Estimación del crecimiento del tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus*, del Golfo de México con un enfoque estocástico

Javier Tovar-Ávila^{*}, Karla C. Garcés-García^{**} y Eduardo Alfredo Zarza-Meza^{**}

El crecimiento individual del tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus*, del Golfo de México se estimó mediante tres versiones estocásticas de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (ECVB), ajustadas a datos de longitud a edad determinados mediante el conteo de bandas de crecimiento en vértebras de organismos capturados en el suroeste del Golfo de México (Veracruz y Tamaulipas). Las versiones del modelo empleado asumen que la constante de crecimiento (k) varía aleatoriamente de acuerdo con tres funciones positivas de distribución probabilística (*fdp*): Weibull, Gamma y Log-normal. Según la integral de información de Kullback-Leibler, el modelo que asume una *fdp* Log-normal para k describió de mejor manera los datos de ambos sexos ($L_{\infty} = 1 834 \text{ y } 1 897 \text{ mm}$ de longitud total, $E[k] = 0.18 \text{ y } 0.13 \text{ años}^{-1} \text{ y } t_0 = -2.8 \text{ y} -2.1 años para hembras y machos, respectivamente). Las ECVB con enfoque estocástico mejoraron las estimaciones de parámetros de crecimiento estimadas previamente mediante versiones determinísticas. Estos modelos permiten una descripción del crecimiento con mayor sentido biológico y realista, al incorporar de manera explícita la heterogeneidad en la longitud a cada edad, por lo que se recomienda su uso para describir el crecimiento, estocástico, von Bertalanffy, elasmobranquios.$

Estimation of parameters on individual growth in blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, in the Gulf of Mexico through stochastic models

The individual growth of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, from the Gulf of Mexico, was estimated using three stochastic versions of the von Bertalanffy growth equation (VBGE), applied to length-at-age data obtained by counting growth bands in the vertebrae of organisms caught in the southwestern Gulf of Mexico (Veracruz y Tamaulipas). These versions of VBGE assume random variation in the growth constant (*k*) related to three different probability distribution functions (*pdf*): Weibull, Gamma and Log-normal. According to the Kullback-Leibler information integral, the model assuming a Log-normal *pdf* described better the data for both sexes ($L_{\infty} = 1$ 834 and 1 897 mm of total length, E[k] = 0.18 and 0.13 years⁻¹ and $t_0 = -2.8$ and -2.1 years for females and males respectively). The VBGE stochastic versions improved the growth estimations determined previously with deterministic models. These models allow the estimation of growth parameters with more biological meaning and realistic by incorporating in explicit way heterogeneity of length at each age, therefore its use to describe the somatic growth of fish and other marine species is recommended.

Key words: Age and growth, stochastic, von Bertalanffy, elasmobranchs.

Introducción

La ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (ECVB) es la más utilizada para describir el crecimiento somático de los peces, incluidos los elasmobranquios (Haddon 2001, Cailliet y Goldman 2004). Esto se debe a su fundamento teórico con gran sentido biológico, basado en los procesos de anabolismo y catabolismo, que intervienen en la asimilación de materiales obtenidos del ambiente para producir crecimiento orgánico, medible a través del incremento en peso o longitud (von Bertalanffy 1938).

A pesar de su uso común, la validez de la ECVB ha sido cuestionada debido a diversas limitantes y problemas con su interpretación biológica. No permite, por ejemplo, la descripción del crecimiento si los datos de longitud a edad

Centro Regional de Investigación Pesquera - Bahía de Banderas. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA. Tortuga Núm. 1, La Cruz de Huanacaxtle, Nayarit, México. CP 63732. *^javiertovar.mx@gmail.com*.

Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana. Carretera Tuxpan-Tampico Km 7.5, Tuxpan, Veracruz, México. CP 92850.

no muestran una tendencia asintótica (Knight 1968); dos de sus parámetros (L_{∞} y t_0) son extrapolaciones que, al menos teóricamente, están fuera del intervalo de datos (Francis 1988). La variabilidad individual del crecimiento, asociada en parte a error de medición, pero principalmente a variabilidad biológica común entre los seres vivos, ha sido también señalada como limitante en la ECVB tradicional (von Bertalanffy 1938, Knight 1968, Sainsbury 1980). Esta limitante se aplica a todos los modelos de crecimiento con enfoque determinístico, al asumir valores promedio fijos de los parámetros de crecimiento, sin incorporar de manera explícita la variabilidad biológica en la estimación de los mismos, aun cuando se estimen sus intervalos de confianza. En la realidad, para una determinada edad, la talla de los organismos debería ser representada mediante una distribución con variabilidad asociada (varianza) o, visto de otra manera, una determinada talla debería mostrar la heterogeneidad de las edades (Troynikov 1998). No considerar la variabilidad individual puede afectar la precisión de los parámetros poblacionales, con potenciales consecuencias en la evaluación de las poblaciones (Quinn y Deriso 1999, Pilling et al. 2002, Punt et al. 2009).

Diversos modelos basados en la ECVB se han desarrollado con el objetivo de incorporar la heterogeneidad del crecimiento individual, tratando de mantener la base biológica original de la ecuación (Sainsbury 1980, Francis 1988, Siegfried y Sansó 2006). La incorporación de la variabilidad individual ha sido abordada, por ejemplo, mediante la estimación de curvas individuales de crecimiento y su conjunción posterior, asumiendo que cada organismo posee sus propios parámetros de crecimiento y los conserva a lo largo de toda su vida (Sainsbury 1980). También se han estimado curvas de crecimiento individual a partir de edades retro-calculadas e incorporadas en modelos con efectos aleatorios que de manera explícita asumen variación en los parámetros de crecimiento. En este tipo de modelos, los parámetros de crecimiento representan una muestra posible, en lugar de un valor medio. La heterogeneidad del crecimiento individual ha sido también abordada mediante la estimación de parámetros de crecimiento a partir de datos de distribución de tallas de distintas cohortes (Montgomery et al. 2010).

Algunas variantes estocásticas de la ECBV han incorporado de manera explícita, la heterogeneidad en algunos de los parámetros de la ecuación, como la constante de crecimiento (k), considerando la distribución aleatoria de los datos de longitud-edad acorde con funciones de distribución probabilística (fdp) (Troynikov 1998). En el presente estudio se analiza el desempeño de tres versiones de la ECVB con enfoque estocástico para describir el crecimiento del tiburón puntas negras, Carcharhinus limbatus (Müller y Henle 1839), una de las especies de tiburón más capturadas por la pesquería artesanal del Golfo de México (Castillo-Géniz et al. 1998). El crecimiento de la especie en aguas mexicanas del Golfo de México ha sido descrito previamente mediante la versión determinística de la ECVB (Tovar-Ávila et al. 2009a) y en otras regiones del Golfo de México, Atlántico y Sudáfrica utilizando la ECVB y otros modelos, pero siempre con enfoques determinísticos (Branstetter 1987, Killam y Parsons 1989, Wintner y Cliff 1996, Carlson et al. 2006).

Materiales y métodos

Datos de longitud a edad

En el presente estudio se utilizaron los datos de longitud a edad de C. limbatus analizados por Tovar-Ávila et al. (2009a), estimados mediante conteos de bandas de crecimiento en vértebras dorsales de organismos capturados por pescadores artesanales en el norte de Veracruz y Tamaulipas, México, entre 1995 y 1996. Los datos fueron complementados con edades estimadas a partir de vértebras dorsales de organismos capturados por pescadores artesanales en el norte de Veracruz (Tamiahua y Tuxpan) durante 2011 y 2012 (Garcés-García 2012), utilizando la misma técnica que en el estudio anterior. El procesamiento de las vértebras consistió en la limpieza mecánica e inmersión en hipoclorito de sodio a 5% o peróxido de hidrógeno a 5% para eliminar los restos de tejido conectivo. Posteriormente se realizaron cortes sagitales mediante una cortadora Isomet de baja velocidad (Buehler), con cuchilla de borde diamantado, con un grosor de 350 a 400 micras. Los cortes se leyeron en un

microscopio estereoscópico (OLYMPUS) con luz transmitida y fotografiados con una cámara Hitachi y el programa Image Pro Plus v. 6.1. Para estimar la precisión de los conteos de las bandas de crecimiento se realizaron tres lecturas independientes, desconociendo los datos biológicos de la muestra durante cada uno de los conteos. La precisión de los conteos de bandas en vértebras recolectadas en el segundo periodo se estimó mediante el error promedio porcentual (APE, por sus siglas en inglés):

$$APE = 100\% \times \frac{1}{N} \sum_{j=1}^{N} \left\{ \frac{1}{R} \sum_{i=1}^{R} \frac{(Xij - Xj)}{Xj} \right\}$$
 Ec. 1

Donde: N = número de muestras, R = número de veces que se leyó la muestra, Xij = edad i determinada para el pez j y Xj = el promedio de las edades determinadas para el pez j.

Los análisis de incremento marginal indican una periodicidad anual en la formación de las bandas de crecimiento en vértebras de C. limbatus del Golfo de México; se forma una primera banda hialina inmediatamente después de nacer (Branstetter 1987, Killam y Parsons 1989, Carlson et al. 2006, Tovar-Ávila et al. 2009a). El periodo de nacimiento de la especie en la zona de estudio va de finales de primavera a principios de verano (mayo-junio) (Tovar-Ávila 1995, Castillo-Géniz et al. 1998). La edad de los organismos se estimó, por tanto, a partir del número de bandas hialinas completamente formadas en las vértebras, menos uno (la marca de nacimiento), más la proporción de años de edad, con base en el número de días estimado a partir del día de nacimiento (establecido arbitrariamente como el primero de junio para todos los organismos) y la fecha de captura divididos entre 365 (días del año).

$$Edad = B + \frac{[(M*30)+D]}{365}$$
 Ec. 2

Donde: B = número de bandas de crecimiento completamente formadas, M = número de meses completos y D = número de días de los meses incompletos entre la fecha de nacimiento y la de captura.

Modelos de crecimiento

Para describir el crecimiento se emplearon tres versiones estocásticas basadas en la ECVB que incorporan la heterogeneidad de los datos de longitud a cada edad (Troynikov 1998). Estos modelos representan la distribución de longitudes (l) a cierta edad (t) incorporando variación aleatoria en k, derivada de la función:

$$k = -log \frac{(1 - \frac{l}{L_{\infty}})}{(t - t_0)}$$
 Ec. 3

Las versiones estocásticas de la ECVB utilizadas asumen tres *fdp* distintas para describir la distribución de *k* Weibull, Gamma y Log-normal (véase Anexo A en Troynikov y Walker 1999 para detalles de cada *fdp* y sus parámetros). El valor esperado de *k* (*E*[*k*]) y su coeficiente de variación (*CV*[*k*]) representan, así, la heterogeneidad del crecimiento en la población. Las tres *fdp* utilizadas se usan comúnmente para describir variables continuas distribuidas positivamente (sin colas negativas) (Troynikov y Gorfine 1998). La distribución de longitudes a cada edad se representaron mediante los siguientes percentiles (*Q*): 5%, 25%, 50%, 75% y 95% a cada edad (*Q_pt*), donde *p* es la probabilidad correspondiente a *Q*.

Se utilizó la integral de información de Kullback-Leibler, $\Delta(M1, M2)$, para determinar entre cada par de modelos estocásticos el de mejor ajuste a los datos de longitud a edad. Si $\Delta(M1, M2) < 0$, el modelo M2 tiene un mejor ajuste. Este método permite la comparación entre modelos diferentes, evitando supuestos inapropiados sobre la distribución de parámetros aleatorios (Troynikov y Walker 1999).

Los parámetros de la versión determinística de la ECBV:

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$
 Ec. 4

se calcularon con el mismo programa utilizado para las versiones estocásticas. Sin embargo, los parámetros de la versión determinística deben compararse con cautela con los de las versiones estocásticas, debido al enfoque distinto y a los supuestos que asumen. Los parámetros de los modelos estocásticos para cada sexo, su grado de error expresado en porcentaje de *CV*, los percentiles de distribución y Δ (M1, M2), fueron estimados mediante máxima verosimilitud con el programa computacional desarrollado en FORTRAN, "Stochastic Parameterisation of Size-at-Age Data and Correction for Selectivity Bias¹".

Resultados

El número de organismos empleados para la determinación de la edad fue de 165, de los cuales 116 correspondieron a machos y 49 a hembras. El intervalo de talla de los machos fue de 700 mm a 1 780 mm de longitud total (LT), con edades estimadas de 0 a 14 años. El intervalo de tallas en las hembras osciló entre 750 mm y 1 780 mm LT, presentando edades de 0 a 12 años. La precisión de los conteos de bandas de crecimiento en vértebras recolectadas en el segundo periodo de estudio fue considerada aceptable, con un APE de 13.6%, similar a lo estimado en el estudio previo (Tovar-Ávila *et al.* 2009b).

Las tres versiones del modelo estocástico produjeron valores semejantes a los de los parámetros de crecimiento, con similar CV (Tabla 1). La L_{∞} estimada para las hembras fue menor en todos los casos a la de los machos, mientras que la E[k] fue mayor para las hembras. La mayor L_{∞} para ambos sexos fue estimada con el modelo, asumiendo una fdp Weibull. La E[k] estimada para las hembras con todos los modelos fue similar, mientras que para los machos fue ligeramente menor para la distribución Weibull y similar entre las distribuciones Gamma y Log-normal. La L_∞ del modelo determinístico, tanto para hembras como para machos, fue menor a la de todas las versiones estocásticas y, en consecuencia, la k fue mayor (Tabla 1 y Fig. 1).

El ajuste del modelo asumiendo una *fdp* Gamma fue mejor al de *fdp* Weibull de acuerdo con la integral de información media de Kullback-Leibler ($\Delta = 0.047$ y -0.011, con CV = 73y 23%, para hembras y machos, respectivamen-

Tabla 1

Parámetros de crecimiento (*L_{or} E[k*] y *t₀*) de *Carcharhinus limbatus* en Veracruz, México, estimados mediante tres versiones estocásticas de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy (ECBV), asumiendo tres distintas funciones de distribución probabilística (Weibull, Gamma y Log-normal) y la versión determinística del modelo

Modelo	Parámetro	Hembras	Machos
Weibull	$L_{\infty}(mm)$	1 857 (37%)	1 970 (27%)
	E[k] (años ⁻¹)	0.18	0.12
	CV[k]	13%	15%
	t_0 (años)	-2.8 (10%)	-4.0 (9%)
	η	9.15	7.78
	α	0.19	0.13
Gamma	$L_{\infty}(mm)$	1 839 (57%)	1 911 (32%)
	E[k] (años ⁻¹)	0.18	0.13
	CV[k]	14%	13%
	t_0 (años)	-2.9 (10%)	-4.0 (7%)
	ρ	0.18	0.13
	λ	0.00063	0.00027
Log-normal	$L_{\infty}(mm)$	1 834 (64%)	1 897 (35%)
	E[k] (años ⁻¹)	0.18	0.13
	CV[k]	14%	13%
	t_0 (años)	-2.9 (10%)	-2.1 (7%)
	μ	-1.71	0.13
	σ	0.14	0.15
ECVB	$L_{\infty}(mm)$	1780	1780
determinística			
	k (años ⁻¹)	0.21	0.16
	t_0 (años)	-2.5	-3.4
Tamaño de		49	116

El grado de error se presenta entre paréntesis (CV%), (η , α , ρ , λ , μ y σ son parámetros matemáticos específicos de cada versión del modelo).

te). A su vez, el ajuste del modelo con *fdp* Lognormal fue mejor al de *fdp* Gamma ($\Delta = 0.01$ y -0.012, con *CV* = 70% y 49% para hembras y machos, respectivamente), por lo que el modelo asumiendo *fdp* Log-normal en *k* fue el que mejor ajuste a los datos de longitud a edad utilizados presentó para ambos sexos.

Los percentiles y cortes transversales de la densidad probabilística de longitudes a distintas edades mostraron una distribución ligeramente más amplia en los machos que las hembras (Figs. 2 y 3). Los grupos de edad intermedia de ambos sexos presentaron mayor amplitud en su distribución y, a medida que aumenta la edad, la distribución de tallas se vuelve menos amplia.

^{1.} Disponible a través del autor: VS Troynikov.



Fig. 1. Curvas de crecimiento de hembras (- - -) y machos (----) de *Carcharhinus limbatus* en Veracruz, México, estimadas mediante la versión determinística del modelo de von Bertalanffy.

Las tallas medias (percentiles de 50%) de las hembras a las edades mínimas de madurez de acuerdo con estimaciones en estudios previos en diversas regiones del Golfo de México (5-7 años) (Branstetter 1987, Killam y Parsons 1989, Carlson *et al.* 2006, Tovar-Ávila *et al.* 2009a) fueron de 1 395 mm a 1 528 mm LT, mientras que para las edades estimadas previamente para los machos (4-5 años) (Branstetter 1987, Killam y Parsons 1989, Tovar-Ávila *et al.* 2009a) fueron de 1 207 mm a 1 288 mm LT.

Discusión

El número de datos utilizados en el presente estudio para las hembras de C. limbatus, no pudo ser aumentado respecto al número empleado previamente para estimar el crecimiento de la especie en la zona de estudio (Tovar-Ávila et al. 2009a). Lo anterior se debe a la marcada segregación por sexos de la especie y a que las hembras adultas se encuentran principalmente en el norte del Golfo de México (Clark y von Schmidt 1965), mientras que son raramente capturadas en aguas mexicanas, excepto en el norte de Tamaulipas durante la época reproductiva (Tovar-Ávila 2005). Sin embargo, el número de muestras para los machos fue mayor al utilizado previamente (Tovar-Ávila et al. 2009a), incluyendo organismos de un amplio intervalo de tallas, por lo que puede considerarse que los parámetros estimados en el presente estudio, en particular para los machos, están basados en una muestra adecuada. El muestreo óptimo para estudios de crecimiento debe incluir organismos de todas las clases de talla (Mercier *et al.* 2011), siendo un problema común en estudios de tiburones, en los que la abundancia de las poblaciones es baja de manera natural (Thorson y Simpfendorfer 2009). La obtención de vértebras se complica, además, en especies de importancia comercial en la zona de estudio y para especies altamente migratorias y de distribución espacio-temporal variable como *C. limbatus* (Tovar-Ávila *et al.* 2009a).

Los modelos estocásticos presentaron menor E[k] que la versión determinística, concordando con lo reportado por Sainsbury (1980), quien demostró que los modelos determinísticos tienden a sobrestimar el valor de k. La sobrestimación de k puede conducir a estimaciones erróneas de otros parámetros poblacionales importantes, como la mortalidad natural, generando un impacto negativo en las poblacionales o medidas de manejo. La k ha sido utilizada también como indicador preliminar de la productividad biológica, resiliencia y riesgo de una población (Musick 1999), por lo que estimaciones confiables de este parámetro son de gran importancia.

Debido a la estrecha correlación entre los tres parámetros de la ECVB, la sobrestimación



Fig. 2. Relación longitud total-edad de *a*) hembras y *b*) machos de *Carcharhinus limbatus* en Veracruz, México, con percentiles de 5%, 25%, 50%, 75% y 95% (de abajo hacia arriba) de la versión estocástica del modelo de von Bertalanffy asumiendo distribución Log-normal en la constante de crecimiento (*k*).

de k en los modelos determinísticos puede producir una subestimación de L_{∞} (Knight 1968, Francis y Francis 1992). En el presente estudio, todas las versiones estocásticas estimaron L_{∞} más cercana a la talla máxima reportada para la especie en aguas mexicanas del Golfo de México (2 000 mm LT) (Castillo-Géniz *et al.* 1998) (Tabla 2), que la estimada mediante versiones determinísticas, con una edad máxima observada ($L_{max} \approx$) de L(12) y L(14) para hembras y machos, respectivamente. Lo anterior refleja el mayor sentido biológico de los parámetros de crecimiento estimados mediante un enfoque estocástico. De igual manera, la longitud media correspondiente a la edad de madurez en el percentil 50%(1 450 mm LT), concuerda con las longitudes de madurez reportadas previamente en la zona (Tovar-Ávila 1995, Castillo-Géniz *et al.* 1998) (Tabla 2).

La E[k] estimada en el presente estudio para ambos sexos de *C. limbatus*, mediante los modelos estocásticos, fue menor a la calculada con los modelos determinísticos para sexos combinados en el noroeste del Golfo de México (Branstetter 1987, Carlson *et al.* 2006), los machos de Florida (Killam y Parsons 1989), así como las hembras y los machos del noreste del Golfo de México (Carlson *et al.* 2006) (Tabla 2). Sin embargo, fue similar a la *k* estimada en Florida en el caso de las hembras (Killam y Parsons 1989) y previamente



Fig. 3. Distribución de la longitud total a la edad <1, 1, 5, 7, 10 y 12 (de izquierda a derecha) de *a*) hembras y *b*) edades <0, 1, 4, 5, 10 y 14 de machos de *Carcharhinus limbatus* en Veracruz, México, estimadas con la versión estocástica del modelo de von Bertalanffy asumiendo distribución Log-normal en la constante de crecimiento (*k*).

para ambos sexos del suroeste del Golfo de México (Tovar-Ávila *et al.* 2009a). Lo anterior indicaría que el crecimiento de la especie es relativamente lento en comparación con otras especies de tiburones (Cailliet y Goldman 2004), ligeramente menor a lo antes estimado y, en consecuencia, su resiliencia a la pesca menor.

Por su parte, la L_{∞} de ambos sexos fue mayor a la estimada en el noroeste del Golfo de México (Branstetter 1987), los machos de Florida (Killam y Parsons 1989) y ambos sexos del suroeste del Golfo de México (Tovar-Ávila *et al.* 2009), pero menor para la estimada para las hembras en Florida (Killam y Parsons 1989) y ambos sexos en el noreste del Golfo de México (Carlson *et al.* 2006) (Tabla 2). Estas diferencias pueden deberse en parte a las tallas recolectadas en cada estudio, que dependen de la disponibilidad de organismos de cierta talla relacionadas con la distribución y la segregación sexual de esta especie en la región (Clarke y von Schmidt 1965, Tovar-Ávila 1995) y posiblemente la selectividad de los métodos de captura.

La comparación entre los parámetros de ambos enfoques (determinísticos y estocásticos) debe ser tomada con precaución, ya que las bases

Tabla 2 Parámetros de crecimiento (L_∞ y k), tallas de madurez y máxima (longitud total, LT, en mm) reportada para machos (M) y hembras (H) de *Carcharhinus limbatus* en distintas regiones del Golfo de México

l_{∞} k		LT madurez		LT máxima		Región	Referencia		
Н	M	H	M	Н	M	H	M		
1 710		0.28				1 780	1 600	Noroeste del Golfo México	Branstetter (1987)
1 950	1 665	0.19	0.28	1 580-1 620	1 330-1 360	1 830	1 605	Florida	Killam y Parsons (1989)
2 189	2 448	0.24	0.27	1 170	1 034	2 441	2 102	Noreste del Golfo México	Carlson <i>et al</i> . (2006)*
1 799	1 878	0.19	0.14	1 450	1 250	2 000		Suroeste del Golfo de México	Tovar-Ávila (1995), Castillo- Géniz <i>et al.</i> (1998), Tovar- Ávila <i>et al.</i> (2009a)

*Longitudes totales estimadas a partir de la longitud furcal (Tovar-Ávila et al. 2009).

teóricas de ambos son distintas. El enfoque determinístico asume una distribución normal de la longitud a cada edad, además de parámetros fijos para cada curva de crecimiento. En el caso de los enfoques estocástico, la limitante de asumir una distribución normal para el crecimiento de todos los organismos es superada. El modelo empleado en el presente estudio permite, además, explorar diversas *fdps*, a diferencia de otros modelos estocásticos (Sainsbury 1980, Francis 1988). Las *fdps* utilizadas son positivas, evitando el uso de distribuciones con colas negativas como la normal. La historia del crecimiento en talla individual es tratada como un proceso aleatorio (Troynikov y Walker 1999).

El modelo empleado en el presente estudio (Troynikov 1998) trata de manera explícita la heterogeneidad de los datos de longitud a edad como un proceso aleatorio, con la ventaja de no abordar el crecimiento de cada individuo de manera separada, sino agrupando los datos. Este modelo ha sido utilizado con éxito para describir el crecimiento de peces óseos (Troynikov y Koopman 2009) y otros elasmobranquios (Troynikov y Walker 1988, Tovar-Ávila *et al.* 2009b).

El método de Kullback-Leibler fue la base para desarrollar el más utilizado actualmente para comparar diversos modelos, el Criterio de Akaike (AIC), y algunas variaciones de éste, como el Criterio de Información Bayesiano (BIC) (Rheme *et al.* 2011). Éstos proveen una comparación relativa entre modelos candidatos que no tienen la misma estructura, penalizando la introducción de parámetros adicionales, siendo común que los modelos candidatos presenten distinto número de parámetros (Wang y Liu 2006, He y Bence 2007, Grist *et al.* 2011). La integral de información media de Kullback tiene la ventaja de facilitar la comparación entre modelos que presentan el mismo número de parámetros, siendo en este caso el método más conveniente (Troynikov y Koopman 2009).

Cuando los parámetros de crecimiento son robustos se convierten en la parte fundamental para el manejo y la conservación de las poblaciones de importancia pesquera, ya que de manera directa o indirecta son incluidos en los modelos de evaluación demográfica y algunos de evaluación de stocks. Estos parámetros son de gran utilidad para determinar si un stock requiere atención de emergencia o está seguro con una tasa de captura dentro de sus límites biológicos (He y Bence 2007, Katsanevakis y Maravelias 2008, Punt et al. 2009, Mercier et al. 2011). Los modelos basados en la ECVB con enfoque estocástico permiten una descripción del crecimiento individual de los organismos con mayor sentido biológico (Francis 1988, Troynikov 1998). Se recomienda, por tanto, su uso para describir el crecimiento somático de los peces y otros organismos marinos, a fin de obtener parámetros de crecimiento más útiles para estudios de dinámica poblacional.

Agradecimientos

Agradecemos a los pescadores que facilitaron la obtención de muestras y a V. Troynikov por proporcionar el programa utilizado.

Literatura citada

- BRANSTETTER S. 1987. Age and growth estimates for blacktip, *Carcharhinus limbatus*, and spinner, *C. brevipinna*, sharks from the Northwestern Gulf of Mexico. *Copeia* 4: 964-974.
- CAILLIET G y KJ Goldman. 2004. Age determination and validation in chondrichthyan fishes. *En*: JC Carrier, JA Musick y MR Heithaus (eds.). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Florida, USA, pp: 399-447.
- CARLSON JK, JR Sulikowski y 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 of Fishes* 77: 279-292.
- 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. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 49: 611-620.
- CLARK E y K von Schmidt. 1965. Sharks of the central Gulf coast of Florida. *Bulletin of Marine Sciences* 15: 13-83.
- FRANCIS RICC. 1988. Are growth parameters estimated from tagging and age-length data comparable? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 936-942.
- FRANCIS MP y RICC Francis. 1992. Growth rate estimates for New Zealand rig (*Mustelus lenticulatus*). Australian Journal of Marine and Freshwater Research 43: 1157-1176.
- GARCÉS-GARCÍA KC. 2012. Evaluación de riesgo ecológico por efectos de la pesca del tiburón *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes 1839) en la zona norte de Veracruz, México. Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana. México. 70p.
- GRIST E, GD Jackson y MG Meekan. 2011. Does a snapshot show the whole picture? Intrinsic limitations to growth inference of the short lived and fast growing. *Environmental Biology of Fishes* 90: 111-120.
- HADDON M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton. 406p.
- HE JX y JR Bence. 2007. Modeling annual growth variation using a hierarchical Bayesian approach and the von Bertalanffy growth function, with application to lake trout in Southern Lake Huron. *Transactions of the American Fisheries Society* 136: 318-330.

- 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: 178-187.
- KILLAM KA y G Parsons. 1989. Age and growth of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, near Tampa Bay, Florida. *Fishery Bulletin* 87(4): 845-857.
- KNIGHT W. 1968. Asymptotic growth: an example of non-sense disguised as mathematics. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 25(6): 1303-1307.
- MERCIER L, J Panfili, C Paillon, AN'diaye, D Mouillot y AM Darnaudea. 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: 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.
- MUSICK JA. 1999. Ecology and conservation of longlived marine animals. *En*: JA Musick (ed.). Life *in the slow lane: ecology and conservation of longlived marine animals*. American Fisheries Society Symposium 23. Bethesda, Maryland, USA, pp: 1-10.
- PILLING GM, GP Kirkwood y SG Walker. 2002. An improved method for estimating individual growth variability in fish, and the correlation between von Bertalanffy growth parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 424-432.
- PUNT AE, RC Buckworth, CM Dichmont y YM Ye. 2009. Performance of methods for estimating size-transition matrices using tag-recapture data. *Marine and Freshwater Research* 60: 168-182.
- QUINN T y R Deriso. 1999. *Quantitative fish dynamics*. Oxford University Press. Oxford. 560p.
- REHME SE, LA Powell y CR Allen. 2011. Multimodel inference and adaptive management. *Journal of Environmental Management* 92: 1360-1364.
- SAINSBURY KJ. 1980. Effects of individual variability on the von Bertalanffy growth equation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 241-247.
- SIEGFRIED KI y B Sansó. 2006. Two Bayesian methods for estimating parameters of the von Bertalanffy growth equation. *Environmental Biology of Fishes* 77: 301-308.
- 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.

- TOVAR-ÁVILA J. 1995. Biología y pesquería del tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes 1839), de las aguas de Veracruz y Tamaulipas, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 95p.
- TOVAR-ÁVILA J, V Arenas-Fuentes y X Chiappa-Carrara. 2009a. Edad y crecimiento del tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus*, en el suroeste del Golfo de México. *Ciencia Pesquera* 17: 47-58.
- TOVAR-ÁVILA J, VS Troynikov, TI Walker y RW Day. 2009b. Use of stochastic models to estimate the growth of *Heterodontus portusjacksoni* in Eastern Victoria, Australia. *Fisheries Research* 95: 230-235.
- TROYNIKOV VS. 1998. Probability density functions useful for parameterization of heterogeneity in growth and allometry data. *Bulletin of Mathematical Biology* 60: 1099-1121.
- TROYNIKOV VS y MT Koopman. 2009. The effects of Danish seine selectivity and retention on

Recibido: 25 de agosto de 2013. Aceptado: 29 de abril de 2014. growth estimates of tiger flathead *Platycephalus richardsoni*. *Fisheries Science* 75: 833-838.

- TROYNIKOV VS y HK Gorfine. 1998. Alternative approach for establishing legal minimum lengths for abalone based on stochastic growth models for length increment data. *Journal of Shellfish Research* 17: 827-831.
- TROYNIKOV VS y TI Walker. 1999. Vertebral size-atage heterogeneity in gummy shark harvested off southern Australia. *Journal of Fish Biology* 54: 863-877.
- VON BERTALANFFY L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology* 10: 181-213.
- WANG Y y Q Liu. 2006. Comparison of Akaike information criterion (AIC) and Bayesian information criterion (BIC) in selection of stockrecruitment relationships. *Fisheries Research* 77: 220-225.
- WINTNER SP y G Cliff. 1996. Age and growth determination of the blacktip shark *Carcharhinus limbatus*, from the east coast of South Africa. *Fishery Bulletin* 94(1): 135-144.