

# Modelos de crecimiento de langosta (*Panulirus argus*) y un método para calcular la edad

Zetina-Moguel, Carlos Enrique<sup>1</sup> y<sup>2</sup> y Gloria Verónica Ríos-Lara<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Centro Regional de Investigación Pesquera de Yucalpetén, Yucatán. INP. A.P. 73. Progreso, Yucatán México. C.P. 97320. zmoguel@tunku.uday.mx

<sup>2</sup> Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Ingeniería. Av. de Industrias no contaminantes s/n. A.P. 150 Admón. de Correos No 10. Cordemex, Mérida, Yucatán, México. CP 97111.

ZETINA-MOGUEL, C. E. y G. V. Ríos-Lara. 2000. Modelos de crecimiento de langosta espinosa (*Panulirus argus*) y un método para calcular la edad. INP. SAGARPA. México. Ciencia Pesquera No. 14.

En el crecimiento de la langosta espinosa (*Panulirus argus*) los aspectos de mayor importancia son el tiempo y longitud de asentamiento, el tiempo entre mudas y el incremento en longitud durante las mudas. En este documento se presentan dos modelos de crecimiento en forma de escalera de la langosta espinosa y un método de cálculo de la edad. En el primer modelo de crecimiento las mudas son dependientes del tiempo y en el segundo el tiempo entre mudas es una función de la longitud. En los dos modelos los incrementos en longitud se representan por la misma función. El método de cálculo de la edad se basa en el cálculo hacia atrás de los incrementos de longitud y del número de mudas yendo desde la medición de la longitud actual hasta la longitud de asentamiento de las postlarvas. Los parámetros de los modelos se calcularon en un contexto bayesiano y utilizando datos publicados. Las predicciones de los modelos muestran un buen ajuste con observaciones de crecimiento de langostas del Caribe. En el método de cálculo de la edad se puede incluir incertidumbre en el tiempo y la longitud de asentamiento. Con el tiempo entre mudas y el incremento en longitud durante las mudas se calcularon las edades de las tallas comerciales en la pesquería de langosta de Yucatán, México.

Palabras clave: Crecimiento de crustáceos, langosta espinosa, *Panulirus argus*, determinación de la edad, Bayes.

*The main events during spiny lobster (*Panulirus argus*) growth are the post-larval settlement length and time, time between molts and length increase during the molts. In this paper two stair-shape spiny lobster growth models and one age estimation method are presented. In the first growth model the molts are time dependent and in the second the time between molts is a length function; length increase during molts is modeled too in both. The age estimation method is based in back calculation of lengths and molts from current measured length to post-larval settlement length. Model parameters were estimated in Bayesian framework and with dates previously published. Prediction models showed good fitting with observation of caribbean lobster growth. In age estimation method can be included uncertainty in settlement length and time, time between molts and length increase; age estimation for commercial length class in Yucatan, Mexico fishery was calculated.*

Keywords: Crustacean growth, spiny lobster, *Panulirus argus*, age determination, Bayes.

## Introducción

En algunas de las técnicas de evaluación de los recursos pesqueros, como son el análisis de población virtual o el análisis de cohortes, es necesario contar con una relación entre la talla y la edad. En los individuos de mares tropicales establecer esta relación o la determinación de la edad suele ser difícil debido a la amplitud de las épocas de reproducción, la ausencia de eventos del entorno que se registren en estructuras duras, la variabilidad del crecimiento en los individuos individuales como un reflejo de la complejidad del hábitat, etcétera. En el caso de los macrocrustáceos como el camarón, cangrejos y langostas el problema se complica debido a la ausencia de estructuras duras permanentes (Brown y Caputi, 1985). Otra peculiaridad del crecimiento de los macrocrustáceos es que tiene lugar solamente una etapa durante la cual los individuos cambian de exoesqueleto (proceso conocido como muda o ecdisis), y una vez que el exoesqueleto se consolida (período de intermuda) el crecimiento en longitud se detiene, de tal forma que este proceso se puede representar por una curva en forma de escalera.

Debido a los problemas mencionados los métodos que se usan para estudiar el crecimiento de los macrocrustáceos son: a) marcación y recaptura y b) métodos basados en el análisis de la frecuencia de longitudes, como los de Bhattacharya, Shepherd y el de proyección de matrices, entre otros (Cruz *et al.*, 1981; González-Cano, 1991 y De-León *et al.*, 1995). En la mayoría de los casos los datos se usan para calcular los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy ( $to$ ,  $K$  y  $L^\infty$ ), aunque se reconoce que este modelo puede no ser el más adecuado para representar el crecimiento individual de los crustáceos. Se sabe que los eventos de mayor relevancia en el crecimiento individual de camarones y langostas son la longitud de los períodos de intermuda y el incremento en longitud durante las mudas y se han presentado acercamientos a la modelación del crecimiento de estos individuos con opciones diferentes a von Bertalanffy (Hunt y Lyons, 1986; Caddy, 1987; Restrepo y Hoening, 1988 y Arce *et al.*, 1991). Por otra parte, a pesar de que se usan mucho, los métodos de análisis de frecuencias de longitudes no parecen ser la herramienta más apropiada para estudiar el crecimiento de la langosta espinosa, debido a que esta especie puede permanecer de 6 a 8 meses en el plancton

oceánico (según Baisre, 1976; y Cruz *et al.*, 1987) o hasta 11 meses (según Sims e Ingle, 1966; y Lyons, 1980) y a que el periodo de reproducción se prolonga más de cuatro meses (Cruz *et al.*, 1987; Ramírez, 1996). Estas características imprimen una gran variabilidad en el crecimiento de langostas de edades similares y pueden conducir a resultados espurios cuando se usan estos métodos.

En este trabajo se presentan dos modelos de crecimiento de langosta espinosa. Uno escalonado que toma en cuenta la longitud del cefalotórax y el tiempo de asentamiento de postlarvas, así como la longitud de los períodos de intermuda como una función de la edad, y el crecimiento en longitud durante las mudas como una función de la longitud. Los parámetros del modelo se calcularon en un contexto bayesiano. El otro modelo se basa en cálculos de la duración de los períodos de intermuda como una función de la longitud y comparte con el primer modelo la función de crecimiento durante las mudas. De igual manera se presenta un método de cálculo de la edad de las langostas a partir de tallas observadas, basado en los incrementos de longitud durante las mudas y el tiempo promedio de duración de los períodos intermuda.

## Métodos y materiales

El modelo escalonado de crecimiento individual se resume en las siguientes tres ecuaciones:

$$(1) \quad L_t = L_0 + \sum M_t L_M$$

$$(2) \quad M_t = Entero \sum_t \alpha e^{[-\beta(t-t_0)]}$$

$$(3) \quad L_M = \beta_2 + \beta_3 L_{M-1}$$

Donde

$L_t$  = longitud en cm al tiempo

$t$  = tiempo en semanas

$L_0$  = longitud de cefalotórax en cm al momento del asentamiento

$M$  = número de muda

$L_M$  = longitud durante el periodo de intermuda

$t_0$  = tiempo de asentamiento en semanas

*Entero* es el valor entero que resulta de la sumatoria contenida dentro del paréntesis, ya que el número de mudas no puede ser fraccionario.

$\alpha, \beta_1, \beta_2, \beta_3$  son parámetros del modelo.

Los datos utilizados para obtener los parámetros de los dos modelos fueron tomados del trabajo de Arce *et al.* (1991). Por otra parte, se utilizaron observaciones de talla máxima abdominal y de cefalotórax de langostas *P. argus* de las costas de Yucatán y Quintana Roó para definir los límites máximos y establecer puntos de referencia.

Se obtuvo un primer cálculo de los parámetros de las ecuaciones (2) y (3). Los parámetros  $\alpha, \beta_1$  se aproximan minimizando el cuadrado de las diferencias entre el número de muda observado en el tiempo  $t$  y el número de muda predicho por el modelo. Se aplicó un método iterativo que usa el algoritmo de Newton contenido en las hojas de trabajo Excel (*Solver*). Se hicieron cálculos de  $\beta_2$  y  $\beta_3$  por mínimos cuadrados mediante un análisis de regresión lineal en el cual la variable independiente es la longitud en la muda  $n$  y la variable dependiente es la longitud en la muda  $n+1$ . El cálculo en un

contexto bayesiano incluye tres pasos: 1) elección de una distribución de probabilidad previa de los parámetros 2) formulación de una función de verosimilitud para los datos usados en la evaluación y 3) elección de una trama de valores de los parámetros sobre los cuales poder calcular el producto de los datos de verosimilitud y los de distribuciones previa. Los cálculos se obtuvieron maximizando la función de verosimilitud:

$$L(\hat{\alpha}, \hat{\beta}_1, \hat{\beta}_2, \hat{\beta}_3, L/datos) = [(1/\sigma)(2P_i)^{1/2}(\text{Exp}(-L_{obs}-L_{calc})^2]/2\sigma^2$$

Donde  $L_{obs}$  y  $L_{calc}$  son la longitud del cefalotórax observada y calculada con el modelo escalonado, respectivamente (Walters y Ludwing, 1994). Para el cálculo se utilizaron 50,000 repeticiones y se incluyó incertidumbre en el tiempo y longitud de asentamiento. Se utilizaron distribuciones uniformes previas para el tiempo de asentamiento entre 25 y 40 semanas y para la longitud de asentamiento entre 0.4 y 0.8 cm Briones (1995) reporta una talla media de 0.59 cm. En esta parte de la cálculo se utilizó una desviación estándar previa de las diferencias entre los datos de longitud observada y predicha ( $\alpha$ ) entre 0.001 y 0.5 con una distribución uniforme; de manera similar, se le incluyó error al modelo de incremento de longitud durante las mudas y se utilizó error aditivo con distribución normal N (0,0.05). Adicionalmente, se ajustó una curva de von Bertalanffy a las tallas medias calculadas a partir de la simulación. El ajuste y cálculo de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy ( $L_\infty, K, t_0$ ) se hizo por mínimos cuadrados. Se usaron programas construidos en *Visual Basic* para Excel.

El segundo modelo considera la duración de los períodos de intermuda como una función de la talla. La función que se utilizó fue:

$$(5) \quad PI = \delta L_M^\eta$$

Donde:  $PI$  = duración del periodo de intermuda,

$L_M$  = longitud durante el periodo de intermuda

$M, \delta$  y  $\eta$  son parámetros del modelo

Los incrementos en longitud durante las mudas se modelan con la ecuación (3). El cálculo de los parámetros de este modelo se hizo obteniendo los mínimos cuadrados de las diferencias entre la longitud de los períodos de intermuda observados y predichos con el modelo. Las unidades de tiempo son semanas. La combinación de las ecuaciones (3) y (5) permite calcular el incremento de longitud en la próxima muda y el tiempo promedio en que los individuos la alcanzan.

### Método para calcular la edad

La determinación de la edad a una longitud observada se puede obtener mediante el cálculo hacia atrás de los incrementos en longitud, desde la longitud observada hasta la de asentamiento; lo cual es posible con la ecuación (3), calculando  $L_{M-1}$  (longitud del cefalotórax en la muda anterior). A partir de los datos de longitud estimada se obtiene la duración del periodo de intermuda y de este modo el cálculo de la edad es la suma de los períodos de intermuda más el tiempo de asentamiento. En este trabajo se asumió en condiciones determinísticas una longitud de asentamiento de 0.61 cm y un tiempo de asentamiento de 38 semanas. La longitud y el tiempo de asentamiento mencionados se eligieron tomando como referencia los reportes de Briones (1995), Baisre (1976), Cruz *et al.* (1987), Sims e Ingle (1966) y Lyons (1980).

Con el procedimiento previamente descrito se calcularon las edades correspondientes a individuos con longitud abdominal de 12 a 31 cm en intervalos de 1 cm. El cálculo se hizo mediante simulación (10,000 repeticiones por intervalo de longitud). La relación entre longitud del cefalotórax ( $L_c$ ) y longitud abdominal ( $L_a$ ) fue:  $L_c = L_a (3.08+1.44)$ . La relación inversa fue  $L_a = L_c (-2.13+0.69)$ . Para obtener la edad se asumió un error del 10% normalmente distribuido alrededor de  $\beta_2$ ,  $\delta$  y  $\eta$  previamente calculados, y valores de  $\beta_3$  entre 1.05 y 1.1 con distribución uniforme. La longitud de asentamiento fue uniformemente distribuida entre 0.4 y 0.8 cm. El tiempo de asentamiento se asumió entre 20 y 40 semanas. Con las mismas condiciones para los parámetros  $\delta$  y  $\eta$ , se calculó el tiempo promedio de los períodos de intermuda en intervalos de longitud de 1 cm de las tallas abdominales de 12 a 30 cm (12-13, 13-14, etc), en este caso se utilizaron 1,000 repeticiones. En los cálculos bayesianos se utilizaron datos de distribución uniforme previa para que la probabilidad posterior correspondiente al valor del parámetro estuviera determinada por la función de verosimilitud; es decir, se dejó que hablaran los datos. También se usaron datos de distribución previa cuando no se sabía más que el tiempo mínimo y máximo en los que se da el asentamiento y entonces se supone que el asentamiento puede darse en cualquiera de estos momentos.

## Resultados

En la *tabla 1* se dan datos de crecimiento (Arce *et al.*, 1991) y los cálculos de los parámetros del modelo escalonado aplicado en este estudio se presentan en la *tabla 2*. Con estos parámetros se pueden obtener predicciones de longitud que se presentan en la *figura 1*, acompañados de los datos de longitud observada. En la *figura 2* se presentan los datos de longitud calculada con el modelo escalonado, incluyendo incertidumbre y el ajuste al modelo de von Bertalanffy con parámetros:  $L_\infty = 16.36$  cm,  $K = 0.016$  y  $t_0 = 10.43$ . Los parámetros de la ecuación (5) son  $\delta = 1.616$  y  $\eta = 1.235$ . En la *Tabla 3* se presenta la edad por longitud abdominal y del cefalotórax, con las especificaciones de error que se detallan en el método, y se presentan los tiempos promedio de intermuda para longitud abdominal entre 12 y 30 cm.

## Discusión

Los datos básicos para calcular los parámetros del modelo propuesto requieren de observaciones o cálculos de la edad y talla de asentamiento. Estos datos se obtuvieron de la literatura y pueden variar en diferentes zonas y condiciones ambientales. Los incrementos de longitud durante las mudas han sido tratados por diferentes autores y parece adecuado formular una dependencia de la longitud actual como función de la longitud durante la muda anterior. De alguna manera esta relación implica un incremento porcentual de la longitud durante cada muda. El mayor problema en la modelación del crecimiento de los crustáceos se tiene en la determinación del período de intermuda. En el primer modelo de crecimiento escalonado que se presenta en este trabajo (ecuaciones 1 a 3) el período de intermuda se modela mediante la acumulación de una función decreciente que depende de la edad. Los parámetros de este modelo de mudas fueron los más difíciles de calcular y se puede observar que para las últimas mudas se incrementa la diferencia en el número de semanas entre el tiempo observado y el predicho de un período de intermuda. Aunque este

**Tabla 1.** Número de muda, incremento en longitud del cefalotórax (LC) y tiempo de intermudas. Datos de Arce *et al.* (1991).

Número de muda	Incremento en LC (mm)	Intermudas (semanas)
Asentamiento	6.1	38.60
1	0.2	1.16
2	0.5	3.84
3	0.8	3.43
4	1.0	3.76
5	2.5	4.07
6	2.2	4.29
7	2.1	4.89
8	1.4	5.69
9	2.4	4.73
10	1.8	4.93
11	4.5	5.03
12	2.8	4.74
13	2.7	7.03
14	5.4	6.69
15	1.1	8.51
16	5.5	10.50
17	6.8	11.80
18	6.0	9.29
19	6.7	9.80
20	6.7	11.5
21	6.7	12.19
22	6.7	11.70
23	6.2	17.70
24	6.5	18.68
25	5.8	23.53
26	5.0	27.84
27	3.5	31.81

**Tabla 2.** Cálculos puntuales de los parámetros del primer modelo escalonado (ecuaciones 1 a 3).

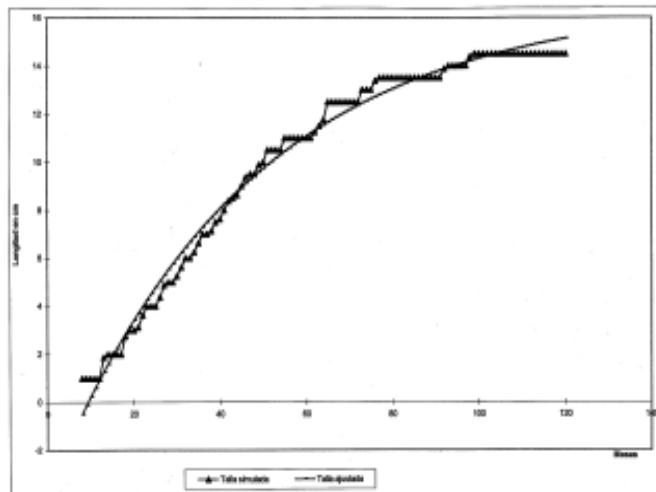
Parámetro	Cálculo
$\hat{\alpha}$	0.29
$\hat{\beta}_1$	0.0101
$\hat{\beta}_2$	0.0682
$\hat{\beta}_3$	1.085
Tiempo de asentamiento observado	38 semanas
Longitud de asentamiento observada	0.6 cm

modelo permite simular el proceso de crecimiento, el cálculo de la edad a partir de longitudes observadas se dificulta. Por otra parte, el modelo basado en la duración de los períodos de intermuda (ecuaciones 3 y 5) depende enteramente de las tallas observadas y de la longitud de asentamiento. De esta manera resulta más fácil la determinación de la edad a partir de longitudes observadas. Este modelo tiene otra ventaja: que permite calcular el tiempo que tardarán las langostas de cierta talla en alcanzar la siguiente talla, aunque no se sepa la edad. Por otra parte, si bien el crecimiento en longitud de los crustáceos se presenta en forma de escalera, el crecimiento en peso puede ser más regular, debido a que se trata de un proceso de acumulación de materia y energía. El modelo basado en la duración de los períodos de intermuda permite estimar la acumulación de biomasa.

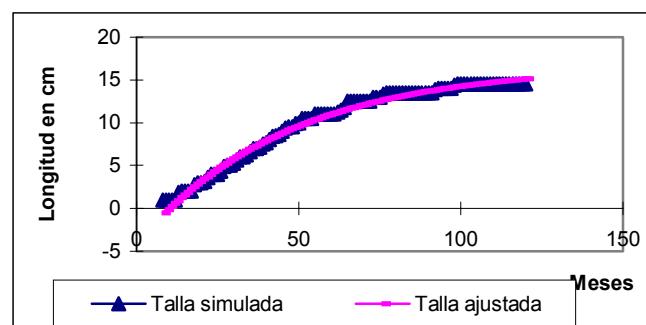
La curva de crecimiento calculada con el modelo escalonado puede ajustarse fácilmente a una ecuación de von Bertalanffy. En este trabajo

**Tabla 3.** Cálculo de edad por longitud abdominal ( $L_{Ab}$ ) y del período promedio de intermuda.

L Ab	Cefalotórax	Edad	Edad	Intermuda	Desviación
12	6.18	2.49	2	15.24	0.57
13	6.88	2.97	2	17.20	0.56
14.5	7.92	3.55	3	19.19	0.58
15	8.26	3.73	3	21.25	0.58
16	8.96	4.17	4	23.31	0.59
17	9.65	4.69	4	25.43	0.60
18	10.34	5.02	5	27.57	0.62
19	11.04	5.55	5	29.68	0.62
20	11.73	5.88	5	31.84	0.64
21	12.42	6.41	6	34.06	0.64
22	13.12	6.53	6	36.31	0.65
23	13.81	6.82	6	38.58	0.67
24	14.5	7.4	7	40.82	0.65
25	15.2	7.8	7	43.11	0.67
26	15.89	8.96	8	45.49	0.67
27	16.58	9.52	8	47.80	0.68
28	17.28	10.02	9	50.16	0.69
29	17.97	10.23	10	52.54	0.69
30	18.67	11.01	11	54.93	0.69



**Figura 1.** Curvas de crecimiento observado (reportado por Arce *et al.* 1991) y predicho con el modelo escalonado determinístico.



**Figura 2.** Curvas de crecimiento mensual calculadas con el modelo escalonado, incluyendo incertidumbre y la curva ajustada al modelo de von Bertalanffy.

se hizo el ajuste como un medio para comparar los resultados con cálculos de crecimiento presentados por otros autores y con las observaciones de longitud que se tienen en la península de Yucatán. Los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy que se pueden obtener con el ajuste son coherentes con las observaciones de longitud decefalotórax de langostas medidas en la región, ya que las tallas máximas observadas son del orden de 19 cm (30 cm de longitud abdominal) y la  $L_\infty$  delcefalotórax ajustada es de 16 cm.

El cálculo de la edad por el método propuesto en este trabajo se ve fuertemente influido por el cálculo de los parámetros  $\beta_3$ ,  $\delta$  y  $\eta$ . En el caso de  $\beta_3$ , este parámetro determina el incremento en cada muda y el cálculo obtenido fue del orden del 8% entre mudas. Algunos autores reportan incrementos de peso del 5 al 15% en langostas de tallas menores a 8 cm decefalotórax (Dalmendray y González, 1995) y estos datos son coherentes con los resultados de este estudio, según cuyos cálculos las langostas alcanzan la madurez sexual (6 a 7 cm de longitud delcefalotórax según Cruz *et al.*, 1981) entre los 3 y 4 años de edad y tardan cerca de 14 años en alcanzar una talla de 19 cm de longitud delcefalotórax, que es la talla máxima observada en la región. Por otra parte, se ha reportado que en la costa de Florida la duración del período de intermuda es de 10 a 15 semanas en langostas de 3 a 8 cm de longitud delcefalotórax (Davis, 1981), en un ejercicio de cálculo en un contexto Bayesiano.

$$L(\delta\eta/\text{datos}) = [(1/\delta)(2P_1)^{1/2}(\text{Exp}(-PI_{\text{observada}}-PI_{\text{calculada}})^2/(2\delta^2)]$$

Con estas observaciones se muestra que los datos probables de estos parámetros son de  $\delta = 1.9$  y  $\eta = 1.25$  y estos datos son cercanos a los publicados por Arce *et al.* (1991).

En conjunto, el sistema de ecuaciones que se presenta en este trabajo permite simular el crecimiento de las langostas, predecir el crecimiento en una talla observada en unidades de tiempo semanales y calcular la edad a partir de longitudes observadas; pero los cálculos de los parámetros no permiten diferenciar el crecimiento de hembras y machos, ya que los datos con los que se realizaron los análisis no contienen esa información; sin embargo, es posible calcular parámetros por sexo. No se debe perder de vista que ambos modelos son aproximaciones a una modelación del crecimiento de las langostas que pretenden ser mejores opciones que el modelo de von Bertalanffy, pero que fueron parametrizados con un conjunto reducido de datos, por lo que es importante incorporarles una mayor cantidad de información.

## Referencias bibliográficas

- ARCE, M.; J. C. Seijo y S. Salas. 1991. Cálculo del crecimiento de la langosta espinosa *Panulirus argus* Latreille, mediante funciones de singularidad. *Revista de Investigaciones Marinas* 12:184-192.
- BAISRE, J. 1976. Distribución de las larvas de *Panulirus argus* y *Scyllarus americanus* (Crustacea:Decapoda) en aguas alrededor de Cuba. *Rev. Inv. Inst. Nac. Pesca*. 2 (3): 277-297.
- BRIONES-FOURZÁN, P. 1995. Diferencias y similitudes entre *Panulirus argus* y *Panulirus guttatus*, dos especies de langosta comunes en el Caribe Mexicano. *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 19(2): 14-20.
- BROWN, R. S. and N. Caputi. 1985. Factor affecting the growth of undersize western rock lobster, George, returned by fishermen to the sea. *Fishery Bulletin* 83(4):567-574.

- CADDY, J. 1987. Size-frequency analysis for crustacea: molt increment and frequency models for stock assessment. *Kuwait Bulletin of Marine Science* 1987(9):43-61.
- CRUZ, R.; R. Coyula y A. T. Ramírez. 1981. Crecimiento y mortalidad de la langosta espinosa (*Panulirus argus*) en la plataforma suroccidental de Cuba. *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 6(4):89-119.
- CRUZ, R.; J. Baisre; E. Díaz; R. Brito; C. García; W. Blanco y C. Carrodegas. 1987. Atlas pesquero de la langosta en el archipiélago cubano. *Departamento de Pesquería. Habana, Cuba.* 125pp.
- DAVIS, G. E. 1981. Effects of injuries on spiny lobster, *Panulirus argus*, and implications for fishery management. *Fishery Bulletin U.S.* 78(4):979-984.
- DALMENDRAY, J. y A. González. 1995. Selectividad de las mallas en las trampas o jaulones para la pesca de langosta (*Panulirus argus*) en Cuba. *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 19(2):57-62.
- DE LEÓN, M. E.; R. Cruz y R. Puga. 1995. Actualización de la edad y el crecimiento de la langosta espinosa (*Panulirus argus*). *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 19(2):3-8.
- GONZÁLEZ-CANO, J. M. 1991. Migration and refuge in assessment and management of the spiny lobster *Panulirus argus* in the mexican Caribbean. *Ph. D. Thesis Imperial College, University of London. U.K.* 448 p.
- HUNT, J. H. and G. W. Lyons. 1986. Factors affecting growth and maturation of spiny lobster, *Panulirus argus*, in the Florida Keys. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2243 - 2247.
- LYONS, W. 1980. The postlarval stages of scyllaridean lobsters. *Fisheries* 5(4):47-49.
- RESTREPO, V. R. and J. M. Hoening. 1988. Munro's method for estimating intermolt periods of tropical decapods is robust. *Bulletin of marine Science* 42:488-492.
- SIMS, H. W. and R. M. Ingle. 1966. Caribbean recruitment of Florida's spiny lobster populations. *Quart. J. Fl. Acad. Sci.* 29(3):207-242.
- WALTERS, C. and D. Ludwing 1994. Calculation of Bayes posterior probability distribution for key population parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51:713-722.

