

2 CUADERNOS DE ACUICULTURA

El cultivo del Atún rojo (*Thunnus thynnus*)

ANTONIO BELMONTE
FERNANDO DE LA GÁNDARA



2 CUADERNOS DE ACUICULTURA

El cultivo del Atún rojo (*Thunnus thynnus*)

ANTONIO BELMONTE
FERNANDO DE LA GÁNDARA

FUNDACIÓN OBSERVATORIO ESPAÑOL DE ACUICULTURA
CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS
MINISTERIO DE MEDIO AMBIENTE Y MEDIO RURAL Y MARINO

MADRID, 2008

Reservados todos los derechos por la legislación en materia de Propiedad Intelectual.

Las noticias, asertos y opiniones contenidos en esta obra son de la exclusiva responsabilidad del autor o autores.

La editorial, por su parte, sólo se hace responsable del interés científico de sus publicaciones.

Serie:

Cuadernos de Acuicultura



MINISTERIO
DE HACIENDA Y
PRESUPUESTOS

SECRETARÍA GENERAL
DEL IVA



MINISTERIO
DE CIENCIAS
E INNOVACIÓN



© Editor Científico: Dr. Juan Espinosa de los Monteros

© Fundación Observatorio Español de Acuicultura

© Antonio Belmonte y Fernando de la Gándara

Diseño y maquetación: DiScript Preimpresión, S. L.

Depósito Legal: M-56976-2008

Índice

- 5 ■ **BIOLOGÍA DE LA ESPECIE DE CULTIVO**
- 6 ■ **MORFOLOGÍA**
- 6 ■ **HÁBITAT**
- 6 ■ **DISTRIBUCIÓN**
- 7 ■ **ALIMENTACIÓN**
- 8 ■ **REPRODUCCIÓN**
- 9 ■ **SITUACIÓN CULTIVO**
- 14 ■ **PRODUCCIONES EN LOS ÚLTIMOS AÑOS Y PRINCIPALES PAÍSES PRODUCTORES**
- 15 ■ **EVOLUCIÓN DE PRECIOS Y MERCADOS**
- 18 ■ **CICLO DE PRODUCCIÓN**
- 18 ■ **SISTEMAS DE PRODUCCIÓN**
- 20 ■ **REPRODUCCIÓN, INCUBACIÓN, CULTIVO LARVARIO, PREENGORDE**
- 21 ■ **ENGORDE DE LAS DIFERENTES ESPECIES**
- 24 ■ **CURVA DE CRECIMIENTO**
- 26 ■ **PATOLOGÍA**
- 26 ■ **COMERCIALIZACIÓN**
- 28 ■ **PRINCIPALES VENTAJAS Y PROBLEMAS DE SU CULTIVO**
- 31 ■ **BIBLIOGRAFÍA**

El cultivo del Atún rojo

Atún rojo

■ Nombre científico de la especie:

Thunnus thynnus (L., 1758).

■ Sinónimos más frecuentes:

Thunnus thynnus thynnus (L., 1758).

Thunnus thynus (L., 1758).

Scomber thynnus (L., 1758).

Thunnus vulgaris (Cuvier, 1832).

■ Nombres en otros idiomas:

Inglés : *Northern / Atlantic Bluefin tuna.*

Griego: *Tinos.*

Francés: *Thon rouge.*

Portugués: *Atum / Atuarro.*

Alemán: *Roter Thun / Thunfisch.*

Japonés: *Kuromaguro.*

Italiano: *Tonno rosso.*

Turco: *Orkinos.*



Ejemplar adulto de atún rojo en una jaula de cultivo experimental
(Foto: REPRODOTT)

BIOLOGÍA DE LA ESPECIE DE CULTIVO

Caracteres más significativos de la especie:

El atún rojo *Thunnus thynnus* es un teleósteo perteneciente a la familia Scombridae (COLLETTE, REEB y BLOCK, 2002). Es una especie de gran tamaño, que puede alcanzar 3 metros de longitud y 600 kg de peso (CORT, 2007). Hay incluso registros no comprobados que afirman la existencia de ejemplares de una tonelada. Se han citado ejemplares de más de 15 años (CORT, 2007). Un atún marcado con una edad estimada de 2 años fue recuperado al cabo de 18 años, por lo que parece ser que el atún rojo puede alcanzar, al menos, una edad de 20 años (ABASCAL, 2004). Se trata de un gran nadador, alcanzando una velocidad media de 5,9 km/h y una máxima de entre 13 y 31 km/h (LUTCAVAGE *et al.*, 2000) pudiendo cruzar el Océano Atlántico en menos de 60 días. Es capaz de desplazarse miles de kilómetros, estando considerado como especie altamente migratoria según el Anexo I de la convención de 1982 sobre la Ley del Mar (FAO, 1994). Es capaz de realizar a lo largo de su vida varios viajes entre las costas orientales del Atlántico Norte y Mediterráneo y las occidentales.

Una de las principales características de esta especie, que comparte con algunos de sus congéneres y con ciertos escualos (DICKSON y GRAHAM, 2004), es su capacidad para elevar y mantener su temperatura corporal por encima de la temperatura ambiente, en ocasiones más de 20 °C. Esto lo consigue mediante un sistema de contracorriente vascular denominado *rete mirabile*. Este sistema actúa como un intercambiador de calor que transfiere el calor producido en el metabolismo y en la contracción muscular, de la sangre venosa a la arterial, volviendo a los tejidos en los que su acumulación produce el aumento de la temperatura. Este hecho le permite mantener un metabolismo elevado y constante, parecido al de los homeotermos, así como habitar zonas del océano con un muy amplio rango de temperaturas (GRAHAM y DICKSON, 2004; DICKSON y GRAHAM, 2004).

Con el nombre genérico de atún rojo se conocen tres especies: el atún rojo del Atlántico *Thunnus thynnus* (Atlantic Bluefin tuna-BFT), el atún rojo del Pacífico, *Thunnus orientalis* (Pacific Bluefin tuna-PBFT) y el atún rojo del sur, *Thunnus maccoyii* (Southern Bluefin tuna-SBFT). Hasta hace poco tiempo, el atún rojo del Atlántico y el atún rojo del Pacífico eran considerados como subespecies de la misma especie (*Thunnus thynnus thynnus* y

• *Thunnus thynnus orientalis*). En la actualidad (www.fishbase.org) se conocen como especies distintas (*Thunnus thynnus* y *Thunnus orientalis*).

MORFOLOGÍA

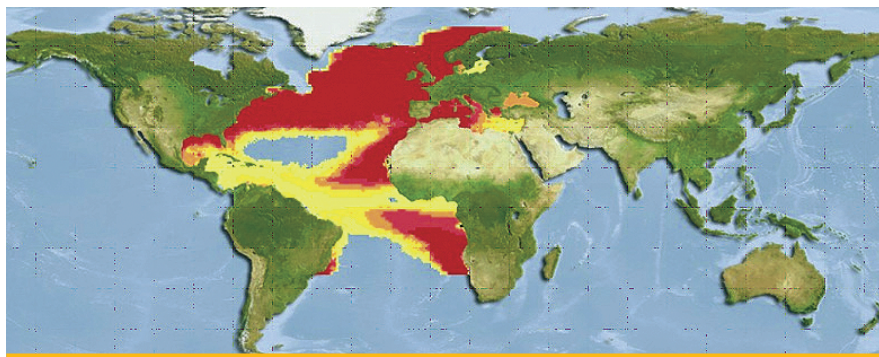
• Cuerpo fusiforme y robusto, perfectamente adaptado para la natación. Color azul oscuro en el dorso. Las zonas inferiores del vientre de color blanco plateado con líneas transversales incoloras alternándose con hileras de puntos. La primera aleta dorsal es de color amarillento o azulado; la segunda rojiza o marronácea; la aleta anal y las pinnulas son de color amarillo oscuro, ribeteadas de blanco; las carenas caudales son negras en los adultos y transparentes en los juveniles. Radios duros dorsales (total): 12-14; Radios blandos dorsales (total): 13-15; Ausencia de radios duros anales; Radios blandos anales: 13-16; Vértebras: 39. Segunda aleta dorsal más alta que la primera; las aletas pectorales son muy cortas, menos del 80 % de la longitud de la cabeza. Presencia de vejiga natatoria (SMITH-VANIZ, 1986; COLLETTE, 1986).

HÁBITAT

• Es un pez pelágico, marino oceánico que se distribuye en un rango de profundidades desde 0 hasta 1.000 m (ABASCAL, 2004). Aunque se trata de una especie de aguas abiertas, estacionalmente puede acercarse a la costa, tolerando una amplia gama de temperaturas (COLLETTE y NAUEN, 1983). Los esquemas migratorios estacionales dependen de la edad y el tamaño de los peces, estando relacionados fundamentalmente con la búsqueda del alimento y la reproducción. El caso de migraciones de peces adultos en dirección a las zonas de puesta en el Mediterráneo y su posterior regreso al océano para alimentarse intensamente se conoce desde hace miles de años (CORT, 2007). Cuando son jóvenes muestran un fuerte comportamiento gregario. Los cardúmenes de juveniles se orientan mediante el sentido de la vista, aunque también se observan de noche. Por tanto, otros sentidos y particularmente la línea lateral parecen intervenir en este comportamiento.

DISTRIBUCIÓN

• Los atunes rojos se encuentran en aguas que van desde Terranova hasta Brasil, en el lado occidental, y desde Cabo Blanco (20 °N) hasta Noruega



Distribución de atún rojo atlántico *Thunnus thynnus*. El gradiente rojo-amarillo indica la mayor-menor presencia. Fuente: www.fishbase.org.

y todo el Mediterráneo y el Mar Negro, en el lado oriental (CORT, 2007). Sin embargo su presencia en aguas del Norte de Europa es casi nula desde principios de los años 60 (MAC KENZIE y MYERS, 2007).

Es una especie altamente migratoria. Se reconocen dos *stocks* (separados por el meridiano 45 °W) determinados por sus áreas de puesta (BLOCK *et al.*, 2005), el occidental, con el área de puesta en el Golfo de México y el oriental, que se reproduce en el Mar Mediterráneo. Sin embargo, la proporción de mezcla entre ambos es mayor de lo que se pensaba hace unos años. Esta mezcla se produce mayoritariamente en el Atlántico Central en las zonas de alimentación (BLOCK *et al.*, 2005).

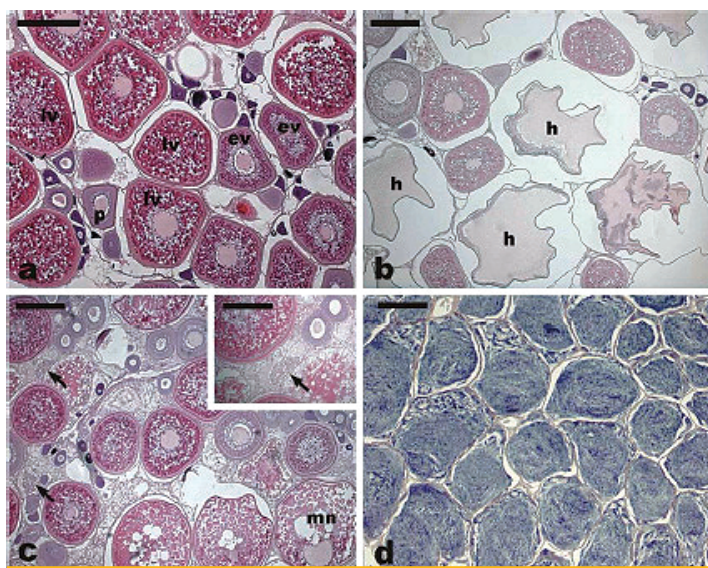
ALIMENTACIÓN

Los atunes se alimentan en zonas costeras de latitudes elevadas a fin de aumentar la grasa corporal que permita hacer frente al gran gasto energético que supone la migración y la reproducción (CHASE, 2002). Persiguen a los bancos de pequeños pelágicos: lanzones, boquerones, arenques, caballas, jureles, calamares... (SINOPOLI *et al.*, 2004) aunque su alimentación no está limitada sólo a ellos ya que un 20 % está constituida en zonas de aguas someras, por especies demersales, como cangrejos (*Munida* sp.). La presencia en ocasiones de esponjas en su estómago indica que también se alimenta de especies bentónicas (CHASE, 2002). Puede ser considerado por tanto como un predador oportunista capaz de explotar una gran variedad de recursos. La composición

del alimento varía considerablemente según la zona y a lo largo de la vida del pez. En este caso, dependiendo del tamaño de los atunes ocupan nichos ecológicos diferentes (STERGIOU y KARPOUZI, 2002; SARA y SARA, 2007).

REPRODUCCIÓN

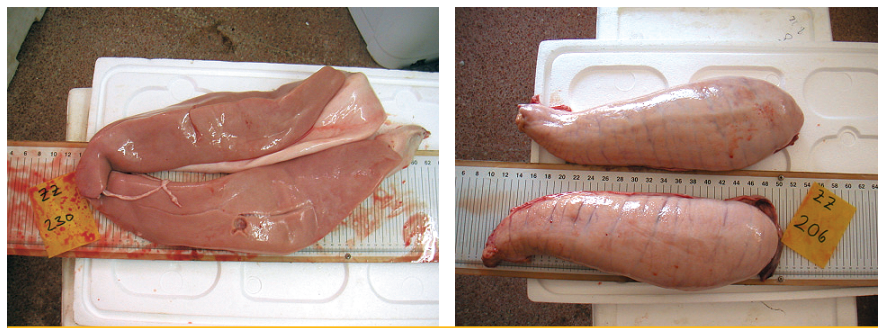
Como en otros escómbridos, el desarrollo del ovario es de tipo asíncrono, en el que pueden encontrarse simultáneamente ovocitos en todas las fases del desarrollo (TYLER y SUMPTER, 1996). Así, el atún rojo puede considerarse como un pez de puestas múltiples, que puede ovular varias partidas de ovocitos en una estación reproductora.



Micrografías de gónadas de atunes rojos reproductivamente activos s. (a) Ovario de una hembra activa antes de la puesta, con ovocitos con vitelogénesis avanzada. (b) Ovario de un individuo con ovocitos hidratados. (c) Ovario de una hembra en puesta, con ovocitos en estado de maduración final y folículos postovulatorios. (d) Testículo maduro con los tubos seminíferos llenos de espermatozoides. Tinción hematoxilina - eosina (barra = 300 µm). Flecha: folículo postovulatorio, ev: ovocito en vitelogénesis temprana, h: ovocito hidratado, lv: ovocito en vitelogénesis avanzada, p: ovocito en estadio perinuclear y mn: ovocito en estadio de núcleo migratorio. Fuente: Proyecto REPRODOTT.

La reproducción tiene lugar a principios de verano, fundamentalmente en dos zonas: el Mediterráneo y el Golfo de Méjico (LUTCAVAGE *et al.*, 1999), aunque de forma esporádica en otras como en Bahamas y Atlántico noroccidental (ROOKER *et al.*, 2007). Aunque puede ocurrir en otros lugares del Mediterráneo, se conocen principalmente tres zonas de puesta; al sur de Italia (alrededor de Sicilia), Baleares y el Mar Levantino (Turquía) (ROOKER *et al.*, 2007). Los esquemas reproductivos de las poblaciones oriental y occidental del Atlántico son marcadamente distintos: en la oriental la madurez se alcanza entre los 3 y 5 años de vida (CORRIERO *et al.*, 2005) mientras que en el occidental parece ocurrir mucho más tarde, entre los 6 y los 8 años (BAGLIN, 1982).

Para realizar la puesta de huevos, los atunes emigran formando grandes bancos que eligen las áreas más apropiadas en función de numerosas variables ecológicas y ambientales (CORT, 2007). Las hembras de entre 270 y 300 kg de peso pueden producir del orden de 10 millones de huevos por sesión de puesta. A 24 °C, el desarrollo embrionario dura unas 32 horas y los estadíos larvarios unos 30 días. El diámetro de los huevos está en torno a 1 mm y la longitud de la larva al eclosionar en torno a 2,8 mm.



Testículos y ovarios maduros de atún rojo. Foto: REPRODOTT.

SITUACIÓN CULTIVO

El llamado cultivo de atún rojo no es otra cosa sino el intentar aumentar el contenido graso de su carne a base de suministrar alimento natural durante un tiempo determinado a los atunes estabulados. Cuando los atunes

han realizado su labor reproductiva pierden una gran cantidad de grasa y nutrientes lo que influye en su calidad como producto en el mercado. Por ello lo que se pretende es aumentar su grasa corporal durante los seis o siete meses que permanecen en las jaulas alimentándolos con especies de bajo valor comercial y alto contenido graso, como la caballa, sardina, alacha, etc.

Así, los atunes son capturados con artes de cerco en la época de reproducción, cuando se reúnen en ciertas áreas del Mediterráneo, caracterizadas por unas temperaturas, salinidades, tipo de alimento, etc., que las hacen ser las elegidas por esta especie para formar los grandes cardúmenes en donde se realiza la reproducción. Y es en estas zonas o cuando están en camino hacia ellas cuando son capturados, bien con artes de almadraba o cerco.

Una vez cercado el cardumen, éste es transferido a una jaula flotante de transporte, circular o hexagonal, y de dimensiones que oscilan entre los 22 m de lado en hexagonales y los 50 m de diámetro en las circulares. Seguidamente la jaula es amarrada a un remolcador y éste pone rumbo a los lugares próximos a costa que han sido preparados con anterioridad para anclar dichas jaulas.

En estos momentos el cultivo de atún rojo basado en la captura de especímenes salvajes se encuentra muy diseminado por todo el Mediterráneo, siendo 70 las empresas que oficialmente están reconocidas por ICCAT (<http://www.iccat.int/ffib.asp>). De éstas, 14 operan en el Estado español.

En un principio se comenzó a estabular en las propias almadrabas donde eran mantenidos unos pocos meses con el objetivo de obtener mejores beneficios, en espera de que hubiera menos oferta en el mercado. Aquí no eran alimentados. Más tarde se empezaron a instalar jaulas destinadas al engrase y engorde. Esto se empezó a hacer en las costas de la Región de Murcia en el año 1996. Y en años posteriores se inició la expansión del negocio a otros países del Mediterráneo, entre otros motivos, para estar más próximos a las zonas de captura y poder así disminuir los enormes costes de remolcadores utilizados para transportar las jaulas con los atunes. Estos transportes pueden llegar a durar más de 45 días, con el consiguiente perjuicio para los peces por el enorme gasto energético que ello supone



Remolque de una jaula de atunes. Foto: Antonio Belmonte.



Operaciones en la Almadraba de Barbate. Foto: Antonio Belmonte.

EL CULTIVO DEL ATÚN ROJO

y el enorme coste económico que supone el recuperarlos en términos de biomasa, pues llegan muy mermados.

De forma que a partir de 1998 se empezaron a instalar jaulas para engorde de atún rojo en Croacia, Túnez, Italia, Malta, Grecia y Turquía, países que se encuentran próximos a las áreas de captura.

Debido a este aumento de la actividad, y con la intención de regular mejor la pesquería, en la reunión de ICCAT, en Dubrovnik, a finales de 2006, se adoptaron unas medidas de control de la pesquería del atún rojo en el Mediterráneo, entre las que se encuentran el aumento de tamaño mínimo de captura, que pasa de 10 a 30 kg, la reducción del número de días de pesca, de 11 meses a 6, presencia de observadores en las instalaciones de jaulas, prohibición de transbordos en alta mar, etc.



Instalación de jaulas flotantes dedicada al engrase de atún rojo en El Gorguel (Cartagena). Foto: Antonio Belmonte.

La mayoría de dichas medidas ya se estaban cumpliendo tanto en las instalaciones de jaulas en España como en sus seis barcos de cerco, no siendo así en los demás países que se dedican a dicha actividad en el Mediterráneo.

Una de las medidas tomadas con respecto al número de días de esfuerzo pesquero, fue la de suspender la actividad desde el 1 de julio hasta el 31 de diciembre para los barcos de cerco, entre otros, en todo el Mediterráneo, lo que significa no poder faenar los 15 primeros días de julio. Dicha medida, junto a que la temperatura del agua aumenta de Este a Oeste conforme avanza el período estival, implica que los barcos se desplacen al Mediterráneo Oriental, costas de Libia y Egipto, para iniciar la campaña (donde hay más días para faenar), lo que a su vez conlleva que el atún capturado se quede en las instalaciones de jaulas más cercanas, en Chipre, Turquía, Malta, etc., con el consiguiente perjuicio para las instalaciones de España, que se están viendo desabastecidas.

En los últimos tres o cuatro años, se han publicado documentos científicos que avalan la existencia que un *stock* de reproductores que “viven” en dicha zona, que se está viendo muy perjudicado por dicha medida, lo que lógicamente redundará negativamente en el *stock* del Mediterráneo. Asimismo, al encontrarse la zona de pesca menos regulada no existe información fiable de lo que se está capturando en ella, al contrario que en Baleares, donde se puede hacer un control mucho más estricto por parte de la administración del país que tenga sus barcos faenando en esa zona.

Desde el punto de vista de la explotación, los rendimientos obtenidos por el cerco en el Mediterráneo Oriental son sensiblemente más altos que en el área del Mediterráneo Occidental y existen mayores dificultades en el control de las capturas y la época de la pesca de reproductores comienza antes de mayo.

PRODUCCIONES EN LOS ÚLTIMOS AÑOS Y PRINCIPALES PAÍSES PRODUCTORES

La producción de atún rojo, *Thunnus thynnus*, se limita en la actualidad al Mar Mediterráneo. Los países productores son España, Italia, Túnez, Malta,

Chipre, Grecia, Croacia y Turquía, aunque las producciones mayores en estos últimos años provienen de Malta, Túnez, Croacia, Italia y Turquía (<http://www.iccat.int/ffb.asp>).

Las producciones en los últimos años han sido 21.000 en 2003, 24.000 en 2005, 21.800 en 2006 y 22.800 en 2007.

EVOLUCIÓN DE PRECIOS Y MERCADOS

En el año 1996, cuando se inició la actividad, el producto se exportaba en fresco el 100 % por vía aérea. La oferta era escasa con relación a la enorme demanda existente en Japón hacia ese producto. Esta situación provocaba que los precios fueran altos, en concreto ese año el precio medio fue de 6.000 ¥ por kilogramo (alrededor de 43 euros/kg). Este precio que en principio puede parecer muy elevado no lo es tanto si tenemos en cuenta que dicho producto, al ser vendido en lonjas de Japón hay que restarle por un lado el 20 % correspondiente a la merma que supone el peso de la cabeza, vísceras, aletas y huesos, y por otro el 30 % que corresponde al flete aéreo, aranceles en Japón, comisiones de subasta, transporte interno, etc., que van a cargo del productor, en este caso del Mediterráneo.

En años posteriores se produce un aumento paulatino del número de granjas de atún rojo instaladas en los países ribereños del Mediterráneo, lo que va provocando el lógico aumento de la oferta de atún rojo, mientras que la demanda no crece al mismo ritmo, consiguiendo los precios experimentar una disminución considerable.



**Embarco de atunes,
tras el sacrificio.**
Foto: Fernando de la Gándara.

Así, a partir del 2002 el producto se comienza a exportar congelado en vez de fresco, puesto que de esta forma los gastos disminuyen. El producto a congelar se vende entero, “*franco a bordo*”, lo que significa que una vez el atún sale de las instalaciones de engorde y se embarca en la nave de congelación, todos los gastos inherentes al transporte, congelación, mermas, etc., corresponden al comprador, lo que supone un menor precio de venta, aunque de esta forma se obtiene más rentabilidad para el productor.

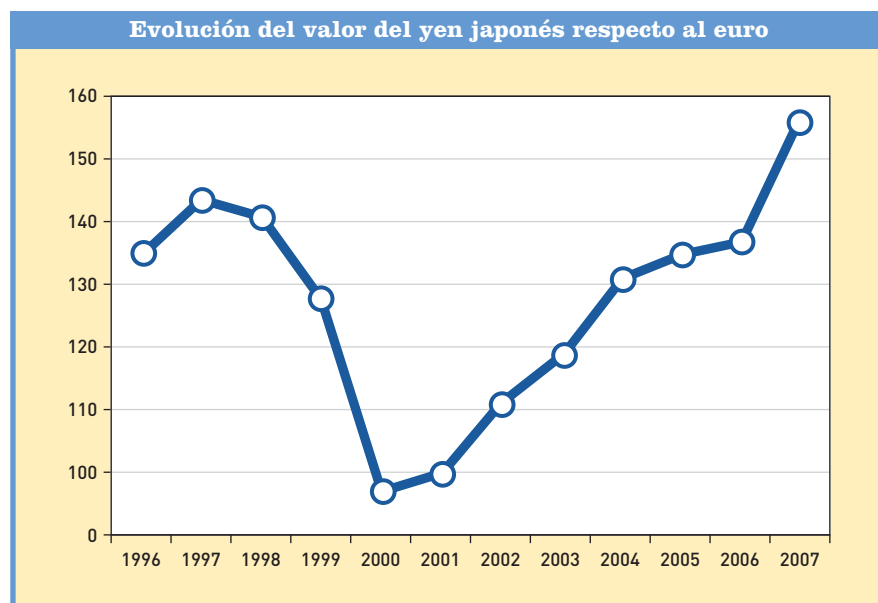
Año	% Prod. congelado	Precio	% Prod. fresco	Precio
1996	0		100	6.000 ¥
1997	5		95	6.000 ¥
1998	3		97	5.500 ¥
1999	0		100	5.800 ¥
2000	30-40		70-60	4.000 ¥
2001	70	2.300 ¥	30	3.500 ¥
2002	70	2.700 ¥	30	3.500 ¥
2003	70	1.600 ¥	30	2.500 ¥
2004	90	1.700 ¥	10	2.800 ¥
2005	30	1.900 ¥	70	4.000 ¥
2006	80	2.000 ¥	20	4.000 ¥
2007	80	2.300 ¥	20	4.000 ¥

Evolución de precios y forma de exportación del atún rojo engordado en granjas del Mediterráneo al mercado japonés desde el inicio de la actividad.

A estos cambios de los mercados debidos a la evolución de la oferta y la demanda hay que añadir la depreciación de la moneda del país comprador, el yen japonés (¥), con respecto al euro (€), lo que provoca que en Japón disminuya la importación a favor de las exportaciones, ayudando esto también a un cambio en los hábitos de alimentación del consumidor, decantándose éste por un producto más barato, como el atún de aleta amarilla o *yellowfin tuna* (*Thunnus albacares*) y el patudo o *bigeye tuna* (*Thunnus obesus*) en detrimento del atún rojo (*Thunnus thynnus*). Así, existe una gran

EL CULTIVO DEL ATÚN ROJO

oferta de estas especies provenientes del Océano Pacífico que es suministrada por la flota asiática de China y Taiwán, formada por unas 400 embarcaciones aproximadamente, lo que lleva a que el producto tenga un precio muy competitivo en los mercados.

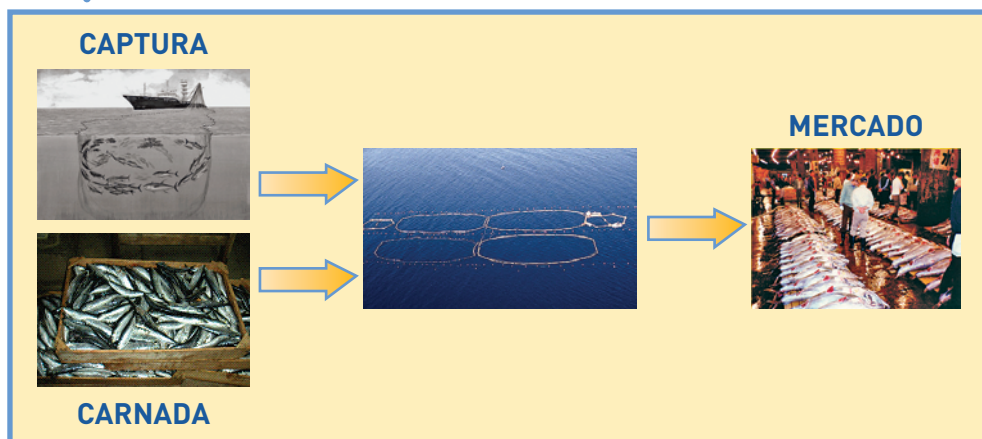


Si nos fijamos en la evolución del valor del yen japonés con respecto al euro, vemos que en los años 2000, 2001 y 2002 éste se depreció y esto, junto con la buena relación existente en los mercados de la oferta y la demanda, ayudó en grado sumo a que los beneficios obtenidos fueron mayores.

En la campaña de 2006-2007, el precio de venta osciló entre los 2.100 ¥ por kg para los ejemplares de más de 120 kg y los 1.800 ¥ para los de menos de 120 kg, en producto congelado.

En las granjas españolas el coste de producción oscila entre 8 y 9 € por kg donde se incluye el coste del atún pagado a los pescadores, el remolcador para su traslado a la concesión de fondeo, la comida, mano de obra, barcos auxiliares, etc.

· CICLO DE PRODUCCIÓN



· SISTEMAS DE PRODUCCIÓN

Como se ha comentado anteriormente, el sistema de producción de esta especie en estos momentos se reduce a una estabulación de los atunes en las jaulas, que pueden tener distintos tamaños, de 50 o 90 m de diámetro, o de 120 x 50 m. Y según los sitios, una profundidad de 25, 30 o incluso 35 m. La red utilizada es de una luz de malla de 12 cm, que puede ser sin nudo o con nudo.

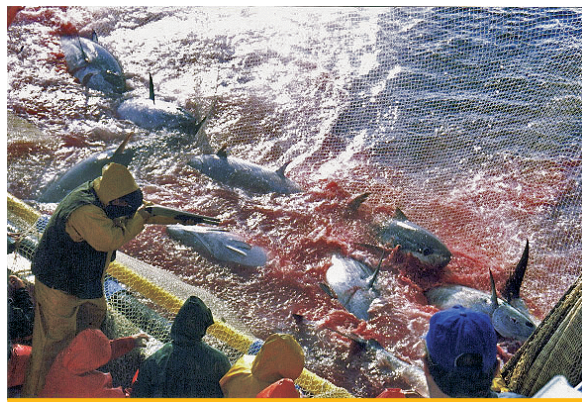
Aquí son alimentados una vez al día a saciedad, siendo esta operación supervisada por buceadores para ver el comportamiento de los atunes y su interés por el alimento, de manera que cuando éste desaparece se deja de alimentar. Generalmente se suministra el alimento a través de un tubo que se conecta desde el barco y se dirige al centro de la jaula y junto con el agua bombeada se mezcla el alimento para que éste se desplace a través del interior de dicho tubo y llegue al centro de la jaula.

La alimentación es a base de sardina (*Pilchardus spp.*), sardinela o alacha (*Sardinella spp.*), jurel (*Trachurus trachurus*), caballa (*Scomber scombrus*), estornino (*Scomber japonicus*) y algunas especies de cefalópodos de forma manual. Debido a que el principal objetivo es el de aumentar sustancialmente la cantidad de grasa en el músculo, la mayor parte de la alimentación está basada en carnada muy rica en grasa, fundamentalmente caballa.

Los atunes tienen un comportamiento jerárquico, así los más grandes comen primero mientras los de menor tamaño esperan en el fondo de la jaula a que éstos vayan perdiendo su interés por el alimento, y entonces comienzan ellos. Al principio, cuando se desconocía mucho más sobre su comportamiento, el alimento se vertía sin ningún tipo de cuidado, lo que provocaba, por un lado, pérdida del mismo y desaprovechamiento, y por otro lado, afección al fondo marino.

Para el despesque se utilizan varias formas, pero se basan todas en dejar a los atunes encerrados en un arte confeccionado al efecto, que puede estar dentro o fuera de la jaula, para dejarlos con poco agua, y entonces según el tamaño se sacrifican de una forma u otra.

Los atunes de menos de 100 kilos son izados a bordo y se sacrifican con métodos mecánicos sobre la cubierta. Pero los atunes de más de 100 kilos son sacrificados en el mar. Para ello se utiliza una escopeta de cartuchos con una sola bala, hueca, y que al hacer el impacto se deforma, así no atraviesa el cuerpo del animal y no daña a otro que se encuentre próximo.



**Sacrificio de atunes
con fusil.
Foto: Fernando
de la Gándara.**

Otras dos técnicas que han sido empleadas en el sacrificio del atún rojo en las granjas de engorde son: el electrosacrificio y la lupara.

La primera consiste en clavar un arpón provisto de una conexión eléctrica en el atún que va a ser sacrificado (Soto *et al.*, 2006). Esta técnica ya no se emplea debido a que un exceso de corriente eléctrica produce daños en

la espina dorsal y en el músculo adyacente, reduciendo el valor de mercado, mientras que si la intensidad eléctrica es inferior a la necesaria, no se produce la muerte instantánea del animal.

La segunda se realiza mediante disparos en la cabeza de los atunes bajo el agua mediante un rifle especial. Al igual que en el caso anterior, este método tiene la ventaja de que el sacrificio se produce de forma individualizada, produciéndose en este caso, además, la muerte instantánea. Sin embargo, resulta poco práctico cuando el número de ejemplares a abatir en una jornada es muy elevado, ya que resulta un método muy lento.

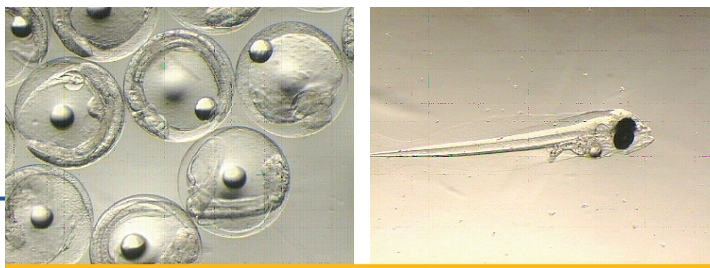
En cualquier caso se intenta eliminar lo antes posible la mayor cantidad de sangre, para con ello disminuir la temperatura interna cuanto antes. Para ello se les hacen cortes en la línea lateral y en los arcos branquiales.

Hay que tener muy en cuenta que el objetivo de todos los métodos de sacrificio es el de producir la muerte del pez lo más rápido posible, evitando la formación de lactato en el músculo, que confiere un sabor metálico a la carne cuando se consume cruda. Este hecho, llamado síndrome de la carne quemada y en japonés *yake* hace que el precio de venta disminuya enormemente o incluso que no sea aceptado por el mercado japonés.

REPRODUCCIÓN, INCUBACIÓN, CULTIVO LARVARIO, PREENGORDE

La reproducción de esta especie en cautividad se encuentra en fase experimental. Científicos japoneses, fundamentalmente de la Universidad de Kinki (SAWADA *et al.*, 2005), han conseguido en los últimos años cerrar el ciclo del atún rojo del Pacífico (*Thunnus orientalis*), sin embargo, la reproducción del atún rojo del atlántico (*Thunnus thynnus*) en cautividad sólo se ha conseguido a nivel experimental (MYLONAS *et al.*, 2007).

El proyecto REPRODOTT (Estudio de las posibilidades de reproducción en cautividad y domesticación del atún rojo *Thunnus thynnus*), financiado por el 5º PM de la UE y coordinado por el IEO (2003-2006), demostró que el atún rojo es capaz de madurar y realizar puestas en cautividad.



Huevos y larva de atún rojo *Thunnus thynnus*, nacidos en cautividad.
Fuente: Proyecto REPRODOTT.

ENGORDE DE LAS DIFERENTES ESPECIES

Como se ha citado, el engorde en el Mediterráneo se inició en 1995 en el SE de la Península Ibérica, con el atún rojo del Atlántico (*Thunnus thynnus*). La actividad se basa en capturar individuos en el medio natural con el arte de cerco de jareta, durante los meses de mayo y junio, y tras ser transferidos del cerco a las jaulas de transporte, son remolcados hasta los lugares en la costa, donde se encuentran las instalaciones de engorde. Allí son alimentados a base de sardina (*Pilchardus* spp.), sardinela o alacha (*Sardinella* spp), jurel (*Trachurus trachurus*), caballa (*Scomber scombrus*), estornino (*Scomber japonicus*) y algunas especies de cefalópodos, con el fin de aumentar su contenido graso, hasta que son despescados y vendidos, generalmente unos seis meses después. Las densidades de cultivo no suelen superar los 5 kg/m³.



Carnada empleada en el engrase del atún. Foto: Fernando de la Gándara.

En Japón se cultiva el atún rojo del Pacífico (*Thunnus orientalis*) en el sur, en la isla de Amami, provincia de Kagoshima, con un porcentaje de un 70 % del total, que en 2005-2006 ascendió a la cantidad de 3.000 - 3.500 Tn. Se capturan los juveniles con anzuelo sin muerte con barco artesanal en los meses de julio y agosto, capturando entre 10.000 y 20.000 piezas.

El tamaño depende de la zona de pesca, así en Tokushima, Kochi y Mie, en la costa del Pacífico son de 300 a 500 g, mientras que en la zona de Nagasaki, en el Mar de Japón son de 2 a 3 kg, aunque en ambos el tamaño de comercialización es de 20 a 50 kg. Y lógicamente el tiempo de cultivo también es distinto, en la zona de Amami, en el sur, los 20 kg los alcanzan al año y medio y los 50 a los tres. En otras zonas más frías los 40 kg los alcanzan a los cuatro años. En todos los lugares son alimentados con sardina, especie más abundante en la zona y el precio en el mercado de Tsukiji, en Tokio, es de 3.000 ¥ aproximadamente.



Atunes congelados puestos para su venta en el mercado japonés de Sukiji. Foto: P. Farne.

En Méjico, en el 2006 se llegaron a producir un total de 4.074 Tn de atún rojo del Pacífico (*T. orientalis*) aunque también se produjeron 213 de yellowfin tuna (*T. albacares*) 7 de albacora o atún Blanco (*T. alalunga*).

En Australia, el atún rojo del sur (*Thunnus maccoyii*) se viene cultivando desde 1990 en las costas cercanas a Port Lincoln. En el año 2007 la producción rondó las 8.000 toneladas.

En el caso del atún rojo del Atlántico (*Thunnus thynnus*) se suelen hacer tres intervalos de tamaño: atunes de menos de 60 kg, de 60 a 120 y de

más 120 kg, siendo un porcentaje muy pequeño el de atunes de menos de 60 kg que se utilizan para el engrase. Esto sin embargo depende de las zonas de captura y de lo avanzado de la primavera exceptuando el caso de Croacia, en donde se capturan atunes de menor tamaño, aunque para su comercialización se alcanzan pesos de más de 30 kg.



Instalaciones para el engorde de atún rojo en la costa de Murcia.
Foto: REPRODOTT.

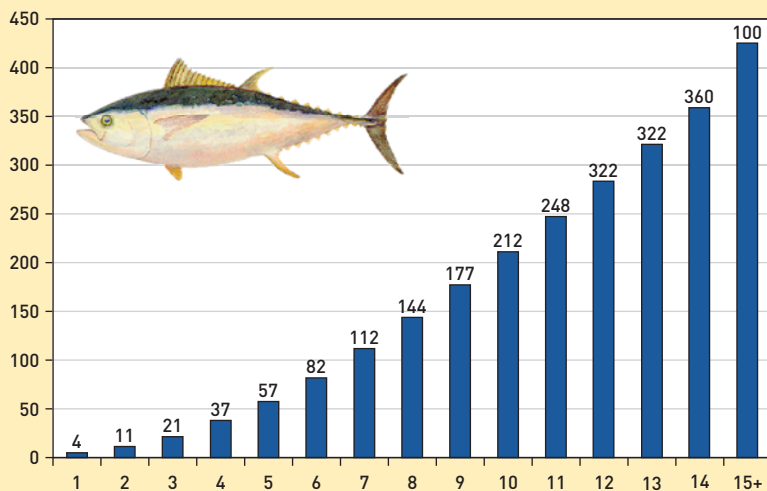
En cuanto al aumento de peso que experimentan los atunes durante su época de alimentación a base de pescado natural, éste depende del tamaño inicial, de la temperatura del agua a lo largo del período de estabulación, del número de días de alimentación, del tipo de alimento, que tenga mayor o menor contenido graso, pues éste, no olvidemos que es natural, y por tanto no tiene una composición corporal exacta y óptima para el fin al que va destinado. Pero por regla general un atún rojo del Atlántico, de un tamaño de 40-50 kilos puede aumentar su peso alrededor de un 30 o 40 % en los seis o siete meses que permanece en las jaulas, mientras que un atún de más de 150 o 200 kilos, alcanza en torno a un 12 o un 15 % más de peso en el mismo período.

Al igual que el incremento en peso, las tasas de conversión del alimento son enormemente variables. En ejemplares de gran tamaño (> 150 kg) pueden superar los 40:1 (kg de carnada por kilo de atún producido). Esto se debe fundamentalmente al hecho de que estos atunes de gran tamaño no crecen realmente, sólo incrementan el contenido graso de su carne. Sin embargo, en ejemplares de pequeño tamaño (< 30 kg) se han citado tasas de conversión sensiblemente menores, entre 15-20:1 (KATAVIC *et al.*, 2003).

CURVA DE CRECIMIENTO

Crecimiento de *Thunnus thynnus* (años 1970-2001)

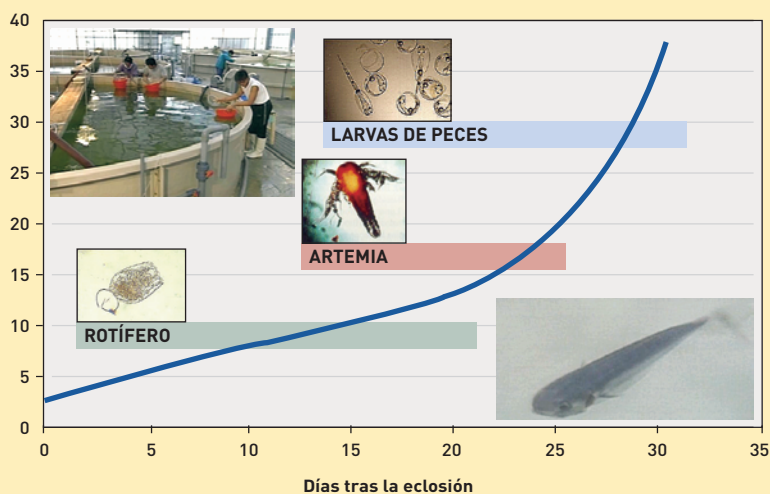
SCRS/2002/012 Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 55(3): 710-937 (2003)



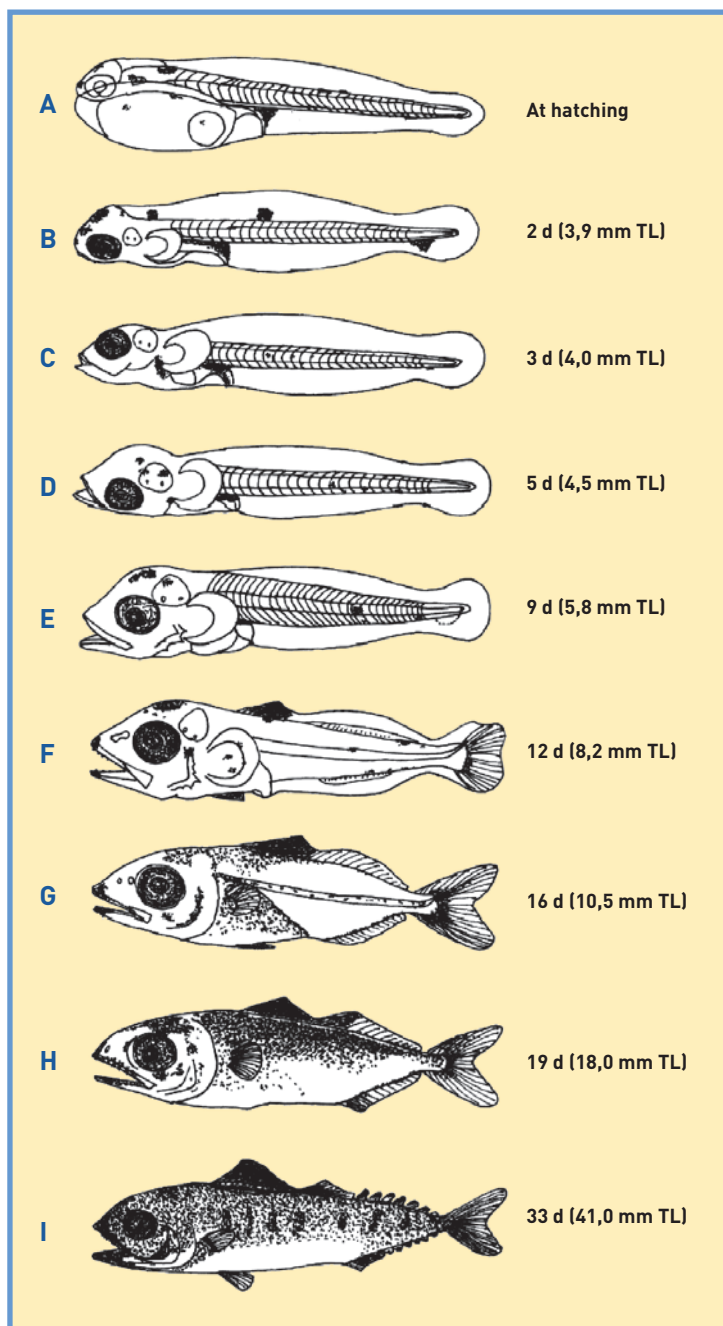
Crecimiento de atún rojo en el medio natural. Datos tomados de ICCAT (ANON, 2003).

Crecimiento larvario del atún rojo del Pacífico *Thunnus orientalis* durante el primer mes de vida en cautividad a 26-27 °C. Tomado de SAWADA et al. (2005).

LT (mm)



EL CULTIVO DEL ATÚN ROJO



Larvas de atún rojo del Pacífico *Thunnus orientalis* criadas en cautividad (KAWAMURA *et al.*, 2003).

PATOLOGÍA

Es poco lo que se conoce sobre la patología de esta especie (OTTOLENGHI y LOVATELLI, 2005). Sin embargo, el desarrollo de su cultivo ha hecho que sean descritas ciertas patologías, fundamentalmente parasitarias (MUNDAY *et al.*, 2003; BARREIRO *et al.*, 2006). Los atunes adultos parecen ser bastante resistentes a las infecciones bacterianas incluso cuando son sometidos a situaciones de estrés, traumas y otros factores que les predisponen a ello. Casi todos estos sucesos patológicos han ocurrido en Australia (NOWAK, 2004) en el atún rojo del sur (*Thunnus maccoyii*).

En ocasiones se han descrito mortalidades masivas de individuos en cultivo relacionadas con situaciones de mar muy agitado y fuertes vientos (OTTOLENGHI *et al.*, 2004). Los peces mostraban una gran cantidad de mucus en sus branquias. La causa de la muerte se ha asociado a la presencia de microalgas tóxicas aunque también a un combinado de hipoxia, sólidos en suspensión, etc. (MUNDAY y HALLEGRAEFF, 1997).

Así mismo, el uso de carnada como alimento puede poner problemas. La presencia de tiaminasas y lípidos oxidados en la carnada puede producir problemas nutricionales en los atunes. Además se han citado algunos sucesos de infecciones por virus (ANON, 2005a) presentes en la carnada e incluso bacterias y parásitos cuando ésta no estaba suficientemente congelada.

COMERCIALIZACIÓN

Cuando los atunes van destinados al mercado de fresco se envían vía aérea, con un tamaño de entre 120 y 180 kg. Éstos, una vez han sido sacrificados y desangrados, son descabezados, desmedulados, eviscerados e introducidos en agua con hielo para disminuir lo antes posible su temperatura interna, que normalmente se encuentra en torno a 29 °C. El agua donde se introducen los atunes está en circulación para que enfríe a todos los atunes por igual y lo antes posible baje a 4 o 5 °C, lo que puede ocurrir tras unas 10 o 12 horas, aunque esto depende mucho del tamaño. Una vez transcurrido este tiempo se introducen en cajas de material aislante y empaquetados perfectamente son transportados vía aérea y vendidos en las lonjas japonesas a las 72 horas de su despesque.

EL CULTIVO DEL ATÚN ROJO



Envío aéreo de
atunes en fresco.
Fotos: David
Martínez.

Los tamaños que se utilizan para fresco son los de entre 120 y 180 kilos aproximadamente, mientras que los más grandes, 300 o 400 kilos, son cortados (*ronqueo*) y congelados por piezas separadas, al igual que los atunes más pequeños, de 50, 60 o 70 kilos que también son vendidos congelados pero enteros. Esto se debe a que los más grandes son adquiridos por varios compradores y, por tanto, entre todos bajan el precio, mientras que uno más pequeño de 150 kilos, por ejemplo, no se puede cortar y lo tiene que adquirir un solo comprador, lo que hace más difícil que su precio disminuya.

PRINCIPALES VENTAJAS Y PROBLEMAS DE SU CULTIVO

Las principales ventajas del cultivo de atún rojo las constituyen varias características fundamentales: su rápido crecimiento, su gran valor en el mercado y una excelente relación entre lo que se aprovecha y lo que no del pez completo (casi un 80 %), lo que ha hecho que en ocasiones se le denomine, por ello, el cerdo del mar.

El desarrollo de tecnologías específicas para su cultivo integral está muy recomendado por varias razones: Como se ha dicho, la primera de ellas la constituye el hecho de que las poblaciones naturales de las que se nutre la actividad actualmente se encuentran seriamente sobreexplotadas (FROMENTIN y POWERS, 2005). En las recomendaciones del grupo de trabajo de GFCM/ICCAT sobre prácticas para la sostenibilidad del cultivo del atún rojo en el Mediterráneo (ANON, 2005b) puede leerse: *A largo plazo, la sostenibilidad potencial del cultivo de atún rojo está asociada a los avances en la domesticación de la especie.*

El ICCAT reconoce que a pesar de los esfuerzos de las organizaciones globales, de muchos organismos regionales y de los Estados, la pesca ilegal, no regulada y no declarada (conocida por sus iniciales inglesas como IUU) continúa y, de hecho, está aumentando en algunas zonas. La pesca IUU se ha identificado como una gran amenaza para la conservación de las pesquerías y la biodiversidad marina. Puede producir el colapso de

una pesquería que, a su vez, puede tener consecuencias adversas para el sustento de las personas que dependen de ella. La pesca IUU se produce en todas las pesquerías, independientemente de si éstas se desarrollan en zonas bajo jurisdicción nacional o en alta mar.

Otra razón es la alta aceptación que esta especie tiene no sólo en los mercados orientales sino en los americanos y europeos, alcanzando altos precios. Por otra parte muestra un rápido crecimiento por lo que podrían comercializarse ejemplares de 5 kilos en un año. Finalmente se podrían llevar a cabo proyectos de repoblación con ejemplares producidos en cautividad, favoreciendo así la recuperación de los *stocks* naturales.

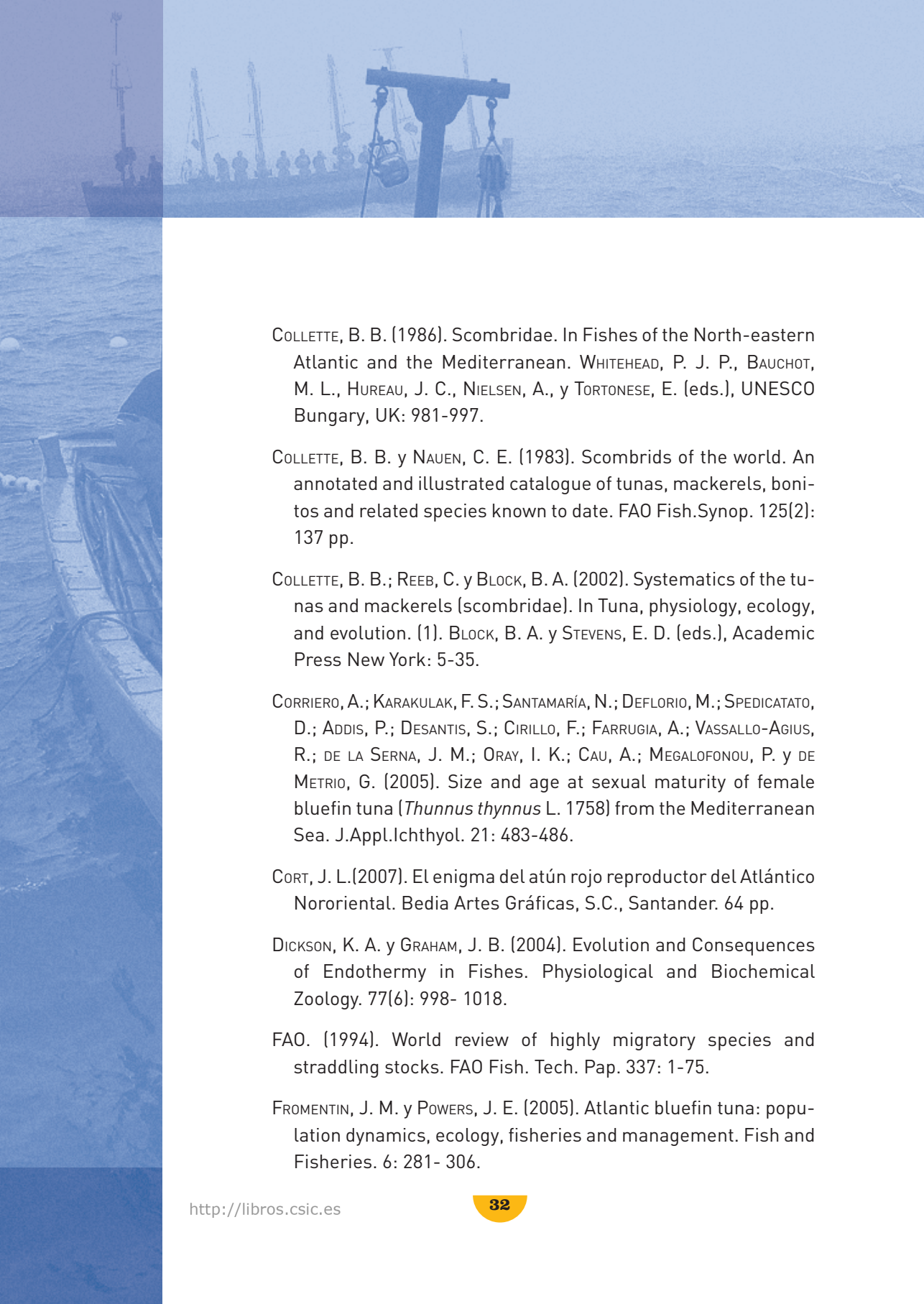
El principal inconveniente de su cultivo en la actualidad lo constituye el hecho de que no se cuenta con producción de juveniles. Su cultivo se basa por tanto en la captura de ejemplares de unas poblaciones naturales cada vez más esquiladas (OTTOLENGHI *et al.*, 2004). La estrategia de producción que se realiza en la actualidad (*fattening*) se enfrenta a serios problemas que ponen en tela de juicio su sostenibilidad. Quizás el más importante sea, como ya se ha citado, el que en la actualidad la producción se basa en capturas del medio natural, de unas poblaciones en clara situación de sobrepesca. El segundo problema actual es que la fuente de alimentación exclusiva de los atunes lo constituyen pequeños pelágicos (caballa, estornino, sardina, etc.), cuyas poblaciones naturales también se están viendo seriamente afectadas. Además, el uso de carnada, en ocasiones traída de mares lejanos, conlleva el riesgo de importación de enfermedades tanto a los propios atunes, como a las poblaciones de peces que circundan las jaulas de cultivo y que se alimentan de los restos de carnada. A este respecto se ha citado que una mortalidad importante en las poblaciones naturales de sardina australiana podría haber sido provocada por un virus que según parece portaba la carnada que se suministraba a los atunes (ANON, 2005a).

También puede citarse que la actividad actual está basada en los altos precios que este producto alcanza en el mercado japonés, por lo que de producirse una crisis en éste, el desarrollo de esta actividad se vería seriamente comprometido.



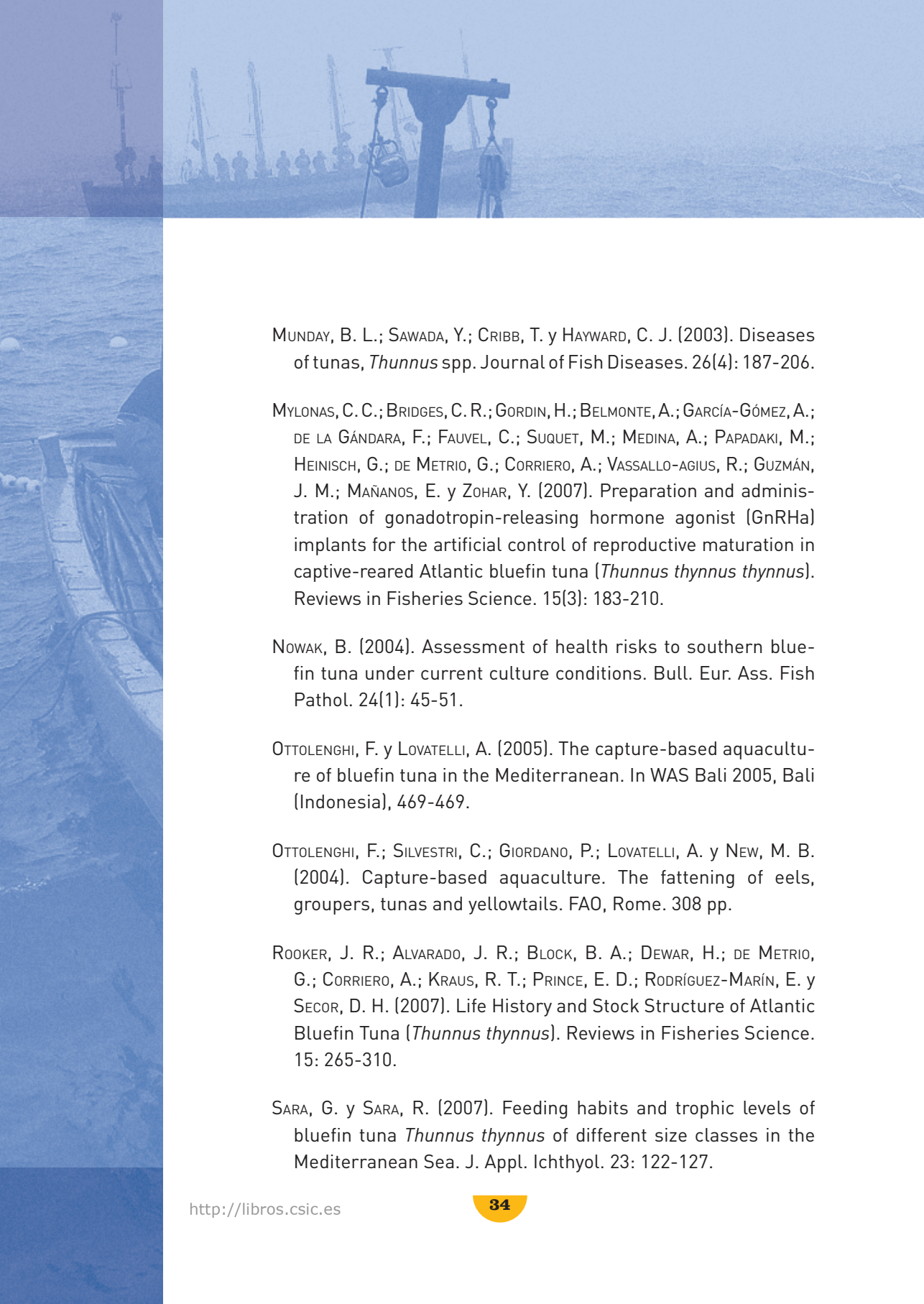
BIBLIOGRAFÍA

- ABASCAL, F. J. (2004). Biología reproductiva del atún rojo, *Thunnus thynnus* (L.), en el Atlántico oriental y Mediterráneo. Universidad de Cádiz.
- ANON. (2003). Report of the 2002 Atlantic Bluefin Tuna Stock Assessment session (Madrid, Spain - July 22 to 30, 2002). Collective Volume of Scientific Papers ICCAT. 55(3): 710-937.
- ANON. (2005a) Risk on local fish populations and ecosystems posed by the use of imported feed fish by the tuna farming industry in the Mediterranean. 12 pp.
- ANON. (2005b) Third meeting of the ad hoc GFCM/ICCAT working group on sustainable bluefin tuna farming/fattening practices in the Mediterranean. 17 pp.
- BAGLIN, R. E. JR. (1982). Reproductive biology of western Atlantic bluefin tuna. Fishery Bulletin. 80: 121-134.
- BARREIRO, S.; RUIZ, T.; RODRÍGUEZ-MARÍN, E. y CARBONELL, E. (2006). Metazoan ectoparasites of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) juveniles caught in the Bay of Biscay. Collective Volume of Scientific Papers ICCAT. 59(3): 864-867.
- BLOCK, B. A.; TEO, L. H.; WALLI, A.; BOUSTANY, A.; STOKESBURY, M. J. W.; FARWELL, C.; WENG, K. C.; DEWAR, H. y WILLIAMS, T. D. (2005). Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. Nature. 434: 1121-1127.
- CHASE, B. C. (2002). Differences in diet of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) at five seasonal feeding grounds on the New England continental shelf. Fishery Bulletin. 100: 168- 180.



- COLLETTE, B. B. (1986). Scombridae. In Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. WHITEHEAD, P. J. P., BAUCHOT, M. L., HUREAU, J. C., NIELSEN, A., y TORTONESE, E. (eds.), UNESCO Bungary, UK: 981-997.
- COLLETTE, B. B. y NAUEN, C. E. (1983). Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. FAO Fish.Synop. 125(2): 137 pp.
- COLLETTE, B. B.; REEB, C. y BLOCK, B. A. (2002). Systematics of the tunas and mackerels (scombridae). In Tuna, physiology, ecology, and evolution. (1). BLOCK, B. A. y STEVENS, E. D. (eds.), Academic Press New York: 5-35.
- CORRIERO, A.; KARAKULAK, F. S.; SANTAMARÍA, N.; DEFLORIO, M.; SPEDICATATO, D.; ADDIS, P.; DESANTIS, S.; CIRILLO, F.; FARRUGIA, A.; VASSALLO-AGIUS, R.; DE LA SERNA, J. M.; ORAY, I. K.; CAU, A.; MEGALOFONOU, P. y DE METRIO, G. (2005). Size and age at sexual maturity of female bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L. 1758) from the Mediterranean Sea. J.Appl.Ichthyol. 21: 483-486.
- CORT, J. L.(2007). El enigma del atún rojo reproductor del Atlántico Nororiental. Bedia Artes Gráficas, S.C., Santander. 64 pp.
- DICKSON, K. A. y GRAHAM, J. B. (2004). Evolution and Consequences of Endothermy in Fishes. Physiological and Biochemical Zoology. 77(6): 998- 1018.
- FAO. (1994). World review of highly migratory species and straddling stocks. FAO Fish. Tech. Pap. 337: 1-75.
- FROMENTIN, J. M. y POWERS, J. E. (2005). Atlantic bluefin tuna: population dynamics, ecology, fisheries and management. Fish and Fisheries. 6: 281- 306.

- GRAHAM, J. B. y DICKSON, K. A. (2004). Tuna comparative physiology. *J. Exp. Biol.* 207: 4015-4024.
- KATAVIC, I; TICINA, V. y FRANICEVIC, N. (2003). Bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L.) farming on the Croatian coast of the Adriatic Sea: Present stage and future plans. *Cah. Options Méditerran.* 60: 101-106.
- KAWAMURA, G.; MASUMA, S.; TEZUKA, N.; KOISO, M.; JINBO, T. y NAMBA, K. (2003). Morphogenesis of sense organs in the bluefin tuna *Thunnus orientalis*. In *Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference*, Bergen, Norway, BROWMAN, H. I. y SKIFTESVIK, A. B. (eds.), Institute of Marine Research, Postboks 1870 Nordnes, N-5817, Bergen, Norway. ISBN 82-7461-059-8: 12 -135.
- LUTCAGE, M. E.; BRILL, R. W.; SKOMAL, G. B.; CHASE, B. C.; GOLDSTEIN, J. L. y TUTEIN, J. (2000). Tracking adult North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic using telemetry. *Marine Biology*. 137: 347- 358.
- LUTCAGE, M. E.; BRILL, R. W.; SKOMAL, G. B.; CHASE, B. C. y HOWEY, P. W. (1999). Results of pop-up satellite tagging of spawning size class fish in the Gulf of Maine: do North Atlantic bluefin tuna spawn of the mid-Atlantic? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 173-177.
- MAC KENZIE, B. R. y MYERS, R. A. (2007). The development of the northern European fishery for north Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* during 1900-1950. *Fisheries Research*. 8(2-3): 229-239.
- MUNDAY, B. L. y HALLEGRAEFF, G. M. (1997). Mass mortality of captive southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) in April/May 1996 in Boston Bay, South Australia: a complex diagnostic problem. *Fish Pathology*. 33: 343-350.



MUNDAY, B. L.; SAWADA, Y.; CRIBB, T. y HAYWARD, C. J. (2003). Diseases of tunas, *Thunnus* spp. Journal of Fish Diseases. 26(4): 187-206.

MYLONAS, C. C.; BRIDGES, C. R.; GORDIN, H.; BELMONTE, A.; GARCÍA-GÓMEZ, A.; DE LA GÁNDARA, F.; FAUVEL, C.; SUQUET, M.; MEDINA, A.; PAPADAKI, M.; HEINISCH, G.; DE METRIO, G.; CORRIERO, A.; VASSALLO-AGIUS, R.; GUZMÁN, J. M.; MAÑANOS, E. y ZOHAR, Y. (2007). Preparation and administration of gonadotropin-releasing hormone agonist (GnRHa) implants for the artificial control of reproductive maturation in captive-reared Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*). Reviews in Fisheries Science. 15(3): 183-210.

NOWAK, B. (2004). Assessment of health risks to southern bluefin tuna under current culture conditions. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. 24(1): 45-51.

OTTOLENGHI, F. y LOVATELLI, A. (2005). The capture-based aquaculture of bluefin tuna in the Mediterranean. In WAS Bali 2005, Bali (Indonesia), 469-469.

OTTOLENGHI, F.; SILVESTRI, C.; GIORDANO, P.; LOVATELLI, A. y NEW, M. B. (2004). Capture-based aquaculture. The fattening of eels, groupers, tunas and yellowtails. FAO, Rome. 308 pp.

ROOKER, J. R.; ALVARADO, J. R.; BLOCK, B. A.; DEWAR, H.; DE METRIO, G.; CORRIERO, A.; KRAUS, R. T.; PRINCE, E. D.; RODRÍGUEZ-MARÍN, E. y SECOR, D. H. (2007). Life History and Stock Structure of Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus*). Reviews in Fisheries Science. 15: 265-310.

SARA, G. y SARA, R. (2007). Feeding habits and trophic levels of bluefin tuna *Thunnus thynnus* of different size classes in the Mediterranean Sea. J. Appl. Ichthyol. 23: 122-127.

- SAWADA, Y.; OKADA, T.; MIYASHITA, S.; MURATA, O. y KUMAI, H. (2005). Completion of the Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* (Temminck et Schlegel) life cycle. *Aquaculture Research*. 36: 413-421.
- SINOPOLI, M.; PIPITONE, C.; CAMPAGNUOLO, S.; CAMPO, D.; CASTRIOTA, L.; MOSTARDA, E. y ANDALORO, F. (2004). Diet of young-of-the-year bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758), in the southern Tyrrhenian (Mediterranean) Sea. *J. Appl. Ichthyol*. 20: 310-313.
- SMITH-VANIZ, W. F. (1986). *Scombridae*. In *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. I. WHITEHEAD, P. J. P., BAUCHOT, M. L., HUREAU, J. C., NIELSEN, A., y TORTONESE, E. (eds.), UNESCO Paris : 981 - 997.
- SOTO, F.; VILLAREJO, J. A.; MATEO, A.; ROCA-DORDA, J.; DE LA GÁNDARA, F.; GARCÍA-GÓMEZ, A. (2006). Preliminary experiences in the development of bluefin tuna *Thunnus Thynnus* (L., 1758) electroslaughtering techniques in rearing cages. *Aquacultural Engineering* 34(2): 83-91.
- STERGIOU, K. I. y KARPOUZI, V. S. (2002). Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 11: 217-254.
- TYLER, J. R. y SUMPTER, J. P. (1996). Oocyte growth and development in teleosts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 6: 287-318.

