Ciencia Pesquera (2014) 22(1): 9-10

Introducción

Confrontación de hipótesis múltiples en pesquerías, teoría de la información y selección de modelos

Enrique Morales-Bojórquez[*]*, Hugo Aguirre-Villaseñor*[**] *y Genoveva Cerdenares-Ladrón de Guevara*[***]

La teoría de la información ha sido un tema con alta influencia en todos los campos de la investigación. Esto ha sucedido así, dado que plantea una manera ordenada de confrontar hipótesis acerca de los eventos que están gobernando las observaciones. En términos prácticos, las ideas en investigación son expresadas primero de manera verbal y posteriormente en funciones matemáticas o modelos matemáticos. En la medida en que los datos observados soporten un determinado modelo, también ofrecen soporte relacionado con la hipótesis asociada; esto significa que en todo momento, una investigación tiene distintas ideas que compiten en cuanto a la forma en que trabaja el fenómeno motivo de estudio, que únicamente puede ser evaluado por medio de las observaciones. En un inicio, la idea o hipótesis inicial es expresada de forma verbal, pero en un segundo paso, la hipótesis debe ser presentada en la forma de un modelo teórico conceptual que dé origen a uno matemático. De esta manera, los modelos en sí mismos son hipótesis por probar, si bien la ventaja del matemático es que está conformado por componentes donde están insertas las variables y los parámetros. La ventaja de las hipótesis representadas por modelos matemáticos es que anulan la ambigüedad de las palabras (Johnson y Omland 2004).

En términos de lo conocido, la primera opción para confrontar hipótesis es un procedimiento ordenado que hace uso de una nula y una alterna. Este método es parte de la estadística frecuentista, ampliamente documentada en la literatura mundial (Neter *et al*. 1996). La solución al planteamiento antes señalado se basa en una prueba estadística estimada desde los datos observados, que puede ser univariada o multivariada, y que, a su vez, puede ser de naturaleza paramétrica o no paramétrica (Zar 1999). La identificación de la hipótesis ganadora, se confirmará con el rechazo de la hipótesis nula más allá de un valor de probabilidad que se selecciona de manera arbitraria, comúnmente $P < 0.05$ (Zar 1999). En caso de que existieran más de dos hipótesis compitiendo, está teoría estadística frecuentista muestra limitaciones. Por consiguiente, se requiere una teoría estadística más robusta apoyada en la teoría de la máxima verosimilitud (*maximum likelihood,* en inglés), teoría de la información y selección de modelos (Quinn y Deriso 1999).

La ventaja que ofrece este enfoque de análisis para hipótesis múltiples es que no está restringido a evaluar un solo modelo ni a una medición arbitraría de un umbral de probabilidad. En vez de eso, los modelos son comparados unos con otros, evaluando el soporte relativo de los datos observados con respecto a cada modelo. Además, los modelos candidatos son jerarquizados y ponderados, lo que da una medida cuantitativa del soporte relativo para cada hipótesis que se confronta. Finalmente, si sucede que se estimen niveles similares de soporte de los modelos, es posible calcular el modelo promedio, que constituye en sí mismo un estimado robusto de los

[*] Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste SC (CIBNOR), Instituto Politécnico Nacional 195. Col. Playa Palo de Santa Rita Sur, La Paz. Baja California Sur. México. *emorales@cibnor.mx*

[**] Centro Regional de Investigación Pesquera – Mazatlán. Instituto Nacional de Pesca. Calzada Sábalo-Cerritos s/n. Mazatlán, Sinaloa, México.

[***] Laboratorio de Dinámica de Poblaciones, Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel. Cd Universitaria s/n Puerto Ángel, Municipio de San Pedro Pochutla, Oaxaca, México.

parámetros, ya que considera el efecto de todas las hipótesis en su conjunto (Burnham y Anderson 2002).

Aunque las bases de esta teoría se sentaron hace casi 33 años (Akaike 1981), es hasta hace apenas 12 años que se adoptaron como un método estándar para el análisis de hipótesis múltiples. Esto sucedió principalmente por el impulso que Burnham y Anderson (2002) dieron a este tema con la publicación de su obra. En el caso particular de análisis de pesquerías, Katsanevakis (2006) y Katsanevakis y Maravelias (2008) publicaron aplicaciones acerca de la cuestión de evaluaciones de edad y crecimiento, a la fecha referencias obligadas. Una opinión poco experta le atribuiría a este tema, el rasgo de una moda en la investigación en ecología en general, y a pesquerías, en particular. Sin embargo, el principio fundamental de la teoría es confrontar los datos observados, con la mayor cantidad de hipótesis razonables, lo que permite obtener la mayor cantidad de información posible a partir de los datos colectados. Esto contribuye a mejorar la perspectiva de las posibles soluciones y, en consecuencia, a evidenciar nuevos rasgos y descubrimientos que no se podían percibir con la estadística frecuentista, en la que únicamente se confrontan dos hipótesis.

En la actualidad, hacer investigación desde esta perspectiva de modelos múltiples, no sólo permite obtener más información a partir de los datos observados, sino que su aplicación y los resultados derivados son bien apreciados en las revistas de investigación científica de prestigio internacional. En el ámbito mundial, el tema se está desarrollando y adoptando como el nuevo estándar, e incluso hay un limitado número de investigadores expertos en el tema. La posibilidad de incorporarse a este selecto grupo de investigadores que aplican la teoría de modelos múltiples ofrece la oportunidad de ser creativos y propositivos. En México inició hace aproximadamente cinco años y, por consiguiente, también existe un número limitado de expertos nacionales. Por estos motivos, se justifica el presente número temático de Ciencia Pesquera titulado: "Teoría de la información y selección de modelos con aplicación en pesquerías", en el que se identifica a las personas, los temas y las instituciones que se han convencido de los alcances del tema y que serán el invaluable motor de cambio de la manera en que evaluamos las pesquerías en México.

Literatura citada

AKAIKE H. 1981. Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics* 16: 3-14.

BURNHAM KP y DR Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.

JOHNSON JB y K Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19(2): 101-108.

KATSANEVAKIS S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81: 229-235.

KATSANEVAKIS S y CD Maravelias. 2008. Modelling fish growth: Multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries* 9: 178-87.

NETER J, MH Kutner, CJ Nachtsheim y W Wasserman. 1996. *Applied Linear Statistical Models*. New York, NY. McGraw- Hill. 1408p.

QUINN TJ y RB Deriso. 1999. *Quantitative Fish Dynamics*. Oxford, Oxford University Press. 542p.

ZAR JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. Englewood Cliffs, New Jersey. Prentice-Hall. 633p.

Ciencia Pesquera (2013) 22(1): 11-18

Inferencia multimodelo: cálculo de la talla media de madurez del ostión de roca *Striostrea prismatica* en Nayarit, México

Vicente Hernández-Covarrubias[*], *José Luis Patiño-Valencia*[**] *y Hugo Aguirre-Villaseñor*[*Δ]

El ostión de roca *Striostrea prismatica* es una especie de valor comercial presente en la zona tropical de la costa del Pacífico mexicano. La Carta Nacional Pesquera reconoce esta especie como *Crassostrea iridiscens* (Hanley 1854); sin embargo, éste es un sinónimo de *S. prismatica* (Huber 2012). La talla media de madurez sexual (L_{50}) se estimó a partir de seis modelos sigmoides para 83 hembras y 121 machos, los organismos fueron muestreados en el litoral de Nayarit durante el periodo 2008-2010. La selección del mejor modelo se realizó con base en el criterio de información de Akaike corregido (AIC_c). El mejor modelo para las hembras fue el de Brouwer y Griffiths (L_{50} = 9.1 cm de longitud total, *LT*), y para los machos el de Gompertz fue el más aceptado (L_{50} = 9 cm *LT*). En ambos sexos, la diferencia entre AIC_c fue menor a dos. Acorde con la inferencia multimodelo, los cinco modelos se utilizaron para estimar el global por sexo. En hembras, el valor de L_{50} fue 9.0 cm y el $IC_{95\%}$ de 8.8 a 9.1 cm y en machos L_{50} fue 8.9 cm, $IC_{95\%}$ de 8.7 a 9.0 cm. Los valores de ambos sexos coinciden con aquellos registrados en la Carta Nacional Pesquera. En el presente trabajo no hay un claro "modelo ganador", por lo que la inferencia multimodelo es útil en el cálculo de un modelo global.
Palabras clave: Modelos sigmoideos, selección de modelos, criterio de información, modelo global.

Multi-model inference: Estimation of mean size at sexual maturity for the tropical rocky oyster *Striostrea prismatica* from Nayarit, Mexico

The rocky oyster *Striostrea prismatica* is an important commercial species found off shores in the Mexican Pacific. The National Fishery Chart recognizes this species as *Crassostrea iridiscens* (Hanley 1854); although it isa synonym of *S. prismatica* (Huber 2012). The mean size at sexual maturity (L_{50}) was estimated using six sigmoid models for 83 females and 121 males, those organisms were sampled along the coast of Nayarit from 2008 to 2010. The best model was selected using the bias-corrected Akaike information criterion (AIC_C). The best model for females was Brouwer and Griffiths (L_{50} = 9.1 cm total length, LT), and the Gompertz model for males (L_{50} = 9 cm LT). For both sexes differences among AIC_C was less than two. According to the multimodel inference approach, the model-average for each sex was estimated, using all five models. For females, L_{50} was 9.0 cm and $IC_{95\%}$ varied from 8.8 to 9.1 cm, while for males L_{50} was 8.9 cm, $IC_{95\%}$ was 8.7 to 9.0 cm. For both sexes values of L_{50} agree with the value reported in the National Fishery Chart. In the present work there is no clear "winner model", but nonetheless the multimodel inference approach is a useful method for estimating the mean size at sexual maturity.
Key words: Sigmoid models, model selection, information criterion.

Introducción

El ostión de roca *Striostrea prismatica* (Gray 1825) es un molusco bivalvo de valor comercial presente en la zona tropical de la costa del Pacífico mexicano. La Carta Nacional Pesquera (DOF 2012) reconoce esta especie como *Crassostrea iridiscens* (Hanley 1854); sin embargo, éste es un sinónimo de *S. prismatica* (Huber 2012[1]). En particular en la costa de Nayarit, la captura de ostión de roca forma parte de la pesca artesanal,

[*] Centro Regional de Investigación Pesquera - Mazatlán. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA. Av. Sábalo-Cerritos s/n AP 1177, Mazatlán, CP 82010, Sinaloa, México. [Δ] *hugo.aguirre@inapesca.gob.mx*

[**] Centro Regional de Investigación Pesquera - Bahía de Banderas. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA. Tortuga Núm. 1, La Cruz de Huanacaxtle, AP 59, CP 63732, Bucerías, Nayarit, México.

1. HUBER M. 2012. *Ostrea iridescens* Hanley, 1854. World Register of Marine Species. http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=542127. 2013-04-29.

siendo un recurso altamente sensible y fácil de ser sobreexplotado (Patiño *et al.* 2010[2]). La pesca furtiva y la extracción de organismos que no han alcanzado la madurez, son elementos perjudiciales para las poblaciones de ostión. Con la finalidad de coadyuvar a formular la normatividad y el plan de manejo de este recurso, que representa una percepción económica importante para el sector social, es necesario determinar el ciclo reproductivo de la especie para establecer algunos puntos de referencia a partir de la época del reclutamiento y la talla de primera madurez sexual.

Dado que es difícil determinar el sexo y el estadio de madurez de *S. prismatica* a nivel macroscópico, los estudios en este contexto utilizan técnicas histológicas para ello (Ruiz-Durá 1974[3], Cuevas-Guevara y Martínez-Guerrero 1978, Fournier-Leiva 1992).

La longitud media de madurez (L_{50}) es un indicador clave en el manejo de pesquerías cuando el objetivo del manejo se expresa en términos del tamaño de la progenie relacionada con algún nivel de referencia (Punt *et al.* 2006). Regularmente el modelo sigmoideo ha sido utilizado para describir la relación entre la talla y la madurez sexual, pero existen varios modelos para la estimación de este parámetro (Trippel y Harvey 1991, Brouwer y Griffiths 2005, Zhu *et al.* 2011). Se ha utilizado gran variedad de curvas sigmoidales para modelar la L_{50} y la gran mayoría se basa en la distribución normal acumulada.

La inferencia multimodelo postula que cuando los datos soportan evidencia de más de un modelo, en lugar de estimar los parámetros a partir de sólo "el mejor modelo", es posible hacerlo a partir de varios e incluso todos los modelos considerados. Obtener a partir de varios modelos el valor promedio de la variable predicha, es una ventaja para alcanzar una inferencia robusta que no esté condicionada a un solo modelo (Burnham y Anderson 2002). El objetivo del presente trabajo es estimar la L_{50} del ostión de roca con la técnica de la inferencia multimodelo.

Materiales y métodos

Los organismos se colectaron cada mes, de junio de 2008 a noviembre de 2010, en la zona que comprende la línea costera desde la ensenada Los Cocos, en el poblado de Santa Cruz de Miramar, Nayarit, que se localiza a 21.45° N y -105.18° O y la ensenada de Litibú, Nayarit, ubicada en las coordenadas 20.75° N y -105.5° O (Fig. 1).

Se realizó el análisis de madurez en los tejidos gonádicos mediante histología con la técnica de Hematoxilina y Eosina (Howard y Smith 1983). La asignación del estadio de madurez de los organismos se realizó de acuerdo con Cuevas-Guevara y Martínez-Guerrero (1978), que describen las diferentes fases de desarrollo gonádico (I indiferenciado, II desarrollo, III maduro, IV desove y V posdesove). Para este análisis se consideró como maduras a las hembras y los machos en estadios III y IV.

Para cada sexo se obtuvo la frecuencia acumulada de organismos maduros agrupados en intervalos de clase de 1 cm. A partir de cinco modelos sigmoidales se estimó la longitud media de madurez (L_{50}), definida como aquella de la concha a la que al menos 50% de los organismos de un sexo está maduro. Para todos los modelos considerados, P_i: es la proporción de organismos maduros dentro de la clase de tallas i, L_{50} es el parámetro en común y los parámetros β_i tienen diferente significado en cada uno de los cinco modelos (Tabla 1).

Los parámetros de los modelos se estimaron minimizando las funciones objetivo (Ec. 1 y 2).

Donde: LT_{ei} es la longitud estimada al intervalo de talla i, LT_{oi} es la longitud observada al intervalo de talla i, el valor de σ fue estimado como (Ec. 3).

2. PATIÑO-VALENCIA JL, PA Ulloa-Ramírez, V Hernández-Covarrubias, J Tovar-Ávila, ME Zárate-Becerra, D Puga-López, ML Guevara-Rascado y R Sánchez-Regalado. 2010. Distribución y abundancia de los principales recursos bentónicos de la región, ostión de roca (*Crassostrea iridescens*), entre otros, en las costas del estado de Nayarit. Informe de investigación (Documento interno). INAPESCA. 31p.
3. RUÍZ-DURÁ MF. 1974. Estudio histológico comparativo de los ciclos gonádicos de *Ostrea corteziensis* Hertlein, *Crassostrea virginica* Gmelin, y *Crassostrea iridescens* Hanley. Simposio sobre Acuicultura en América Latina. Montevideo, Uruguay. 26 de noviembre a 2 de diciembre de 1974. SE/18p.

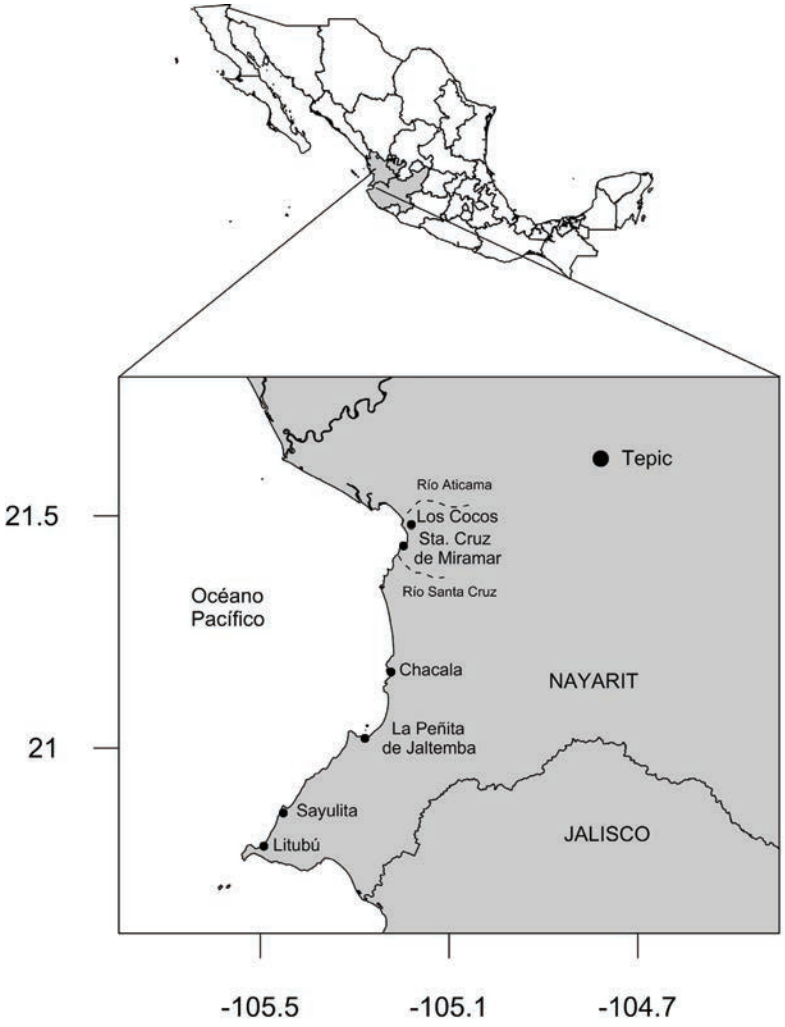


Fig. 1. Zona de muestreo en la costa del océano Pacífico mexicano, el área está comprendida entre Santa Cruz de Miramar y Litibú, Nayarit.

Tabla 1
Modelos logísticos utilizados para el ajuste de la talla media de madurez L_{50}. Los parámetros por estimar para cada modelo no son equiparables, el único en común es L_{50}. Los modelos se pueden consultar en los trabajos de Brouwer y Griffiths (2005) y Zhu *et al.* (2011)

Autor o fuente	*Modelo*	*Parámetros por estimar*
Gompertz (1825)	$P_i = \exp^{-\exp^{-\beta_1(Lt_i - L_{50})}}$	β_1, L_{50}
Richards (1959)	$P_i = \left[1-(1-\beta_2)\exp^{-\beta_1(Lt_i-L_{50})}\right]^{1/(1-\beta_2)}$	β_1, β_2, L_{50}
Lysack (1980)	$P_i = \frac{1}{1+\exp^{-\beta_1(Lt_i-L_{50})}}$	β_1, L_{50}
White (2002)	$P_i = \frac{1}{1+\exp^{\left[-\ln(19)\frac{(Lt_i-L_{50})}{(\beta_1-L_{50})}\right]}}$	β_1, L_{50}
Brouwer y Griffiths (2005)	$P_i = \frac{1}{1+\exp^{-(Lt_i-L_{50})/\beta_1}}$	β_1, L_{50}

$$-\log L\left(L_{50},\beta_1|datos\right)=\sum_{i=1}\left[-\frac{1}{2}*\ln\left(2*\pi\right)\right]-\left[\frac{1}{2}*\ln(\sigma^2)-\frac{\left(\ln LT_{ei}-\ln LT_{oi}\right)^2}{2*\sigma^2}\right] \quad \text{Ec. 1}$$

$$-\log L\left(L_{50},\beta_1,\beta_2|datos\right)=\sum_{i=1}\left[-\frac{1}{2}*\ln\left(2*\pi\right)\right]-\left[\frac{1}{2}*\ln(\sigma^2)-\frac{\left(\ln LT_{ei}-\ln LT_{oi}\right)^2}{2*\sigma^2}\right] \quad \text{Ec. 2}$$

$$\sigma=\sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\left(\ln Lt_{ei}-\ln Lt_{oi}\right)^2} \quad \text{Ec. 3}$$

$$\bar{\theta}=\sum_{i=1}w_i\hat{\theta}_i \quad \text{Ec. 7}$$

Donde: *n* es el número de intervalos de clase.

Los intervalos de confianza de L_{50} se estimaron a partir del cálculo de los perfiles de verosimilitud suponiendo una distribución χ^2, con *m* grados de libertad (Polacheck *et al.* 1993).

$$IC=2\left[L(Y\setminus p)-L(Y\setminus p_{est})\right]\leq\chi^2_{df,1-\alpha} \quad \text{Ec. 4}$$

Donde: $L(Y\setminus p_{est})$ es el logaritmo de la máxima verosimilitud del parámetro y $L(Y\setminus p)$ es el logaritmo de la verosimilitud del parámetro dentro del perfil de verosimilitud. $\chi^2_{1,1-\alpha}$ es el valor de la distribución a un nivel de confianza 1-α ($\alpha = 0.05$) y grados de libertad .

Para elegir el mejor modelo, dados los datos, se utilizó el criterio de decisión de Akaike corregido (AIC_c):

$$AIC_C=-2\log L+2K+\frac{2K(K+1)}{n-K-1} \quad \text{Ec. 5}$$

Donde: *K* es el número de parámetros por estimar y *n* es el número de puntos tomados en cuenta para el ajuste de los modelos. El mejor se seleccionó a partir del valor más bajo de $AIC_{c\min}$ (Burnham y Anderson 2004).

Las diferencias de AIC_c fueron obtenidas para cada uno de los modelos:

$$\Delta_i=AIC_{c,i}-AIC_{c,\min} \quad \text{Ec. 6}$$

De acuerdo con Burnham y Anderson (2002), los modelos con un Δ_i <2 tienen un soporte sustancial y deben ser incluidos para futuras consideraciones. Utilizando el enfoque de la inferencia multimodelo se calcularon el modelo promedio $(\bar{L}_{50})$ y los límites inferior (IC_L) y superior (IC_U) del intervalo de confianza promedio:

Donde: $\bar{\theta}$ es el valor promedio a estimar, $\hat{\theta}_i$ es el valor estimado multiplicado y w_i el ponderado de Akaike para cada modelo *i*:

$$w_i=\left(\exp\left(-0.5\Delta_i\right)/\sum_{i=1}^{n}\exp\left(-0.5\Delta_i\right)\right) \quad \text{Ec. 8}$$

Resultados

Se analizaron 451 organismos, 83 hembras, 121 machos, dos hermafroditas y 247 indiferenciados. El intervalo de talla (*LT*) de hembras inmaduras fue de 7.2 a 12.7 cm, se observó una moda en 9 cm; el intervalo de hembras maduras fue de 6.6 a 15.8 cm, se observaron tres grupos modales, el más numeroso con una moda en 9 cm, el segundo en 13 cm y el tercero en 15 cm (Fig. 2a). El intervalo de talla (*LT*) de machos inmaduros fue de 7.2 a 14.8 cm, se observó una moda en 9 cm, el intervalo de talla de machos maduros fue de 5.8 a 14.3 cm; se distinguen dos grupos modales, el primero con una moda en 6 cm y el segundo en 10 cm (Fig. 2b). Hubo dos organismos hermafroditas maduros con tallas de 6.6 y 9.1 cm. El intervalo de talla (*LT*) de los indiferenciados fue de 6.6 a 9.1 cm y se observó una moda en 9 cm (Fig. 2c).

La talla media de madurez fue calculada para hembras y machos utilizando cinco modelos. En hembras, el que mejor se ajusta a los datos analizados es el de Richards (*logL* = -2.43) a lo largo del intervalo de tallas muestreado. Los modelos de Gompertz, Lysack, White y Brouwer y Griffiths se ajustan mejor a los valores observados ≤0.5, que para los valores ≥0.5 donde se sobrestiman los valores observados (Fig 3a). En machos, el modelo que mejor se ajusta a los datos

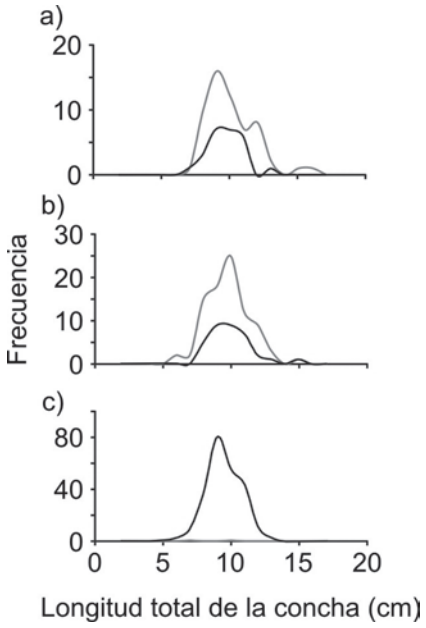


Fig. 2. Polígono de frecuencia de longitud total de la concha del ostión de roca *Crassostrea iridescens* por sexo: *a*) hembras, *b*) machos y *c*) indiferenciados. La línea negra indica los inmaduros y la línea gris los maduros.

analizados es también el de Richards ($logL = -2.1$) a lo largo del intervalo de tallas muestreado. Los modelos Lysack, White y Brouwer y Griffiths se ajustan mejor a los valores observados ≤0.5, que para los valores ≥0.5 donde se sobrestiman los valores observados. El modelo de Gompertz sobrestima los valores antes del punto medio (0.5) y después de éste los subestima (Fig. 3b). En ambos sexos, los datos presentan un sesgo hacia la derecha que no pueden ser explicados correctamente por el modelo de Gompertz, Lysack, White y Brouwer y Griffiths (Fig. 3).

En hembras, el valor más bajo se estimó con el modelo de Gompertz (L_{50} = 8.6 cm, $IC_{95\%}$ = 8.6 - 8.7 cm) y el más alto con los modelos de Lysack (L_{50} = 9.1 cm, $IC_{95\%}$ = 8.9 - 9.3 cm), White (L_{50} = 9.1 cm, $IC_{95\%}$ = 9.0 - 9.2 cm) y Brouwer y Griffiths (L_{50} = 9.1 cm, $IC_{95\%}$ = 8.9 - 9.3 cm) (Fig. 4a). En machos, el valor más bajo se estimó con el de Gompertz (L_{50} = 8.5 cm, $IC_{95\%}$ = 8.3 – 8.6 cm) y el más alto con los de Lysack (L_{50} = 9.0 cm, $IC_{95\%}$ = 8.9 - 9.2 cm), White (L_{50} = 9.0 cm, $IC_{95\%}$ = 8.9 - 9.1 cm) y Brouwer y Griffiths (L_{50} = 9.0 cm, $IC_{95\%}$ = 8.9 - 9.2 cm) (Fig. 4b). En los cinco modelos, el valor de la L_{50} fue mayor en las hembras que en los machos.

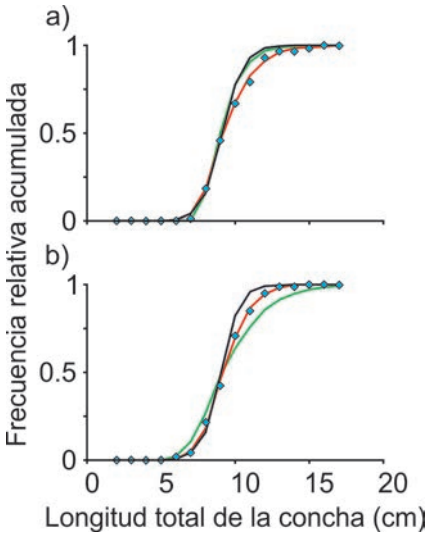


Fig. 3. Frecuencia acumulada porcentual observada (rombo) y el ajuste a los modelos de Richards (línea roja), Gompertz (línea verde), Lysack (línea azul), White (línea negra) y Brouwer y Griffiths (línea anaranjada), para: *a*) hembras y *b*) machos.

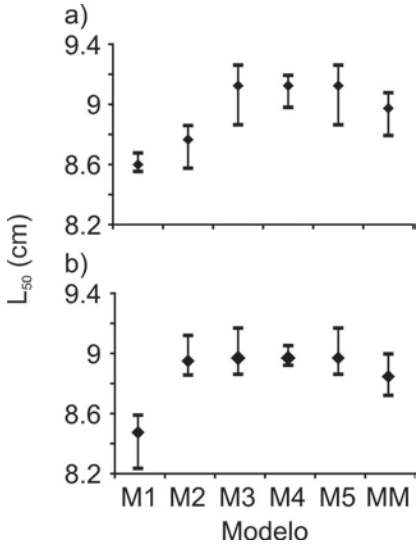


Fig. 4. Valor estimado de la talla media de madurez (rombo) y su intervalo de confianza del 95% (guión) para: *a*) hembras y *b*) machos para los modelos de: Gompertz (M1), Richards (M2), Lysack (M3), White (M4), Brouwer y Griffiths (M5) y el modelo global (MM).

Comparando los cinco modelos, en hembras el valor mínimo de AIC_c fue 11 para el modelo de Brouwer y Griffiths y se acepta como el mejor modelo; sin embargo, la diferencia de AIC_c (Δ_i) entre éste y los modelos de Lysack y White es de 4.4E-09 y 5.4E-07, respectivamente. Cada uno de estos modelos aporta 21.9% (w_i%) de la evidencia del modelo global; el de Gompertz, 20.8% y

el que menos es el de Richards con 13.5%. El valor de Δ_i de los cinco modelos fue menor de dos, por lo que se utilizaron los cinco modelos para estimar el global (Tabla 2). El valor de L_{50} fue 9.0 cm y el del $IC_{95\%}$ de 8.8 a 9.1 cm (Fig. 4a).

En machos, el valor mínimo de AIC_c fue 10.5 para el modelo de Gompertz y se acepta como el mejor modelo: aporta 24% (w_i%) de la evidencia del global; el que menos es el de Richards con 13.2%. El valor de Δ_i de los cinco modelos fue menor de dos, por lo que se utilizaron los cinco modelos para estimar el modelo global (Tabla 2). El valor de L_{50} fue 8.9 cm y el del $IC_{95\%}$ de 8.7 a 9.0 cm (Fig. 4b).

Discusión

Se analizaron cinco modelos para estimar el valor de L_{50} en hembras y machos de *S. prismatica* en la costa sur de Nayarit. Para todos, el valor de L_{50} fue mayor en hembras que en machos, pero la diferencia entre sexos no fue significante, es decir, el intervalo de confianza de un sexo incluye el del otro para el mismo modelo.

El modelo de Richards es de tres parámetros, tiene uno de forma que le permite modelar las curvas con mayor precisión, mientras que los logísticos (Lysack, White y Brouwer y Griffiths) y el de Gompertz presentan dos parámetros. El de Richards es el que mejor se ajusta a los datos de hembras (-logL = 2.43) y machos (-logL = 2.1); sin embargo, utilizando el criterio de información de AIC_c, el modelo de Brouwer y Griffiths se acepta como el mejor para las hembras y el de Gompertz para los machos, debido a la penalización del parámetro extra del de Richards. Para ambos sexos, la diferencia de AIC_c del "modelo ganador" y el resto de los modelos presentan una $\Delta_i \leq 2$. De acuerdo con el criterio de inferencia multimodelo (Burnham y Anderson 2002), no existe uno "claramente ganador", por lo que es necesario incluir los cinco para estimar el global.

El hecho de que el mejor modelo sea distinto para cada sexo se debe a la calidad y a la estructura de los datos. Estudios basados en simulación han probado diferentes tipos de distribución logística, sin sesgo, con sesgo hacia la derecha o con sesgo hacia la izquierda, encontrando diferencias en el estimado de L_{50} dependiendo de la estructura y el número de datos (Trippel y Harvey 1991, Chen y Paloheirno 1994, Punt *et al.* 2006).

Los estudios realizados para *S. prismatica* son pocos y encaminados a determinar su ciclo y sus épocas reproductivas (Cuevas-Guevara y Martínez-Guerrero 1978, Frías-Espericueta *et al.* 1997). La Carta Nacional Pesquera (DOF 2012) señala como medidas administrativas de manejo del recurso, las zonas y épocas de veda para el ostión de roca de los litorales de Sinaloa hasta Chiapas, la talla mínima de captura para el Pacífico mexicano de 90 mm de *LT* para permitir la renovación del *stock* de reproductores. Sin embargo, no se cuenta con estimaciones de L_{50} en la Carta Nacional Pesquera. En el presente trabajo, el valor estimado de L_{50} (modelo global) en hembras fue 90 mm *LE* ($IC_{95\%}$ 88 a 91 mm) y en machos L_{50} 89 mm ($IC_{95\%}$ 87 a 90 mm), valores que coinciden con el de talla mínima de captura estipulado en la Carta Nacional Pesquera (DOF 2012), lo que permite que casi 50% de la población alcance su madurez sexual antes de ser capturada. Para la costa este de Baja California Sur,

Tabla 2
Resultados del ajuste y la selección de los cinco modelos utilizados en el estimado de la L_{50} para cada sexo del ostión de roca *Striostrea prismatica* (*Crassostrea iridescens*)

Autor o fuente	*Hembras*				*Machos*			
	-logL	AIC_c	Δi	w_i %	-logL	AIC_c	Δi	w_i %
Gompertz (1825)	-3.37	11.1	0.1	20.8	-3.0	10.5	0.0	24.0
Richards (1959)	-2.43	12.0	1.0	13.5	-2.1	11.7	1.2	13.2
Lysack (1980)	-3.32	11.0	4.4E-09	21.9	-3.1	10.7	0.3	20.9
White (2002)	-3.32	11.0	5.4E-07	21.9	-3.1	10.7	0.3	20.9
Brouwer y Griffiths (2005)	-3.32	11.0	0.0	21.9	-3.1	10.7	0.3	20.9

el valor estimado de L_{50} es menor (Vélez-Barajas 1996). Se ha observado en otros recursos que las discrepancias entre parámetros estimados se pueden deber a múltiples factores: diferencias fenotípicas de los *stocks* a lo largo de un gradiente latitudinal o temporal (Richards *et al.* 1990, Zhu *et al.* 2011), a la calidad y la estructura de los datos (Trippel y Harvey 1991, Chen y Paloheimo 1994, Punt *et al.* 2006) y la elección del modelo (Burnham y Anderson 2002, Zhu *et al.* 2011). En este sentido, es importante uniformar criterios para minimizar las diferencias por errores de proceso y evaluar la eficiencia y la parsimonia de diferentes modelos a partir del criterio de información dados los datos. En el presente trabajo no existe un modelo "claramente ganador", por lo que la inferencia multimodelo es útil en la estimación de un modelo global. El uso de dicha inferencia es una herramienta muy poderosa en la toma de decisiones, pues permite confrontar diferentes hipótesis (modelos) e incluir los más plausibles en un modelo global incorporando la información de todos éstos.

Agradecimientos

Un reconocimiento especial a los pescadores ostioneros en los sitios de muestreo, por su valioso apoyo en las actividades de campo. A los revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias a este manuscrito.

Literatura citada

BROUWER SL y MH Griffiths. 2005. Reproductive biology of Carpenter Seabream (*Argyrozona argyrozona*) (Pisces: Sparidae) in a marine protected area. *Fishery Bulletin* 103(2): 258-269.

BURNHAM KP y DR Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer. New York. 488p.

BURNHAM KP y DR Anderson. 2004. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33(2): 261-304.

CHEN Y y JE Paloheirno. 1994. Estimating fish length and age at 50% maturity using a logistic type model. *Aquatic Sciences* 56(13): 206-219.

CUEVAS-GUEVARA CA y A Martínez-Guerrero. 1978. Estudio gonádico de *Crassostrea corteziensis* Hertlein, *C. palmula* Carpenter y *C. iridescens* Hanley, de San Blas, Nayarit, México (Bivalvia: Ostreidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México* 6(2): 81-98.

DOF. 2012. Carta Nacional Pesquera. Diario Oficial de la Federación. México. 24 de agosto de 2012.

FOURNIER-LEIVA ML. 1992. The reproductive biology of the tropical rocky oyster *Ostrea iridescens* (Bivalvia: Ostreidae) on the Pacific coast of Costa Rica. *Aquaculture International* 101(3/4): 371-378.

FRÍAS-ESPERICUETA MG, F Páez-Osuna y JI Osuna-López. 1997. Seasonal changes in the gonadal state of the oysters *Crassostrea iridescens* and *Crassostrea corteziensis* (Filibranchia: Ostreidae) in the Northwest coast of Mexico. *Revista de Biología Tropical* 45(31): 1061-1065.

GOMPERTZ B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 115: 513-585.

HOWARD DW y CS Smith. 1983. Histological techniques for mariner bivalve mollusks. NOAA Technical Memorandum NMFS-F/NEC-25. U.S. Departament of Commerce. Woods Hole. 96p.

LYSACK W. 1980. 1979 Lake Winnipeg fish stock assessment program. Manitoba Department of Natural Resources, MS Report No. 80-30, Canada. 118p.

POLACHECK T, R Hilborn y AE Punt. 1993. Fitting surplus production models: Comparing methods and measuring uncertainty. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50(12): 2597-2607.

PUNT AE, D Hobday y R Flint. 2006. Bayesian hierarchical modeling of maturity-at-length for rock lobsters, *Jasus edwardsii*, off Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research* 57: 503-511.

RICHARDS FJA. 1959. A flexible growth functions for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10: 290-300.

RICHARDS LJ, JT Schnute y CM Hand. 1990. A multivariate maturity model with a comparative analysis of three Lingcod (*Ophiodon elongatus*) stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47(5): 948-959.

TRIPPEL EA y HH Harvey. 1991. Comparison of methods used to estimate age and length of fishes at sexual maturity using populations of White Sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian*

Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48(8): 1446-1459.

VÉLEZ-BARAJAS JA. 1996. Pesquería de ostión de piedra. *En*: M Casas-Valdez y G Ponce-Díaz (eds.). *Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur.* Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca. México, pp: 113-120.

WHITE WT, NG Hall e IC Potter. 2002. Size and age compositions and reproductive biology of the nervous shark *Carcharhinus cautus* in a large subtropical embayment, including an analysis of growth during pre- and postnatal life. *Marine Biology* 141: 1153-1164.

ZHU GP, XJ Dai, LM Song y LX Xu. 2011. Size at sexual maturity of Bigeye Tuna *Thunnus obesus* (Perciformes: Scombridae) in the tropical waters: a comparative analysis. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 11: 149-156.

Recibido: 15 de mayo de 2013.
Aceptado: 14 de diciembre de 2013.

Ciencia Pesquera (2014) 22(1): 19-28

Teoría de la información, inferencia multimodelos y fuente de datos para modelar el crecimiento individual de almeja de sifón *Panopea globosa*

*Eugenio Alberto Aragón-Noriega[*Δ], Rolando Cruz-Vásquez[*], Guillermo Rodríguez-Domínguez[**], Edgar Alcántara-Razo[*], Gustavo Cortez-Lucero[*] y Carlos Alonso Razcón-León[*]*

Este trabajo describe el crecimiento de la almeja de sifón *Panopea globosa* en el Golfo de California, utilizando un enfoque multimodelo. Para ajustar los modelos se usaron datos totales y datos promedio de longitud a cada edad. Los parámetros de crecimiento individual fueron estimados por medio de cuatro modelos: von Bertalanffy, Logístico, Gompertz y Schnute. Los parámetros en cada uno de los modelos y su intervalo de confianza fueron calculados por el método de máxima verosimilitud. El modelo que mejor se ajustó a los datos de longitud-edad fue seleccionado utilizando el criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés). Según el AIC, el modelo logístico de crecimiento describe mejor el crecimiento de *P. globosa* en esta región. La longitud asintótica de la concha de la almeja de sifón *P. globosa* de Guaymas (localizada en la parte centro del Golfo de California) fue de 122.2 mm (95% IC, 116.3-128.1), al promediar los estimados de los cuatro modelos, en comparación con los datos promedio de los valores totales (114.98 mm, 95% IC, 112.91-117.04 mm). Se concluyó que el enfoque multimodelo y el uso de AIC son la forma más sólida para evaluar parámetros de crecimiento, por lo menos en la especie objeto de estudio. También se sugiere utilizar datos crudos para posteriores análisis de crecimiento, en lugar de datos promedio.
Palabras clave: *Panopea globosa*, Golfo de California, pesca, modelos de crecimiento.

Information theory, multi-model inference and source data to model individual growth of Cortes Geoduck *Panopea globosa*

This paper describes the growth of Cortes Geoduck clam *Panopea globosa* in the Gulf of California using a multi-model approach. Total and average data of length at each age were used to fit the models. Individual's growth parameters were estimated by four models: von Bertalanffy, Logistic, Gompertz and Schnute. The parameters in each model and their confidence interval were computed by using the maximum likelihood method. The best model fit was selected using Akaike's information criterion (AIC). According to the AIC the best description of the growth of *P. globosa* in this region was the Logistic growth model. The asymptotic length of the shell of Cortes Geoduck clam *P. globosa* off Guaymas (located in the central Gulf of California) was 122.2 mm (95% CI, 116.3-128.1) after averaging the estimates of the four models, compared to the average of total values (114.98 mm, 95% CI, 112.91-117.04 mm). The conclusions are that the multi-model inference and AIC are robust methods to evaluate growth parameters for the studied species. It is also recommended to use only the raw data instead of averaged data.
Key words: *Panopea globosa*, Gulf of California, fishery, growth models.

Introducción

Las especies del género *Panopea,* comúnmente conocidas como almejas de sifón (familia Hiatellidae), tienen una distribución cosmopolita. El género comprende varias especies, como *Panopea abbreviata* (Valenciennes 1839) –endémica del suroeste Atlántico–, *P. zelandica* (Quoy y Gaimard 1835) –que se encuentra en el Pacífico suroeste–, *P. japonica* (Adams 1849) –que se distribuye desde las islas Aleutianas a Japón y Corea del Sur–, *P. globosa* (Dall 1898) –del Golfo de California y Bahía Magdalena en la Baja California Sur– y *P. generosa* (Gould 1850) –que se distribuye desde Alaska a Baja California, México–.

La explotación de las especies de almeja generosa que se realiza en el noroeste de México es sobre dos especies: *P. generosa* a lo largo de la

[*] Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Unidad Sonora, Km 2.35 Camino al Tular, Estero de Bacochibampo, Guaymas, Sonora 85454, México. [Δ] *aaragon04@cibnor.mx*
[**] Universidad Autónoma de Sinaloa. Facultad de Ciencias del Mar, Laboratorio Manejo de Zona Costera, Paseo Claussen s/n, Mazatlán, Sinaloa 82000, México.

costa del Pacífico en Baja California y *P. globosa* en el Golfo de California y Bahía Magdalena, BCS. El manejo pesquero de estas dos especies en México se ha basado en el establecimiento de una talla mínima de captura y de una cuota de extracción por banco susceptible de pesca. Por esa razón es fundamental, para mejorar el manejo de la pesquería, generar conocimiento biológico y contribuir en la elaboración de un plan de manejo específico y regional. Estimar los parámetros de crecimiento contribuye, sin lugar a dudas, a plantear estrategias bien fundadas para el aprovechamiento y la conservación, ya que la determinación imprecisa puede provocar una sobreexplotación de poblaciones debido a que estos parámetros están relacionados con los procesos biológicos clave, como la reproducción.

Los estudios de edad y crecimiento coinciden en que las especies del género *Panopea* se caracterizan por ser organismos longevos (la máxima edad registrada para *P. generosa* es de 168 años) y presentar una alta tasa de crecimiento en los primeros diez años para luego disminuirla drásticamente en cuanto a la talla, mientras que el peso de la cocha y el tejido vivo siguen aumentando pero a una tasa de crecimiento pequeña (Goodwin 1976, Shaul y Goodwin 1982, Goodwin y Shaul 1984, Sloan y Robinson 1984, Noakes y Campbell 1992, Hoffmann *et al.* 2000, Bureau *et al.* 2002, Campbell y Ming 2003, Campbell *et al.* 2004, Calderón-Aguilera *et al.* 2010, Cortez-Lucero *et al.* 2011, Cruz-Vásquez *et al.* 2012, González-Peláez 2013, Pérez-Valencia y Aragón-Noriega 2013).

La mayoría de los estudios de crecimiento revisados reportan estimaciones de los parámetros con el modelo de von Bertalanffy (MCVB) para las especies *P. generosa*, *P. abbreviata, P. zelandica* y *P. globosa*. La *tabla 1* muestra los parámetros estimados en dichos estudios. En México se ha encontrado que para *P. globosa* se ha utilizado la inferencia multimodelo (MMI) con datos promedio (González-Peláez 2013), MMI con datos totales (Cruz-Vásquez *et al.* 2012); sólo el MCVB con datos promedio (Pérez-Valencia y Aragón-Noriega 2013) y MCVB con datos totales (Cortez-Lucero *et al.* 2011). Para *P. generosa* sólo MCVB con datos totales (Botello-Rubalcava *et al.* 2010, Calderón-Aguilera *et al.* 2010).

Se han presentado argumentos a favor de cada tipo de tratamiento de datos para ajustar modelos de crecimiento. González-Peláez (2013) menciona que debido a que los datos de longitud a la edad son muy dispersos en los individuos más viejos de la población, se genera un problema de cálculo de los parámetros, que se resuelve usando sólo el promedio de longitud a cada edad. Por otro lado, Kilada *et al*. (2012) mencionan que los datos promedio no proporcionan la variabilidad individual de la longitud a la edad, sino más bien una evaluación probabilística y agregada de la longitud para organismos a la misma edad. Ésto podría llevar a errores importantes en la estimación de parámetros de crecimiento, ya que es imposible distinguir entre organismos jóvenes de rápido crecimiento y organismos viejos de lento crecimiento.

Por tal razón se realizó este estudio para determinar el efecto del tipo de tratamiento de los datos sobre la estimación de los parámetros de crecimiento de la almeja de sifón, en particular en bancos que se encuentran frente a la Playa del Sol, Sonora, con base en el enfoque multimodelo y el uso de la teoría de información para selección del modelo que mejor describe el crecimiento individual de esta especie.

Materiales y métodos

En el presente estudio se trabajó con modelos de crecimiento y se decidió obtener los parámetros mediante dos tratamientos de los datos. Se utilizó la totalidad de los datos de longitud a la edad (en adelante, datos crudos) y se utilizó el promedio de longitud a la edad (en adelante, datos promedio). Los datos provienen de la Bahía del Sol, ubicada en la región central de la costa oriental del Golfo de California a los 27°53' N - 110°41' O y 27°52.5' N - 110°40' O. Se usaron 267 pares de datos de longitud-edad y los detalles de obtención de medidas de longitud y determinación de la edad se pueden ver en Cortez-Lucero *et al*. (2011).

Para obtener los parámetros de crecimiento se aplicaron cuatro modelos de crecimiento:

1. El de von Bertalanffy (MCVB), que se describe por la ecuación:

$$L(t) = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad \text{Ec. 1}$$

El MCVB fue utilizado ya que sus parámetros son base para otros modelos a los que se suele recurrir en el análisis biológico pesquero de los recursos explotados. Sin embargo, existen otros tres modelos de crecimiento que fueron evaluados adicionalmente:

2. El de Gompertz descrito por la ecuación

$$L(t) = L_{\infty} e^{(-\left(\frac{1}{k_3}\right)e^{-k_3(t-t_2)})} \quad \text{Ec. 2}$$

3. El de Schnute descrito por la ecuación (Schnute y Richards 1990)

$$L(t) = L\infty\left(1 + \delta e^{k_4 t^{\nu}}\right)^{1/\gamma} \quad \text{Ec. 3}$$

4. El Logístico (adaptado de Prager *et al.* 1989):

$$L(t) = L_{\infty}(1 - e^{-k_2(t-t_1)})^{-1} \quad \text{Ec. 4}$$

Para todos estos modelos los parámetros evaluados se describen como:

$L(t)$ longitud a la edad t
t edad a la longitud $L(t)$
L_{∞} longitud promedio de un organismo muy viejo (longitud asintótica)
k determina la rapidez para alcanzar L_{∞} (parámetro de curvatura)
t_0 edad hipotética a la cual la longitud del organismo es cero
k_2 tasa relativa de crecimiento
t_1 punto de inflexión de la curva sigmoidea
t_2 es $\frac{Ln\lambda}{K_3}$
λ es la tasa de crecimiento relativa inicial teórica a la edad cero (unidades de año^{-1})
k_3 es la tasa de decaimiento exponencial de la tasa de crecimiento relativa (unidades de año^{-1})
δ, ν, γ parámetros adimensionales
k_4 tiene unidades de año^{-1}

Tabla 1
Parámetros de crecimiento para especies de almeja de sifón en el mundo. En todos ellos se utilizó el modelo de von Bertalanffy

País	*Especie*	*Lugar*	L_{∞}	k	t_0	*Referencia*
Nueva Zelanda	*P. zelandica*	Golden Bay (40.65°S)	116.5	0.16	-3.8	Breen *et al.* (1991)
		ShellyBay (41.3°S)	103.6	0.29	-1.69	Gribben y Creese (2005)
		Kennedy Bay (36.67°S)	115.5	0.25	-1.67	Gribben y Creese (2005
Argentina	*P. abbreviata*	Puerto Lobos (42°S)	101.32	0.211	-1.5	Morsán y Ciocco (2004)
		Puerto Lobos (42°S)	98.06	0.305	-0.487	Morsán *et al.* (2010)
		El Sótano (41°S)	109.41	0.23	-2.397	Morsán *et al.* (2010)
México	*P. globosa*	Bahía Magdalena (24.65°N)	168.4	0.183	-1.857	González-Peláez (2013)*
		Puerto Peñasco (31°N)	163.88	0.17	-	Pérez-Valencia y Aragón-Noriega (2013)
		Guaymas (27.87°N)	122.86	0.33	-0.2	Cortez-Lucero *et al.* (2011)
	P. generosa	Islas Coronado (32°N)	138	0.259	-2.04	Calderón-Aguilera *et al.* (2010)
		San Quintín (30°N)	133	0.199	-3.19	Calderón-Aguilera *et al.* (2010)
		Punta Canoas (29°N)	117.26	0.33	-	Botello-Rubalcava *et al*. (2010)
Estados Unidos		Hunter Point (47.5°N)	164	0.228	0.719	Hoffmann *et al.* (2000)
		Herron Island (47.5°N)	132	0.154	0.422	Hoffmann *et al.* (2000)
		Port Gamble (47.5°N)	140	0.161	0.599	Hoffmann *et al.* (2000)
		Fishermans Point (47.5°N)	173	0.235	0.552	Hoffmann *et al.* (2000)
Canadá		Yellow Bank (49°N)	147.7	0.189	-1.42	Campbell y Ming (2003)
		Gabriola Island (49°N)	129.6	0.146	-1.02	Campbell y Ming (2003)
		RitchieBay (49°N) 4 plots, 2000	145.8	0.328	0	Campbell *et al.* (2004)
		Marina Island (50°N) 3 plots, 2001	136.1	0.252	0	Campbell *et al.* (2004)

* Utilizó inferencia multimodelo que incluyó el MCVB, por lo que se presenta sólo el valor del MCVB.

Los datos se ajustaron a cada uno de los diferentes modelos de crecimiento antes mencionados con el criterio de máxima verosimilitud utilizando el algoritmo de Newton (Haddon 2001):

$$LL = -\frac{n}{2}[Ln\,2\pi + 2\,Ln\sigma + 1]$$

considerando $\sigma = \sqrt{\sum \frac{(Lt_{obs} - Lt_{esp.})^2}{n}}$ Ec. 5

Selección del mejor modelo

Para elegir el mejor modelo de crecimiento se utilizó el procedimiento que se denomina inferencia multimodelo (IMM), que tiene varias ventajas teóricas prácticas y es un enfoque basado en la teoría de la información. Para este caso en particular se aplicó IMM a los datos de longitud y edad de la especie objeto de estudio, la almeja de sifón *P. globosa.* La selección del modelo basado en la teoría de la información es un paradigma relativamente nuevo en ciencias biológicas y es muy diferente de los métodos tradicionales que pretenden probar una hipótesis nula.

La selección del modelo se llevó a cabo por medio de una forma corregida del Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) (Burnham y Anderson 2002, Katsanevakis 2006, Katsanevakis y Maravelias 2008). Se asume que las desviaciones están normalmente distribuidas con varianza constante. El modelo con el menor valor de AIC_c ($AIC_{c,\,min}$) fue el seleccionado como el mejor.

$$AIC_c = AIC + (2k(k+1)/(n-k-1) \quad \text{Ec. 6}$$

$$AIC = 2LL + (2k) \quad \text{Ec. 7}$$

Donde:

LL verosimilitud logarítmica negativa
n número de observaciones
k número de parámetros en el modelo

Se calcularon para todos los modelos, los valores de Δ_i como las diferencias entre AIC_c:

$$\Delta_i = AIC_{c,i} - AIC_{c,\min} \quad \text{Ec. 8}$$

Para cada modelo se calculó la plausibilidad (el peso de la evidencia a favor del modelo *i*) mediante la "ponderación del criterio de información de Akaike", como se describe a continuación:

$$w_i = \frac{\exp(-0.5\Delta_i)}{\sum_{k=1}^{4}\exp(-0.5\Delta_k)} \quad \text{Ec. 9}$$

Siguiendo el enfoque de la IMM se determinó la L_∞ (longitud asintótica "promedio") de todos los modelos candidatos, y se usaron los correspondientes w_i para ponderar:

$$L_\infty = \sum_{i=1}^{4} w_i \hat{L}_{\infty,i} \quad \text{Ec. 10}$$

De igual manera, se calcularon el error estándar (EE) y el intervalo de confianza a 95% de cada parámetro por modelo candidato.

$$L_\infty = \pm t_{d.f.,0.975} EE(\hat{L}_{\infty,i}) \quad \text{Ec. 11}$$

Donde:

$$EE\ \ (L_\infty) = \sum_{i=1}^{4} w_i (\mathrm{var}(\hat{L}_{\infty,i}|g_1) + (\hat{L}_{\infty,i} - L_\infty)^2)^{1/2} \quad \text{Ec. 12}$$

Este procedimiento se realiza para obtener *k*, t_0 y L_∞; sin embargo, para los objetivos de este trabajo en particular sólo se siguió para obtener L_∞, ya que es la base fundamental para lograr el objetivo planteado en este estudio.

Resultados

Los organismos estudiados presentaron una edad de 2 a 27 años (Tabla 2). Las longitudes mínimas promedio fueron 66.21±9.6 mm de longitud de concha (LC) para los organismos de dos años y la máxima 138.67±22.3 mm de LC para las almejas de diez años. Los datos crudos (Fig. 1) muestran organismos de 45 a 197 mm de LC.

Los parámetros de crecimiento obtenidos en cada uno de los cuatro modelos y para cada uno de los dos tipos de tratamiento de datos se muestran en la *tabla 3*. En esa misma tabla se muestran, con propósitos de comparación, tres pruebas de bondad de ajuste. Aunque el propósito es sólo utilizar AIC como criterio de selección del mejor modelo para cada uno de los modelos

Tabla 2
Cantidad y frecuencia de datos de *Panopea globosa* obtenidos en la parte central del Golfo de California para calcular la longitud promedio en edades de 2 a 27 años

Edad (años)	*Longitud promedio (mm)*	*Desviación estándar*	*n*	*Frecuencia (%)*
2	66.21	9.6	14	5.2%
3	74.13	18.7	16	6.0%
4	76.98	20.2	18	6.7%
5	94.92	18.5	12	4.5%
6	96.42	19.2	12	4.5%
7	108.75	13.8	16	6.0%
8	113.23	16.3	22	8.2%
9	118.08	16.1	12	4.5%
10	138.67	22.3	36	13.5%
11	117.67	17.4	9	3.4%
12	116.29	12.1	28	10.5%
13	119.31	7.4	13	4.9%
14	119.15	13.1	13	4.9%
15	119.15	11.7	4	1.5%
16	122.67	23.4	15	5.6%
17	110.80	21.7	5	1.9%
18	100.60	12.6	5	1.9%
19	128.33	20.8	3	1.1%
20	129.25	21.3	4	1.5%
21	76.00		1	0.4%
22	109.33	10.1	3	1.1%
23	97.00		1	0.4%
24	109.00	18.6	4	1.5%
27	112.00		1	0.4%

probados, se obtuvieron la correspondiente cantidad de parámetros (k), AIC, Δ_i, w_i, L_∞, error estándar (EE) y límites de 95% de confianza de L_∞. En la *tabla 4* se presentan estos valores para los datos promedios de longitud a la edad. El modelo Logístico resultó ser el mejor para los organismos de *P. globosa* de la parte central del Golfo de California en los dos tipos de tratamiento de datos (Tabla 4), pero la jerarquización de los otros tres modelos fue diferente según datos promedio o crudos. Los modelos Gompertz y MCVB recibieron considerable apoyo cuando se usaron datos promedio ya que el aporte de cada uno es superior a 24% y la contribución de ambos supera 49%, según la ponderación de Akaike. Es importante señalar que el modelo de Schnute puede ser apoyado considerablemente por los datos y representa 11.55% en función de la ponderación de Akaike, sólo con el uso de datos promedio. Cuando se usaron los datos crudos sólo recibieron buen soporte los modelos Logístico (ganador) y Gompertz. Mientras que el MCVB tuvo menos soporte y, definitivamente, de acuerdo con el criterio en la metodología de AIC, el modelo de Schnute no puede ser considerado para describir el crecimiento de *P. globosa* de la parte central del Golfo de California (Tabla 4).

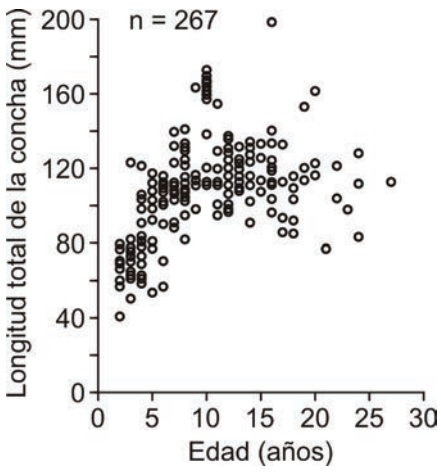


Fig. 1. Distribución de longitud a la edad de los organismos de *Panopea globosa* recolectados en la parte central del Golfo de California.

Estimación de longitud asintótica

La L_∞ estimada tanto con datos promedio como con datos crudos fue muy similar entre todos los modelos y solamente varió en centésimas de milímetro. La diferencia está en los tipos de tratamiento de los datos. Para datos promedio fue superior a los 114 mm en todos los casos. La L_∞ promedio fue de 114.98 mm con un intervalo a 95% de confianza de 112.91-117.04 mm. Cuando se usaron los datos crudos, la L_∞ estimada fue superior a la de datos promedio en cada uno de los cuatro modelos utilizados. La L_∞ promedio fue de 122.22 mm con un intervalo a 95% de confianza de 116.30-128.14 milímetros.

Curvas de crecimiento

En la *figura 2* se muestran las curvas de crecimiento generadas por los cuatro modelos analizados y según el tipo de datos, crudos (Fig. 2a) o promedio (Fig. 2b). En ambos casos se observa que hay un traslape importante de las curvas

Tabla 3
Parámetros de los modelos ajustados a los valores "crudos" y promedio de longitud a la edad de *Panopea globosa* de la parte central del Golfo de California

Modelo		L_∞	K_i	t_i	λ	ν	δ	γ	*SC*	R^2	*AIC*
Datos "crudos"	MCVB	122.69	0.345	0.247					91 424	0.967	1 941.22
	Logístico	122.16	0.497	2.260					88 848	0.968	1 934.99
	Gompertz	122.37	0.420	1.401	0.755				89 867	0.968	1 937.72
	Schnute	123.72	2.542			0.00126	-0.0302	0.389	93 722	0.966	1 950.81
Datos promedio	MCVB	114.94	0.414	0.315					4 566	0.9842	200.07
	Logístico	114.99	0.553	1.944					4 394	0.9848	199.15
	Gompertz	114.97	0.481	1.492	-1.796				4 470	0.9845	199.97
	Schnute	114.98	0.012			-0.0025	0.00155	2.746	4 183	0.9855	201.56

Tabla 4
Valores de AIC, Δ_i, w_i y L_∞ obtenidos de los modelos ajustados con los datos "crudos" y promedios de longitud a la edad, para *Panopea globosa* de la parte central del Golfo de California

						Longitud asintótica (mm)			
Modelo		*K*	*AIC*	Δ*i*	*Wi (%)*	*Valor estimado*	*E.E.*	*95% IC menor*	*95% IC mayor*
Datos "crudos"	Logístico	3	1 934.99	0.00	76.89	122.16	3.00	116.26	128.07
	Gompertz	3	1 937.72	2.73	19.67	122.37	3.02	116.42	128.32
	MCVB	3	1 941.22	6.23	3.41	122.69	3.07	116.63	128.75
	Schnute	5	1 950.81	15.81	0.00	123.72	3.44	116.95	130.49
Promedio						122.22	3.00	116.30	128.14
Datos promedio	Logístico	3	199.15	0.00	38.54	114.99	5.98	112.91	117.07
	Gompertz	3	199.97	0.82	25.59	114.98	5.84	112.89	117.08
	MCVB	3	200.07	0.92	24.32	114.94	6.10	112.87	117.02
	Schnute	5	201.56	2.41	11.55	114.97	6.03	112.89	117.05
Promedio						114.98	5.98	112.91	117.04

de crecimiento, pero en los primeros ocho años de crecimiento sobresale la curva descrita por el modelo de Schnute en ambos casos. Como el propósito es mostrar de la manera más clara posible las diferencias al utilizar los datos crudos y los datos promedio, se presentan en la *figura 3* sólo las curvas del modelo Logístico (por haber sido seleccionado como el mejor en ambos casos), con los dos tipos de datos.

Discusión

Las poblaciones de *P. globosa* son el objeto de una pesquería que crece con rapidez, y la comprensión de los parámetros de crecimiento de la población se hace necesaria para desarrollar estrategias de aprovechamiento sostenibles. Por tanto, la importancia del presente estudio radica en el uso de la inferencia multimodelo y la aplicación de la teoría de la información de Akaike, para evaluar el crecimiento de *P. globosa* de la parte central del Golfo de California con dos tipos de tratamiento de datos de longitud a la edad.

Los cuatro modelos utilizados en el presente estudio arrojaron resultados similares. Con datos promedio, la longitud asintótica (L_∞) fue menor que con los datos crudos. Cuando se calculó la L_∞ promedio, el valor fue 114.98 mm (IC 95% 112.91-117.04 mm). La L_∞ promedio de los datos crudos fue de 122.2 mm (IC 95% 116.3-128.1 mm). La posible explicación de ésto es que los datos promedio enmascaran la variabilidad implícita en organismos jóvenes de rápido crecimiento y organismos viejos de lento crecimiento (Kilada *et al.* 2012). En particular, cuando se aplican modelos de crecimiento, es común que

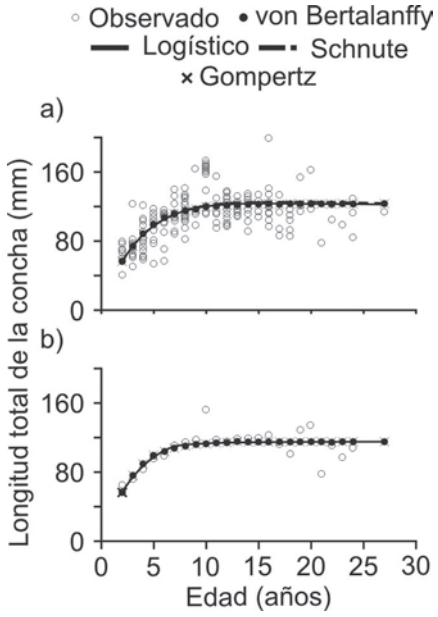


Fig. 2. Curvas de crecimiento generadas para los cuatro modelos aplicados a datos de longitud a la edad *a*) "crudos" y *b*) promedio de *Panopea globosa* de la parte central del Golfo de California.

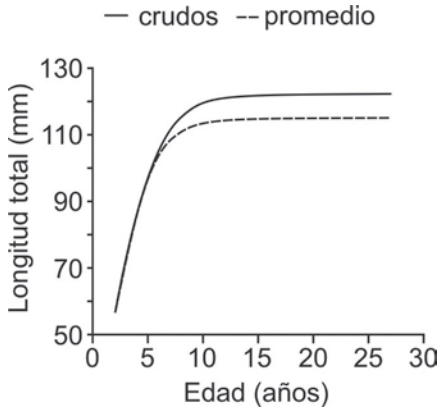


Fig. 3. Curvas de crecimiento generadas por el modelo logístico aplicados a datos de longitud a la edad "crudos" (línea continua) y promedio (línea punteada) de *Panopea globosa* de la parte central del Golfo de California.

se tomen sólo datos promedio de longitud a la edad (Sparre y Venema 1997), por la complejidad de obtener datos crudos de muchas pesquerías. Derivado del presente estudio, al menos para *P. globosa* de la parte central del Golfo de California, no es recomendable usar sólo los datos promedio de crecimiento y se sugiere manejar datos crudos para posteriores análisis de crecimiento de esta especie en cualquier otra región del Golfo de California.

Uno de los propósitos en el presente estudio fue determinar la longitud asintótica con la mayor y mejor información posible. En estudios anteriores, los parámetros de crecimiento de otras especies de almeja de sifón se calcularon utilizando un algoritmo basado en el método de mínimos cuadrados (Hoffmann *et al.* 2000, Bureau *et al.* 2002, Bureau *et al.* 2003, Campbell y Ming 2003, Calderón-Aguilera *et al.* 2010). En este estudio se utilizó como criterio la máxima verosimilitud, encontrando que el uso de ésta representa una mejor solución para estimar adecuadamente los parámetros de los modelos de crecimiento individual, tal como lo propuso Katsanevakis (2006) para otros modelos, pero en general la máxima verosimilitud es una prueba más robusta.

Para comparar entre varios modelos de crecimiento individual se utilizaron como criterios de ajuste, el valor de R^2 ajustada, la suma cuadrada de residuos y el criterio de información de Akaike (AIC). En este estudio se pueden ver en la *tabla 3* estos tres valores de bondad de ajuste de los modelos aquí utilizados. La selección del modelo basado en la teoría de la información ha sido recomendado como una mejor y más robusta alternativa que los enfoques tradicionales (Katsanevakis 2006, Cerdenares-Ladrón de Guevara *et al.* 2011). La ventaja de utilizar el AIC es que los modelos probados pueden ordenarse jerárquicamente según su ajuste a los datos, y que pueden obtenerse los parámetros promedio para un modelo, en este caso, de crecimiento individual. Sin embargo, el parámetro promedio deseado (por ejemplo, longitud asintótica) se estima obteniendo la ponderación de Akaike (Burnham y Anderson 2002), es decir, la contribución de cada parámetro es ponderada antes de obtener la media del parámetro deseado (Tabla 4).

El uso de R^2 ajustada y la suma de cuadrados en la selección de modelos no toman en cuenta la estructura del modelo que mejor se ajusta, sino que la decisión para seleccionar el modelo se basa en la complejidad de éste mismo. De hecho, R^2 ajustada y la suma de cuadrados tienden a seleccionar el modelo más complejo (Zhu *et al.* 2009). En contraste, el AIC selecciona el modelo más sencillo porque penaliza la adición de más parámetros al modelo. En el presente estudio, los criterios para la selección del modelo, es

decir, R^2 ajustada, la suma de cuadrados y el AIC, obtuvieron el mismo modelo (Logístico) como el mejor cuando se usaron datos crudos (Tabla 3). Cabe señalar que sólo el modelo de crecimiento de Schnute (Schnute y Richards 1990) incluye cinco parámetros, mientras que los otros tres modelos utilizan tres. A pesar de ello, cuando se usaron datos crudos, ni la R^2 ajustada ni la suma cuadrada de residuos seleccionaron el modelo de Schnute como se esperaba con base en la explicación de Zhu *et al*. (2009), de que estos dos enfoques estadísticos seleccionarían el modelo más complejo debido a que la complejidad aumenta el valor de R^2 ajustada y disminuye la suma cuadrada de residuos. Si se toman en cuenta los resultados de datos promedio de longitud a la edad, la explicación de Zhu *et al*. (2009) es acertada, es decir, al utilizar los datos promedio, el valor más alto de R^2 ajustada y la menor suma de cuadrados fueron obtenidos con el modelo de Schnute (Tabla 3), que fue el más complejo de los cuatro utilizados, es decir, se cumplió el principio de que a mayor complejidad del modelo utilizado, se tiende a aumentar el valor de R^2 ajustada y a disminuir la suma de residuos al cuadrado. En segundo lugar, estos dos enfoques seleccionaron al modelo logístico como el mejor para representar el crecimiento de *P. globosa*.

Aunque el MCVB es el más estudiado y comúnmente aplicado entre todos los modelos de longitud a la edad, su uso como el único modelo de crecimiento no está bien justificado. Con respecto a otros estudios en los que se usaron los AIC, Baer *et al*. (2011) concluyeron que el MCVB no es el modelo óptimo para calcular el crecimiento del lenguado *Psetta maxima*. Resultados similares fueron encontrados por Flores *et al*. (2010) en el erizo de mar *Loxechinus albus*. Está claro que este nuevo enfoque estadístico basado en la teoría de la información se ha vuelto cada vez más popular en la inferencia matemática, pero es muy reciente en estudios biológico-pesqueros, donde ha sido usado por lo menos durante una década. A pesar de ello, Mundry (2011) sugiere emplearlo con precaución en estudios de ecología y propone una mezcla de la utilización de pruebas de hipótesis nula y criterios de teoría de información en circunstancias específicas. Por tanto, se espera que en los estudios pesqueros, el uso de los AIC sea común en la selección de modelos, pero todavía se pueden utilizar pruebas de hipótesis nula con suficiente justificación.

Conclusiones

- Al analizar la información biológica relativa a los parámetros de crecimiento de la almeja de sifón *Panopea globosa* en la parte central del Golfo de California, se demostró que la IMM y el AIC con datos promedio y crudos representan las maneras más sólidas para evaluar parámetros de crecimiento.
- No es recomendable usar sólo los datos promedio de crecimiento y se sugiere recurrir también a datos crudos para posteriores análisis de crecimiento de al menos esta especie en cualquier otra región del noroeste de México.

Agradecimientos

Este estudio forma parte del proyecto Programa de investigación para el seguimiento de la pesquería de almeja generosa (*Panopea* spp.) en la costa del sur de Sonora, México: prospección y evaluación de nuevas áreas de aprovechamiento". Se recibió financiamiento del proyecto CIBNOR 951-1.

Literatura citada

BAER A, C Schulz, I Traulsen y J Krieter. 2011. Analyzing the growth of turbot (*Psetta maxima*) in a commercial recirculation system with the use of three different growth models. *Aquaculture International* 19: 497-511.

BOTELLO-RUBALCAVA M, R Villaseñor-Talavera y F Rodríguez-Moren. 2010. *Ordenamiento de pesquerías por recursos estratégicos de México.* Tomo 1. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México. 289p.

BREEN PA, C Gabriel y T Tyson. 1991. Preliminary estimates of age, mortality, growth, and reproduction in the hiatellid clam *Panopea zelandica* in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 25: 231-237.

BUREAU D, W Hajas, CM Hand y G Dovey. 2003. Age, size structure and growth parameters of geoducks (*Panopea abrupta* Conrad 1849) from seven locations in British Columbia sampled between 2001 and 2002. *Canadian Technical Reports of Fisheries and Aquatic Sciences* 2494: 1-29.

BUREAU D, W Hajas, NW Surry, CM Hand, G Dovey y A Campbell. 2002. Age, size structure, and growth parameters of geoducks (*Panopea abrupta* Conrad 1849) from 34 locations in British Columbia sampled between 1993 and 2000. *Canadian Technical Reports of Fisheries and Aquatic Sciences* 2413: 1-84.

BURNHAM KP y DR Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach.* Springer. New York. 488p.

CALDERÓN-AGUILERA LE, EA Aragón-Noriega, CM Hand y VM Moreno-Rivera. 2010. Morphometric relationships, age, growth and mortality of the geoduck clam *Panopea generosa*, along the Pacific coast of Baja California, Mexico. *Journal of Shellfish Research* 29(2): 319-326.

CAMPBELL A y MD Ming. 2003. Maturity and growth of the Pacific geoduck clam, *Panopea abrupta*, in Southern British Columbia, Canada. *Journal of Shellfish Research* 22: 85-90.

CAMPBELL A, CW Yeung, G Dovey y Z Zhang. 2004. Population biology of the Pacific geoduck clam *Panopea abrupta* in experimental plots, Southern British Columbia, Canada. *Journal of Shellfish Research* 23(3): 661-663.

CERDENARES-LADRÓN DE GUEVARA G, E Morales-Bojórquez y R Rodríguez-Sánchez. 2011. Age and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Marine Biology Research* 7(5): 488-499.

CORTEZ-LUCERO G, JA Arreola-Lizárraga, J Chávez-Villalba y EA Aragón-Noriega. 2011. Edad, crecimiento y mortalidad de la almeja de sifón, *Panopea globosa* (Bivalvia: Hiatellidae) en la región central del Golfo de California, México. *Revista Biología Marina y Oceanografía* 46(3): 453-462.

CRUZ-VÁSQUEZ R, G Rodríguez-Domínguez, E Alcántara-Razo y EA Aragón-Noriega. 2012. Estimation of individual growth parameters of the Cortes Geoduck *Panopea globosa* from the Central Gulf of California using a multimodel approach. *Journal of Shellfish Research* 31(3): 725-732.

FLORES L, B Ernst y AM Parma. 2010. Growth pattern of the sea urchin, *Loxechinus albus* (Molina 1782) in southern Chile: evaluation of growth models. *Marine Biology* 157(5): 967-977.

GONZÁLEZ-PELÁEZ SS. 2013. Almeja generosa de Bahía Magdalena: dinámica poblacional y consideraciones para el manejo. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. La Paz, Baja California Sur. 103p.

GOODWIN CL. 1976. Observations of spawning and growth of subtidal geoduck (*Panopea generosa* Gould). *Proceedings of the National Shellfish Association* 65: 49-58.

GOODWIN CL y W Shaul. 1984. Age, recruitment and growth of the geoduck clam (*Panopea generosa* Gould) in Puget Sound Washington. *Washington Department of Fisheries Program Report* 137: 1-30.

GRIBBEN PE y RG Creese. 2005. Age, growth, and mortality of the New Zealand geoduck clam, *Panopea zelandica* (Bivalvia: Hiatellidae) in two north island populations *Bulletin of Marine Science* 77: 119-135.

HADDON M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries.* Chapman and Hall. Boca Raton. 406p.

HOFFMANN A, A Bradbury y CL Goodwin. 2000. Modelling geoduck, *Panopea abrupta* (Conrad 1849) population dynamics I. Growth. *Journal of Shellfish Research* 19: 57-62.

KATSANEVAKIS S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81(2-3): 229-235.

KATSANEVAKIS S y CD Maravelias. 2008. Modelling fish growth: Multi-model inference as a better alternative to *a priori* using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries* 9(2): 178-187.

KILADA R, B Sainte-Marie, R Rochette, N Davis, C Vanier y S Campana. 2012. Direct determination of age in shrimp, crabs and lobsters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 1728-1733.

MORSAN E y NF Ciocco. 2004. Age and growth model for the southern geoduck, *Panopea abbreviata*, off Puerto Lobos (Patagonia, Argentina). *Fisheries Research* 69: 343-348.

MORSAN E, P Zaidman, M Ocampo-Reinaldo y N Ciocco. 2010. Population structure, distribution and harvesting of southern geoduck, *Panopea abbreviata*, in San Matias Gulf (Patagonia, Argentina). *Scientia Marina* 74(4): 763-772.

MUNDRY R. 2011. Issues in information theory-based statistical inference a commentary from a frequentist's perspective. *Behavior and Ecological Sociobiology* 62: 57-68.

NOAKES DJ y A Campbell. 1992. Use of geoduck clams to indicate changes in the marine environment of Ladysmith Harbor, British Columbia. *Environmetrics* 3: 81-97.

PÉREZ-VALENCIA SA y EA Aragón-Noriega. 2013. Age and growth of the Cortes geoduck *Panopea globosa* (Dall 1898) in the Upper Gulf of California. *Indian Journal of Marine Science* 42(2): 201-205.

PRAGER MH, SB Saila y CW Recksiek. 1989. FISHPARM. A microcumputer program for parameter estimation of nonlinear models in fishery science, 2nd edition. Old Dominion University Oceanography Technical report 87. 10p.

SCHNUTE JT y LJ Richards. 1990. A unified approach to the analysis of fish growth, maturity, and survivorship data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 24-40.

SHAUL W y CL Goodwin. 1982. Geoduck (*Panopea generosa*: Bivalvia) age as determined by internal growth lines in the shell. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 632-636.

SLOAN NA y SMC Robinson. 1984. Age and gonad development in the geoduck clam *Panopea abrupta* (Conrad) from southern British Columbia. *Journal of Shellfish Research* 4: 131-137.

SPARRE P y SC Venema. 1997. *Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales*. Parte 1. Manual. FAO, Roma, Italia. 420p.

ZHU L, L Li y Z Liang. 2009. Comparison of six statistical approaches in the selection of appropriate fish growth models. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 27(3): 457-467.

Recibido: 13 de mayo de 2013.
Aceptado: 17 de diciembre de 2013.

Ciencia Pesquera (2014) 22(1): 29-35

Modelos múltiples para determinar el crecimiento de organismos juveniles de jaiba azul *Callinectes arcuatus* en cautiverio

Guillermo Rodríguez-Domínguez[,**Δ], Sergio G. Castillo-Vargasmachuca[***], Jorge S. Ramírez-Pérez[****], Raúl Pérez-González[****] y Eugenio Alberto Aragón-Noriega[*****]*

Se utilizó el enfoque multimodelo para seleccionar el que mejor describa el crecimiento de organismos juveniles de la jaiba azul *Callinectes arcuatus* en cultivo utilizando como candidatos cinco casos del modelo de Schnute y el modelo oscilatorio (MOVB) de Somers. A pesar de la naturaleza oscilante de los datos de crecimiento en ambos sexos, el MOVB no tuvo un adecuado soporte en los datos. El mejor modelo en los machos fue el caso 3, mientras que en las hembras fue el caso 1. El índice de Akaike penaliza con mayor severidad el MOVB porque requiere estimar cinco parámetros, mientras que en los mejores modelos se estimaron cuatro y dos parámetros. Seleccionar *a priori* el modelo de von Bertalanffy para describir el crecimiento de organismos juveniles de *C. arcuatus* tendría como consecuencia estimados irreales de ancho de cefalotórax (AC) máximo. Pero tampoco los mejores modelos estimados son útiles para estimar este parámetro porque sólo se incluyen ejemplares juveniles en el análisis. Los resultados acerca del mejor modelo obtenidos en este estudio sólo son aplicables para el intervalo de 25 a 80 mm de AC.
Palabras clave: *Callinectes arcuatus*, crecimiento, selección de modelo, inferencia multimodelo.

Multi-models to determine growth of blue crab *Callinectes arcuatus* juveniles in captivity

A multi-model approach was used for select the best growth model for juvenile blue crab *Callinectes arcuatus* under culture conditions. Five variations of Schnute model and the oscillatory model (MOVB) of Somers were used as candidate models. Despite the oscillatory nature of growth data, the MOVB was not an adequate support for the data. The best models were case 1 for females, and case 3 for males. Akaike penalizes more severely the MOVB than other candidate models because it required estimating five parameters instead of four or two parameters for cases 1 and 3. The consequences of selecting *a priori* the von Bertalanffy model to describe the growth of juvenile *C. arcuatus* may be an unrealistic estimation of maxim carapace width (AC). However, neither the best fitted models are useful for estimating this parameter because only juveniles were included in the analyses. The best models fitted to data are not useful for estimation of this parameter, because only growth of immature crabs were considered. The best model adjusted to growth data of immature blue crabs are only valid for estimates of growth between sizes from 25 to 80 mm AC.
Key words: *Callinectes arcuatus*, growth, model selection, multi-model inference.

Introducción

El modelo de von Bertalanffy (VBM) (von Bertalanffy 1938) ha sido, hasta ahora, el más usado en biología pesquera para describir el crecimiento de cualquier especie acuática (Katsanevakis 2006, Katsanevakis y Maravelias 2008). Pitcher y MacDonald (1973) y Pauly y Gaschütz (1979) le añadieron dos parámetros más para describir un crecimiento oscilatorio debido a variaciones en la tasa de crecimiento asociadas a condiciones ambientales. Posteriormente, Somers (1988) introdujo una nueva modificación al modelo

[*] Centro Regional de Investigación Pesquera - Mazatlán. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA. Calzada Sábalo-Cerritos s/n, Estero El Yugo, AP 177 Mazatlán, Sin., México. [Δ]*guirodom@uas.edu.mx*

[**] Posgrado, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa. Paseo Claussen s/n, Mazatlán, Sinaloa. 82000, México.

[***] Posgrado en Ciencias Biológico Agropecuarias, Universidad Autónoma de Nayarit, Carretera Tepic-Compostela km 9 Xalisco, Nayarit. 63780, México.

[****] Laboratorio Manejo de Zona Costera, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa, Paseo Claussen s/n, Mazatlán, Sinaloa 82000, México

[*****] Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Unidad Sonora, Km 2.35 Camino al Tular, Estero de Bacochibampo, Guaymas, Sonora. 85454, México.

oscilatorio para corregir la limitación de que la oscilación estacional inicie en el parámetro t_0 de los modelos precedentes.

Otros modelos utilizados para describir el crecimiento son los propuestos por Gompertz (1825), Schnute-Richards (1990) y el Logístico de Richter. Schnute (1981) presentó un modelo más versátil y generalizado con parámetros estadísticamente estables y que incluye, como casos especiales, los otros modelos históricos. De los cuatro casos especiales de este modelo, pueden generarse al menos ocho curvas de crecimiento diferentes, dependiendo de los parámetros *a* y *b*. Dos de estas ocho curvas son sigmoidales y una más representa periodos de aceleramiento y desaceleramiento del crecimiento, similar a lo que sucede con el modelo de crecimiento oscilatorio de von Bertalanffy (MOVB). El crecimiento oscilatorio también pueda modelarse con la versión de Schnute (1981), especialmente si los datos pertenecen a un segmento del ciclo de vida de un organismo. La ventaja comparativa principal del modelo de Schnute (1981) consiste en que como máximo se estiman cuatro parámetros, en tanto que el MOVB funciona con cinco parámetros.

El proceso regular de modelar el crecimiento de una especie consiste en seleccionar *a priori* un modelo, por lo general el de von Bertalanffy y ajustarlo a los datos (Katsanevakis 2006, Katsanevakis y Maravelias 2008). Otra alternativa, que se ha extendido recientemente, es ajustar un conjunto de modelos candidatos a los datos y entonces usar la teoría de la información para seleccionar como el mejor modelo aquel con el menor índice del criterio de información de Akaike (AIC), más robusto que el usado tradicionalmente (Akaike 1981, Burnham y Anderson 2002). Cuando los datos soportan evidencia para ajustar más de un modelo, es posible construir un modelo promedio de los mejores ajustes, o incluso de todos los modelos candidatos como mejor alternativa para describir el crecimiento de una especie (Katsanevakis y Maravelias 2008), lo cual es conocido como inferencia multimodelo (IMM).

Estudios previos de crecimiento de *Callinectes arcuatus* (Ordway 1863) han utilizado *a priori* el modelo de von Bertalanffy tradicional (Quijano-Fernández 1985, Salgado-Mejía *et al.* 1994, Gil-López y Sarmiento-Náfate 2001, Salazar *et al.* 2003, Fischer y Wolff 2006, Hernández-Moreno y Arreola-Lizárraga 2007, Ramos-Cruz 2008). El crecimiento de *C. bellicosus*, especie en simpatría con *C. arcuatus* en las costas de Sinaloa, fue abordado por Rodríguez-Domínguez *et al.* (2012) usando el enfoque de selección multimodelo e IMM. Estos autores encontraron que el mejor modelo para describir el crecimiento de las hembras de esta especie fue el de von Bertalanffy tradicional; pero en los machos, el mejor modelo fue el de Schnute (1981). Estas diferencias entre sexos fueron explicadas por la muda terminal en la madurez de las hembras y, por tanto, del crecimiento, en contraste con el crecimiento continuo de los machos.

En este trabajo se aplicó la selección de modelo y la IMM usando la teoría de la información para evaluar si el modelo de Schnute puede describir mejor que el MOVB, el crecimiento de juveniles cultivados de jaibas azules *C. arcuatus*, que mostraron una evidente desaceleración del crecimiento durante la temporada de invierno y representan un caso clásico para el MOVB.

Materiales y métodos

Los datos comprenden el promedio y la desviación estándar de ancho de cefalotórax (AC) de jaibas azules *C. arcuatus* cultivadas en estanques de concreto durante 5.5 meses a partir de juveniles de 21 mm de AC y muestreadas cada 15 días. Los detalles del cultivo se describen en Astorga-Enciso y Chávez-Padilla (2001). Para el cultivo se colectaron megalopas de braquiuros del medio silvestre, que se alimentaron en laboratorio y después de 15 días se separaron los juveniles de jaiba azul de los cangrejos. Así, a los juveniles de 21 mm se les asignó una edad relativa de 0.041 años (15/365 días) y con base en esta edad inicial se asignó la edad de las jaibas muestreadas durante el cultivo. A estos datos de edad–AC promedio se ajustaron seis modelos candidatos; el modelo de Schnute (1981) en sus cuatro casos más un caso especial equivalente al modelo de von Bertalanffy, además del MOVB propuesto por Somers (1988).

Los cinco casos del modelo de Schnute (1981) son:

Caso 1, a ≠ 0 and b ≠ 0

$$Y(t) = \left[Y_1{}^b + \left(Y_2{}^b - Y_1{}^b\right)\frac{1-e^{-a(t-\tau_1)}}{1-e^{-a(\tau_2-\tau_1)}}\right]^{\frac{1}{b}} \quad \text{Ec. 1}$$

Caso 2, a ≠ 0 and b = 0

$$Y(t) = Y_1 exp\left[\log\left(\frac{Y_2}{Y_1}\right)\frac{1-e^{-a(t-\tau_1)}}{1-e^{-a(\tau_2-\tau_1)}}\right] \quad \text{Ec. 2}$$

Caso 3, a = 0 and b ≠ 0

$$Y(t) = \left[Y_1{}^b + \left(Y_2{}^b - Y_1{}^b\right)\frac{t-\tau_1}{\tau_2-\tau_1}\right]^{\frac{1}{b}} \quad \text{Ec. 3}$$

Caso 4, a = 0 and b = 0

$$Y(t) = Y_1 exp\left[\log\left(\frac{Y_2}{Y_1}\right)\frac{t-\tau_1}{\tau_2-\tau_1}\right] \quad \text{Ec. 4}$$

Caso 5, a = 0 and b = 1

$$Y(t) = \left[Y_1 + \left(Y_2 - Y_1\right)\frac{1-e^{-a(t-\tau_1)}}{1-e^{-a(\tau_2-\tau_1)}}\right] \quad \text{Ec. 5}$$

El MOVB es:

$$Yt = Y_\infty * \left(1 - e^{(-k(t-t_0)-S(t)+S(to))}\right) \quad \text{Ec. 6}$$

$$\text{con } S(t) = \left(\frac{ck}{2\pi}\right) sen\left(2\pi(t-ts)\right) \text{ y}$$

$$S(to) = \left(\frac{ck}{2\pi}\right) sen\left(2\pi(to-ts)\right)$$

Donde: Y(t) es AC a la edad t, Y_1 y Y_2 son AC al inicio y final del intervalo de tiempo, *a* es un parámetro de crecimiento con unidades de años, *b* está relacionado con el punto de inflexión de una curva de crecimiento en forma de "*S*", Y_∞ es el AC máximo que puede alcanzar la especie, *k* es un parámetro relacionado con la tasa de crecimiento, *c* es un parámetro de la amplitud de la oscilación, *ts* es el punto en el tiempo donde empieza la oscilación y t_0 es un parámetro de ajuste.

Los parámetros fueron estimados maximizando la función de log-verosimilitud (Haddon 2001):

$$LL = \left(-\frac{n}{2}\right) * \left(ln(2\pi) + 2ln(\sigma) + 1\right) \quad \text{Ec. 7}$$

por medio de un procedimiento iterativo con el algoritmo de Newton (Neter *et al.* 1996).

La solución analítica de σ fue estimada con:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n}(Yt_i - \widehat{Yt}_i)^2}{n}}$$

cuando se asumió error aditivo y

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n}\left(ln\left(\frac{Yt_i}{\widehat{Yt}_i}\right)\right)^2}{n}}$$

cuando se asumió error multiplicativo.

Para comparar los modelos candidatos se calculó AIC corregido para muestras pequeñas para cada modelo con:

$$AIC = 2(\theta - LL) + \left(2\theta(\theta+1)/(n-\theta-1)\right) \quad \text{Ec. 8}$$

Donde: *LL* es la máxima log-verosimilitud, *n* es el número de observaciones, θ es el número de parámetros estimados en cada modelo candidato.

El modelo con el menor AIC fue elegido como el mejor entre ellos. Igual procedimiento se utilizó para seleccionar la mejor estructura de error. Cuando se asumió error multiplicativo después de ajustar los modelos a los datos, se volvió a estimar σ con error aditivo y los correspondientes valores de LL y AIC pero sólo con el fin de comparar los AIC en la misma escala, ya que el error multiplicativo se estima en escala logarítmica.

Para evaluar la plausibilidad de cada modelo, dados los datos y el conjunto de modelos candidatos, se estimó el peso de AIC (PAIC) para cada modelo con:

$$PAIC_i = \frac{e^{-0.5(AIC_i - AIC_{menor})}}{\sum_{l=1}^{n} e^{-0.5(AIC_i - AIC_{menor})}} \quad \text{Ec. 9}$$

El $PAIC_i$ es considerado como el peso de evidencia a favor del modelo *i* de todos los modelos candidatos (Akaike 1981, Burnham y Anderson 2002, Buckland *et al*. 1997).

El modelo promedio fue estimado con

$$\overline{AIC_\iota} = \sum_{m=1}^{a} PAIC_m * AIC_{im} \quad \text{Ec. 10}$$

Donde: $\overline{AIC_\iota}$ = es el ancho de cefalotórax de la edad *i* en el modelo promedio, $PAIC_m$ = es el peso de Akaike del modelo *m*, AIC_{im} = es el ancho de cefalotórax estimado para la edad *i* por el modelo *m*, *a* = es el número de modelos candidatos considerados.

Resultados

El AC promedio y sus intervalos de confianza a 95% para cada fecha de muestreo de las jaibas separadas por sexo se muestran en la *figura 1*. En las tres primeras quincenas de cultivo se observó un crecimiento sostenido de 21 mm · mes^{-1} en ambos sexos, durante las siguientes cinco quincenas la tasa de crecimiento disminuyó a 10.8 mm · mes^{-1} en hembras y a 8 mm · mes^{-1} en los machos y en las últimas tres quincenas del cultivo, la tasa se aceleró otra vez a 12.13 mm · mes^{-1} en hembras y a 15.3 mm · mes^{-1} en machos.

Después de ajustar los modelos a los datos, el error aditivo fue el mejor en ambos sexos; sin embargo, el mejor modelo difirió entre sexos: el caso 1 de Schnute para hembras y el caso 3 de Schnute para los machos (Tabla 1). En las hembras, la plausibilidad del caso 1 de Schnute fue de 75.21%, seguido por el caso 3 con 17%, ya que la diferencia de AIC con el menor fue de casi tres unidades (Tabla 2). Los demás modelos, incluido el MOVB, tuvieron bajo o nulo soporte en los datos, ya que la diferencia de Akaike con el caso 1 fue de más de cinco. En los machos, la plausibilidad del mejor modelo fue de 41.5% y el caso 5 de Schnute también tuvo un soporte importante en los datos, con una diferencia de AIC con el caso 3 de menos de uno y una plausibilidad de 26.75%. Con un menor soporte estuvieron los casos 1 y 2 de Schnute, ya que la diferencia de AIC con el mejor modelo fue de un poco menos de tres. El MOVB nuevamente presentó bajo soporte en los datos de crecimiento de machos de jaiba azul con 8.5% de plausibilidad.

Sin embargo, no obstante las diferencias numéricas de los umbrales de referencia, al comparar gráficamente el MOVB con el modelo promedio de crecimiento de la jaiba azul *C. arcuatus*, se observó que en las curvas de crecimiento de las hembras, los dos modelos son prácticamente idénticos, y en los machos, aunque hay diferencias entre ambas curvas, éstas son mínimas (Fig. 2).

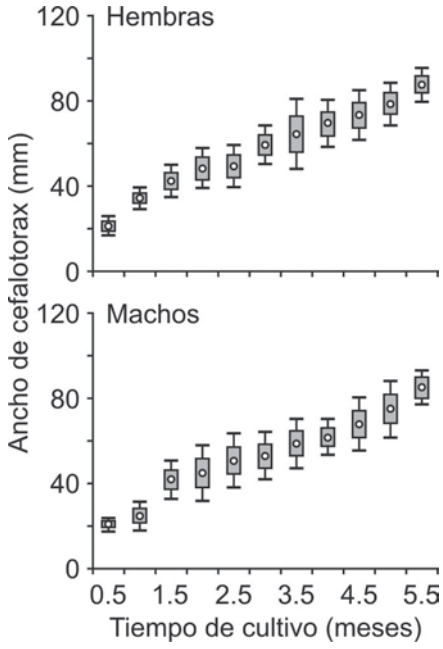


Fig. 1. Tallas promedio e intervalos de confianza de jaibas azules *Callinectes arcuatus* durante un periodo de cultivo de 5.5 meses.

Discusión

A pesar de la naturaleza oscilante de los datos de crecimiento de la jaiba azul obtenidos en el cultivo, en términos comparativos el MOVB no tuvo un buen soporte en los datos de acuerdo con el índice de información de Akaike. Esto podría explicarse por la falta de ejemplares adultos de tallas y edades cerca del valor máximo para que el modelo tuviera información sobre la fase asintótica del crecimiento que incluye el MOVB. Sin embargo, en los machos, el caso 5 de Schnute

Tabla 1
AIC por modelo candidato y por tipo de error asumido después de ajustar a los datos de cultivo de jaiba azul *Callinectes arcuatus* separados por sexos y por modelo mejor ajustado

Sexo	*Tipo de error*	*Caso 1*	*Caso 2*	*Caso 3*	*Caso 4*	*Caso 5*	*MOVB*
Hembras	Aditivo	52.90*	61.13	55.87	69.70	58.02	62.44
	Multiplicativo	52.91	65.50	58.35	74.10	61.56	63.04
Machos	Aditivo	68.18	68.28	**65.40***	70.57	66.28	68.61
	Multiplicativo	70.58	70.63	65.52	74.28	67.30	70.56

Tabla 2
Parámetros estimados para cada modelo candidato asumiendo error aditivo con sus respectivos valores de AIC y peso de Akaike

Sexo	*Caso*	y_1	y_2	*a*	*b*		*AIC*	ΔAIC	$PAIC_I$
Hembras	1	20.98	86.17	**-7.468**	4.259		52.90	0.0	**75.21****
	2	25.65	84.03	3.932	0*		61.13	8.23	1.23
	3	22.92	84.14	0*	1.598		55.87	2.97	17.07
	4	32.58	89.88	0*	0*		69.70	16.80	0.02
	5	24.27	84.34	1.343	1*		58.02	5.11	5.83
		to	y_∞	k	c	s			
	MOVB	-0.0095	110.99	5.754	0.644	0.70	62.44	9.53	0.64
Machos	1	20.19	82.20	-6.219	3.534		68.18	2.78	10.33
	2	23.91	80.50	3.523	0*		68.28	2.88	9.8
	3	21.16	80.31	0*	1.469		65.40	0.00	**41.45****
	4	29.769	85.80	0*	0*		70.57	5.17	3.13
	5	22.403	80.68	0.966	1*		66.28	0.88	26.75
		to	L_∞	k	c	s			
	MOVB	-0.0125	1283.5	0.286	0.74	0.75	68.61	3.21	8.34

* valor asumido, ** mejor modelo.

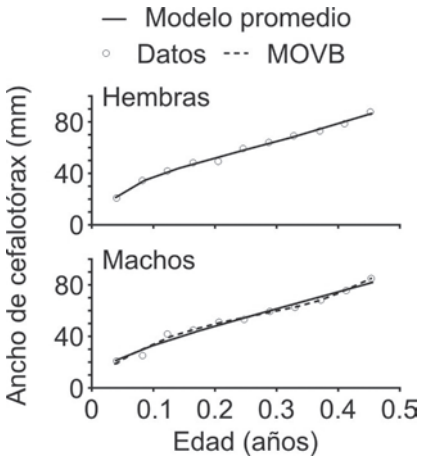


Fig. 2. Modelo de crecimiento promedio y el modelo oscilatorio de von Bertalanffy ajustado a los datos de crecimiento de machos y hembras de jaibas azules *Callinectes arcuatus*, en condiciones de cultivo.

(1981), que es equivalente al del modelo de von Bertalanffy tradicional (asintótico), tuvo buen soporte en los datos, pero no así el MOVB. Al comparar gráficamente el modelo de crecimiento descrito por el MOVB y el modelo promedio se puede observar que las diferencias son mínimas en ambos sexos, en particular en las hembras; sin embargo, la diferencia del AIC del MOVB con respecto al mejor modelo fue mayor de 3, indicando un pobre soporte de este modelo y que se reflejó en una plausibilidad de 8% en los machos y de menos de 1% en las hembras. La explicación radica en que el AIC penaliza más rigurosamente el MOVB que a los otros modelos porque requiere la estimación de cinco parámetros, mientras que en el de Schnute (1981) se estiman de dos a cuatro parámetros como máximo, dependiendo del caso.

Al ajustar el modelo de von Bertalanffy tradicional a datos de crecimiento de juveniles de esta especie resultaron en un estimado de ancho de cefalotórax máximo AC_∞ = 162 mm en hembras y AC_∞ = 200 mm en machos, lo que es irreal. Las máximas tallas registradas de *C. arcuatus* no son mayores de 145 mm de AC (Quijano-Fernández 1985, Salgado-Mejía *et al.* 1994, Gil-López y Sarmiento-Náfate 2001, Salazar *et al.* 2003, Fischer y Wolff 2006, Hernández-Moreno y Arreola-Lizárraga 2007, Ramos-Cruz 2008). Pero aun los mejores modelos encontrados no pueden ser utilizados para estimar un valor del parámetro de AC_∞ porque sólo se incluyeron juveniles en el análisis y cualquier extrapolación es incierta. Otro resultado interesante que resalta del análisis del crecimiento de la jaiba azul en el cultivo son las diferencias entre sexos, sobre el mejor modelo soportado por los datos. Hasta ahora el crecimiento de *C. arcuatus* había sido abordado exclusivamente con el modelo de von Bertalanffy (Quijano-Fernández 1985, Salgado-Mejía *et al.* 1994, Gil-López y Sarmiento-Náfate

2001, Salazar *et al.* 2003, Fischer y Wolff 2006, Hernández-Moreno y Arreola-Lizárraga 2007, Ramos-Cruz 2008), por lo que no existen antecedentes sobre otros modelos de crecimiento usados para describir el crecimiento de *C. arcuatus,* y los resultados de este estudio son los primeros en utilizar el enfoque multimodelo en esta especie. Sin embargo, Quijano-Fernández (1985) reportó tasas menores de crecimiento en las hembras con respecto a los machos de esta especie, lo que puede ser un primer indicio de diferencias que el modelo puede describir .

En *C. arcuatus,* las hembras crecen hasta la muda terminal cuando alcanzan su madurez sexual (Fischer y Wolff 2006), mientras que los machos continúan creciendo, tal y como sucede en otras especies del género *Callinectes* (Rodríguez-Domínguez *et al*. 2012). Estas diferencias en el crecimiento entre sexos podría ser la explicación a las que se presentan en los mejores modelos que describen el crecimiento en cada sexo, tal y como se reportó para *C. bellicosus* (Rodríguez-Domínguez *et al*. 2012). Sin embargo, en las hembras de *C. bellicosus* el mejor modelo ajustado a los datos de crecimiento fue el de von Bertalanffy (Rodríguez-Domínguez *et al*. 2012), que corresponde con el caso 5 de Schnute, y los autores explicaron que la naturaleza asintótica de este modelo describe de forma adecuada la muda terminal de las hembras que implica una talla máxima asintótica.

Evidentemente, ésta no puede ser la misma explicación para el mejor modelo estimado para *C. arcuatus,* que en este estudio fue el caso 1 de Schnute. Los resultados del enfoque multimodelo en *C. arcuatus* de este estudio son contradictorios con los del mismo enfoque realizado con *C. bellicosus* (Rodríguez-Domínguez *et al*. 2012). Aunque en ambos trabajos se eligieron modelos candidatos diferentes, la comparación se puede realizar en dos modelos; los casos 1 y 5 de Schnute corresponden con los modelos de Schnute y von Bertalanffy, respectivamente, utilizados en el análisis de crecimiento en *C. bellicosus*. En las hembras de *C. arcuatus,* el mejor modelo fue el caso 1 de Schnute, mientras que el caso 5 no tuvo soporte en los datos, como se evidencia en una diferencia de Akaike mayor de dos con el mejor modelo. En cambio, en las hembras de *C. bellicosus* sucedió al revés, pues el mejor fue el de von Bertalanffy y el de Schnute no tuvo soporte en los datos (Rodríguez-Domínguez *et al*. 2012). En el caso de los machos se presentó una situación similar, en *C. arcuatus,* el caso 5 (von Bertalanffy) estuvo soportado por los datos (ΔAIC < 2), a pesar de no ser el mejor modelo; en tanto, el de Schnute no tuvo buen soporte en los datos (ΔAIC > 2) y en *C. bellicosus* el resultado fue al revés. Estas diferencias pueden deberse a que en *C. bellicosus* los datos analizados incluyen juveniles y adultos, mientras que en este estudio de *C. arcuatus,* sólo se incluye a los juveniles. Por tal razón, los mejores modelos y los modelos promedio obtenidos en este trabajo sólo son válidos de aplicar en el intervalo de tallas de 25 a 80 mm de ancho de cefalotórax. Por lo expuesto hasta ahora, es posible que los mejores modelos puedan cambiar cuando se consideren de forma conjunta datos de juveniles y adultos de *C. arcuatus*.

Literatura citada

AKAIKE H. 1981. Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics* 16: 3-14.

ASTORGA-ENCISO L y A Chávez-Padilla. 2001. Bioensayo experimental de cultivo de jaiba *Callinectes arcuatus* (Ordway 1863) en cautiverio. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa, Mazatlán, Sinaloa, México. 29p.

BUCKLAND ST, KP Burnham y NH Augustin. 1997. Model selection: an integral part of inference. *Biometrics* 53: 603-618.

BURNHAM KP y DR Anderson. 2002. *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach.* Springer. New York. 488p.

FISCHER S y M Wolff. 2006. Fisheries assessment of *Callinectes arcuatus* (Brachyura, Portunidae) in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Fisheries Research* 77(3): 301-311.

GIL-LÓPEZ HA y S Sarmiento-Náfate. 2001. Algunos aspectos biológicos y pesqueros de las jaibas (*Callinectes* spp.) en el sistema lagunar Mar Muerto, Oaxaca-Chiapas. Instituto Nacional de la Pesca. CRIP - Salina Cruz. 41p.

GOMPERTZ B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life

contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 115: 513-583.

HADDON M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman and Hall. Boca Raton. 406p.

HERNÁNDEZ-MORENO L y JA Arreola-Lizárraga. 2007. Estructura de tallas y crecimiento de los cangrejos *Callinectes arcuatus* y *C. bellicosus* (Decapoda: Portunidae) en la laguna costera Las Guásimas, México. *Revista de Biología Tropical* 55(1): 225-233.

KATSANEVAKIS S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81(2-3): 229-235.

KATSANEVAKIS S y CD Maravelias. 2008. Modelling fish growth: Multi-model inference as a better alternative to *a priori* using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries* 9(2): 178-187.

NETER J, MH Kutner, J Nachtschien y W Wasserman. 1996. *Applied linear statistical models*. McGraw-Hill/Irwin. Chicago. 1408p.

PAULY D y G Gaschütz. 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. In Demersal Fish Committee, International Council for the Exploration of the Sea, Council Meeting No. 1979/G:24.

PITCHER TJ y PDM Macdonald. 1973. Two models for seasonal growth in fishes. *Journal of Applied Ecology* 10(2): 599-606.

QUIJANO-FERNÁNDEZ AD. 1985. Fecundidad y crecimiento en la jaiba *Callinectes arcuatus* (Ordway 1863), en el sur de Sinaloa, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 65p.

RAMOS-CRUZ S. 2008. Estructura y parámetros poblacionales de *Callinectes arcuatus* (Ordway 1863) (Decapoda: Portunidae), en el sistema lagunar La Joya- Buenavista, Chiapas, México. Julio a diciembre de 2001. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 3(3): 259-268.

RODRÍGUEZ-DOMÍNGUEZ G, S Castillo-Vargas-Machuca, R Pérez-González y EA Aragón-Noriega. 2012. Estimation of the individual growth parameters of the brown crab *Callinectes bellicosus* (Brachyura, Portunidae) using a multi-model approach. *Crustaceana* 85(1): 55-69.

SALAZAR I, V Macías y A Ramos. 2003. Estudio biológico-pesquero para el manejo sustentable de la pesquería de jaiba *Callinectes bellicosus* (Stimpson 1859) y *C. arcuatus* (Ordway 1863) en las bahías de Topolobampo, Navachiste, Santa María-La Reforma, Ensenada el Pabellón-Altata y Ceuta, en las costas de Sinaloa, México. Periodo: enero de 1999 a diciembre de 2001. Instituto Nacional de la Pesca. Mazatlán. 42p.

SALGADO-MEJÍA MM, F Ascencio y VC García. 1994. Algunos aspectos biológico-pesqueros de la jaiba *Callinectes arcuatus* en la Laguna de Cuyutlán, Colima. Instituto Nacional de la Pesca, CRIP - Manzanillo. *Boletín Informativo* 13(3): 15-27.

SCHNUTE J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38(9): 1128-1140.

SCHNUTE JT y LJ Richards. 1990. A unified approach to the analysis of fish growth, maturity, and survivorship data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 24-40.

SOMERS IF. 1988. On a seasonally oscillating growth function. *Fishbyte* 6: 8-11.

VON BERTALANFFY L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10(2): 181-213.

Recibido: 9 de mayo de 2013.
Aceptado: 27 de noviembre de 2013.

Ciencia Pesquera (2014) 22(1):37-45

Talla de madurez sexual del tiburón *Rhizoprionodon terraenovae* en Veracruz, México

*Jorge L. Oviedo-Pérez[*], Heber Zea-De la Cruz[**Δ], Hugo Aguirre-Villaseñor[***], César Meiners-Mandujano[****], Lourdes Jiménez-Badillo[****] y Leticia González-Ocaranza[**]*

El tiburón *Rhizoprionodon terraenovae* es la especie más abundante de la pesquería artesanal de tiburón en las costas mexicanas del Golfo de México. La talla media de madurez sexual (L_{50}) se estimó a partir de seis modelos sigmoideos, con organismos muestreados en el litoral de Veracruz. La selección del mejor modelo se realizó con base en el criterio de información de Akaike (*AIC*). Del análisis de 394 hembras y 319 machos, se estimó una L_{50} = 88 cm de longitud total (LT) para las hembras a partir del modelo de Richards (*AIC* = 30.98) y para los machos una L_{50} = 83 cm LT con los modelos de Lysack, Bakhayokho, White y Brouwer y Griffiths (*AIC* = 20.39). Las estimaciones de la L_{50} en el presente estudio, difieren de la reportada para el norte del Golfo de México; atribuidas posiblemente a diferentes factores: criterios de asignación de madurez, tamaño de muestra, diferencias latitudinales en rasgos de historia de vida. La selección del modelo basado en el enfoque de Teoría de Información es un método apropiado para estimar la talla media de madurez sexual conforme la trayectoria y la naturaleza de los propios datos.
Palabras clave: Modelos sigmoideos, selección de modelos, teoría de información, estimación.

Sexual maturity length of the shark *Rhizoprionodon terraenovae* in Veracruz, Mexico

The shark *Rhizopriondon terraenovae* is the most abundant species in the Mexican artisanal shark fishery in the Gulf of Mexico. The mean size at sexual maturity (L_{50}) was estimated for specimens sampled along the coast of Veracruz using six sigmoid models, the best model was selected using the Akaike information criterion (*AIC*). The analysis of 394 females and 319 males allowed for estimation of L_{50} = 88 cm total length (TL) with the Richards model (*AIC* = 30.98) for females and for males a L_{50} = 83 cm TL with the Lysack, Bakhayokho, White and Brouwer, and Griffiths models (*AIC* = 20.39). The present study estimates for both sexes differs from those reported in previous studies for the Northern Gulf of Mexico, probably attributed to various factors: variations in sexual maturity criteria, sample size, latitudinal variation in life-history traits. Model selection based on Information Theory approach is an appropriate method to estimate the mean size at sexual maturity with specific patterns in a data set.
Key words: Sigmoid model, model selection, information theory, estimates.

Introducción

El tiburón *Rhizoprionodon terraenovae* (Richardson 1836) habita en las aguas costeras del Atlántico occidental tropical y subtropical, desde Canadá (New Brunswick), EU, el Golfo de México, hasta Honduras (Compagno 2002). Es una especie de reproducción vivípara placentaria, con un periodo reproductivo anual (Castro 2011). La distribución y la abundancia relativa de *R. terraenovae* están condicionadas por factores ambientales, como la temperatura y el oxígeno disuelto (Parsons y Hoffmayer 2005), así como al comportamiento característico de la especie, por el cual las hembras tienden a desplazarse a aguas más profundas después de alcanzar la madurez sexual, en tanto que los juveniles abandonan áreas someras protegidas, como bahías y estuarios, por lo que no establecen áreas de crianza (Carlson *et al.* 2008).

Esta especie constituye el elemento más abundante de la pesquería artesanal de tiburón en las costas mexicanas del Golfo de México; Castillo-Géniz *et al.* (1998) determinaron que

[*] Centro Regional de Investigación Pesquera - Veracruz. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA. Av. Ejército Mexicano 106, Boca del Río, Veracruz. CP 94298.

[**] Posgrado en Ecología y Pesquerías. Universidad Veracruzana. Calle Independencia No. 30 pisos 1-2, Boca del Río, Veracruz. CP 94290. [Δ] *hbr.zea@hotmail.com*

[***] Centro Regional de Investigación Pesquera - Mazatlán. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA. Calzada Sábalo-Cerritos s/n AP 1177, Mazatlán, Sinaloa.

[****] Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías. Calle Hidalgo No. 617, Boca del Río, Veracruz. CP 94290.

numéricamente representó 46% de las capturas, a partir de muestreos entre 1993 y 1994, seguido de *Sphyrna tiburo* (Linnaeus 1758) y *Carcharhinus limbatus* (Müller y Henle 1839). Las principales descargas de esta especie se efectúan en los estados de Campeche y Veracruz. En el litoral de Veracruz, *R. terraenovae* sostiene esta pesquería, ya que contribuye numéricamente con 65% de las capturas de un total de 18 especies de tiburones (Oviedo *et al.* 2006[1]). Los organismos más representativos de esta especie en la captura son juveniles con tallas de entre 55 cm y 65 cm de LT. Presenta un comportamiento temporal con mayor disponibilidad de juveniles en los meses de octubre a diciembre, que se integran al reclutamiento pesquero durante su evento migratorio (Oviedo *et al.* 2013[2]). En el sureste de Estados Unidos y el norte y el sur del Golfo de México, se ha estimado a partir de las características de órganos sexuales, que la talla mínima de madurez de los machos de *R. terraenovae* oscila entre 78 y 81.6 cm de LT y de las hembras entre de 81.1 cm y 91.7 cm de LT (Parsons 1983, Castillo-Géniz *et al.* 1998, Loefer y Sedberry 2003).

La talla a la que 50% de la población alcanza la madurez sexual –o talla media de madurez (L_{50})– de *R. terraenovae*, se ha estimado conforme un modelo sigmoideo en 72.6 y 80.5 cm de LT en machos y en 75.8 y 86.1 cm de LT en hembras por Carlson y Baremore (2003) y Morin (2010). La L_{50} es un importante parámetro de la historia de vida esencial para los análisis demográficos y la evaluación de las poblaciones. El modelo sigmoideo ha sido utilizado históricamente como una descripción matemática de la relación entre la talla y la madurez sexual (Roa *et al.* 1999).

Actualmente existen varios modelos sigmoideos para la estimación de este parámetro. En un contexto de selección de modelos se asume que existen diversos modelos para un determinado grupo de datos y que uno de ellos es el que mejor se ajusta (Burnham y Anderson 2004) a éstos. Por ello, el objetivo de este estudio es estimar la talla media de madurez sexual de *R. terraenovae* bajo el enfoque de teoría de información para identificar el mejor modelo.

Materiales y métodos

Datos

Se observó un total de 23 529 organismos de *R. terraenovae* durante las descargas comerciales de la flota artesanal tiburonera en localidades de Coatzacoalcos, Alvarado y Tamiahua en el litoral del estado de Veracruz durante el periodo de julio de 2001 a diciembre de 2010. Les fueron examinadas las características de los órganos sexuales en 713 especímenes, a los que se les asignó un estadio de madurez. Esta flota pesquera utiliza embarcaciones de 7.6 m de eslora con motores fuera de borda de hasta 115 HP y artes de pesca con armado y operación heterogéneos, como palangres con anzuelos curvos de los números 4 al 10 operado a superficie, media agua o a fondo de acuerdo con la temporada y las zonas de pesca.

De cada espécimen se registró la talla en centímetros de longitud total (LT), el sexo y el estadio de madurez: El sexo se determinó con base a la presencia o ausencia de los órganos copuladores (gonopterigios). Para los machos se asignaron cuatro estadios: neonatos, juvenil, preadulto y adulto, de acuerdo con la ontogenia, la calcificación de los gonopterigios y su capacidad rotatoria, así como la presencia de semen. En el caso de las hembras, el estadio de madurez se determinó con base en observaciones del estado de desarrollo de los ovarios, la presencia de ovocitos vitelogénicos y de embriones. Se registraron cinco estadios: neonato, juvenil, preadulto, adulto y hembra preñada. Para la estimación de la talla media de madurez, los estadios fueron contabilizados como datos binomiales de madurez (inmaduros = 0, maduros = 1). Para ambos sexos los estadios de neonato, juvenil y preadulto fueron considerados como inmaduros y los estadios restantes como maduros.

1. OVIEDO-PÉREZ JL, R Morales, L González-Ocaranza, AJ Valdez, A Torres, JA Pech, D Sosa y LE Martínez-Cruz. 2006. Investigación biológico pesquera de la pesquería artesanal de elasmobranquios en el litoral veracruzano. Informe técnico (Documento interno). Dirección General de Investigación Pesquera en el Atlántico. Instituto Nacional de Pesca. 28p.
2. OVIEDO-PÉREZ JL, H Zea-De la Cruz y LE Martínez-Cruz. 2013. Caracterización de la pesquería de tiburones y rayas en el estado de Veracruz. Informe técnico (Documento interno). Dirección General de Investigación Pesquera en el Atlántico. Instituto Nacional de Pesca. 46p.

Talla media de madurez

La talla a la que 50% de los organismos de la población está sexualmente maduro (L_{50}), se estimó a partir de organismos inmaduros y maduros, con tallas agrupadas en un intervalo de 5 cm de LT, utilizando seis modelos sigmoideos:

Modelo 1 (Gompertz 1825):

$$P_i = \exp^{-\exp^{-\theta(LT_i - L_{50})}} \quad \text{Ec. 1}$$

Donde: P_i y LT_i son la proporción de organismos maduros y la longitud total dentro de la clase de tallas *i,* respectivamente; θ es la tasa a la que la madurez sexual es alcanzada y L_{50} es la longitud en la que 50% de los organismos de la población está sexualmente maduro.

Modelo 2 (Richards 1959):

$$P_i = \left[1-(1-m)\exp^{-k(LT_i-L_{50})}\right]^{1/(1-m)} \quad \text{Ec. 2}$$

Donde: P_i es la proporción de organismos maduros dentro de la clase de tallas *i, m* y *k* son los parámetros que deben ser estimados, L_{50} es la longitud en la que 50% de los organismos de la población está sexualmente maduro.

Modelo 3 (Lysack 1980):

$$P_i = \frac{G}{1+\exp^{-\delta(L_{50}-LT_i)}} \quad \text{Ec. 3}$$

Donde: P_i es la proporción de organismos maduros dentro de la clase de tallas *i*, G es la máxima proporción de madurez alcanzada; en este caso G es igual a 1, δ es la tasa a la que la madurez sexual es alcanzada y L_{50} es la longitud en la que 50 % de los organismos de la población está sexualmente maduro.

Modelo 4 (Bakhayokho 1983):

$$P_i = \frac{1}{1+\exp^{-(a+bLT_i)}} \quad \text{Ec. 4}$$

Donde: P_i es la proporción de organismos maduros dentro de la clase de tallas *i, a* y *b* son las constantes del ajuste de regresión que definen la forma y la posición de la curva, la L_{50} fue estimada como $L_{50} = -a/b$.

Modelo 5 (White *et al.* 2002):

$$P_i = \frac{1}{1+\exp^{\left[\frac{-\ln(19)(LT_i-L_{50})}{(L_{95}-L_{50})}\right]}} \quad \text{Ec. 5}$$

Donde: P_i es la proporción de organismos maduros dentro de la clase de tallas *i,* L_{50} y L_{95} son la longitud en la que 50% y 95% de los organismos de la población están sexualmente maduros.

Modelo 6 (tomado de Brouwer y Griffiths 2005):

$$P_i = \frac{1}{1+\exp^{-(LT_i-L_{50})/\alpha}} \quad \text{Ec. 6}$$

Donde: P_i es la proporción de organismos maduros de la clase de tallas *i,* α es la amplitud de la ojiva de madurez y L_{50} es la longitud en la que 50% de los organismos de la población está sexualmente maduro.

El ajuste de cada modelo sigmoideo se realizó maximizando la función objetivo de verosimilitud con el algoritmo de búsqueda directa de Newton (Neter *et al.* 1996) conforme la siguiente ecuación que asume una distribución binomial:

$$L = \sum_{i=1}^{n} \ln\binom{n_i}{m_i} + m_i \times \ln(p_i) + (n_i - m_i) \times \ln(1-p_i) \quad \text{Ec. 7}$$

Donde: n_i es el número de muestras de la clase *i* y m_i es el número de organismos maduros en el intervalo de clase *i*.

Intervalos de confianza

Los intervalos de confianza (*IC*) para cada L_{50} fueron estimados conforme el método de perfiles de verosimilitud, suponiendo una distribución χ^2, con *m* grados de libertad (Haddon 2001). Estos *IC* fueron definidos como los valores de L_{50} que satisfacen la siguiente condición (Polacheck *et al.* 1993):

$$IC = 2\left[L(Y|p) - L(Y|p_{est})\right] \leq \chi^2_{m,1-\alpha} \qquad \text{Ec. 8}$$

Donde: $L\ (Y|p)$ es el logaritmo de máxima verosimilitud del parámetro dentro del perfil de verosimilitud, $L\ (Y|p_{est})$ es el logaritmo de máxima verosimilitud del parámetro estimado, $\chi^2_{m,\ 1-\alpha}$: es el valor de la distribución χ^2 a una confianza de 95% y un grado de libertad. De esta forma, los *IC* para el estimador de la ecuación 8 aceptan todos los valores menores o iguales a 3.84 que representa el valor de probabilidad χ^2 (Hilborn y Mangel 1997, Aguirre-Villaseñor *et al.* 2006).

Selección del modelo

La selección del modelo se basó en el enfoque de teoría de información, en el que el criterio de información de Akaike (*AIC*) fue utilizado para evaluar el modelo que provee un mejor ajuste a cada grupo de datos. El modelo con el valor más bajo *AIC* fue seleccionado como el mejor.

$$AIC = -2(L) + 2k \qquad \text{Ec. 9}$$

Donde: *k* es el número de parámetros estimados (Burnham y Anderson 2004).

Resultados

Se examinaron 394 hembras con un intervalo de tallas de 53 cm a 113 cm de LT, 243 inmaduras y 151 maduras; de estas últimas, 116 estaban preñadas. La hembra inmadura de mayor tamaño midió 92 cm de LT y la hembra madura de menor tamaño, 74 cm de LT. En el caso de los machos, se examinaron 319 con un intervalo de 46 cm a 105 cm de LT, 244 inmaduros y 75 maduros; el macho inmaduro de mayor tamaño midió 90 cm de LT y el macho maduro de menor tamaño, 75 cm de LT.

Los seis modelos sigmoideos seleccionados se ajustaron a los datos observados de proporción de madurez para hembras y machos (Fig. 1), pese a ello, el resultado de los valores de L_{50} estimados para cada conjunto de datos difiere entre los modelos.

En hembras, el valor más bajo de L_{50} fue 79.4 cm ($IC_{95\%}$ = 77.8-81.0 cm de LT), estimado con el modelo de Gompertz y el más alto de 88.0 cm ($IC_{95\%}$ = 86.5-89.6 cm de LT) con el modelo de Richards. Mientras que se estimó en 83.4 cm LT con los modelos de Lysack, Bakhayokho, Brouwer y Griffiths ($IC_{95\%}$ = 81.8-85.1 cm de LT) y White ($IC_{95\%}$ = 81.9-84.8 cm de LT) (Fig. 2a). En machos, el valor de L_{50} más bajo fue 80.2 cm ($IC_{95\%}$ = 78.6-81.7 cm de LT); estimado con el modelo de Gompertz, y el más alto 84.1 cm ($IC_{95\%}$ = 82.7-85.6 cm de LT) con el modelo de Richards. Un valor de 83.0 cm de LT se estimó con los modelos de Lysack, Bakhayokho, Brouwer y Griffiths ($IC_{95\%}$ = 81.5-84.5 cm de LT) y White ($IC_{95\%}$ = 81.6-84.2 cm de LT) (Fig. 2b). Conforme las estimaciones de los seis modelos, el valor de la L_{50} fue mayor en las hembras que en los machos.

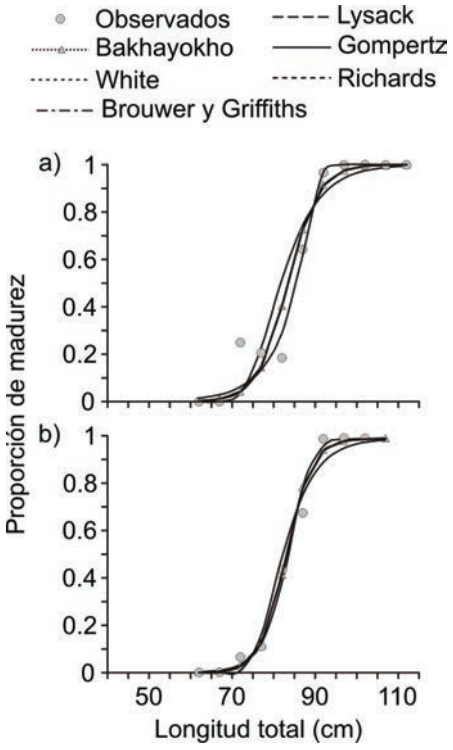


Fig. 1. Ojivas de madurez para: *a*) hembras y *b*) machos de *Rhizoprionodon terraenovae* en el litoral de Veracruz, ajustadas con seis modelos sigmoideos.

Los valores de *AIC* para los modelos oscilaron entre 30.98 y 49.31 para las hembras y entre 20.39 y 25.63 para los machos. Con base en el criterio de selección de modelos, para las hembras el mejor modelo que expresó la L_{50} fue el de Richards (*AIC* = 30.98) con una L_{50} = 88.0 cm ($IC_{95\%}$ = 86.5-89.6 cm de LT) y para los machos

los más adecuados fueron los de Lysack, Bakhayokho, White y Brouwer y Griffiths (*AIC* = 20.39) con una L_{50} = 83.0 cm ($IC_{95\%}$ = 81.5-84.5 cm de LT). Los valores L_{50} y los parámetros estimados para cada modelo se presentan en la *tabla 1*.

Los perfiles de verosimilitud para estimar los *IC* de los modelos de Gompertz, Richard y Lysack para las hembras y los machos se muestran en la *figura 3*. Las gráficas para representar los perfiles de verosimilitud de los modelos de Lysack, Bakhayokho, White y Brouwer y Griffiths fueron omitidas, ya que presentaron los mismos valores *IC* que el modelo de Lysack.

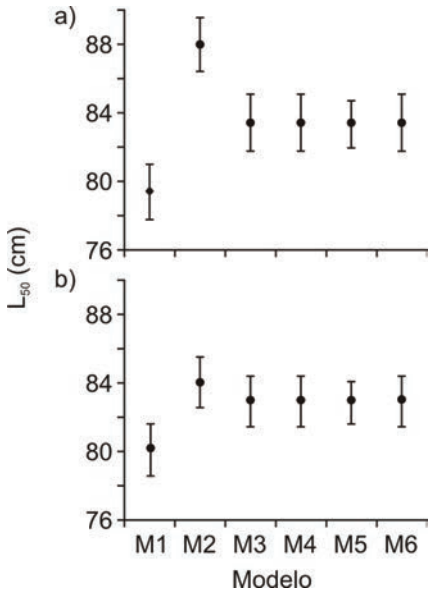


Fig. 2. Valor estimado de la talla media de madurez (•) y el intervalo de confianza al 95% (—) para: *a*) hembras y *b*) machos para los modelos de: Gompertz (M1), Richards (M2), Lysack (M3), Bakhayokho (M4), White (M5) y Brouwer y Griffiths (M6).

Discusión

Se han utilizado diferentes modelos sigmoideos para estimar la L_{50} en elasmobranquios (tiburones y rayas), entre ellos el de Brouwer y Griffiths en *Rhinobatos productus* Ayres 1854 (Márquez-Farías 2007) y en *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert 1882) (Corro-Espinosa *et al.* 2011). Asimismo, el modelo de Lysack modificado (King 1995) para *Etmopterus bigelowi* Shirai y Tachikawa 1993 (Mourato *et al.* 2010) y en *Rhizoprionodon lalandii* (Müller y Henle 1839) (Macedo *et al.* 2012), así como el modelo de White en *Carcharhinus cautus* (Whitley 1945) (White *et al.* 2002).

El modelo más utilizado es el de Bakhayoko, entre ellos, para: *R. terraenovae* (Carlson y Baremore 2003), *R. lalandii* (Motta *et al.* 2007). Una variante de este modelo se utilizó para *Isurus oxyrinchus* Rafinesque 1810 (Mollet *et al.* 2000), *Sphyrna tiburo* (Linnaeus 1758) (Lombardi-Carlson *et al.* 2003), *Carcharhinus limbatus* (Müller y Henle 1839) (Carlson *et al.* 2006), *Rhizoprionodon acutus* (Rüppell 1837) (Harr y *et al.* 2010) y la raya *Rhinoptera bonasus* (Mitchill 1815) (Pérez-

Tabla 1
Parámetros de modelos sigmoideos en la estimación de la L_{50} de hembras y machos de *Rhizoprionodon terraenovae* en el litoral de Veracruz

	Modelo	L_{50}	*L*	*AIC*	α	θ	δ	*k*	m	L_{95}
Hembras	Gompertz (1825)	79.4	-22.65	49.31		0.16				
	Richards (1959)	88.0	-12.49	30.98				0.84	6.52	
	Lysack (1980)	83.4	-16.26	36.52			-0.27			
	Bakhayokho (1983)	83.4	-16.26	36.52						
	White *et al*. (2002)	83.4	-16.26	36.52						94.2
	Brouwer y Griffiths (2005)	83.4	-16.26	36.52	3.64					
Machos	Gompertz (1825)	80.2	-10.81	25.63		0.19				
	Richards (1959)	84.1	-7.98	21.96				0.43	2.73	
	Lysack (1980)	83.0	-8.19	20.39			-0.33			
	Bakhayokho (1983)	83.0	-8.19	20.39						
	White *et al.* (2002)	83.0	-8.19	20.39						92.0
	Brouwer y Griffiths (2005)	83.0	-8.19	20.39	3.05					

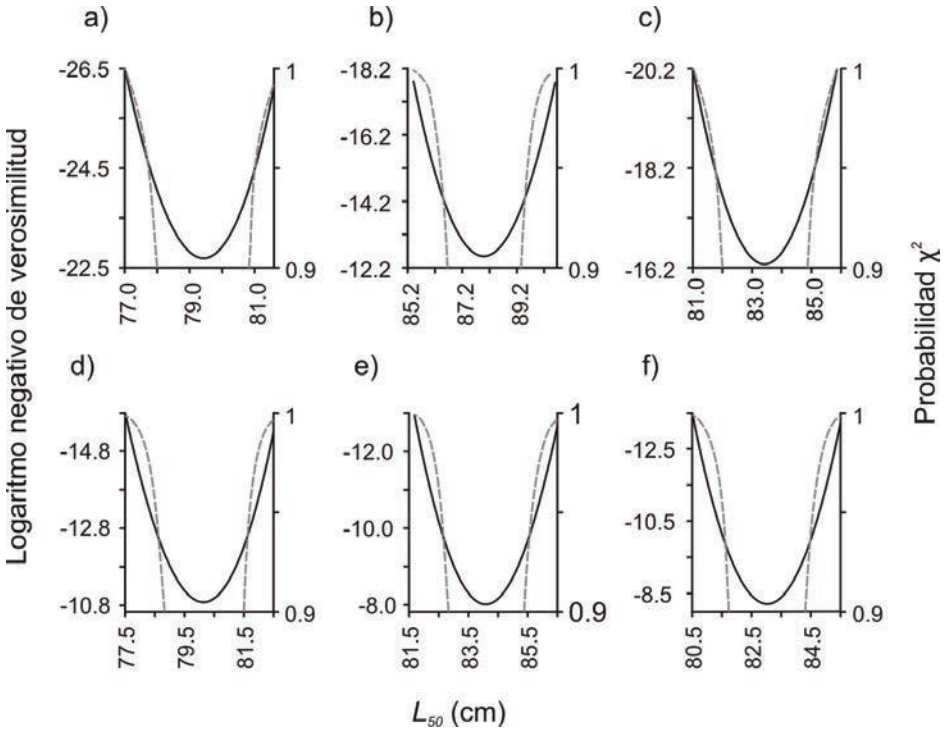


Fig. 3. Estimaciones de *IC* de la L_{50} para hembras los modelos de *a*) Gompertz, *b*) Richards, *c*) Lysack y para machos *d*) Gompertz, *e*) Richards, *f*) Lysack, de *Rhizoprionodon terraenovae* a través de perfiles de verosimilitud.

Jiménez 2011). Sin embargo, no siempre es el mejor modelo para expresar la L_{50}. En el presente estudio presentó un menor soporte que el modelo de Richards, de modo que no fue el más adecuado para ajustarse a los datos de las hembras de *R. terraenovae,* pero sí un soporte sustancial para ajustarse a los datos de los machos.

La elección de un modelo es a menudo arbitraria o de preferencia personal (Flores *et al.* 2010). Según el contexto de selección de modelos, se debe tomar en cuenta que existe una gama de modelos que se ajustan a grupos de datos determinados y por ello es necesario establecer un criterio para elegir el mejor, como podría ser el de información (Burnham y Anderson 2004). El criterio de información de Akaike es fácil calcular y es muy efectivo para una amplia gama de aplicaciones.

Para los datos de las hembras y machos, el modelo de Richards consistentemente arrojó el mayor valor de L_{50}, mientras que el de Gompertz lo fue para el valor más bajo. Los valores de L_{50} estimados con los modelos de Lysack, Bakhayokho, White y Brouwer y Griffiths fueron los mismos. Tal comportamiento de los modelos sigmoideos fue evidenciado por Zhu *et al.* (2011) en la estimación de la L_{50} de *Thunnus obesus* (Lowe 1839). Esta característica es atribuida a la naturaleza de ajuste de los modelos. Así, el que los de Lysack, Bakhayokho, White y Brouwer y Griffiths hayan arrojado el mismo valor, se debe a que asumen una distribución normal de los datos y la curva es simétrica, es decir, a partir del valor medio (L_{50}), la tasa de cambio es monotónicamente hacia ambas asíntotas, la mayor y la menor. Lo que cambia en cada modelo es la forma de calcular la amplitud de la ojiva, por ello es que las diferencias se registran en el intervalo de confianza producido en cada uno de ellos. El modelo de Gompertz se basa en una distribución asimétrica sesgada hacia la izquierda, por lo que el valor de L_{50} se alcanza antes que en los modelos simétricos. El de Richards presenta un parámetro adicional–el de forma–, que puede hacer que sea equivalente al logístico o al de Gompertz. La variación en el parámetro de forma permite que el punto de inflexión presente

cualquier valor entre la asíntota mayor y la menor (Birch 1999).

El ajuste de diferentes modelos para expresar la L_{50} entre hembras y machos de *R. terraenovae* se explica por la naturaleza de los datos; en este sentido, los datos observados de los machos exhiben una trayectoria sincrónica en la proporción de madurez de los intervalos de tallas para alcanzarla, mientras que las hembras difieren de este patrón (Fig. 1). Asimismo, Burnham y Anderson (2002) y Katsanevakis y Maravelias (2008) mencionan que la selección de modelos no sólo depende de patrones biológicos específicos de las especies, sino también del conjunto de datos y la cantidad de información disponible, lo que explica las diferentes tendencias entre diversos conjuntos de datos de la misma especie.

Existen diferencias entre la L_{50} reportada para *R. terraenovae* en el norte del Golfo de México por Carlson y Beramore (2003), quienes estimaron la L_{50} con el modelo de Bakhayoko y en el presente estudio se estimaron valores más elevados (L_{50} = 75.8 cm y 72.6 cm de LT; L_{50} = 83.4 cm y 83.0 cm de LT para hembras y machos respectivamente) con este mismo modelo. Estas diferencias pueden ser atribuidas a diferentes factores, entre ellos: criterios de asignación de madurez; el tamaño de muestra (n = 357 en el norte del Golfo de México) o diferencias latitudinales en rasgos de historia de vida.

Estas diferencias latitudinales de L_{50} han sido reportadas para *S. tiburo* entre organismos capturados en la bahía de Florida y el noroeste de Florida (Lombardi-Carlson *et al.* 2003). Para probar esta última hipótesis de diferencias en rasgos de historia de vida por influencia de variación latitudinal en *R. terraenovae*, es necesario evaluar la variación genética para el Golfo de México. A pesar de que Heist *et al*. (1996) mencionan que hay cierta homogeneidad genética entre individuos de *R. terraenovae* de las costas de Veracruz del Golfo de México y los de la costa del Atlántico de EU (utilizando ADN mitocondrial), también refieren que no hay prueba de que no existan stocks separados, debido a que un bajo flujo genético puede ocasionar esta falta de divergencia. Por su parte, Suarez-Moo *et al*. (2013) reportaron (utilizando marcadores moleculares) para el sureste del Golfo de México, que existe alta conectividad genética en especímenes capturados en los estados de Campeche y Yucatán, si bien mencionan que la escala geográfica de mezcla genética permanece incierta.

Las diferencias entre la talla media de madurez de *R. terraenovae* del sureste y el norte del Golfo de México se reafirman con las estimadas por Morin (2010) en la zona de Campeche (86.1 cm y 80.5 cm de LT para hembras y machos, respectivamente), quien aunque no describe el modelo sigmoideo utilizado, estimó una L_{50} cercana a la referida en el presente estudio. Con base en los resultados del presente estudio, se confirma que las hembras maduran a tallas mayores que los machos, esta característica es similar en otras especies del género *Rhizoprionodon,* como en *R. lalandii* (Motta *et al.* 2007) y *R. acutus* (Harry *et al.* 2010), excepto para *R. longurio* en el Golfo de California donde los machos maduran a una mayor longitud que las hembras (Corro-Espinosa *et al.* 2011).

La selección de un modelo sigmoideo para estimar la L_{50} con base en el enfoque de teoría de información es correcta, dado que se trata de un método rápido y adecuado que da resultados sólidos basados en la trayectoria y la naturaleza de los propios datos. Por ello, este enfoque es recomendado para la estimación de la talla media de madurez en la evaluación de los recursos pesqueros.

Agradecimientos

Especial agradecimiento para los pescadores de Antón Lizardo, Playa Zapote, Tamiahua y Coatzacoalcos por permitir analizar sus capturas; así como a los revisores anónimos por sus observaciones y comentarios al manuscrito.

Literatura citada

AGUIRRE-VILLASEÑOR H, E Morales-Bojórquez, RE Morán, J Madrid-Vera y MC Valdez. 2006. Biological indicators for the Pacific sierra (*Scomberomorus sierra*) fishery off South from the Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas* 32(3): 471-484.

BAKHAYOKHO M. 1983. Biology of the cuttlefish *Sepia officinalis* hierredda off the Senegal coast. *FAO Fish Technical Paper* 231: 204-263.

BIRCH CPD. 1999. A new generalized logistic sigmoid growth equation compared with the Richards growth equation. *Annals of Botany* 83: 713-723.

BROUWER SL y MH Griffiths. 2005. Reproductive biology of carpenter seabream (*Argyrozona argyrozona*) (Pisces: Sparidae) in a marine protected area. *Fishery Bulletin* 103(2): 258-269.

BURNHAM KP y DR Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer. New York. 488p.

BURNHAM KP y DR Anderson. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods Research* 33(2): 261-304.

CARLSON JK y IE Baremore. 2003. Changes in biological parameters of Atlantic Sharpnose Shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Gulf of Mexico: evidence for density-dependent regulation? *Marine and Freshwater Research* 54(3): 227-234.

CARLSON JK, JR Sulikowski e IE Baremore. 2006. Do differences in life history exist for blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, from the United States South Atlantic bight and Eastern Gulf of Mexico? *Environmental Biology Fishes* 77: 279-292.

CARLSON JK, MR Heupel, DM Bethea y LD Hollensead. 2008. Coastal habitat use and residency of juvenile Atlantic Sharpnose Shark (*Rhizoprionodon terraenovae*). *Estuaries and Coasts* 31: 931-940.

CASTILLO-GÉNIZ JL, JF Márquez-Farías, MC Rodríguez-de la Cruz, E Cortés y A Cid del Prado. 1998. The Mexican artisanal shark fishery in the Gulf of Mexico: towards a regulated fishery. *Marine and Freshwater Research* 49: 611-620.

CASTRO JI. 2011. The sharks of North America. Edición Ilustrada. Oxford University Press. Nueva York. 613p.

COMPAGNO LJV. 2002. Sharks. *En*: KE Carpenter (ed.). *The living marine resources of the western central Atlantic, vol 1. Introduction, mollusks, crustaceans, hagfish, sharks batoid fishes and chimaeras.* FAO Species Identification Guide for Fishery Purpose and American Society of Ichthyologist and Herpetologist Roma. 600p.

CORRO-ESPINOSA D, JF Márquez-Farías y A Muhlia-Melo. 2011. Size at maturity of the Pacific sharpnose shark *Rhizoprionodon longurio* in the Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas* 37(2): 201-214.

FLORES L, B Ernst y AM Parma. 2010. Growth pattern of the sea urchin, *Loxechinus albus* (Molina 1782) in southern Chile: evaluation of growth models. *Marine Biology* 157(5): 967-977.

GOMPERTZ B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 115: 513-583.

HADDON M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman and Hall. Boca Raton. 406p.

HARRY AV, CA Simpfendorfer y AJ Tobin. 2010. Improving age, growth, and maturity estimates for aseasonally reproducing chondrichthyans. *Fisheries Research* 106(3): 393-403.

HEIST EJ, JA Musick y JE Graves. 1996. Mitochondrial DNA diversity and divergence among sharpnose sharks, *Rhizoprionodon terraenovae*, from the Gulf of Mexico and Mid-Atlantic Bight. *Fishery Bulletin* 94: 664-668.

HILBORN R y M Mangel. 1997. *The ecological detective. Confronting models with data. Monographs in population biology.* Princeton Academic Press. New Jersey. 330p.

KATSANEVAKIS S y CD Maravelias. 2008. Modelling fish growth: Multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries* 9(2): 178-187.

KING M. 1995. *Fisheries biology, assessment and management*. Fishing News Books. Blackwell. Oxford. 341p.

LOEFER JK y GR Sedberry. 2003. Life history of the Atlantic Sharpnose Shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) (Richardson 1836) off the southeastern United States. *Fishery Bulletin* 101(57): 75-88.

LOMBARDI-CARLSON LA, E Cortés, GR Parsons y CA Manire. 2003. Latitudinal variation in life-history traits of bonnethead sharks, *Sphyrna tiburo* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) from the eastern Gulf of Mexico. *Marine and Freshwater Research* 54(7): 875-883.

LYSACK W. 1980. 1979 Lake Winnipeg fish stock assessment program. Manitoba Department of Natural Resources. Fisheries Branch. Winnipeg. 118p.

MACEDO MM, MF Sousa y VS Batista. 2012. Latitudinal disparity in the reproductive cycle of sharpnose shark, *Rhizoprionodon lalandii* (Elasmobranchii: Carcharhinidae), in Atlantic waters off South America. *Zoologia* 29(5): 413-419.

MÁRQUEZ-FARÍAS JF. 2007. Reproductive biology of shovelnose guitarfish *Rhinobatos productus* from the eastern Gulf of California Mexico. *Marine Biology* 151(4): 1445-1454.

MOLLET HF, G Cliff, HLJ Pratt y JD Stevens. 2000. Reproductive biology of the female shortfin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque 1810, with comments on the embryonic development of lamnoids. *Fisheries Bulletin* 98: 299-318.

MORIN M. 2010. Parámetros reproductivos del cazón de ley *R. terraenovae* en el sureste del Golfo de México. Maestría en Ecología Internacional. Facultad de las Ciencias. Université de Sherbrooke. Quebec. 45p.

MOTTA FS, RC Namora, OBF Gadig y FMS Braga. 2007. Reproductive biology of the brazilian sharpnose shark (*Rhizoprionodon lalandii*) from southeastern Brazil. *ICES Journal Marine Science* 64: 1829-1835.

MOURATO BL, R Coelho, AF Amorim, FC Carvalho, FHV Hazin y G Burgess. 2010. Size at maturity and length-weight relationships of the blurred lantern shark *Etmopterus bigelowi* (Squaliformes: Etmopteridae) caught off southeastern Brazil. *Ciencias Marinas* 36(4): 323-331.

NETER J, MH Kutner, J Nachtschien y W Wasserman. 1996. *Applied linear statistical models*. McGraw-Hill/Irwin. Chicago. 1408p.

PARSONS GR. 1983. The reproductive biology of the Atlantic Sharpnose Shark, *Rhizoprionodon terraenovae* (Richardson). *Fishery Bulletin* 81(1): 61-73.

PARSONS GR y ER Hoffmayer. 2005. Seasonal changes in the distributions and relative abundance of the Atlantic Sharpnose Shark *Rhizoprionodon terraenovae*, in the north central Gulf of Mexico. *Copeia* 4: 914-920.

Recibido: 9 de mayo de 2013.
Aceptado: 29 de noviembre de 2013.

PÉREZ-JIMÉNEZ JC. 2011. Biología reproductiva de la raya *Rhinoptera bonasus* en el sureste del Golfo de México. *Hidrobiológica* 21(2): 159-167.

POLACHECK T, R Hilborn y AE Punt. 1993. Fitting surplus production models: Comparing methods and measuring uncertainty. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50(12): 2597-2607.

RICHARDS FJ. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10(2): 290-301.

ROA R, B Ernst y F Tapia. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fishery Bulletin* 97(3): 570-580.

SUAREZ-MOO PJ, A Rocha-Olivares, O Zapata-Pérez, A Quiroz-Moreno y LF Sánchez-Teyer. 2013. High genetic connectivity in the Atlantic Sharpnose Shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, from the southeast Gulf of Mexico inferred from AFLP fingerprinting. *Fisheries Research* 147: 338-343.

WHITE W, N Hall e I Potter. 2002. Size and age compositions and reproductive biology of the nervous shark *Carcharhinus cautus* in a large subtropical embayment, including an analysis of growth during pre- and postnatal life. *Marine Biology* 141(6): 1153-1164.

ZHU GP, XJ Dai, LM Song y LX Xu. 2011. Size at sexual maturity of Bigeye Tuna *Thunnus obesus* (Perciformes: Scombridae) in the Tropical Waters: a comparative analysis. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 11: 149-156.

Ciencia Pesquera (2014) 22(1): 61-68

Inferencia multimodelo y selección de modelos aplicados a la determinación de L_{50} para la sardina crinuda *Opisthonema libertate* del sur del Golfo de California

Mercedes L. Jacob-Cervantes[*Δ] *y Hugo Aguirre-Villaseñor*[*]

La sardina crinuda *Opisthonema libertate* es una especie de valor comercial que representa entre 50% y 75% de las capturas del complejo de sardina crinuda en el sur del Golfo de California. La talla media de madurez sexual (L_{50}) se estimó a partir de cinco modelos sigmoides para 559 hembras; las muestras provienen de la captura comercial de la sardina crinuda descargada en el puerto de Mazatlán, Sinaloa en 2011. El modelo de Richards no representó adecuadamente la distribución de datos. Para la selección del mejor modelo se aplicó el criterio de información de Akaike (AIC). Los mejores modelos para las hembras fueron los de Lysack, White y Brouwer y Griffiths (L_{50} = 136 mm de longitud estándar *LE*). La diferencia entre AIC fue menor a 1.24. Acorde con la inferencia multimodelo, se utilizaron cuatro modelos para estimar el modelo global. En hembras, el valor de L_{50} fue de 135 mm y el $IC_{95\%}$ de 130 a 139 mm. La estimación del modelo global está por debajo de lo estipulado en la norma oficial NOM-003-PESCA-1993, 160 mm *LE*, lo que pudiera deberse a diversos factores, por ejemplo: diferencias latitudinales, la selección del modelo, el tamaño de muestra o la estructura de los datos. Debido a que la selección de modelos influye en el valor del parámetro, el criterio de información permite seleccionar "el mejor modelo" de acuerdo con los datos. En el presente trabajo no se encontró un modelo "claramente ganador", por lo que la inferencia multimodelo es útil en el cálculo de un modelo global para la talla media de la madurez sexual.
Palabras clave: Modelos sigmoideos, selección de modelos, criterio de información, Norma Oficial Mexicana.

Multi-Model inference and model selection applied to calculate L_{50} for thread herring *Opisthonema libertate* from the Southern Gulf of California

The thread herring *Opisthonema libertate* is an important commercial species in the Gulf of California. Captures are between 50% to 70% of the total catch of thread herring complex. The mean size at sexual maturity (L_{50}) was estimated using five sigmoid models for 559 females; specimens of thread herring came from commercial catch landings in Mazatlan Port during 2011. Richards model does not adequately represented the data distribution. The best model was selected using the Akaike information criterion (AIC). The best models for females were the Lysack, White and Brouwer and Griffiths (L_{50} = 136 mm standard length LE). The differences among AIC were lower than 1.24. In accord with the multimodel inference approach, the model-averaged L_{50} for females was estimated, using four models. The L_{50} was 135 mm and $IC_{95\%}$ from 130 to 139 mm. The value of L_{50} disagree with the value reported in the official regulation NOM-003-PESCA-1993, 160 mm *LE*, those differences might be associated with various factors, for example: latitudinal differences, model selection, sample size, data structure, etc. Because the parameter values depend directly on the model selected, the information criteria allows for the selection of "the best model" given the data set. In the present work there is no clear "winner model", nevertheless the multimodel inference approach is a recommended method for estimating a global model of the mean size at sexual maturity.
Key words: Sigmoid models, model selection, information criterion, Mexican Official Regulations.

* Centro Regional de Investigación Pesquera - Mazatlán. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA. Calzada Sábalo-Cerritos s/n, Estero El Yugo, AP 177 Mazatlán, Sin., México. Δ *mechejacob@yahoo.com*

Introducción

La sardina *Opisthonema libertate* (Günther 1867) pertenece al grupo de peces denominado sardina crinuda, constituido por tres especies: *O. libertate, O. bulleri* (Regan 1904) y *O. medirastre* (Berry y Barrett 1963), y junto con la sardina bocona *Cetengraulis mysticetus* (Günther 1867) forman parte de la pesquería de pelágicos menores del sur del Golfo de California. Esta región abarca desde Punta Ahome, Sinaloa, hasta Bahía de Banderas en Jalisco. La sardina crinuda conforma un grupo muy abundante y *O. libertate* representa entre 50% y 75% de las capturas (Jacob-Cervantes 2010). En los últimos años, las descargas de este recurso se han incrementado sostenidamente. En 2011, la captura de pelágicos menores en Sinaloa tuvo un valor de 139 437 t, que representa 20.38% de la producción nacional (SAGARPA 2013), lo que lo posiciona en el primer lugar en el ámbito estatal por sus volúmenes de captura y en el quinto por su valor económico (SAGARPA 2011).

La época reproductiva de los peces pelágicos menores no es fija, pues debido a la maduración asincrónica de los ovocitos estas especies realizan desoves múltiples. La sardina, por ejemplo, puede desovar cada 15 días. En la región de Mazatlán, la época de desove para *O. libertate* abarca verano y otoño principalmente (Nevárez-Martínez 2006). Conocer el ciclo de vida de los organismos, su comportamiento y la forma como se perpetúan, facilita entender su dinámica y sus probables respuestas ante la presión pesquera. Asimismo, para la evaluación y el manejo pesquero, es importante la talla de primera madurez (L_{50}) como parámetro que indica la longitud media de primera reproducción, que es aquella a la que 50% de los individuos de una población es sexualmente maduro (Chen y Paloheimo 1994). La L_{50} es un importante parámetro de historia de vida y esencial en los análisis demográficos y referencia para el manejo de los recursos, pues con él es posible establecer tallas mínimas de captura o épocas de veda. El modelo sigmoideo ha sido utilizado como una representación matemática de la relación entre la talla y la madurez sexual. Actualmente existen varios modelos para la estimación de (L_{50}), y el valor estimado de (L_{50}), puede variar entre modelos dependiendo de la naturaleza del algoritmo (Trippel y Harvey 1991, Roa *et al.* 1999, Zhu *et al.* 2011).

En el caso de los peces pelágicos menores en México, comúnmente se ha aplicado el modelo logístico de distribución normal con diferentes variantes (Gluyas-Millán 1994, Sparre y Venema 1997, García-Alberto 2010, Martínez-Zavala *et al.* 2010), sin que necesariamente sea el más adecuado o el que mejor se ajuste a los datos. En otros países, como Venezuela, también se utiliza el modelo logístico (Gassman *et al.* 2008). La elección de un modelo es a menudo arbitraria o por alguna preferencia personal (Trippel y Harvey 1991, Flores *et al.* 2010). Desde el contexto de la selección de modelos, se debe tomar en cuenta que hay una gama de modelos que se ajustan a un grupo de datos en particular, por lo que es necesario establecer un criterio de decisión para elegir el mejor, como es el de información (Burnham y Anderson 2004).

La inferencia multimodelo postula que cuando los datos soportan evidencia para más de un modelo, en lugar de estimar los parámetros a partir de sólo "el mejor modelo", es posible estimarlos a partir de varios modelos e incluso todos los modelos considerados. Obtener el valor promedio de la variable predicha, a partir de varios modelos, es una ventaja para alcanzar una inferencia robusta que no esté condicionada a un sólo modelo y que integra la aportación ponderada de cada modelo ajustado (Burnham y Anderson 2002). El objetivo de la presente investigación es utilizar el enfoque de teoría de información y estimar la talla promedio de madurez sexual (L_{50}) en hembras de *O. libertate* con la técnica de la inferencia multimodelo.

Materiales y métodos

La información analizada en este estudio procede de los muestreos biológicos de las capturas comerciales de la sardina crinuda descargada en el puerto de Mazatlán, Sinaloa, de enero a diciembre de 2011, salvo octubre cuando la flota hizo un alto en sus actividades pesqueras por labores de mantenimiento anual. De cada organismo se obtuvo: longitud estándar (LE), sexo y grado de madurez, además, se determinó la especie de *O. libertate* mediante el conteo de

branquiespinas en el microscopio según la clave de Berry y Barret (1963), para lo que se recolectó el primer arco branquial de cada organismo. El sexo y la madurez gonadal de los peces se determinan por medio de la escala morfocromática de Nikolsky (1963), modificada por Cisneros *et al*. (1987[1]), que se basa en el color y en la forma de la gónada. Se consideraron únicamente hembras maduras en etapas o estadios III y IV. Se obtuvo la frecuencia de hembras maduras e inmaduras para cada intervalo de clase de 5 mm. Para revisar si existen diferencias significativas en la distribución relativa de las tallas entre hembras maduras e inmaduras, se utilizó una prueba de χ^2, para una significancia de 0.05.

Con los datos de frecuencia absoluta se utilizaron cinco modelos sigmoidales para estimar la longitud media de primera madurez (L_{50}), definida como la longitud estándar a la que al menos 50% de las hembras en el stock están maduras. Para todos los modelos considerados, es la proporción de organismos maduros dentro de la clase de tallas i, L_{50} es el parámetro en común y los parámetros β_i tienen diferente significado en cada uno de los cinco modelos:

Gompertz (1825):

$$P_i = \exp^{-\exp^{-\beta_1(Lt_i - L_{50})}} \qquad \text{Ec. 1}$$

Donde: β_1 es la tasa de cambio.

Richards (1959):

$$P_i = \left[1-(1-\beta_2)\exp^{-\beta_1(Lt_i-L_{50})}\right]^{1/(1-\beta_2)} \qquad \text{Ec. 2}$$

Donde: β_1 y β_2 son parámetros de ajuste.

Lysack (1980):

$$P_i = \frac{1}{1+\exp^{-\beta_1(Lt_i-L_{50})}} \qquad \text{Ec. 3}$$

Donde: β_1 es la tasa de cambio.

White *et al.* (2002):

$$P_i = \frac{1}{1+\exp^{\left[-\ln(19)\frac{(Lt_i-L_{50})}{(\beta_1-L_{50})}\right]}} \qquad \text{Ec. 4}$$

Donde: β_1 es la longitud en que 95% de las hembras de la población están sexualmente maduras.

En: Brouwer y Griffiths (2005):

$$P_i = \frac{1}{1+\exp^{-(Lt_i-L_{50})/\beta_1}} \qquad \text{Ec. 5}$$

Donde: β_1 es la amplitud de la ojiva de madurez.

Los modelos se ajustaron minimizando el negativo del logaritmo de verosimilitud (*-lnL*) con la función SOLVER de Excel 2010, con el algoritmo de búsqueda directa de Newton (Neter *et al.* 1996). Si se usa la función de probabilidad de la distribución binomial, la de verosimilitud es:

$$-lnL = -\sum_{i=1}^{n}\left[m_i \times log\left(\frac{p_i}{1-p_i}\right) + n_i \times log(1-p_i) + log\binom{n_i}{m_i}\right] \qquad \text{Ec. 6}$$

Donde: m_i es el número de organismos maduros en la talla de clase i, n_i es el número total de organismos presentes en la talla de clase i, p_i es la probabilidad del evento en la talla de clase i (Brouwer y Griffiths 2005).

Siendo: $\binom{n_i}{m_i} = \frac{n_i!}{((n_i-m_i)!m_i!)}$ las combinaciones de n en m.

Los intervalos de confianza de L_{50} se estimaron a partir del cálculo del perfil de verosimilitud suponiendo una distribución χ^2, con m grados de libertad (Polacheck *et al.* 1993).

$$IC = 2\left[L(Y \setminus p) - L(Y \setminus p_{est})\right] \leq \chi^2_{df,1-\alpha} \qquad \text{Ec. 7}$$

Donde: $L(Y \setminus p_{est})$ es el logaritmo de la máxima verosimilitud del parámetro y $L(Y \setminus p)$ es el logaritmo de la verosimilitud del parámetro dentro del perfil de verosimilitud. $\chi^2_{1,1-\alpha}$ es el valor de la

1. CISNEROS MÁ, JP Santos, JA De Anda, A Sánchez-Palafox y JJ Estrada. 1987. Pesquería de sardina en el noroeste de México (1985/1986). Documento interno. Julio 1987. Centro Regional de Investigaciones Pesqueras, Guaymas, Sonora. Instituto Nacional de la Pesca. Secretaría de Pesca. 79p.

distribución χ^2 a un nivel de confianza $1-\alpha$ ($\alpha=0.05$) y grados de libertad ($gl = 1$).

Para elegir el mejor modelo, dado los datos, se utilizó el criterio de decisión de Akaike (*AIC*):

$$AIC = -2\log L + 2K \qquad \text{Ec. 8}$$

Donde: K es el número de parámetros por estimar y n el número de datos. El mejor modelo se seleccionó a partir del valor más bajo de $AIC_{mín}$ (Burnham y Anderson 2004). Las diferencias de *AIC* fueron obtenidas para cada uno de los modelos:

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{\min} \qquad \text{Ec. 9}$$

Los modelos con un $\Delta_i < 2$ son estadísticamente viables para estimar la variable de respuesta dado el conjunto de datos (Burnham y Anderson 2002).

Utilizando el enfoque de la inferencia multimodelo se calcularon el valor promedio ($\bar{L}_{50}$) y los límites inferior (IC_L) y superior (IC_U) del intervalo de confianza promedio:

$$\bar{\theta} = \sum_{i=1} w_i \hat{\theta}_i \qquad \text{Ec. 10}$$

Donde: $\bar{\theta}$ es el valor promedio que se quiere estimar, $\hat{\theta}_i$ es el valor estimado multiplicado y w_i el ponderado de Akaike para cada modelo *i*:

$$w_i = \left(\exp(-0.5\Delta_i) / \sum_{i=1}^{n} \exp(-0.5\Delta_i) \right) \qquad \text{Ec. 11}$$

Resultados

Se presentaron hembras maduras casi todo el año, pero en mayor proporción en los meses de abril, mayo y septiembre con 97%, 100% y 95%, respectivamente. La determinación del sexo y el estado de madurez se asignaron al total de la muestra, se analizaron 559 hembras; el intervalo de talla (*LE*) para el total de la muestra fue de 130 a 190 mm, el de hembras inmaduras fue de 135 a 180 mm y el de maduras de 130 a 190 mm. Para las hembras inmaduras se observa una distribución modal con moda en 155 mm, para las maduras en 170 mm (Fig. 1). La prueba de χ^2 muestra que no existen diferencias significativas

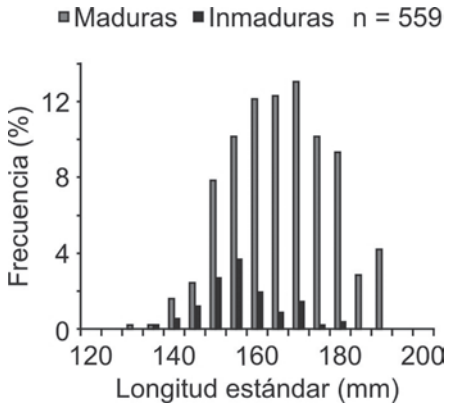


Fig. 1. Frecuencia absoluta porcentual de hembras maduras e inmaduras de sardina crinuda *Opisthonema libertate*, del sur del Golfo de California durante el año 2011.

entre las distribuciones de frecuencia relativa entre hembras maduras e inmaduras ($\rho = 0.99$).

La talla media de madurez L_{50} fue calculada para las hembras utilizando cinco modelos. Los datos observados presentan una alta proporción de madurez (≥ 0.5) a lo largo de todos los intervalos de clase, la población analizada está compuesta de una pequeña fracción de organismos precoces (126-135 mm *LE*) y un segmento de organismos maduros mayores (Fig. 2). Las estimaciones de L_{50} (*LE*) variaron entre 131 mm ($IC_{95\%}$ = 129-133 mm) con el modelo de Gompertz y 159 mm ($IC_{95\%}$ = 156-164 mm) con el de Richards. El resto de las estimaciones tuvo el mismo valor (136 mm) pero variando el $IC_{95\%}$: 133-139 mm (modelo de Lysack), 125-144 mm (modelo de White) y 134-138 mm (modelo de Brouwer y Griffiths) (Fig. 3). El modelo de Richards fracasa al tratar de ajustar la distribución observada, el valor calculado (línea continua en la Fig. 2a) para la L_{50} (ca. 120 mm *LE*) es menor al del parámetro calculado (159 mm), motivo por el que este modelo no se consideró para el cálculo del modelo global; para el resto de los modelos no se observa este fenómeno (Fig. 2b).

El valor de -*L* varió de -21.8 a -22.4: el valor mínimo de *AIC* fue 47.62 y correspondió a los modelos de Lysack, White y Brouwer y Griffiths que presentaron el mejor ajuste a los datos y aporta cada uno 28.6% de la evidencia del modelo. La diferencia de *AIC* (Δ_i) entre estos modelos y el de Gompertz es de 1.24, por lo que se utilizaron los cuatro para estimar el modelo global (MG).

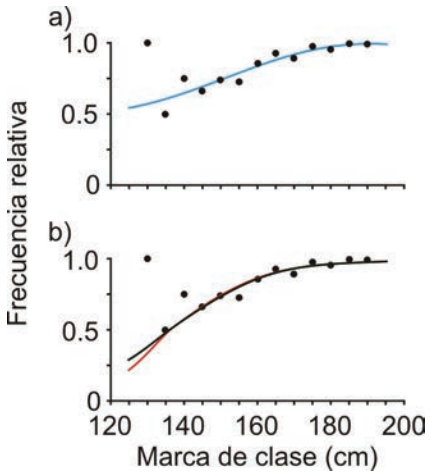


Fig. 2. Proporción de hembras maduras de sardina crinuda *Opisthonema libertate* del sur del Golfo de California (círculo) para: *a*) modelo de Richards (línea azul) y *b*) modelos de Gompertz (línea roja), Lysack (línea verde), White (línea morada), Brouwer y Griffiths (línea negra).

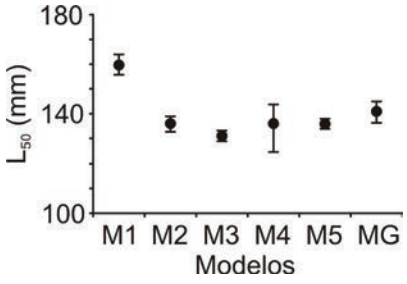


Fig. 3. Valor estimado de la talla media de madurez (círculo) y su intervalo de confianza de 95% (barra) para las hembras de la sardina crinuda *Opisthonema libertate* del sur del Golfo de California para los modelos Gompertz (M1), Lysack (M2), White (M3), Brouwer y Griffiths (M4) y el modelo global (MG).

El valor de fue 135 mm y el del de 130-139 mm (Tabla 1).

Discusión

Para obtener una estimación robusta de los parámetros, cualquiera de los modelos requiere que los datos se distribuyan a lo largo de la curva, es decir, datos cercanos a la asíntota mayor, en las tallas pequeñas y en las cercanas al punto de inflexión (Birch 1999, Trippel y Harvey 1991); cuando esto no se cumple, los modelos presentan problemas para ajustarse a los datos observados. En el presente trabajo se observa una transición abrupta hacia la madurez, es decir, la probabilidad de madurez es ≥ 0.5 para todos los intervalos de clase analizados. Para el primer intervalo de clase (126-130 mm *LE*) sólo se registró una hembra madura y para el segundo intervalo (131-135 mm *LE*) dos, una de ellas madura, por lo que la probabilidad observada para el primer intervalo es de uno y de 0.5 para el segundo. Trippel y Harvey (1991) encontraron que para que los modelos se desempeñen correctamente, el valor de probabilidad mínima observada debe ser ≤ 0.1, y para que esto sea posible se necesitan al menos 11 datos por intervalo de clase con diez organismos inmaduros y uno maduro. El método utilizado requiere un número grande de datos presentes en cada intervalo de clase, en especial en los intervalos de clase en los que se combinan las fracciones de organismos maduros e inmaduros, desafortunadamente, en poblaciones explotadas comercialmente esto no es posible, debido al sesgo en la selectividad del arte de pesca (Trippel y Harvey 1991).

El modelo de Richards tiene un parámetro, de forma que es posible modelar las curvas con mayor precisión y que el punto de inflexión presente cualquier valor entre la asíntota mayor y la menor (Birch 1999), y no se asume que el valor más bajo de probabilidad sea cero. En el presente trabajo, el modelo de Richards es el que presenta

Tabla 1
Parámetros obtenidos para cada modelo aplicado en la determinación de L_{50} para la sardina crinuda *Opisthonema libertate*, del sur del Golfo de California

Modelo	*k*	AIC_C	Δ_i	w_i	$L_{50\%}$	$w_i * L_{50\%}$	$IC_{95\%}\ L$	$IC_{95\%}\ U$	$w_i \cdot IC_{95\%}\ L$	$w_i \cdot IC_{95\%}\ U$
Lysack (1980)	2	47.62	0.00	28.26	136.16	38.48	133.00	139.00	37.59	39.28
Gompertz (1825)	2	48.86	1.24	15.21	131.22	19.97	129.22	133.22	19.66	20.27
White *et al.* (2002)	2	47.62	0.00	28.26	136.16	38.48	125.00	144.00	35.33	40.70
Brouwer y Griffiths (2005)	2	47.62	0.00	28.26	136.16	38.48	134.16	138.16	37.91	39.05
Global	2				135.41				130.49	139.30

el valor más bajo de *AIC* (46.7) debido a que es el único modelo que es capaz de intentar explicar el valor observado (1) en el intervalo de clase 126-130 mm. No obstante que los valores predichos son cercanos a los observados, el modelo fracasa porque la predicción de L_{50} es cercana a 120 mm *LE,* mientras que el valor del parámetro estimado es *ca*. 159 *LE* (Fig 2a), por tal motivo, el estimado de este modelo se excluyó de posteriores análisis. Para el cálculo de L_{50} en los modelos logísticos (Lysack, White y Brouwer y Griffiths) y el de Gompertz, la probabilidad observada (1) en el intervalo 126-130 mm no afecta tanto en el cálculo de los modelos, porque se asume que el valor más bajo de la probabilidad es cero (Zeide 1993).

Se utilizaron cuatro modelos para estimar el valor de L_{50} para el *stock* de *O. libertate* del sur del Golfo de California. El valor más alto se estimó con los modelos Lysack, White y Brouwer y Griffiths (136 mm) y el más bajo con el de Gompertz (131 mm). Para los cuatro modelos considerados en el presente estudio, el estimado de L_{50} está por debajo de lo estipulado en la NOM-003-PESCA-1993 (160 mm *LE*, calculado a partir de datos del *stock* de Guaymas, DOF 1993).

Las diferencias observadas entre el valor estipulado en la NOM y los del presente trabajo se pueden deber a diversos factores: *a*) Diferencias fenotípicas de los *stocks* a lo largo de un gradiente latitudinal o temporal. Se ha observado en *Ophiodon elongates* que la L_{50} se incrementa con la latitud al comparar tres *stocks* a lo largo de la costa de British Columbia, Canadá (Richards *et al.* 1990). La L_{50} de un recurso difiere entre años y regiones; en la langosta de roca *Jasus edwardsiise,* se han observado gradientes longitudinales, la madurez se incrementa de oeste a este a lo largo de la costa de Victoria, Australia (Punt *et al.* 2006). En el atún de ojo grande *Thunnus obesus* se han encontrado diferencias entre las regiones tropicales del océano Atlántico, el Índico y el Pacífico (Zhu *et al.* 2011). *b)* En cuanto a la calidad y la estructura de los datos, estudios basados en simulación han probado diferentes tipos de distribución logística: sin sesgo, con sesgo hacia la derecha o con sesgo hacia la izquierda, y se han encontrado diferencias en el estimado de L_{50} según la estructura y el número de datos. Cuando los datos son muy dispersos y no están bien representados, el ajuste puede llegar a ser ineficaz (Trippel y Harvey 1991, Chen y Paloheimo 1994, Punt *et al.* 2006). *c*) La amplitud del intervalo de clase. Se ha observado que para un mismo grupo de datos cuando el *IC* difiere en amplitud, el estimado de L_{50} puede variar (Chen y Paloheimo 1994). En el presente estudio se utilizó un intervalo de 5 mm, por tanto, el estimado de L_{50} va de L_{50} - 2.5 mm a L_{50} + 2.5 mm además de su varianza asociada. Por supuesto, este intervalo incluirá el valor de L_{50} obtenido con otra amplitud de intervalos de clase, sea mayor o menor (Chen y Paloheimo 1994). *d*) La elección del modelo. En general, los modelos sigmoideos se ajustan a una función logística (por ejemplo: Lysack, White y Brouwer y Griffiths) y difieren básicamente en como el parámetro β_t controla la amplitud de la ojiva. El modelo de Gompertz se ajusta a una distribución asimétrica y se aproxima más rápidamente a la asíntota inferior que a la superior, por lo que alcanza el punto de inflexión (L_{50}) antes que en el caso de los modelos logísticos.

Utilizando el criterio de decisión de AIC, los modelos de Lysack, White y Brouwer y Griffiths se aceptan como los mejores (47.62); sin embargo, el modelo de Gompertz presenta una $\Delta_i \leq 1.24$. De acuerdo con el criterio de inferencia multimodelo (Burnham y Anderson 2002), los cuatro modelos deben de ser considerados para el cálculo del global $\left(\overline{L_{50}} = 135\text{ mm} \pm 130 - 139\text{ mm}\right)$.

La inferencia multimodelo es una herramienta muy poderosa en la toma de decisiones, pues permite confrontar diferentes hipótesis (modelos) e incluir las más plausibles en un modelo global incorporando la información de todos los modelos.

Agradecimientos

Se agradece al personal de Maz Sardina S.A. de C.V. por las facilidades otorgadas para el estudio de este recurso, al personal del Programa de Pelágicos Menores del Centro Regional de Investigación Pesquera de Mazatlán del INAPESCA, SAGARPA, por su colaboración en la obtención de la información presentada. A los revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias a este manuscrito.

Literatura citada

BERRY DH e I Barret. 1963. Análisis de las branquispinas y denominación de las especies del arenque de hebra *Opisthonema*. *Bol. Comm. Inter Amer. Atun Tropical* 7(2): 137-190.

BIRCH CPD. 1999. A new generalized logistic sigmoid growth equation compared with the Richards growth equation. *Annals of Botany* 83: 713-723.

BROUWER SL y MH Griffiths. 2005. Reproductive biology of carpenter seabream (*Argyrozona argyrozona*) (Pisces: Sparidae) in a marine protected area. *Fishery Bulletin* 103(2): 258-269.

BURNHAM KP y DR Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer. New York. 488p.

BURNHAM KP y DR Anderson. 2004. Multimodel inference. Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33(2): 261-304.

CHEN Y y JE Paloheimo. 1994. Estimating fish length and age at 50% maturity using a logistic type model. *Aquatic Sciences* 56(13): 206-219.

DOF. 1993. Norma Oficial Mexicana 03-PESC-1993, para regular el aprovechamiento de las especies de sardina Monterrey, piña, crinuda, bocona, japonesa y de las especies anchoveta y macarela, con embarcaciones de cerco, en aguas de jurisdicción federal del océano Pacífico, incluyendo el Golfo de California. Diario Oficial de la Federación. México, D.F. 31de diciembre de 1993.

FLORES L, B Ernst y AM Parma. 2010. Growth pattern of the sea urchin, *Loxechinus albus* (Molina 1782) in southern Chile: evaluation of growth models. *Marine Biology* 157(5): 967-977.

GARCÍA-ALBERTO G. 2010. Reproducción de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax* (Jenyns 1842) en la región sur de la corriente de California. Tesis de Maestría. CICIMAR, IPN. 77p.

GASSMAN J, N Eslava y LW González. 2008. Reproducción de la sardina, *Sardinella aurita* (Clupeiformes: Clupeidae) del sureste de la Isla Margarita, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 56(4): 1813-1824.

GLUYAS-MILLÁN G. 1994. Reproducción, edad y talla de primera madurez de la macarela *Scomber japonicus* (Houttuyn 1872) en bahía Vizcaino. *Ciencias Marinas* 20(3): 409-419.

GOMPERTZ B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 115: 513-585.

JACOB-CERVANTES ML. 2010. La pesquería de peces pelágicos menores en el sur del Golfo de California. Análisis de la temporada de pesca 2008. *Ciencia Pesquera* 18: 47-58.

LYSACK W. 1980. 1979 Lake Winnipeg fish stock assessment program. Manitoba Department of Natural Resources, MS Report No. 80-30, Canada. 118p.

MARTÍNEZ-ZAVALA MÁ , MO Nevárez Martínez, ML Anguiano-Carrazco, JP Santos Molina y AR Godínez-Cota. 2010. Captura de peces pelágicos menores en el Golfo de California, temporada de pesca 2007-2008. *Ciencia Pesquera* 18(2): 5-18.

NETER J, MH Kutner, J Nachtschien y W Wasserman. 1996. Applied linear statistical models. McGraw-Hill/Irwin. Chicago. 1408p.

NEVÁREZ-MARTÍNEZ MO, MÁ Martínez-Zavala, CE Cotero-Altamirano, M Jacob-Cervantes, YA Green-Ruiz, G Gluyas-Millán, A Cota-Villavicencio y JP Santos Molina. 2006. Pelágicos. *En*: F Arreguín-Sánchez L Beléndez-Moreno, I Méndez-Gómez-Humarán, R Solana-Sansores y C Rangel-Dávalos (eds.). *Sustentabilidad y Pesca Responsable: Evaluación y Manejo*. Instituto Nacional de la Pesca. México. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, pp: 263-295.

NIKOLSKY GV. 1963. *The ecology of fishes*. Academic Press. London. 352p.

POLACHECK T, R Hilborn y AE Punt. 1993. Fitting surplus production models: Comparing methods and measuring uncertainty. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50(12): 2597-2607.

PUNT AE, D Hobday y R Flint. 2006. Bayesian hierarchical modelling of maturity-at-length for rock lobsters, *Jasus edwardsii*, off Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research* 57: 503-511.

RICHARDS FJA. 1959. A flexible growth functions for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10: 290-300.

RICHARDS LJ, JT Schnute y CM Hand. 1990. A multivariate maturity model with a comparative analysis of Three Lingcod (*Ophiodon elongatus*) stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47(5): 948-959.

ROA R, B Ernst y F Tapia. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fishery Bulletin* 97(3): 570-580.

SAGARPA. 2011. Anuario estadístico de acuacultura y pesca 2010. *Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca*: 1-285.

SAGARPA. 2013. Ficha de Sardina 2012. http://www.conapesca.gob.mx/wb/cona/ficha_de_sardina_2012. 15 de abril.

SPARRE P y SC Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO. 420p.

TRIPPEL EA y HH Harvey. 1991. Comparison of methods used to estimate age and length of fishes at sexual maturity using populations of white sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48(8): 1446-1459.

WHITE WT, NG Hall y IC Potter. 2002. Size and age compositions and reproductive biology of the nervous shark *Carcharhinus cautus* in a large subtropical embayment, including an analysis of growth during pre- and postnatal life. *Marine Biology* 141: 1153-1164.

ZEIDE B. 1993. Analysis of growth equations. *Forest Science* 39(3): 594-616.

ZHU GP, XJ Dai, LM Song y LX Xu. 2011. Size at sexual maturity of Bigeye Tuna *Thunnus obesus* (Perciformes: Scombridae) in the tropical waters: a comparative analysis. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 11: 149-156.

Recibido: 13 de mayo de 2013.
Aceptado: 11 de diciembre de 2013.

Ciencia Pesquera (2014) 22(1): 79-88

Aplicación del enfoque multimodelo para la evaluación del crecimiento individual de la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* en el Alto Golfo de California

Edgar Arnoldo Arzola-Sotelo[*]

Se describe el crecimiento individual de la curvina golfina, *Cynoscion othonopterus*, en el Alto Golfo de California utilizando un enfoque multimodelo. Se trabajó con datos de una clave edad-talla reportada para la especie en la región. El crecimiento individual fue estimado por medio de cuatro modelos: von Bertalanffy, Gompertz, Logístico y Schnute. Los parámetros de cada modelo fueron calculados con el algoritmo de la suma de residuales cuadrados. Se obtuvieron los intervalos de confianza (IC 95%) para los parámetros de cada modelo con una prueba *t* de Student. El modelo con el mejor ajuste fue seleccionado con base en el criterio de información de Akaike (AIC_c). De acuerdo con éste y con los datos analizados, el modelo Logístico es el que describe mejor (w_i = 99.92%) el crecimiento de *C. othonopterus* en el Alto Golfo de California. Los valores de los parámetros de ese modelo fueron L_∞ = 772.2 mm LT (769.4-774.9), k_{anual} = 1.02 (0.78-1.25) y t_0 = 2.64 (2.51-2.76). Se concluye que el uso del enfoque multimodelo y el criterio de información de Akaike representan un método robusto para la estimación de parámetros y para la selección de un mejor modelo de crecimiento en *C. othonopterus*.
Palabras clave: *Cynoscion othonopterus*, Alto Golfo de California, crecimiento individual, enfoque multimodelo.

Multi-model approach for individual growth evaluation of the Gulf corvina *Cynoscion othonopterus* in the Upper Gulf of California

Individual growth of the Gulf Corvina, *Cynoscion othonopterus*, in the Upper Gulf of California was described using a multi-model approach. Data used came from an age-length key reported for the species in this region. Individual growth was estimated using four models: von Bertalanffy, Gompertz, Logistic and Schnute. The parameters for each model were computed using the sum of residuals squared algorithm. Confidence intervals (CI 95%) were obtained for parameters in each model by means of a Student's *t*- test. The model with the best fit was selected using the Akaike's information criterion (AIC_c). According to this criterion and the analyzed data, the Logistic model best described (w_i = 99.92%) the growth of *C. othonopterus* in the Upper Gulf of California. The values for Logistic model parameters were L_∞ = 772.2 mm (769.4-774.9), k_{anual} = 1.02 (0.78-1.25) and t_0 = 2.64 (2.51-2.76). In conclusion, the use of multi-model approach and the Akaike's information criterion represents a robust method for parameters estimation and provides better growth model selection in *C. othonopterus*.
Key words: *Cynoscion othonopterus*, Upper Gulf of California, individual growth, multi-model approach.

Introducción

La curvina golfina *Cynoscion othonopterus* Jordan y Gilbert 1882 es una especie de pez marino de la familia Sciaenidae, endémica del Golfo de California con gran importancia ecológica y pesquera en el Alto Golfo de California (CONAPESCA 2010). Este recurso representa la segunda pesquería de escama más relevante para la zona y en general para todo el Golfo (Román-Rodríguez 2000[1]). Es una de las pocas especies de peces cuya pesca está regulada en México por medio de la NOM-063-PESC-2005 (DOF 2007) y de la que se ha propuesto un plan de ordenamiento para su aprovechamiento sustentable (CONAPESCA

[*] Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Unidad Sonora. Km 2.35 Camino al Tular, Estero Bacochibampo, Guaymas, Sonora, México. CP 85454. *edgar_aas@hotmail.com*

1. ROMÁN-RODRÍGUEZ MJ. 2000. Estudio poblacional del chano norteño, *Micropogonias megalops* y la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* (Gilbert) (Pisces: Sciaenidae), especies endémicas del Alto Golfo de California, México. Instituto del Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable del Estado de Sonora. Informe final SNIB-CONABIO proyecto Núm. L298. México, DF. 143p.

2010). A pesar de ello, existe poca información actualizada relacionada con los aspectos biológicos de la especie. El crecimiento individual es una de las características ecológicas más importantes que se deben conocer de una población sujeta a aprovechamiento comercial (Mercier *et al.* 2011, Cruz-Vázquez *et al.* 2012). Se sabe que el crecimiento es uno de los parámetros clave en la evaluación de los *stocks* de peces, ya que es referencia para denotar la respuesta que éstos presentan con relación a las influencias ambientales y antropogénicas (Gherard *et al.* 2013).

La evaluación del crecimiento individual en *C. othonopterus* se ha efectuado con el modelo de von Bertalanffy (Román-Rodríguez 2000[1], Gherard *et al.* 2013) para el Alto Golfo de California. Aunque existen muchos modelos que describen el crecimiento de las especies marinas, el modelo de von Bertalanffy (MCVB) es el más usado por defecto e históricamente en pesquerías (Arkhipkin y Roa-Ureta 2005, Katsanevakis y Maravelias 2008). Este modelo puede ser inadecuado cuando se aplica en especies que no llegan a una asíntota con el incremento de la edad y su funcionamiento depende en gran medida de la calidad de datos y el tamaño de la muestra (Cailliet *et al.* 2006). Muchos de los estimados de crecimiento con el MCVB utilizan comúnmente muestras de las pesquerías comerciales, asumiendo que éstas representan toda la población (Barreto *et al.* 2011). Pero los estimados de los modelos de crecimiento se ven afectados por la ausencia de individuos muy jóvenes o muy viejos (Cailliet y Goldman 2004), dada por la selectividad de los artes pesca y sitios donde se opera (Solana-Sansores *et al.* 2012). Se sabe también que el crecimiento de los peces varía en las distintas etapas de su vida, debido a crisis o discontinuidad en desarrollo, madurez, cambios en el comportamiento o cambios en el hábitat (Ricker 1975). Por ello es necesario poner a prueba más de un modelo de crecimiento para evidenciar el que mejor describe los datos que se tienen a la mano (Burnham y Anderson 2002); sobre todo si se quieren expresar las características del crecimiento de la especie en términos cuantitativos, ya que sería imprudente y podría resultar contraproducente basar esta descripción en un sólo modelo (Cailliet *et al.* 2006). El alternar modelos de crecimiento provee evidencia de comparación entre modelos o sus componentes (parámetros), para la subsecuente selección del mejor que justifique los datos (Beninger *et al.* 2012).

Dentro de los modelos puestos a prueba se debería elegir aquel que describa mejor el proceso de crecimiento en la especie. Desafortunadamente no es tan sencillo decidir cuál es el mejor descriptor del proceso, ya que los resultados estadísticos y la interpretación biológica pueden en ocasiones entrar en conflicto (Haddon 2001). Por ello que es necesario entender a cabalidad los procesos ecológicos y tener un pensamiento crítico. Asimismo, es necesario hacer uso de criterios de información para formarse un juicio fundamentado en la selección de modelos o parámetros (Beninger *et al.* 2012). En el presente estudio se realizó una evaluación del crecimiento individual de *C. othonopterus* a través de un enfoque multimodelo, con el criterio de información de Akaike (AIC) para seleccionar, de los modelos candidatos, el que presenta mayor plausibilidad biológica y estadística (Burnham y Anderson 2002). Los modelos que se analizaron fueron el de von Bertalanffy, el de Gompertz, el Logístico y el de Schnute, por sus distintas características como tipo (asintótico, no asintótico), forma de curva y complejidad dada por el número de parámetros. Con esto se pretende hacer un estimado de crecimiento más robusto para la especie, con relación a los realizados anteriormente. Las estadísticas de ajustes, confiabilidad y realidad biológica de los distintos modelos puestos a prueba evidenciará el modelo que mejor represente el crecimiento de la especie con base en los datos analizados.

Materiales y métodos

Para la evaluación del crecimiento individual de la curvina golfina *C. othonopterus* se utilizaron los datos de la tabla edad-talla de Román-Rodríguez (2000[1]) para la especie en el Alto Golfo de California. Dicha información fue generada con base en la lecturas de otolitos de individuos muestreados en la pesca comercial, tanto artesanal como industrial, durante los años de 1997 a 1999 en la región (Tabla 1). Esta tabla presenta una interrupción de datos en los intervalos de tallas que van de 391-550 mm longitud total (LT).

Tabla 1
Clave edad-talla de la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* obtenida por Román-Rodríguez (2000[1]) en el Alto Golfo de California

Clase	*Grupo de edad*									*Total*
(mm)	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	
141-150		1								1
151-160										0
161-170			1							1
171-180										0
181-190		1								1
191-200		3								3
201-210		5								5
211-220	1	1	1							3
221-230		3	3							6
231-240	1	3								4
241-250	1	3								4
251-260		1	1							2
261-270	2	6	1							9
271-280	1	5	1							7
281-290		5		1						6
291-300		3	1	1						5
301-310		5	2							7
311-320		3	2							5
321-330		4	3	1						8
331-340		4								4
341-350		5		2						7
351-360		3	1							4
361-370		1	2							3
371-380		1	1							2
381-390			2	1	1					4
Interrupción de intervalos										
551-560			1							1
561-570				1						1
571-580				1						1
581-590				1						1
591-600										0
601-610				3	2					5
611-620					2	1				3
621-630				2	3					5
631-640				2	2	1				5
641-650				6	6	1				13
651-660				4	1	4				9
661-670				3	5					8
671-680				1	13	4	3			21
681-690				2	8	7	1			18
691-700				5	10	6	1			22
701-710				5	11	10	3			29
711-720				4	11	12	1	1		29
721-730				7	8	19	3			37
731-740				3	15	13	2			33
741-750				2	10	7	5		1	25
751-760				3	8	7	1	1		20
761-770				2	5	10	2			19
771-780				2	5	10	2			19
781-790					9	10	3			22
791-800					2	6	1			9
801-810					2	1	3			6
811-820					3	4	1			8
821-830				1	1					2
831-840						3	1			4
841-850					2	1	1			4
851-860						1				1
861-870										0
871-880										0
881-890										0
891-900										0
901-910										0
911-920						1				1
Total	6	66	23	66	145	139	34	2	1	482

Para la evaluación del crecimiento individual de *C. othonopterus* se hizo una inferencia multimodelo a partir de los valores de edad y tallas observadas, siguiendo la metodología descrita por Burnham y Anderson (2002). Los modelos empleados para el ajuste fueron elegidos con base en la cantidad de parámetros presentes en sus ecuaciones, forma y tipo de curva proyectada, así como en los distintos supuestos biológicos. Los modelos contemplados fueron el de von Bertalanffy (MCBV; von Bertalanffy 1938), el de Gompertz (Gompertz 1825), el Logístico (Ricker 1975) y el general de Schnute (Schnute 1981).

El MCVB (von Bertalanffy 1938), que es el más usado en pesquerías (Arkhipkin y Roa-Ureta 2005), asume que las condiciones ambientales son constantes (Araya y Cubillos 2006). Sostiene que el crecimiento en peces está condicionado a procesos fisiológicos y que es el resultado neto de dos procesos opuestos, el catabolismo y anabolismo (von Bertalanffy 1938). La curva del modelo presenta una forma exponencial inversa, es de tipo asintótica y tiene tres parámetros en su ecuación, que se relacionan de la siguiente manera:

$$L_{(t)} = L_\infty\left(1 - e^{-K(t-t_0)}\right) \quad \text{Ec. 1}$$

El modelo de Gompertz ha demostrado que describe mejor el crecimiento absoluto de muchas especies acuáticas (Katsanevakis 2006) y es usado a menudo (Ricker 1975). Presenta una forma sigmoidea en su curva y asume un decremento exponencial de la tasa de crecimiento con relación a la edad (Katsanevakis y Maravelias 2008). El modelo es de tipo asintótico y presenta tres parámetros en su ecuación:

$$L_{(t)} = L_\infty e^{-e-K(t-t_0)} \quad \text{Ec. 2}$$

El Logístico (Ricker 1975) es un modelo que al igual que el de Gompertz, tiende a caracterizar bien el crecimiento cuando éste es relativamente lento en estadios tempranos de vida (Griffiths *et al.* 2010). Presenta una curva sigmoidea, es de tipo asintótico y presenta también tres parámetros en su ecuación:

$$L_{(t)} = \frac{L_\infty}{\left(1+e^{-K(t-t_0)}\right)} \quad \text{Ec. 3}$$

En estos tres modelos, la L_t es longitud a la edad t. Se presenta la variable tiempo en años (t) y los mismos parámetros de crecimiento por estimar en sus ecuaciones, que son: L_∞, que es la longitud asintótica en mm; K es el coeficiente instantáneo de crecimiento (anual) y t_0 es la edad teórica (años) a la que el organismo tiene una longitud igual a cero.

El modelo general de Schnute (1981) presenta una curva versátil que permite hacer comparaciones de funciones de crecimiento, en las que se puede mostrar un crecimiento de tipo asintótico y no asintótico dependiendo del valor de los parámetros (Montgomery *et al*. 2010). La ecuación se describe de la siguiente manera:

$$L_{(t)} = \left[Y_1{}^b + \left(Y_2{}^b - Y_1{}^b\right)\frac{1-e^{-a(t-T_1)}}{1-e^{-a(T_2-T_1)}}\right]^{\frac{1}{b}} \quad \text{Ec. 4}$$

Donde T_1 es la edad más pequeña en los datos; T_2 es la edad más grande en los datos; a es la tasa relativa de crecimiento (equivalente a K en los modelos MCVB, Gompertz y Logístico); b es un incremento relativo en la tasa de crecimiento (incremento constante en tiempo); Y_1 es la talla a la edad T_1; Y_2 es la talla a la edad T_2. Los parámetros a estimar en el modelo son; a, b, Y_1 y Y_2.

Los parámetros de los cuatro modelos utilizados fueron estimados a través de la minimización del estimador Suma de Residuales Cuadrados (SRC), asumiendo un error de tipo aditivo y siguiendo el algoritmo de Newton (Neter *et al.* 1996). El procedimiento hace un nuevo cálculo de valores, tanto del criterio de ajuste como de parámetros en los modelos. Esto se realiza por medio de iteraciones y aproximaciones sucesivas entre los valores observados y teóricos hasta encontrar el mejor ajuste (solver; Excel-Microsoft Office ®).

El valor del criterio de ajuste SRC fue obtenido con la suma de las diferencias cuadráticas de los valores observados y los valores teóricos de cada modelo con el uso de la siguiente ecuación:

$$SRC = \sum_{i=1}^{n}\left(Lt_{i_{obs}} - Lt_{i_{calc}}\right)^2 \quad \text{Ec. 5}$$

Donde SRC es la suma de residuales cuadrados; $Lt_{i\ obs}$ es la longitud al tiempo i para cada talla observada; $Lt_{i\ calc}$ es la longitud al tiempo i para cada talla calculada. Una vez estimados los parámetros de crecimiento de cada uno de los modelos, se procedió a utilizar los valores de a, b, Y_1 y Y_2 del modelo de crecimiento de Schnute para calcular L_∞ y t_0 (definida por Schnute como τ_0) con las siguientes ecuaciones (Schnute 1981):

$$\tau_0 = \tau_1 + \tau_2 - \frac{1}{a}\,Ln\left[\frac{e^{a\tau_2}\ Y_2{}^b - e^{a\tau_1}\ Y_1{}^b}{Y_2{}^b - Y_1{}^b}\right] \quad \text{Ec. 6}$$

$$L_\infty = \left[\frac{e^{a\tau_2}\ Y_2{}^b - e^{a\tau_1}\ Y_1{}^b}{e^{a\tau_2} - e^{a\tau_1}}\right]^{\frac{1}{b}} \quad \text{Ec. 7}$$

Para el estimado de estos parámetros del modelo con las ecuaciones 6 y 7, se asume que $a \neq 0$ y $b \neq 0$ (Schnute 1981).

Los intervalos de confianza de cada parámetro de crecimiento estimado (k) en los cuatro modelos fueron calculados con una prueba t de Student, que se describe de la siguiente manera:

$$I.C.(k) = k \pm t_{0.95,2g.l.}(E.E.) \quad \text{Ec. 8}$$

Donde k es el valor del parámetro estimado (L_∞, K, t_0); $E.E.$ es el error estándar de cada parámetro

y *t* es el valor tabular de la prueba con un nivel de significancia de 0.05 con 2 grados de libertad.

Para la selección del mejor modelo de crecimiento se siguió el criterio de información de Akaike (AIC), contemplando los valores SRC y el número de parámetros de cada modelo (*k*). Después de esto, se realizó una corrección de los valores de AIC en cada uno de los modelos (AIC_c). Éste es un procedimiento para muestras pequeñas, donde el valor de n/*k* es menor a 40, pero que se recomienda realizar aunque el tamaño de la muestra sea grande (Burnham y Anderson 2002). La corrección de AIC para la curvina golfina se llevó a cabo a través de la siguiente ecuación:

$$AIC_C = AIC + \frac{2k(k+1)}{n-k-1} \qquad \text{Ec. 9}$$

Donde para la suma de residuales cuadrados

$$AIC = n\left(log\ \left(2\pi\frac{SRC}{n}\right)+1\right)+2k \qquad \text{Ec. 10}$$

Con base en los valores de AIC_c se identificó el valor mínimo y se determinó el valor de *delta* (Δ) para cada modelo. El procedimiento consistió en hacer una diferencia de estos valores:

$$\Delta_i = AICc_i - AICc_{mín} \qquad \text{Ec. 11}$$

Si el valor de Δ_i en el modelo es superior a 10, éste no está apoyado por los datos y no se debe considerar para la selección del mejor modelo. Si el valor de Δ_i está entre 7 y 4, se sostiene que el modelo está apoyado moderadamente por los datos, mientras que si Δ_i presenta valores menores de 2, se sostiene que el modelo está fuertemente respaldado por los datos (Burnham y Anderson 2002).

Para tener mayor certeza en cuanto a la selección del mejor modelo que describe el crecimiento individual de *C. othonopterus*, se calculó la plausibilidad de cada uno de los modelos candidatos. En el procedimiento se evidencia la ponderación de Akaike para el mejor modelo por seleccionar (Burnham y Anderson 2002). Esto se llevó a cabo con la siguiente fórmula:

$$w_i = \frac{exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_i\right)}{\sum_{k=1}^{4} exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_k\right)} \qquad \text{Ec. 12}$$

Con los valores del peso ponderado de Akaike se obtuvo el valor porcentual multiplicando $w_i \cdot 100$ para cada uno de los modelos. Con base en los resultados se procedió a seleccionar el modelo con el mayor valor porcentual (más cercano a 100%) para tomarse como aquel que explica de mejor manera, según los datos analizados, el crecimiento individual de *C. othonopterus* en el Alto Golfo de California.

Resultados

Se analizaron los datos de edad-talla de un total de 482 individuos de *C. othonopterus* para el estimado de crecimiento individual. Las longitudes totales examinadas se encontraron en un intervalo entre los 141-920 mm LT. La distribución de frecuencias presente en la clave utilizada reflejó dos grupos de tallas: el primero que va de los 141-390 mm LT y el segundo de 551-850 mm LT (Fig. 1).

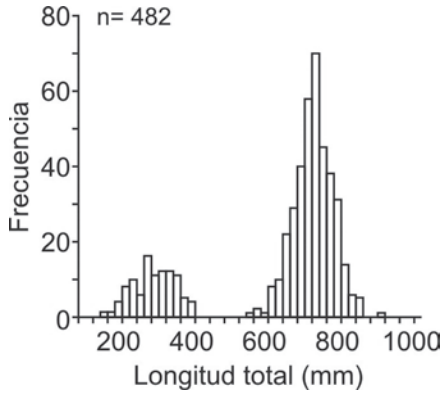


Fig. 1. Distribución de frecuencias de tallas de la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* en el Alto Golfo de California.

Los individuos de *C. othonopterus* estuvieron en un intervalo de edades de 1-9 años. Individuos con tallas de 211-280 mm LT presentaron la edad de un año y el espécimen más viejo presentó una edad de nueve años, el cual se encontró en una talla de 745 mm LT. El organismo más pequeño en el estudio presentó una talla de 145 mm LT y una edad de dos años, mientras que el individuo más grande presentó una longitud de 915 mm LT con una edad de seis años.

De forma general, el intervalo de edades de 2-7 años estuvo bien representado para

C. othonopterus, pero las mayores frecuencias se encontraron a los cinco y seis años. Las edades menos frecuentes se presentaron entre los individuos más jóvenes (un año) y los más viejos (ocho y nueve años). En particular, los individuos de tres años presentaron poca frecuencia, ya que existe un hueco de datos entre los 391-550 mm LT, lo que pudiera estar excluyendo la presencia de organismos más grandes en esta edad (Fig. 2).

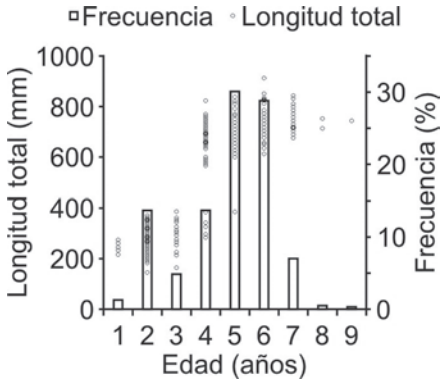


Fig. 2. Distribución de frecuencias de edad y longitud para la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* en el Alto Golfo de California.

Los datos observados presentes en la clave talla-edad de la curvina golfina en el Alto Golfo de California (Tabla 1; de Román-Rodríguez, 2000[1]), así como las curvas teóricas ajustadas de cada uno de los modelos de crecimiento se muestran en la *figura 3*. Los valores de los parámetros que describen a las curvas proyectadas por cada modelo se muestran en la *tabla 2*. Para cada modelo se utilizó como criterio de ajuste la SRC, cuyos valores fueron para MCVB = 3 401 495.92, modelo de Gompertz = 3 001 305.17, el modelo Logístico = 2 803 037.44 y el modelo general de Schnute = 3 374 765.08.

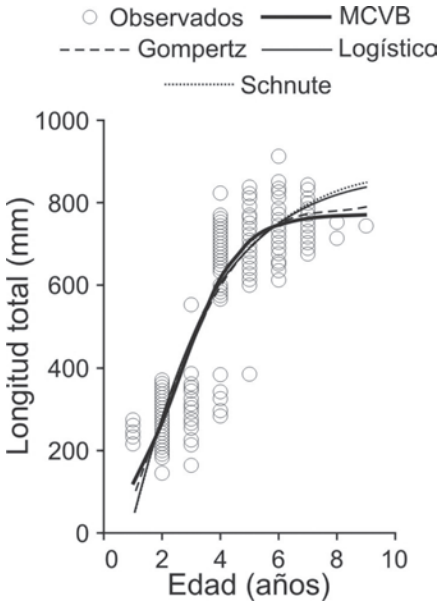


Fig. 3. Valores observados y curvas de los modelos de crecimiento candidatos para la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* en el Alto Golfo de California.

El modelo Logístico es el que estuvo mejor respaldado por los datos después de seguir el enfoque multimodelo en *C. othonopterus*. Este modelo presentó valores menores de AIC_c y Δ_i, y un valor mayor en w_i (99.92 %) en relación con los demás modelos candidatos. El valor de L_∞ presentado por el modelo Logístico fue de 772.23 mm LT (IC 95% 769.4-774.9).

La curva de crecimiento que mejor describe el crecimiento de *C. othonopterus* según los datos analizados se presenta en la *figura 4*. Los datos de edad-talla y la curva predicha por el mejor modelo en el presente análisis muestran que el crecimiento del *C. othonopterus* es lento en los primeros dos años de vida, acelerándose de los 2-4 años de vida. Después de esto, el crecimiento

Tabla 2
Comparación de los parámetros de crecimiento (I.C. 95%) de cada uno de los modelos puestos a prueba en *Cynoscion othonopterus*. *Valores calculados a partir de los parámetros estimados del modelo general de Schnute ($a = K$)

Modelos	*k*	*SRC*	L_∞ *(mm)*	*K (anual)*	t_0 *(anual)*	*a*	*b*	Y_1	Y_2
MCVB	3	3 401 495.9	889.3 (886.5-892.0)	0.36 (0.12-0.59)	0.85 (0.72-0.97)	-	-	-	-
Gompertz	3	3 001 305.1	797.7 (794.9-800.4)	0.71 (0.47-0.94)	2.10 (1.98-2.23)	-	-	-	-
Logístico	3	2 803 037.4	772.2 (769.4-774.9)	1.02 (0.78-1.25)	2.64 (2.51-2.76)	-	-	-	-
Schnute	4	3 374 765.0	*1 377.0 (1374.2-1379.8)	0.35 (0.11-0.58)	*0.82 (0.70-0.95)	0.35	0.92	68.55	1 385.48

MCVB: modelo de crecimiento de von Bertalanffy.

de la especie se torna lento a medida que se aproxima a la asíntota (>4 años).

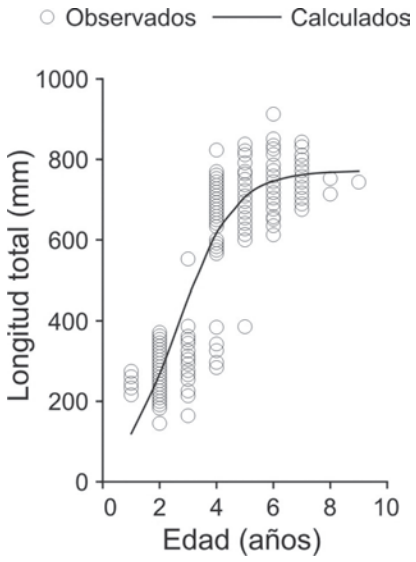


Fig. 4. Valores observados y curva de crecimiento del modelo Logístico para la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* en el Alto Golfo de California.

Discusión

Los resultados de la estimación del crecimiento individual de *C. othonopterus* realizada en este trabajo se atribuyen a los datos contenidos en la tabla edad-talla de Román-Rodríguez (2000[1]). Las tallas se presentaron en un intervalo que evidencia un método de muestreo basado en capturas comerciales en la región. Los artes de pesca utilizados en la recolección de muestra presentan un efecto de selectividad e influyen en el intervalo de tallas de los datos analizados, ya que no estuvieron presentes tallas muy pequeñas, es decir, de individuos muy jóvenes (<140 mm LT). De la misma forma, existe una ausencia de datos en el intervalo de tallas que va de los 391-550 mm LT, lo que se puede atribuir a que se trata de individuos que no pudieron ser capturados en las muestras de la pesquería industrial y artesanal. Esto podría tener efectos en la estimación de parámetros en los modelos de crecimiento (Catalano y Allen 2010), sesgando las tendencias y formas de curva obtenidas en esta parte del ciclo de vida en la especie. El grupo de organismos con edades de 4-7 años y en tallas próximas a la asíntota estuvo bien representado, mientras que los peces más viejos, de 8-9 años, presentaron pocos individuos.

Hasta ahora existen pocos trabajos que tratan del crecimiento individual de la curvina golfina, cuyas estimaciones se basan en un sólo modelo, el de von Bertalanffy (por ejemplo, Román-Rodríguez 2000[1], Gherard *et al.* 2013). Los valores de los parámetros del MCVB calculados anteriormente para la especie están por encima del estimado por el mejor modelo (Logístico) de este trabajo, en donde se utilizó un enfoque multimodelo. Román-Rodríguez (2000[1]) reportó que $L_\infty = 815.9$ mm LT, $K = 0.51$ y $t_0 = 0.38$, mientras que Gherard *et al*. (2013) obtuvieron para $L_\infty = 1\,006$ mm LT, $K = 0.255$ y $t_0 = 0.616$. Comparando el valor de tales parámetros y los reportados en este trabajo con el mismo modelo (MCVB), se tiene que $L_\infty = 889.3$ mm LT (886.5-892.0), $K = 0.36$ (0.12-0.59) y $t_0 = 0.85$ (0.72-0.97). Se puede decir que las variaciones más evidentes de estas tres estimaciones se muestran en los valores del parámetro de longitud asintótica de la especie. A pesar de esto, nada asegura que estos estimados de crecimiento sean los más confiables y cercanos a la realidad para los datos utilizados. El establecer una comparación entre cuatro modelos con distintos supuestos biológicos, tipos y formas de curva, resulta valioso para hacer inferencias objetivas sobre los estimados de crecimiento (Beninger *et al.* 2012).

Teóricamente, el MCBV es un mal descriptor del crecimiento en las etapas tempranas de los organismos marinos (Gamito 1998), por eso fue necesario poner a prueba otros modelos que describieran de buena manera esta etapa del ciclo de vida en la curvina golfina. Otro de los criterios para utilizar más de un modelo de crecimiento fue la disposición y el acomodo de los datos edad-talla presentados por la población. A simple vista, los datos edad-talla mostraron una tendencia general que podía ser descrita de forma promedio por un modelo distinto al MCVB. Como modelos candidatos alternos al MCVB, se utilizaron el de Gompertz y el Logístico, que presentan una curva sigmoidea y han demostrado que describen de buena manera el crecimiento de muchas especies acuáticas (Katsanevakis 2006) y mejor cuando las especies presentan un crecimiento lento en estadios tempranos de vida (Griffiths *et al.* 2010). Gráficamente, los datos de

edad-talla observados en *C. othonopterus* mostraron una disposición o un acomodo que podría describirse por una curva de tipo sigmoideo (en forma de S). Una de las causas de la tendencia de esta curva pudo deberse a la ausencia de datos en el intervalo de tallas de 391-550 mm LT, lo que provocó una inflexión de la curva en esa región de los datos de edad-talla. Pero el hecho de que las edades de 1-3 años presentaran un intervalo de tallas similar, es evidencia de que la especie presenta un crecimiento lento en las etapas tempranas de vida. Esto da soporte a una mejor descripción por parte de una curva sigmoidea, tipo Gompertz o Logística. El último modelo candidato en la inferencia multimodelo realizada fue el general de Schnute, que presenta una curva teórica versátil capaz de tomar la forma de distintos modelos dependiendo de los valores de los parámetros (Schnute 1981) y permite hacer estimaciones de parámetros en ausencia de individuos muy jóvenes o muy viejos (Cerdenares-Ladrón de Guevara *et al.* 2011). Para este caso, dadas las propiedades que presenta el modelo, pudo haber ajustado muy bien, pero los datos y el AIC_c no lo mostraron así.

Para establecer una comparación de un sólo parámetro de crecimiento entre los cuatro modelos puestos a prueba, se presentaron los valores de L_∞ mm LT de cada uno de ellos (Tabla 3). Esto demostró que hay una diferencia en las estimaciones del parámetro entre los modelos puestos a prueba, que es de 604.85 mm entre la L_∞ menor (Logístico) y la mayor (Schnute). Es por ello que fue importante seguir un criterio de información que mostrara evidencia sobre el mejor modelo para los datos analizados y, por ende, para tomar en cuenta el parámetro L_∞ de ese modelo. En este caso, el modelo que presentó mayor plausibilidad fue aquel con un estimado menor en la longitud asintótica, el Logístico (L_∞ = 772.23 mm LT). Si se toma en cuenta lo que muestran el enfoque multimodelo (el MCVB) y el de Schnute, realizaron estimados mayores en el parámetro L_∞ y menores en el parámetro K con relación a los obtenidos por el Logístico. La talla que alcanza la especie es de por lo menos 700 mm LT (Fischer *et al.* 1995, Robertson y Allen 2002); sin embargo, los estimados para la talla máxima del MCVB y Schnute son muy superiores para los datos analizados. De los cuatro modelos puestos a prueba en este trabajo, el estimado de L_∞ del modelo Logístico fue el que más se acercó a lo que reportan las bases especializadas para *C. othonopterus*. Con base en las referencias tomadas, el estimado de L_∞ del modelo de Gompertz fue el segundo más cercano (797.7 mm LT). Estos parámetros (L_∞ y K) se utilizan como referencia biológica para definir mejores estrategias de pesca (Beddington y Kirkwood 2005), es por ello que si se hace un estimado de dichos valores tomando en cuenta lo que dicta un sólo modelo, los resultados podrían ser incorrectos y contraproducentes para el manejo del *stock* (Cailliet *et al.* 2006). De ahí la importancia de intervenir con el análisis multimodelo para los datos de la población que se tienen disponibles.

Con ello se evidencia el modelo que mejor describe el proceso de crecimiento en la población, y que debería ser usado (Haddon 2001). Aunque la selección del mejor modelo siempre dependerá del contexto en el que se trate la información (Araya y Cubillos 2006), se necesita un razonamiento biológico, así como de experiencia basada en estudios previos y la bondad de ajuste del modelo con respecto a los datos (Wang *et al.* 1995). Para el presente caso, el

Tabla 3
Valores de AIC, plausibilidad, longitud asintótica estimada, error estándar (E.E.) e intervalos de confianza (I.C. 95%) de L_∞ en los modelos de crecimiento para *C. othonopterus* en el Alto Golfo de California

Modelos	*k*	*AICc*	*Δi*	*wi (%)*	*L máx. (mm) Estimada*	*Error estándar*	*I.C (inf.) 95%.*	*I.C (sup.) 95%*
MCVB	3	2 246.84	40.507	0.00	889.3	1.414	886.5	892.0
Gompertz	3	2 220.64	14.306	0.08	797.7	1.404	794.9	800.4
Logístico	**3**	**2 206.33**	**0**	**99.92**	**772.2**	**1.402**	**769.4**	**774.9**
Schnute	4	2 247.19	40.856	0.00	1 377.0	1.419	1 374.2	1 379.8

MCVB: modelo de crecimiento de von Bertalanffy.

modelo Logístico fue el que presentó el mejor ajuste a los datos edad-talla. Dicho modelo describió un crecimiento de *C. othonopterus* a través de una curva sigmoidea que muestra un crecimiento lento en las primeras etapas de vida, acelerándose en el segundo cuarto del ciclo. La velocidad de crecimiento disminuye a medida que la talla de los organismos se aproxima a la asíntota, esto después de los cuatro años de vida. Con base en lo anterior, se destaca la aplicación de la teoría de los modelos múltiples y el uso de criterios de información, ya que ello brinda un análisis más robusto en la evaluación del crecimiento de las especies marinas. Así, se obtuvieron parámetros de crecimiento más precisos y exactos de la especie, según los datos disponibles. Esto es importante, ya que parámetros certeros permitirán hacer otros análisis y obtener conclusiones más atinadas sobre la población. Dichos datos deberían empatarse con información ambiental y con ello fortalecer el conocimiento que influya en el mejor manejo del recurso.

Conclusiones

Resulta de gran importancia emplear más de un modelo cuando se pretende evaluar el crecimiento individual en las poblaciones de peces. La comparación de distintos ajustes, junto con la aplicación de un criterio de información estadística, brindó bases más objetivas para la selección del mejor modelo de crecimiento en *C. othonopterus*. Se evidenció un modelo distinto (Logístico) al reportado con anterioridad (MCVB), que describe de mejor manera el crecimiento de la especie según los datos analizados. Se debería poner particular atención en la nueva información mostrada por el modelo Logístico en el presente estimado de crecimiento. Incluso, en un futuro, sería interesante tratar de tener representada la totalidad del espectro de tallas en el ciclo de vida de la especie. Esto para confirmar o refutar la cinética de crecimiento de la curvina golfina descrita en este análisis. Se necesitan cada vez más evaluaciones precisas en la ciencia pesquera y el enfoque multimodelo es una herramienta muy eficaz para realizarlas.

Agradecimientos

Se agradece al Dr. Enrique Morales Bojórquez (CIBNOR) por el conocimiento compartido acerca del enfoque multimodelo y a la Dra. Juana López Martínez (CIBNOR) por sus comentarios y sugerencias. De igual manera se agradecen las valiosas observaciones de los revisores del presente trabajo. Su apoyo fue muy importante para la realización de este análisis.

Literatura citada

ARAYA M y LA Cubillos. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. *Environmental Biology of Fishes* 77(3-4): 293-300.

ARKHIPKIN AI y R Roa-Ureta. 2005. Identification of ontogenetic growth models for squid. *Marine and Freshwater Research* 56(4): 371-386.

BARRETO RR, RP Lessa, FH Hazin y FM Santana. 2011. Age and growth of the Blacknose Shark, *Carcharhinus acronotus* (Poey 1860) off the northeastern Brazilian Coast *Fisheries Research* 110(1): 170-176.

BEDDINGTON JR y GP Kirkwood. 2005 The estimation of potential yields and stock status using life-history parameters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360(1453): 163-170.

BENINGER PG, I Boldina y S Katsanevakis. 2012. Strengthening statistical usage in marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 426-427: 97-108.

BURNHAM K P y DR Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer. New York. 488p.

CAILLIET GM y KJ Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. *En*: JA Musick, JC Carrier y MR Heithaus (eds.). *Biology of sharks and their relatives.* CRC Press LLC. Boca Raton, pp: 399-447.

CAILLIET GM, WD Smith, HF Mollet y KJ Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes* 77(3): 211-228.

CATALANO MJ y S Allen. 2010. A size- and age-structured model to estimate fish recruitment, growth, mortality, and gear selectivity. *Fisheries Research* 105(1): 38-45.

CERDENARES-LADRÓN DE GUEVARA G, E Morales-Bojórquez y R Rodríguez-Sánchez. 2011. Age

and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Marine Biology Research* 7(5): 488-499.

CONAPESCA. 2010. Programa de ordenamiento pesquero de la curvina golfina en el alto Golfo de California. México. SAGARPA. 252p.

CRUZ-VÁZQUEZ R, G Rodríguez-Domínguez, E Alcántara-Razo y EA Aragón-Noriega. 2012. Estimation of individual growth parameters of the Cortes Geoduck *Panopea globosa* from the Central Gulf of California using a multi-model approach. *Journal of Shellfish Research* 31(3): 725-732.

DOF. 2007. Norma Oficial Mexicana NOM-063-PESC-2005, pesca responsable de la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* en aguas de jurisdicción Federal del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado: especificaciones para su aprovechamiento. Diario Oficial de la Federación. México. 6 de agosto de 2007.

FISCHER W, F Krupp, W Schneider, C Sommer, KE Carpenter y VH Niem. 1995. *Pacífico centro oriental. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca FAO.* Roma II-III: 648-1652.

GAMITO S. 1998. Growth models and their use in ecological modeling: an application to a fish population. *Ecological Modelling* 113: 83-94.

GHERARD KE, BE Erisman, O Aburto-Oropeza, K Rowell y LG Allen. 2013. Growth, development, and reproduction in Gulf Corvine (*Cynoscion othonopterus*). *Bulletin Southern California Academy of Sciences* 112(1): 1-18.

GOMPERTZ B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 115: 513-583.

GRIFFITHS SP, GC Fry, FJ Manson y DC Lou. 2010. Age and growth of Longtail Tuna (*Thunnus tonggol*) in tropical and temperate waters of the central Indo-Pacific. *ICES Journal of Marine Science* 67(1): 125-134.

HADDON M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman and Hall. Boca Raton. 406p.

KATSANEVAKIS S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81(2-3): 229-235.

KATSANEVAKIS S y CD Maravelias. 2008. Modelling fish growth: Multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries* 9(2): 178-187.

MERCIER L, J Panfili, C Paillon, AN'diaye, D Mouillot y AM Darnaude. 2011. Otolith reading and multi-model inference for improved estimation of age and growth in the gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92(4): 534-545.

MONTGOMERY SS, CT Walsh, M Haddon, CL Kesby y DD Johnson. 2010. Using length data in the Schnute Model to describe growth in a metapenaeid from waters off Australia. *Marine and Freshwater Research* 61: 1435-1445.

NETER J, MH Kutner, J Nachtschien y W Wasserman. 1996. *Applied linear statistical models.* McGraw-Hill/Irwin. Chicago. 1408p.

RICKER WE. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of Fisheries Research Board Canada* 191: 1-382.

ROBERTSON DR y GR Allen. 2002. *Peces costeros del Pacífico oriental tropical: un sistema de información*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá.

SCHNUTE J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38(9): 1128-1140.

SOLANA-SANSORES LR, I Dicante, L Luna y R Villaseñor-Talavera. 2012. Selectividad de redes para capturar curvina golfina (*Cynoscion othonopterus*) en el Alto Golfo de California, México. *Hidrobiológica* 22(2): 132-141.

VON BERTALANFFY L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10(2): 181-213.

WANG YG, MR Thomas e IF Somers. 1995. A maximum likelihood approach for estimating growth from tag-recapture data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52(2): 252-259.

Recibido: 15 de mayo de 2013.
Aceptado: 14 de diciembre de 2013.

Ciencia Pesquera (2014) 22(1): 89-101

Adaptabilidad y sostenibilidad: un enfoque holístico hacia el manejo de ecosistemas acuáticos explotados

Francisco Arreguín-Sánchez[*]

Los modelos poblacionales utilizados para asesorar científicamente la gestión de la pesca ya no son suficientes para lograr una pesca sostenible. El supuesto de que la pesca es el principal inductor de la variación de la población, y de una capacidad de carga estable no son adecuados ante el cambio climático. Se muestra un indicador holístico de sostenibilidad (*F*) de los ecosistemas basado en la dinámica de flujos de energía de la red trófica y teoría de la información. Este índice representa la capacidad de auto-organización del ecosistema. Se aplicó al ecosistema costero de Atasta (sur del Golfo de México) y el norte del Golfo de California. Se utilizó una proyección de 100 años de cambio climático (temperatura) según el modelo A1B del IPCC. En el primer caso el índice *F* mostró una tendencia decreciente con variación aumentado con el tiempo. Se observaron períodos con valor similar de *F*, pero diferente organización del ecosistema. En el segundo caso se aplicó el concepto de "ventana de vitalidad", donde se observa una tendencia a la degradación del ecosistema con el tiempo. Es evidente la necesidad de una estrategia de manejo basada en adaptabilidad para una pesca sostenible. Se discute el valor intrínseco del indicador *F*, sugiriéndose un cambio de paradigma, es decir, reconocer que el manejo convencional basado en poblaciones ya no es suficiente y adoptar una estrategia de gestión donde la condición del ecosistema sea definida, para posteriormente establecer los controles de la pesca para los recursos individuales.
Palabras clave: Capacidad de auto-organización, ecosistema, cambio climático, manejo de pesquerías.

Adaptability and sustainability: a holistic approach to the management of exploited aquatic ecosystems

Population models used for scientific advice to fisheries management are no longer sufficient to achieve sustainable fisheries. The assumptions that fishing is the main driver for population change and a stable carrying capacity are not suitable to climate change. A holistic indicator (*F*) representing ecosystem sustainability is shown; which is based on flows of energy throughout the food web and information theory. This index represents the ecosystem self-organization capacity. Index *F* was applied to a coastal ecosystem off Atasta, Southern Gulf of Mexico, and to the northern Gulf of California. The A1B model of the IPCC was used to obtain a projection of 100 years of climate change (temperature) for each region. In the first case the index *F* showed a decreasing trend with increasing variation. For different time periods similar values of *F* were observed, with different ecosystem organization among the periods. In the second case the concept of "window of vitality" was applied, where an ecosystem tendency to degradation over time was observed. Results clearly suggest the need of a management strategy based on adaptability to achieve sustainable fisheries. The intrinsic value of *F* is discussed, suggesting a paradigm shift, *i.e*. recognize that conventional management based on the population concept is not enough, and adopt a management strategy where the state of the ecosystem is defined, and then establish limits of fishing for individual fish resources.
Key words: Self-organization capacity, ecosystem, climate change, fisheries management.

Introducción

Una de las mayores preocupaciones en el manejo de los recursos pesqueros es el aparente incremento de pesquerías en estado de deterioro debido a la pesca excesiva (Fernández *et al.* 2010, FAO 2011, DOF 2012), condición que se asocia a la baja eficiencia de las medidas de manejo adoptadas. Desde una perspectiva científica se ha sugerido que los modelos poblacionales que de manera convencional son utilizados para esta asesoría al sector pesquero, ya no son suficientes para explicar y representar la variación de la abundancia de las poblaciones explotadas y se ha sugerido adoptar un enfoque de manejo basado en el ecosistema (FAO 2008).

En términos generales, los modelos basados en el concepto de población, en los cuales

[*] Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN. AP 592, La Paz, 23000, Baja California Sur, México. *farregui@ipn.mx*

se sustenta la asesoría científica para el manejo de los recursos, suponen que la principal fuente de variación de la abundancia de las poblaciones explotadas es la pesca, lo que implica una capacidad de carga estable, donde las variaciones debidas a cambios ambientales o asociadas a las interdependencias biológicas son menores y poco significativas en proporción con las inducidas por la pesca (*e.g*. Beverton y Holt 1957, Ricker 1975, Gulland 1983, Hilborn y Walters 1994, Beddington y Kirkwood 2005). Como consecuencia directa, esta noción supone implícitamente que los ecosistemas tienden a ser también estables, si bien se ha reconocido la importancia de las interdependencias biológicas (Gulland y García 1984, Sughigara *et al*. 1984). Al observar la *figura 1* es posible entender por qué estos supuestos fueron en su momento razonables y, por consiguiente, que se convirtieran en la base de la asesoría científica convencional durante alrededor de siete décadas. Sin embargo, la condición actual relativa a los cambios ambientales con tendencia, como por ejemplo el cambio climático, implica que ya no es sólo la pesca la principal fuente de variación de la abundancia de las poblaciones.

En este contexto es fácil explicar el por qué de la baja eficiencia de las medidas de manejo. Conforme el concepto de población, al considerarse la pesca como principal fuente de variación, la incertidumbre involucrada en los modelos es relativamente baja y, como consecuencia, la probabilidad de éxito de las medidas de manejo es alta. Sin embargo, en la actualidad, al ser la variación ambiental con tendencia una fuente de variación no considerada en los modelos, ésta queda incluida como parte de la incertidumbre, provocando menor variación explicada y, por tanto, hay menos probabilidad de éxito de las medidas de manejo. Un aspecto adicional es que la variabilidad ambiental con tendencia ocasiona también efectos en la estructura de los ecosistemas, concibiendo aquí la estructura en términos de la proporcionalidad en las abundancias

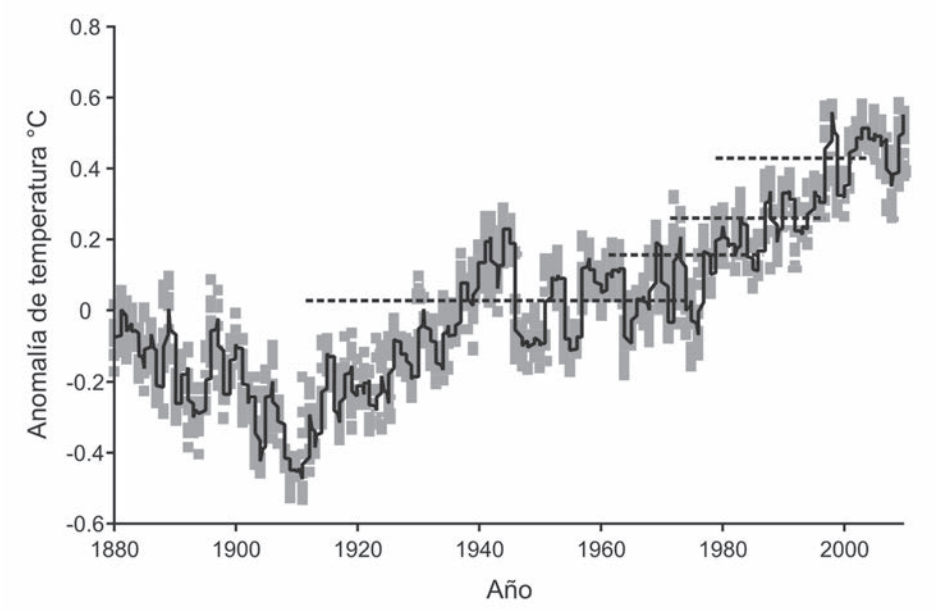


Fig. 1. Serie histórica de la anomalía de la temperatura superficial global del mar. Nótese el periodo de relativa estabilidad de aproximadamente 1920 a 1980 (línea punteada inferior), mostrando una tendencia ascendente en las últimas tres décadas. Si se supone que la temperatura es un indicador de las condiciones ambientales, resulta lógico suponer que para el periodo de 1920 a 1980 los sistemas naturales fueran relativamente estables, y el supuesto de que el esfuerzo de pesca es el principal inductor de variación de la abundancia de las poblaciones marinas resultaba razonable. Sin embargo después de 1980, con la tendencia ascendente, este supuesto dejó de ser aceptable. Nótese que después de 1980 la tendencia sugiere diferentes estados del ecosistema, periodos estables separados por periodos de transición cortos (líneas punteadas).

relativas de las poblaciones. En estas condiciones, las interdependencias biológicas se agregan también como fuente de variación importante contribuyendo a elevar la incertidumbre en los modelos poblacionales convencionales. En este contexto es claro de dónde surge la consideración del manejo basado en el ecosistema.

El enfoque de manejo basado en el ecosistema debe ser considerado con detenimiento. En la práctica, se tiende a utilizar el conocimiento del ecosistema como marco de referencia, fundamentalmente en términos del efecto directo o indirecto de la pesca sobre otras poblaciones o hábitats, por ejemplo, en relación con capturas incidentales (D'Agrosa *et al.* 2000, Hall *et al*. 2000, Lewison *et al.* 2004, Moore *et al*. 2009), efecto sobre especies de interés público para conservación (Johnson *et al*. 2005, Giffoni *et al*. 2008, Navarro 2008), efectos sobre la biodiversidad (Stevens *et al*. 2000, Thrush *et al*. 2001, Colleman y Williams 2002, LeQuesne y Jennings 2012), entre otros; y las medidas de manejo asociadas se orientan hacia recuperación de *stocks* (Froese y Proel 2010, Gårdmark *et al*. 2011, Ward-Paige *et al.* 2012), restauración de poblaciones o hábitats (Lotze *et al*. 2011, Wilberg *et al*. 2011) o, incluso, la pretensión de llevar al sistema a estados anteriores que se estiman de mayor producción histórica (Mohamed 2010, Pitcher y Lam 2010). Todas estas medidas suponen implícitamente ecosistemas estables, pues se espera retornar a estados previos del ecosistema por medio del control de la pesca. Esta noción, a pesar de incluir el conocimiento de la dinámica de los ecosistemas, equivale a la condición del manejo convencional basado en poblaciones, pues ignora la evolución del ecosistema asociada a los cambios ambientales derivados de fenómenos como el cambio climático. Desde luego, en la medida en que los supuestos se cumplan, las medidas de manejo tendrán mayor probabilidad de éxito.

En términos de sustentabilidad, en ausencia del efecto ambiental, la perspectiva poblacional sugiere que el mantener una tasa de extracción que no afecte la tasa natural de renovación, permite mantener una biomasa estable resultando en una explotación sostenible. Sin embargo, desde una perspectiva del ecosistema, que considera el efecto ambiental, la sostenibilidad de un sistema explotado se mide por el mantenimiento de la organización y la función del ecosistema, ya que, es posible que la proporción relativa entre las biomasas de sus componentes varíe, pero no así su organización ni función. Este concepto parece más apropiado para el estado actual de los ecosistemas explotados donde las estrategias de pesca deberán irse adaptando a los cambios de las biomasas relativas de las poblaciones del ecosistema. De hecho, éste sería aproximadamente el proceso de evolución de los ecosistemas, aún sin perturbaciones de origen antrópico. De este contexto resulta la presente contribución, donde se expone la estimación de un índice holístico y dinámico de sostenibilidad basado en teoría de la información, que muestra la necesidad de adoptar una estrategia de adaptabilidad para el manejo sostenible de ecosistemas acuáticos explotados con base en el efecto de la variación natural expresada por el efecto del cambio climático.

Materiales y métodos

El desarrollo teórico del índice (holístico) de sostenibilidad del ecosistema fue desarrollado por Ulanowicz (2009). Considérese una red trófica representativa de un ecosistema hipotético. Sea $T_{i,j}$ la probabilidad de que una partícula de biomasa (energía) se traslade desde un componente i a uno j donde T representa el flujo de energía y, por consiguiente, la probabilidad de no ocurrencia de este evento sería $(1 - T_{i,j})$. De acuerdo con Ulanowicz (2009), el producto de estas dos probabilidades se conoce como "indeterminancia", que es un atributo intrínseco de sistemas dinámicos. La indeterminancia es una propiedad definida por el hecho de que para una partícula en movimiento no es posible determinar simultáneamente velocidad y posición, de ahí que sea un atributo intrínseco de un sistema dinámico.

Siguiendo la noción de Boltzman (1872) en términos de teoría de información, la probabilidad de no-ocurrencia de un evento, s_i, sería definida como $s_i = -kLog(T_i)$, y la indeterminancia del evento T_i sería $h_i = -kT_iLog(T_i)$. Nótese que esta expresión es la misma del índice de Shanon-Weaver propuesta por MacArthur (1955) para

medir la incertidumbre en los flujos de energía en una red trófica. Ahora bien, para dos eventos que ocurren conjuntamente, la no ocurrencia estaría representada como $s_{i,j} = -kLog(T_{i,j})$, donde los eventos *i* y *j* pueden ser totalmente independientes o limitarse uno al otro. Si *i* y *j* son por completo independientes, la indeterminancia es máxima, $s_{i,j}^{max}$. De esta manera, la diferencia $x_{i,j} = s_{i,j}^{max} - s_{i,j}$ será la medida de la limitación de *i* sobre *j*, con la propiedad de que esta limitación es simétrica para la limitación de *j* sobre *i*. Si se consideran estas probabilidades como representativas de una red trófica, la limitación de flujos es representada por especies especialistas, por ejemplo, en casos extremos como los del koala o el oso panda, el flujo de los productores primarios (eucalipto y bambú, respectivamente) debe mantenerse para que no desaparezcan esos componentes del sistema; es decir, siempre deberá mantenerse una cierta proporción de flujo de energía (no interrumpirse) para que estas especies persistan y, en consecuencia, la organización del ecosistema se mantenga. En este mismo contexto, la limitación mutua promedio mide la dependencia de un componente sobre el otro.

Ahora bien, para un conjunto de eventos, la indeterminancia total, *H*, expresa la capacidad de organización (desarrollo) del sistema, y es definida como:

$$H = \Sigma_i h_i = -k \Sigma_i T_i Log(T_i) \qquad \text{Ec. 1}$$

y la limitación mutua promedio de todo el conjunto de eventos será la suma de las diferencias de las limitaciones mutuas (o información mutua promedio), expresadas como:

$$X = \Sigma_{i,j} T_{i,j} x_{i,j} \qquad \text{Ec. 2}$$

De acuerdo con esto, *X* es una medida del orden del sistema, de tal suerte que cuando un evento limita o inhibe totalmente a otro, $X = 0$.

Cuando los eventos son totalmente independientes, $X = H = 1$, y representan la entropía del sistema (tendencia al desorden), donde $H \geq = X \geq = 0$, esto es, la indeterminancia total ≥ limitación mutua promedio total ≥ 0, y, en consecuencia, la potencia del sistema en reserva, ψ, será $\psi = H - X$, esto es, la diferencia entre la indeterminancia total y la limitación mutua promedio.

Para flujos de energía en la cadena trófica, donde *i* representa la presa y *j* al predador, Ulanowicz (2009) describe los siguientes términos:

$$C = H = -k \sum_{i,j} \frac{T_{i,j}}{T_{\circ,\circ}} Log\left(\frac{T_{i,j}}{T_{\circ,\circ}}\right) \qquad \text{Ec. 3}$$

$$A = X = -k \sum_{i,j} \frac{T_{i,j}}{T_{\circ,\circ}} Log\left(\frac{T_{i,j} T_{\circ,\circ}}{T_{i,\circ} T_{\circ,j}}\right) \qquad \text{Ec. 4}$$

$$\phi = \psi = -k \sum_{i,j} \frac{T_{i,j}}{T_{\circ,\circ}} Log\left(\frac{T_{i,j}^2}{T_{i,\circ} T_{\circ,j}}\right) \qquad \text{Ec. 5}$$

Donde *A* es denominada como Ascendencia, y representa la información mutua promedio (grado de organización de la red); *C* como Capacidad de Desarrollo del ecosistema, que equivale al máximo valor posible de *A*; y ø, denominado *overhead*, representa la energía en reserva del sistema; *c*, *j* representa la suma de presas "*i*" hacia el depredador "*j*"; e *i*, *c* representa la suma de todos los depredadores que actúan sobre una presa.

Siguiendo a Ulanowicz (2009, 2011), el cociente $A/C = \alpha$ representa una medida relativa del poder de organización del ecosistema (orden), donde $1 > \alpha > 0$; y, por consiguiente, $1 - \alpha$ será una medida relativa de la ganancia de entropía (desorden).

Siguiendo la misma noción de Boltzman (1872), Ulanowicz (2009, 2011) propone una medida de aptitud o potencial de auto-organización, *F*, del ecosistema como sigue:

$$F = -\left[\frac{e}{Log(e)}\right] \alpha^{\beta} Log(\alpha^{\beta}) \qquad \text{Ec. 6}$$

Donde *e* es la base de logaritmo natural, y β es un parámetro de ajuste, donde $1 > F > 0$ (sin dimensión).

En este contexto, la capacidad de auto-organización del ecosistema es tomada como una medida de la sostenibilidad, y la ecuación anterior, que describe una función parabólica, representa un estimador de dicha capacidad de auto-organización, *F*. Esta función (Fig. 2) sugiere que los ecosistemas alcanzan su máxima capacidad de auto-organización en niveles intermedios de grado de orden, disminuyendo hacia los extremos en función de la ganancia o la pérdida de entropía.

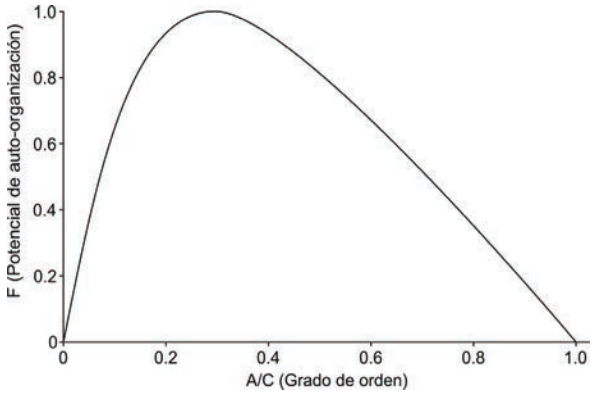


Fig. 2. Relación teórica entre la capacidad de auto-organización de un ecosistema con respecto al cambio en su orden (entropía). Hacia el origen corresponden sistemas poco organizados, con exceso de "overhead" y poco eficientes; mientras que hacia el extremo derecho se ubican los ecosistemas más complejos, con mayor limitación de flujos, más eficientes y menor "overhead". La mayor capacidad de auto-organización se ubica en algún punto intermedio entre los dos extremos. Nótese que la trayectoria de un sistema, después de una perturbación severa, sería hacia la izquierda del nivel máximo, ganando entropía (perdiendo orden), representando un estado de degradación del ecosistema. De acuerdo a su deducción las unidades de medida de ambos ejes son flowbits.

Este estimador de sostenibilidad fue aplicado a dos estudios de caso, el ecosistema costero de Atasta, al sur del Golfo de México (Arreguín-Sánchez *et al*. 2005[1]), y al ecosistema del Alto Golfo de California (Lercari y Arreguín-Sánchez 2008). En ambos casos se exploró el efecto del cambio climático, evaluando los cambios en sustentabilidad a lo largo de un periodo de tiempo. Para el ecosistema de Atasta se utilizó como índice climático la Oscilación Multidecadal del Atlántico (AMO, por sus siglas en inglés) que expresa cambios regionales en la temperatura superficial del mar (*www.esrl.noaa.gov/psd/data/timeseries/AMO/*), tomando adicionalmente la proyección del modelo A1B del IPCC (2000[2]) que predice un aumento máximo de 3°C en los próximos 100 años; mientras que para el alto Golfo de California se consideró tanto la anomalía de temperatura superficial del mar a partir de 1900 hasta el presente, como la predicción del modelo A1B del IPCC para los próximos 100 años. En ambos casos, el patrón de variación de temperatura se incorporó en el modelo ECOSIM (Walters *et al.* 1997) como forzante sobre la tasa de producción de los productores primarios, dejando que la señal se propague vía cadena trófica al resto de los componentes del sistema. El índice de sostenibilidad del ecosistema (capacidad de auto-organización) se estimó año con año para cada periodo de simulación. Las tendencias de los patrones de temperatura para ambos ecosistemas se muestran en la *figura 3*.

Para el modelo de Atasta se estimó la estructura del ecosistema para algunos momentos del periodo de simulación con el fin de ilustrar los posibles cambios en la estructura del ecosistema (cambios en biomasas relativas de sus componentes); mientras que para el Alto Golfo de California se muestra la evolución del ecosistema en el contexto de la denominada "ventana de vitalidad" (Zorach y Ulanowicz 2003, Ulanowicz 2009), que ilustra las condiciones del ecosistema en términos de la conectividad efectiva del sistema, *c*, en conexiones por componente, o cuántos nodos en promedio (logarítmico) entran o salen de cada componente; con respecto al número efectivo de roles tróficos en el sistema, *n*, o por cuántas transferencias, en promedio (logarítmico) tiene que pasar una partícula antes de salir del sistema. De acuerdo con estos autores, la conectividad efectiva es estimada como $c = 2^{\varphi/2}$, y el número efectivo de niveles tróficos como $n = 2^{A}$, y en términos de flujos de energía

$$c = \prod_{i,j}\left(\frac{T_{\circ,\circ}^2}{T_{i,\circ}T_{\circ,j}}\right)^{-(1/2)\cdot(T_{i,j}/T_{\circ,\circ})} \qquad \text{Ec. 7}$$

$$n = \prod_{i,j}\left(\frac{T_{i,j}T_{\circ,\circ}}{T_{i,\circ}T_{\circ,j}}\right)^{(T_{i,j}/T_{\circ,\circ})} \qquad \text{Ec. 8}$$

Donde $Ln(c)$ continúa siendo una medida de la energía en reserva del sistema, y $Ln(n)$ corresponde a la información mutua promedio (organización) de la red trófica.

De acuerdo con esto, la ventana de vitalidad representa la relación entre la conectividad de

1. ARREGUÍN-SÁNCHEZ F, MJ Zetina-Rejón y VH Cruz-Escalona. 2005. Caracterización ecológica, biológica, pesquera y social del camarón siete barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*) de la costa sur del Golfo de México. Reporte interno. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN, Centro EPOMEX, Universidad Autónoma de Campeche, México.
2. IPCC. 2000. IPCC special report, emissions scenarios: summary for policymakers. A Special Report of IPCC Working Group III. Intergovernmental Panel on Climate Change. 20p.

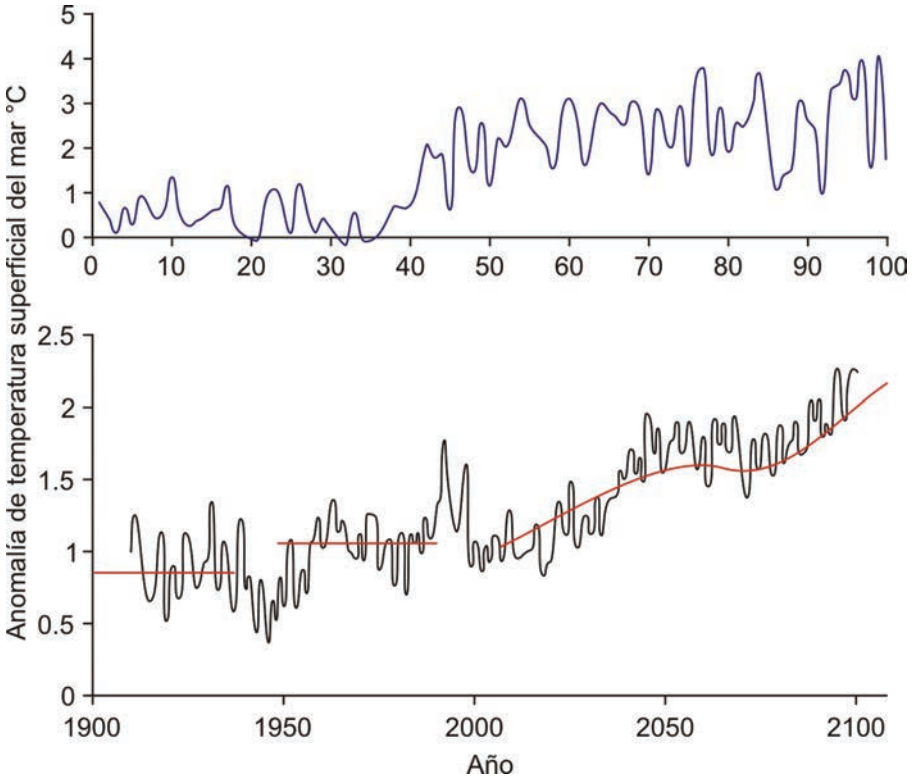


Fig. 3. Tendencias de las anomalías de temperatura superficial del mar utilizadas como forzantes de los productores primarios en los modelos de los ecosistemas de: *arriba* Atasta, sur del Golfo de México; y *abajo* Alto Golfo de California (la línea media sólo se emplea para mostrar la tendencia). En ambos casos se utilizó la proyección a 100 años del programa A1B del IPCC; y para el caso del Alto Golfo de California se incluyó además la serie histórica de 1900 a 2010.

la red y su propia organización; y define una región de sostenibilidad (en términos de estos dos indicadores) que permite observar la trayectoria del ecosistema a lo largo del tiempo, así como el riesgo de caer en una situación de insostenibilidad (Fig. 4).

Resultados

Modelo de Atasta

Después del forzamiento ambiental, se estimaron año con año la Ascendencia A la Capacidad de Desarrollo C, el Overhead 0, el cociente A/C como índice de cambio de orden (ganancia o pérdida de entropía), así como el índice de sostenibilidad F. La *figura 5* muestra la serie de tiempo con la variación de la sostenibilidad, con y sin efecto del cambio climático. En la tendencia se observan, además de un efecto acumulativo en el tiempo respecto a la variación del índice, varias épocas con valores similares de F. Para estos periodos se estimó la estructura del ecosistema observándose diferencias entre ellos (Fig. 6).

Modelo del Alto Golfo de California

En la *figura 7* se muestran los cambios anuales del indicador de sostenibilidad; así como los cambios relativos del mismo índice con respecto a los cambios en el orden del sistema (A/C). En este último caso se observa una tendencia hacia la pérdida de la capacidad de sostenibilidad con el efecto del aumento de la temperatura.

Con respecto a la ventana de vitalidad, la *figura 8* muestra la evolución del ecosistema. En la trayectoria se observa que a lo largo del tiempo, el sistema gana y pierde capacidad de auto-organización, aunque al final la tendencia es hacia la pérdida de sostenibilidad, aproximándose al límite de la ventana de vitalidad.

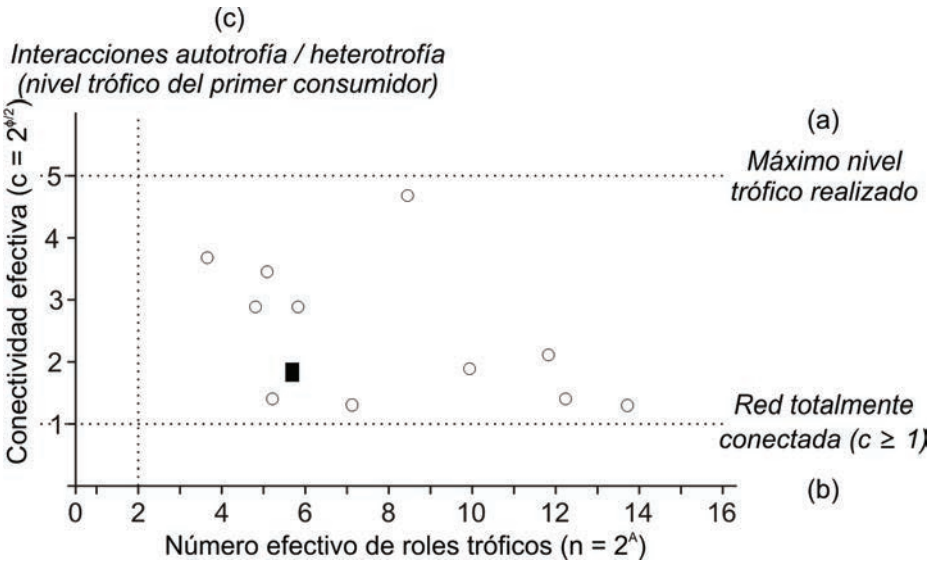


Fig. 4. Diagrama mostrando el concepto teórico de ventana de vitalidad. La variable dependiente representa la conectividad efectiva del sistema (densidad de conexiones), mientras que la variable independiente el número efectivo de roles tróficos. Los límites definidos por las líneas punteadas son interpretados como *a*) el máximo nivel trófico realizado; *b*) límite mínimo de una red totalmente conectada, *c*) interacción autotrofía/heterotrofía relativos al nivel trófico de los consumidores primarios. De acuerdo con Ulanowicz (2009) la interpretación conceptual del límite al lado derecho del gráfico aún no es clara. El área entre los límites representa las condiciones del ecosistema donde su organización y función prevalece (región de sostenibilidad o donde se mantiene la capacidad de auto-organización). El nivel máximo de sostenibilidad se encontrará en algún punto del área, disminuyendo hacia los bordes. Más allá de los bordes el sistema adquiere otra organización.

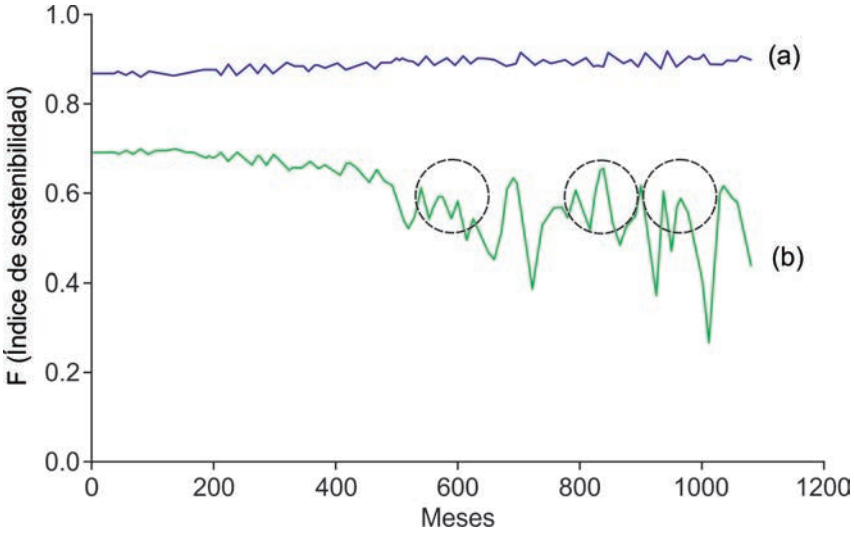


Fig. 5. Serie de tiempo del índice de sostenibilidad para el ecosistema de Atasta, *a*) sin efecto de cambio climático, y *b*) con efecto de cambio climático. En el segundo caso la tendencia es decreciente sugiriendo que el sistema tiende a ser más vulnerable; y la variabilidad aumenta con el tiempo, sugiriendo un efecto acumulativo. Los círculos punteados señalan épocas con valores de sostenibilidad similares.

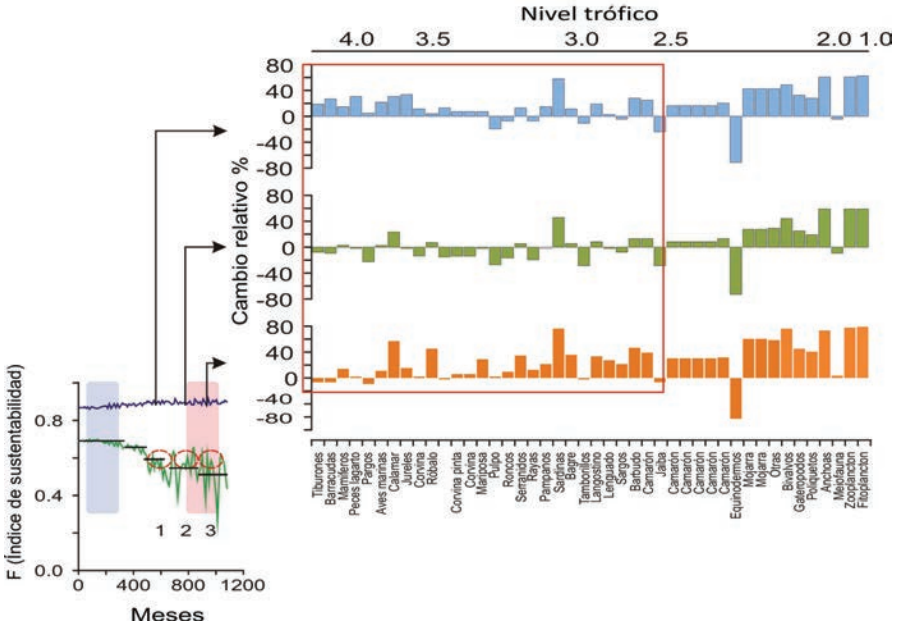


Fig. 6. Comparación de la estructura del ecosistema de Atasta en tres épocas del periodo de simulación donde el índice de sostenibilidad resultó de similar magnitud. Nótese que la estructura del ecosistema es diferente para cada época sugiriendo la necesidad de adaptar una estrategia dinámica y continua de manejo de los recursos explotados (adaptabilidad).

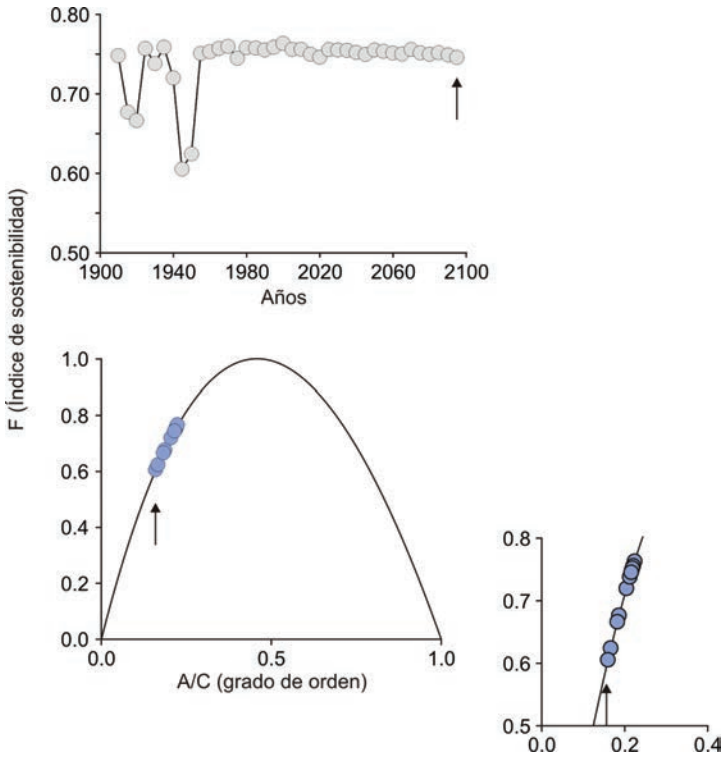


Fig. 7. Trayectoria del cambio en la sostenibilidad del ecosistema del Alto Golfo de California. La flecha indica el último año de simulación correspondiente a la época de mayor calentamiento asociado a la tendencia del cambio climático. Nótese que el ecosistema tiende hacia el origen indicando tendencia de pérdida de auto-organización (sostenibilidad) sugiriendo una tendencia a degradación del sistema (pérdida de orden o ganancia de entropía).

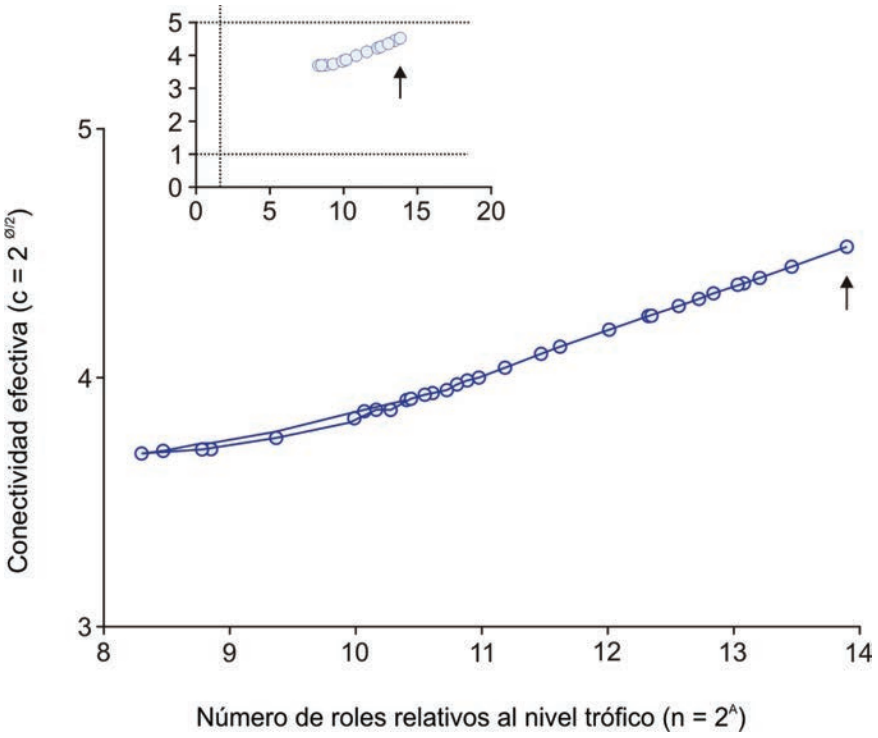


Fig. 8. Representación de la trayectoria del ecosistema del Alto Golfo de California en la "ventana de vitalidad". Nótese que a lo largo del periodo simulado el sistema se desplaza horizontalmente en ambos sentidos (derecha/izquierda) de acuerdo a las fluctuaciones del ambiente; pero hacia los últimos años tiende a aproximarse hacia el límite superior de la ventana de vitalidad aumentando el riesgo de degradación del ecosistema.

Discusión

El principio teórico de la incertidumbre se refiere a aquellas fuentes de variación no explicadas que afectan un proceso determinado de interés. En términos de la dinámica del ecosistema, la indeterminancia expresa tanto la variación explicada, la probabilidad de ocurrencia de un flujo de energía desde una presa *i* hacia el depredador *j*, como la probabilidad de la no ocurrencia de dicho flujo, siendo esta última una expresión de la incertidumbre. En este contexto, siguiendo el principio de Boltzman (1972), los estimadores de Ascendencia, Capacidad de Desarrollo y el Overhead, representan propiedades de la indeterminancia relativas a la organización y la función del ecosistema.

Las diferencias de la estructura del ecosistema de Atasta observadas en la *figura 6* hacen evidente que las medidas de manejo de recursos individuales tengan que adaptarse a lo largo del tiempo a la nueva condición de cada uno de los recursos que, además, corresponde a una sucesión en el tiempo relativa a la propia evolución del ecosistema. La *figura 5*, por ejemplo, muestra que la sostenibilidad del ecosistema se mantiene en el tiempo aun cuando tiende a disminuir y su variabilidad aumenta. Dicha tendencia sugiere que con la disminución de la capacidad de auto-organización, el sistema tenderá a ser más vulnerable. En términos de manejo, esta condición significa que las medidas de manejo y control de la mortalidad por pesca deberán ser más eficientes para mantener la sostenibilidad. Si este esquema de adaptabilidad de la estrategia de manejo se compara con un sistema de toma de decisiones convencional (medidas de manejo fijas o semifijas, como resultado del manejo basado en el concepto de población, equivalente a un ecosistema estable), resulta evidente que el riesgo de fracaso en algunas de las pesquerías ante el cambio climático, sería mayor.

Otro aspecto interesante resultante del supuesto de estabilidad implícito en modelos poblacionales, donde la pesca es el principal inductor de variabilidad, es que, bajo estrategias

de manejo fijas o semifijas implícitas en el propio concepto (por ejemplo, cuotas o control de la mortalidad por pesca), la disminución de la abundancia de algunos recursos por causas ajenas a la pesca resultará en sobrepesca, cuyo efecto se propagaría al resto del sistema; y si este efecto es extremo, el propio ecosistema podría llegar a un estado de insostenibilidad. En este contexto se hace hincapié en la necesidad de ajustar las tasas de captura según una consideración holística en primera instancia y después a nivel de poblaciones, a diferencia del manejo convencional basado únicamente en el concepto poblacional.

Para el estudio de caso del modelo del Alto Golfo de California, la *figura 7* sugiere un decremento en la capacidad de organización del ecosistema como efecto de la tendencia de calentamiento considerada en el experimento de simulación. Como en el caso anterior, una menor sostenibilidad sugiere un ecosistema más vulnerable y, por consiguiente, la necesidad de mayor eficiencia de las medidas de manejo. La *figura 8* muestra la trayectoria del ecosistema a lo largo del periodo simulado, con una tendencia a aproximarse a un estado de riesgo desde la perspectiva de mantenimiento de la organización del ecosistema. Esta pérdida de sostenibilidad, al cruzar el límite de la ventana de vitalidad, resultaría en otro estado del ecosistema y en otra configuración de su organización, que en términos de manejo de recursos, implicaría un incremento en la incertidumbre de las estrategias de manejo establecidas.

Con la finalidad de reducir el riesgo de un efecto negativo sobre la sostenibilidad del ecosistema, y conforme el concepto de adaptabilidad como estrategia de manejo, podría pensarse en ajustes a las tasas de captura de algunas poblaciones explotadas que tendieran a reducir el riesgo para la sostenibilidad del ecosistema; esto es, provocar un cambio en la tendencia del ecosistema que lo mantuviera alejado de los límites de la ventana de vitalidad, considerando que dichos límites corresponden a riesgo de deterioro del ecosistema (Zorach y Ulanowicz 2003, Ulanowicz 2009, 2011).

En ambos estudios de caso, el concepto de adaptabilidad como parte de la estrategia de gestión resulta clave para la sostenibilidad del ecosistema. Dicha estrategia ha sido sugerida desde hace tiempo por algunos autores, aunque más como un reto que como un aspecto práctico instrumentado (por ejemplo, Botsford *et al*. 1997). Desde los puntos de vista científico y técnico, el concepto de adaptabilidad tiene un valor relevante; sin embargo, su adopción implica aceptar una alta incertidumbre asociada a la toma de decisiones (Gulland 1986, 1987). Walters (2007) se refiere a tres problemas principales relativos a los fracasos vinculados a la adopción de una estrategia basada en adaptabilidad, asociados a la intervención institucional: *i*) la falta de gestión de recursos necesarios para la supervisión (monitoreo) y para llevar a cabo experimentos a gran escala; *ii*) renuencia de los tomadores de decisiones para admitir y aceptar la incertidumbre en la toma de decisiones políticas y *iii*) falta de liderazgo de individuos dispuestos a hacer todo el esfuerzo necesario para planificar e instrumentar programas de gestión nuevos y complejos. Desde luego, la aceptación de la incertidumbre que implica la ausencia de patrones claramente predecibles (como lo harían los modelos poblacionales en estabilidad) complica la toma de decisiones, ya que se percibe el aumento del riesgo al fracaso, a menos de que se realicen acciones de monitoreo continuas con objetivos claros dentro de un marco de referencia de sostenibilidad del ecosistema que permitan tomar decisiones sustentadas en el corto plazo; reduciendo la incertidumbre inherente a la variación temporal de mediano y largo plazo, sin embargo, en la práctica actual, aun conforme el enfoque de manejo de las pesquerías en el contexto del ecosistema, las decisiones de manejo se siguen tomando para recursos individuales, independientes unos de los otros, tomando, para cada pesquería individual, el conocimiento del ecosistema como marco de referencia. Ante esta carencia de visión holística, y en adición a lo señalado por Walters (2007), tal vez el principal reto en la actualidad sea que la adopción formal del concepto de adaptabilidad implica modificar la noción convencional de manejo basado en poblaciones individuales, por una noción (holística) del ecosistema donde se tomen primero decisiones para establecer límites de pesca para los diferentes recursos y con ello mantener capacidad de auto-organización del ecosistema (sostenibilidad), y posteriormente,

como consecuencia, tomar decisiones sobre los recursos individuales.

La noción de enfrentar el manejo de pesquerías desde una concepción holística del ecosistema ya había sido mencionada por algunos autores (como Larkin 1996), pero más como una necesidad que se debería desarrollar. En este sentido, la adaptabilidad como estrategia de gestión de un sistema dinámico (con incertidumbre asociada) es altamente relevante, y su adopción implicará que los ajustes temporales en las medidas de manejo tendrán que hacerse inicialmente de manera global entre pesquerías (la visión holística) y posteriormente a nivel de poblaciones, manteniendo un sistema de monitoreo del sistema que permita realizar los ajustes necesarios en los momentos apropiados. En este contexto, el índice de sostenibilidad basado en la capacidad de auto-organización del ecosistema resulta ser un indicador útil en la concepción de este tipo de estrategias de gestión de recursos pesqueros. Este concepto conlleva una noción fundamental que constituye un paradigma de actualidad para el manejo de recursos pesqueros (y tal vez extensible a recursos vivos), y se refiere al cambio de dos conceptos convencionales en el manejo de recursos: el uso del concepto de población como base de manejo de las pesquerías, y del enfoque de "manejo de recursos en el contexto del ecosistema"; ambos por el de "manejo del ecosistema en el contexto de la pesca" que, como se definió antes, supone decisiones con una visión holística del ecosistema seguida de decisiones a nivel de poblaciones.

La implicación de la adopción de una estrategia de gestión de recursos basada en adaptabilidad y en el conocimiento holístico de los ecosistemas es la aceptación tácita de la incertidumbre en el proceso de manejo, condición que bien puede sintetizarse en tres postulados mencionados por Ulanowicz (2009), adaptables directamente al manejo de sistemas dinámicos: *1*) el funcionamiento de cualquier sistema es vulnerable a la perturbación por eventos fortuitos, *2*) un proceso, con la mediación de otros procesos, puede influir en sí mismo, y *3*) los sistemas se diferencian el uno del otro en función de su historia, parte de la cual se registra en su configuración. En términos prácticos, el primer enunciado se refiere a la incertidumbre generada de manera aleatoria que por lo general es externa al sistema (por ejemplo, el cambio climático); el segundo es relativo a los propios procesos de auto-organización que pueden dar lugar a estados alternos del sistema y no necesariamente a un patrón definido y, el tercero, a que cada sistema responde de manera diferente respecto a otros, estableciéndose la necesidad, en términos de manejo, de abordar cada sistema de forma particular.

Agradecimientos

El autor agradece los apoyos parciales recibidos por medio de los proyectos SEP-CONACYT (104974, 155900), SIP-IPN (20131266, 20144037), ANR-CONACyT (111465), Gulf of Mexico LME (GEFMEX-09001); así como a los programas EDI y COFAA del IPN. Se dedica esta contribución a la memoria del Dr. Daniel Lluch Belda (1942-2014).

Literatura citada

BEDDINGTON JR y GP Kirkwood. 2005. The estimation of potential yield and stock status using life-history parameters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360: 163-170.

BEVERTON RJH y SJ Holt. 1957. *On the dynamics of exploited fish populations*. Fisheries Investigation, Ministry & Agriculture Fisheries and Food Service. II 19, Great Britain. 533p.

BOLTZMANN L. 1872. Weitere Studien über das Wärmegleichgewicht unter Gasmolekülen. *Wiener Berichte* 66: 275-370.

BOTSFORD LW, JC Castilla y CH Peterson. 1997. The management of fisheries and marine ecosystems. *Science* 277: 509-515.

COLLEMAN FC y SL Williams. 2002. Overexploiting marine ecosystems engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 17(1): 40-44.

D'AGROSA CD, CE Mennert-Cody y O Vidal. 2000. Vaquita bycatch in Mexico's artisanal gillnet fisheries: Driving a small population to extinction. *Conservation Biology* 14(4): 1110-1119.

DOF. 2012. Carta Nacional Pesquera. Diario Oficial de la Federación, México. Agosto 3 2012. México. 236p.

FAO. 2008. *Fisheries management. 2. The ecosystem approach to fisheries. 2.1 Best practices in ecosystem modeling for informing an ecosystem approach to fisheries*. FAO Fisheries Technical Guidelines for Responsible Fisheries. No. 4, Suppl. 2, Add. 1. Rome, FAO. 2008. 78p.

FAO. 2011. *Review of the state of world marine fishery resources*. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 569. Rome, FAO. 334p.

FERNÁNDEZ JI, P Álvarez-Torres, F Arreguín-Sánchez, LG López-Lemus, G Ponce, A Díaz-de-León, E Arcos-Huitrón y P del Monte-Luna. 2010. Coastal Fisheries of Mexico. *En:* S Salas, R Chuenpagdee, A Charles y JC Seijo (eds.). *Coastal Fisheries of Latin America and the Caribbean*. FAO Fisheries Technical Paper. No. 544. Rome, pp: 229-282.

FROESE R y A Proel. 2010. Rebuilding fish stocks no later than 2015: will Europe meet the deadline? *Fish and Fisheries* 11: 194-202.

GÅRDMARK A, A Nielsen, J Floeter y C Möllmann. 2011. Depleted marine fish stocks and ecosystem-based management: on the road to recovery, we need to be precautionary. *ICES Journal of Marine Science* 68(1): 212-220.

GIFFONI B, A Domingo, G Sales, FN Fiedler y P Miller. 2008. Interacción de tortugas marinas (*Caretta caretta* y *Dermochelys coriacea*) con la pesca de palangre pelágico en el Atlántico sudoccidental: una perspectiva regional para la conservación. *Collect. Vol. Sci. Pap*. *ICCAT* 62(6): 1861-1870.

GULLAND JA. 1983. Stock assessment: why? *FAO Fisheries Circular* 759. 18p.

GULLAND JA. 1986. Predictability of living marine resources. *Proceedings of the Royal Society of London*, *Series A* 407: 127-141.

GULLAND JA. 1987. The effect of fishing on community structure. *South African Journal of Marine Science* 5(1): 839-849.

GULLAND JA y S García. 1984. Observed patterns in multispecies fisheries. *En*: RM May (ed.). *Exploitation of marine communities*. Dahlem Workshop Report 32, Springer-Verlag, Berlin, pp: 155-190.

HALL MA, DL Alverson y KI Metuzal. 2000. By-catch: problems and solutions. *Marine Pollution Bulletin* 41(1-6): 204-219.

HILBORN R y C Walters. 1994. *Quantitative fisheries stock assessment; choice, dynamics, and uncertainty*. Chapman and Hall, New York. 570p.

JOHNSON A, G Salvador, J Kenney, J Robbins, S Kraus, SS Landry y P Clapham. 2005. Fishing gear involved in entanglement of right and humpback whales. *Marine Mammal Science* 21(4): 635-645.

LARKIN PA. 1996. Concepts and issues in marine ecosystem management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6: 139-164.

LEQUESNE WJF y S Jennings. 2012. Predicting species vulnerability with minimal data to support rapid risk assessment of fishing impacts on biodiversity. *Journal of Applied Ecology* 49: 20-28.

LERCARI D y F Arreguín-Sánchez. 2008. An ecosystem modeling approach to deriving viable harvest strategies for multispecies management of the Northern Gulf of California. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19(4): 384-397.

LEWISON RL, LB Crowder, AJ Read y SA Freeman. 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends in Ecology and Evolution* 19(11): 598-604.

LOTZE HK, M Coll, AM Magera, C Ward-Paige y L Airoldi. 2011. Recovery of marine animal populations and ecosystems. *Trends in ecology and evolution* 26(11): 595-605.

MACARTHUR R. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533-536.

MOHAMED KS. 2010. Trophic modeling in marine ecosystems and ecosystem-based fisheries management. *Fishing Chimes* 30(9): 35-39.

MOORE JE, BP Wallace, RL Lewison, R Zydelis, TM Cox y LB Crowder. 2009. Review of marine mammal, sea turtle and seabird bycatch in USA fisheries and the role of policy in shaping management. *Marine Policy* 33: 435-451.

NAVARRO A. 2008. Cucapás, derechos indígenas y pesca. Dilemas del sistema productivo pesquero *vis a vis* las políticas de conservación de las especies en el Golfo de California. *Revista Chilena de Antropología Visual* 12: 171-196.

PITCHER TJ y ME Lam. 2010. Fishful thinking: Rhetoric, reality, and the sea before us. *Ecology and Society* 15(2): 12.

RICKER WE. 1975. *Computation and interpretation of biological statistics of fish populations*. Department of Fisheries and the Environment, Fisheries and Marine Service of Canada, Bulletin 191: 1-382.

STEVENS JD, R Bonfil, NK Dulvy y PA Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57: 476-494.

SUGIHARA G, S Garcia, T Platt, JA Gulland, E Rachor, JH Lawton, BJ Rothschild, H Maske, EA Ursin, RT Paine y BFK Zeitzschel. 1984. Ecosystem

dynamics. *En*: RM May (ed.). *Exploitation of marine communities*. Dahlem Workshop Report 32, Springer-Verlag, Berlin, pp: 131-153.

THRUSH SF, JE Hewitt, GA Funnell, VJ Cummings, J Ellis, D Schultz, D Talley y A Norkko. 2001. Fishing disturbance and marine biodiversity: the role of habitat structure in simple soft-sediment systems. *Marine Ecology Progress Series* 223: 277-286.

ULANOWICZ RE. 2009. *A third window, natural life beyond newton and Darwin*. Templeton Foundation Press. 196p.

ULANOWICZ RE. 2011. The central role of information theory in ecology. *En*: M Dehmer, F Emmert-Streib y A Mehler (eds.). *Towards an information theory of complex networks: Statistical methods and applications*. Springer New York Dordrecht Heidelberg London, pp: 153-167.

WALTERS CJ. 2007. Is adaptive management helping to solve fisheries problems? *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 36(4): 304-307.

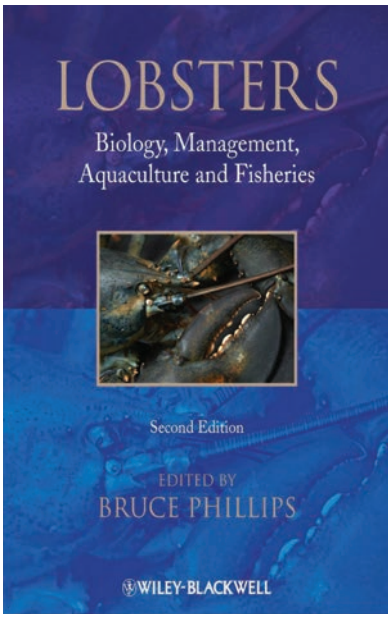
WALTERS C, V Christensen y D Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Review in Fish Biology and Fisheries* 7(2): 139-172.

WARD-PAIGE CA, DM Keith, B Worm y HK Lotze. 2012. Recovery potential and conservation options for elasmobranchs. *Journal of Fish Biology* 80: 1844-1869.

WILBERG MJ, ME Livings, JS Barkman, BT Morris y JM Robinson. 2011. Overfishing, disease, habitat loss, and potential extirpation of oysters in upper Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Serie*s 436: 131-144.

ZORACH AC y RE Ulanowicz. 2003. Quantifying the complexity of flow networks: how many roles are there? *Complexity* 8(3): 68-76.

Recibido: 10 de septiembre de 2013.
Aceptado: 6 de enero de 2014.



Phillips B (ed.). 2013. *Lobsters: biology, management, aquaculture and fisheries*. 2ª ed. Wiley-Blackwell, Hoboken, Nueva Jersey, 474p. ISBN 978-0-470-67113-9

Lobsters: biology, management, aquaculture and fisheries es una compilación de conocimientos teórico-prácticos de especies de langostas con importancia comercial en el ámbito mundial. La primera edición (2006) tuvo tal aceptación en los campos de investigación y toma de decisiones, que se constituyó en obra de consulta. Esta nueva edición presenta información actualizada y estudios de las familias Palinuridae, Nephropidae y Scyllaridae. Además, ha sido enriquecida con la inclusión de siete capítulos que abordan diversos temas que van del enfoque ecosistémico hasta los beneficios económicos en la pesca.

El editor, Dr. Bruce Phillips, investigador de Curtin University en Australia, cuenta con 30 años de experiencia, 180 artículos científicos y siete libros editados sobre langostas. Entre sus principales aportaciones a la pesquería de langosta australiana está el método predictivo de capturas a partir del asentamiento de *puerulus* en colectores artificiales. En México y en otros países productores de langosta, el doctor Phillips ha participado activamente en talleres y asesorías sobre biología y estimaciones de niveles de captura.

El libro reúne trabajos de 31 científicos y académicos de diferentes países. Los 14 capítulos concernientes a la biología, la ecología y la economía emplean o mencionan una serie de metodologías, como el análisis bibliográfico, las técnicas moleculares o estudios de distribución de talla y determinación de edad, entre otras. Por ello, cada capítulo ofrece los conceptos básicos en un esfuerzo para captar la atención del lector.

El capítulo 1 documenta los avances teórico-metodológicos en la adopción del enfoque ecosistémico para gestionar la pesca (EBFM, por sus siglas en inglés) por parte de las pesquerías de Australia Occidental y de langosta americana en Estados Unidos. Se argumenta que países como Estados Unidos, Australia, Noruega, Nueva Zelanda y Canadá contarían con los elementos de gobernanza y conocimiento científico necesarios para instrumentar dicho enfoque.

El capítulo 2, sobre genética de poblaciones, analiza marcadores y técnicas moleculares y sus aplicaciones. En langostas, el ADN (ácido desoxirribonucleico) mitocondrial y los microsatélites permiten elucidar estructuras poblacionales, variación genética, deriva larval y relaciones evolutivas. Se hace hincapié en que el uso de marcadores moleculares podría repercutir en el manejo acuícola-pesquero al proveer elementos sobre el comportamiento poblacional.

El tercer capítulo revisa la siembra de organismos con fines de reclutamiento por medio de la experiencia con *Jasus edwardsii* en Australia, pesquería en óptima explotación y sobre la que se cuenta con amplia información biológico-poblacional. Sin embargo, por los problemas de monitoreo y la reducida viabilidad económica que conlleva, la siembra de langostas ocurre a baja escala en el ámbito mundial.

Los capítulos 4 y 6 son innovadores, ya que abordan el cambio climático y el eco-etiquetado, respectivamente. El cuarto plantea la vulnerabilidad de las poblaciones de langosta ante el incremento de temperatura superficial del mar (SST, por sus siglas en inglés), los cambios en las corrientes oceánicas y en el pH. Se presentan tres casos de estudio: langostas australianas (*Panulirus cygnus* y *J. edwardsii*) y langosta americana (*Homarus americanus*), así como información disponible para langosta del Caribe

(*P. argus*), langosta de California (*P. interruptus*) y japonesa (*P. japonicus*). El aumento en la SST se relaciona con el incremento o la disminución de abundancia de organismos; así, por ejemplo, en los últimos años, las poblaciones de *H. americanus* en la zona norte exhiben mayor abundancia que las sureñas donde las temperaturas cálidas han generado en la pesquería fuertes declives. Los autores sugieren desarrollar modelos temporales y espaciales que aborden la dinámica océano-atmósfera y los riesgos por la acidificación del mar.

Por su parte, en el capítulo 5 se analizan los sistemas para maximizar beneficios económicos para los productores de langosta, tales como rendimiento máximo económico (MEY, por sus siglas en inglés) y asignación de cuotas. Los autores exponen un dilema que se presenta en el manejo pesquero actual: es necesario generar beneficios económicos pero las buenas decisiones demandan información y análisis económico, escasos en muchas pesquerías.

En el capítulo 6 se presentan los programas de eco-etiquetado existentes en el ámbito mundial y su aplicación en productos manufacturados a base de langosta. El eco-etiquetado es una iniciativa de carácter privado que reconoce la pesca sustentable, generándole incentivos de mercado. En otras palabras, un consumidor es libre de elegir un producto eco-etiquetado sobre uno no eco-etiquetado. Los autores aciertan en exponer las diferencias en objetivos, costos y beneficios de los programas de eco-etiquetado, y señalan que contar con estándares definidos y gobernanza podría evitar la confusión del consumidor y propiciar que el eco-etiquetado se constituya en una herramienta útil de mercado. Cabe mencionar que en México, las pesquerías de langosta de Baja California y del Caribe portan la eco-etiqueta del Marine Stewardship Council (MSC) –el programa de eco-etiquetado pesquero más expandido mundialmente–.

El séptimo capítulo desglosa los hábitats a lo largo de los diferentes estadíos de vida, la coexistencia entre especies congéneres y los fenómenos de degradación de hábitat. Sugiere que la pérdida o degradación de hábitat influye en los declives observados en algunas pesquerías, por lo que se requiere evaluar los efectos en el largo plazo. Los capítulos 8 al 13 sintetizan aspectos taxonómicos, biológicos, ecológicos, productivos, de manejo y conservación de los géneros comerciales *Homarus*, *Jasus* y *Sagmariasus*, *Panulirus*, *Palinurus*, *Nephrops* y esciláridos. Identifica necesidades futuras de investigación: en *Homarus* conocer los procesos del ecosistema; en *Jasus* y *Sagmariasus* estudiar el desarrollo larval oceánico y en los cuatro géneros de esciláridos se requiere información para regular la pesca. En los géneros *Panulirus*, *Palinurus* y *Nephrops*, resalta la generación constante de conocimiento, el uso de métodos analíticos (población virtual) y los esfuerzos gubernamentales para mantener las pesquerías en el mejor estado posible.

Finalmente, en el capítulo con las conclusiones del editor se menciona la disminución de producción de algunas pesquerías de langosta (puntualizadas en capítulos 4, 9 y 10), las causas conocidas y la aún imperante incertidumbre en casos específicos. Ante ello, nuevos enfoques y herramientas se plantean (áreas marinas protegidas) y, por supuesto, nuevas interrogantes. Dado su carácter multidisciplinario, el libro es una referencia obligada en el conocimiento y el manejo de especies de langosta para todos los actores involucrados: académicos, administradores pesqueros y autoridades.

Mónica Pérez-Ramírez

Ciencia Pesquera (2014) 22(1): 47-59

Descripción del crecimiento del tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis*, capturado en Oaxaca: inferencia a partir de modelos múltiples

*Candelaria Susana Cruz-Jiménez[*], Genoveva Cerdenares-Ladrón de Guevara[*Δ], Vicente Anislado-Tolentino[*] y Samuel Ramos-Carrillo[*]*

El tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis* es una especie de importancia comercial y, pese a ello, el conocimiento de su historia de vida es limitado. El presente trabajo tiene como objetivo generar información sobre la edad y el crecimiento de *C. falciformis* que se captura en la costa del estado de Oaxaca, México, a partir de la inferencia de multimodelos (IMM). Este enfoque permite hacer estimaciones óptimas de los parámetros de crecimiento en situaciones de información limitada. Las muestras se obtuvieron de la pesca artesanal de tiburón en la costa chica de Oaxaca, de enero a noviembre de 2005. Para la descripción del crecimiento se contrastaron cuatro modelos; von Bertalanffy (de dos y tres parámetros), Gompertz y Schnute. Se utilizó el Índice de Información de Akaike (AIC_c) como criterio de selección. Se registraron 421 organismos en un intervalo de tallas de 50 a 157 cm de longitud total (LT). La muestra para la determinación de edad consistió de 21 organismos (9 machos y 12 hembras), con longitudes de 50 a 157 cm de LT. La comparación de modelos y la inferencia a partir de IMM basada en el criterio AICc mostraron que el modelo de Gompertz de dos parámetros resulta el mejor entre los candidatos contra la selección *a priori* del modelo de von Bertalanffy. Los parámetros estimados del modelo de Gompertz fueron L_∞ = 185.4 cm, k = 0.264 años^{-1}, utilizando una longitud de nacimiento de 65 cm de *LT*.
Palabras clave: Pesca artesanal, inferencia multimodelos, información limitada, Tehuantepec.

Growth description of silky shark *Carcharhinus falciformis* caught off Oaxaca: multi-model inference approach

The silky shark *Carcharhinus falciformis* is an important commercial species; however our understanding of its life history is limited. The goal of this study was to provide information about growth characteristics of *C. falciformis* caught off the coast of Oaxaca State, México, using a multimodel inference approach (MMI). This method allows for improvement in growth parameter estimations when the data is limited. The samples were obtained from the small scale fishery off the coast of Oaxaca, between January and November of 2005. A set of four candidate models were used; von Bertalanffy (one and three parameters), Gompertz and Schnute. The Akaike's information criterion were used (AICc) as a selection measure of goodness-of-fit for all models. A total of 421 organisms were recorded ranging in size from 50 to 160 cm of total length (LT). Sample specimens for age and growth assessment consisted of 21 sharks (9 males and 12 females), with 50 to 157 cm LT. The two parameters of Gompertz model provided the best fit for the observed size at age data (L_∞ = 185.4 cm, k = 0.264 years^{-1}). Contrasting of the models and MMI, allowed for the selection of the best model based on the AICc criterion. Consequently, Gompertz model was the best model candidate as opposed to selecting *a priori* von Bertalanffy model.
Key words: Small scale fisheries, multi-model inference, data-limited, Tehuantepec.

Introducción

Actualmente se reconoce la necesidad de contar con información adecuada para el manejo efectivo de los recursos, ya que las acciones de conservación que se deban instrumentar dependerán de la información con que se cuente sobre la historia de vida de los elasmobranquios (Heupel y Simpfendorfer 2010). El conocimiento sobre la historia de vida de las especies es la base de herramientas útiles para la toma de decisiones, tales como la evaluación de riesgo ecológico (Aires-Da Silva y Gallucci 2007), los modelos demográficos (Cortés 1998), evaluación de recursos (Walker 1992) y modelos basados en el ecosistema

[*] Laboratorio de Dinámica de Poblaciones, Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel. Cd Universitaria s/n Puerto Ángel, Municipio de San Pedro Pochutla, Oaxaca. CP 70902. México. [Δ] *gcerdenares@gmail.com*

(Stevens *et al.* 2000), todas ellas ampliamente utilizadas para definir límites de captura en muchas pesquerías.

Un aspecto fundamental en el estudio de la historia de vida de las especies sujetas a explotación son los estudios de edad y crecimiento, ya que a partir de esta información es posible evaluar procesos como edad de madurez, mortalidad, longevidad, producción del *stock* y rendimiento por recluta, entre otros (Goldman 2005). La descripción del proceso de crecimiento tradicionalmente consiste en ajustar datos de talla a la edad a una función matemática, con la finalidad de predecir y comparar los patrones de crecimiento que se presentan entre poblaciones o especies. Con este propósito, el modelo de crecimiento de von Bertalanffy es el más ampliamente utilizado, sobre todo por estar basado en principios fisiológicos resultado de dos procesos opuestos: anabolismo y catabolismo (von Bertalanffy 1938); otras alternativas pueden ser sólo relaciones empíricas con supuestos biológicos. Algunos modelos de uso frecuente son el modelo de Gompertz (Gompertz 1825), el de Richards (Richards 1959) y el Logístico (Ricker 1975). Sin embargo, se reconoce el hecho de que aun trabajando con modelos equivalentes, las estimaciones de crecimiento pueden proveer resultados divergentes para un mismo conjunto de datos (Chen *et al.* 1991). Recientemente, Katsanevakis (2006) y Katsanevakis y Maravelias (2008) proponen la inferencia a partir de multimodelos (MMI) para la selección del mejor modelo en el estudio del crecimiento individual en peces, y de esta forma mejorar el entendimiento que se tiene de este proceso.

Por otro lado, en situaciones en que es difícil el acceso a la información, como ocurre con especies de elasmobranquios en peligro o en riesgo, o que son objeto de pesca pero cuyas capturas están basadas en un grupo restringido de la población, o que por la selectividad del arte de pesca sólo se captura un limitado intervalo de tallas, es necesario compensar las restricciones que representan un tamaño de muestra pequeño. Para ello, Smart *et al*. (2013) proponen desarrollar métodos que permitan obtener estimaciones prácticas del crecimiento a partir de tamaños de muestra pequeños que permitan mejorar el manejo de muchas especies de elasmobranquios de las que se cuenta con información limitada. En este sentido, recomienda el uso del retrocálculo, ajuste parcial de la edad e información adicional exógena relacionada con la reproducción de la especie.

El tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis* (Bibron 1939) es un organismo de gran talla, que en el Pacífico Oriental Tropical (POT), se distribuye desde el sur de Baja California hasta Perú, incluido el Golfo de California (Garrick 1982). En México, la mayor parte de la pesca de tiburón es artesanal (Sosa-Nishizaki *et al.* 2007) y en la costa del estado de Oaxaca existe una pesquería dirigida (tiburonera) e incidental (pelágica y demersal) (Alejo-Plata *et al.* 2006) de *C. falciformis,* llegando a ser la segunda pesquería más importante después de los pelágicos y la más variable (Cerdenares-Ladrón de Guevara *et al.* 2003[1]). Sin embargo, las capturas están constituidas por organismos juveniles y pre reproductivos (Alejo-Plata *et al.* 2006), situación por la que se considera el Golfo de Tehuantepec como área de crianza para esta especie (Carrera-Fernández 2011). Pero las condiciones de desembarque y la falta de cooperación por parte de los pescadores hacen difícil el acceso a los organismos y limitada la obtención de muestras.

En los estudios que sobre edad y crecimiento de *C. falciformis* se han realizado (por ejemplo, Branstetter 1987, Oshitani *et al.* 2003, Zea-De la Cruz 2007, Bonfil 2008, Joung *et al.* 2008, Sánchez-de Ita *et al.* 2011) sólo se ha considerado *a priori* el modelo convencional de von Bertalanffy de tres parámetros, a pesar de que se ha recomendado el uso de otras alternativas y el contraste entre los modelos (Cailliet *et al.* 2006, Harry *et al.* 2010, Smart *et al.* 2013). Apenas recientemente Hall *et al*. (2012) estimaron el crecimiento de *C. falciformis* a partir del modelo de von Bertalanffy que considera la talla de nacimiento. Por otro lado, Bonfil (2008) considera que a pesar de los esfuerzos realizados poco se sabe de este proceso en el caso de *C. falciformis* debido a que las muestras utilizadas en los estudios de

1. CERDENARES-LADRÓN DE GUEVARA G, MC Alejo-Plata y G González-Medina. 2003. Pesquerías de pelágicos y condiciones oceanográficas asociadas, en la costa de Oaxaca. Informe final de proyecto SIBEJ-CONACYT (20000506007). Universidad del Mar. Puerto Ángel. 53p.

determinación de edad no incluyen todo el intervalo de tallas de la población. En el presente trabajo se tiene como objetivo generar información sobre la edad y el crecimiento de *C. falciformis* capturado en la costa del estado de Oaxaca, México, tomando en consideración las recomendaciones propuestas por Smart *et al*. (2013) en situaciones de tamaño de muestra pequeño. Adicionalmente, se propone la inferencia a partir de MMI como un enfoque que permite que las estimaciones de los parámetros de crecimiento en situaciones de información limitada sean óptimas (Thorson y Simpfendorfer 2009).

Materiales y métodos

Las muestras se obtuvieron de la pesca artesanal de tiburón que se realiza en las localidades de Puerto Escondido, Puerto Ángel y Santa Cruz Huatulco en la costa chica de Oaxaca, durante el periodo de enero a noviembre de 2005. Estas localidades se ubican en la región oceanográfica del Pacífico Oriental Tropical (POT) (Fig. 1).

Durante las visitas a los sitios de muestreo, los individuos fueron desembarcados eviscerados y tronchados (Ltr) (longitud que comprende de la última abertura branquial a la foseta precaudal); se registró esta longitud alterna y posteriormente se recuperó la LT a partir de la ecuación $Ltr = 0.473 \cdot LT^{1.084}$ (Cruz-Jiménez 2010). El sexo se determinó por la presencia o ausencia del mixopterigio (órgano copulador), presente en el caso de los machos. La obtención de vértebras se realizó por un corte hecho desde el interior de la cavidad corporal, por debajo de la primera aleta dorsal, por donde se extrajeron alrededor de cinco vértebras (Bonfil 2008, Sánchez-de Ita *et al.* 2011). Las vértebras se guardaron en bolsas de plástico en un congelador. La recolecta de

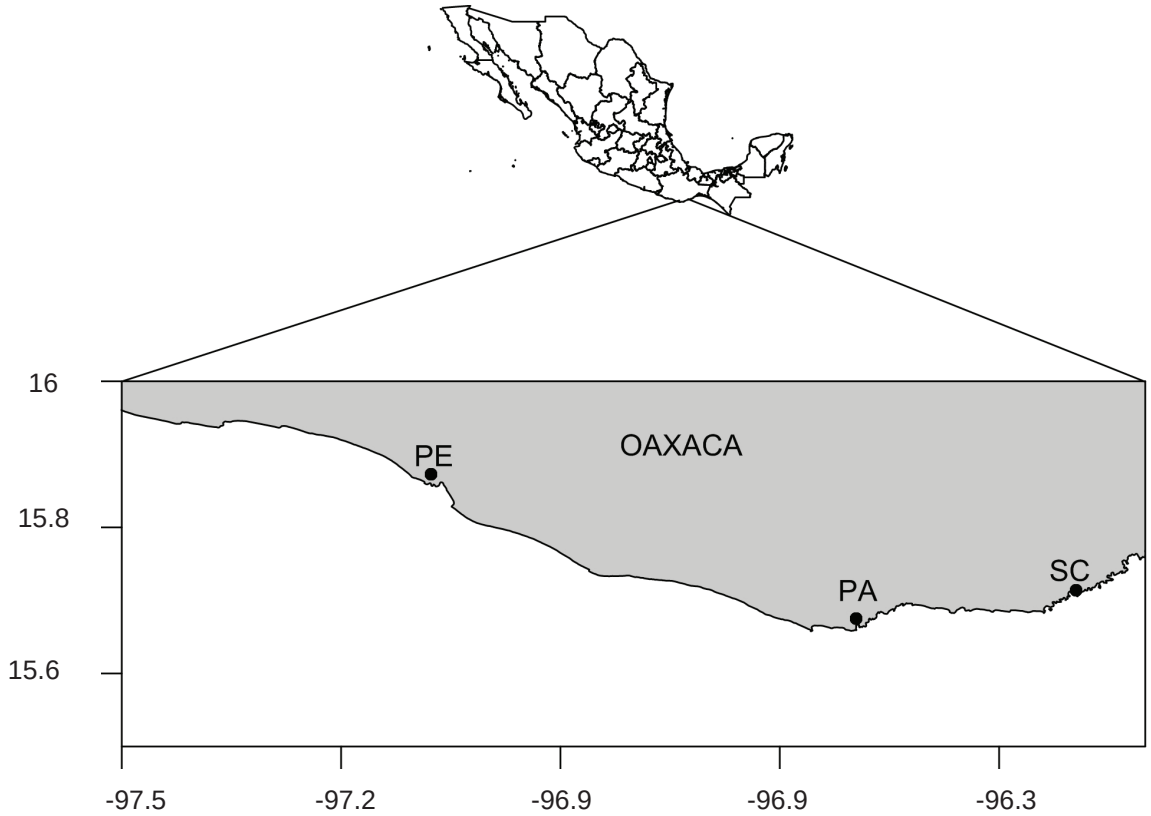


Fig. 1. Área de estudio señalando las localidades donde se desembarcan las capturas artesanales de *Carcharhinus falciformis*. PE.- Puerto Escondido. PA.-Puerto Ángel. SC.- Santa Cruz Huatulco, Oaxaca.

vértebras estuvo restringida por los pescadores, que no permiten su remoción para evitar que se dañe el producto, pero sí fue posible registrar las tallas de los peces.

La limpieza se hizo de manera mecánica para eliminar todo el arco neural, las apófisis y el tejido conectivo. Se sumergieron en una solución de hipoclorito de sodio a 5% para suprimir los restos de tejido (Bonfil *et al.* 1993). Se hizo un corte transversal en cada vértebra y cada sección fue lavada y pulida con lijas de los números 400 y 1 000, se enjuagaron durante más de diez minutos y enseguida se sumergieron de 10 a 15 minutos en una solución de cristal violeta a 0.01% según la técnica de Schwartz (1983), modificada por Anislado-Tolentino y Robinson (2001), después se removió el exceso de colorante con alcohol isopropílico a 50% por un lapso no mayor a un minuto y se pusieron a secar de 10 a 20 minutos.

Para realizar las lecturas de los cortes se utilizó un microscopio estereoscopio marca ZEISS STEMI 11, con los objetivos 6x a 16x, con iluminación reflejada y contando las bandas traslúcidas (BT) y opacas (BO) en el *corpus calcareum* (CC). La marca de nacimiento (MN), identificada como un cambio en el ángulo del CC representó la edad cero. Se asumió que un par de bandas –una BO y una BT– representan un año de crecimiento (Zea-De la Cruz 2007). Los conteos fueron realizados por tres lectores independientes sin conocimiento acerca de ningún tipo de información biológica, como sexo o longitud de los especímenes (Cailliet y Goldman 2004). La precisión de las lecturas se evaluó con el Índice del Error Promedio Porcentual (EPP) (Beamish y Fournier 1981) y el Coeficiente de Variación (CV) (Chang 1982).

Dado que *C. falciformis* se reproduce asincrónicamente (no se ha detectado una época particular de nacimientos) (Carrera-Fernández 2011, Hall *et al.* 2012), la fecha de nacimiento y la duración del primer incremento de crecimiento varían entre los individuos. Por ello, el primer incremento de crecimiento fue ajustado a 0.5 años para todos los individuos para tomar en cuenta su estrategia reproductiva (Smart *et al.* 2013).

El cálculo de las longitudes pretéritas permite estimar las dimensiones corporales en edades o etapas previas de la historia de vida de los organismos, y ello compensa el tamaño de muestra y las clases de longitud faltantes. La distancia entre los pares de bandas de crecimiento fue medida sobre el *corpus calcareum* en línea recta (Fig. 2) con el programa UTHSCSA ImageTool Ver. 3 alpha. El retrocálculo de las longitudes se realizó conforme el método modificado de Fraser-Lee (Campana 1990) que incorpora la talla de nacimiento:

$$L_i = L_c + \left(\frac{(rv_i - RV_c)*(L_c - L_{nac})}{(RV_c - rv_{nac})}\right) \quad \text{Ec. 1}$$

Donde L_i es la talla a la banda i, L_c la talla al momento de la captura, L_{nac} la talla-al-nacimiento, RV_c el radio vertebral al momento de la captura entendido como la distancia del foco al borde externo de la vértebra; rv_i la distancia entre el foco y cada par de bandas de crecimiento y rv_{nac} la distancia del foco a la marca de nacimiento. La talla de nacimiento que se ha estimado para *C. falciformis* es de 65 cm (Alejo-Plata *et al.* 2007).

La descripción del crecimiento se realizó a partir de los datos retrocalculados conforme el enfoque de inferencia con multimodelos (IMM), para lo que se contrastaron diversos modelos de crecimiento y se siguió el Criterio de Información de Akaike (Akaike Information Criterium, AIC) como pauta de selección. Se ha recomendado el empleo de multimodelos para la caracterización adecuada del crecimiento en tiburones (Cailliet *et al.* 2006, Hall *et al.* 2012, Smart *et al.* 2013) como una forma de mejorar su estimación a diferencia de sólo utilizar *a priori* el modelo de von Bertalanffy. Se contrastaron los siguientes modelos (g_1-g_4, respectivamente):

1. Modelo convencional de von Bertalanffy (1938) (VBT):

$$Y(t) = L_\infty\left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right) \quad \text{Ec. 2}$$

2. Modelo original de von Bertalanffy (VBTO), con el que se fija previamente la longitud a la edad cero (65 cm) (Cailliet *et al.* 2006):

$$Y(t) = L_\infty - (L_\infty - 65)\left(e^{-kt}\right) \quad \text{Ec. 3}$$

3. Modelo de Gompertz (Ricker 1975), que considera la longitud a la edad cero (Fisher 2010):

$$Y(t) = 65e^{\left(G(1-e^{-kt})\right)} \quad \text{Ec. 4}$$

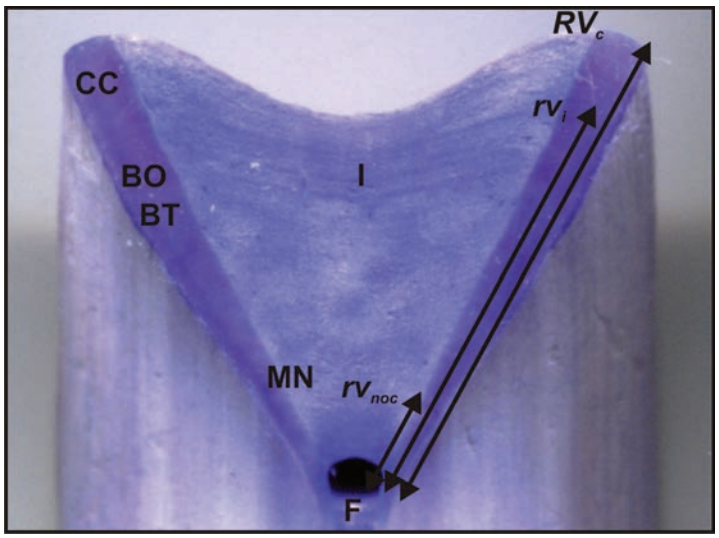


Fig. 2. Características de un corte de vértebra de un organismo macho de *Carcharhinus falciformis*. F: Foco, MN: Marca de nacimiento; BO: Banda Opaca; BT: Banda traslúcida; CC: *corpus calcareum*; I: Intermedalia; *rv$_i$*: Distancia del foco a la marca de crecimiento *i*; RV$_c$: Radio de la vértebra.

4. Modelo de Schnute (1981), generalizado de crecimiento, que presenta como casos especiales el modelo de von Bertalanffy (cuando $k \neq 0$; $b = 1$) y el de Gompertz (cuando $k \neq 0$; $b = 0$) (Schnute 1981).

$$Y(t) = \left[y_1^b + \left(y_2^b - y_1^b\right)\frac{1-e^{-k(t-t_1)}}{1-e^{-k(t_2-t_1)}}\right]^{\frac{1}{b}} \qquad \text{Ec. 5}$$

En los modelos anteriores, $Y(t)$ representa la longitud del pez a la edad t, L_∞ corresponde a la talla teórica asintótica, t_0 representa el tiempo en que la curva de crecimiento cruza el eje-t, k es la tasa de crecimiento con relación a la talla, el parámetro $G = ln(L_\infty/L_o)$, y_1 y y_2 son las tallas al tiempo t_1 y t_2, que corresponden en este caso a los organismos más jóvenes y más viejos respectivamente observados en la muestra, y b la tasa de crecimiento relativo. Según el modelo, los parámetros por estimar fueron: L_∞, t_0, k, y_1, y_2 y b.

Dado que a cada edad t_i, le corresponde una talla Y_i predicha por cada uno de los modelos, se asumió un tipo de error multiplicativo $\hat{Y} = Y_i * exp^{\varepsilon_i}$, donde $\varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$. La estimación de los parámetros se obtuvo al minimizar la función objetivo correspondiente a cada modelo (Haddon 2001), con el algoritmo de búsqueda directa de Newton (Neter *et al.* 1996):

$$-lnL = \frac{n}{2}[ln(2\pi) + 2ln(\sigma) + 1] \qquad \text{Ec. 6}$$

Donde σ se estimó a partir de la muestra:

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{t=1}^{n}(Y_t - L(t))^2} \qquad \text{Ec. 7}$$

Donde Y_t es la longitud estimada por el modelo y $L(t)$ la talla a la edad t observada.

Para la selección del mejor modelo candidato se siguió el criterio de Akaike, AIC (Burnham y Anderson 2002), considerando adicionalmente un algoritmo de corrección para evaluar el desempeño de los modelos en situaciones de tamaño de muestra pequeños (Zhu *et al*. 2009):

$$AIC_c = AIC + \frac{2\theta(\theta+1)}{n-\theta-1} \qquad \text{Ec. 8}$$

Donde AIC $= (2 * -lnL) + (2 * \theta)$, $-lnL$ es la estimación del logaritmo negativo de verosimilitud para cada modelo, θ representa el número de parámetros en cada modelo y n el número de grupos de edades observadas. Se eligió como el mejor modelo aquel que presentó el AIC$_c$ más pequeño (AIC$_{min}$) (Burnham y Anderson 2002). Se usaron las diferencias (Δ) entre el AIC$_c$ de cada modelo y el AIC$_{min}$ para jerarquizar el resto de los modelos. De acuerdo con Burnham y Anderson (2002), cuando $\Delta_i < 2$, se considera que los modelos presentan alto soporte de información, mientras que los que cumplen con $2 < \Delta_i < 10$, presentan un soporte intermedio y aquellos con un $\Delta_i > 10$,

presentan muy poco o ningún soporte de información, por lo que deben omitirse de futuras consideraciones. La probabilidad de elección del modelo idóneo se interpreta mejor al normalizar los valores de verosimilitud, es decir, la plausibilidad relativa de cada modelo dados los datos y para el conjunto de modelos, que se obtiene al ponderar el valor de AIC_c (Burnham y Anderson 2002). Se calculó el valor de ponderación de AIC (w_i) de cada modelo (i = 1,..,4) como:

$$w_i = \frac{exp\left(-\Delta_i/2\right)}{\sum_{i=1}^{4} exp\left(-\Delta_i/2\right)} \quad \text{Ec. 9}$$

Donde w_i es la ponderación del modelo i y Δi las diferencias entre el AIC_c de cada modelo y el AIC_{min}. Para cada uno de los modelos candidatos se estimaron la $\hat{L}_\infty$ ponderada, el error estándar SE ($\hat{L}_\infty$), así como el intervalo de confianza a 95% (IC). La estimación de SE ($\hat{L}_\infty$) se obtuvo a partir de un remuestreo *bootstrap* paramétrico y se obtuvieron 2 000 estimaciones independientes de los parámetros estimados por cada uno de los modelos (Efron y Tibshirani 1993). El IC se estimó como $\hat{L}_\infty \pm t_{\text{d.f., } 0.975} SE\, \hat{L}_\infty$ (Katsanevakis 2006). De acuerdo con el IMM, la longitud asintótica promedio ($\bar{L}_\infty$) se estimó como el promedio ponderado de los modelos candidatos (Burnham y Anderson 2002, Katsanevakis 2006):

$$\bar{L}_\infty = \sum_{i=1}^{4} w_i \hat{L}_{\infty,i} \quad \text{Ec. 10}$$

El error estándar de $\bar{L}_\infty$ fue estimado de acuerdo a la función propuesta por Burnham y Anderson (2002) y Katsanevakis (2006):

$$SE(\bar{L}_\infty) = \sum_{i=1}^{4} w_i \left(var\left(\hat{L}_{\infty,i}|g_i\right) + \left(\hat{L}_{\infty,i} - \bar{L}_\infty\right)^2\right)^{\frac{1}{2}} \quad \text{Ec. 11}$$

Donde $var\left(\hat{L}_{\infty,i}|g_i\right)$ es la varianza de la longitud asintótica estimada de cada modelo y condicionado éste.

Resultados

Se registraron 421 organismos en un intervalo de tallas de 50 a 157 cm de longitud total (LT), 193 organismos fueron hembras (53 a 157 cm de LT) y 228 machos (50 a 156 cm de LT) (Fig. 3). La muestra para la estimación de la edad consistió de 21 organismos (9 machos y 12 hembras) con longitudes de 50 a 157 cm de LT. Los datos estuvieron repartidos uniformemente en el intervalo de tallas de la muestra que consistió de organismos desde neonatos hasta pre reproductivos (Alejo-Plata *et al.* 2007). Por lo que respecta a la precisión de la estimación de la edad entre los lectores, el EPP fue de 9.88% y el CV de 10.91%.

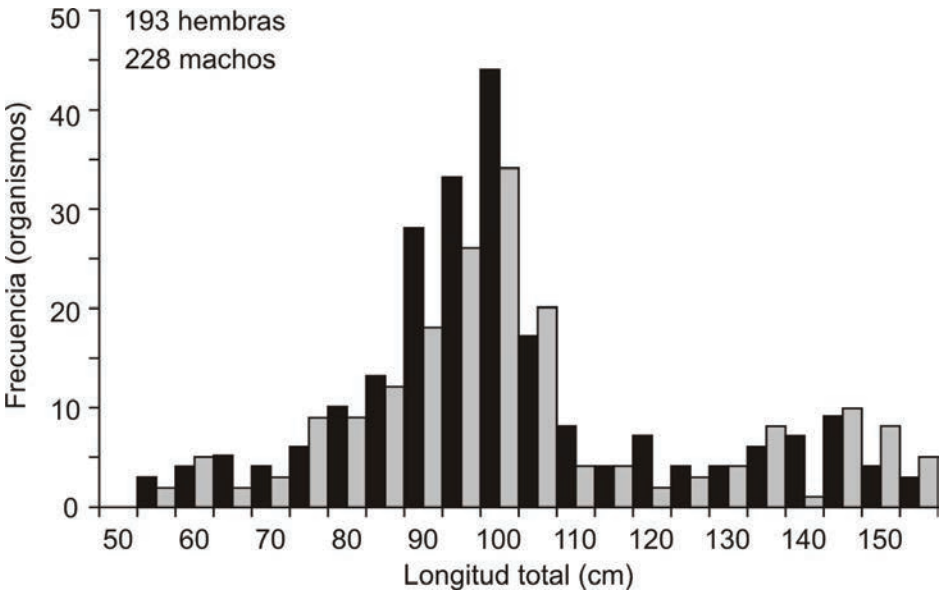


Fig. 3. Estructura de tallas de *Carcharhinus falciformis* capturado en la costa de Oaxaca durante el año 2005. Barras obscuras machos, barras claras hembras.

El número máximo de marcas observadas fue de 6, que se contabilizaron en un macho de 146 cm de LT, mientras que en organismos de 50 a 74 cm de LT sólo se observó la marca de nacimiento. Dado el tamaño de muestra pequeño, no fue posible hacer el análisis por sexo.

La estimación de L_∞ fue biológicamente razonable para el modelo VBTO (258.4 cm), a diferencia del resto de los modelos que la subestiman, aunque presentan mayor verosimilitud. En los modelos que no se fijó previamente la talla de nacimiento, se obtuvo una adecuada estimación de este parámetro (~ 62 cm). Todos los modelos presentan estimaciones muy similares en el intervalo de edades observado en la muestra; sin embargo, al extrapolar las curvas es donde son evidentes las diferencias entre los modelos (Fig. 4).

Para cada modelo candidato, el valor correspondiente de AIC, AIC_c, Δ_i, ponderación de Akaike w_i, $\hat{L}_{\infty,i}$, y SE ($\hat{L}_{\infty,i}$) se presenta en la *tabla 1*, así como el valor de la longitud asintótica promedio y su $SE(\bar{L}_\infty)$. Considerando únicamente la verosimilitud, el modelo de von Bertalanffy convencional que estima los tres parámetros (VBT) fue el más verosímil (*-lnL* = -18.716) con una L_∞ = 210.9, mientras que el modelo de Schnute no es adecuado para describir el crecimiento de *C. falciformis* (*-lnL* = 4.579). El modelo más parsimonioso de acuerdo con el AIC_c fue el de Gompertz (AIC_c = -20.064) con parámetros de crecimiento L_∞ = 185.4 cm de LT; k = 0.264 años^{-1}. Dado que el modelo de Schnute presentó un valor de Δ>10 que indica que presenta poco o nulo soporte de información, se excluyó de los análisis posteriores. El resto de los modelos no muestra una diferencia contundente. El que presentó el mayor soporte fue el de Gompertz

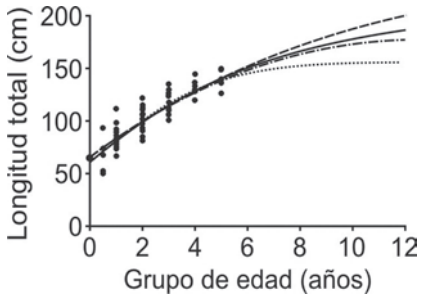


Fig. 4. Curvas de crecimiento de *Carcharhinus falciformis* obtenidas a partir de los parámetros estimados para cada uno de los modelos. Datos retrocalculados (•); modelo de von Bertalanffy de dos parámetros (- - -); modelo de von Bertalanffy convencional (——); modelo de Gompertz (· ·—); modelo de Schnute (·····).

(w_i = 42.0 %), seguido del modelo VBT (w = 30.7%) y, por último, el original de von Bertalanffy que fija previamente la talla de nacimiento (VBTO) (w = 27.3 %). Las estimaciones del modelo de Gompertz fueron consistentes al presentar un desvío de apenas 1%, mientras que el de VBTO presentó gran variabilidad en la estimación del parámetro L_∞ con un SE de 26 cm. El IC de los modelos se traslapa entre sí. El modelo de VBT presenta el IC más estrecho y el de VBTO es el de mayor incertidumbre. El valor promedio de L_∞ (213.1 cm de LT) presenta el IC más amplio (125.2 - 301.1 cm de LT).

Discusión

A pesar de que *Carcharhinus falciformis* es un recurso pesquero importante en pesquerías tropicales del mundo, se considera que hay poca información concerniente a la biología y la ecología de esta especie y por ello se considera necesario

Tabla 1
Parámetros de crecimiento de los modelos contrastados. El número de parámetros en cada modelo (θ). Intervalo de confianza a 95% (IC95%)

Modelo	θ	L_∞	k	t_0	L_0	*-lnL*	AIC	AIC_c	Δi	*wi*	$w_i \hat{L}_\infty$	$SE\ \hat{L}_\infty$	IC 95%	
von Bertalanffy	3	210.9	0.149	-2.315		-18.716	-31.433	-19.433	0.63	0.307	64.7	5.651	199.9	222.0
von Bertalanffy	2	258.4	0.099		65	-13.600	-23.200	-19.200	0.86	0.273	70.5	26.011	207.4	309.4
Gompertz	2	185.4	0.264		65	-14.032	-24.064	-20.064	0.00	0.420	77.9	13.206	159.5	211.3
Schnute	4	156.4	0.493			4.579	17.158	57.158	77.22					

	$\bar{L}_\infty$	$SE\ \bar{L}_\infty$	IC 95%	
Promedio	**213.1**	**44.9**	**125.2**	**301.1**

fomentar la investigación, el manejo y su conservación (Sosa-Nishizaki *et al.* 2007, Bonfil 2008).

El intervalo de tallas a que se tuvo acceso fue muy limitado, únicamente se contó con información de organismos neonatos, juveniles y pre-adultos. La población de *C. falciformis* que se distribuye en el Pacífico Oriental Tropical presenta una distribución desde el sur de Baja California hasta Perú, incluido el Golfo de California (Garrick 1982). Sin embargo, se considera que el Golfo de Tehuantepec es un área potencial para la crianza de esta especie, que al parecer no presenta una temporalidad reproductiva bien definida (Alejo-Plata *et al.* 2007, Carrera-Fernández 2011), lo que explicaría que durante todo el año se presenten organismos neonatos, juveniles y pre-reproductivos, lo que probablemente no permite el acceso a todas las clases de talla de forma adecuada. Tomando en cuenta que se considera como de una misma población a los organismos de *C. falciformis* distribuidos al norte del Ecuador, se ha reportado su posible segregación de tallas, en donde los individuos de menor tamaño preferentemente se distribuyen en regiones costeras y hacia el oeste de los 140° O, donde se presentan condiciones cálidas. Mientras que los individuos de mayor talla se observan sobre todo en aguas oceánicas al este de los 140° O y menos cálidas (Cabrera Chávez-Costa 2003, García-Cortés *et al*. 2012). A partir de datos de CPUE se ha señalado una clara tendencia decreciente en el caso de individuos >150 cm de LT de *C. falciformis* durante el periodo de 1994-2009 (CIAT 2013) y una disminución del peso promedio de los organismos capturados: de 52 kg en 1990 a 27 kg durante 2003, lo que se ha interpretado como una sobreexplotación de este recurso (Joung *et al.* 2008). Estas situaciones posiblemente se vieron reflejadas en la composición de tallas a las que se tuvo acceso en el presente trabajo, en donde cambios en las condiciones ambientales y la tendencia descendente de la captura de adultos no permitieron el registro de estos organismos.

En cuanto a la repetitividad de las lecturas de las bandas de crecimiento, aun cuando se obtuvo un valor del APE de 9.88% y del CV de 11% de variabilidad, y que siempre será mayor el valor del Cv (Chang 1982), estos valores están dentro de los esperados en estudios de vértebras de tiburones (Campana 2001), por lo que se considera que se realizó una adecuada asignación de la edad. Se asumió que un par de bandas de crecimiento representa un año de crecimiento, dado que Branstetter (1987) y Bonfil *et al*. (1993) mencionan que la periodicidad de las marcas de crecimiento de *C. falciformis* son anuales y se tiene conocimiento de que la especie no presenta diferencias significativas de crecimiento entre hembras y machos (Branstetter 1987, Bonfil *et al.* 1993, Oshitani *et al.* 2003, Zea-De la Cruz 2007, Joung *et al.* 2008, Sánchez-de Ita *et al.* 2011, Hall *et al.* 2012).

En general, los parámetros de crecimiento estimados no entran dentro del intervalo de los reportados en otras regiones (Tabla 2) (Branstetter 1987, Bonfil *et al.* 1993, Oshitani *et al.* 2003, Zea-De la Cruz 2007, Joung *et al.* 2008, Sánchez-de Ita *et al.* 2011, Hall *et al.* 2012) salvo el obtenido por el modelo de VBTO. Se considera que en general las muestras utilizadas en los estudios de determinación de edad no incluyen todo el intervalo de tallas de la población y la carencia de organismos muy jóvenes y muy viejos afecta en gran medida la estimación de los parámetros de crecimiento (Cailliet y Goldman 2004, Bonfil 2008).

Al revisar en forma detallada las características de la muestra utilizada sobre todo en los trabajos realizados para el Pacífico mexicano, se puede apreciar que al parecer el intervalo de tallas de la muestra refleja el patrón de migración que tal vez siga esta especie a lo largo del Pacífico mexicano, lo que, a su vez, afecta la estimación de los parámetros de crecimiento. En el Pacífico norte de México, Sánchez de Ita *et al*. (2011) reportan que más de 85% de los organismos presentaba una talla entre 165 a 220 cm de longitud total, estructura de tallas por completo diferente a la observada en este trabajo. En la costa del Pacífico sureste de México, Zea-de la Cruz (2007) reportó que 85% de los organismos capturados en la costa de Chiapas son inmaduros, con tallas menores a 160 cm de longitud total. En la costa de Oaxaca se ha reportado que 73% de las capturas lo constituyen organismos menores a 170 cm de longitud total que corresponden a individuos inmaduros. La cercanía entre estos sitios se refleja en la estructura de tallas muy semejantes. En este sentido, Springer (1967) menciona que las poblaciones de tiburones tienden a segregarse por talla o sexo, en este

Tabla 2
Parámetros de crecimiento estimados para *Carcharhinus falciformis* en diferentes regiones. Se indica el modelo que se utilizó para la descripción del crecimiento, von Bertalanffy de tres parámetros (VBT) y de dos parámetros (VBTO). Hembras ♀, Machos ♂. Los parámetros de cada modelo, así como el algoritmo utilizado para la estimación de los parámetros de cada modelo. Suma de cuadrados (SSQ), logaritmo negativo de verosimilitud (-l*n L*), máxima verosimilitud (*L*), no se menciona (NM), no aplica (NA)

Región	*Autor*	*Modelo*	*Parámetros*				*Algoritmo*
			L_∞	k	t_0	L_o	
Golfo de México	Branstetter (1987)	VBT	291.0 ♀♂	0.153	-2.2	72 cm	NM
Banco de Campeche	Bonfil *et al*. (1993)	VBT	311.0 ♀♂	0.101	-2.71		L
			314.9♀	0.091	-3.18	75–80	
			301.0 ♂	0.098	-3.05		
Oceáno Pacífico	Oshitani *et al*. (2003)		287.7 ♀♂	0.148	-1.76	65–81	SSQ
Noroeste de Taiwan	Joung *et al*. (2008)	VBT	332.0 ♀♂	0.084	-2.76	68.6	SSQ
			341.0 ♀	0.077	-3.03		
			315.0 ♂	0.091	-2.32		
Chiapas	Zea-de la Cruz (2007)		315.0 ♀♂	0.104	-1.69		Gráficos
		VBT	315.0 ♀	0.106	-1.642	50	
			310.0 ♂	0.102	-1.86	53	
Baja California Sur	Sánchez-de Ita *et al*. (2011)	VBT	240.0 ♀♂	0.138	-2.98	76.5	SSQ
Océano Índico	Hall *et al*. (2012)	VBTO	299.4♀♂	0.066	NA	81.1	-ln L
			320.4♀	0.057			
			277.3♂	0.079			
Oaxaca	Presente estudio	VBT	210.0 ♀♂	0.149	-2.32	61.6	-ln L
		VBTO	258.4 ♀♂	0.099	NA	65	
		Gompertz	185.4 ♀♂	0.264		65	
		Schnute	156.4 ♀♂	0.493		61.8	

caso, los juveniles de *C. falciformis* se distribuyen en zonas costeras que ocupan para la crianza, mientras que los adultos se mueven hacia aguas oceánicas (Compagno 2002, Cabrera Chávez-Costa 2003, García-Cortés *et al*. 2012), lo que además coincide con la hipótesis de que el golfo de Tehuantepec es un área de crianza para *C. falciformis* (Carrera-Fernández 2011).

Adicionalmente, el método de lectura, diferencias en la definición de las bandas de crecimiento (Cailliet y Goldman 2004, Joung *et al*. 2008) y los métodos utilizados para el procesamiento de la muestra (tinción, corte), así como la región de la columna vertebral de donde se tomó la vértebra para la determinación de la edad (región cervical, dorsal, precaudal) pueden causar diferencias en la estimación de los parámetros de crecimiento (Branstetter 1987, Bonfil *et al*. 1993, Oshitani *et al*. 2003, Cailliet y Goldman 2004, Joung *et al*. 2008). Por ejemplo, Joung *et al*. (2008) trabajaron con vértebras de la región precaudal y las lecturas se realizaron en imágenes de rayos-X del *centrum*, mientras que Bonfil *et al*. (1993) utilizaron cortes delgados teñidos con rojo de alizarina de vértebras de la región bajo la aleta dorsal para la estimación de la edad.

Por otro lado, la variación geográfica es también factor que puede llevar a diferencias en las estimaciones de crecimiento, situación que ha sido observada en otras especies de tiburones.

La L_∞ estimada con el modelo de von Bertalanffy (VBT) es la única que coincide con el resto de las estimaciones, justo tal vez por tratarse del mismo modelo que utilizan otros autores para describir el crecimiento de *C. falciformis*. El valor promedio de L_∞ = 213.1 cm presentó el IC más amplio, ya que considera la incertidumbre en la selección del modelo, es decir, la precisión sobreestimada del mejor modelo (Katsanevakis 2006). Debido a que anteriormente no se ha utilizado un enfoque de MMI para describir el crecimiento de *C. falciformis*, no es posible

discernir si es el modelo o son las características de la muestra lo que provoca las diferencias en la estimación de los parámetros. En cuanto a los modelos utilizados, es pertinente resaltar el hecho de que el modelo de Schnute fue el que dio resultados menos certeros en las estimaciones (*-lnL* 4.579) y, por tanto, el de menor soporte de información ($\Delta = 77.22$). Para el modelo de crecimiento de Schnute, el procedimiento general de solución consiste en encontrar inicialmente un modelo óptimo de cuatro parámetros (*k, b,* y^1, y^2). La inspección de los parámetros *k* y *b* en el contexto del modelo general puede dar como resultado que la curva óptima obtenida sea muy parecida al submodelo logrado con sólo tres parámetros (incluso sólo dos parámetros) (Schnute 1981). Si es el caso, se puede estimar el submodelo de crecimiento y compararlos. El modelo de VBTF es un caso especial del modelo de Schnute, cuando b = 1, y el modelo de Gompertz, cuando b = 0 (Schnute 1981). Sin embargo, en nuestras estimaciones de este parámetro resulta que es estadísticamente diferente de uno y de cero, por ello no se consideró para los análisis posteriores de los parámetros de crecimiento.

De acuerdo con el valor de *k* estimado, Branstetter (1987) establece tres categorías de crecimiento. Para valores entre 0.05 y 0.10 años^{-1}, considera a las especies como de crecimiento lento, para valores de 0.10 a 0.20 años^{-1}, presentan un crecimiento intermedio, y de 0.2 a 0.50 años^{-1} las considera de crecimiento rápido. Siguiendo este criterio, *C. falciformis* presenta un crecimiento lento (0.099 años^{-1}) conforme el modelo de VBT, lo que coincide con lo mencionado por Bonfil (2008) al considerar esta especie como una de las más grandes del género, de vida larga y tasa de crecimiento media con respecto a otras especies de tiburones. Esto sería de esperarse dado que se reconoce la existencia de una relación inversa entre la talla asintótica de una especie y el parámetro de crecimiento *k* (Welch y McFarlane 1990).

La talla de nacimiento de *C. falciformis* estimada por el modelo de VBT es coincidente con la de las observaciones realizadas en la costa de Oaxaca (Alejo-Plata *et al.* 2007). Este parámetro es el que parece generar menos incertidumbre pues presenta coincidencias entre los registros observados y los estimados por diversos autores.

El modelo de VBT considera un crecimiento anual en proporción constante hasta antes de alcanzar la longitud máxima, mientras que el modelo de Gompertz estima un punto de inflexión que representa un cambio en la aceleración del crecimiento (Thorson y Simpfendorfer 2009). El modelo de Schnute (1981) puede representar a los modelos antes mencionados dependiendo del valor de sus parámetros. En el caso de los tiburones se ha reportado la posibilidad de que éstos crezcan de acuerdo con diversos patrones y no necesariamente según el modelo de VBT (Araya y Cubillos 2006, Natanson *et al*. 2006, Liu *et al*. 2011). En este caso es viable considerar que *C. falciformis* crece conforme el modelo de Gompertz. Aunque se debe considerar que Thorson y Simpfendorfer (2009) reportan que con un tamaño de muestra pequeño, el modelo de Schnute se ve fuertemente afectado, como se observó en el presente trabajo al presentar el AIC_c más alto, por lo que fue eliminado del IMM. En contraste, el modelo de VBTO resultó el mejor para situaciones de tamaño de muestra pequeño y de especies de crecimiento lento y larga vida, ya que es posible estabilizar el error al incorporar la talla de nacimiento (Thorson y Simpfendorfer 2009). Sin embargo, al promediar el valor del parámetro L_∞ no hay un dominio contundente por parte de algún modelo. Thorson y Simpfendorfer (2009) consideran que a tamaño de muestra mayores a 50, el enfoque de selección de modelo conforme el criterio de AIC y la IMM proveen las estimaciones de parámetros de crecimiento más exactas.

Adicionalmente, el mejor ajuste del modelo a los datos depende de la función objetivo, que puede ser suma de cuadrados, verosimilitud o logaritmo de verosimilitud (Cerdenares-Ladrón de Guevara *et al.* 2011). Katsanevakis (2006) y Katsanevakis y Maravelias (2008) proponen el uso de inferencia a partir de multimodelos para la selección del mejor modelo en el estudio del crecimiento individual en peces. En consecuencia, se deben resolver modelos alternativos y confrontarlos con los datos y obtener estimaciones adecuadas del patrón de crecimiento individual (Schnute 1981, Katsanevakis 2006). La comparación de modelos y la inferencia a partir de multimodelos utilizada permitieron la selección del mejor modelo con base en el criterio AIC_c, y de esta

forma, la selección del modelo se basó en el principio de parsimonia según el criterio de información de Akaike, de lo que resultó el modelo de Gompertz como el mejor modelo candidato.

No obstante la información limitada a la que se tuvo acceso, el enfoque de MMI permitió obtener estimaciones razonables de los parámetros que describen el crecimiento individual de *C. falciformis* en la costa de Oaxaca, siguiendo las recomendaciones básicas para la estimación del crecimiento (Smart *et al.* 2013). Aunque se considera que es importante contar con información en los intervalos de talla iniciales que sólo se obtiene con un tamaño de muestra grande para conformar un modelo más robusto (Helidoniotis y Haddon 2013), es deseable tener datos representativos de todas las clases de talla para reducir la incertidumbre de conocimiento de esta parte de la historia de vida de *C. falciformis*. Por otro lado, queda manifiesta la necesidad de evaluar y contrastar varios modelos, ya que al parecer es el de Gompertz el que mejor la describe, si bien se había limitado al empleo del modelo de VBTF, a pesar de haberse recomendado considerar otras alternativas (Cailliet *et al.* 2006, Katsanevakis 2006, Katsanevakis y Maravelias 2008).

Literatura citada

AIRES-DA SILVA AM y VF Gallucci. 2007. Demographic and risk analyses applied to management and conservation of the blue shark (*Prionace glauca*) in the North Atlantic Ocean. *Marine and Freshwater Research* 58(6): 570-580.

ALEJO-PLATA MC, G Cerdenares-Ladrón de Guevara y G González-Medina. 2006. La pesca de tiburón en la Costa Chica de Oaxaca, México: 2000-2003. *En*: S Salas (ed.). *Memorias Primera Conferencia de Pesquerías Costeras en América Latina y el Caribe. Evaluando, manejando y balanceando acciones.* Mérida, pp: 22-38.

ALEJO-PLATA MC, JL Gómez-Márquez, S Ramos y E Herrera. 2007. Presencia de neonatos y juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffth y Smith 1834) y del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle 1839) en la costa de Oaxaca, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 42(3): 403-413.

ANISLADO-TOLENTINO V y C Robinson. 2001. Edad y crecimiento del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffth y Smith 1834) en el Pacífico central de México. *Ciencias Marinas* 27(4): 501-520.

ARAYA M y LA Cubillos. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. *Environmental Biology of Fishes* 77: 293-300.

BEAMISH RJ y DA Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 112(6): 735-743.

BONFIL R. 2008. The biology and ecology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. *En*: MD Camhi, E Pikitch y EA Babcock (eds.). *Sharks of the open ocean: Biology, fisheries and conservation.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp: 114-127.

BONFIL R, R Mena y D de Anda. 1993. Biological parameters of commercially exploited silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, from the Campeche Bank, Mexico. *En*: S Branstetter (ed.). *Conservation biology of elasmobranch.* NOAA Technical Report NMFS 115. Silver Spring, pp: 73-86.

BRANSTETTER S. 1987. Age and growth estimates for blacktip, *Carcharhinus limbatus*, and spinner, *C. brevipinna*, sharks from the Northwestern Gulf of Mexico. *Copeia* 1987(4): 964-974.

BURNHAM KP y DR Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer. New York. 488p.

CABRERA CHÁVEZ-COSTA A. 2003. Hábitos alimenticios del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Bibron 1839) en la costa occidental de Baja California Sur. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN, México.

CAILLIET GM y KJ Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. *En*: JA Musick, JC Carrier y MR Heithaus (eds.). *Biology of sharks and their relatives.* CRC Press LLC. Boca Raton, pp: 399-447.

CAILLIET GM, WD Smith, HF Mollet y KJ Goldman. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes* 77(3): 211-228.

CAMPANA SE. 1990. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47(11): 2219-2227.

CAMPANA SE. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59(2): 197-242.

CARRERA-FERNÁNDEZ M. 2011. Parámetros reproductivos de los tiburones piloto (*Carcharhinus falciformis*), martillo (*Sphyrna lewini*) y azul (*Prionace glauca*) en el Pacífico mexicano. Tesis de Doctorado. Departamento de Pesquerías y Biología Marina. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz. 100p.

CERDENARES-LADRÓN DE GUEVARA G, E Morales-Bojórquez y R Rodríguez-Sánchez. 2011. Age and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Marine Biology Research* 7(5): 488-499.

CHANG WYB. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39(8): 1208-1210.

CHEN YD, A Jackson y HH Harvey. 1991. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modeling fish growth data. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences* 49(6): 1228-1235.

CIAT. 2013. Taller sobre la evaluación de la población de tiburón sedoso en el océano Pacífico Oriental. Comisión Interamericana del Atún Tropical. Cuarta Reunión Técnica sobre tiburones, La Jolla, California (EU) 12-14 de febrero de 2013. https://www.iattc.org/MeetingsSPN.htm

COMPAGNO LJV. 2002. Sharks. *En*: KE Carpenter (ed.). *The living marine resources of the western central Atlantic, vol. 1. Introduction, mollusks, crustaceans, hagfish, sharks batoid fishes and chimaeras.* FAO Species Identification Guide for Fishery Purpose and American Society of Ichthyologist and Herpetologist Roma, p. 600.

CORTÉS E. 1998. Demographic analysis as an aid in shark stock assessment and management. *Fisheries Research* 39(2): 199-209.

CRUZ-JIMÉNEZ SC. 2010. Edad, crecimiento y mortalidad del tiburón *Carcharhinus falciformis* (Bibron 1839) (Elasmobranchii: Carcharhinidae), capturado en la Costa chica del estado de Oaxaca. Tesis de Maestría. Universidad del Mar. Puerto Ángel. 59p.

EFRON B y RJ Tibshirani. 1993. *An introduction to the bootstrap*. Chapman & Hall. New York. 257p.

FISHER RA. 2010. *Life history, trophic ecology, and prey handling by cownose ray, Rhinoptera bonasus, from Chesapeake Bay*. Virginia Institute of Marine Science, Virginia Sea Grant, College of William and Mary. Gloucester Point. 98p.

GARCÍA-CORTÉS B, A Ramos-Cartelle y J Mejuto. 2012. Biological observations of silky shark (*Carcharhinus falciformis*) on Spanish surface longliners targeting swordfish in the Pacific Ocean over the period 1990-2011 and applicability to the Atlantic case. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT* 68(4): 1601-1617.

GARRICK JAF. 1982. Sharks of the genus *Carcharhinus*. NOAA Technical Report NMFS 445. NOAA/NMFS Silver Spring. 194p.

GOLDMAN KJ. 2005 Age and growth of elasmobranch fishes. *En*: JA Musick y R Bonfil (eds.). *Management techniques for elasmobranch fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper. No. 474. Rome. 251p.

GOMPERTZ B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 115: 513-583.

HADDON M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman and Hall. Boca Raton. 406p.

HALL NG, C Bartron, WT White, Dharmadi y IC Potter. 2012. Biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Carcharhinidae) in the eastern Indian Ocean, including an approach to estimating age when timing of parturition is not well defined. *Journal of Fish Biology* 80(5): 1320-1341.

HARRY AV, CA Simpfendorfer y AJ Tobin. 2010. Improving age, growth, and maturity estimates for aseasonally reproducing chondrichthyans. *Fisheries Research* 106(3): 393-403.

HELIDONIOTIS F y M Haddon. 2013. Growth models for fisheries: The effect of unbalanced sampling error on model selection, parameter estimation, and biological predictions. *Journal of Shellfish Research* 32(1): 223-235.

HEUPEL MR y CA Simpfendorfer. 2010. Science or slaughter: need for lethal sampling of sharks. *Conservation Biology* 24(5): 1212-1218.

JOUNG SJ, CT Chen, HH Lee y KM Liu. 2008. Age, growth, and reproduction of silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, in northeastern Taiwan waters. *Fisheries Research* 90(1-3): 78-85.

KATSANEVAKIS S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81(2-3): 229-235.

KATSANEVAKIS S y CD Maravelias. 2008. Modelling fish growth: Multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries* 9(2): 178-187.

LIU KM, CP Lin, SJ Joung y SB Wang. 2011. Age and growth estimates of the Blacktip Sawtail Catshark *Galeus sauteri* in Northeastern Waters of Taiwan. *Zoological Studies* 50(3): 284-295.

NATANSON LJ, NE Kohler, D Ardizzone, GM Cailliet, SP Wintner y HF Mollet. 2006. Validated age and growth estimates for the Shortfin Mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes* 77: 367-83.

NETER J, MH Kutner, J Nachtschien y W Wasserman. 1996. *Applied linear statistical models*. McGraw-Hill/Irwin. Chicago. 1408p.

OSHITANI S, H Nakano y S Tanaka. 2003. Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the Pacific Ocean. *Fisheries Science* 69(3): 456-464.

RICKER WE. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of Fisheries Research Board Canada* 191: 1-382.

RICHARDS FJ. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10(2): 290-301.

SÁNCHEZ-DE ITA JA, C Quiñonez-Velázquez, F Galván-Magaña, N Bocanegra-Castillo y R Félix-Uraga. 2011. Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the west coast of Baja California Sur, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 27(1): 20-24.

SCHNUTE J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38(9): 1128-1140.

SMART JJ, AV Harry, AJ Tobin y CA Simpfendorfer. 2013. Overcoming the constraints of low sample sizes to produce age and growth data for rare or threatened sharks. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 23(1): 124-134.

SCHWARTZ FJ. 1983. Shark ageing methods and age estimation of Scalloped Hammerhead, *Sphyrna lewini*, and Dusky, *Carcharhinus obscurus*, sharks based on vertebral ring counts. Summary paper. *En*: ED Prince y LM Pulos (eds.). *Proceedings of the International workshop on age determination of oceanic pelagic fishes: tunas, billfishes, and sharks.* U.S. Dep. Commer., NOAA Technical Report NMFS 8: 167-174.

SOSA-NISHIZAKI O, JF Márquez-Farías y CJ Villavicencio-Garayzar. 2007. Case study: Pelagic shark fisheries along the west coast of Mexico. *En*: MD Camhi, E Pikitch y EA Babcock (eds.). *Sharks of the open ocean.* Blackwell Publishing Ltd. Oxford, pp: 275-282.

SPRINGER S. 1967. Social organization of shark population. *En*: PW Gilbert, RF Mathewson y DP Rall (eds.). *Sharks, skates and rays.* The Johns Hopkins Press Baltimore. Maryland, pp: 149-174.

STEVENS JD, R Bonfil, NK Dulvy y PA Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays and chimeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57: 476-494.

VON BERTALANFFY L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10(2): 181-213.

THORSON JT y CA Simpfendorfer. 2009. Gear selectivity and sample size effects on growth curve selection in shark age and growth studies. *Fisheries Research* 98: 75-84.

WALKER T I. 1992. Fishery simulation model for sharks applied to the Gummy Shark, *Mustelus antarcticus* Günther, from Southern Australian waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43(1): 195-212.

WELCH DW y GA McFarlane. 1990. Quantifying the growth of female Pacific Hake (*Merluccius productus*): An example of measuring uncertainty and bias in non-linear parameter estimation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47(4): 672-681.

ZEA-DE LA CRUZ H. 2007. Edad y crecimiento del tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis* (Bibron 1839) registrado en el Golfo de Tehuantepec. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Boca del Río. Boca del Río, Veracruz. 64p.

ZHU L, L Li y Z Liang. 2009. Comparison of six statistical approaches in the selection of appropriate fish growth models. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 27(3): 457-467.

Recibido: 11 de mayo de 2013.
Aceptado: 14 de diciembre de 2013.