciaenidae, Micropogonias furnieri
Crab, 117, 121, 133, 154, 156, 158, 159, 165, see also Crustacea
Crayfish, 131, see also Decapoda
Creediidae, 42
Croaker, see Sciaenidae
Crustacea, 51, 53, 78-80, 87, 107, 115, 118, 119, 130, 131, 207, 243, 255, 264
Crustaceo, see Crustacea
Crystallodytes cookei, 42, see also Creediidae
Cumacean, see Plankton
Curvina, see Corvina
Curvinata, 185, see also Sciaenidae
Cyclostomes, 305
Cynoscion, see Sciaenidae

Damselfish, 30, 41, 237, 238, see also Pomacentridae
Dasyatidae, 181, 184, 189, 192-195
Dasyatis geikesi, 196
Himantura shmardae, 186
Urolophus jamaicensis, 218
Decapoda, 78, 80, 81, 83, 84, 119, 131, 155, 159, 255, 264, see also Crustacea
Diapterus, see Gerreidae
Diopatra cuprea, 155
Diplectrum, see Serranidae
Diplodus, see Sparidae
Doradidae, 194, 195
Dormitator latifrons, 94

Echinoderm, 78, 84
Eel grass, 50, 89, see also Sea grass
Elasmobranch, 146, 306
Engraulidae, 67, 78, 80, 85, 110, 194, 195, 207, 218, 222
Anchoa, 155
hepsetus, 155
mitcilli, 154, 155, 157, 160, 164-166
spinifer, 196
Anchoviella guianensis, 196
lepidontostole, 196
surinamensis, 186, 196
Cetengraulis edentulus, 196, 218, 222, 226
Engraulis mordax, 22
Lycengraulis battesii, 196
Lycengraulis grossidens, 196
Stolephorus heterolobus, 194
indicus, 174
zollingeri, 174, 176
Engraulido, see Engraulidae
Ephippidae, 194, 195
Epinephelus, see Serranidae
Equinoderm, see Echinoderm
Etropus, see Bothidae
Eucinostomus, see Gerreidae
Eugerres, see Gerreidae
Eulamia, see Carcharhinidae
Euphylax dovii, 117, 121, see also crab
Euphylax robustus, 121, see also crab

Felichthys, see Ariidae
File fish, 159, see also Monacanthidae
Flat fish, 9
Foraminifer, 78, 80, 84, 87

Galeichthys, see Ariidae
Galeocerdo, see Carcharhinidae
Galeoid, 301-304, see also Shark
Gastropoda, 78, 87, see also Mollusk
Genyatremus, see Pomadasyidae
Gerreidae, 73, 113, 118, 122, 126, 187, 194, 195, 219, 298
  Diapterus peruvianus, 140
  Diapterus rhombeus, 203-206, 208, 210
  Eucinostomus argenteus, 154, 155, 226
  Eucinostomus gula, 73, 75, 78-80, 83, 154, 155, 226
  Eugerres plumieri, 109, 112, 113, 118, 122
  Gerres cinereus, 203-206, 208, 211
Goby, see Gobiidae
Gobiidae, 206, 235
Gobiosoma robustum, 154, 155
Grouper, nassau, see Serranidae, Epinephelus striatus
Grunts, 41, 43, see also Pomadasyidae

Haddock, 20, 22, 32, 44, see also Melanogrammus aeglefinus
Haemulidae, see Pomadasyidae
Haemulon, see Pomadasyidae
Hake, see Merlucius hubbsi
Hake, red, 160
Halichoeres, see Labridae
Haliotis corrugata, 101, see also Gastropoda
  cracherodii, 91
  fulgens, 101
Harengula, see Clupeidae
Herring, see Clupeidae
Himantura, see Dasyatidae
Hipodule wrightii, 160
Hippolyte zostericola, 154, 155, see also Decapoda
Hoplosternum littorale, 190
Hypophthalmidae, 195
Hypostomus, 187, 202, see also Loricariidae

Isopisthus, see Sciaenidae
Isurus oxyrhinch, 308, see also Shark

Jaiba azul, see Callinectes sapidus
Jasus tristani, 31, see also Decapoda
Jenynsia lineata, 146
Juncus, 278
Jurel, 118, 122, see also Carangidae, Caranx hippos

Labichthys unilineata, 234
Labridae, 32, 34, 41, 126, 233, 236-238
  Halichoeres bivittatus, 44
  Thalassoma bifasciatum, 34, 44
  Thalassoma hardwicki, 234
Lagocephalus laenigatus, 226
Lagodon, see Sparidae
Lamniformes, 115
Lamparosa, 185, 209, see also Carangidae
Lancelet, 305
Langosta, 119, 122, 127, 129, 131, see also Palinuridae
Langosta espinosa, 110, 112, 113, see also Palinuridae, Panulirus argus

Larimus, see Sciaenidae
Lebranche, 109, 119, see also Mugilidae
Leiognathidae, 179
  Leioganthus bindus, 174
    blochii, 174, 176
    daura, 174
    leuciscus, 174
    lineolatus, 174
  Secutor insidiator, 174
  Secutor ruconius, 174
Leiostomus, see Sciaenidae
Lepophidium profundorum, 203-206, 208, 209
Libinia dubia, 155
Limnichthys donaldsoni, 42
Lobster, rock, see Jasus tristani
Lobster, spiny, 118, 131-133
Loliginidae, 118, 121, see also Cephalopoda
  Loligo, 207
    pealei, 121
  Lolliguncula brevis, 121, 154
  Lolliguncula panamensis, 109, 118, 121
Loricariidae, 187
Lutjanidae, 111, 114, 122, 126-128, 202, 207, 235
  Lutjanus analis, 109, 113, 114, 122, 131, 208
    argentiventris, 140
    campechanus, 218
    griseus, 131, 132
    guttatus, 140
    synagris, 109, 113, 114, 122, 131, 203-206, 208, 212, 226
    vivanus, 109, 113, 122
  Pristipomoides macrophthalmus, 218
Lutjanido, see Lutjanidae
Lycengraulis, see Engraulidae

Mackerel, 100
Macrodon, see Sciaenidae
Maiopsis panamensis, 114, 121, see also Xanthidae
Mangrove, ii, vi, 6, 7, 47, 70, 71, 89-92, 244, 247, 277-273, 286
Megalopidae, 116, 192, 194, 195
Megalops atlanticus, 116, see also Megalopidae
Melanogramus aeglefinus, 32, 44
Mene maculata, 174
Menippe mercenaria, 124, 133, see also Crab
Menticirrhus, see Sciaenidae
Merlucius hubbsi, 146
Mero, see Serranidae, Epinephelus morio
Metapenaeus, see Penaeidae
Metaporhapsis calcarata, 155
Micrognathus criniger, 154, 155
Micropogonias, see Sciaenidae
Mojarra rayada, see Gerreidae, Eugerres plumieri
Mollusk, 53, 78, 79, 107, 243
Mollusco, see Mollusk
Monacanthidae, 159
  Aluteres monoceros, 218
  Monacanthus ciliatus, 154, 155
  Stephanolepis hispidus, 154
Mugilidae, 113, 116, 122, 126, 127, 131, 143, 146, 150, 184, 192, 194, 195
  Mugil brasiliensis, 116, 119
    incilis, 109, 113, 117, 122, 185
    lisa (liza), 109, 116, 122, 202
    platanus, 143, 146-150
Mullet, see Mugilidae
Mullidae, 126
  Upeneus, 208
  Upeneus parvus, 203-205, 208, 214
Mustelus, see Carcharhinidae
Mylossoma duriventris, 196

Nebris, see Sciaenidae
Negaprion, see Carcharhinidae
Nematode, 78, 83, 87
Nematopaleomon, see Palaemonidae
Neopanope packardii, 154, 155
Neopanope texana, 154, 155
Neritina reclinata, 154, see also Gastropoda
Netume, see Ariidae

Octopus, 99, see also Cephalopoda
Octopus maya, 97, 98, 101, 104, see also Cephalopoda
Odontaspis tauru, 308, see also shark
Odontesthes bonariensis, 146, 147, 149, 150
Odontognathus, see Clupeidae
Ogcocephalidae, 195
Oligochaete, 78, 83, see also Annelida
Oligoplites, see Carangidae
Ophidiidae, 206, 209
Ophioscion, see Sciaenidae
Ophiothrix angulata, 155
Opisthonema, see Clupeidae
Opsanus, see Batrachoididae
Orthopristis, see Pomadasyidae
Ostracod, 78, 80
Oxydoras niger, 202

Pagrus, see Sparidae
Paguridae, 155, see also Decapoda
Pagurus bonainensis, 154, 155
Pakol, see Canthidermis maculatus
Palaemonidae, 155, 194, 195, see also Decapoda
  Nematopaleomon schmitti, 196
  Palaemon floridanus, 154, 155
  Palaemonetes intermidius, 154, 155
    pugio, 154
    vulgaris, 154
  Periclimenes americanus, 154, 155
  Periclimenes longicaudatus, 154, 155
Palinuridae, 121, 124, 131, see also Decapoda
  Panulirus argus, 110, 112, 113, 115, 118, 121, 127, 129, 131-133
    cygnus, 129, 131, 132
    laevicauda, 118, 121
Pampano zapatero, see Carangidae, Trachinotus cayenensis
Paraclinus fasciatus, 154, 155, 160, see also Clinidae
Paralichthys, see Bothidae
Paralonchurus, see Sciaenidae
Pargo, 191, see also Lutjanidae
  cebao, see Lutjanidae, Lutjanus analis
  chino, see Lutjanidae, Lutjanus synagris
  criollo, see Lutjanidae, Lutjanus analis
  rojo amarillo, see Lutjanidae, Lutjanus vivanus
Parrotfish, 131, 133, see also Scaridae
Pelada yanca, see Sciaenidae, Cynoscion phoxocephalus
Pelecypod, 78, 80, 87, see also Mollusk
Pellona, see Clupeidae
Penaeidae, v, 60, 85, 109, 110, 114, 115, 117-119, 121, 124, 126, 131, 183-185, 189, 194, 195, 206, 241-245, 247, 249-251, 257, 258, 262-264, 273, 279, see also Decapoda
  Metapenaeus macleayi, 275
  Penaeus, 247, 249, 250, 252, 255
    aztecus, 117, 154, 252, 255-260, 265, 271, 272, 275, 276
    brasiliensis, 109-111, 119, 121
    (Farfantepenaeus) brevirostris, 250
    (Farfantepenaeus) californiensis, 97, 101, 104, 250
    (Farfantepenaeus) duorarum, 113, 114, 116, 154-158, 164-166, 257-264, 270-274, 278
    esculentes, 241, 243, 245-248
    fluviatilis, 272
    indicus, 278
    japonicus, 269, 274
    merguiensis, 241, 244-248, 272, 275
    monodon, 272, 278
    (Litopenaeus) vannamei, 250
    notialis, 109-111, 113, 114, 116, 119, 121, 204, 205, 209
    occidentalis, 110, 111, 113, 115, 118, 121
    schmitti, 109-111, 114, 117, 119, 121, 184, 185, 189, 196, 199, 200
    semisulcatus, 243, 244, 246-248, 269
    setiferus, xxx, 252, 255-265, 272, 275
    stylirostris, 109, 118, 250
    subtilis, 109, 117, 121, 185, 189, 196, 201
    vannamei, 101, 250
  Trachypenaeus byrdi, 111, 115, 119, 121
  Xiphopenaeus kroyeri, 109, 116
  Xiphopenaeus riveti, 110, 111, 114-116, 121
Peneidos, see Penaeidae
Pennahia, see Sciaenidae
Peprilus snydery, 140, see also Stromateidae
Perciformes, 114
Periclimenes, see Palaemonidae
Pimelodidae, 184, 192, 194, 195
  Brachyplatystoma, 196, 202
    filamentosum, 202
    rouseauxii, 196, 202
Pinfish, 156-159, 165, see also Sparidae
Plagioscion, see Sciaenidae
Plankton, iii, 15, 16, 25, 28, 30, 32, 33-40, 42-44, 56, 114-116, 123, 125-127, 129, 130, 132, 133, 168, 205, 221, 237, 238
  Amphipod, 78, 80, 83, 84
  Copepod, 35, 78, 80, 83
  Cumacean, 78
  Euphauciacian, 78
  Isopod, 78, 80, 81, 244, 246
  Phyllosoma, 132
  Phyto-, 31, 41, 114, 168, 235
  Polychaete, 78, 80, 83, 84
  Tunicate, 78
  Zoo-, 31, 36, 42, 48, 56, 113, 117, 168, 205, 207, 235
Planktonico, see Plankton
Platynereis dumerili, 155
Pogonias, see Sciaenidae
Polynemidae, 194, 195
  Polidactilus approximans, 137, 138, 140
    virginicus, 196
    octonemus, 155, 226
Pomacanthidae, 44, 126, 132
Pomacentridae, 13, 32, 230, 231, 236, 238
  Chromis atripectoralis, 236
  Pomacentrus amboinensis, 231
    australis, 232
    flavicauda, 237
    lepiodogenys, 234
    pavo , 232
    popei, 234, 236
    wardi, 234, 237
Pomadasyidae, 41, 43, 73, 112, 126, 194, 195, 207, 219, 223, 243
  Anisotremus dovii, 138
  Anisotremus pacificus, 138
  Genyatremus luteus, 185, 193, 196
  Haemulon aurolineatum, 223, 224
    flavolineatum, 41, 43
    steindachneri, 140
    sucundderi, 140
  Orthopristis chrysoptera, 73, 75, 78-80, 84, 154, 155
  Pomatomus saltatrix, 302
Pomadasido, see Pomadasyidae
Porgy, littlehead, see Sparidae, Calamus proridens
Porichthys, see Batrachoididae
Portunidae, 115, 117, 118, 121, 194, 195, 206, see also Crab
Portunus gibbesii, 155, see also Portunidae
Prawn, penaeid, v, 16, 241-248, 255, 274, 275, see also Penaeidae
Prawn, tiger, 245-248
Priacanthus arenatus, 118, 226
Prionace, see Carcharhinidae

Prionotus punctatus, 226
tribulus, 155
beani, 226
Pristipomoides, see Lutjanidae
Processidae, 206
Pseudoauchenipterus nodosus, 196
Pterodoras angelli, 202
Pulpo, see Octopus maya
Pycnogonid, 78

Ramphitidae, 195
Rastrelliger brachysoma, 174
Ray, 305, 306, see also Elasmobranch
Reptantia, 131, see also Decapoda
Rhizophora mangle, 183, 298, see also Mangrove
Rhizoprionodon, see Carcharhinidae
Robalo, see Centropomidae, Centropomus undecimales
Roncador, 191

Sabalo, 109, 114, 116, see also Tarpon atlanticus
Salmon, 9
Sardina, see Sardine
Sardine, i, 9, 55, 59, 132, see also Clupeidae
Sardinella, see Clupeidae
Sargo, 64, 66, see also Sparidae, Archosargus rhomboidalis
Saurida, see Synodontidae
Sawfish, 306
Scaridae, 126
Scarus croicencis, 131
Sparisoma rubripinne, 133
Sciaenidae, 73, 112, 122, 143, 146, 148, 150, 159, 160, 181, 183, 184, 187, 192, 194, 195, 224, 243
Bairdiella, 155
chrysoura, 63, 64, 73, 75, 78, 80, 85, 90, 154, 155, 218, 298
Cynoscion, 202
acoupa, 185, 193
albus, 138
arenarius, 154, 155, 226
microlepidotus, 185, 193
nebulosus, 154, 155
nothus, 222, 224, 226
phoxocephalus, 119, 122, 137, 138, 140
squamipinnis, 138
stolzmanni, 137, 138, 143
striatus, 143, 146, 147, 149, 150
virescens, 113, 122
Isopisthus remifer, 137, 138
Larimus, 137, 138
Leiostomus, 155, 156
Leiostomus xanthurus, 154, 155, 157, 159, 160, 164-166
Macrodon ancylodon, 143, 146, 147, 149, 150, 185, 196, 198
Menticirrhus nasus, 138
Micropogonias, 155
altipinnis, 137, 138, 142
furnieri, 109, 122, 143, 146-150, 185, 198
undulatus, 154, 155, 159
Nebris occidentalis, 138
Ophioscion imiceps, 137, 138
Ophioscion scierus, 137, 138
Paralonchurus dumerilii, 137, 138
Pogonias cromis, 147, 149, 150
Pennahia anea, 174
Plagioscion squamosissimus, 184, 187, 202
Stellifer, 196
colonensis, 218, 226
lanceolatus, 218, 226
microps, 196
venezuelae, 186
Umbrina canosai, 143, 146, 147, 149, 150
Scomberomorus brasiliensis, 196
Sea grass, ii, 47, 49, 51, 52, 70, 89-92, 152, 155, 156, 159, 160, 224
Secutor, see Leiognathidae
Selar, see Carangidae
Selene, see Carangidae
Semicossyphus pulcher, 237
Serranidae, 112, 126, 184, 192, 195, 206, 219
Centropristis striata, 154
Diplectrum radiale, 226
Epinephelus itajara, 202
morio, 97, 98, 101, 104
striatus, 133
Serranus atrobranchus, 226
Serranido, see Serranidae
Serrasalmus, see Characidae
Shark, vi, 301-307, see also Elasmobranch
Sandbar, 303, 305, 306, see also Carcharhinidae
Hammerhead, see Sphyrna; Sphyuri
Shell, 52, 78, 87, see also Mollusk
Shrimp, caridean, 80, 115
penaeid, ii, v, 6, 11, 12, 14, 31, 51, 52, 70, 78, 80, 107, 141, 146, 150, 154, 156, 157, 183, 184, 189, 203, 224, 242, 247, 255, 264-276, 277-283, see also Penaeidae
pink, see Penaeidae, Penaeus duorarum
white, 255, 265, 275, 276
Siluriformes, 115
Silverside, 146, 150, 222, see also Odontesthes bonariensis
Sipunculida, 78
Skate, 306, see also Ray
Snapper, 131, 132, see also Lutjanidae
Soleidae, 194, 195
Solenocera agassizzi, 118, 119, 121, see also Solenoceridae
Solenoceridae, 121
Sparidae, 127, 160
Archosargus rhomboidalis, 64, 66
Calamus proridens, 127, 132
Diplodus holbrooki, 154, 159
Lagodon rhomboides, 154, 155, 157, 164-166, 218
Pagrus pagrus, 146
Stenotomus caprinus, 226
Sparisoma, see Scaridae
Spartina, 278
Sphoeroides, see Tetraodontidae
Sphyraena guachancho, 203-205, 207-209, 213, see also Sphyraenidae
Sphyraenidae, 209
Sphyrna leuvenii, 308, see also Shark
Sphyuri leuvini, 306, see also Shark
Sponge, 78
Squaloid, 302, 303, see also Shark
Squalus acanthias, 302, 303, 308, see also Shark
Squalus plumbeus, 303, see also Shark
Squillidae, 206
Stellifer, see Sciaenidae
Stenotomus, see Sparidae
Stephanolepis, see Monacanthidae
Stolephorus, see Engraulidae
Stromateidae, 218
Surgeonfish, see Acanthuridae
Symphurus plagiusa, 226
Synacium, see Bothidae
Syngnathus floridae, 154, 155
Syngnathus scovelli, 154, 155
Synodidos, see Synodontidae
Synodontidae, 207, 219, 222
Saurida tumbil, 174
Synodus foetens, 155, 203, 204, 207, 208, 214, 218, 222, 226

Tanaidacea, 78, 80, 83-85, 87
Tarpon atlanticus, 109, 114, 187, 202
Tetraodontidae, 73, 194, 195
Sphoeroides nephelus, 155
Sphoeroides testudineus, 64, 65, 73, 75, 78-80, 87

Thalassia, 126, see also Sea grass
Thalassia testudinum, 90, 93, 258, 298, see also Sea grass
Thalassoma, see Labridae
Thor dobkini, 154, 155
Tiburon, vi, 115, 122, see also Shark
Torroto, see Pomadasyidae, Genyatremus luteus
Tozeuma carolinense, 154, 155
Trachinotus, see Carangidae
Trachurus, see Carangidae
Triakidae, 122
Trichiuridae, 194, 195, 219
Trichiurus lepturus, 193, 208, 226, see also Trichiuridae
Triggerfish, see Canthidermis maculatus
Trinectes maculatus, 154
Triportheus, 196
Tuna, yellowfin, 100

Umbrina, see Sciaenidae
Urolophus, see Dasyatidae
Urophycis brasiliensis, 146
Urophycis floridana, 155

Vomer, see Carangidae

Wrasse, 32, 44, 235

Xanthidae, 121, 122, 155
Xantido, see Xanthidae
Xenomelaniris brasiliensis, 146
Xiphopenaeus, see Penaeidae

Zostera marina, 50, 52, see also Sea grass

No.	Title	Publishing Body	Languages
32 Suppl.	Papers submitted to the UNU/IOC/Unesco Workshop on International Co-operation in the Development of Marine Science and the Transfer of Technology in the Context of the New Ocean Regime Paris, 27 September-1 October 1982	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
33	Workshop on the IREP Component of the IOC Programme on Ocean Science in Relation to Living Resources (OSLR) Halifax, 26-30 September 1983	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
34	IOC Workshop on Regional Co-operation in Marine Science in the Central Eastern Atlantic (Western Africa) Tenerife 12-17 December 1983	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English French Spanish
35	CCOP/SOPAC-IOC-UNU Workshop on Basic Geo-scientific Marine Research Required for Assessment of Minerals and Hydrocarbons in the South Pacific Suva, Fiji, 3-7 October 1983	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
36	IOC/FAO Workshop on the Improved Uses of Research Vessels Lisbon, 28 May - 2 June 1984	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
36 Suppl	Papers submitted to the IOC-FAO Workshop on Inproved Uses of Research Vessels Lisbon, 28 May-2 June 1984	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
37	IOC/Unesco Workshop on Regional Co-operation in Marine Science in the Central Indian Ocean and Adjacent Seas and Gulfs Colombo, 8-13 July 1985	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
38	IOC/ROPME/UNEP Symposium on Fate and Fluxes of Oil Pollutants in the Kuwait Action Plan Region Basrah, Iraq, 8-12 January 1984	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
39	CCOP (SOPAC)-IOC-IFREMER-ORSTOM Workshop on the Uses of Submersibles and Remotely Operated Vehicles in the South Pacific Suva, Fiji, 24-29 September 1985	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
40	IOC Workshop on the Technical Aspects of Tsunami Analyses, Prediction and Communications Sidney, B.C., Canada, 29-31 July 1985 (in press)	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
41	First Workshop of Participants in the Joint FAO/IOC/WHO/IAEA/UNEP Project on Monitoring of Pollution in the Marine Environment of the West and Central African Region (WACAF/2) Dakar, Senegal, 28 October - 1 November 1985	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
42	IOC/UNEP Intercalibration Workshop on Dissolved/Dispersed Hydrocarbons in Seawater Bermuda, USA, 3-14 December 1984 (in press)	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
43	IOC Workshop on the Results of MEDALPEX and Future Oceanographic Programmes in the Western Mediterranean Venice, Italy, 23-25 October 1985	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English
44	IOC/FAO Workshop on Recruitment in Tropical Coastal Demersal Communities Ciudad del Carmen, Campeche, Mexico, 21-25 April 1986	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English Spanish
44 Suppl.	IOC/FAO Workshop on Recruitment in Tropical Coastal Demersal Communities - Submitted Papers Ciudad del Carmen, Campeche, Mexico, 21-25 April 1986	IOC, Unesco Place de Fontenoy 75700 Paris, France	English