



Determinación de la edad y crecimiento de organismos acuáticos con énfasis en peces



José Luis Gómez Márquez
Bertha Peña Mendoza
José Luis Guzmán Santiago
Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte
Armando Cervantes Sandoval
Carlos Bautista Reyes,
María del Carmen Alejo Plata



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA



Determinación de la edad y crecimiento de organismos acuáticos con énfasis en peces



José Luis Gómez Márquez
Bertha Peña Mendoza
José Luis Guzmán Santiago
Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte
Armando Cervantes Sandoval
Carlos Bautista Reyes,
María del Carmen Alejo Plata

Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza



Datos para catalogación bibliográfica

Autores: José Luis Gómez Márquez, Bertha Peña Mendoza, José Luis Guzmán Santiago, Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte, Armando Cervantes Sandoval, Carlos Bautista Reyes, María del Carmen Alejo Plata.

Determinación de la edad y crecimiento de organismos acuáticos con énfasis en peces.

UNAM, FES Zaragoza, noviembre de 2020.

Peso: 10 MB.

ISBN: 978-607-30-3770-9.

Diseño de portada: Carlos Raziel Leños.

Diseño y formación de interiores: Claudia Ahumada Ballesteros.

Esta obra se realizó con apoyo de la UNAM a través de la DGAPA- PAPIME, clave PE213718 y la FES Zaragoza.

DERECHOS RESERVADOS

Queda prohibida la reproducción o transmisión total o parcial del texto o las ilustraciones de la presente obra bajo cualesquiera formas, electrónicas o mecánicas, incluyendo fotocopiado, almacenamiento en algún sistema de recuperación de información, dispositivo de memoria digital o grabado sin el consentimiento previo y por escrito del editor.

Determinación de la edad y crecimiento de organismos acuáticos con énfasis en peces.

D.R. © Universidad Nacional Autónoma de México
Av. Universidad # 3000, Col. Universidad Nacional Autónoma de México, C.U.,
Alcaldía de Coyoacán, C.P. 04510, Ciudad de México, México.

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza
Av. Guelatao # 66, Col. Ejército de Oriente,
Alcaldía de Iztapalapa, C.P. 09230, Ciudad de México, México.

Contenido



Prólogo	7
Agradecimientos	9
Capítulo 1. Introducción	11
1.1 Adaptación	17
1.2 Estrategias reproductivas	19
Capítulo 2. Métodos para determinar la edad	25
2.1 Edad conocida	27
2.2 Métodos indirectos	30
2.2.1 Método de Petersen	31
2.2.2 Método de Harding	32
2.2.3 Método de Bhattacharya	37
2.2.4 Desventajas de los métodos	43
2.2.5 Método de progresión modal	43
2.3 Moluscos	45
2.3.1 Desarrollo de los moluscos	47
2.3.2 Mecanismos de crecimiento	47
2.4 Crustáceos	51
2.4.1 Crecimiento	51
2.4.2 Distribución de tallas modales (Método de Petersen)	53
2.4.3 Marcación de animales en poblaciones naturales	53
2.4.4 Animales en cautiverio	55
2.4.5 Marcadores bioquímicos	55



Capítulo 3. Métodos directos	57
3.1 Escamas	58
3.2 Otolitos	62
3.2.1 Morfometría del otolito	66
3.3 Opérculo	67
3.4 Vérttebras	69
3.5 Espinas y Radios	73
3.6 Cleitrum	75
3.7 Validación de los anillos en las estructuras duras como marcas anuales	77
3.8 Método del Retrocálculo	79
 Capítulo 4. Crecimiento	 83
4.1 Definición de crecimiento	84
4.2 Biometría de los organismos	85
4.3 Modelos de crecimiento	89
4.3.1 Modelo de Brody	91
4.3.2 Modelo de crecimiento de von Bertalanffy	92
4.3.2.1 Modelo matemático de crecimiento de von Bertalanffy	94
4.3.2.2 Métodos para la estimación de las constantes de crecimiento de von Bertalanffy	104
4.3.2.3 Método de Ford-Walford	104
4.3.2.4 Método de Gulland	107
4.3.2.5 Método de Gulland y Holt	109
4.3.2.6 Gráfico de von Bertalanffy	111
4.3.2.7 Método de Beverton y Holt	113
4.3.2.8 Ejercicio para la obtención de las constantes del modelo de von Bertalanffy	115
4.3.2.9 Variación del crecimiento entre especies	120
4.3.2.10 Conclusiones y limitantes del modelo de crecimiento propuesto por von Bertalanffy	122
4.3.2.11 Críticas al modelo de von Bertalanffy	122
4.3.3 Modelo de crecimiento de Gompertz	124



4.3.3.1 Curva de crecimiento de Gompertz	125
4.3.2 Comparación entre el modelo de von Bertalanffy y Gompertz (Silliman, 1968)	128
Capítulo 5. Pruebas estadísticas para comparación de funciones de crecimiento	131
5.1. Introducción	131
5.2. Prueba de la T^2 de Hotelling	133
5.3. Suposiciones	135
5.4. Pruebas de razón de verosimilitud	136
5.5. Prueba global de coincidencia de curvas de crecimiento	138
5.6 Otras pruebas de Verosimilitud	139
5.7 Programas	140
5.8 Discusión y conclusiones	147
Capítulo 6. Factores que afectan el crecimiento	149
6.1 Factores ambientales	152
6.2 Nutrición de alimentación	154
6.3 Factores hormonales	157
6.4 Densidad de población	157
6.5 Parásitos y enfermedades	157
7. Glosario	159
8. Referencias	163
9. Índice temático	185

Prólogo



Una de las principales características del buen maestro es su constante preocupación por lograr el aprendizaje en sus alumnos; por ello, cuando no sólo un profesor sino un grupo de ellos suman esfuerzos para lograr este objetivo se agradece doblemente. El apoyo que institucionalmente reciben los profesores universitarios para lograrlo, a través del financiamiento de los proyectos PAPIME, facilita dicha tarea. Estamos frente a un valioso recurso didáctico producto de más de 50 años de experiencia docente acumulada entre los autores.

Como se sabe, al ingerir alimento el organismo, de la energía total contenida en él, cierta cantidad es destinada a procesos anabólicos y otra a los catabólicos. Esta energía destinada al crecimiento, es utilizada para la formación de tejidos y estructuras, y como resultado se observará un aumento en las dimensiones del animal (talla, altura, peso, etc.), lo cual se traducirá en un tiempo posterior, en una buena producción bajo condiciones ambientales adecuadas.

Asimismo, cuando los organismos acuáticos (peces, moluscos y crustáceos) han alcanzado su máxima talla, la energía que se destinaba para el crecimiento, ahora es canalizada hacia la renovación de estructuras corporales, la reconstrucción de tejidos dañados, y otra parte a la reproducción, con lo cual la tasa de crecimiento se vuelve cada vez más pequeña hasta que se convierta en nula.

Esto se ve reflejado en el manejo del rendimiento sostenido de peces, crustáceos y moluscos, muchos de los cuales son sobreexplotados y requieren un cuerpo sustancial de información científica. Una parte importante de esta información base, es el conocimiento de la edad y el crecimiento de los organismos. La edad de los peces dice su longevidad, primera madurez sexual, migración al mar y regreso al agua dulce o viceversa y el tiempo cuando ellos son reclutados a la pesquería. Determinar éste parámetro de manera cuidadosa, es un requisito para obtener las constantes del modelo del crecimiento, así como la tasa de mortalidad y supervivencia, para poder administrar una pesquería. Por lo tanto, es necesario y productivo que todas las ramas de la ciencia, periódicamente evalúen los conceptos básicos y la metodología para resolver los problemas que se presentan y de esta manera progresar en la evaluación de las pesquerías.



El objetivo que se desea alcanzar con esta obra universitaria, es el de elaborar material de apoyo didáctico sobre aspectos básicos de Biología Pesquera, enfocado a las asignaturas del nuevo Plan de Estudio de la Carrera de Biología. Por otra parte, probar el contenido del material a través de cursos dirigidos a profesores y estudiantes. Utilizar los métodos desarrollados en el material de Biología Pesquera, a través de la presentación de trabajos en diferentes foros a nivel nacional e internacional, y realizar la difusión del material en versiones impresas y electrónicas en diferentes eventos académicos.

El Dr. José Luis Gómez Márquez cuenta con una amplia y muy reconocida experiencia en el manejo de los métodos para determinar la edad y el crecimiento de organismos acuáticos, temas sobre los cuales ha impartido conferencias, cursos, dirigido tesis y publicado artículos que han resultado de gran valía en ésta área académica. Junto con los docentes autores del presente documento, pertenecientes al área de Ecología Acuática y Ecología Matemática, lograron estructurar esta obra sobre “Determinación de la edad y crecimiento de organismos acuáticos con énfasis en peces” que será de gran utilidad a un amplio público, ya que por su accesible lenguaje brinda información útil a cualquier persona con una formación biológica básica interesada en el tema, hasta personas que se encuentran en su etapa de formación profesional en esta disciplina.

No me queda más que felicitar a los autores por su ejemplar esfuerzo y confiar en que tendrá un importante impacto entre sus lectores, tal y como ocurrió en mi caso.

M. en C. Carlos Bautista Reyes

Agradecimientos



Los autores deseamos expresar nuestro agradecimiento a las autoridades de la Universidad Nacional Autónoma de México, Dirección de Asuntos del Personal Académico, así como de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, por su apoyo y confianza en la realización de esta obra.

A la carrera de Biología de la FES Zaragoza y a las coordinaciones del Ciclo Básico, Intermedio y Terminal, por su apoyo incondicional para la realización de las salidas al campo, así como el respaldo en la elaboración del presente material.

A la Dirección General de Asuntos de Personal Académico (DGAPA), al Proyecto PAPIME PE213718, por su apoyo y soporte financiero para la realización de las investigaciones en campo y de laboratorio, que permitieron la culminación de la elaboración de este material de trabajo.

A los pescadores de la S.S. Cooperativa “Xalostoc”, por su ayuda en la recolecta del material biológico, así como el permiso para la toma de muestras de agua en el sistema.

A los alumnos de los LIF VII, LIF VIII, prestadores de Servicio Social y tesisistas del área de Ecología Acuática del laboratorio de Limnología, quienes apoyaron en las actividades de campo y laboratorio necesarias, para la aplicación de las diferentes técnicas y métodos implementados en este material para la obtención de los datos.

A los estudiantes y profesores de la Carrera de Biología y de otras instituciones del interior de la República Mexicana, que participaron en los diferentes cursos que se promovieron por parte de este proyecto, para poner en práctica el material que se desarrolló y, probar la aplicabilidad de los diferentes métodos que se incluyen en este documento.

No se desea omitir a ninguna persona por el apoyo que brindaron, así como por su participación en diferentes tiempos, que permitieron que durante la elaboración, modificación y actualización de esta obra, se llegara a cumplir el objetivo de la generación de este material, para el apoyo de toda la comunidad universitaria.

Esta obra ha sido revisada y mejorada de manera importante por la cuidadosa revisión crítica, así como por las atinadas sugerencias al escrito por parte de tres revisores anónimos, a los cuales les agradecemos su tiempo y paciencia dedicada al documento.

Capítulo I

Introducción



La **hidrología** es la ciencia que se ocupa del estudio integral del agua que circula sobre la superficie de la Tierra o a una profundidad accesible al hombre; comprende la **Potamología** (estudio de las aguas de los ríos), la **Limnología** (estudio de las aguas de los lagos o reservorios), la **Hidrología Subterránea** (estudio de las corrientes subterráneas) y la **Criología** (estudio del agua sólida en forma de hielo y nieve (Tamayo, 1999; Maderey y Jiménez, 2005).

Dentro de este estudio integral en los ecosistemas, se presentan cinco procesos ecológicos fundamentales los cuales son, el **ciclo del agua**, los **ciclos biogeoquímicos** (o de nutrientes), el **flujo de energía**, el **ciclo de la materia** y la **dinámica de las comunidades**; es decir cómo cambia la composición y estructura de un ecosistema después de una perturbación (sucesión).

El **ciclo del agua** o **ciclo hidrológico**, es un proceso mediante el cual se realiza el abastecimiento de agua para las plantas, los animales y el hombre. En este proceso una proporción importante de la precipitación pluvial regresa a la atmósfera en forma de evapotranspiración, mientras que el resto escurre por corrientes y cuerpos de agua siguiendo la conformación del terreno, constituyendo las aguas superficiales, o bien, se infiltra al subsuelo como agua subterránea (Maderey y Jiménez, 2005).

En el ciclo del agua, ésta se evapora de los océanos con la energía del sol, es transportada por la circulación de los vientos alrededor del planeta. Al elevarse siguiendo los contornos de las montañas, se enfría y se transforma en lluvia proporcionando humedad a bosques, selvas, pastizales y matorrales. Abastece arroyos, ríos, lagos, aguas subterráneas y finalmente regresa al mar. En ese largo camino, es absorbida por plantas y consumida por los animales que la requieren, ya que constituye entre el 55 y 80% de los seres vivos (www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/procesos.html).

Las **cuencas** son unidades naturales del terreno, definidas por la existencia de una división de las aguas superficiales debida a la conformación del relieve. Las cuencas del país se encuentran organizadas en 37 regiones hidrológicas, que para efectos de administración se agrupan en las 13 regiones hidrológico-administrativas (RHA) (CONAGUA, 2018).



Una **cuenca hidrológica** se define como una unidad del territorio, diferenciada de otras unidades, normalmente delimitada por un **parteaguas o divisoria de las aguas** —por aquella línea poligonal formada por los puntos de mayor elevación en dicha unidad— en donde ocurre el agua en distintas formas y ésta se almacena o fluye hasta un punto de salida que puede ser el mar u otro cuerpo receptor interior, a través de una red hidrográfica de cauces que convergen en uno principal, o bien el territorio en donde las aguas forman una unidad autónoma o diferenciada de otras, aun sin que desemboken en el mar. En dicho espacio delimitado por una diversidad topográfica, coexisten los recursos agua, suelo, flora, fauna, otros recursos naturales relacionados con éstos y el medio ambiente. La cuenca hidrológica conjuntamente con los acuíferos, constituye la unidad de gestión de los recursos hídricos (Arredondo *et al.*, 2007; CONAGUA, 2018).

Otra definición que se aproxima a la anterior es que las **cuencas hidrográficas** son espacios territoriales delimitados por un parteaguas (partes más altas de montañas) donde se concentran todos los escurrimientos (arroyos y/o ríos) que confluyen y desembocan en un punto común llamado también **punto de salida de la cuenca**, que puede ser un lago (formando una cuenca denominada **endorreica**) o el mar (llamada **cuenca exorreica**) (Cotler y Caire, 2009). En estos territorios hay una interrelación e interdependencia espacial y temporal entre el medio biofísico (suelo, ecosistemas acuáticos y terrestres, cultivos, agua, biodiversidad, estructura geomorfológica y geológica), los modos de apropiación (tecnología o mercados) y las instituciones (organización social, cultura, reglas o leyes) (SEMARNAT, 2013).

La extensión de México ha variado a lo largo de su historia, al término de la dominación española el país tenía más de 4 000 000 de km². Actualmente, el territorio nacional es de 1 972 546 km². En esta cifra se comprenden, 1 967 183 km² de superficie continental y 5 363 km² de superficie insular. La longitud de las costas de la República Mexicana es de 9 903 km. De ellos 7 147 km corresponden al Océano Pacífico y 2 756 km al Océano Atlántico (Tamayo, 1999).

La plataforma continental limitada por la isobara de 200 m de profundidad, constitucionalmente forma parte del territorio nacional y cubre 431 035 Km². Sobresale el hecho de que nuestro país cuenta con 231 813 km² de mar territorial y cerca de 3 149 920 km² de zona económica exclusiva (De la Lanza-Espino, 2004) entre ambas vertientes oceánicas, es decir, 50% más que su territorio continental. La zona costera terrestre cubre una extensión de alrededor de 430 000 km² (Lara-Lara *et al.*, 2008)

Cuenta con una longitud de la línea de costa (o zona litoral) de 11 122 km —sin contar el territorio insular—, de los cuales 7 828 km corresponden a estados que tienen acceso al Océano Pacífico y Golfo de California, mientras que los estados del Golfo de México y Mar



Caribe comparten 3 294 km de línea de costa (INEGI, 2017; Lara-Lara *et al.*, 2008), en los cuales se encuentran más de 124 **lagunas costeras** (Lankford, 1977) y sus aguas territoriales y zona marítima exclusiva abarcan en conjunto más de 2 946 825 km², incluyendo cerca de 500 000 km² de plataforma continental (Torres-Orozco y Pérez-Hernández, 2011). Por otra parte, México alberga 320 **cuencas hidrográficas**, 50 ríos principales (además de numerosos tributarios, riachuelos y arroyos permanentes o intermitentes), más de 70 lagos naturales mayores a 10 ha y cerca de 14 mil cuerpos de agua, en su mayoría artificiales, 83.5% de los cuales son menores a 10 ha (García-Calderón y De la Lanza-Espino 2002). Asimismo, la variedad de climas, su compleja topografía, historia geológica y diversidad cultural, ha propiciado una extensa variedad de condiciones lo cual ha permitido la presencia de una gran cantidad de ecosistemas y especies, con una amplia variabilidad genética (Sarukhán *et al.*, 2009).

Anualmente, México recibe aproximadamente 1 449 471 millones de metros cúbicos de agua en forma de precipitación. De esta agua, se estima que el 72.1% se evapotranspira y regresa a la atmósfera, el 21.4% escurre por los ríos o arroyos, y el 6.4% restante se infiltra al subsuelo de forma natural y recarga los acuíferos. Si se toman en cuenta los flujos de salida (exportaciones) y de entrada (importaciones) de agua con los países vecinos, el país anualmente cuenta con 451 585 millones de metros cúbicos de agua dulce renovable (Velázquez y Vega, 2004; CONAGUA, 2018).

México es un país mega diverso y su diversidad biológica está cada día más amenazada por diferentes factores, dentro de los que se incluye el afecto antropogénico. El crecimiento de la población humana en el planeta se ha acelerado notablemente en unas cuantas décadas. Así, en los últimos 25 años México pasó de 81 millones de habitantes en 1990 a más de 119 millones en el 2015 (INEGI, 2017), con una mayor concentración principalmente en las ciudades. Las poblaciones humanas han inducido cambios en su medio ambiente que afectan el equilibrio de la naturaleza y por lo tanto, amenazan la existencia de numerosas especies, con lo cual se induce a una pérdida de la diversidad biológica. La reducción de la biodiversidad es el resultado directo o indirecto de los factores asociados al crecimiento y la expansión de las poblaciones humanas (Nuñez *et al.*, 2003; Velázquez y Vega, 2004).

La pérdida de la diversidad en ambientes acuáticos ha recibido comparativamente poca atención, aun cuando la degradación física, química y biológica en estos ambientes es ampliamente reconocida como un problema mayor. Los ecosistemas acuáticos soportan una extraordinaria variedad de especies, muchas de las cuales se están perdiendo, junto con la degradación de sus hábitats, aun antes de ser descritas (Velázquez y Vega, 2004).

Como sucede con los terrestres, los ecosistemas acuáticos están sometidos a la influencia del hombre, lo que ha resultado en distintos grados de perturbación o degradación,



causando algunos cambios irreversibles, sobre todo en aquellos ecosistemas cercanos a los centros urbanos, en donde el vertido de drenajes, la canalización y extracción de aguas, el turismo y el propio crecimiento urbano han alterado los ciclos naturales de circulación de las corrientes y nutrientes, y los movimientos migratorios de las especies (Velázquez y Vega, 2004).

La gran **diversidad biológica** en México, se debe en primer lugar, a su privilegiada posición geográfica (cuenta con dos grandes regiones biogeográficas, la **Neártica** al norte y la **Neotropical** en el sur. Existe una amplia zona de transición entre las dos regiones marcada al sur por el **Eje Neovolcánico transversal**, hacia la parte oriental se extiende hasta el sur de Tamaulipas y en la occidental hasta el sur de Sinaloa) (Hernández *et al.*, 2013).

La accidentada topografía (relieve) y la ubicación de nuestro país, favorecen el desarrollo de una gran variedad de cuerpos de agua, así como flora y fauna nativas. Estos sistemas acuáticos desempeñan un papel fundamental desde el punto de vista ecológico; por ello es necesario conocer, evaluar y manejar problemas relativos a su integridad, sostenimiento del ecosistema y supervivencia de las especies (Aguilar, 2003).

Desde el punto de vista evolutivo, la era Mesozoica que comprendió cerca de 155 millones de años y finalizó hace 70 millones de años antes del presente, en ella tres importantes líneas de vertebrados evolucionaron. En la tierra las aves y los mamíferos endotérmicos y en el agua los peces teleósteos, los cuales dominan actualmente el agua dulce, estuarina y marina (Wootton, 1990; Moyle y Cech, 2004).

México posee una gran riqueza de peces: cerca de 2 300 especies marinas y de agua dulce, pero la supervivencia de al menos 16 especies de las primeras y de un tercio de las segundas, está de algún modo comprometida. Los principales factores de riesgo que afectan a los peces son de tipo antropogénico (Torres-Orozco y Pérez Hernández, 2011).

En el caso de los peces, estos son de los vertebrados más abundantes en el planeta y la riqueza de especies también es considerable, en especial si se toma en cuenta que los peces constituyen más de la mitad del total de todos los vertebrados del mundo (Lagler *et al.*, 1990; Espinosa *et al.*, 1993; Espinosa-Pérez, 2014), que suman un total de más de 60 000 especies reconocidas (Nelson *et al.*, 2016). Hasta el momento se conocen 27 977 (Eschmeyer *et al.*, 2010) especies válidas de peces; sin embargo, Nelson *et al.* (2016), mencionan que existen alrededor de 32 000, mientras que el resto de los vertebrados tetrápodos suman 26 734 especies (Nelson, 2006; Llorente y Ocegueda, 2008). Recientemente, Fricke *et al.* (2020) citan que registraron 35 588 especies de peces válidas, incluyendo 17 955 especies de peces válidas con la marca “Hábitat: agua dulce”.



De las **515 familias** de peces que en la actualidad tienen especies vivas reconocidas, nueve grandes familias con cerca de 400 especies cada una, tienen aproximadamente 33% de todas las especies (casi 9 302). Estas familias, ordenadas en número de especies decrecientes son: Cyprinidae, Gobiidae, Cichlidae, Characidae, Loricariidae, Balitoridae, Serranidae, Labridae y Scorpenidae. Cerca del 66% de las especies (casi 6 106) en estas nueve familias son peces de agua dulce, mientras que casi el 43% de todos los peces se encuentran o están casi siempre en agua dulce. 64 familias son monotípicas y contienen una sola especie (33 tienen dos especies, en uno o dos géneros), mientras que 67 familias tienen cada una 100 o más especies; tres de ellas tienen cerca de 1 000 especies. Existen 151 familias que tienen solamente un género (con un total de 587 especies); la familia que tiene más especies dentro de un solo género es Astroblepidae con 54 especies. Asimismo, el número promedio de especies por familia es de 54 y la mediana es de sólo 12 (Nelson, 2006).

México es reconocido como un país megadiverso donde los peces constituyen el grupo de vertebrados con mayor riqueza de especies, ya que en la actualidad se conocen un total de **2 763 especies** en el país y éstas representan aproximadamente el 9.8% del total de los peces conocidos en el mundo (Espinosa-Pérez, 2014); se conocen por lo menos 1 782 especies **marinas**, aunque se considera que este número está subestimado (Hernández *et al.*, 2013). Al menos 545 son **dulceacuícolas**, de las cuales 375 son dulceacuícolas estrictamente y 170 de aguas salobres y de estuarios. Se han registrado 118 especies introducidas y de 330 a 335 endémicas (sólo en aguas continentales), 503 de arrecifes, 225 pelágicas y 311 demersales. Hay 182 especies enlistadas en alguna categoría de riesgo en la NOM-059 –SEMARTAT-2001, de las cuales 145 son endémicas y 116 son dulceacuícolas (Hernández *et al.*, 2013). Pero, en la NOM-059-SEMARNAT-2010, se encuentran registras 204 especies, catalogadas con alguna categoría de riesgo y de ellas 161 son endémicas.

Sin embargo, como esta norma debe ser someterse a revisión, como se señala en el artículo 56, párrafo segundo de la Ley General de Vida Silvestre, en la cual “se establece que las listas respectivas serán revisadas y, de ser necesario, actualizadas cada 3 años o antes si se presenta información suficiente para la inclusión, exclusión o cambio de categoría de alguna especie o población” (DOF, 2019), es con base en lo anteriormente mencionado, que el 14 de Noviembre de 2019 se publicó en el Diario Oficial de la Federación (DOF), la **MODIFICACIÓN** del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, en la cual se registran 220 especies de peces clasificadas con alguna categoría de riesgo, de las cuales 81 son endémicas, lo cual modifica sustancialmente el número de especie nativas con respecto a 2010, pero aumenta en 16, el número de otras especies no endémicas de la República Mexicana.



La gran variedad de condiciones ambientales que impera en las cuencas hidrológicas de México y el aislamiento de muchas de éstas, han propiciado la existencia de numerosas especies **endémicas**; es decir, de distribución restringida a un área geográfica determinada (Contreras-Balderas *et al.*, 2008; Eschmeyer *et al.*, 2010). El número de especies endémicas de México es elevado, sobre todo entre los peces de agua dulce, de los que más del 54% únicamente habitan dentro de los límites del país (Contreras-Balderas *et al.*, 2008). En todas las provincias biogeográficas marinas de México el porcentaje de endemismo también es relativamente alto y va de un 15% en la del Golfo de California, a más de 30%, en la Panámica. El endemismo por lo tanto, se puede considerar que es un buen indicador de la biodiversidad (Torres-Orozco y Pérez-Hernández, 2011).

Del total de especies de peces, unas 506 especies son de agua dulce; al menos 563 se han registrado en los ambientes estuarinos (lagunas costeras y desembocaduras de ríos o estuarios) y el resto son oceánicas (Castro-Aguirre *et al.* 1999; Contreras-Balderas *et al.*, 2008; Miller *et al.*, 2009).

Los peces se pueden encontrar en casi todos los cuerpos de agua del mundo, sin importar si el clima es adverso o si la región es remota. Presentan tolerancia a altas temperatura así como a las bajas y pueden resistir intensos cambios de salinidad y oxígeno disuelto, la cual tiene mucho que ver con su diversidad de formas y comportamiento.

Los peces ocupan todos los hábitats acuáticos posibles, pueden vivir en el Tíbet a elevaciones de más de 5 200 m sobre el nivel del mar, donde algunos peces de la familia Balitoridae son dominantes y exitosos; en el Lago Titicaca, Bolivia, se pueden encontrar varias especies de ciprinodontidos a 3 812 m.s.n.m.; en el lago Baikal, Rusia, a 1000 m por debajo del nivel del mar (Fig. 1.1), habitan 52 especies de peces dulceacuícolas, 27 de ellas endémicas; en México se pueden ver nadar los mexcalpiques *Girardinichthys viviparus* a 2240 metros sobre el nivel de mar, en sistemas artificiales como el Lago Xochimilco (Navarrete *et al.*, 2003; Cruz y Rodríguez, 2006; De la Vega-Salazar, 2006), en los lagos de Chapultepec, Zumpango y en la presa Requena (Navarrete *et al.*, 2004), en el lago de la Alameda oriente (Gómez-Márquez *et al.*, 2013) y en el lago Tecocomulco (Miranda *et al.*, 2008), y a *G. multiradiatus* a 2 970 m.s.n.m., en las Lagunas de Zempoala (Espinosa-Pérez, 2014) y en el estado de México (Navarrete *et al.*, 2007). De la misma forma se pueden encontrar peces en las fosas oceánicas hasta 4 000 m de profundidad (Lagler *et al.*, 1990; Wootton, 1990; Nelson, 2006; Espinosa-Pérez, 2014).



1.1 Adaptación

Fisiológicamente, esto significa que las especies de peces pueden encontrarse habitando en **temperaturas** que varían entre -2.0°C (como *Trematomus* que vive bajo la capa de hielo en el Antártico) a casi 42.5°C (como la *tilapia* que se encuentra en lagos sódicos en el África), con valores de **pH** que oscilan de 4 a más de 10 unidades, como por ejemplo *Girardinichthys viviparus*, que se ha registrado en un lago urbano de la ciudad de México (Gómez-Márquez *et al.*, 2013); concentraciones de **oxígeno disuelto** de cero hasta 100% de saturación; en aguas con **conductividad** de 20 a $30\ \mu\text{S}/\text{cm}$ a $46\ 000\ \mu\text{S}/\text{cm}$, o en el caso extremo en aguas a 90 ppm ($162\ 500\ \mu\text{S}/\text{cm}$) en las cuales se ha introducido a un cíclido (*Oreochromis grahami*) en el lago Nakuru, Kenya, el cual es altamente salino. Una especie individualmente puede tolerar un amplio intervalo de temperaturas (en cuyo caso se dice que es un organismo **euritérmico**) o un estrecho intervalo (**estenotérmico**). Similarmente, puede tolerar amplios intervalos de salinidad en cuyo caso, la **salinidad** varía de 0 a 35 ups (**eurihalino**) o sólo un intervalo pequeño (**estenohalino**) (Wootton, 1990; Nelson, 2006).

En cuanto a su tolerancia, algunas especies pueden realizar migraciones para encontrar las condiciones ideales para su supervivencia, mientras que otras sólo pueden vivir en aguas dulces de 0.01 ups (unidades probables de salinidad) y otras pueden soportar hasta 100 ups, mientras que en el océano la salinidad es de un máximo de 35-37 ups.

Los peces están adaptados a una amplia variedad de alimentos. Algunos son especializados a alimentos como zooplancton, moluscos, coral, peces, entre otros. Casi todas las clases de animales y algunas plantas pueden servir de alimento. Pocas especies son parásitas de la misma especie o de otra. Ciertas especies producen veneno, electricidad, sonidos o luz. Los peces son reconocidos como **ectotérmicos**, pero algunos tiburones y escómbridos han desarrollado adaptativamente **endotermia**. Para los peces teleósteos, existe una correlación entre la estacionalidad y el ciclo reproductivo. En zonas tropicales, los cambios estacionales del medio ambiente son menos extremos y muchos peces presentan patrones reproductivos continuos (Redding y Patiño, 1993), en zonas templadas y frías los patrones son diferentes con procesos reproductivos discontinuos (Nikolsky, 1963; Lagler *et al.* 1990; Moyle y Cech, 2004).

La ictiofauna dulceacuícola en México es excepcionalmente rica, ya que tiene alrededor de 506 especies de peces distribuidas en 47 familias de las cuales 163 son endémicas, 169 se encuentran en algún nivel de riesgo y 25 se consideran extintas (Miller *et al.*, 2009; De la Vega, 2006). Se estima que en México diez familias de peces son las que aportan la mayor cantidad de especies endémicas al país, entre éstas se contempla a la familia Goodeidae, conformada por 19 géneros y 41 especies restringidas a la Mesa Central de México y algunas



regiones adyacentes. Por la vertiente del Pacífico, la subfamilia Goodeinae se distribuye en las cuencas de los ríos Aguanaval y San Pedro-Mezquitil en el Norte, su límite sur es la cuenca del Río Balsas, mientras que en la vertiente Atlántica sólo se encuentran en las partes altas de las cuencas de los ríos Salado y Pánuco. Se les considera un tesoro natural porque tienen adaptaciones únicas asociadas con sus peculiares estrategias de reproducción y de desarrollo embrionario (Domínguez y Pérez, 2007; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008).

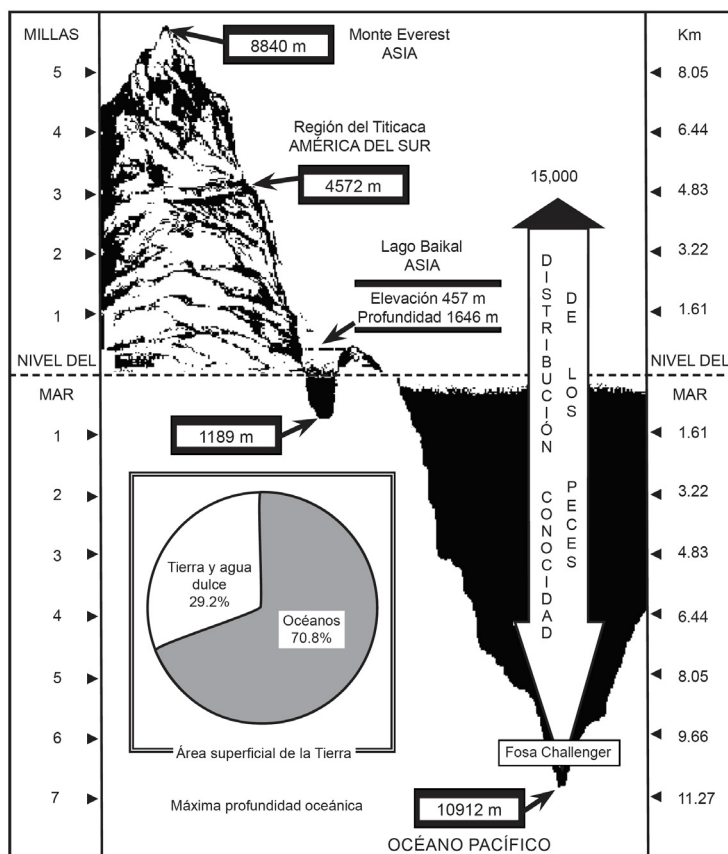


FIGURA 1.1. Distribución de los peces en el ámbito acuático y su disposición vertical (Tomada de Lagler *et al.*, 1990).



1.2 Estrategias reproductivas

La primera estrategia es la **fertilización interna**. Los machos de la familia Goodeidae presentan una modificación en la aleta anal en forma de lóbulo copulatorio, llamado **espermatopecio o andropodio**, (en los peces de la familia Poeciliidae se denomina **gonopodio**) que juega un papel crucial en la transferencia al interior de la hembra del paquete espermático (una pequeña bolsa que, cuando aprietan el espermatopecio contra la abertura genital de la hembra, es expulsada por un órgano muscular interno en forma de anillo). El estrecho contacto que implica lograr la exitosa fertilización en los Goodeidos promovió la aparición de estrategias de selección sexual ampliamente discutidas (Domínguez y Pérez, 2007).

Quizá la característica más distintiva de la familia es su forma de nutrición embrionaria, llamada **matotrofia**. Los embriones tienen una estructura especializada para obtener nutrientes y macromoléculas (lípidos y proteínas) y para el intercambio gaseoso con la hembra. Esta estructura, conocida como **trofotenia**, se forma en la parte ventral a la altura del ano una vez que el embrión es expulsado hacia el lumen del ovario, donde completa su desarrollo. Sus formas y tamaños dependen de la especie, incluso algunas pueden carecer de ella (Álvarez, 1970; Wourms, 2005; Domínguez y Pérez, 2007). Las crías de los goodeidos nacen completamente desarrolladas, lo que les confiere importantes ventajas, como una mayor probabilidad de supervivencia, pero presentan la desventaja de que el número de descendientes es mucho menor que en los peces ovíparos (Domínguez y Pérez, 2007).

En correspondencia con la especie, los peces pueden vivir entre 1 y 120 años, pocos peces mueren relativamente rápido después de un periodo de desove (**semelparidad**) como en los salmónidos, pero en la mayoría de las especies sus especímenes se reproducen más de una vez en una misma temporada (**iteroparidad**), por ejemplo la tilapia (Nelson, 2006; Bone y Moore, 2008; Espinosa-Pérez, 2014).

Los organismos con el patrón reproductivo de tipo **semelparo** tienen periodos de vida largos y ellos posponen la reproducción hasta la final de su vida, ejemplos de este tipo de patrón reproductivo se encuentra en algunas peces como es el caso de salmón y también en algunos insectos como las cigarras o ciadas (Badii *et al.*, 2013).

Hay que recordar que la cantidad de energía, tiempo y recursos gastados en la reproducción, proveer nutrimentos y cuidar la progenie se conoce como la **inversión parental**.

Poco más del 1% de los peces presentan semelparidad, característica notable en **especies diádromas** (regularmente viven parte de su vida en agua dulce y parte en agua



salada). La semelparidad es conocida primariamente en petromizóntidos, anguíliformes, ciprinidos, y en algunas especies de osméridos, galaxioidéos, salmónidos, aterinópsidos y góbidos (Nelson, 2006).

Los organismos con el patrón reproductivo de tipo **iteróparo** producen pocas crías durante un momento en el tiempo y repiten sus esfuerzos reproductivos a lo largo de su vida.

Los organismos con éste clase de patrón reproductivo, es decir, el tipo iteróparo deben esforzarse continuamente, para balancear entre la reproducción temprana y la reproducción tardía para que de esta manera puedan obtener la optimización de los éxitos reproductivos de su vida. La mayoría de los vertebrados, es decir, los peces, los anfibios, los reptiles, las aves y los mamíferos tienen el patrón reproductivo de tipo iteróparo (Badii *et al.*, 2013).

La mayoría de las especies son **gonocóricas** (sexos separados), algunas presentan fertilización interna, en la que las hembras proveen de nutrientes a los embriones o huevos (Poeciliidae), otras desovan hasta millones de huevos para asegurar su supervivencia; muchas especies muestran cuidados parentales de las crías (*Oreochromis* sp). También se encuentran peces **hermafroditas**, o bien manifiestan **protoginia** o **androgenia** simultánea o secuencial para cambiar de sexo de hembras a machos o viceversa (serránidos). También pueden presentar etapas larvarias y sufrir metamorfosis. Otros peces como en algunas especies de la familia Poeciliidae (*Poeciliopsis*) presentan **ginogénesis** o **partenogénesis**, donde el óvulo es activado por el contacto del espermatozoide pero sin llevarse a cabo intercambio genético, por lo cual toda la progenie son hembras (Saborido-Rey, 2012; Espinosa-Pérez, 2014).

Alrededor de 200 especies de peces son **diádromas**. Entre éstas, algunas son **anádromas**, desovando en ambientes dulceacuícolas pero la mayor parte de su vida se desarrolla en el mar (lampreas y salmones). Unas pocas especies son **catádromas**, quienes desovan en el mar pero desarrollan su ciclo de vida en el agua dulce (*Anguilla*, algunos pleuronectidos, escorpénidos y mugílidos). En los ambientes salobres (estuarios y lagunas costeras) se encuentran algunas especies dulceacuícolas con especies de estirpe marina. Una tercer categoría de diádromía son las especies **anfídromas**, que realizan migraciones hacia los ambientes dulceacuícolas o bien hacia el mar pero no con fines reproductivos (Fig. 1.2). Desde el punto de vista evolutivo, parece más fácil que especies marinas se muevan hacia el agua dulce ya que es mayor la dificultad que tiene los peces de agua dulce de migrar hacia agua marina. Un tercio de las 515 familias tienen al menos una especie con individuos que pasan al menos parte de su vida en agua dulce (Nelson, 2006; Bone y Moore, 2008).



En regiones del mundo donde la evaporación excede la entrada de agua dulce en bahías costeras, las lagunas hipersalinas representan un hábitat especial para algunas especies estuarinas. La comunidad de peces en lagunas hipersalinas está compuesta de especies eurihalinas de estuarios cercanos como las lisas, aterinidos, scienidos, tilapias y ciprinodontoideos (Bone y Moore, 2008).

Es difícil determinar la ubicación y distribución precisa de los peces marinos, debido a que se distribuyen ampliamente en los océanos del mundo; sin embargo, se consideran mexicanos aquellos que han sido capturados dentro de los límites del mar patrimonial en la Zona Económica Exclusiva. Para el Pacífico mexicano se han definido 4 provincias biogeográficas: la San Dieguina o Californica, la Cortesiana (Sinuscaliforniana), la Mexicana y la Panámica (Briggs, 1974); de igual manera, en la región del océano Atlántico, México está comprendido en las provincias Carolineana, Antillana y Caribeña (Espinosa-Pérez, 2014).

De los factores ambientales el **fotoperiodo** y la **temperatura** son generalmente reconocidos como las señales más importantes para el inicio de la gametogénesis en especies de condiciones templadas. En especies que desovan en primavera o al inicio del verano, la maduración gonadal es frecuentemente estimulada por fotoperiodos largos, particularmente en combinación con temperaturas cálidas, por ejemplo: el pez mosquito (*Gambusia affinis*), el pez dorado (*Carassius auratus*) y el pez sol (*Lepomis cyanellus*). En contraste con las especies que desovan en otoño o al inicio del invierno, la madurez gonádica es favorecida por fotoperiodos cortos y temperaturas bajas, lo que ha sido demostrado en los salmónidos, por ejemplo: trucha arco-iris (*Oncorhynchus mykiss* = *Salmo gairdnerii*). Con respecto a la intensidad de luz, ésta no es considerada en los estudios con fotoperiodo; sin embargo, debe ser una variable importante a considerar en los estudios reportados en la literatura (Lam, 1983; Moyle y Cech, 2004).

Existen reportes ocasionales los cuales sugieren que los factores sociales pueden influenciar la gametogénesis en los peces dentro de los que se pueden considerar a los químicos (feromonas), visuales, auditivos o táctiles. Además la disponibilidad y calidad del alimento, la salinidad, el estrés y la contaminación por agentes químicos o por radiación, pueden alterar el proceso de la maduración sexual dependiendo de la especie, la época del año y la edad (King, 1995; Shepherd y Bromage, 1996; King, 2007).

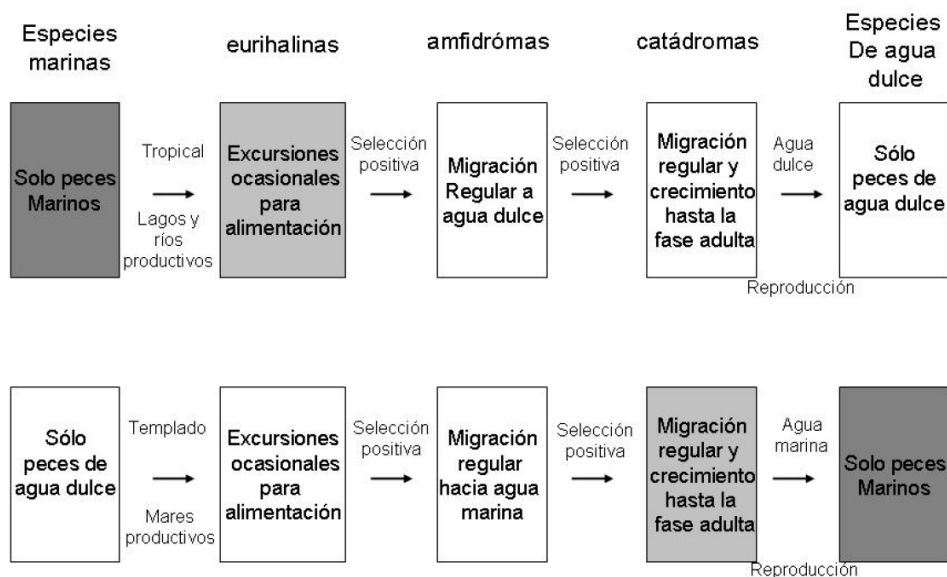


FIGURA 1.2. Posibles pasos en la evolución de la diadromía en peces (Tomada de Bonne y Moore, 2008).

La contaminación de los cuerpos de agua es otro factor que limita la disponibilidad de este recurso. El creciente deterioro de los ecosistemas acuáticos debido al incremento de los niveles de contaminantes como consecuencia de diversas actividades humanas es un problema crítico de nuestros tiempos (Sabatini y Calcagno, 2014). En México, las aguas superficiales que escurren por ríos y arroyos o que se almacenan en lagos, lagunas y humedales representan el 82% del agua renovable total del país; el resto del agua se encuentra en formaciones subterráneas. Lamentablemente, una gran proporción de las fuentes superficiales de agua tienen una calidad deficiente debido a las descargas de aguas residuales sin tratamiento que se hacen, esto sí, de manera bastante uniforme en todo el país. Por esta razón, el agua para abastecimiento doméstico y público proviene principalmente de fuentes subterráneas, las cuales, por su mejor calidad, son comúnmente sobreexplotadas para satisfacer también otras necesidades como las del sector agrícola e industrial.



Los estuarios, las lagunas costeras y las zonas costeras son las más afectadas, debido principalmente al transporte fluvial y a la lixiviación de los contaminantes (Sabatini y Calcagno, 2014). Una de las principales preocupaciones de la presencia de desechos industriales, urbanos, agrícolas, y otros productos químicos en el medio ambiente acuático se refiere a las consecuencias ambientales que potencialmente pueden causar estos sobre la biota (Davis *et al.*, 2001; Khangarot y Rathore, 2003). La exposición de los organismos acuáticos a xenobióticos puede inducir no sólo cambios fisiológicos, bioquímicos o morfológicos a nivel individual (Ansari *et al.*, 2004), sino que también pueden influenciar la abundancia de especies (Preston, 2002). Parámetros como la riqueza (cantidad de especies presentes en una comunidad), la diversidad (tiene en cuenta la riqueza y el carácter de común o raro) y la equitatividad (regularidad con que los individuos están distribuidos entre las especies presentes en la comunidad), entre otros, proveen herramientas fundamentales para comparar comunidades (Begon *et al.*, 2006).

Espinosa-Pérez (2014) menciona que es necesario aumentar la exploración tanto en la región continental como en la marina, especialmente en los sitios no visitados, como las profundidades marinas o las zonas de las selvas tropicales, cuevas y sitios de difícil acceso; de modo que la integración de la nueva información de las poblaciones conocidas en la actualidad, permita conocer mejor la diversidad íctica del país.

Capítulo 2

Métodos para determinar la edad



La **biología pesquera** se inició como una tarea dedicada a describir las especies y su ciclo vital, principalmente de aquellas que son importantes para la pesca. Muy pronto, sin embargo, se relacionó con problemas de **dinámica poblacional** como el crecimiento, mortalidad y reclutamiento, para entender las fluctuaciones que se presentaban en las capturas, lo que podría indicar el efecto que la pesca ejerce sobre el recurso, con el fin de proponer métodos para su reglamentación y así no ponerlo en peligro (Espino *et al.*, 2008).

En la actualidad la biología pesquera, presenta datos que permiten comparar el reclutamiento y la mortalidad de las especies para conocer la estructura de la población en diferentes puntos del tiempo. Es así como se conoce la **dinámica poblacional** y puede calcularse el rendimiento sostenible de la especie que se captura, estableciendo modelos de predicción que permiten aprovechar racionalmente los recursos y a la industria programar sus inversiones (Everhart y Youngs, 1981; Espino *et al.*, 2008).

La pesca es una actividad de extracción capaz de introducir grandes cambios en las poblaciones que se explotan, modificando su tamaño, estructura y dinámica, con el consecuente deterioro de la pesquería. El objetivo principal es proporcionar alimento a la población y contribuir al desarrollo económico de la región (Elizondo y Rodríguez, 1993).

En Biología pesquera, el estudio de la determinación de la edad y el crecimiento en peso o longitud de las diferentes especies de moluscos, crustáceos y peces, es un paso fundamental para comprender la dinámica de una población y por lo tanto, para el manejo y adecuada ordenación de dichos recursos pesqueros (Everhart y Youngs, 1981).

Además, del papel ecológico que desempeñan estos organismos en los diferentes sistemas acuáticos tienen un elevado valor para la pesca comercial y la recreativa en muchos países como lo menciona McLachlan *et al.* (1996), por lo que una correcta evaluación de las características de estas especies y sus parámetros poblacionales es un elemento imprescindible para su explotación.

El estudio de la dimensión temporal a partir de estructuras duras en los organismos se ha denominado como **esclerocronología**. Los métodos esclerocronológicos están basados en el



estudio de varios tipos de señales que proveen referencias temporales, ya sea estructurales, químicas y ópticas (Panfili *et al.*, 2002).

Determinar correctamente la **edad** de los animales acuáticos es una de las tareas más importantes en biología pesquera y en general en la ciencia de las pesquerías. En casi todos los estudios biológicos de peces, moluscos y crustáceos se debe recurrir a esta capacidad, a tal punto que, la determinación de la edad es una parte central de todo trabajo de investigación dirigido hacia la explotación racional de los recursos pesqueros (Morales-Nin, 1992; Granado, 2002; King, 2007).

Los parámetros determinados a partir de la edad (mortalidad, crecimiento, supervivencia, longevidad, etc.) son la base de los modelos de **dinámica de poblaciones** utilizados en el análisis de pesquerías. A partir de los estudios de edad se pueden determinar otros datos como la estructura de edad de la población, la edad de primera madurez sexual, la frecuencia de puesta, las respuestas individuales y poblacionales frente a cambios en el hábitat, el éxito del reclutamiento, etc. Además, los datos de edad y crecimiento permiten determinar los cambios en la población causados por las tasas de explotaciones a las que se ven sujetos los recursos por las actividades de extracción (Morales-Nin, 1992; Granado, 2002; Goldman, 2005; citado en Cruz-Jiménez *et al.*, 2014).

En ecología y pesquerías, el crecimiento o cambio en tamaño del pez puede ser evaluado sobre el análisis de las tasas de desarrollo. Sin embargo, es una medida temporal de como la edad es esencial en los estudios de crecimiento. Si la edad de un pez es desconocida, como en los estudios de peces en ambientes naturales, entonces la determinación de la edad viene a ser un prerequisite importante y necesario en tales estudios (Gulland, 1971; Haddon, 2001).

La importancia asignada a la determinación de la **edad** deriva del hecho de que mediante ella se llega a definir: la longevidad de las especies, identificar las clases anuales que componen un efectivo, determinar la edad de primera madurez y la tasa de reclutamiento (Gulland, 1971; Everhart y Youngs, 1981; Panfili *et al.*, 2002). Asimismo, saber cuál es la edad de cualquier organismo y en especial de los peces, tiene un gran interés al permitir abordar estudios sobre crecimiento, dinámica de poblaciones, manejo y gestión de pesquerías (Bagenal, 1973; Granado, 2002).

Conjuntamente con información sobre longitudes y pesos se logra determinar el crecimiento y con esto, a través de una formulación matemática adecuada, determinar las ganancias de biomasa utilizables (o producción) bajo diversos esquemas de explotación. Esta misma información permite determinar la composición de edades de un efectivo a partir de las cuales se pueden estimar la tasa de mortalidad. La edad por convención se expresa en días



para individuos jóvenes y la edad en el calendario Gregoriano en años para peces maduros (Gulland, 1971; Everhart y Youngs, 1981; Haddon, 2001; King, 2007).

Por lo tanto, la edad y el crecimiento constituyen parte importante en la dinámica de las poblaciones de peces y debe asumirse como un proceso de interacción con el ambiente, donde los peces exhiben cambios en sus dimensiones corporales en el tiempo (Cubillos, 2005). Se han desarrollado una serie de metodologías para estimarla; sin embargo, existen tres tipos básicos de información biológica a partir de la cual se pueden determinar: i) datos obtenidos mediante marcaje y recapturas de peces individualmente; ii) marcas o impresiones periódicas (anuales, diarias, etc.) en estructuras esqueléticas (escamas, otolitos u otros huesos) y; iii) información sobre frecuencias por clases de tamaño (Everhart y Youngs, 1981; Pereiro, 1982; Pauly, 1983, 1984; Weatherley y Gill, 1987; Wootton, 1990; King, 2007). Cada metodología, presenta sus ventajas y desventajas en función del taxón objeto, e incluso dentro de una especie, dependiendo de la calidad de muestreo (Ricker, 1975).

Aunque numerosos métodos han sido utilizados para determinar la edad de los peces, tres **métodos** generales predominan:

2.1 Edad conocida

Este método consiste en tomar peces jóvenes y colocarlos dentro de un estanque de cultivo, mantenerlos a través de una o más estaciones y tomar muestras periódicas para determinar el crecimiento; aquí se está aplicando el método de edad conocida.

Otro método que se puede aplicar es el de **marcaje** en el cual la edad precisa de los peces puede ser obtenida fácilmente si ellos son fertilizados artificialmente y entonces liberados bajo condiciones de cultivo controladas. Sin embargo, información similar puede ser conocida si los peces son cultivados en sistemas naturales o contruidos artificialmente (reservorios o microreservorios). También se pueden liberar peces marcados de edad conocida en aguas naturales y recuperarlos a diferentes intervalos de tiempo (Fig. 2.1)

Es un método que se basa en la probabilidad de recapturar individuos marcados previamente una vez que son liberados para reincorporarse a su población de origen. Al efectuar muestreos consecutivos se registra el número de individuos recapturados ya marcados y aquellos sin marcar: estos últimos son también marcados y todos liberados de nuevo. Este método resulta eficiente en rutinas de monitoreo intensivo a largo plazo (Lemos *et al.*, 2005; Aguirre-León, 2011).

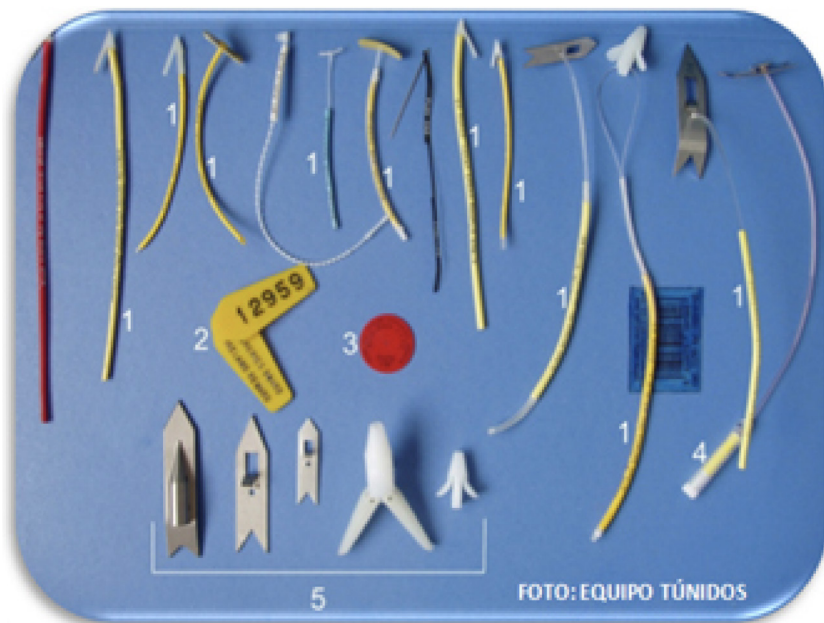


FIGURA 2.1. Tipos de marcas convencionales: a) 1 espagueti, b) 2 jumbo c) 3 discos, d) 4 cápsula y e) 5 fijaciones de las marcas (tomada de <http://www.co.ieo.es/tunidos/esp/MRmarcas.php>).

Asimismo, si se introducen en sistemas donde su especie no está presente, ninguna marca especial es necesaria hasta que el desove y reclutamiento se lleven a cabo. Si la población de peces puede ser identificada, entonces su **edad será conocida** (Everhart y Youngs, 1981; Morales-Nin, 1992).

Por supuesto, si el cuerpo de agua contiene peces nativos para los cuales la edad y el crecimiento son necesarios, ellos deben ser capturados, marcados y liberados; cuando ellos son subsecuentemente recapturados, su edad es **parcialmente conocida**.

La información que se obtiene no sólo sirve para conocer la edad de los ejemplares, sino también su crecimiento, diferentes parámetros poblacionales (densidad, mortalidad, reclutamiento, etc.), migración, etología, distribución y censos poblacionales. Las características de las marcas que harían a este método adecuado son: bajo costo y rápida



colocación en el campo (máximo número de animales marcados); sin embargo, no debe afectar el crecimiento, mortalidad y capturabilidad por depredadores ó técnicas de pesca (ni el valor comercial) y debe contener gran cantidad de información en la marca (Morales-Nin, 1992).

Los datos de crecimiento pueden ser obtenidos de experimentos de marcaje diseñados para otros propósitos, tal como migración, mortalidad y censos. Una técnica especial de marcaje que es usada en experimentos de edad y crecimiento es el tratamiento de las escamas y huesos con una sustancia química. Esto no solo permite el reconocimiento de peces recapturados, sino también observar el desarrollo y la localización de los anillos anuales (Everhart y Youngs, 1981; Morales-Nin, 1992).

Existen distintas alternativas para marcar peces (Cuadro 1), algunas de ellas responden al ahorro y otras están condicionadas por la comercialización. Una técnica especial de marcaje que es usada en experimentos de edad y crecimiento es el tratamiento de las escamas y huesos con una **sustancia química** que se incorpora al alimento o se inyecta. Suele realizarse con *compuestos químicos, fluorescentes o tintas, compuestos metálicos (sulfuro de mercurio o cadmio) y se observan al microscopio o con rayos X*. Recientemente, se han realizado experiencias por vía oral, con el antibiótico tetraciclina y sus derivados, los cuales se fijan en zonas del cuerpo de proliferación ósea (se forma una banda amarilla de un tamaño proporcional al tiempo de administración). Esto no solo permite el reconocimiento de peces recapturados, sino también observar el desarrollo y la localización de los anillos anuales.

Este método de marcaje es costoso y requiere bastante tiempo. Algunos métodos de marcaje sufren de errores, por ejemplo, que el pez marcado pueda crecer más lentamente que los que no están marcados. La estimación también puede ser afectada por enfermedades producidas por la manipulación o por marcado mismo; además deben marcarse numerosos ejemplares para asegurar suficientes recapturas que permitan el cálculo del crecimiento (Morales-Nin, 1992). Algunos métodos de marcaje no se aplican a peces pequeños, o si lo son, pueden causar gran mortalidad permitiendo poca recaptura (Lemos *et al.*, 2005).

Los métodos directos que están relacionados con la edad conocida o parcialmente conocida, son los medios más adecuados e inequívocos de determinar la edad y el crecimiento. Sin embargo, son de valor limitado porque ellos por lo regular involucran pocos individuos que son procreados artificialmente y cultivados durante cierta parte de su vida, o son capturados y manipulados por el hombre y algunas veces heridos, mutilados o maltratados durante el proceso de marcaje. Aunque la edad puede ser conocida adecuadamente, el mecanismo para alcanzarla puede alterar el crecimiento normal (Everhart y Youngs, 1981; Granado, 2002).



CUADRO 1. Ventajas y desventajas del uso de los distintos tipos de marcas.

Tipo	Duración	Códigos	Efectos	Especies utilizadas
Corte de aletas	alta-media	pocos	locomoción, etología, crecimiento	<i>Salmo</i> , <i>Tilapia</i> , <i>Perca</i> , <i>Lepomis</i> , <i>Micropterus</i> , <i>Ictalurus</i>
Perforación del opérculo	Baja	pocos	ninguno	Pleuronectidos, <i>Salvelinus</i>
Por calor ó frío	Alta	pocos	mortalidad	<i>Salmo</i> , <i>Salvelinus</i> , <i>Ictalurus</i> , <i>Cyprinus</i> , <i>Anguilla</i> , <i>Onchorhynchus</i>
Sustancias químicas	Baja	pocos	mortalidad	<i>Salmo</i> , <i>Salvelinus</i> , <i>Ictalurus</i> , <i>Alosa</i> , <i>Esox</i> , <i>Sizostedium</i>
Etiquetas	Alta	muchos	mortalidad	<i>Salmo</i> , <i>Micropterus</i> , <i>Tilapia</i> , <i>Clarias</i> , <i>Blenius</i> , <i>Leuciscus</i>

(Tomada de Granado, 2002)

Porque los organismos de edad conocida son usualmente limitados en número, este método de determinación de la edad no es usado independientemente, pero es empleado para comprobar otros métodos indirectos. El método de liberación puede servir como un medio para identificar marcas anuales sobre escamas u otras estructuras óseas (Everhart y Youngs, 1981; Sparre y Venema, 1997; King, 2007).

2.2 Métodos indirectos

Estos métodos son utilizados en la determinación de edad, los cuales se basan en el análisis de agrupamientos de individuos de tamaños aproximadamente similares, los que estarían reuniendo a grupos anuales o cohortes. Estos agrupamientos ocurren en poblaciones de especies que se reproducen estacionalmente y se caracterizan por influjos regulares de nuevos reclutas de manera que si se muestrean adecuadamente, revelarán una estructura de tamaños, formada por un conjunto de modas que generan polígonos de frecuencia de longitudes. Estas modas son especialmente conspicuas durante los primeros años de vida, lo cual indica la presencia de varios grupos de edad (Everhart y Youngs, 1981; King, 2007).



La muestra debe de incluir un intervalo de talla amplio y contener un adecuado número de peces jóvenes en la población. Así, cada moda reflejará el flujo anual de nuevos reclutas y por lo tanto esta progresión modal en diferentes tiempos de muestreo puede ayudar a confirmar la edad relativa y el crecimiento de los peces de varios tamaños.

Este método se utiliza si los peces son jóvenes (hasta aproximadamente cuatro años de edad), el periodo de desove es corto y el flujo de nuevos reclutas es sobre un periodo de tiempo corto. Si la época de desove es amplia como ocurre con muchas especies tropicales y aún subtropicales y templadas, el procedimiento es de poca utilidad; asimismo, cualquier factor que incremente la variabilidad del crecimiento entre los individuos, reducirá su efectividad. La aplicabilidad de este método disminuye conforme incrementa la edad de los peces (Everhart y Youngs, 1981).

2.2.1 Método de Petersen

Este método de frecuencia-longitud o **Método de Petersen**, involucra comparaciones de distribución de frecuencias de longitudes de muestras de poblaciones de peces. Este método requiere medir la longitud en un gran número de peces en una población y está basado sobre el supuesto de que la longitud de los peces en una clase en particular se distribuirá normalmente alrededor de una media (Figura 2.2). Este método es más adecuado en clases de edad jóvenes porque son fáciles de muestrear, mientras que el crecimiento de peces maduros o viejos en longitud es mucho más lento y la variación entre los individuos tiende a obscurecer la variación entre las clases anuales (Everhart y Youngs, 1981; King, 2007).

Otras desventajas de este método son:

- 1) Todos los peces de un mismo tamaño tienden a formar cardúmenes.
- 2) Parte de una clase anual puede desarrollarse bajo condiciones variables, resultando en grupos de diferentes tamaños pero de la misma edad.
- 3) Una o más de las clases anuales pueden ser pobremente representadas o faltar en la muestra. Por lo tanto, este método requiere de grandes muestras al azar de la población.

El método de frecuencia-longitud para la estimación de la edad está limitado en su uso para:



- 1.- Estimar la longitud media en grupos de edad jóvenes y
- 2.- Validar otros métodos de estimación de la edad (Lagler, 1952; Everhart y Youngs, 1981; Cailliet *et al.*, 1986; Weatherley y Gill, 1987; King, 2007).

Existen varias técnicas destinadas a definir más exactamente cada uno de los componentes de tamaños en una secuencia polimodal.

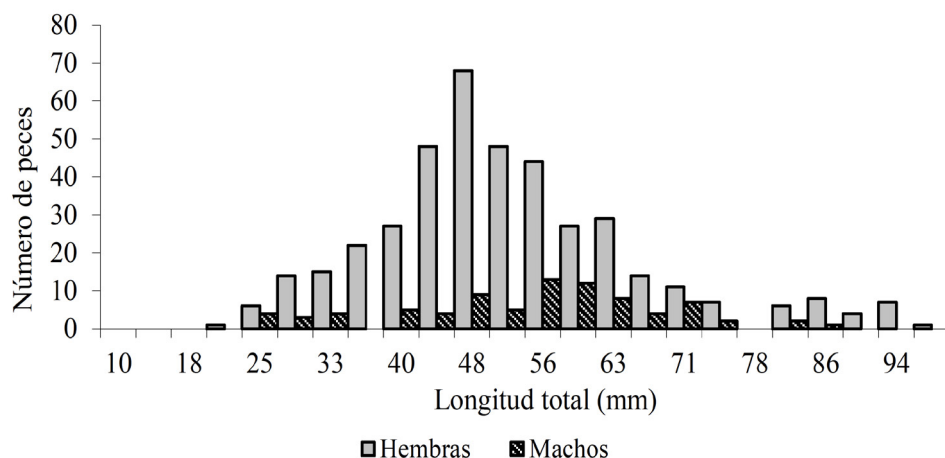


FIGURA 2.2. Distribución de frecuencia de tallas por sexo para *Poecilia sphenops* de la presa Emiliano Zapata, México (Tomada y modificado de Gómez-Márquez *et al.*, 2016).

2.2.2 Método de Harding

La primera de estas técnicas desarrollada entre otros por **Harding** (1949), **Cassie** (1954) y **Bhattacharya** (1967), se conoce como el de uso del papel probabilístico en el análisis gráfico de distribución de frecuencias.

Se basa en la distribución bimodal o polimodal de la frecuencia de tallas, la cual está compuesta de distribuciones que se distribuyen normalmente y dará una curva cuando esta sea graficada. La curva resultante es por lo tanto la unión de dos o más líneas rectas las cuales se distribuyen normalmente.



El método consiste en graficar las frecuencias de longitudes en forma acumulativa porcentual en el papel de probabilidades el cual presenta dos escalas: una lineal mientras que la otra varía en “densidad” de acuerdo con la densidad propia de una distribución normal. Si en la secuencia existiera más de un componente normal, la gráfica sobre el papel mostrará puntos de inflexión que corresponden a los puntos de mezcla de dos de los componentes como producto de una desviación de la normalidad.

Una vez que se determinan los puntos de inflexión de la curva a partir de los datos de la variable en proceso, se realiza el ajuste para obtener cada uno de los componentes de la distribución; el primer componente de frecuencias de tallas se identifica antes del primer punto de inflexión. La segunda componente se localiza entre el primer y segundo punto de inflexión y así sucesivamente.

Enseguida cada uno de los componentes debe ser referido al 100% de la distribución del papel. Con dicha expansión cada componente normal se observará representado por un línea recta específica del componente. Donde estas rectas cortan a la línea que proyecta desde el punto de ordenadas del 50%, esta corresponde al valor medio de la componente en la abscisa, puesto que dicho valor medio corresponde al 50% en toda la distribución normal. La desviación estándar de la distribución normal de cada componente, se obtiene en donde las rectas cortan las ordenadas del 15.87 y 84.13% respectivamente.

Por ejemplo: Se tomaron los datos de frecuencias de tallas correspondientes a la captura de juveniles de atún blanco, en julio de 1979 en el Atlántico Norte (tomado de Pereiro, 1982). Primero se obtiene la distribución de frecuencias acumuladas, enseguida se expresa en porcentaje y posteriormente se representan los datos sobre el papel seminormal obteniéndose el cuadro 2.

En este caso aparecen sobre el papel seminormal dos tramos rectos separados por un segmento curvo. Cada tramo recto corresponde a un componente normal. Para separarlos se busca la inflexión del segmento curvo; es decir, el punto en que la curva cambia la tendencia de disminuir pendiente y posteriormente aumentar (Fig. 2.3).

El punto de inflexión se encuentra entre las clases de talla de 68 y 70 cm y su ordenada es, aproximadamente del 71% de los individuos en la captura que pertenecen al primer componente normal, mientras que $(100 - 71) = 29\%$ pertenecen al segundo (Fig. 2.3).

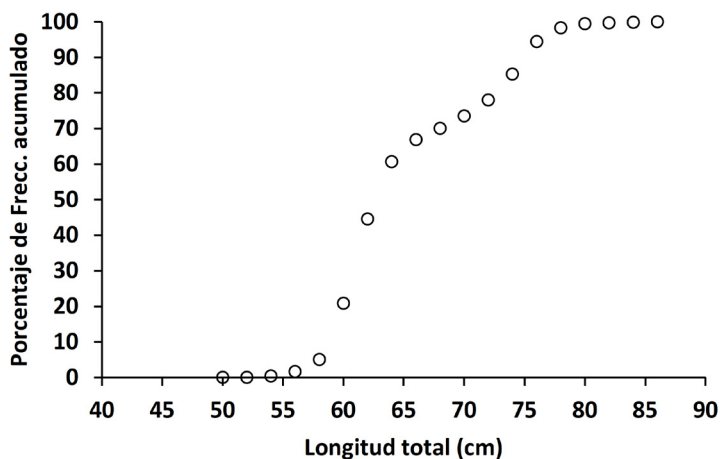


FIGURA 2.3. Distribución de frecuencias del atún blanco del Atlántico norte.

CUADRO 2. Frecuencia de tallas correspondientes a la captura de juveniles de atún blanco, en julio de 1979 en el Atlántico Norte (tomado de Pereiro, 1982).

Talla	Frecuencia	Frecc. acum.	Frecc. acum. (%)
50	333	333	0.02
52	850	1183	0.07
54	5554	6737	0.42
56	20246	26983	1.69
58	65006	91989	5.07
60	242170	334159	20.87
62	379247	713406	44.56
64	257733	971139	60.66
66	98964	1070103	66.84
68	51879	1121982	70.08
70	55447	1177429	73.55
72	72236	1249665	78.06
74	115351	1365016	85.27



CUADRO 2. Frecuencia de tallas correspondientes a la captura de juveniles de atún blanco, en julio de 1979 en el Atlántico Norte (tomado de Pereiro, 1982) (*continuación*).

Talla	Frecuencia	Frecc. acum.	Frecc. acum. (%)
76	146954	1511970	94.45
78	62381	1574351	98.34
80	17524	1591875	99.44
82	6775	1598650	99.69
84	1921	1600571	99.90
86	320	1600891	100.00

Para “descubrir” los componentes normales, se hace lo siguiente: se dividen los porcentajes correspondientes al primer tramo recto por 0.71 y se representan los nuevos porcentajes sobre el papel seminormal (Cuadro 3):

CUADRO 3. Obtención del porcentaje para el primer componente normal.

Talla	Frecc. acum. (%)	Frecc. acum. (%) / 71
50	0.02	0.03
52	0.07	0.10
54	0.42	0.59
56	1.69	2.38
58	5.075	8.10
60	20.87	29.39
62	44.56	62.76
64	60.66	85.43
66	66.84	94.14



Al representar estos nuevos porcentajes sobre el papel seminormal, se obtiene la recta que corresponde al componente individualizado. Se busca ahora el punto de esa recta que representa al **primer componente** que corresponde a la ordenada del 50%. La abscisa de este punto se encuentra cerca de los 61 cm y es una estimación de la mediana de dicho componente, que como corresponde a una distribución normal, coincidirá con su media y su moda. Se puede estimar también la desviación típica de este componente de la siguiente manera: se estiman las abscisas de los puntos de la recta cuyas ordenadas con 15.87 y 84.13%. Su valor es respectivamente de 59 y 66 cm; la desviación típica puede estimarse entonces como:

$$s_1 = ((66 - 59) / 2) = 3.5 \text{ cm}$$

El primer componente normal será definido por lo tanto por una media de 61 cm (Fig. 2.4), desviación típica de 3.5 cm y un número de ejemplares de 1 136 633.

Para conocer el segundo componente, se modifican los porcentajes de sus frecuencias acumuladas, restándoles 71 y dividiéndolas por 0.29 (Cuadro 4):

CUADRO 4. Obtención del porcentaje para el segundo componente normal.

Talla	Frecc. acum. (%)	Frecc. acum. (%) - 71/0.29
72	78.06	24.3
74	85.27	49.2
76	94.45	80.9
78	98.34	94.3
80	99.44	98.1
82	99.69	98.9
84	99.90	99.7

Si se representan estos nuevos puntos sobre el papel seminormal y se dibuja la recta que se indica, se habrá visualizado el **segundo componente**. La media y la desviación típica pueden estimarse por el mismo método que se utilizó en el primer componente. El resultado que se obtiene es una media de 74 cm y desviación típica de 3 cm (Fig. 2.4). Obsérvese que las estimaciones dependen de la elección -en cierto modo subjetiva- del punto de inflexión que se considere.

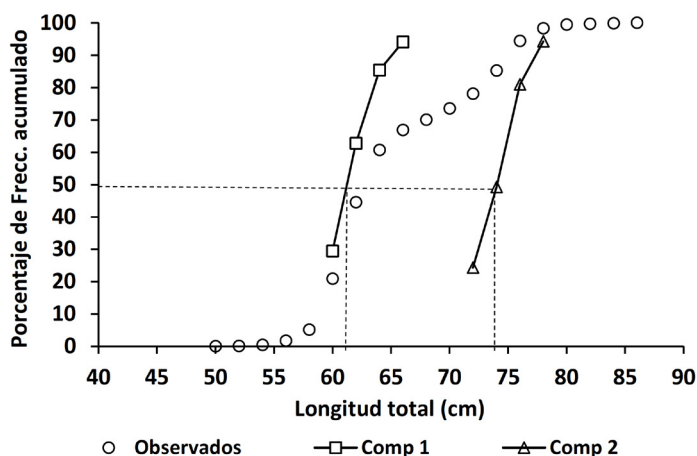


FIGURA 2.4. Extracción de los componentes de los datos observados para el atún blanco del Atlántico norte.

Esta técnica tan sencilla para estimar el número de componentes de una población, fue presentada por Harding (1949); sin embargo, ha sido modificada por otros autores como: Cassie (1954) y Bhattacharya (1967). En cualquiera de sus versiones es poco eficaz cuando el solapamiento de los componentes normales es grande, que puede dar lugar a errores tan graves como los que podrían surgir de la determinación directa de los componentes sobre un gráfico.

2.2.3 Método de Bhattacharya

La distribución de un carácter morfométrico de una población biológica es una mezcla de componentes correspondientes a diferentes especies, clases, sexos, etc. por lo que la distribución de frecuencias de cualquier componente es asumida a ser normal. La distribución de longitud obtenidas de una muestra de peces, crustáceos, moluscos es usualmente sesgada y polinomial; en algunos casos las modas corresponden a grupos de edad individuales y son muy útiles para separarlo de ellas.



Bhattacharya (1967), propone un método para separar las sobreposiciones de los elementos de las distribuciones normales, mediante el análisis de las frecuencias observadas. Este autor desarrolla su método basándose en las técnicas empleadas por Oka (1954) y Tanaka (1956). Este método considera una aproximación cúbica a la densidad dentro de una clase, pero aproxima el logaritmo de la frecuencia de talla como una función cuadrática del punto medio de la clase, lo cual introduce algunas correcciones para grupos. Se asume que el intervalo de clase es constante puesto que una simple diferencia reduce una cuadrática a una línea recta.

El método consiste básicamente en separar las distribuciones normales, cada una de las cuales representa una cohorte de peces de la distribución de frecuencias total, comenzando por el lado izquierdo de ésta. Una vez determinada la primera distribución normal, ésta se elimina de la distribución total y se repite el mismo procedimiento hasta que ya no sea posible separar otras distribuciones normales de la distribución total. Todo el proceso se puede dividir en las siguientes etapas:

- Etapas 1:** Determinar una pendiente no contaminada (limpia) de una distribución normal en el lado izquierdo de la distribución total.
- Etapas 2:** Determinar la distribución normal de la primera cohorte mediante su transformación en una línea recta.
- Etapas 3:** Determinar el número de peces de cada grupo de talla en esa primera cohorte y substraiga dicho valor de la correspondiente distribución total.
- Etapas 4:** Repetir el proceso para la siguiente distribución normal, a partir de la izquierda, hasta que no encuentre más distribuciones normales limpias.
- Etapas 5:** Relacionar las tallas medias de las cohortes determinadas en los pasos 1 y 4 con la diferencia de edad entre las cohortes.

Como ya se ha indicado una distribución normal se transforma en una línea recta cuando: 1) los números se reemplazan por sus logaritmos y 2) se calculan las diferencias entre valores logarítmicos consecutivos. Sea n el número de individuos de una muestra de frecuencias de tallas perteneciente al grupo de tallas:

$$\left[x - \frac{dL}{2}, x + \frac{dL}{2} \right]$$



Donde dL es la amplitud del intervalo, x es el punto medio de éste (o marca de clase) y $x+d/2$ es su límite superior del intervalo.

Si un cierto rango de tallas de la muestra contiene solo una cohorte, esa parte de la muestra de frecuencias debería formar una distribución normal. En este caso la relación lineal:

$$\Delta \ln N = a + b * \left[x + \frac{dL}{2} \right]$$

Se mantendría entre la diferencia de logaritmo del número en una categoría de tallas específico y el logaritmo del número de la categoría anterior o:

$$\Delta \ln N = \ln N * \left[x + \frac{dL}{2}, x + 3\frac{dL}{2} \right] - \ln N \left[x - \frac{dL}{2}, x + \frac{dL}{2} \right]$$

como la variable dependiente y el límite superior del grupo de tallas más pequeño.

$$x + \frac{dL}{2}$$

como la variable independiente.

Recuerde que la desviación estándar de la distribución normal y la media se obtienen mediante:

$$s = \sqrt{-dL/b} \quad y \quad \bar{x} = -\frac{a}{b}$$

Sparre y Venema (1997).

Pauly y Cady (1985), mencionan que este método consiste en graficar las diferencias de los logaritmos de las frecuencias de talla de dos clases consecutivas contra el punto medio de la clase de talla y la región de las líneas rectas, las cuales pueden ser definidas al utilizar tres puntos como mínimo que representan los componentes de la curva de Gauss con pendiente negativa y, su rectitud debe ser probada por el grado de correlación (negativa) entre las dos variables interesadas.



Cuando una línea recta ha sido identificada, la cual contiene tres puntos sucesivos, se realiza un análisis de regresión por el método de mínimos cuadrados para obtener las constantes que relacionan la ecuación de una línea recta de la siguiente forma.

$$F_i = a + b X_i$$

donde.

F_i = diferencia de los logaritmos de dos clases sucesivas.

X_i = punto medio de la clase de talla

a = valor del intercepto

b = valor de la pendiente.

Con los valores de las constantes a y b se puede estimar el valor medio (μ), la desviación estándar (δ) y el número de individuos (N) de cada uno de los componentes identificados.

Así, mediante las siguientes expresiones se pueden obtener los parámetros antes citados.

$$\mu = (0.5 d) - \frac{a}{b}$$

$$\delta = \sqrt{\frac{1}{-b} - \frac{d^2}{12}}$$

$$\delta = [(1/-b) - (d^2/12)]^{1/2}$$

$$N = \frac{\delta}{d} \exp \left[\frac{\sum \ln \left(\frac{f_{i+1}}{f_i} \right)}{3} + \frac{\sum (x_i - \mu)^2}{6 \left(\delta^2 + \left[\frac{\delta^2}{12} \right] \right)} + \frac{d^2}{24\delta^2} + \ln \sqrt{2\pi} \right]$$

donde:

d = intervalo de clase

μ = media

δ = desviación estándar



f_i = valores de frecuencia

x_i = punto medio

a = intercepto

b = pendiente

Goonetilleke y Sivasubramaniam (1987)

El método de resolución de una distribución en componentes Gaussianos (Battacharya, 1967), se basa en la distribución de frecuencias de longitud obtenidas de una muestra de peces, la cual puede ser sesgada y polimodal. Consiste en graficar la diferencia del logaritmo de la frecuencia de la clase contra el punto medio de la clase. La región de líneas rectas con pendientes negativas determina la clase de edad en función del tamaño de los organismos.

El método de Battacharya puede ser útil en la determinación de la edad, siempre y cuando los intervalos de las clases de tallas que se escojan sean pequeños y las frecuencias de cada clase estén bien representadas. Las deficiencias de este método se presentan en la obtención gráfica de las líneas rectas. Ya que en ocasiones se observa la dispersión de algunos puntos. Los cuales no se pueden analizar resultando difícil establecer un criterio objetivo sobre cuales puntos deben considerarse para trazar las rectas. En cualquiera de sus versiones el problema puede incrementarse cuando las sobreposiciones de los componentes normales es grande y no están lo suficiente espaciados en el eje de las abscisas. Lo cual puede dar lugar a errores graves en la estimación de la longitud media.

Por lo tanto, el proceso de separación de las sobreposiciones polimodales desarrollado por este autor, resulta ser más rápido, sencillo y adecuado que el propuesto por Cassie. Los resultados obtenidos por los métodos descritos pueden ser adecuados para determinar las tallas de los primeros grupos de edad. Dichos métodos pueden compararse con los obtenidos mediante la lectura de las estructuras óseas, siendo ambos indispensables para estudiar el crecimiento durante sus primeras etapas (Gallardo-Cabello, 1986).

A continuación se presenta un ejemplo hipotético del procedimiento práctico para obtener las clases de edad de una población (Cuadro 5), así como el gráfico (Fig. 2.5) en el cual se observan los puntos que forman líneas rectas que representan cada grupo de edad y en el cuadro 6, los valores de cada recta.



CUADRO 5. Datos hipotéticos para realizar el método de Battacharya (1967).

Clase de talla	Frecc.	Porciento (%)	Porciento Acumul.	Ln Frecc.	Diferencia Ln Frecc.	Punto medio de la talla
1	4	2.53	2.53	1.39	0.92	1.5
2	10	6.33	8.86	2.30	0.59	2.5
3	18	11.39	20.25	2.89	0.20	3.5
4	22	13.92	34.18	3.09	-0.38	4.5
5	15	9.49	43.67	2.71	-0.76	5.5
6	7	4.43	48.10	1.95	0.36	6.5
7	10	6.33	54.43	2.30	0.34	7.5
8	14	8.86	63.29	2.64	-0.07	8.5
9	13	8.23	71.52	2.56	-0.49	9.5
10	8	5.06	76.58	2.08	0.32	10.5
11	11	6.96	83.54	2.40	-0.10	11.5
12	10	6.33	89.87	2.30	-0.51	12.5
13	6	3.80	93.67	1.79	-1.10	13.5
14	2	1.27	94.94	0.69	0.41	14.5
15	3	1.90	96.83	1.10	0.00	15.5
16	3	1.90	98.73	1.10	-1.10	16.5
17	1	0.63	99.37	0.00	0.00	17.5
18	1	0.63	100.00	0.00	0.00	18.5

CUADRO 6. Valores correspondientes a cada clase de edad con base en los datos del cuadro 5.

Clases de edad	Valor medio	Coefficiente de determinación (r^2)
1	5.76	0.9907
2	10.32	0.9999
3	13.26	0.9917
4	17.19	0.9338

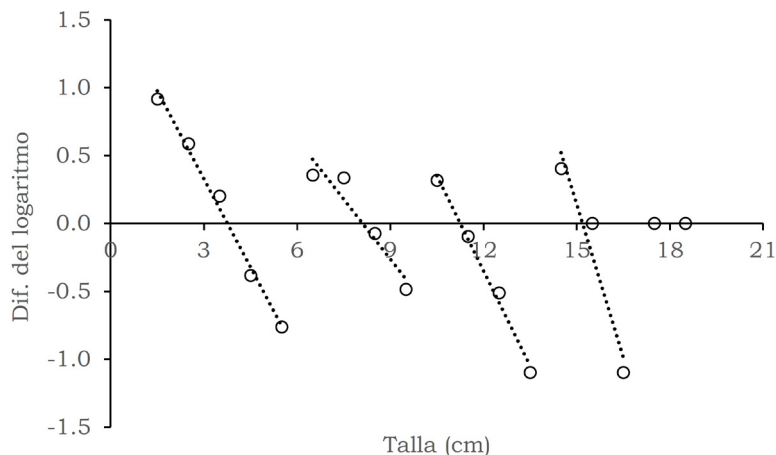


FIGURA 2.5. Gráfico de Battacharya para datos hipotéticos

2.2.4 Desventajas de los métodos

- 1) En cualquiera de sus versiones, es poco eficaz cuando el solapamiento de los componentes normales es grande.
- 2) Presenta subjetividad en la elección de las clases de edad, ya sea por medio del punto de inflexión o por el punto medio de la clase.

2.2.5 Método de progresión modal

La estimaciones obtenida al seguir la progresión de la modas (=cohorte) en las distribuciones de frecuencias de tallas, se considera superior al método basado en una única muestra. En el método se lleva a cabo un intento de trazar una curva de crecimiento (con una plantilla por ejemplo) directamente sobre las muestras de frecuencias por clase de longitud. Secuencialmente ordenadas a través del tiempo, o bien en relación a la misma muestra repetida una y otra vez sobre el eje temporal (Fig. 2.6). Este método se basa en los siguientes principios (Pauly, 1983):



- 1) El crecimiento de los peces es al comienzo rápido; entonces decrece suavemente y, para el total de la población, se encuentra mejor representado por una larga curva continua que por varios segmentos cortos y rectilíneos.
- 2) Resulta probable que una simple curva de pendiente suave, que conecte a la mayoría de los valores modales de la secuencia ordenada de muestras de frecuencia de longitud. Sea representativa del crecimiento promedio de los peces de un determinado recurso.
- 3) Las pautas del crecimiento se repiten año tras año (lo cual se asume igualmente cuando se cuentan los “anillos” anuales de un otolito o cualquier estructura dura).

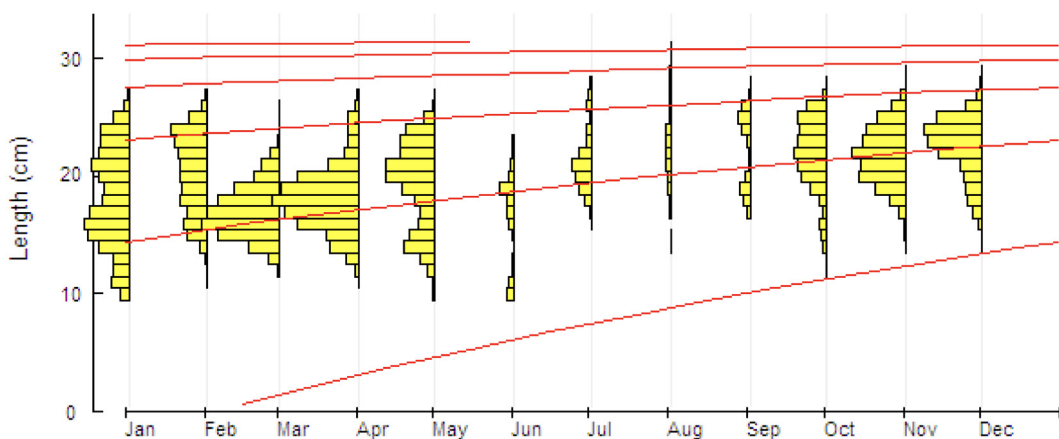


FIGURA 2.6. Histograma de frecuencias de longitudes totales y la curva de crecimiento según la función de von Bertalanffy para *Potamorhina altamazonica* durante 2008-2012 (tomada de Flores, 2013)

Los siguientes pasos ilustran una vez más las principales características del “**método**” (Pauly, 1983; Sparre y Venema, 1997).

- 1) Los intervalos sobre el eje temporal entre las diversas muestras deben ser proporcionales al tiempo transcurrido entre la toma de muestras.



- 2) La información original ha de ser graficada por lo menos dos o más veces a lo largo del eje temporal, lo cual permite el dibujo de curvas de crecimiento más largas y estabilizadas, así como que todos los grupos de edad más destacados queden incluidos en un solo trazo.
- 3) Cuando son dibujadas varias curvas de crecimiento (reflejando la producción de varios desoves al año), éstas tendrían la misma forma y variar únicamente en lo relativo a su origen.
- 4) La escala de las ordenadas (longitud) debería comenzar en cero, lo cual permite la identificación aproximada de los períodos de desove.
- 5) Cada curva de crecimiento ha de correlacionar varios valores modales. Cuando mayor sea el número de los mismos vinculados, mayor será la posibilidad de obtener una adecuada descripción de las pautas reales de crecimiento de la población.
- 6) Las clases modales de longitud correspondientes a las diversas edades (comenzando a partir de una edad arbitraria) pueden ser leídas a partir de la curva a intervalos regulares de tiempo y, podrían ser entonces utilizadas para determinar los parámetros de crecimiento con un método simple, tal como el “Ploteo de Ford-Walford” (Revisar capítulo 3 de Gómez-Márquez *et al.*, 2016b) aunque de manera general se puede explicar de la siguiente manera:

Este método introducido por Ford (1933) y Walford (1946), está basado en la ecuación:

$$L_{t+1} = a + b L_t$$

Donde, L_{t+1} y L_t corresponden a longitudes separadas por un intervalo de tiempo constante. En el caso de un solo cohorte, cuando uno da un conjunto de longitudes (L_t) para una serie de edades, la computadora automáticamente creará la longitud consecutiva (L_{t+1}).

2.3 Moluscos

En el caso de este grupo, la tasa de crecimiento de un organismo provee información ecológica básica e importante para el estudio de su dinámica poblacional. En los bivalvos, dado que muchas especies son importantes en la industria pesquera, este parámetro se ha estudiado detalladamente mediante numerosos métodos, entre ellos, análisis de



distribuciones de frecuencia de tallas, análisis de anillos de crecimiento de la concha y análisis de incrementos de talla siguiendo experimentos de marcaje-recaptura (Lepore *et al.*, 2009).

La determinación de la edad ha sido llevada principalmente en especies de importancia comercial y generalmente han sido diseñados para proveer datos de crecimiento y mortalidad necesarios para la administración y control de las poblaciones (Haskin, 1954; Fontoura-da-Silva *et al.*, 2016).

Similar a los peces, para los moluscos los métodos para determinar la edad emplean datos que pueden ser convenientemente agrupados en tres categorías:

1. **Métodos de distribución de frecuencia de tallas.** Este método tiene varias dificultades y debilidades en su aplicación porque:
 - a) Hay una completa ausencia de clases anuales o su pobre representación en la población, puede conducir a un error de estimación de las edades.
 - b) La edad de las pequeñas clases anuales es desconocida, y
 - c) Las clases de edad adultas muestran una gran dispersión de tallas, con un sobreposición de clases y finalmente, un completo obscurecimiento de las modas.
2. **Interpretación de líneas de interrupción del crecimiento** sobre la concha u otras partes del animal, y
3. **Métodos experimentales** que involucran la liberación y recuperación de individuos marcados.

Los métodos actuales para la determinación del crecimiento y la edad de los bivalvos tienen sus limitaciones específicas. Los análisis de distribuciones de frecuencia de tallas (DFT) requieren cohortes de edad bien definida y normalmente, gran tamaño de muestra. La cuantificación de anillos de crecimiento de la concha es afectada por la erosión superficial y los eventos disruptivos (para revisiones de métodos de crecimiento ver Richardson 2001), mientras que los métodos de marcaje-recaptura invasivos promueven perturbaciones físicas y eventualmente, tasas de crecimiento no características (Lepore *et al.*, 2009).



2.3.1 Desarrollo de los moluscos

El comienzo del desarrollo es el típico de los moluscos, pero se modifica considerable en las especies con huevos de mucho vitelo. Los huevos de los arqueogasterópodos no están encerrados en cápsulas y dan larvas trocóforas nadadoras típicas. Todos los demás huevos de gasterópodos y bivalvos eclosionan en un estadio más tarde como larvas nadadoras libres, algo más evolucionado que la trocófora. Este estado se llama **larva veliger**.

La transformación de una larva **trocófora** en una larva **veliger** implica una diferenciación considerable de las diversas partes, y algunos cambios en la organización fundamental. El blastoporo se cierra, se forma un estomodeo que va a comunicarse con el tubo digestivo primitivo y comienza a diferenciarse en las estructuras bucales.

Al mismo tiempo en la superficie posterodorsal, aparece una glándula de la concha que empieza a segregar la concha larvaria. Al principio, la glándula de la concha es una cápsula posterodorsal, pero crece por los bordes acabando por encerrar todo el conjunto de la masa visceral y forma el manto (King, 2007).

2.3.2 Mecanismos de crecimiento

La concha y el manto son interdependientes, la concha es producida por la actividad secretora del manto, y el manto es soportado por la concha y atado a la línea palial y al sitio de los músculos aductores. Mientras la sustancia de la concha es aumentada sobre su superficie interna por secreción de la sustancia de la concha -nácar- de la superficie exterior del manto, incrementos al área de la concha son realizados a este ritmo, por secreciones en el margen del manto. Aquí, la cara interna del campo exterior secreta el **periostracum**, el cual forma una capa exterior a la concha, mientras el borde exterior del campo exterior del margen del manto secreta una capa de material prismático inmediatamente abajo del periostracum (Cuezzo, 2009).

Mientras los incrementos están siendo hechos al margen de las valvas de la concha de esta manera, el margen del manto es extendido más allá del margen de la concha por presión sanguínea. Ya que la concha soporta el manto, es claro que la disposición del margen de la concha influenciará su propia extensión por adición de material de concha fresca secretada por el manto. Cualquier peligro al margen de la concha, obviamente afectará la orientación de los lóbulos del manto adyacente y también influenciará la deposición de



nuevo material a la concha. Si el animal realiza actividades las cuales afectan el margen de la concha (por abrasión contra el sustrato), estas actividades presumiblemente también influenciarán la tasa de crecimiento efectiva de la concha en el sitio de tal abrasión. Esto implica que durante el tiempo de vida de un bivalvo, la forma de su concha puede ser influenciada por sus propias actividades vitales.

Los incrementos en el margen de la concha no son iguales en todos los puntos sobre la periferia de la concha, el crecimiento es al menos a lo largo de la línea principal cercana al umbo, esto es posiblemente debido en parte al contacto mecánico con la parte correspondiente a la valva de la concha opuesta. Donde el margen de la concha es aproximadamente circular, como en *Glycymeris*, los incrementos marginales van al menos en la región de la línea principal, y son más grandes en una simple zona media ventral donde las valvas de la concha se abren más ampliamente (Cuezzo, 2009).

El crecimiento de una valva de la concha de los bivalvos puede depender de uno, dos o a veces tres factores. El primero de estos es un factor de crecimiento radial y donde este factor solo es activo, la valva de la concha producida es plana, por ejemplo, la valva superior de *Pandora inaequivalvis* o de *Pecten maximus*. En la mayoría de los casos, hay un segundo factor de crecimiento el cual opera transversalmente al componente radial, causándole a la valva de la concha curvaturas en sección transversa en la forma de un plano espiral logarítmico.

Para los moluscos, Chen y Soong (2002) mencionan que el estudio de la edad y el crecimiento en los gasterópodos está basado en las marcas visibles de crecimiento de las estrías de las conchas o en los anillos de los opérculos (Fig. 8). El **opérculo** es la pieza de la parte superior del pie en forma de disco córneo o calcificado, que encaja exactamente en el estoma a modo de tapa, cerrándolo al ocultarse el animal. El metapodio en los prosobranquios es quién produce el opérculo en los gasterópodos (Cuezzo, 2009)

Richardson (2001) y Abele *et al.* (2009), señalan que en algunos bivalvos de la región templada se encuentran marcas o anillos visibles (*annuli*) en las conchas, los cuales se forman durante el invierno o al cuando se presentan las condiciones para que se realice el crecimiento en primavera y en algunas especies de zonas frías, las marcas en el esqueleto de conformación calcárea, podrían ser el resultado de la inhibición del crecimiento por las altas temperaturas que se registran durante el verano. Por lo tanto, los moluscos muestran bandas características (Fig. 2.7) que son influenciadas por el ambiente en el cual se desarrollan (Richardson, 2001) y puede servir para la determinación de la edad individual y al mismo tiempo, puede archivar cambios de condiciones ambientales durante el periodo de vida del animal (Abele *et al.*, 2009).

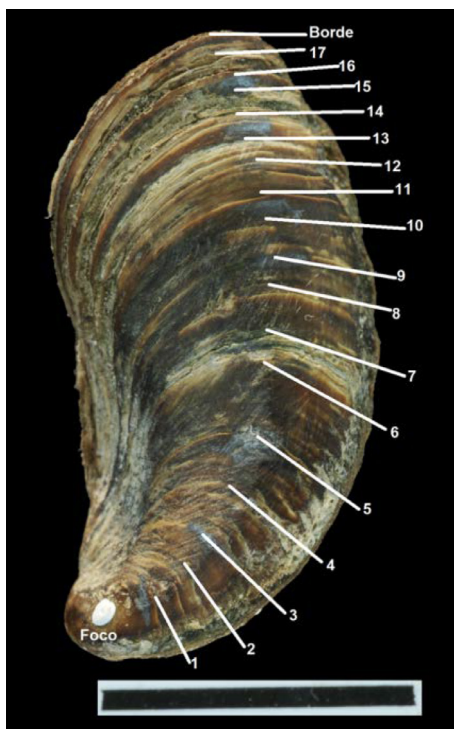


FIGURA 2.7. Opérculo de *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815), número de anillos, escala: 1 cm. (Tomada de Saito, 2018).

Richardson (2001) y Cuezso (2009) mencionan que la tasa de crecimiento de la concha está gobernada por los factores ambientales como la temperatura y la disponibilidad y calidad del alimento.

Los Pulmonados generalmente tienen una tolerancia mayor que los Prosobranquios a las variaciones de la temperatura. Se registran casos de permanencia a 0°C, así como capacidad de tolerancia hasta incluso 40°C; sin embargo, en el Noroeste Argentino, especies de Pomacea han sido encontradas en aguas termales de hasta 46°C. De la misma manera, los gasterópodos Pulmonados resisten de forma más efectiva a la desecación que los Prosobranquios y por ello algunas especies pueden ser capaces de habitar incluso en cuerpos de agua temporales (Cuezso, 2009).



Otro de los factores más limitantes es la cantidad de sales disueltas en el agua, especialmente de carbonato de calcio, que es el material más importante en la construcción de las conchillas de los gasterópodos. Aproximadamente 45% de todos los gasterópodos dulceacuícolas están restringidos a aguas con concentraciones de calcio mayores a 25 mg/l.

El oxígeno disuelto en el agua es otro factor limitante para la presencia de moluscos en distintos ambientes. Se requiere en general concentraciones altas de oxígeno disuelto para hacer posible la existencia de gasterópodos en ambientes acuáticos. Sin embargo, algunos grupos tales como Ampullaridos y Planorbidos muestran tolerancia elevada a amplios cambios en valores de oxígeno. Otros caracoles de las familias Lymnaeidae y Chiliniidae son mucho más sensibles y requieren mayores concentraciones de oxígeno, habitando generalmente en aguas templadas a frías (Cuezzo, 2009).

Se han realizado diferentes estudios en los cuales se han probado varios químicos como marcadores del crecimiento de la concha en diferentes invertebrados marinos (Day *et al.*, 1995; Peck *et al.*, 1996); se ha demostrado que la calceína es un marcador apropiada para analizar los incrementos de crecimiento en la concha de los bivalvos después de haber realizado algún tipo de marcaje (Riascos *et al.*, 2006; Riascos *et al.*, 2008; Herrmann *et al.*, 2009). La **calceína polianiónica** es un compuesto fluorescente que se une con el carbonato de calcio en estructuras en crecimiento biomineralizadas (como las conchas) de organismos y que emite un color verde lima fluorescente cuando se ve bajo luz azul (Wilson *et al.*, 1987).

La técnica empleada por Epstein *et al.* (1953; citado en Arrighetti *et al.*, 2012), basada sobre el análisis de la composición de la concha de carbonato de calcio por medio de isótopos, ha sido utilizada recientemente por varios autores entre los que se puede mencionar a Giménez *et al.* (2004) y Arrighetti *et al.* (2011).

El crecimiento en **cefalópodos** se puede estimar aplicando métodos directos e indirectos, sin embargo; el análisis de distribución de frecuencia de longitud se considera menos apropiado para los cefalópodos, por ser especies con una actividad de desove prolongada (Salgado-Ugarte *et al.*, 2005). Las estructuras duras de los cuerpos blandos de los cefalópodos (**estatolitos, gladio, mandíbulas y estiletes, cristalino del ojo**), tienen el potencial de memorizar eventos ontogenéticos a través de la formación de marcas periódicas (Arkhipkin, 2005). Los estatolitos, en particular, se consideran verdaderos archivos de los ciclos de vida de los cefalópodos y puede utilizarse para investigar varios aspectos de su fisiología, ecología y estilo de vida (Rodhouse y Hatfield, 1990; Ceriola y Milone, 2007).



2.4 Crustáceos

Estos organismos carecen de una estructura ósea que registra una huella de variaciones del ambiente interno y externo capaz de permitir una lectura directa de la edad (Petriella y Boschi, 1997). No obstante debemos señalar que según Yano y Kobashi (1969; citados en Petriella y Boschi, 1997), el número de lamelas en la endontícula aumenta con la talla, ofreciendo alguna posibilidad de lectura de la edad. Sin embargo, Farmer (1973) trabajando con el número de lamelas en la endocutícula de la langosta *Nephrops norvegicus*, no obtuvieron resultados adecuados.

En organismos sin exoesqueleto la longitud aumenta en **forma continua**, aunque con una tasa que disminuye con la edad, hasta que en los adultos generalmente se detiene. En los crustáceos, que poseen un tegumento inextensible, el crecimiento se transforma en un **proceso aparentemente discontinuo**.

2.4.1 Crecimiento

El crecimiento en estos artrópodos se vincula directamente al proceso de **muda**, ya que durante el ciclo de vida hay una sucesión de mudas (o **ecdisis**) separadas por **intermudas**, que son más frecuentes en las primeras etapas de la vida del animal y disminuyen o están totalmente ausentes en los adultos. En cada muda el viejo exoesqueleto es eliminado y tiene lugar un súbito incremento de tamaño como resultado de la absorción de agua, que ocurre antes de que el nuevo tegumento se endurezca por incorporación de sales de calcio que se concentran en la hemolinfa, y en algunas especies en los gastrolitos, glándulas digestivas u otros depósitos, durante el período de muda. Luego de ello, las dimensiones del animal permanecen aproximadamente constantes hasta la próxima muda (Petriella y Boschi, 1997; King, 2007).

El crecimiento es **discontinuo** y la aparición de mudas convierte en delicadas las técnicas de marcado y, en particular, el uso de marcas externas (discos de Petersen, etc.) (García y Le Reste, 1986).

En el caso particular de los crustáceos, el crecimiento se observa como un proceso discontinuo que ocurre por saltos, debido a que el exoesqueleto o caparazón rígido que lo recubre no permite que el aumento en largo o peso se manifieste en forma continua. Como muchas especies tropicales, los camarones peneidos muestran frecuentemente un período



de reproducción continuo que hace difícil el uso de los métodos de descomposición de las curvas multimodales de distribución de frecuencias de tallas (Petriella y Boschi, 1997; King, 2007).

El sistema usual para estudiar el **crecimiento absoluto** en crustáceos decápodos, es emplear una única dimensión del exoesqueleto, como la **longitud del caparazón o longitud total**, que suma la del caparazón a la del pleon, o el peso, como índice de crecimiento. Cuando se trata de determinar el **crecimiento relativo** se suele medir el **largo y ancho de los quelípedos, largo y ancho del caparazón** o cualquier otra estructura que refleje mejor los cambios morfológicos relacionados con el crecimiento y la edad (Petriella y Boschi, 1997; Martínez-Porchas *et al.*, 2009).

El cambio sucesivo del caparazón que recubre todo el cuerpo tiene importantes implicancias en el estudio del crecimiento. La carencia de estructuras calcificadas permanentes imposibilita el análisis de marcas que indiquen aumento de talla, como ocurre con otros grupos de animales: conchillas o valvas de moluscos o las escamas, huesos y otolitos de peces. Debido a la característica discontinua del crecimiento de los crustáceos, se distinguen dos componentes fundamentales. Uno es el incremento que puede ocurrir en cada **muda**. El otro es el **lapso de intermuda o intervalo de muda**, que es el período comprendido entre dos mudas sucesivas (Petriella y Boschi, 1997; King, 2007).

Petriella y Boschi (1997) mencionan que existen mudas sin incremento de talla o peso, particularmente en los animales más longevos. Además se producen mudas relacionadas con el ciclo reproductivo de la especie, manifestándose cambios en las estructuras del cuerpo, en el tipo de sedas de los pleópodos (por ejemplo la expansión de las láminas tergo-laterales del pleon en los carideos o la presencia de sedas ovígeras para sujetar los huevos en la época de reproducción), sin variación en las dimensiones del cuerpo.

Los **procesos reproductivos** tales como maduración gonadal y vitelogenésis modifican el ciclo de muda, como se ha demostrado para muchas especies. El crecimiento también está determinado por el **sexo**, por ejemplo, los machos en Caridea alcanzan mayor tamaño que las hembras, en cambio en Peneaoidea tienen, a igual edad, mayor talla las hembras. También se comprueba alometría en el tamaño de los quelípedos en un mismo individuo, cuyo ejemplo más notable se tiene en los machos de *Uca* (Petriella y Boschi, 1997).

En los crustáceos la determinación de la edad ofrece serias dificultades, como se ha mencionado, en razón de que no existen estructuras duras permanentes que registren marcas indicadoras del crecimiento. Aunque ninguno de los métodos brinda absoluta seguridad, es necesario realizar distintas verificaciones y comparaciones antes de



tomar una decisión sobre la edad de la especie en estudio (Petriella y Boschi, 1997). Los procedimientos que más se prestan para el estudio de la edad en los crustáceos Decápodos se indican a continuación (García y Le Reste, 1986).

2.4.2 Distribución de tallas modales (Método de Petersen)

Se deben considerar numerosos factores para lograr una adecuada interpretación. Es necesario conocer aspectos fundamentales de la biología de la especie, en particular lo relativo a su reproducción y longevidad. Idealmente debería existir una sola época de reproducción anual y breve, con crecimiento significativo en cada año (para especies de vida larga) y las muestras deberían provenir de la misma población. Normalmente en este tipo de muestreos se pueden distinguir solamente las primeras clases de edad. Las clases mayores son más difíciles de detectar, debido al escaso incremento por muda y la mezcla que ocurre entre los individuos más viejos de distintas cohortes pero de igual talla, como ocurre por ejemplo en los géneros *Paralithodes*, *Lithodes*, *Paralomis*, etc. (Petriella y Boschi, 1997).

2.4.3 Marcación de animales en poblaciones naturales

Para que los resultados de las marcaciones (Fig. 2.8) tengan valor para determinar el crecimiento, se deben cumplir los siguientes requisitos:

- a. La marca no debe desprenderse durante la muda, para el caso de marcas que se sujetan al cuerpo. Ese problema no existe si la marcación se efectúa con colorantes vitales (menos útiles para el estudio de crecimiento individual).
- b. El procedimiento de marcación y la marca misma no deben afectar el comportamiento ni la fisiología del animal.
- c. Para conocer el tamaño o peso medio alcanzado por la población los ejemplares marcados deben distribuirse homogéneamente, conservando el mismo comportamiento y con igual probabilidad de ser recapturados.
- d. Asegurar la devolución de los animales marcado (Petriella y Boschi, 1997).



FIGURA 2.8. KIT de Elastómeros de 6 ml (tomada de <http://materialescientificos.blogspot.com/2012/11/marcaje-elastomeros-6-ml.html>)

Las **inyecciones colorantes**, debidamente utilizadas, no afectan al metabolismo. Se usan para el marcado de grupos extraídos de la captura, con un intervalo de tallas limitado, donde se puede hacer un seguimiento de la evolución de la talla media. Para cubrir toda la gama de tallas presentes en la población, es necesario multiplicar las operaciones de marcado con inyecciones de colores diferentes. El uso simultáneo de marcas secundarias aumenta considerablemente el número de combinaciones posibles. Las marcas secundarias e internas de plástico, numeradas, permiten incluso la identificación de los individuos. Una ventaja adicional de las marcas externas (discos de Petersen y derivados) es que permiten el marcado de todas las tallas capturadas sin previa clasificación y con una identificación individual. Entonces son posibles todos los tipos de estratificación cuando los datos son procesados: por grupos de tamaños, sexo, a veces por estados sexuales, etc.

A pesar de que la técnica de inyección colorante debidamente aplicada sea probablemente la más inofensiva, las marcas externas dan más posibilidades para la interpretación. Los principales datos obtenidos por marcado son: la talla de marcado, la talla de recaptura (por lo tanto, el crecimiento), y tiempo en libertad. Desde que la recaptura se lleva a cabo por pescadores, el tiempo en libertad es extremadamente variable para el mismo lote de individuos marcados (García y LeReste, 1986; Petriella y Boschi, 1997).



2.4.4 Animales en cautiverio

La única información disponible sobre la edad de muchas especies de crustáceos proviene de observaciones y estudios de animales en cautividad. Los resultados obtenidos de esta forma tienen muchas limitaciones y no es recomendable extrapolar a poblaciones naturales. Con animales que se cultivan y se originan de un mismo desove, se tiene la ventaja de saber con certeza el momento preciso de nacimiento (Petriella y Boschi, 1997).

2.4.5 Marcadores bioquímicos

En los últimos años se han desarrollado técnicas que permiten estimar el crecimiento instantáneo de organismos acuáticos, por cuantificación de los ácidos nucleicos. Recientemente se han aplicado a especies de crustáceos como *Penaeus vannamei* (Moss, 1994) con resultados promisorios, ya que es posible detectar las variaciones de la concentración de ARN o de la relación ARN/ADN producidas en 24 horas. Si estos resultados pueden cuantificarse experimentalmente, será posible estimar el crecimiento instantáneo en campo (Petriella y Boschi, 1997).

Por lo tanto, el crecimiento de peces y crustáceos es similar, en el sentido de que ambos organismos dependen de factores ambientales, debido a que la tasa metabólica y de crecimiento van disminuyendo conforme aumenta la talla. Sin embargo, existen diferencias marcadas entre los dos; en el caso de los crustáceos el crecimiento se va dando por etapas, a medida que el animal va mudando y los peces tienen un crecimiento constante si las condiciones ambientales se mantienen constantes.

La energía ingerida por los organismos es distribuida en los diferentes procesos metabólicos, mientras que otra parte no es asimilada. Una fracción de la energía asimilada es destinada al proceso de crecimiento. Solamente bajo condiciones óptimas se destina la mayor cantidad de energía y proteína para crecimiento. Sin embargo, existen **factores internos** (sistema endocrino, reproducción, sistema inmune, talla, edad, sexo, nutrición, muda) y **externos** (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, densidad, metabolitos tóxicos, manipulación del hombre) que tienen un efecto sobre este proceso, modificando la dirección y flujo de la energía metabólica, ya que bajo condiciones de estrés se vuelve más importante el mantenimiento de la integridad del organismo que el crecimiento, lo cual tiene como consecuencia una menor eficiencia en el uso del alimento suministrado (Martínez-Porchas *et al.*, 2009).

Capítulo 3

Métodos directos



Estos métodos están enfocados a la interpretación de capas anuales. Los métodos directos de la determinación de edad están relacionados con la observación directa de discontinuidades del crecimiento en estructuras esqueléticas, como producto de cambios en la tasa de crecimiento o metabolismo de los individuos durante ciertos períodos y su correlación con el tiempo en que ocurrieron (Guland, 1971; Everhart y Youngs, 1981).

Los métodos se basan en una idea similar a utilizada en dendrocronología (Steinmetz y Müller, 1991; citados en Granado, 2002). Los cambios estacionales en el crecimiento de los peces son reflejados como bandas contrastadas en las estructuras óseas del cuerpo. En las latitudes templadas, en la primavera y el verano, la temperatura del agua se eleva y los peces tienen temperaturas elevadas en el ambiente (aceleración del ritmo metabólico) y recursos alimenticios disponibles para el mantenimiento del metabolismo basal y crecer (también para reproducirse). En este momento las especies invierten la energía obtenida del alimento para incrementar su biomasa y talla.

A medida que avanza el periodo anual, en otoño e invierno, las condiciones ambientales se tornan adversas, las temperaturas descienden, los organismos se mantienen en fase de latencia y cesa el crecimiento y a veces incluso, su alimentación. Por lo tanto, este patrón estacional de crecimiento y alimentación es más contrastante en ambientes templados que en ecosistemas tropicales. Entonces, la aceleración del crecimiento origina bandas de crecimiento anchas, mientras que las situaciones de estrés motivan escaso aumento de la estructura (Granado, 2002).

La formación de anillos de crecimiento (*annulae*) en los tejidos calcificados de los peces óseos es causada al menos en parte, por los cambios estacionales del medio. En las zonas tropicales dichos cambios periódicos (ciclos de temperatura, disponibilidad de alimento) son más limitados e irregulares que en las zonas templadas. Las causas de este crecimiento cíclico anual no son claras; algunos autores los relacionan con los periodos de puesta y otros con los cambios de la temperatura del agua (Morales-Nin, 1992).

El determinar correctamente la edad de los animales acuáticos es una de las tareas más importantes en la biología pesquera. Mediante ella se llega a definir la longevidad de las



especies, identificar las clases anuales que componen un efectivo, determinar la edad de primera madurez y de reclutamiento (Ehrhardt, 1981; Pereiro, 1982).

El método más frecuentemente usado para la determinación de la edad es la interpretación y conteo de las zonas o marcas de crecimiento, las cuales aparecen en las partes duras de los peces. Estas se forman una vez al año y son denominadas **marcas anuales, anillos anuales o annulli**. Se manifiestan durante períodos alternados de rápido y lento crecimiento y reflejan las influencias ambientales e internas (Tesch, 1968; Weatherley y Gill, 1987). Enseguida se describen las características de dicha estructuras duras.

3.1 Escamas

Las escamas permanecen en el más popular significado de estimar la edad y calcular el crecimiento de los peces. Al entender el proceso de formación de las escamas de los teleósteos se puede ayudar a interpretar la edad y otros eventos de la historia de vida. Las escamas caracterizan la piel de algunos peces; las de los teleósteos consisten de una capa ósea exterior y una placa fibrilar interna constituida de fuertes láminas fibrosas apiladas. Los tejidos que pueden contribuir a la formación de estas son el óseo, dentina y esmalte.

El tejido óseo consiste de una matriz extracelular de fibras de colágeno encajadas en una sustancia amorfa de polisacáridos de proteínas. Esta matriz es colocada por células formadoras de hueso llamadas **osteoblastos** que se han diferenciado de células mesenquimatosas de la dermis. Los cristales de fosfato de calcio (conocidos como hidroxiapatita) se unen a las fibras de colágeno y constituyen el 70 % del hueso por peso. Conforme el hueso se desarrolla, las células formadoras de hueso, ahora llamadas **osteocitos**, usualmente son atrapadas en la matriz (Everhart y Youngs, 1981).

Las células formadoras de hueso son encontradas en la periferia de la escama que se desarrolla. Como la matriz ósea se forma, las células se mueven centrifugamente, lejos del centro de la escama.

Las escamas funcionan como apéndices especiales para la protección de la piel. Pueden ser clasificadas (Fig. 3.1) según su **morfología** en: placoideas, romboideas o ganoideas, ctenoideas y cicloideas y por su **estructura** en: placoides y no placoides (Ehrhardt, 1981; Lagler *et al.*, 1990 y Moyle y Cech, 2004).

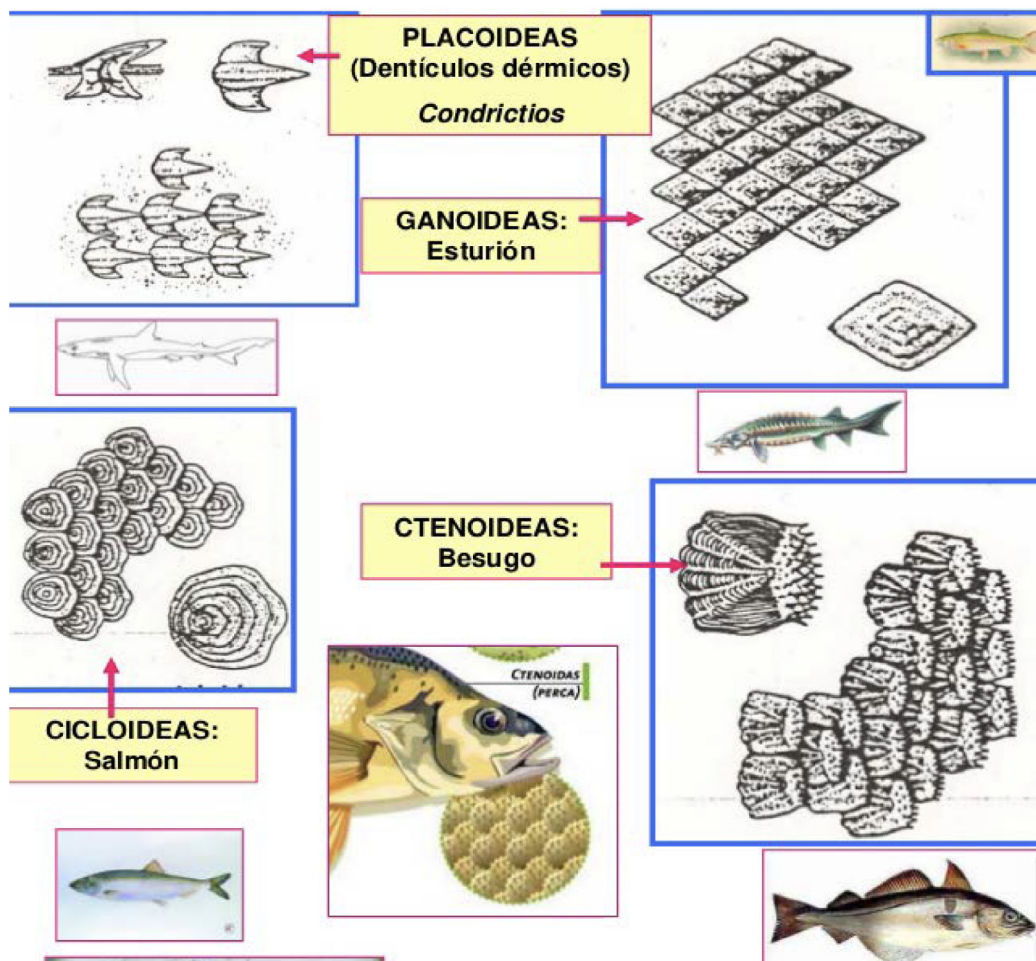


FIGURA 3.1. Tipos de escamas: a) placoideas, primitivas observadas en tiburones y rayas; b) ganoideas, presentes en peces óseos primitivos; c) ctenoideas peces actuales del orden Perciformes; d) cicloideas, peces actuales del orden Perciformes (Tomada de <https://es.slideshare.net/sebastiancarvajalmonatealegre/vertebrados-peces>)



El crecimiento de estas escamas es tanto en la superficie externa como en la interna. En la mayoría de este tipo de escamas se reconoce una zona central denominada foco (Fig. 3.2). Una vez formado el foco, los círculos se van depositando uno a uno sobre la superficie de la escama en relación con el crecimiento. Las escamas por encontrarse en un repliegue de la piel cuentan con una parte externa y otra interna.

La externa o **margen posterior** normalmente se encuentra desgastada por la abrasión con el ambiente y por esto se hace difícil la interpretación de las zonas de crecimiento. Por el contrario, por estar protegida la porción interna o margen anterior se presentan los círculos y estrías en forma mucho más clara.

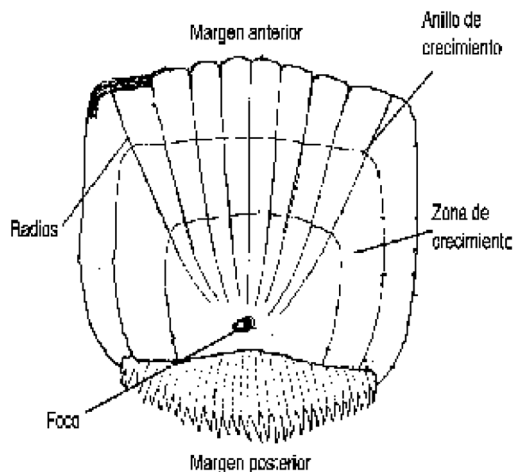


FIGURA 3.2. Características estructurales de una escama ctenoidea.

Para realizar la lectura de la estructura dura, de cada espécimen se toman de 15 a 20 escamas. En peces que presentan espinas y radios (Orden Perciformes), las escamas se toman en la región entre la aleta pectoral y por debajo de la línea lateral (Fig. 3.3). En peces que presentan únicamente radios (Orden Clupeiformes, Scopeliformes, Pleuronectiformes, etc.), las escamas se toman en la zona localizada por encima de la línea lateral, a nivel del origen de la aleta dorsal (Fig. 3.4). Sin embargo, debido a que se pueden encontrar escamas diferentes dependiendo de la zona del cuerpo que se utilice, e incluso de distinto tipo,



se puede considerar que en cada una de las especies existen zonas recomendables para recolectarlas (Granado, 2002).

En el laboratorio, se limpian con un cepillo o pincel de cerdas suaves con una solución de NH_4OH al 5 % o con solución jabonosa o detergente; enseguida se lavan con agua corriente. Con un estereoscopio se seleccionan de 6 a 8 escamas (sin foco regenerado, escama con borde anterior y posterior completo, etc.), se montan entre dos portaobjetos y se etiquetan. Una vez realizado lo anterior, las escamas son examinadas a través de un microproyector o de un proyector de transparencias (Ruíz-Dura *et al.*, 1970; Tesch, 1968; Holden y Raitt, 1975; Granado, 2002).

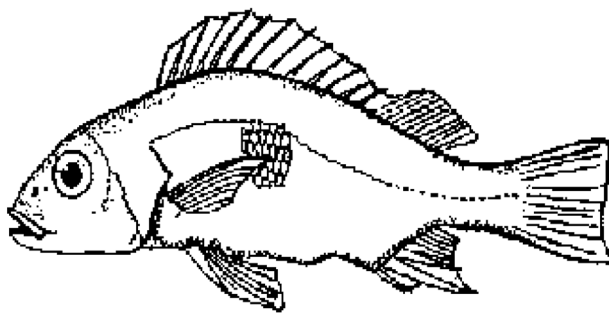


FIGURA 3.3. Zona de recolecta para especies del Orden Perciformes.

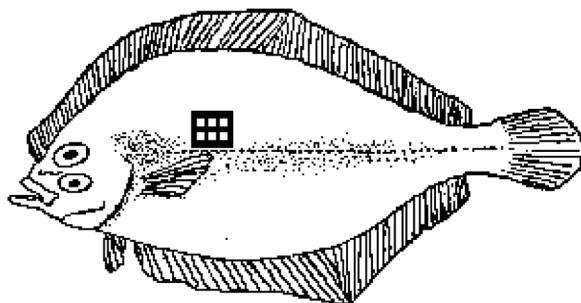


FIGURA 3.4. Zona de recolecta para especies del Orden Clupeiformes, Scopeliformes, Pleuronectiformes, etc.



Enseguida, se seleccionan al menos tres escamas al azar de un solo individuo. Se mide el radio de la escama (R) en su eje medio, el cual va desde el foco hasta el margen anterior. Se toma la distancia (r) entre el foco de la escama y cada uno de los anillos que ésta presenta. Enseguida se gráfica el radio de la escama (R) contra la longitud observada de los individuos (L) al tiempo que se obtuvo la muestra de escamas. La técnica de **retrocálculo** (ver final de este capítulo) que se utilice posteriormente para obtener las longitudes pretéritas, dependerá de la tendencia que se presente en dicha relación.

La ventaja de esta técnica se basa en que los peces no necesitan ser sacrificados; sin embargo, cuando no se les tratan profilácticamente una vez que se les hayan quitado las estructuras duras, estos pueden sufrir ataques por bacterias, hongos o virus en el medio en cual son depositados y por lo tanto modificar la presencia de los anillos y posiblemente morir. Es una técnica sencilla porque la toma, limpieza y montaje de las escamas no reviste mucho problema. La dificultad estriba en la lectura, la cual debe de realizarse por lo menos por dos personas y varias veces, sin tener conocimiento de las características del pez para no influenciar y sesgar los resultados como lo menciona entre otros autores Carlander (1987), Tesch, (1968) y Weatherley y Gill, (1987).

3.2 Otolitos

Los otolitos en los peces son parte del oído interno o laberinto. Son complejos cuerpos policristalinos que forman parte del sistema acústico-lateral de los peces actinoptérgios y sarcopterérgios (Gauldie, 1988). Están compuestos principalmente de carbonato de calcio cristalizado en forma de **aragonita** o muy raramente de calcita y apatita (fosfato de calcio) insertados en una matriz de proteína orgánica. Esta proteína es conocida como **otolina** y es similar a la concholina que se encuentra en el exoesqueleto de los moluscos y en cierto grado es similar a la queratina (Morales-Nin, 1992; Moyle y Cech, 2004).

Se sitúan en los laberintos membranosos a cada lado del neurocráneo y actúan como órganos del equilibrio y de la audición en el oído interno. Cada uno de los dos laberintos se encuentra próximo al cerebro y protegidos por los huesos craneales. Los teleósteos tienen tres pares de otolitos, situados cada uno en su respectiva cámara ótica. El **saggita** dentro del *sacculus*, el **asteriscus** dentro de la *lagna* y el **lapillus** dentro del *utrículus*. Anatómicamente, los laberintos están compuestos de dos partes (Fig. 13). La superior donde se ubica el otolito llamado **lapillus** está más cerca de los canales semicirculares y desempeña funciones en el equilibrio y en la percepción de la gravedad; en la inferior donde se encuentra el **sagita** y **asterisco** situados en la parte más posterior de los canales semicirculares, se relacionan



más con la percepción de sonido (Campana y Neilson, 1985). El laberinto es membranoso y está lleno de un líquido denominado **endolinfa**. Normalmente el *sagitta* es el otolito de mayor tamaño y por esta razón, es el que siempre se utiliza en la determinación de la edad (Granado, 2002).

Cuando la especie es de crecimiento lento suele tener un mejor rendimiento de la lectura el estudio sobre el *sagitta*; mientras que en las de crecimiento rápido es en el *lapillus*. En el caso de ciprínidos se recomienda el uso del *asteriscus*, sobre todo en larvas y alevines. Estudios recientes parecen demostrar la existencia de una isometría entre el crecimiento del otolito y la talla del pez, aunque existen ciertas variaciones estacionales, los cuales están en función de la tasa metabólica, lo que permite registrar períodos de estrés fisiológico y ambiental que afectan el crecimiento como por ejemplo, el momento de la eclosión, la duración de la fase larvaria, el asentamiento, la maduración sexual y los eventos reproductivos entre otros (Granado, 2002).

El otolito crece por deposición cíclica de materiales sobre su superficie, esta es función de los ritmos internos del metabolismo del calcio y de la síntesis aminoácídica. El resultado es la formación del incremento de crecimiento diario en el otolito, compuesto por una unidad continua o de incremento y una discontinua. La **zona de incremento** está formada por microcristales aciculares de aragonita rodeados por la matriz orgánica y dispuesta transversalmente a la superficie del otolito. La zona **discontinua**, está compuesta principalmente por capas concéntricas de matriz orgánica (Morales-Nin, 1992).

El ritmo de deposición de materiales sobre su superficie está asociado a condiciones metabólicas y ambientales, destacando el efecto que tiene la temperatura sobre la anchura del incremento. Se asume que las bandas opacas del otolito (abundante proteína) corresponden a periodos ambientales favorables de crecimiento (temperatura alta, abundancia de alimento, etc.) en cambio; los anillos **hialinos o traslúcidos**, son menos densos (periodo desfavorable). Así, la anchura de las bandas depende del estadio de vida y de los factores ambientales (Granado, 2002; King, 2007)

Los otolitos deben extraerse inmediatamente después de la muerte del pez, cuando esto no es posible los peces deben congelarse o fijarse debidamente para evitar la pérdida de las estructuras de crecimiento presentes en los otolitos. Las larvas y juveniles deben manipularse con mayor precaución, debido a que la mayor proporción entre la superficie y el volumen de sus otolitos, los hace más susceptibles a a degradación (Morales-Nin, 1992).

Para obtener un otolito (Fig. 3.5), una disección del hueso craneal es necesaria (Tesch, 1968; Granado, 2002). Se accede a las cámaras óticas a través de la bóveda de cavidad bucal o



mediante un corte en la parte posterior del cráneo. Estos deben ser removidos con unas pinzas finas para evitar su destrucción y pueden ser preservados en seco en bolsas de papel celofán o de algún otro material. Algunos investigadores usan 90 partes de alcohol y 10 partes de glicerina como solución preservadora (Brigham y Jensen, 1964). Una solución de fosfato de sodio es también recomendada (Rounsefell y Everhart, 1953; citados en Tesch, 1968). Los otolitos también pueden limpiarse de los tejidos adheridos, frotándolos suavemente entre los dedos o con la ayuda de las pinzas bajo la lupa. La inmersión en una solución al 5% de hipoclorito de sodio (NaOCl) (Morales-Nin, 1992)

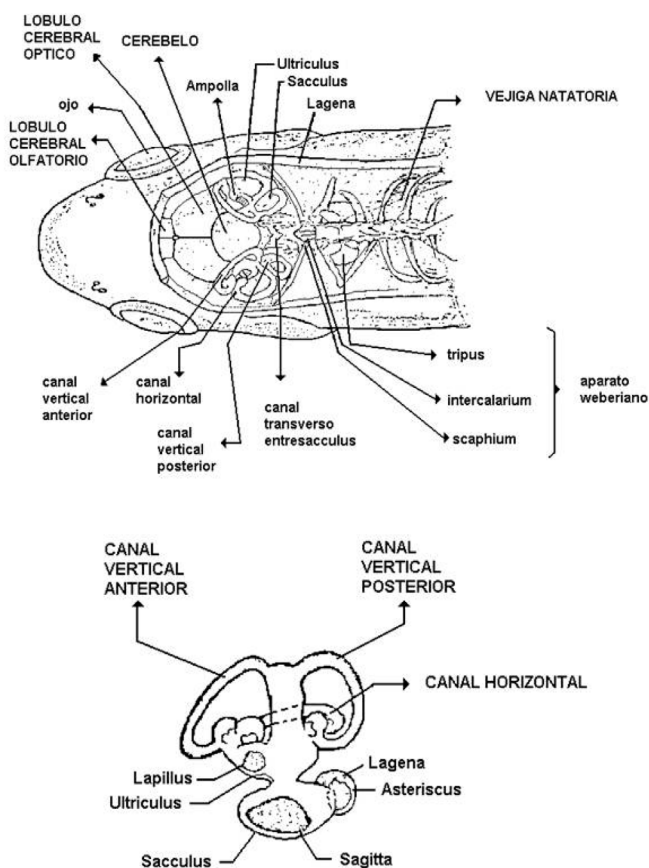


FIGURA 3.5. Posición anatómica de los otolitos y su localización en el oído interno (Tomada de Tesch, 1968)



Al preservar los peces, es necesario tomar en cuenta que los otolitos son cuerpos calcáreos y estos son degradados por los fijadores ácidos como la formalina. Nunca se conservan en formalina comercial, ya que los disuelve. El formol tamponado puede variar de pH con el tiempo, por lo tanto, su uso se limitará a periodos cortos. El fijador que ofrece mejores resultados es el etanol (alcohol etílico) que debe emplearse al 85% para compensar la dilución producida por el paso de los fluidos corporales al medio de preservación. El alcohol debe renovarse periódicamente para asegurar una mejor preservación (Morales-Nin, 1992). Cuando los peces son preservados por largo tiempo en **formalina no-neutralizada**, normalmente los otolitos no pueden ser usados para asignaciones de edad, debido a que se produce una descalcificación de dicha estructura y esto no permite una buena observación de los anillos, así como la desaparición de otros (Tesch, 1968; Holden y Raitt, 1975).

La congelación es un buen método de preservación cuando no existe riesgo de descongelación parcial por variaciones de la temperatura, lo que causaría la pérdida de la calidad del otolito (Morales-Nin, 1992). Algunas veces es necesario limpiar los otolitos y esto se puede realizar con una lanceta o con una aguja de disección. Para abrillantar los otolitos y acentuar la apariencia de los anillos de crecimiento, **la glicerina, el xilol o el creosol** pueden ser utilizados (Tesch, 1968).

Usualmente un otolito es examinado desde abajo a través de una luz reflejada. En él se exhiben zonas opacas de color blanco lechoso y zonas translúcidas de color oscuro. Los anillos transparentes en general solamente empiezan a formarse al final del verano; mientras las zonas opacas son formadas en primavera. Las especies que crecen en invierno muestran zonas transparentes durante verano y zonas opacas durante invierno. Una sección delgada longitudinal, transversal o diagonal que incluya la parte nuclear o un otolito pulido horizontalmente, pueden ser utilizadas. A veces es necesario realizar una inclusión del otolito en resina epóxica (por ejemplo M50) para realizar cortes y poder pulirlos con abrasivos del 400 o 600 μm . En esta sección vista a la luz transmitida, la zona opaca es oscura y la parte transparente brillante. Alternativamente, el otolito puede ser roto o cortado transversalmente y examinada en seco o humedecida con glicerina, preliminarmente pulida o quemado (Tesch, 1968; Holden y Raitt, 1975).

Los otolitos difieren en forma y tamaño. Estas diferencias en la forma del otolito tienden a reflejar la filogenia (el grado de parentesco entre especies) y han sido utilizados en estudios de biología evolutiva. Cambian entre poblaciones, de manera que han sido utilizados para la caracterización y diferenciación de estocs de peces comerciales. También cambian en función de la edad, pero para la determinación de la edad se han utilizado mayoritariamente las marcas de crecimiento. El otolito al crecer va dejando marcas alternas más oscuras y más claras, de una manera similar a la de un tronco de árbol (Morales-Nin, 1992; Ponton, 2006). En la figura 3.6, se pueden apreciar las principales partes que se denotan en un otolito.

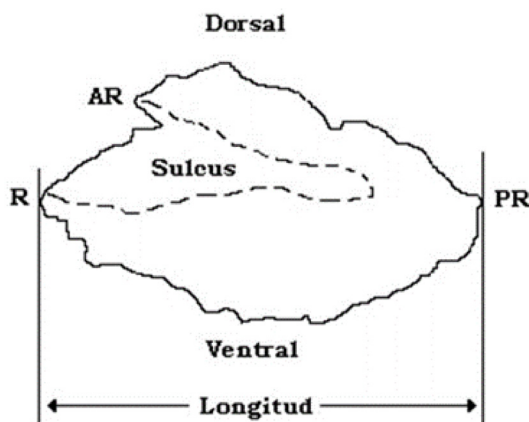


FIGURA 3.6. Algunas características estructurales de un otolito.
R=Rostrum; PR=Postrostrum; AR=Antirostrum

3.2.1 Morfometría del otolito

Los otolitos deben ser pesados y medidos (Fig. 3.7) previamente a cualquier preparación, para poder determinar la relación entre las medidas del otolito y la talla del pez. En primer lugar se determina la orientación de los otolitos usando la terminología estándar para describir la localización exacta de las medidas realizadas. Las medidas más frecuentemente utilizadas son la **longitud total del otolito** (del *rostrum* al *postrostrum*) y la **anchura máxima** (tomada perpendicularmente a lo largo del otolito). Cuando el **focus** central del otolito es visible, se pueden tomar otras medidas, como el radio del **otolito** (del *focus* al *postrostrum*), la **distancia al antirostrum**, etc. Los otolitos rotos o alterados, no se utilizan en la morfometría (Morales-Nin, 1992).

Además de la determinación de la edad, los incrementos en los otolitos se han utilizado para validar la periodicidad de los *annulae*, determinar los cambios en el crecimiento, detectar las transiciones vitales, estimar el reclutamiento y la mortalidad y en estudios taxonómicos (Morales-Nin, 1992).

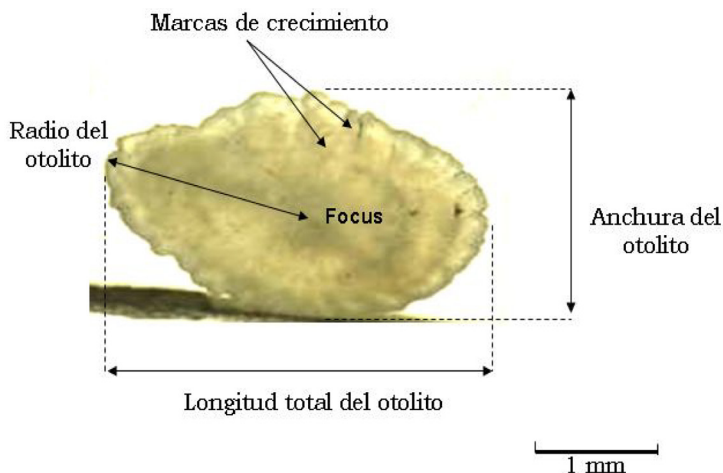


FIGURA 3.7. Otolito de tilapia (*O. niloticus*) mostrando la morfometría que se puede tomar a la estructura ósea

3.3 Opérculo

Otras partes duras, las cuales por su forma de crecimiento dejan marcas de discontinuidades del proceso metabólico que sufre el organismo a través del tiempo son los huesos operculares. El **opercular** (Fig. 3.8) es uno de la serie de huesos operculares que componen la tapa o cubierta de las branquias y es el más grande de la serie de huesos que conforman el opérculo de los peces el cual se extiende hasta el extremo posterior de la cabeza (Lagler *et al.*, 1990; Moyle y Cech, 2004).

Generalmente el opérculo es rectangular y la serie opercular está constituida por los siguientes huesos (Fig. 3.8): Los **operculares** los cuales son laminares, de superficies y márgenes lisos. La forma de la parte dorsal es semicircular y más corta en comparación con la posterior que es casi rectangular, más larga y ancha; el margen anteroventral se proyecta hacia abajo y el margen posterior es cóncavo o casi recto. Se articulan anteriormente con los *hiomandibulares* por medio de un cóndilo y ventralmente con los *suboperculares*.

El **opercular** (Fig. 3.9) es uno de la serie de huesos operculares cuya función es la de *proteger las estructuras branquiales* y asegurar la *circulación unidireccional del agua* a través de las branquias; por lo tanto, componen la tapa o cubierta de las branquias y es el más



grande de la serie de huesos que conforman el opérculo de los peces, el cual se extiende hasta el extremo posterior de la cabeza (Lagler *et al.*, 1990; Miranda y Escala, 2001; Moyle y Cech, 2004).

El crecimiento de estos huesos en peces de aguas templadas ocurre en forma radial hacia las zonas posteriores, quedando grabadas las zonas de crecimiento rápido características de verano y que corresponde a amplias zonas opacas, así como las líneas que representan disminución del metabolismo durante el invierno. Dentro de los autores que han utilizado esta estructura dura se encuentran Fagade (1974), Blake y Blake (1978) y Gómez-Márquez *et al.* (2008).

Esta técnica por lo regular se realiza sacrificando al pez y la forma de limpiar la estructura dura es similar a la técnica empleada para las escamas, con la diferencia de que las medidas se pueden realizar en forma central y diagonal, con el fin de tener una mejor visualización de la depositación de los anillos. Cuando se utiliza el hueso opercular los anillos se muestran si son observados con luz reflejada sobre un fondo negro mate, el cual hace que las zonas de verano aparezcan en blanco y las de invierno en negro. Lo opuesto es visualizado con luz transmitida, lo cual puede ayudarse utilizando luz polarizada (Tesch, 1968).

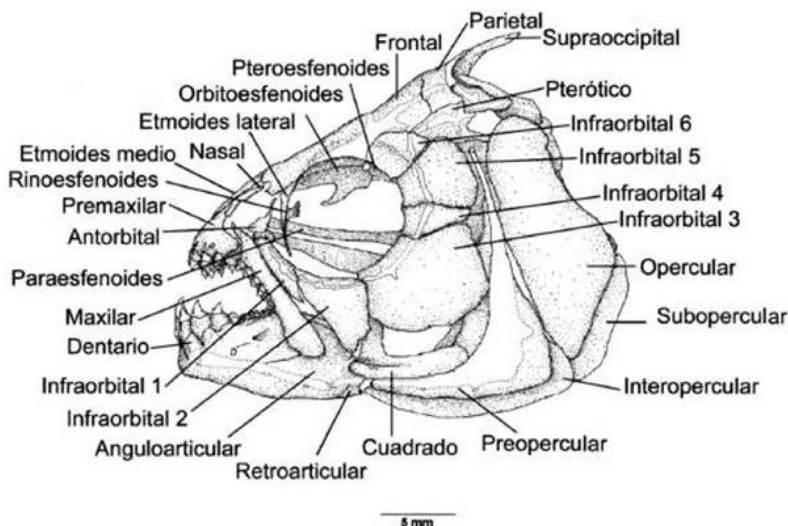


FIGURA 3.8. Vista lateral de izquierda del cráneo de *Bramocharax caballeroi* (Tomada de Valdez-Moreno y Contreras-Balderas, 2009).

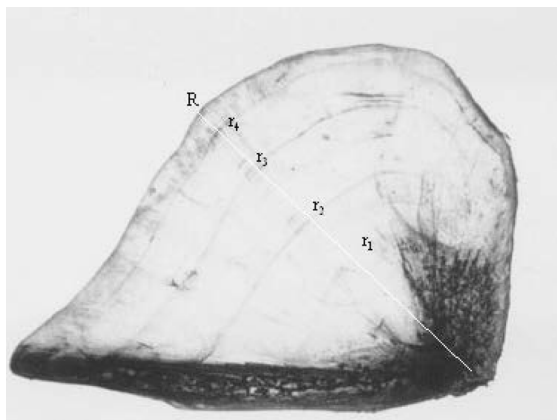


FIGURA 3.9. Hueso opercular de tilapia (*O. niloticus*) con cuatro marcas de crecimiento (R =radio del óperculo; r_n =radio de cada marca de crecimiento) (Tomada de Gómez-Márquez *et al.*, 2008).

3.4 Vérttebras

La importancia de la estimación de la edad y el crecimiento de los tiburones en la evaluación de los recursos pesqueros se fundamenta en conocer la estructura de la población que está sujeta a explotación. Así también, permite conocer la dinámica poblacional o demografía del recurso. Esta importancia implica también la dificultad de las estimaciones, ya que los tiburones no cuentan con estructuras óseas como escamas y otolitos. Se ha intentado evaluar la edad y crecimiento de los tiburones con diferentes métodos desarrollados principalmente para los peces óseos, los cuales han arrojado resultados cuestionables (Anislado, 2008). La mayoría de los estudios sobre edad y crecimiento en elasmobranquios, se basan en la descripción de las marcas de crecimiento en vértebras y espinas (Cailliet y Goldman, 2004). Las vértebras son estructuras adecuadas para la estimación de la edad y descripción del crecimiento somático, debido a que su crecimiento es un proceso continuo de la depositación de calcio y no existe evidencia de reabsorción o modificación interna (Officer *et al.*, 1997).

Son parte de la espina dorsal en donde el *centrum* crece en forma radial depositando marcas en función de cambios en el metabolismo a través del tiempo. Estos anillos sobre el centro vertebral (Fig. 3.10), son el resultado de las variaciones en la calcificación y ha sido



usada ésta estructura para determinar la edad en peces elasmobranquios, en los cuales no se pueden utilizar la lectura de escamas u otolitos como en ciertos teleósteos debido a la ausencia de marcas cíclicas (Casey *et al.*, 1985; Stevens, 1975).

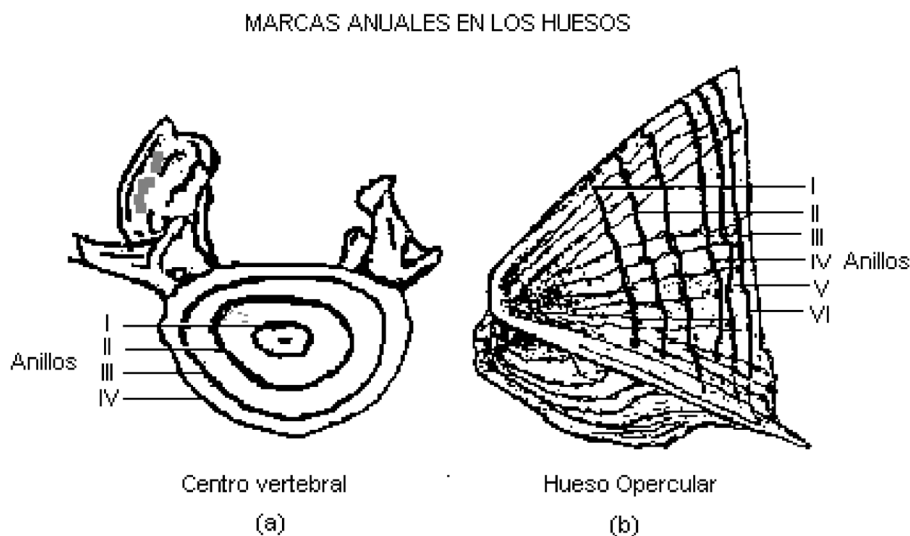


FIGURA 3.10. Marcas de crecimiento anual (*annuli*) en (a) la vértebra de un bagre (*Noturus* spp.) y (b) el opérculo de una perca (*Perca* sp.).

Las muestras de vértebras pueden ser obtenidas de tiburones, mantas y rayas. De cada individuo se toman entre la quinta y décima vértebra cervical, las cuales son extraídas por medio de una incisión realizada por debajo de la primera aleta dorsal, una vez que el organismo ha sido eviscerado (Officer *et al.*, 1996; Tovar-Ávila *et al.*, 2009; Zarate, 2010). Anislado (2008) menciona que para estimar la edad y crecimiento se colectan la cuarta y quinta vértebra de la zona **postcefálica** de los ejemplares, se colectan con músculo y se conservan en formol marino al 10% dentro de frascos de PET. Las muestras biológicas se transportaron en cajas de plástico para su procesamiento en el Laboratorio. Otra manera es que las vértebras se almacenan en bolsas de plástico etiquetadas indicando el nombre de la especie, fecha, localidad y número de organismo. Las muestras se mantienen congeladas hasta su traslado al Laboratorio (Zarate, 2010).



El tejido conjuntivo adherido a las vértebras y el arco neural y hemal se retiran con ayuda de agua caliente, cuchillo, pinzas y agujas de disección. Los restos de tejido se eliminan mediante una solución de hipoclorito de sodio al 5%, las vértebras permanecen en esta solución entre 15 minutos y varias horas dependiendo del tamaño (Bonfil *et al.*, 1993). Una vez limpias, se lavan con agua corriente, se selecciona la vértebra más grande de cada organismo, se fijan en etanol al 70% y se secan durante 24 horas a temperatura ambiente (Tovar-Ávila *et al.*, 2009; Zarate, 2010; Cruz-Jiménez *et al.*, 2014).

Una vez seca, para facilitar el corte sobre las vértebras, se fijan con resina acrílica sobre una pieza de madera (2 cm x 5 cm). De cada vértebra se obtiene una sección longitudinal de entre 300 y 600 μm de grosor utilizando una cortadora de baja velocidad (Isomet), con cuchilla de filo de diamante, en cada sección se incluye el foco de la vértebra. La sección se deja secar durante cinco minutos y finalmente se montan en portaobjetos con resina Cytoseal XYL. Se tiñe con hematoxilina (Casey *et al.*, 1985) o con rojo de alizarina (Officer *et al.*, 1996), se observan con rayos X (Calliet *et al.*, 1983; citados en Tovar-Ávila *et al.*, 2009) o por técnicas de sustitución de metales tales como cobre, hierro y plomo (Gelsleichter *et al.*, 1998). Finalmente, se lavan con agua destilada para eliminar el exceso del colorante o metal y se secan al aire. Se revisan en un microproyector para contar y medir los anillos (Fig. 3.11).

De cada sección se puede obtener una imagen digital (8X o 10X de aumento) utilizando un microscopio estereoscópico conectado a una cámara con salida a una tarjeta digitalizadora y a un monitor de video. Se puede emplear luz reflejada sobre un fondo negro para resaltar mejor la estructura del *corpus calcareum*.

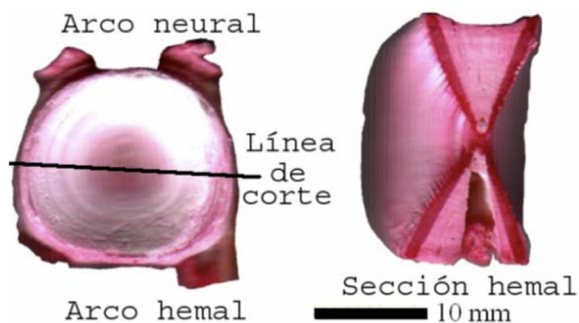


FIGURA 3.11. Aspecto de una vértebra entera y otra preparada de *Sphyrna lewini* para la lectura de bandas opacas de crecimiento (Tomada de Anislado, 2008).



La identificación y conteo de las marcas de crecimiento en las imágenes de las vértebras se debe efectuar por dos lectores de manera independiente. Para la asignación de la edad se cuentan las marcas de crecimiento en la región del *corpus calcareum*, una marca de crecimiento es representada como una banda opaca seguida de una banda hialina. La marca de nacimiento se identifica como una delgada banda hialina cercana al foco (Tovar-Ávila *et al.*, 2009; Zarate, 2010). A partir de la marca de nacimiento, se realizan las lecturas del resto de las marcas de crecimiento y se conformaron los grupos de edad (Anislado-Tolentino *et al.*, 2008; Cruz-Jiménez *et al.*, 2014).

Se pueden utilizar algunos programas de cómputo para medir la imagen de la sección, el **radio de la vértebra** (RV) la cual es la distancia desde el foco al borde distal a lo largo del *corpus calcareum* y el radio a cada una de las marcas de crecimiento. También se debe registrar el tipo borde de la vértebra como opaco o hialino con la finalidad de realizar el análisis mensual de bordes vertebrales para determinar el periodo de formación de las bandas hialinas u opacas (Kusher *et al.*, 1992; Tovar-Ávila *et al.*, 2009; Zarate, 2010).

Las mediciones se deben realizar paralelas al margen vertebral (normalmente llamado *corpus calcareum*, (Cc) en la región dorsal derecha. En esta región se realizan las mediciones del radio vertebral (R); r_i que es la distancia del foco (F) al borde inferior de cada banda opaca; r_n que es la distancia del foco al borde inferior de la última banda opaca, entendiéndose como foco al origen de la vértebra (Fig. 3.12).

Con el fin de estimar la temporalidad de formación de las marcas de crecimiento se pueden utilizar dos enfoques, uno cualitativo y otro cuantitativo: para el primero, se calcula el porcentaje mensual de vértebras con borde opaco (Ishiyama, 1978; Tanaka y Mizue, 1979; citados en Zarate, 2010) y para el segundo de manera complementaria, se utiliza el análisis del **incremento marginal** (IM) propuesto por Hayashi (1976; citado en Zarate, 2010) y Lai y Liu (1979), que es estimado por la función:

$$IM = \frac{R - r_n}{r_n - r_{n-1}}$$

Donde IM es el incremento marginal, R es el radio vertebral, r_n y r_{n-1} son la distancia del foco vertebral a la última y penúltima banda opaca respectivamente. La distribución de la frecuencia del IM se grafica para cada mes de muestreo. Se define la formación de las bandas opacas cuando el promedio de esta distribución es menor que en otros meses o cuando se encuentre la mayor dispersión de los IM (Prince y Pulos, 1983; citados en Anislado, 2008).

En particular observaciones de secciones del *centrum* han sido usadas para obtener las edades de atunes y tiburones (Smith, 1984; Prince *et al.*, 1985; Tovar-Ávila *et al.* 2009, 2014).



Como en los otolitos todas las partes de la vértebra no crecen proporcionalmente. Aunque la interpretación de éstas secciones ha sido validada en algunos casos, existen dudas en las zonas de crecimiento que aparecen en algunas partes de la vértebra sean realmente anillos. El cleitrum y otros huesos en la cabeza han sido usados por algunos investigadores, sin embargo, son de menor uso que otras estructuras.

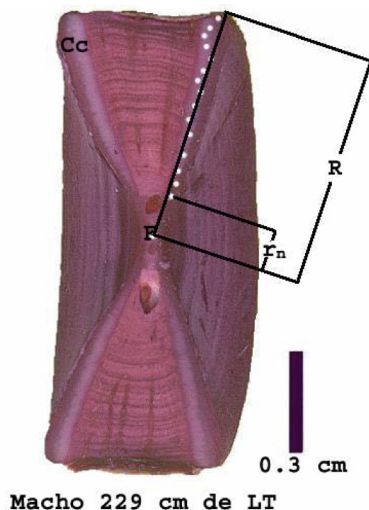


FIGURA 3.12. Esquema de una vértebra cortada para las mediciones de anillo. Cc, *corpus calcareum*; f, *foco*; R, *radio vertebral* y r_i , *distancia del foco a la banda opaca i*. (Tomada de Anislado, 2008).

3.5 Espinas y Radios

Las espinas y radios de las aletas tienen una **función de soporte**. Los radios son típicamente segmentados, a menudo **ramificado** y siempre **biseriados**. Por el contrario, las espinas son generalmente no segmentadas y representan estructuras uniserradas. Mediante desgaste lateral es posible observar marcas de crecimiento en las espinas. En general, tanto el opérculo, como las espinas y vértebras, solo se emplean en aquellas especies de peces cuyas escamas son pequeñas o inexistentes o sus otolitos no son adecuados para la determinación de la edad (Ehrhardt, 1981).



Los radios de las aletas, semejantes a las escamas, pueden ser removidos sin sacrificar al animal. Los radios son cortados en su base, una sección plana transversal es pulida utilizando un esmeril suave. Se dejan secar por varios días a temperatura ambiente y se limpian, se colocan entre portaobjetos y se utiliza un microproyector para realizar la lectura, dependiendo del tipo de iluminación, los anillos claros corresponderán a periodos de crecimiento invernal y los anillos oscuros a crecimiento de verano. Usualmente el centro es irregular en forma y fácilmente distinguible del primer anillo de invierno (Deelder y Willemse, 1973). Se ha observado que ángulos incorrectos y grosores así como iluminación inadecuada obscurecen los anillos. Asimismo, los anillos pueden ser difíciles de interpretar para el primero o segundo año, pero son adecuados cuando los peces son adultos (Beamish y McFarlane, 1987).

En el caso de las espinas es muy importante tratar de efectuar el corte en el mismo sitio aproximadamente. El lugar exacto se muestra en la figura 3.13.

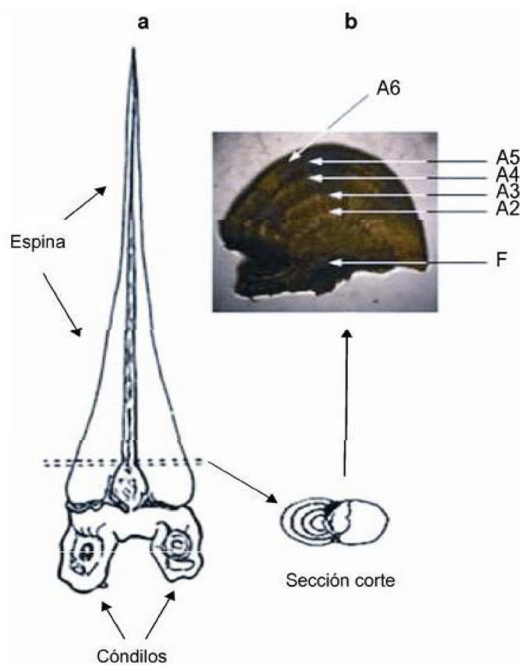


FIGURA 3.13. Esquema de la segunda espina de la primera aleta anal, indicando el lugar de la sección (a) y fotografía de una sección de la segunda espina (b) (Tomada de Chong y Aguayo, 2009).



Los cortes se realizan con la ayuda de una sierra de diamante de rotación lenta ISOMET. El fluido necesario para el corte consiste en una mezcla de: 25% aceite ISOMET, 25% jabón líquido y 50% agua. El grosor de los cortes ha de ser entre 0.5 y 0.7 mm. Estos se colocan sobre un portaobjetos y se recubren con la resina de alta transparencia EUKITT que sirve a la vez para fijar los cortes y clarificar las posibles bandas o *annuli* (http://www.faocopemed.org/old_copemed/reports/tunidos/tunidos00/manuales/espina.pdf).

3.6 Cleitrum

En los peces óseos (Osteichthyes) la cintura pectoral está compuesta de huesos de cartílago y huesos dérmicos. Los elementos presentes en la mayoría de los peces óseos en calidad de huesos de cartílago, son el **coracoides** y los **escapulares** en número par cada uno y cuatro pares de radiales y, como huesos dérmicos en número par, los postemporales, los *supracleitos*, los *cleitros* y los *postcleitros* (Lagler *et al.*, 1990).

El **cleitro** (*cleitra* o *cleitrum*) es el hueso mayor de la cintura escapular (Fig. 3.14). Es un hueso largo y grande que se curva en su zona media dividiéndose en dos ramas: la vertical y la horizontal. La rama vertical se dirige hacia el dorso, donde contacta con el *supracleitro* y el post temporal. En su cara interna esta rama se conecta con el *postcleitro*. La rama horizontal se dirige hacia adelante y se divide en dos crestas diferenciadas: la interna y la externa (Miranda y Escala, 2001).

El **cleitro** sirve como apoyo del opérculo y de marco a la cavidad branquial, bordeando los radios **branquióstegos** (Norden 1961; citado en Miranda y Escala, 2001). Esta estructura ósea ha sido utilizada para la determinación de la edad mediante la observación de sus anillos de crecimiento (Miranda y Escala, 2002).

El *cleitrum* muestra claras marcas de crecimiento en muchas especies, pero su uso no es tan difundido, debido en parte, a que su preparación implica una buena limpieza que requiere la extracción total del tejido muscular (Holden y Raitt 1975). El **cleitro** o **cleitrum** es un hueso de la cintura pectoral propuesto como alternativa a mediados de los años setenta. Su extracción es sencilla y se conserva en glicerina al 65%. En algunas especies y en peces de tallas grandes, el tamaño del hueso es grande y no requiere del uso de lupa, realizándose las medidas necesarias directamente sobre el hueso. La tinción con tetraciclina ofrece un mayor contraste de las bandas (Granado, 2002).

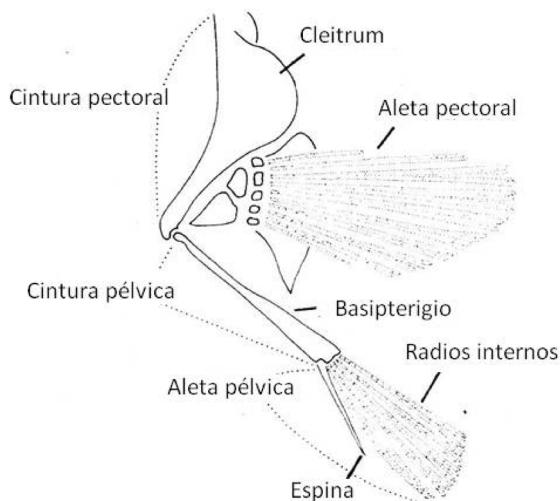


FIGURA 3.14. Cintura pectoral y pélvica de un pez óseo con espinas y radios. (Tomada de Miranda y Escala, 2001).

El método para realizar la evaluación de la edad mediante ésta estructura ósea es el siguiente. Con base en la propuesta de González-Cabellos y Mengual-Izquierdo (1995), los cuales siguieron el criterio de Romero y González (1986), el cleitrum se puede extraer de la cintura escapular, se limpia con un cepillo de cerdas duras y agua caliente y finalmente se seca y almacena en sobres rotulados. La medición de los radios parciales y totales se realiza en el proceso alar inferior, manteniendo los ejemplares sumergidos en glicerina, sobre un fondo negro y con luz reflejada (Fig. 3.15).

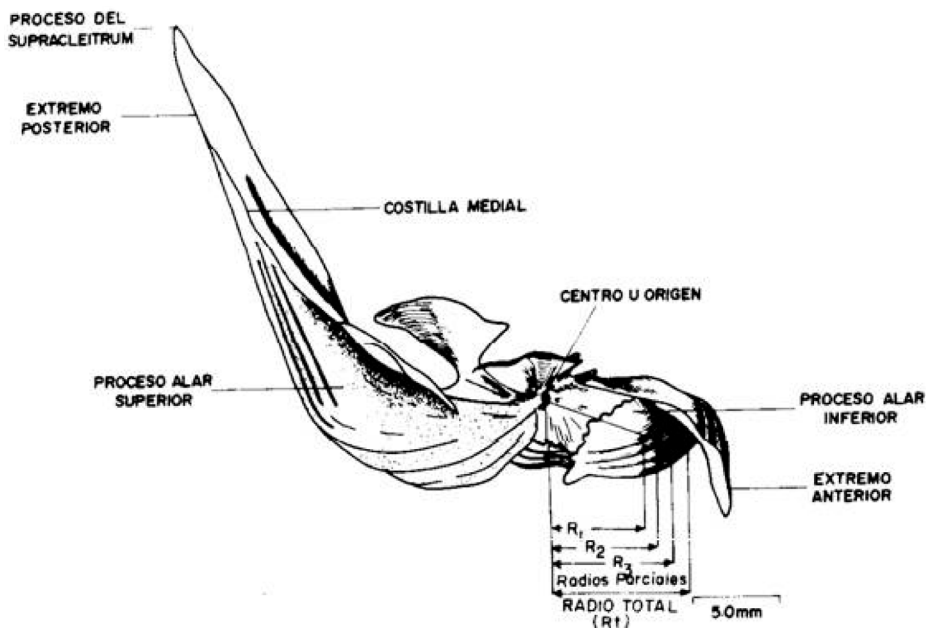


FIGURA 3.15. Cleitrum de *Opisthonema ogfinum* (Tomada de González-Cabellos y Mengual-Izquierdo, 1995).

3.7 Validación de los anillos en las estructuras duras como marcas anuales

La validación de los anillos como marcas anuales ha sido establecida para muchas especies (Campana, 2001). Los anillos pueden ser registrados como marcas anuales si:

1. Existe una correlación entre la edad del pez y su tamaño. a). Regularmente un incremento en el número de anillos debe ser acompañado por un incremento en el tamaño del pez; b). Las modas en la distribución de frecuencia de tallas de peces pequeños deben coincidir con la longitud modal de los grupos de edad correspondientes basados sobre la lectura de escamas.



2. Existe concordancia entre historias de crecimiento calculado. Las longitudes al final de la vida de los peces calculados de las medidas de escamas deben coincidir con la correspondiente longitud empírica de grupos de edad juveniles, cuyas edades fueron determinadas por el análisis de escamas.
3. Existe abundancia o escasez de ciertas clases anuales en colectas realizadas sobre varios años.

La validación de las marcas semejantes a anillos no deberá ser asumida para especies donde su valor no ha sido probado. Se evitarán errores por “marcas de desove, falsos anillos u otras marcas semejantes a anillos” las cuales pueden ser debido a cualquiera de las siguientes causas: **reabsorción, interrupción del crecimiento por daño corporal, enfermedades o desoves** (Lagler, 1952).

Las pruebas directas de validación más adecuadas son las que se obtienen por el examen de las estructuras de peces de edad conocida que han vivido en ambientes naturales o que han sido cultivados bajo condiciones semi-naturales. Ya que los peces de edad conocida no siempre se encuentran disponibles frecuentemente es necesario usar algunos métodos indirectos para confirmar la determinación de la edad. La distribución de frecuencias de longitud puede ayudar a verificar la interpretación de edades relativas (Weatherley y Gill, 1987). Otro procedimiento cuantitativo involucra medir el **incremento relativo de la amplitud del margen o incremento marginal de la estructura calcificada**. Si el incremento es relativamente pequeño esto indica que un anillo se está formando.

Otra técnica para la validación de la edad de peces adultos requiere estudios de marcaje-recaptura o la identificación de peces de edad conocida en la población. Cuando se marcan los peces las escamas o radios de la aleta pueden ser removidos para compararlos con estructuras similares cuando se realice la recaptura de los peces.

También es posible usar sustancias químicas (fluoruro de cromo, tetraciclinas) para marcar estructuras, especialmente cuando no pueden ser removidas al momento de hacer el marcaje y se presentan como una marca fluorescente cuando son expuestas a luz ultravioleta. Cuando el método está siendo validado, las estimaciones de la edad deberán ser comparadas usando varias estructuras; aún para un método validado se recomienda ampliamente que comparaciones entre estructuras puedan ser un procedimiento de rutina para cualquier laboratorio que proporcione estimaciones de la determinación de la edad para la administración de pesquerías (Beamish y McFarlane, 1987).



3.8 Método del Retrocálculo

El análisis retrospectivo o retrocálculo es una técnica que permite utilizar esa información para estimar longitudes corporales en edades o etapas previas de la historia de vida a través de relaciones entre mediciones realizadas en la estructura dura y las dimensiones del pez (Araya y Cubillos, 2002; Anislado, 2008).

El método consiste en estimar las longitudes que tuvieron los individuos en épocas pasadas utilizando las relaciones morfométricas que se presentan entre el tamaño del organismo y las medidas lineales de las estructuras duras tales como escamas, vértebras, otolitos, etc., que son empleadas para la determinación de la edad. La secuencia práctica en el proceso de las escamas es la siguiente (Tesch, 1968):

- 1) Seleccionan las escamas al azar de un solo individuo para tomar la lectura del número de anillos.
- 2) Medir el radio de la escama (R) en su eje medio, el cual va desde el foco hasta el margen anterior.
- 3) Medir la distancia (r) entre el foco de la escama y cada uno de los anillos que ésta presenta. Es conveniente que las medidas R y r se obtengan para varias escamas de un mismo individuo para luego obtener un promedio de éstos con el fin de disminuir los errores en las mediciones.
- 4) Graficar los radios de las escamas (R) contra las longitudes observadas de los individuos (L) al tiempo que se obtuvo la muestra de escamas. El fin de realizar esto es para definir el tipo de relación que existe entre el cuerpo del individuo y la escama, para de esta manera determinar:
 - La longitud aproximada alcanzada al término de cada año de vida, y
 - La tasa de crecimiento para cada año que vivió el organismo.

Los puntos obtenidos al graficar (R) contra (L) pueden presentar varias tendencias, siendo tres las más comunes (figura 2.6).

Los modelos de retrocálculo usados asumen que el crecimiento del pez en relación con la estructura dura a usar es proporcional (Francis, 1990). Algunos modelos lineales y no lineales de retrocálculo se basan en ese supuesto siguiendo las siguientes fórmulas.



Ia) Cuando la relación entre la longitud del organismo y el radio de la escama es lineal con intercepto en el origen, esto indica que el crecimiento de la escama es **directamente proporcional** al crecimiento del cuerpo.

La longitud del pez correspondiente a cualquier longitud de la escama, puede entonces ser calculada usando la fórmula de Lea (1910) (citada en Tesch, 1968):

$$l_n = \frac{r_n}{R} L$$

Donde:

l_n = Longitud del pez cuando el anillo n fue formado.

r_n = Radio del anillo n .

R = Radio de la escama.

L = Longitud del pez cuando la escama fue obtenida.

Ib y Ib') Para muchos peces la relación entre la longitud del pez y una medida de la escama es lineal pero con un intercepto diferente que el origen, lo cual significa que esta relación **no es directamente proporcional** debido a que las escamas no se desarrollan desde el inicio de vida del pez, sino un tiempo más tarde.

Matemáticamente, esta línea está descrita por la modificación de la fórmula de proporcionalidad directa, introducida por Fraser (1916) y Lee (1920) (citados en Tesch, 1968):

$$l_n - c = \frac{r_n}{R} (L - c)$$

Donde:

l_n = Longitud del pez cuando el anillo n fue formado.

r_n = Radio del anillo n .

R = Radio de la escama.

L = Longitud del pez cuando la escama fue obtenida.

c = Es el intercepto, el cual correspondería de acuerdo a Rosa Lee a la longitud del pez al tiempo de la aparición de las escamas.



II). Otras veces la relación cuerpo - escama puede ser una línea curva, la cual puede algunas veces ser convertida a una línea recta por medio de una transformación o re-expresión de los datos. Monastyrsky (1926,1930) (citado en Ehrhardt, 1981) propuso una relación log - log. Si log L sobre la ordenada es graficado contra el log R sobre la abscisa, esto correspondería a la siguiente expresión:

$$\log L = \log k + n (\log R)$$

Donde:

k = intercepto de la relación lineal.

n = pendiente de la misma relación.

III) En algunas ocasiones la relación entre la longitud del cuerpo y el tamaño de la escama es **curvilínea**. Scheriff (1922; citada en Tesch, 1968) propuso por primera vez el retrocálculo mediante el uso de una ecuación parabólica:

$$L = aR^2 + bR + c$$

Dark (1975) encontró que la relación longitud-radio del otolito en merluza (*M. productus*) era una curva ajustada según un polinomio de tercer grado (Tesch, 1968; Ehrhardt, 1981; Everhart y Youngs, 1981).

Haddon (2001) propone como un método de selección del modelo de retrocálculo para el mejor ajuste, al análisis de las variaciones individuales de cada edad estimada en función del mínimo valor de la verosimilitud de la distribución negativa log-normal (L), de acuerdo a las siguientes dos puntos:

1. Los resultados las variaciones respecto al promedio de cada del edad retrocalculada presentan una distribución log-normal negativa debido a el error (Fukuwaka, 1996)
2. El mínimo valor de L muestra el mejor ajuste ya que incluye a la media, desviación estándar y al tamaño de la muestra.

$$L\{Y|m,\sigma\} = \sum_{i=0}^n \left(n \left[\log(\sigma) + \frac{1}{2} \log(2\pi) \right] \right) + \sum_{i=1}^n \frac{(Y_i - m)^2}{2\sigma^2}$$

Donde L es la verosimilitud negativa de la distribución log-normal, Y_i es el valor estimado, m es el promedio de los valores estimados y σ es la desviación estándar (Anislado, 2008).

Capítulo 4

Crecimiento



El tamaño en los vertebrados es algo establecido, excepto en peces, que depende de factores ambientales (tanto bióticos como abióticos) y se denomina *indeterminado o continuo* (Weatherley, 1972). Del alimento que es consumido por una especie en particular, mucha de la energía es utilizada para el mantenimiento corporal para realizar actividades y para llevar a cabo la reproducción. Solo una pequeña parte, frecuentemente menos de la tercera parte, se encuentra disponible para el crecimiento en talla y biomasa. Una compleja línea de fuerzas selectivas determina si una mayor o menor cantidad de energía es desviada hacia el crecimiento a expensa de otros requerimientos importantes tales como movimiento y reproducción (King, 1995).

La ventaja de una rápida tasa de crecimiento puede incluir, por ejemplo, alcanzar una talla al inicio del periodo de vida lo cual da a las especies inmunidad contra sus predadores ya que generalmente grandes individuos sufren menos depredación que los más pequeños. El obtener un gran tamaño corporal puede permitir el desovar un gran número de huevos o la producción de grandes huevos con la correspondiente alta probabilidad de supervivencia durante el estadio larvario. Desde el punto de vista pesquero, el crecimiento tan bien como el reclutamiento, influye en la captura de peso sostenible que puede ser tomado del estoc (King, 1995; 2007).

El estudio del **crecimiento individual** es esencial para la aplicación de los modelos analíticos. Aunque es observado rápidamente y se mide fácilmente, el crecimiento es una de las más complejas actividades del organismo. Representa el resultado neto de una serie de procesos conductuales y fisiológicos que se inician cuando el alimento es consumido y termina en la depositación de sustancia animal. Los procesos de digestión, absorción, asimilación, gasto metabólico y excreción, todos interrelacionados afectan el producto final (Wootton, 1990).

Es necesario considerar que parte del alimento consumido por los animales, suministra en primer lugar la energía necesaria para la **búsqueda del alimento**; parte se direcciona al **metabolismo basal o estándar**, otra fracción se destina para **reparar el tejido**, algo es **excretado como orina** y algo más, es rechazado por el cuerpo y es **desechado como heces**. Solo lo que permanece es disponible para el **crecimiento actual** del organismo (Weatherley, 1972).



El **crecimiento** es un parámetro básico para el análisis de las pesquerías, ya que implica el *incremento en biomasa* de la población y para su determinación es importante establecer la edad de los organismos. La ecuación de crecimiento permite incorporar sus constantes a modelos de rendimiento y evaluación pesquera (Gulland, 1971; Granado, 2002).

El crecimiento de organismos vivos requiere del uso de modelos estadísticos adecuados que permiten representarlos con pocos parámetros, de tal modo que se obtenga un buen ajuste y que los parámetros muestren las características del crecimiento. En el crecimiento de poblaciones interesa el incremento en el número de individuos a través del tiempo; esto depende como factor importante, de la tasa de natalidad y mortalidad así como del número de individuos reproductores de que se parte (Trinidad, 2014).

El crecimiento de los peces es un proceso complejo en el cual es afectado por muchos factores dentro de los que destacan el conductual, el fisiológico, el nutricional y también el ambiental. El término **crecimiento** *significa cambio en magnitud*. La variable de cambio puede ser la *longitud u otra variable de dimensiones físicas, incluyendo el volumen, peso o masa de un organismo completo o partes de tejido corporal*; puede estar relacionado con el contenido de proteína, lípidos u otro constituyente químico del cuerpo, o puede estar relacionado con el contenido calórico (energía) del cuerpo o de alguna parte de él (Weatherley y Gill, 1987; Moyle y Cech, 2004).

4.1 Definición de crecimiento

Existen varias definiciones con respecto al crecimiento de un organismos y todas están enfocadas hacia la construcción de tejido corporal (mediante la asimilación de alimento), lo que se traduce en un aumento en talla como biomasa.

Brett (1979) define el **crecimiento** como la *ingestión de alimento, digestión, asimilación, gasto metabólico y excreción, el cual termina en el depósito de material animal y con esto en un incremento en talla y biomasa*.

Vasnetsov (1947; citado en Nikolsky, 1963) considera que el crecimiento de un pez resulta del *consumo de alimento, su asimilación y la construcción del cuerpo del organismo*.

Jones (1976) establece que el crecimiento *es el cambio de tamaño de un organismo viviente con la edad*.



Weatherley (1972) define al crecimiento como el *cambio en tamaño (peso, longitud, volumen) del organismo con el tiempo*.

Sin embargo, una definición más exacta es la citada por Royce (1972) que dice que “el crecimiento es la adición de material el cual es organizado totalmente dentro del organismo”. En términos de equivalente de energía, puede ser expresado como:

$$\frac{\Delta W}{\Delta t} = R - T$$

En el cual ΔW es el crecimiento del organismo con el tiempo, R la energía total obtenida de las raciones y, T la energía total expandida en el metabolismo durante una unidad de tiempo.

Es por esto que los peces presentan las siguientes características:

- 1) Los peces no cesan de crecer, sino que su tasa de crecimiento disminuye hasta hacerse asintótica, donde presenta incrementos mínimos con relación al tiempo, por lo cual se considera como crecimiento ilimitado.
- 2) El crecimiento de los peces se representa mediante una curva de carácter sigmoideo, en su primera fase es exponencial y en la segunda fase se vuelve asintótica (Gulland, 1971; Royce, 1972).

Por lo tanto, el **crecimiento** es el *proceso de incremento o desarrollo progresivo de un organismo*. Aunque en la actualidad es un proceso muy complejo, se puede medir el *crecimiento por el cambio en longitud o peso de un pez individual o un grupo de peces entre dos tiempos de muestreo*. El crecimiento de una población puede referirse al *cambio en el número de peces observado a diferentes tiempos* (Everhart y Youngs, 1981; Granado, 2002).

4.2 Biometría de los organismos

La longitud y peso son dos variables que se utilizan en los estudios de Ictiología. En el caso de la longitud del cuerpo existen tres aproximaciones que pueden presentar críticas cada una de ellas (figura 4.1). Se llama *longitud estándar* a la distancia desde la punta de la mandíbula hasta el hueso hipural (normalmente considerado como la zona donde nacen los radios de la aleta caudal, a simple vista); *longitud de la horquilla o furcal*, la



cual se mide desde el rostro y la escotadura de los lóbulos de la aleta caudal y se entiende por **longitud total** del pez, a la distancia tomada desde la mandíbula hasta la proyección de ambos lóbulos de la aleta caudal plegados. En todas ellas la medida se suele realizar en milímetros; dependiendo del tamaño del ejemplar (especie o clase de edad) el nivel de precisión puede llegar hasta dos decimales (Cailliet *et al.*, 1986; Granado, 2002).

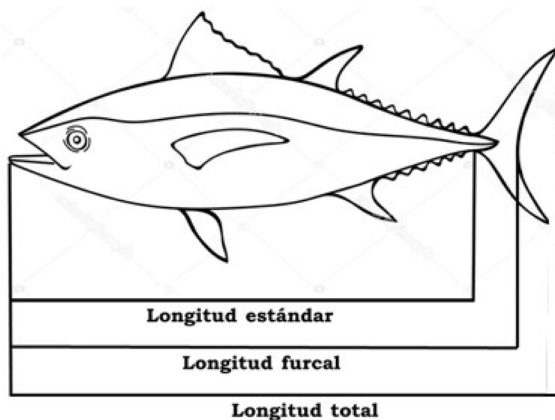


FIGURA 4.1. Descripción de las medidas efectuadas en el cuerpo del pez (Tomada y modificada de <https://mx.depositphotos.com/206201378/stock-illustration-tuna-fish-sketch-illustration-hand.html>).

Con relación al peso, este puede medirse con base en diferentes aspectos del cuerpo del pez, pero siempre en gramos (el grado de precisión en la medida va a depender del rango de variación en que se encuentre la variable considerada). En ecología de peces, son habituales los datos sobre el **peso total**, **peso eviscerado** (sin gónadas ni vísceras), de ciertos órganos (gónadas, hígado, etc.) y siempre en gramos (Granado, 2002).

Los organismos en general sufren cambios a lo largo de su vida, en particular los cambios más notables son en las etapas iniciales. Vasnetsov (citado en Ricker, 1975; 1979) les llama *stanzas o estados de crecimiento*, o algunos autores les han denominado *formas vitales* (Guzmán, 1987) y se caracterizan por cambios en la estructura o fisiología del organismo, casos extremos son organismos que sufren metamorfosis. Estas modificaciones se manifiestan como cambios en la forma del cuerpo, el peso y la longitud y en las tasas de incremento de



los mismos. Asimismo, el estudio del crecimiento individual es esencial para la aplicación de los modelos analíticos (Gulland, 1971; King, 1995).

Estudiar el crecimiento consiste en estimar la relación que existe entre la talla de los peces y su edad teniendo como objetivos fundamentales:

- a) Estimar el número de ejemplares de cada clase de edad en la captura y
- b) Estimar la talla media de los peces de cada edad (Gulland, 1971; Everhart y Youngs, 1981).

En general, salvo para la fase más temprana del ciclo vital, el crecimiento de los individuos de las especies explotadas se va haciendo progresivamente más lento al aumentar la edad (figura 4.2).

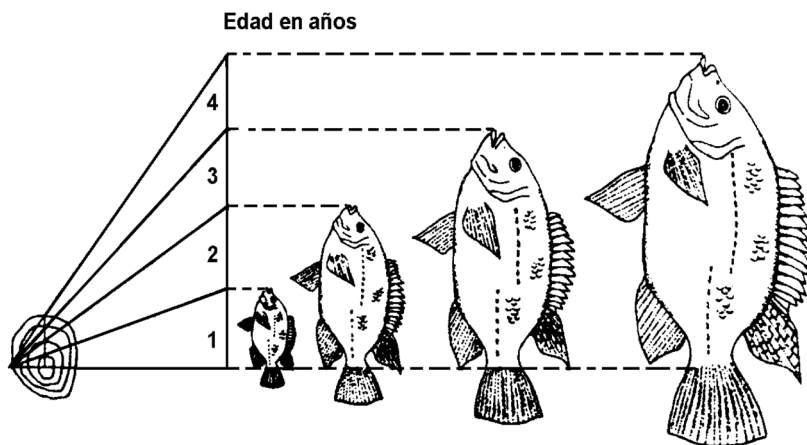


FIGURA 4.2. Crecimiento en longitud a través del tiempo.

Pueden apuntarse dos excepciones a esta regla: la diferencia de crecimiento de una estación a otra dentro de un año y el crecimiento brusco que sufren las especies de crustáceos tras la muda; estos hechos deben ser mantenidos en cuenta en cada caso específico, ya que pueden modificar sensiblemente los resultados de una evaluación. Sin embargo, no contradice el principio general de un crecimiento que se hace cada vez más lento con la edad (Pereiro, 1982).



El crecimiento de casi todos los recursos acuáticos es **asintótico**, esto es, cada especie en cada ambiente tiene un tamaño característico el cual es obtenido por crecer a través de la vida. Este tipo de crecimiento es común para todos los vertebrados de sangre fría y en cualquier animal es acompañado e influenciado por muchos factores incluyendo los eventos **endógenos** (desarrollo del embrión, desarrollo, maduración y senilidad) y los cambios **exógenos** en su ambiente (Royce, 1972; Wootton, 1990).

Muchos de estos factores operan independientemente y algunos influyen el cambio en tamaño de todo el animal mientras que otros en la forma del mismo. Entre los factores más comunes se encuentran la cantidad, calidad y tamaño del alimento disponible, el número de peces usando la misma fuente de alimento; la temperatura, el oxígeno y otros factores de calidad del agua; el tamaño, edad y madurez sexual del pez (Everhart y Youngs, 1981).

Para el análisis de poblaciones conviene expresar el crecimiento en forma de una expresión matemática. El requisito básico es obtener una expresión que de el tamaño (en longitud o peso) de un organismo a una edad determinada; esta expresión debe estar acorde con los datos observados y debe tener una forma matemática que pueda ser incorporada con suficiente facilidad en expresiones utilizadas en el análisis de poblaciones. Otra característica deseable de una ecuación de crecimiento, es que el número de constantes utilizadas no sea excesivo, que en la medida de lo posible estas constantes tengan un significado biológico y que si se extrapola más allá de las edades observadas, conduzca a resultados razonables (Gulland, 1971).

Cuando el crecimiento es descrito en términos de longitud (L) y peso (P) y de acuerdo a Ricker (1975) se tiene:

Incremento Periódico absoluto (*I*)

$$IL = L_2 - L_1; IP = P_2 - P_1$$

Tasa de incremento relativa (*Tr*)

$$TrL = \frac{L_2 - L_1}{L_1}; TrP = \frac{P_2 - P_1}{P_1}$$

Tasa de incremento instantánea (*Ti*)

$$TiL = L_n L_2 - L_n L_1; TiP = L_n P_2 - L_n P_1$$



La tasa de incremento relativa se expresa usualmente como porcentaje y junto con la tasa de incremento instantánea principalmente con peso, es utilizada con más frecuencia. La tasa de crecimiento instantánea (Gulland, 1971) es similar a la ecuación del incremento periódico absoluto, salvo que este último autor divide el resultado de esa ecuación entre el tiempo ($t_2 - t_1$).

Asimismo, es importante realizar la determinación de la edad, ya que a partir de ésta, se pueden definir:

- 1) La longevidad de las especies
- 2) Identificar las clases anuales que componen un efectivo
- 3) Determinar la edad de primera madurez sexual y,
- 4) Determinar la edad de reclutamiento.

Con esta información y por medio de una formulación matemática adecuada, se logra determinar.

- a) Las ganancias de biomasa utilizables
- b) La composición de edades de la población y,
- c) La tasas de mortalidad y supervivencia de la población (Gulland, 1971; Everhart y Youngs, 1981).

4.3 Modelos de crecimiento

Una de las razones por las cuales los modelos de crecimiento fueron desarrollados, se debe a que la representación de los datos de crecimiento por si mismos genera pobre información. Otra razón es porque una vez que se tenía el modelo de crecimiento, éste se podía manejar con información matemática que envolvía análisis de producción y rendimiento.

Es por esto que para poder llevar a cabo el análisis de cualquier población, conviene expresar el crecimiento de los peces en forma de una expresión matemática. El requisito básico es obtener una expresión que del tamaño (en longitud o peso) de un pez a una edad



determinada cualquiera; esa expresión debe de estar de acuerdo con los datos observados sobre tamaños o pesos a ciertas edades y debe tener una forma matemática que pueda ser incorporada con suficiente facilidad en las expresiones que den el rendimiento de la población (Gulland, 1971; Sparre y Venema 1997).

Todos los métodos de evaluación de poblaciones trabajan esencialmente con datos de composición por edades. En general, estos datos se pueden obtener mediante el recuento de los anillos que representan edad en las partes duras, como escamas, vértebras, hueso opercular, otolitos, espinas, radios, etc. Estos anillos se forman por las fuertes fluctuaciones que ocurren en las condiciones ambientales de verano a invierno y viceversa. En las zonas tropicales no se producen estos cambios drásticos y en consecuencia es muy difícil, si no imposible, utilizar este tipo de anillos estacionales para determinar la edad. Lo más conveniente para evaluar poblaciones de especies tropicales es, por lo tanto, el análisis de un gran número de datos de frecuencias de tallas, combinado con un número pequeño de lecturas de edad, basadas en los anillos diarios (Sparre y Venema, 1997).

Por otro lado, el desarrollo inicial de los huevos de los peces así como de los juveniles ha sido estudiado a temperatura constante bajo condiciones de laboratorio por varios autores usualmente en términos de peso. Para cortos períodos de tiempo, el crecimiento puede ser expresado por la curva exponencial:

$$w = w_0 e^{gt}$$

Donde w es el peso final, w_0 es peso inicial, e es la base del logaritmo natural, g es la tasa de crecimiento y t el tiempo (Everhart y Youngs, 1981). Esta expresión puede ser utilizada para describir cualquier secuencia de crecimiento, por dividir este último en segmentos cortos. Este asume que el pez crece exponencialmente durante un intervalo de tiempo definido, aunque el patrón real de crecimiento dentro de dicho intervalo es desconocido (Wootton, 1990).

El incremento exponencial representa lo esencialmente no limitado, incremento multiplicativo que es característico de cambios en tamaño o número durante algún periodo cuando la fuente de nutrientes, espacio en el cual crecen, acumulación de metabolitos, etc., no están limitados (Weatherley y Gill, 1987).

La **principal ventaja** para este modelo es la simplicidad de los cálculos para producción y rendimiento. La **principal desventaja** es que el periodo de vida de los organismos no puede ser tratado todo el tiempo como un crecimiento geométrico (Everhart y Youngs, 1981).



La forma más conveniente para modelar el crecimiento de un pez, es por registrar la tasa de crecimiento instantánea mediante sucesivos intervalos de tiempo. En esta forma la tasa de crecimiento puede ser comparada directamente con la tasa de mortalidad a través de simple sustracción. Una desventaja en utilizar la tasa de crecimiento absoluta, es que depende fuertemente del tamaño que el pez haya alcanzado. Lo que se ha observado es que la longitud da un pobre ajuste al modelo si se compara con el que se obtiene con el peso; se sugiere que si la longitud es utilizada, los intervalos de tiempo que se deberán emplear deberán ser muy cortos (Everhart y Youngs, 1981)

Las curvas de crecimiento en la naturaleza son usualmente ajustadas a datos sobre el tamaño a intervalos de tiempo. La longitud y el peso también pueden ser ajustados, pero la longitud es más fácil porque el punto de inflexión para esta variable ha sido pasado por la edad 1. Todas las curvas en uso pueden ser escritas con una variedad de diferentes parámetros y en diferentes formas y las relaciones entre los diferentes parámetros serán indicadas y su derivación deberá ser de la forma diferencial básica. En el análisis de crecimiento de poblaciones pesqueras se han desarrollado diversos modelos de crecimiento, entre ellos se tienen los siguientes:

4.3.1 Modelo de Brody

Brody (en Ricker, 1975), observó en animales de granja que al trazar una gráfica de la talla del animal con respecto a su edad, obtenía una curva de crecimiento con una parte ascendente y una descendente separadas ambas por un punto de inflexión. Para su análisis matemático las considero por separadas:

$$Lt = a \exp (k' t) \quad (4.1)$$

$$Lt = b - c \exp (-k t) \quad (4.2)$$

En donde Lt es longitud a la edad t ; b es la longitud asintótica ($L\infty$); a , y c son parámetros iguales a la diferencia entre b y el valor de L cuando $t = 0$; k y k' son constantes que gobiernan la tasa a la cual incrementa o disminuye la longitud y se conoce como *coeficiente de crecimiento de Brody* el cual tiene las dimensiones de 1/tiempo. Una expresión de forma idéntica en química es conocida como ecuación de reacciones monomoleculares.



4.3.2 Modelo de crecimiento de von Bertalanffy

Este modelo parece ajustar mejor los datos sobre el crecimiento de los peces observados o al menos, para el periodo después del punto de inflexión en la curva de crecimiento absoluto. Consecuentemente, la mayoría de los análisis de poblaciones están interesados más directamente en las tasa de crecimiento; es decir, en el aumento en peso o en longitud por unidad de tiempo, más que en el tamaño a diferentes edades (Gulland, 1971; Pauly, 1983).

Este modelo representa el crecimiento individual de muchos organismos, ya sea en talla o en peso. Cuando los valores de la longitud (estándar o total) de un pez, crustáceo (longitud cefálica o total) o molusco se representa de manera gráfica en función de la edad, en la mayoría de los casos se obtiene una curva cuya pendiente disminuye continuamente después de cierta edad y se aproxima a una asíntota superior que se comporta de manera paralela al eje de la x (King, 2007; Trinidad, 2014).

Gulland (1971) establece los requisitos básicos que debe tener un modelo matemático que describa el ritmo de crecimiento. Es deseable que en una ecuación de crecimiento:

- a) El trabajo necesario para ajustarla a los datos observados no sea mucho.
- b) El número de las constantes utilizadas sea pequeño;
- c) Siempre que sea posible esas constantes tengan un significado biológico y que,
- d) Si se extrapola hasta edades más allá de las usadas, el ajustarlas no lleve a resultados poco razonables.

Este modelo tiene como supuestos fundamentales (Poole, 1974):

- 1) El organismo crece isométricamente
- 2) El organismo mantiene una gravedad específica constante y,
- 3) La tasa de crecimiento de un individual no está influida por la densidad de la población.



Putter (1920; citado en Ehrhardt, 1981) elaboró un modelo de crecimiento que se puede considerar la base de la mayoría de los otros modelos de crecimiento, incluido el desarrollado por von Bertalanffy (1938) que es un modelo matemático para el crecimiento individual, que ha demostrado ser ajustable al crecimiento observado en la mayoría de las especies de peces. Este modelo considera la talla del cuerpo como una función de la edad y se ha convertido en una de las piedras angulares de la biología pesquera, ya que se ha usado como submodelo en modelos más complejos que describen la dinámica de poblaciones de peces (King, 1995; Sparre y Venema, 1997).

Si la ecuación (4.2) se extrapola hasta el eje de tiempo y a ese tiempo se le llama **t_0** , la expresión puede reordenarse algebraicamente en la forma utilizada por von Bertalanffy para longitud (figura 4.3) y peso respectivamente:

$$L_t = L_{\infty} (1 - \exp [-k (t - t_0)]) \quad (4.3)$$

$$P_t = P (1 - \exp [-k (t - t_0)])^b \quad (4.4)$$

Donde (L_t) y (P_t) son la longitud y el peso en la edad (t); L_{∞} y P_{∞} se interpreta biológicamente como “*el peso o la talla media de un pez muy viejo (en sentido estricto: Infinitamente viejo)*”, parámetro que también es denominado como “*peso asintótico*” y “*longitud asintótica*” respectivamente; (k) es el “*parámetro de curvatura*” que determina la rapidez con la que el pez alcanza L_{∞} y es una constante relacionada con la tasa metabólica. La constante (t_0) a veces llamado “*parámetro de condición inicial*”, es el tiempo teórico en el cual el organismo inicia su crecimiento y carece de significado biológico, ya que el crecimiento comienza a nivel larval, pero se puede hablar de $L(0)$ cuando se establece que t es igual a 0 el día del nacimiento; (b) es una constante y representa la potencia a la cual el crecimiento en longitud es proporcional al crecimiento en peso y proviene de la relación peso-longitud (Gulland, 1971; Everhart y Youngs, 1981; Pereiro, 1982; Sparre y Venema, 1997).

Este modelo también es conocido por el nombre de modelo de Brody-Bertalanffy. El cambio de la expresión (4.2) a (4.3) es una transformación puramente algebraica, en la cual el parámetro (c) es sustituido por el nuevo parámetro (t_0), estableciéndose la siguiente relación: Si $L_t = 0$ y $t = t_0$ entonces:

$$t_0 = \frac{(c/b)}{k}$$

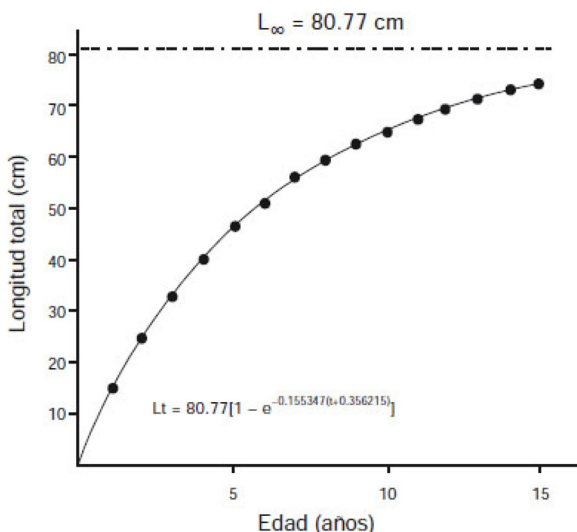


FIGURA 4.3. Crecimiento en longitud del jurel *Trachurus murphyi* según modelo de von Bertalanffy (Tomada de Dioses, 2013).

El parámetro (t_0) es considerado como el tiempo teórico en el cual el organismo inicia su crecimiento y los valores pueden ser positivos o negativos, su significado biológico no es fácil de interpretar (Ricker, 1975).

Varios modelos han sido utilizados para expresar el crecimiento por medio de simples ecuaciones matemáticas (Allen, 1966). La ecuación de crecimiento de von Bertalanffy, posiblemente porque ha sido incorporada dentro de la ecuación de rendimiento pesquero por Beverton y Holt (1957) ha sido más comúnmente utilizada en estudios de especies marinas (King, 1995).

4.3.2.1 Modelo matemático de crecimiento de von Bertalanffy

Los estudios de crecimiento generan información sobre las tallas y pesos que corresponden a edades determinadas de individuos que componen un stock. Normalmente esta información es discreta en tiempo y se hace necesario realizar extrapolaciones de



forma tal de lograr estudiar la progresión del crecimiento en forma continua a través de todas las edades de dichos individuos. En estas circunstancias, y puesto que es casi imposible observar el crecimiento en vivo y continuamente de todos los integrantes de una población, se requiere expresar dicho proceso mediante un modelo matemático que no sólo dé una buena representación de los datos en forma simple, sino que también pueda ser usado para estudios analíticos acerca del crecimiento (Gulland, 1971; Everhart y Youngs, 1981).

Los patrones de crecimiento pueden tomar un número de formas diferentes los cuales pueden ser el resultado de diferencias en los tipos de procesos fisiológicos envueltos, como así también, de procesos cuantitativamente diferentes de procesos similares. En este sentido, son muchas las funciones matemáticas empíricas que pueden ajustarse a dichos patrones, comenzando desde un simple polinomio a complejas funciones que incluye parámetros tanto biológicos como ambientales.

Sin embargo, una curva de crecimiento que relacione matemáticamente el tamaño individual con el tiempo, debe ser lo suficientemente simple, ajustarse a un rango amplio de patrones de crecimiento y con esto ser útil para propósitos puramente descriptivos, y lo que es más importante, que sus parámetros tengan algún significado fisiológico (Gulland, 1971). Una función de crecimiento que satisface los requerimientos esenciales expuestos anteriormente es aquella desarrollada por von Bertalanffy (1938).

La función de crecimiento de von Bertalanffy se basa en que la tasa de crecimiento de un animal se puede pensar como la diferencia existente entre las tasas de anabolismo y catabolismo. De esta manera, crecimiento es el resultado neto de la acumulación y de la destrucción de material celular. La materia prima utilizada para la construcción de nuevos tejidos (**anabolismo**) debe entrar al organismo a través de un margen representado por una superficie o serie de superficies comenzando con las membranas de células epiteliales y terminando con el transporte de material a través de las superficies de cuerpos subcelulares tales como los microsomas y mitocondrias, donde los procesos metabólicos continúan (Lindberg y Ernster, 1954; citados en Ehrhardt, 1981). Así se puede suponer que el proceso de construcción tejido estaría limitado por la capacidad de respiración e ingestión y por lo tanto relacionado con el área superficial, ya sea de los pulmones como del tracto digestivo. Por otra parte, el proceso de destrucción de material (**catabolismo**), ocurre dentro de la masa contenida por una superficie. La remoción de productos catabólicos, incluyendo la liberación de energía calórica, sucede otra vez a través de superficies. Se puede suponer en este caso que la tasa de pérdida es más o menos constante, de manera tal que la pérdida total de peso en un animal debido al catabolismo podría ser proporcional al peso del mismo (Ehrhardt, 1981).



Estos procesos de ganancias y pérdidas pueden expresarse mediante una ecuación diferencial de la forma general

$$\frac{dx}{dt} = u - v$$

Que establece que el cambio neto en x por unidad de tiempo, t , es el excedente de u agregado por unidad de tiempo y aquél de v , removido durante la misma unidad de tiempo.

Von Bertalanffy (1938) bajo las suposiciones y modelo anteriores derivó la función de crecimiento desde la relación de continuidad

$$\frac{dw}{dt} = hs - hw \quad (4.4)$$

La cual establece que el incremento en peso por unidad de tiempo, dw/dt , es igual al peso sintetizado por unidad de área superficial, h veces el área de superficie total, s , menos la destrucción por unidad de peso, k , veces de peso total, w . En este sentido von Bertalanffy siguió el mismo argumento que Püter (1920) quien estableció que la tasa de anabolismo es proporcional a la potencia m del peso (donde $m = 2/3$) mientras que la tasa de catabolismo es proporcional al peso mismo. En estos casos suponiendo que la forma del animal no cambia a medida que crece (crecimiento isométrico).

Para que este último razonamiento fuera correcto von Bertalanffy asumió que el área de las superficies (s) involucradas en el proceso de anabolismo es proporcional a una dimensión lineal al cuadrado y que el peso (w) relacionado con el proceso catabólico es proporcional a la misma dimensión lineal pero al cubo (Ehrhardt, 1981). Esto está expresado como:

$$s = pl^2 \quad y \quad w = ql^3 \quad (4.5)$$

Donde l es longitud, p y q son constantes de proporcionalidad.

Si se despeja l de la última relación se tiene que:

$$1 = \left(\frac{w}{q}\right)^{1/3}$$

Y que reemplazando este valor en la función dada de s , la expresión queda:



$$s = p \left(\frac{w}{q} \right)^{2/3}$$

Si se define

$$\hat{p} = \frac{p}{q^{2/3}}$$

Se tiene que

$$s = \hat{p} w^{2/3}$$

Relación que introducida en la ecuación diferencial (1) se define:

$$\frac{dw}{dt} = h \hat{p} w^{2/3} - h w$$

La cual es compatible con el argumento de Püter.

Para llegar a la ecuación de von Bertalanffy es necesario expresar la ecuación (4.4) en función de longitudes. Para ello es necesario derivar la ecuación (4.5) con respecto a l . Así desde (4.5):

$$\frac{dw}{dt} = q 3 l^2 \quad (4.6)$$

Sin embargo, se requiere reemplazar dw/dt de la ecuación (4.4) como función de dl/dt . Para ello es suficiente dividir ambos lados de la relación (4.6) por dt y arreglar la ecuación.

Así se tiene que:

$$\frac{dw}{dt} = q 3 l^2 \frac{dl}{dt} \quad (4.7)$$

Enseguida se reemplaza dw/dt de la ecuación (4) por la relación de dw/dt dada en (4.6), resultando:

$$q 3 l^2 \frac{dl}{dt} = h p l^2 - k q l^3 \quad (4.8)$$

en donde ya se han substituido los valores de s y w como función de l .



Dividiendo la expresión (4.6) por $q3l^2$, se tiene:

$$\frac{dl}{dt} = \frac{hp}{3q} - \frac{k}{3}l$$

Definiendo

$$H = \frac{hp}{3q} \quad \text{y} \quad k = \frac{k}{3}$$

Se tiene que

$$\frac{dl}{dt} = H - Kl$$

Arreglando los términos en función de l y t queda:

$$\frac{dl}{H - Kl} = dt$$

Integrado la ecuación anterior

$$\int \frac{dl}{H - Kl} = \int dt$$

Se obtiene

$$-\frac{1}{K} \ln(H - Kl) + C_1 = t + C_2$$

Donde $C = C_2 - C_1$ es una constante de integración a ser evaluada.

Multiplicando la expresión anterior por $-K$ se tiene

$$\ln(H - Kl) = K(t + C)$$

Aplicando a ambos lados de esta última expresión el antilogaritmo:

$$H - Kl = e^{-K(t + C)}$$

De donde se despeja l

$$l = \frac{H}{K} - \left(\frac{1}{K}\right)e^{-K(t + C)} \quad (4.9)$$

O lo que es lo mismo

$$l = \frac{H}{K} - \left(\frac{1}{K}\right)e^{-Kt}e^{-KC} \quad (4.10)$$



Si se supone que $l = 0$ cuando $t = t_0$ se tiene que la ecuación 4.9 queda como:

$$0 = \frac{H}{K} - \left(\frac{1}{K}\right)e^{-K(t_0 + C)}$$

$$e^{-Kt_0} e^{-KC} = H$$

$$e^{-KC} = He^{Kt_0}$$

Reemplazando este último resultado en 4.10, queda:

$$l = \frac{H}{K} - \left(\frac{1}{K}\right)e^{-Kt} He^{Kt_0}$$

Arreglando los términos

$$l = \frac{H}{K} - \frac{H}{K} e^{-K(t - t_0)}$$

Factorizando H/K

$$l = \frac{H}{K} (1 - e^{-K(t - t_0)}) \quad (4.11)$$

A medida que $t \rightarrow \infty$ (t tiende a infinito) también $l \rightarrow L_\infty$.

Así desde (4.8) se tendrá que:

$$L_\alpha = \frac{H}{K} (1 - e^{-\alpha})$$

y puesto que

$$e^{-\infty} = 0$$

$$L_\infty = H/K$$

Por lo tanto la ecuación (4.11) queda en función de t como:

$$lt = L_\infty (1 - e^{-K(t - t_0)}) \quad (4.12)$$



La cual es la función de crecimiento de von Bertalanffy en su forma más usual contando con tres parámetros los cuales tienen un significado descriptivo más que un significado fisiológico:

L_{∞} = longitud asintótica, que es aquella longitud que un animal alcanzará a una edad infinita (∞).

k = tasa de crecimiento proporcional.

t_0 = edad a la cual $l = 0$.

Si se graficará el tiempo contra la longitud, se apreciaría que la tasa de crecimiento es más alta en edades juveniles y decrece continuamente. El tamaño o longitud se aproxima a la asíntota, L_{∞} , a medida que el animal alcanza edades mayores. Este proceso de crecimiento en tamaño nunca se detiene, sin embargo, nunca sobrepasa L_{∞} . El valor del parámetro k regula la rapidez con que el tamaño se aproxima a la asíntota y con ello la forma de la curva de crecimiento. La curva que representa el modelo de von Bertalanffy está representada en la figura 4.4.

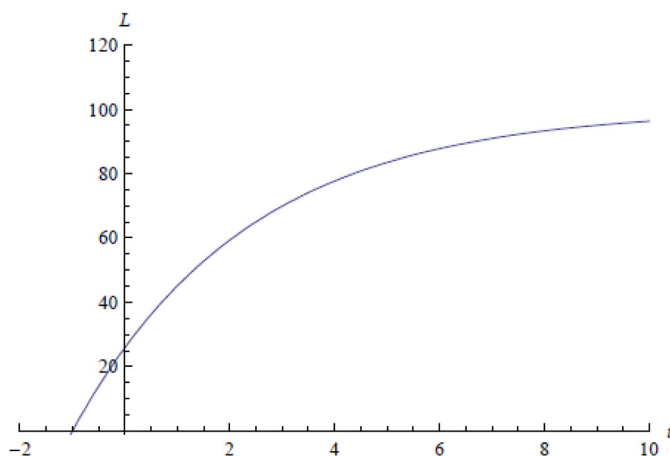


FIGURA 4.4. Curva del modelo de von Bertalanffy con $L_{\infty}=100$, $K=0.3$, $t_0=-1$ (Tomada de Trinidad, 2014).



Existen varias maneras de obtener datos de entrada para los métodos que sirven para estimar los parámetros de crecimiento L^∞ , k y t_0 . Los métodos se pueden clasificar en tres grupos generales:

- 1) Determinación de la edad y mediciones de tallas combinadas.
- 2) Medición de tallas solamente.
- 3) Experimentos de recuperación de ejemplares marcados, donde se obtienen dos o más medidas de talla.

Los datos para la estimación de los parámetros de crecimiento se pueden obtener también de muestras de capturas comerciales. Los principios básicos del análisis de muestras de desembarques comerciales son los mismos que los que se aplican a los datos provenientes de investigaciones. La principal diferencia está en los problemas de sesgo. Las embarcaciones comerciales nunca intentan tomar muestras al azar del stock, ya que siempre buscan los individuos de tamaño comercial y tratan de encontrar las zonas de mayores concentraciones. No obstante, si se tienen en cuenta las fuentes de sesgo y se procura estratificar la muestra para reducir al mínimo este problema, los datos obtenidos de muestras de la pesca comercial se pueden utilizar de forma parecida a la de los datos que proceden de cruceros de investigación.

La principal ventaja del muestreo de capturas comerciales es que resulta mucho más barato, por lo que se pueden tomar muestras con mucha mayor frecuencia que en el caso de los cruceros de investigación (Sparre y Venema, 1997).

Con base en el procedimiento de Gulland (1971), si la tasa de aumento de la longitud está relacionada linealmente con la longitud máxima, entonces se tiene el siguiente procedimiento:

$$\frac{dl}{dt} = K(L^\infty - l)$$

Si se ordenan los términos:

$$\frac{dl}{L^\infty - l} = K$$



Si se integran ambos miembros de la ecuación:

$$\int \frac{dl}{L_{\infty} - l} = \int K dt$$

$$\int \frac{dl}{L_{\infty} - l} = K \int dt$$

$$-\ln(L_{\infty} - l) + C_1 = Kt + C_2$$

Ya que $C_2 - C_1 = C$, entonces:

$$-\ln(L_{\infty} - l) = Kt + C$$

$$\ln(L_{\infty} - l) = -Kt + C$$

Si se toma el antilogaritmo neperiano en ambos lados de la ecuación:

$$L_{\infty} - l = e^{-Kt} C$$

Despejando l y multiplicando ambos miembros e la ecuación por (-1):

$$l = L_{\infty} - e^{-Kt} C \quad (1)$$

Si $t = t_0$, entonces $l = 0$

$$0 = L_{\infty} - e^{-Kt_0} C$$

Si se despeja L_{∞} , entonces:

$$L_{\infty} = e^{-Kt_0} C$$

$$C = \frac{L_{\infty}}{e^{-Kt_0}}$$

$$C = L_{\infty} e^{Kt_0} \quad (2)$$

Si se sustituye (2) en (1):

$$l = L_{\infty} - e^{-Kt} (L_{\infty} e^{Kt_0})$$



Si se factoriza L^∞ , entonces:

$$l = L^\infty (1 - e^{-Kt} e^{Kt_0})$$

Si se agrupa y reordena en función del tiempo:

$$l = L^\infty (1 - e^{-K(t - t_0)})$$

Con lo cual se obtiene la ecuación de von Bertalanffy.

A partir de la condición de crecimiento isométrico impuesta como suposición básica en el desarrollo de la ecuación simple de crecimiento de von Bertalanffy, es posible obtener una función de crecimiento que relacione la edad con el peso.

Como se sabe, si se toma la relación peso-longitud:

$$P = q l^3$$

Y si,

$$l = L^\infty (1 - e^{-K(t - t_0)})$$

Entonces si se reemplaza ésta última función en la relación peso-longitud, se tiene:

$$P = q L^\infty (1 - e^{-K(t - t_0)})^3$$

En donde por similitud con la relación peso-longitud se define:

$$P^\infty = q L^\infty^3$$

Por lo tanto:

$$P = P^\infty (1 - e^{-K(t - t_0)})^3$$

Esta función de crecimiento en peso tiene una forma sigmoidea con un punto de inflexión en $P = 0.296 P^\infty$ (Ehrhardt, 1981; Pereiro, 1982).



4.3.2.2 Métodos para la estimación de las constantes de crecimiento de von Bertalanffy

Los procesos de determinación de los parámetros de las expresiones de crecimiento, consisten en ajustar dichas expresiones a los valores observados mediante la selección de parámetros, los cuales hacen que la curva expresada por la función de crecimiento pase tan próxima como sea posible a la mayoría de los puntos (Gulland, 1971; Pereiro 1982).

El modelo de von Bertalanffy, es el más utilizado para la determinación del crecimiento en poblaciones pesqueras, debido a que satisface los dos más importantes criterios: se ajusta fácilmente a los datos observados de crecimiento y puede integrarse a los modelos de evaluación de poblaciones (Everhart y Young, 1981).

Para ello, es necesario el uso de diversos métodos, de los cuales los más utilizados son: Gráfico de von Bertalanffy (1934), Ford (1933) y Walford (1946), Beverton y Holt (1959), Gulland y Holt (1959), Chapman (1961), Gulland (1969) (citados en Gulland, 1971; Everhart y Youngs, 1981; Pereiro, 1982; Pauly, 1983, 1984; Sparre y Venema, 1997; King, 2007).

Inicialmente se deberá contar con pares de observaciones de datos de edad y talla, derivados ya sea de la lectura de los anillos de las partes duras o de los análisis de frecuencias de tallas. Los parámetros de crecimiento se pueden derivar de esos datos mediante métodos gráficos que siempre se basan en una conversión a una ecuación de tipo lineal (Sparre y Venema, 1997). Los siguientes procedimientos no son difíciles de resolver, pero sacrifican algo de exactitud.

4.3.2.3 Método de Ford-Walford

Uno de los métodos simples de estimar los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy para datos representando intervalos de tiempo igual, es por medio del gráfico de Ford-Walford, ya que el gráfico podría ser usado para efectuar una estimación rápida de L_{∞} sin necesidad de hacer cálculos.

En la actualidad casi no se utiliza este método. Inicialmente propuesta y desarrollada empíricamente por Ford (1933) y posteriormente modificada por Walford (1946), la derivación de este gráfico está basado sobre la curva de crecimiento con t_0 igual a cero (Ehrhardt, 1981; Everhart y Youngs, 1981; King, 1995; Sparre y Venema, 1997).



Este método consiste en graficar las longitudes medias ($\bar{l}$) correspondientes a las edades 1 a la t en el eje de las x y, las mismas longitudes, pero de la edad 2 a $t+1$ en el eje de las y . La gráfica genera una línea recta, donde esta recta corta a la línea de 45° (pendiente igual a 1) y define el valor de L^∞ , puesto que en ese punto $l_t = l_{t+1}$ y esto ocurre cuando la curva ha alcanzado la asíntota en el infinito. En este caso $l_t = l_{t+1} = L^\infty$ (figura 4.5).

Analíticamente, la curva de crecimiento se puede obtener mediante la diferencia de longitudes que corresponda a los tiempos $t+T$ y t . Así, se tiene que a partir del modelo de von Bertalanffy se deriva la siguiente expresión:

$$\begin{aligned}
 L_{t+T} - L_t &= L^\infty (1 - \exp^{-k(t - t_0 + T)}) - L^\infty (1 - \exp^{-k(t - t_0)}) \\
 L_{t+T} - L_t &= L^\infty - L^\infty \exp^{-k(t - t_0 + T)} - L^\infty + L^\infty \exp^{-k(t - t_0)} \\
 L_{t+T} - L_t &= -L^\infty \exp^{-k(t - t_0 + T)} + L^\infty \exp^{-k(t - t_0)} \\
 L_{t+T} - L_t &= L^\infty \exp^{-k(t - t_0)} (1 - \exp^{-kT})
 \end{aligned} \tag{4.13}$$

De la ecuación original de von Bertalanffy, se tiene:

$$\begin{aligned}
 L_t &= L^\infty (1 - \exp[-kt]) \\
 L_t &= L^\infty - L^\infty \exp[kt] \\
 L^\infty - L_t &= L^\infty \exp[-kt]
 \end{aligned} \tag{4.14}$$

Si $T=1$, entonces se substituye L_{t+1} por L_t en la ecuación (4.13), la diferencia entre esta nueva ecuación y la ecuación (4.13) es:

$$L_{t+1} - L_t = L^\infty (1 - \exp[-k(t+1)]) - L^\infty (1 - \exp[-kt])$$

La cual al re arreglar se obtiene:

$$L_{t+1} - L_t = L^\infty \exp[-kt](1 - \exp[-k]) \tag{4.15}$$

Substituyendo la ecuación (5.14) en (5.15):

$$L_{t+1} - L_t = (L^\infty - L_t) (1 - \exp[-k]) \tag{4.16}$$



$$\begin{aligned}
 L_{t+1} - L_t &= L^\infty (1 - \exp[-k]) - L_t + L_t \exp[-k] \\
 L_{t+1} &= L^\infty (1 - \exp[-k]) - L_t + L_t \exp[-k] + L_t \\
 L_{t+1} &= L^\infty (1 - \exp[-k]) + L_t \exp[-k]
 \end{aligned} \tag{4.17}$$

Walford representó gráficamente la ecuación anterior, colocando en el eje de las abscisas la longitud (L_t) en la edad (t) y en el eje de las ordenadas, la longitud a la edad siguiente, esto es (L_{t+1}). Con esta serie de puntos se realiza una regresión lineal de la forma:

$$L_{t+1} = a + b (L_t)$$

Donde la pendiente (b) es igual a ($\exp[-k]$), donde se puede despejar la constante (k). Gráficamente es posible obtener la longitud infinita (L^∞), si trazamos una línea, en el punto de intercepción de la recta de regresión con la diagonal de 45° donde $L_t = L_{t+1}$ debido a que para los peces muy viejos, que ya no crecen, se tiene que $L^\infty = L_t = L_{t+1}$ (Figura 4.5).

Matemáticamente es posible conocer (L^∞), mediante la ecuación siguiente:

$$a = L^\infty (1 - \exp[-k])$$

$$a = L^\infty (1 - b)$$

$$L^\infty = a / (1 - b)$$

El parámetro restante de la ecuación de von Bertalanffy, t_0 puede ser estimado si la longitud a una determinada edad es conocida. Si se despeja la variable t_0 de la ecuación de von Bertalanffy (4.12), esto da:

$$t_0 = t + (1/k) (\ln [(L^\infty - L_t)/L^\infty]) \tag{4.18}$$

Uno de los inconvenientes del método gráfico de Ford-Walford es que si los datos de un grupo de peces provienen de un periodo de desove largo con tasas de crecimiento lentas, en estas circunstancias las últimas clases de edad están tan cerca que pueden producir una moda en el histograma. Si se realiza un análisis de estos datos por este método, se puede producir un sesgo en la estimación de los parámetros de crecimiento (King, 1995; 2007).

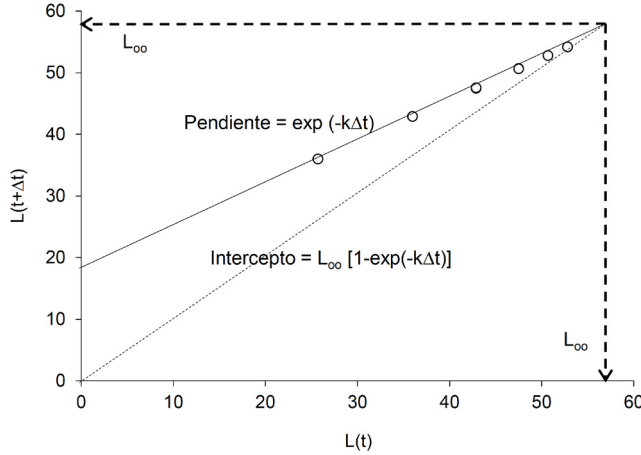


FIGURA 4.5. Gráfico de Ford-Walford.

4.3.2.4 Método de Gulland

Este método es una variación del método gráfico de Ford-Walford y fue propuesto por Gulland (1969). Similar al método anterior, utiliza también una regresión lineal, que en este caso toma la forma siguiente:

Si se substituye la ecuación (4.14) en (4.16) se tiene:

$$L_{t+1} - L_t = (L_{\infty} - L_t) (1 - \exp[-k])$$

$$L_{t+1} - L_t = L_{\infty} (1 - \exp[-k]) - L_t (1 - \exp[-k]) \quad (4.19)$$

Si se define $L_{t+1} - L_t = \Delta L_t$, esto es, el incremento en tamaño ocurrido durante el periodo $(t+1) - t$, se tendrá otra relación lineal entre ΔL y L (figura 4.6) y la ecuación será como sigue:

$$\Delta L_t = L_{\infty} (1 - \exp[-k]) - L_t (1 - \exp[-k]) \quad (4.20)$$



En donde:

$$a = L_{\infty} (1 - \exp[-k])$$

$$b = - (1 - \exp[-k])$$

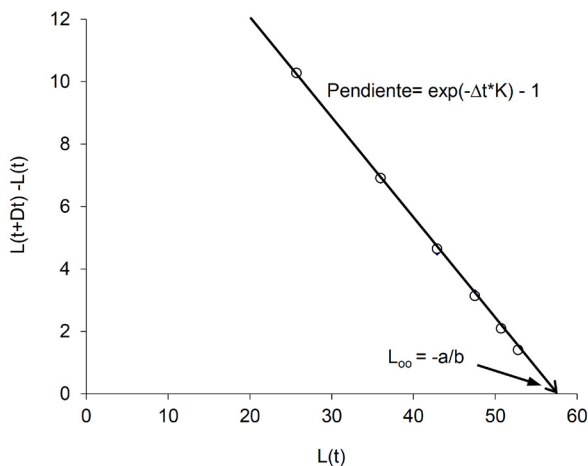


FIGURA 4.6. Gráfico de Gulland (1969).

Las constantes a y b se estiman por medio del método de mínimos cuadrados. Una deficiencia de éste método es la autocorrelación que pueda existir entre ΔL_t y L_t ya que dicha longitud a edad t , se encuentra tanto en la variable independiente (L_t) como en la variable dependiente (ΔL_t) (Pauly, 1983).

Este mismo método descrito primero por Chapman (1961) y posteriormente por Gulland (1969) está basado en un intervalo de tiempo constante Δt , lo que significa que este método es aplicable si se tienen observaciones pares de datos de longitud (L_t) y edad (t) (Sparre y Venema, 1997).



4.3.2.5 Método de Gulland y Holt

Los peces aumentan de talla a medida que aumenta su edad, pero su “tasa de crecimiento”, esto es, el incremento de talla por unidad de tiempo, disminuye a medida que el pez va envejeciendo, aproximándose a cero cuando son muy viejos. La tasa de crecimiento se puede definir por:

$$\frac{\Delta L}{\Delta t} = \frac{L(t + \Delta t) - L(t)}{\Delta t} \text{ cm/año}$$

Se hace evidente que la tasa de crecimiento decrece a medida que el pez se hace más viejo. La relación matemática entre la talla del pez y la tasa de crecimiento en un tiempo determinado, sigue una función lineal:

$$\frac{\Delta L}{\Delta t} = a + bL(t)$$

Esta relación lineal puede ser derivada de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy, de la siguiente manera:

$$\frac{\Delta L}{\Delta t} = k^*(L_{\infty} - L(t))$$

El gráfico de Gulland y Holt (1959) puede ser escrito de la siguiente manera:

$$\frac{\Delta L}{\Delta t} = kL_{\infty} - k\bar{L}(t) \quad (4.21)$$

En la cual $L(t)$ representa el recorrido de tallas desde $L(t)$ a la edad t hasta $L(t+\Delta t)$ a la edad $t+\Delta t$. Así pues, la cantidad que hay que introducir es la talla media:

$$\bar{L}(t) = \frac{L(t + \Delta t) + L(t)}{2}$$

Sólo si Δt es pequeño, $\bar{L}(t)$ puede ser una aproximación razonable de la talla media. Sin embargo, Δt no necesita ser una constante, lo cual es una importante ventaja por sobre otros métodos.



De la ecuación (4.21) se desprende que si $\bar{L}(t) = L^\infty$ entonces $\Delta L / \Delta t = k(L^\infty - L^\infty) = 0$; esto quiere decir que cuando el pez alcanza la talla L^∞ la tasa de crecimiento pasa a ser cero y por lo tanto, L^∞ es la talla promedio máxima para un pez. Si esto se hiciera gráficamente el punto en donde la línea de regresión alcanza al eje x, equivale a $\Delta L / \Delta t = 0$ y el valor de $\bar{L}(t)$ corresponde a L^∞ .

Si se usa $\bar{L}(t)$ como la variable independiente y $\Delta L / \Delta t$ como la variable dependiente, la ecuación (4.21) se transforma en una regresión lineal (Figura 4.7):

$$\frac{\Delta L}{\Delta t} = a + b\bar{L}(t)$$

Donde:

$$k = -b \quad y \quad L^\infty = -a/b$$

(Sparre y Venema, 1997)

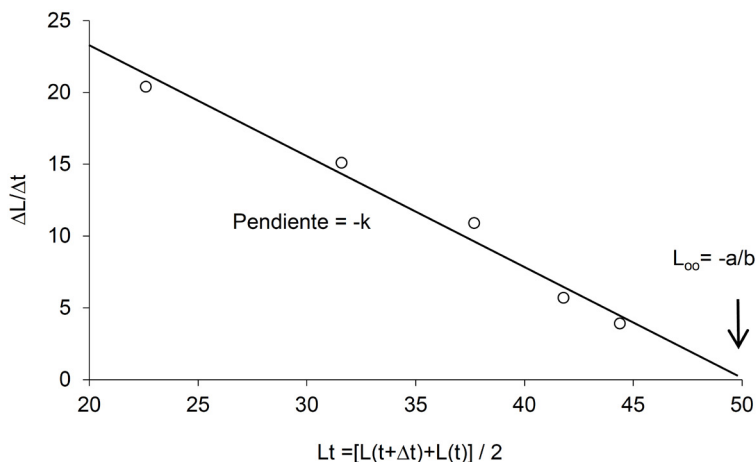


FIGURA 4.7. Gráfico de Gulland y Holt



Los tres métodos descritos anteriormente, dan aproximadamente los mismos resultados al aplicarlos. Esto se debe al hecho de que los datos corresponden exactamente a la ecuación de von Bertalanffy, ya que se obtuvieron de la misma ecuación mediante un cálculo retroregresivo (hacia atrás). Por lo tanto, los tres métodos se pueden utilizar para calcular k y L_∞ . Un cuarto método, el gráfico de von Bertalanffy así como el método de Beverton y Holt (1959) se puede emplear para obtener una estimación de k y t_0 . Sin embargo, este método requiere de una estimación de L_∞ como dato de entrada (Pereiro, 1982; King, 1995, 2007; Sparre y Venema, 1997).

El gráfico de Gulland y Holt no resulta eficaz a efectos de la estimación del tercer parámetro en la ecuación de von Bertalanffy, es decir, t_0 . Cuando este parámetro es necesario, una estimación puede ser obtenida a partir de la relación empírica:

$$\log_{10}(-t_0) = -0.3922 - 0.2752 \log_{10} L_\infty - 1.038 \log_{10} K$$

Esta expresión matemática ha sido obtenida por Pauly (1979a: citado en Pauly, 1983) con base en 153 ternas de t_0 , L_∞ y K , seleccionadas a partir de su compilación de parámetros de crecimiento en longitud, con el fin de cubrir una amplia variedad de especies y tamaños (Pauly, 1983).

La estimación de L_∞ también se puede hacer mediante el “método de Powell-Wetherall” (Powell, 1979; Wetherall, 1986), aunque este método también permite hacer el cálculo del coeficiente de mortalidad total (Z) (Sparre y Venema, 1997; King, 2007).

4.3.2.6 Gráfico de von Bertalanffy

El primer método para estimar los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy fue propuesto por su autor en 1934. Se puede usar para estimar k y t_0 a partir de los datos de edad/talla y requiere una estimación de L_∞ como entrada. Cuando en un muestreo múltiple los datos no son colectados a intervalos de tiempo iguales, entonces el gráfico de Ford-Walford no puede ser utilizado. En este caso, otros métodos gráficos tales como el de von Bertalanffy así como el de Gulland y Holt (1959) pueden ser utilizados. El gráfico de von Bertalanffy es un método de análisis de datos de frecuencia-longitud, siempre y cuando una estimación de L_∞ se encuentre disponible (King, 1995, 2007).



La ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (4.12) se puede expresar de la siguiente manera:

$$L_t = L_{\infty} (1 - \exp^{-k(t-t_0)})$$

$$\frac{L_t}{L_{\infty}} = (1 - \exp^{-K(t-t_0)})$$

$$1 - \frac{L_t}{L_{\infty}} = (\exp^{-K(t-t_0)})$$

$$\ln \left[\frac{1 - L_t}{L_{\infty}} \right] = -Kt_0 + Kt \quad (4.22)$$

La ecuación (4.22) es una de forma lineal y sugiere que el lado izquierdo de la ecuación puede ser graficado contra la edad t (Figura 4.8); en este gráfico la pendiente es $b = k$ y el intercepto $a = -k t_0$. De esto,

$$K = b$$

$$t_0 = -a/b$$

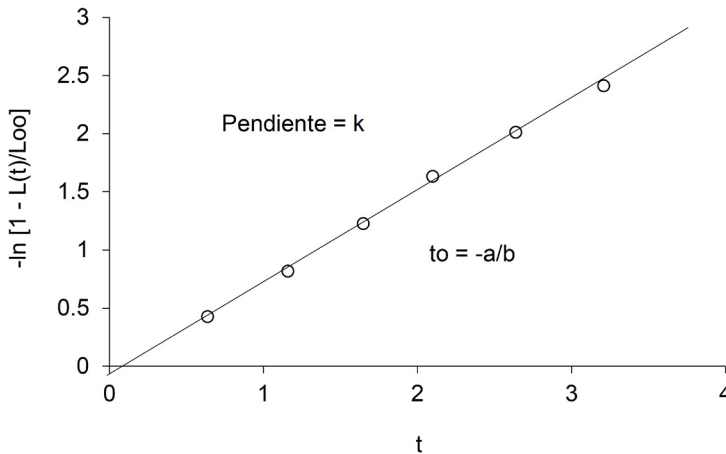


FIGURA 4.8. Gráfico de von Bertalanffy.



El gráfico de von Bertalanffy es un método más seguro que el de Gulland y Holt (y el de Ford-Walford), en el sentido de que casi siempre da una estimación razonable de K , a condición de que se use una estimación razonable de L^∞ en los cálculos. Hay que verificar que el gráfico “parezca” lineal. Por otro lado, se puede señalar que el gráfico de Gulland y Holt es más poderoso, pues saca a relucir mejor los casos en que las observaciones no se ajustan al modelo de von Bertalanffy.

Si se recuerda que la interpretación de L^∞ como la talla media de un pez muy viejo, existen varias técnicas se encuentran disponibles para estimar L^∞ de la siguiente manera:

- En muestras pequeñas se puede usar simplemente el pez más grande.
- En una muestra muy grande se puede tomar el promedio de las tallas de, por ejemplo los diez ejemplares más grandes. Esta aproximación es razonable sólo si la muestra sobre la cual se realizó el muestreo es grande y de un stock no explotado o ligeramente explotado. Los peces más grandes en un stock altamente explotado son considerablemente más pequeños que L^∞ .
- Tal vez la mejor manera de estimar L^∞ sea el método de Powell-Wetherall, el cual se describe en la sección de mortalidad.

A veces no es importante definir cuál estimación de L^∞ se va a utilizar. Así, si existe una sobreestimación de este valor, el valor del **coeficiente de catabolismo** (k) queda subestimado y ambos se compensan, de manera que la curva de crecimiento resultante sigue siendo casi la misma para el recorrido de edades representado en el conjunto de datos. No obstante, existe un problema en el uso del gráfico de von Bertalanffy en relación con la definición de L^∞ . El argumento del logaritmo de la ecuación 4.22 debe ser positivo, ya que de otra manera el logaritmo no quedaría definido. Por lo tanto, el gráfico de von Bertalanffy no puede aceptar una talla mayor que L^∞ (Sparre y Venema, 1997; King, 2007).

4.3.2.7 Método de Beverton y Holt

Para obtener una mejor estimación del valor de k y t_0 se puede utilizar este método aunque para realizar el análisis de regresión lineal se requiere conocer el valor de L^∞ el cual se puede obtener por los métodos mencionados anteriormente. Si se parte de la ecuación (4.12) y se re arregla, la expresión quedará de la siguiente manera:



$$L_t = L_{\infty} (1 - \exp [-k (t - t_0)])$$

$$L_t = L_{\infty} - L_{\infty} \exp [-k (t - t_0)]$$

$$L_{\infty} - L_t = L_{\infty} \exp [-k (t - t_0)]$$

$$\ln (L_{\infty} - L_t) = \ln L_{\infty} - kt + kt_0$$

$$\ln (L_{\infty} - L_t) = \ln L_{\infty} + kt_0 - kt \quad (4.23)$$

Una regresión lineal de $\ln (L_{\infty} - L_t)$ contra la edad (t) resultaría en una recta de pendiente $b = -k$ y con un valor de intercepto $a = \ln L_{\infty} + kt_0$ (Figura 4.9).

Donde:

$$K = -b$$

$$a = \ln L_{\infty} + k t_0$$

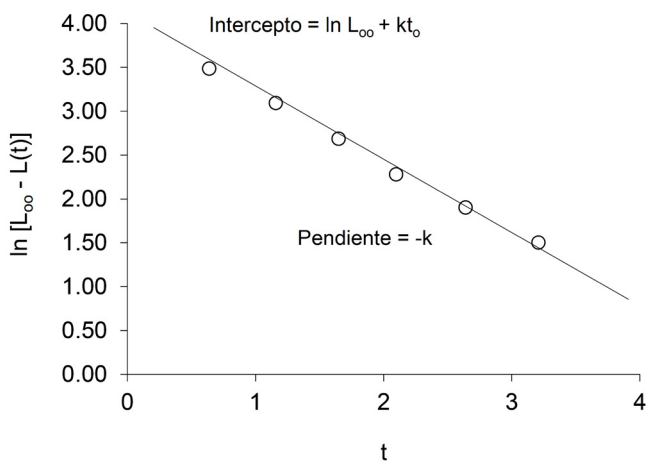


FIGURA 4.9. Gráfico de Beverton y Holt.

(Pereiro, 1982)



Las constantes de todos los métodos anteriores se obtuvieron utilizando el paquete Excel de Microsoft Office 2003, ó también por medio del programa desarrollado en Intercooled Stata 7.0 for Windows 98/95/NT por Salgado-Ugarte *et al.* (2000).

Existen otros procedimientos computarizados para estimar el crecimiento a partir de la edad, estimada por medio del análisis de distribución de frecuencias de tallas o por medio de la lectura de los anillos de crecimiento en estructuras duras. En particular, se pueden mencionar los programas incluidos en el FAO-ICLARM Stock Assessment Tools. Cada uno de ellos incluye programas que contiene el archivo de ayuda.

4.3.2.8 Ejercicio para la obtención de las constantes del modelo de von Bertalanffy

En éste ejercicio, se utilizarán los datos obtenidos de la población del charal (*Menidia jordani* Woolman) de la presa Taxhimay, México (Gómez y Ramírez de Arellano, 1982). Se obtendrán los valores de L_{∞} y K por medio de los métodos de Ford-Walford (1949), Gulland (1969) y Beverton y Holt (1957).

a) Método de Ford-Walford

En la siguiente tabla se pueden observar los valores de las tallas medias correspondientes a cada edad, obtenida por medio del método de la interpretación de la depositación de los anillos de crecimiento en escamas del charal.

Edad (cada 6 meses)	Talla media (mm)
1	32.36
2	43.30
3	51.65
4	55.33

Enseguida se procede a colocar los datos en la siguiente disposición para realizar el cálculo de las constantes del modelo de von Bertalanffy.



l_t	l_{t+1}
32.36	43.30
43.30	51.65
51.65	55.33

Ahora se realiza la regresión lineal entre l_{t+1} y l_t utilizando el método de los mínimos cuadrados y se representa la recta de regresión y la nube de dispersión de los puntos en un gráfico (Figura 4.10), el cual queda de la siguiente manera:

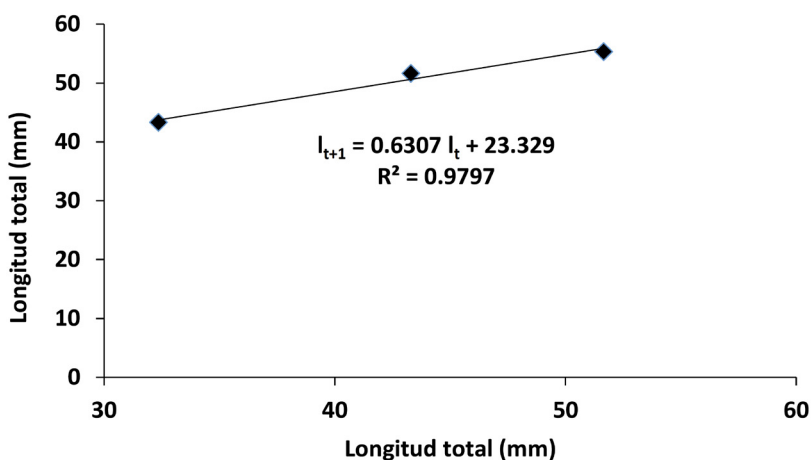


FIGURA 4.10. Gráfico de Ford-Walford para la obtención de los valores de las constantes del modelo de von Bertalanffy.

La recta de la regresión tiene por ecuación:

$$l_{t+1} = 23.32 + 0.6307 l_t; R^2 = 0.9797$$

De donde:-

$$0.6307 = e^{-K}; K = 0.4609$$

$$23.32 = L^{\infty} (1 - e^{-K}); L^{\infty} = 63.14 \text{ mm}$$



b) Método de Gulland

Para realizar éste método se utilizaron los valores de las tallas medias correspondientes a cada edad, obtenida por medio del método de la interpretación de la depositación de los anillos de crecimiento en escamas del charal.

Edad (cada 6 meses)	Talla media (mm)
1	32.36
2	43.30
3	51.65
4	55.33

Para obtener los valores de las constantes del modelo de von Bertalanffy se procede de la siguiente manera:

$L_{t+1} - L_t$ (ΔL)	L_t
10.94	32.36
8.35	43.30
3.68	51.65

Ahora, se realiza la regresión lineal entre el (ΔL) y L_t por medio del método de mínimos cuadrados y se representa la recta de regresión y la nube de dispersión de los puntos en un gráfico (Figura 4.11), el cual queda de la siguiente manera:

La recta de la regresión, tiene la siguiente ecuación:

$$\Delta L = 23.32 - 0.3693 L_t; R^2 = 0.9429$$

De donde:

$$-0.3693 = -(1 - e^{-K}); K = 0.4609$$

$$23.32 = L_{\infty} (1 - e^{-K}); L_{\infty} = 63.14 \text{ mm}$$

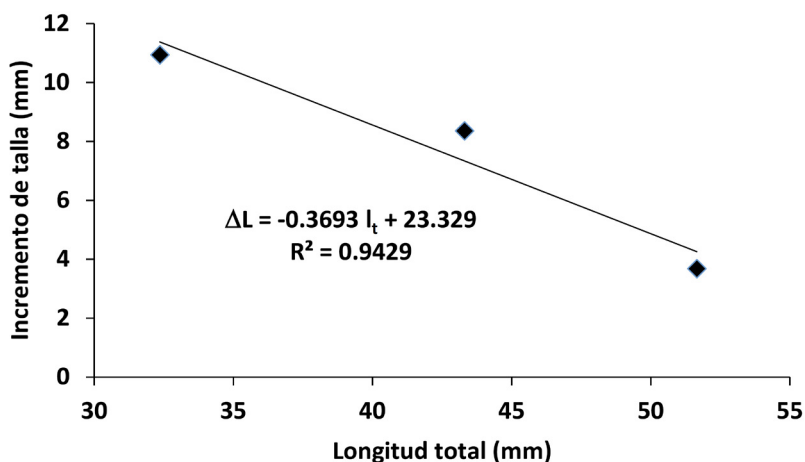


FIGURA 4.11. Gráfico de Gulland (1964) para la obtención de los valores de las constantes del modelo de von Bertalanffy.

c) Método de Beverton y Holt

Para obtener una mejor estimación del valor de K y t_0 , se utiliza este método aunque para realizar la regresión lineal por medio del método de mínimos cuadrados, se requiere conocer el valor de L_∞ . Cuando se tiene una aproximación de este último valor o una estimación, se obtiene el logaritmo natural de la diferencia entre el valor de L_∞ y cada una de las L_t para cada tiempo y se grafica contra la edad.

Edad	$\ln (L_\infty - L_t)$
1	3.427
2	2.987
3	2.441
4	2.054

Enseguida se procede a realizar el gráfico para poder obtener el ajuste correspondiente a la recta por medio del método de mínimos cuadrados y se tiene la figura 4.12.

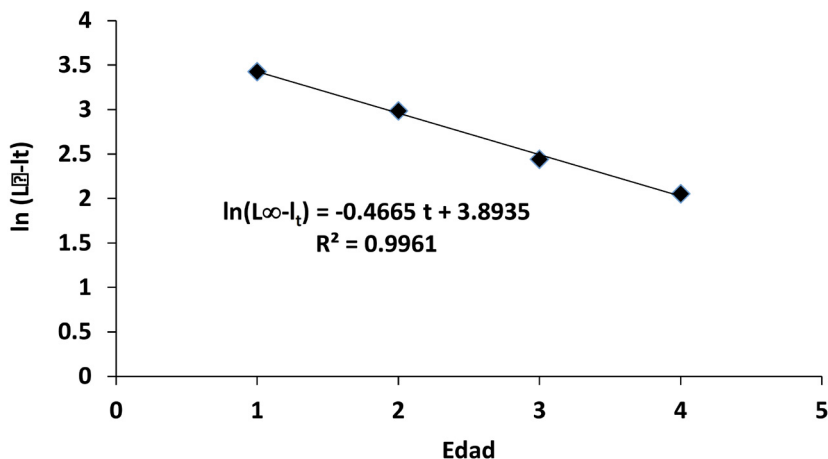


FIGURA 4.12. Gráfico de Beverton y Holt (1957) para la obtención de los valores de las constantes del modelo de von Bertalanffy.

La pendiente de ésta recta es igual a $-K$.

La ordenada al origen es igual a $\ln L_{\infty} + K t_0$, de donde se puede despejar t_0 . Por lo tanto, los valores correspondientes a las constantes, fueron los siguientes:

$$K = 0.4665; R^2 = 0.9961$$

$$t_0 = -0.5398$$

De esta manera, el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (MCVB) en su expresión en talla para el charal (*M. jordani*) de la presa Taxhimay, México, es representado por la expresión:

$$L_t = 63.14 [(1 - e^{-0.4665 (t + 0.5398)})]$$

Todos estos cálculos y gráficos se obtuvieron por medio del uso de la hoja de cálculo del programa EXCEL de Microsoft Office 2007®.



4.3.2.9 Variación del crecimiento entre especies

Los parámetros de crecimiento para un gran número de especies ha sido presentado por varios autores, entre ellos Beverton y Holt (1959: citados en Jones, 1976). Por ejemplo, en el atún aleta azul (*Thynnus thynnus* (Linnaeus)), el valor de L_{∞} =270 cm, con una K =0.6. En el caso del esturión (*Acipenser*), este también crece a una gran talla (178 cm) pero crece relativamente lento con una K = 0.05. En las especies pequeñas el macho del pez mosquito *Gambusia holbrooki* (Baird and Girard), se reporta un valor de L_{∞} =3.6 cm y K =1.2. El valor más grande de K es registrado para la hembra de *Labidesthes* (K = 3.7), la cual alcanza su talla máxima en poco más de un año (Jones, 1976).

Jones (1976) menciona que existe una correlación negativa entre los valores de L_{∞} y K en diferentes especies (figura 4.13). El valor de K disminuye de manera ni uniforme, conforme incrementa el valor de L_{∞} , pero es más rápida para valores pequeños de L_{∞} . En intervalos de longitud por arriba de 40 cm, los valores de K disminuyen de un 3.7 a 0.15 y hasta 0.4. Para peces con valores mucho más grandes de L_{∞} , por encima de 100 cm, los valores K oscilan principalmente entre 0.05 a cerca de 0.4. También se ha observado que existe una correlación positiva entre L_{∞} y la edad máxima alcanzada por el pez.

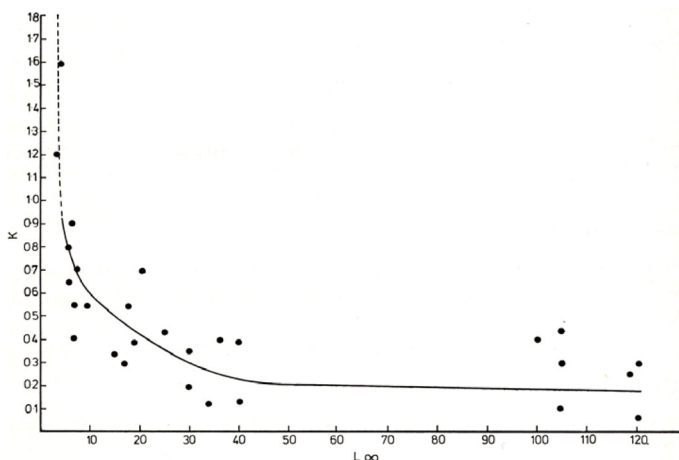


FIGURA 4.13. Relación entre K y L_{∞} (de Beverton y Holt, 1959; Tomada de Jones, 1976).



Sobre el efecto de la temperatura, se han realizado investigaciones que muestran que los coeficientes del modelo de crecimiento de von Bertalanffy K y L_{∞} , son influenciados por la temperatura. Por ejemplo, los parámetros de crecimiento del bacalao *Gadus* sp. han sido determinados a través de sus intervalos de distribución y se ha observado por Taylor (1958) que hay una correlación con la temperatura (Figura 4.14). Cuando se grafican estas variables el modelo que se obtiene sobre la base semi-logarítmica es:

$$K \propto 10^{0.065 T}$$

Donde T es la temperatura en grados centígrados. El coeficiente L_{∞} es también graficado contra la temperatura y la expresión es similar a la de K , pero en sentido negativo:

$$L_{\infty} \propto 10^{-0.05 T}$$

Holt (1959) sugiere que K debería incrementar logarítmicamente con la temperatura y que L_{∞} debe decrecer lentamente con la temperatura.

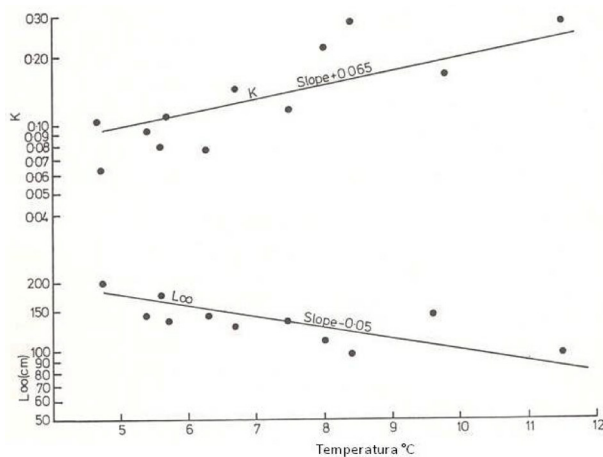


FIGURA 4.14. Relación entre L_{∞} , K y temperatura (datos de Taylor, 1958; Tomada de Jones, 1976).



4.3.2.10 Conclusiones y limitantes del modelo de crecimiento propuesto por von Bertalanffy

- Se asume que el peso es proporcional a una potencia cúbica de su longitud. Carlander (1969) ha demostrado que los valores de estos exponentes que difieren ampliamente de tres (en un intervalo de 2.5 a 3.5) son generalmente cuestionables, ya que están tomados dentro de un pequeño intervalo de variación.
- En la ecuación de crecimiento se considera que prácticamente todo el oxígeno que los peces utilizan es capturado por las branquias durante la respiración. Por lo tanto, los peces que utilizan otros métodos para capturar el oxígeno disponible en el ambiente (por ejemplo, la respiración cutánea o a través de órganos auxiliares) son excluidos.
- La ecuación describe el crecimiento de los peces únicamente después de que éstos han pasado sus primeras etapas, esto es la metamorfosis durante el desarrollo de las larvas.
- Los aspectos de variación estacional en el crecimiento de peces no son considerados.

4.3.2.11 Críticas al modelo de von Bertalanffy

Las principales críticas pueden resumirse en los siguientes aspectos:

- ♦ Respecto a una de las consideraciones básicas relativas a que los procesos anabólicos en el metabolismo, son proporcionales a la superficie efectiva de absorción de oxígeno, Ricker (1958) menciona que esto es razonable si siempre hubiera alimento disponible en exceso en el ambiente, de tal suerte que la superficie de absorción sería un factor limitante para el crecimiento, lo cual ocurriría con los guppies con los cuales von Bertalanffy experimentó. Sin embargo, en la naturaleza los peces no son tan afortunados y cita como evidencia que casi siempre los peces presentan un pequeño volumen de alimento en sus estómagos, si es que existe, lo cual explicaría además la gran variedad de tasas de crecimiento al comparar poblaciones de diferentes ambientes. Asimismo, este autor critica también el que se tome la superficie de absorción del sistema digestivo como un factor limitante del crecimiento de los peces.
- ♦ Pauly (1981) menciona: von Bertalanffy establece que una superficie limita los procesos de anabolismo y que éste es proporcional a la segunda potencia de la



longitud del pez. Aparentemente el término “superficie” debe ser más explícito, ya que en su sentido geométrico esto equivale a delimitar proporciones lineales entre la longitud, superficie y peso del pez, expresados en términos de proporcionalidad a la primera, segunda y tercer potencia respectivamente (crecimiento isométrico). Sin embargo, el hecho es que en la naturaleza se presenta el crecimiento alométrico en muchos animales, lo cual muestra que la regla “ $d=(2/3)$ ” y “ $m=1$ ” no es de validez generalizada, pero es evidente que en el crecimiento se guarda una proporcionalidad entre superficie y peso.

- ◆ Ursin (1967) profundiza en los conceptos derivados de los planteamientos de von Bertalanffy, especialmente al referirse a los términos de “degradación” de las sustancias del cuerpo y el “catabolismo”. Dicho autor menciona que la “completa degradación” de las sustancias corporales implica una larga serie de etapas que pueden ser agrupadas en dos fases: a) preoxidativa: con reacciones medianamente exergónicas que no requieren de oxígeno. b) oxidativa: con reacciones fuertemente exergónicas (producción de ATP que requieren de oxígeno).

Es obvio que cuando von Bertalanffy establece que el catabolismo en peces es proporcional a la masa de su cuerpo, se está refiriendo expresamente a la fase “a”, ya que la cantidad de proteínas corporales que pueden ser degradadas e hidrolizadas en sus aminoácidos componentes durante la fase preoxidativa, solo pueden ser proporcionales a la masa de su cuerpo. Por otra parte, durante la degradación del alimento ingerido se obtiene energía la cual requiere de oxígeno y, en consecuencia la “energía metabólica” está limitada por la disponibilidad de oxígeno, el cual es proporcional a una potencia del peso marcadamente menor a la unidad, esto es los procesos catabólicos generalmente no pueden ser proporcionales al peso.

El punto en concreto es: la primera fase del proceso catabólico la cual no requiere de oxígeno, es suficiente para degradar proteína nativa. Esto es necesario en el cuerpo para resintetizar las proteínas perdidas si se quiere mantener el equilibrio con respecto a los requerimientos de disponibilidad y uso de proteínas por el cuerpo y para sintetizar proteínas en exceso de esas pérdidas, si el crecimiento ocurre. La ecuación (1) implica que la tasa de anabolismo es la tasa de síntesis de proteína nueva, mientras que la tasa de catabolismo es la tasa a la cual las proteínas son desnaturalizadas y/o hidrolizadas. Por lo tanto, “K” representa verdaderamente un factor proporcional a la masa, inhibidor del crecimiento.



4.3.3 Modelo de crecimiento de Gompertz

Además de la variación estacional, la tasa de incremento en biomasa de un pez típicamente disminuye a través de su vida o a cualquier tasa en su último estadio (*stanz*) de crecimiento. Si la tasa instantánea de disminución en la tasa instantánea de incremento es constante, esto conduce a un tipo de curva la cual fue originalmente propuesta por Gompertz (1825) para describir una porción de la distribución de edades en poblaciones humanas (Ricker, 1979).

Varios investigadores han interpretado a esta curva como el reflejo de dos diferentes tipos de factores reguladores durante el crecimiento.

La forma diferencial de la curva de Gompertz es del siguiente tipo:

$$\frac{dy}{dt} = ay - f(y)$$

Con $f(y) = by (\ln y)$; con relación al peso, esto es:

$$\frac{dp}{dt} = ap - bp(\ln p)$$

Si $g = b$ y $P_{\infty} = e^{a/b}$, esto toma la forma de:

$$\frac{dp}{dt} = gp(\ln P_{\infty} - \ln p)$$

En esta expresión la tasa instantánea de crecimiento es proporcional a la diferencia entre los logaritmos de la talla asintótica y la talla actual.

$$Pt = p_0 e^{k(1 - e^{-gt})} \quad (15)$$

$$Pt = P_{\infty} e^{-k e^{-gt}} \quad (16)$$

$$Pt = P_{\infty} e^{-e^{-g(t-t_0)}} \quad (17)$$

Donde Pt es el peso a la edad (t), p_0 la biomasa al tiempo $t = 0$ (no $t = t_0$); P_{∞} es el peso asintótico; g es la tasa instantánea de crecimiento cuando $t = t_0$; k un parámetro adimensional, tal que kg es la tasa instantánea de crecimiento cuando $t = 0$ y $p = p_0$; t_0 es el tiempo al cual



la tasa de crecimiento (absoluta) comienza a decrecer, esto es, el punto de inflexión de la curva. Es evidente que la expresión (16) puede ser derivada de la (15) si se utiliza la expresión $P_{\infty} = p_0 e^k$. De manera similar, la expresión (17) puede ser derivada de la (16) si se utiliza $k = e^{g t_0}$. El modelo de Gompertz es una curva de forma (S), presentando un punto de inflexión (P_i) dado por (Ricker, 1979):

$$P_i = 1 / 2.718 = 0.368 H$$

Donde (H) es la distancia vertical desde la base de la curva hasta su parte superior (altura del intervalo). En estudios de dinámica de poblaciones, la curva de Gompertz ha sido utilizada para describir el crecimiento en organismos acuáticos, principalmente peces realizado por Silliman (1967; citado en Ricker, 1979). El desarrollo de la ecuación de Gompertz se presenta al final del capítulo.

4.3.3.1 Curva de crecimiento de Gompertz

La tasa de incremento de un pez decrece a través de la vida, principalmente en su última stanza de crecimiento. Si la tasa instantánea de disminución en la tasa instantánea de incremento es constante, esta conduce al tipo de curva propuesta por Gompertz (1825) para describir una porción de la distribución de edades en poblaciones humanas.

La forma diferencial de la curva de Gompertz es del tipo:

$$\frac{dy}{dt} = ay - f(y)$$

con $f(y) = by (\ln y)$; en símbolos de peso, esto es:

$$\frac{dw}{dt} = aw - bw(\ln w)$$

colocando $y = b$ y $W = ea/b$, esto toma la forma de:

$$\frac{dw}{dt} = gw(\ln W_{\infty} - \ln w)$$

La tasa instantánea de crecimiento es proporcional a la diferencia entre los logaritmos del tamaño asintótico y el tamaño actual. La solución es:



Si se separan las variables:

$$\frac{dw}{w(\ln W_{\infty} - \ln w)} = g dt$$

Se realiza la Integración:

$$\int \frac{dw}{w(\ln W_{\infty} - \ln w)} = \int g dt = gt + c_1$$

Para integrar el primer miembro de la ecuación, se agruparon los términos logarítmicos:

$$= \int \frac{dw}{w(\ln \frac{W_{\infty}}{w})}$$

Se hace el cambio de variables:

$$v = \ln\left(\frac{W_{\infty}}{w}\right)$$

$$dv = \frac{1}{\frac{W_{\infty}}{w}} \left(-\frac{W_{\infty}}{w^2}\right) dw = -\left(\frac{w}{W_{\infty}} \cdot \frac{W_{\infty}}{w^2}\right) dw$$

$$dv = -\frac{dw}{w}$$

Se sustituyen v y dv y se integra:

$$= \int \frac{dv}{v} = -\ln v$$

Si se restituyen las variables:

$$-\ln\left(\ln \frac{W_{\infty}}{w}\right) = gt + c_1$$

$$\ln\left(\ln \frac{W_{\infty}}{w}\right) = -gt - c_1$$



Si se aplica función exponencial:

$$e^{\ln(\ln \frac{W}{w})} = e^{-gt - c_1}$$

$$-c_1 = c_2 \quad \text{y} \quad e^{c_2} = k$$

$$\ln \frac{W_{\infty}}{w^2} = e^{-gt} \cdot e^{c_2} = ke^{-gt}$$

Aplicando nuevamente función exponencial:

$$e^{\ln \frac{W_{\infty}}{w}} = e^{ke^{-gt}}$$

$$\frac{W_{\infty}}{w} = e^{ke^{-gt}}$$

$$w = \frac{W_{\infty}}{e^{ke^{-gt}}}$$

Curva de Gompertz

$$w = w_0 e^{k(1 - e^{-gt})}$$

$$w = W_{\infty} e^{-ke^{-gt}}$$

$$w = W_{\infty} e^{-e^{-g(t - t_0)}}$$

w = biomasa a cualquier tiempo t .

w_0 = biomasa al tiempo $t = 0$ (no $t = t_0$).

W = biomasa asintótica.

g = tasa instantánea de crecimiento.

k = un parámetro sin dimensiones.

t_0 = tiempo al cual la tasa de crecimiento (absoluto) empieza a decrecer, esto es, el punto de inflexión de la curva.



El punto de inflexión de la curva es a:

$$t = t_0 \quad y \quad w = \frac{W_{\infty}}{e}$$

Asimismo, cuando se grafican los incrementos como variable dependiente contra el promedio de las longitudes, si el gráfico es una línea recta se debe utilizar la ecuación de von Bertalanffy, pero si el resultado es una curva se emplea la ecuación de Gompertz. El modelo de Gompertz se ajusta mejor para el crecimiento en moluscos (*Siliqua patula*) de acuerdo a Weymouth *et al.* (1931), cuya expresión en longitud utilizada fue:

$$l_t = e^{b - ce^{-kt}}$$

4.3.2 Comparación entre el modelo de von Bertalanffy y Gompertz (Silliman, 1968)

Las expresiones matemáticas de las dos curvas (ambas pueden ser derivadas a partir de la ecuación diferencial general para crecimiento dada por Chapman (1961) son:

$$P_t = P_r e^{-K e^{-g t}} \quad \text{Gompertz}$$

$$P = P_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})^3 \quad \text{von Bertalanffy}$$

- 1) La curva de von Bertalanffy (aplicada por la forma propuesta por Beverton y Holt) fue primero aplicada en longitud y el peso se asume con relación al cubo ((valor que ha sido muy discutido por diversos investigadores, debido a que el valor difiere de tres en muchos peces).
- 2) La curva de Gompertz puede en algunas situaciones ser simple para combinarse con otras expresiones exponenciales (tal como las de mortalidad) que la curva de von Bertalanffy.
- 3) Ambas curvas requieren el cálculo de tres constantes (G , g y W_r para la de Gompertz; K , t_0 y W_{∞} para la de von Bertalanffy), así que la complejidad del ajuste debe ser similar.

Para el cálculo de la curva de Gompertz se utiliza la técnica analógica computarizada de Silliman (1967) y para la curva de von Bertalanffy el método de Beverton y Holt (1957).



En resumen, se tiene que:

- 1) Para cada tipo de curva se requiere del cálculo de tres constantes.
- 2) El uso del cubo en la relación peso-longitud en la aplicación de Beverton y Holt para el modelo de von Bertalanffy, puede ser objetado, no así para la de Gompertz.
- 3) Ambas curvas proveen de excelentes gráficas para edad-peso y
- 4) El valor de la asíntota es mayor para la curva de von Bertalanffy que para la de Gompertz.

Capítulo 5

Pruebas estadísticas para comparación de funciones de crecimiento



5.1. Introducción

La evaluación del crecimiento de los peces es un requerimiento muy importante para lograr un manejo adecuado y sustentable (Salgado-Ugarte *et al.*, 2000).

Los peces son organismos que crecen continuamente a lo largo de su vida. Este crecimiento es acelerado cuando son jóvenes y se va haciendo más lento en edades avanzadas. Este patrón puede ser descrito matemáticamente por varias funciones asintóticas comunes como la logística (forma sigmoide simétrica) u otras un poco más sofisticadas como la de Gompertz o la de von Bertalanffy (de forma sigmoide asimétrica).

La función logística proporciona una representación matemática para la ley autocatalítica de la fisiología y la química. La forma integral de su ecuación puede ser escrita como:

$$W_t = W_{\infty} / (1 + \exp(-g(t - t_0))) \quad (5.1)$$

Esta curva sigmoideal tiene un punto de inflexión donde W es igual a $W_{\infty}/2$ y delimita dos mitades antisimétricas. La tasa instantánea de crecimiento cuando $W = 0$ es el parámetro g y t_0 es el tiempo al cual la tasa de crecimiento es máxima; es también la abscisa del punto de inflexión de la curva para el cual $W = W_{\infty}/2$.

De acuerdo con Moreau (1987), la curva logística ha sido usada en muy pocas ocasiones para describir el crecimiento individual de los peces y cita al trabajo de Miura *et al.* (1976) quienes describen el patrón de crecimiento estacional anual de cuatro grupos de edad del salmón *Onchorhynchus rhodurus*. Recientemente y debido a la disponibilidad de programas de ajuste no lineal, la función logística está siendo usada cada vez más. Un ejemplo de su aplicación se encuentra en Chale-Matsau *et al.* (2001) quienes ajustaron una curva logística de crecimiento a datos históricos de *Polysteganus undulosus* capturado en la pesquería de anzuelo y línea de KwaZulu-Natal de 1962 a 1963.



La función de Gompertz es otra curva en forma de “S” con asíntotas tanto superior como inferior, un punto de inflexión pero mitades simétricas. Esta curva expresa la tasa decreciente de crecimiento a través de las etapas adultas de la vida del pez y puede considerarse como la expresión de la actividad de dos tipos diferentes y opuestos de factores reguladores durante el crecimiento (Ricker, 1979). Una expresión integrada para la función de Gompertz es:

$$W_t = W_{\infty} \exp(-\exp(-g(t - t_0))) \quad (5.2)$$

Donde t_0 es la abscisa del punto de inflexión y g es la tasa instantánea de crecimiento cuando $t = t_0$ (Fletcher, 1973; citado en Moreau, 1987).

Como un ejemplo del uso de esta función, Moreau (1987) cita el artículo de Zweifel y Lasker (1976) quienes usaron dos ciclos sucesivos de Gompertz para describir el crecimiento de larvas de la anchoveta *Engraulis mordax*. Aunque existen algunos reportes de su uso, sobre todo con el empleo de las computadoras (Silliman, 1967), no se usa por lo general en problemas de biología pesquera ya que la función de elección es la de von Bertalanffy, la cual se inserta en los cálculos de rendimiento.

Moreau (1987) encuentra que la función de Gompertz describe de cerca el peso a cada edad, siguiendo los incrementos cada vez más grandes durante los años tempranos y a los datos de longitud a cada edad con un punto de inflexión. Este es el patrón que presentan usualmente los peces anádromos los cuales tienen un crecimiento lento inicial en el agua dulce seguido por un crecimiento más rápido durante las etapas de vida marina (Moore y Moore 1974). La función de Gompertz es adecuada para especies tropicales de corta vida con cambios significativos en su alimentación al pasar de etapas juveniles a adultas. Este autor nota la necesidad de investigar adicionalmente el uso de esta función debido a que los cálculos de rendimiento pueden efectuarse con cualquier ecuación de crecimiento con la ayuda de las computadoras.

¿Qué función es la mejor? Un camino para escoger objetivamente entre las funciones sería comparar los valores correspondientes de los coeficientes de regresión (r^2) pero otras razones pueden guiar la selección (disponibilidad de programas de cómputo o el significado biológico de los parámetros).

Una vez que la función de crecimiento se ha escogido, puede surgir la necesidad de comparar aquellas pertenecientes a grupos de peces (definidos por sexo, por sitio de muestreo, etc.). Es frecuente que machos y hembras de una especie muestren diferencias en el crecimiento o bien que el crecimiento difiera dependiendo de la región geográfica



donde los peces fueron capturados. Se han propuesto varios procedimientos estadísticos para comparar los parámetros de las funciones de crecimiento.

En lo que sigue, se presenta una serie de rutinas para probar diferencias en los parámetros de dos funciones de crecimiento del tipo de von Bertalanffy como ejemplo.

5.2. Prueba de la T^2 de Hotelling

En biología pesquera, el modelo utilizado predominantemente para describir cuantitativamente el crecimiento de los peces es la función de crecimiento de von Bertalanffy (FCVB). Al investigar las poblaciones de peces uno puede terminar con varias expresiones, por ejemplo, una para machos y otra para hembras. Una pregunta interesante es si las diferencias observadas en los parámetros de la expresión son o no diferentes significativamente.

Como afirmó Bernard (1981) para responder a la pregunta anterior, se puede considerar lo siguiente:

Los parámetros L_{∞} (longitud asintótica), K (coeficiente de crecimiento), y t_0 (tiempo al cual la longitud es cero) de la FCVB están por lo general, correlacionados y no debieran ser estimados independientemente. Cuando se comparan dos grupos de peces, las pruebas estadísticas univariadas no son apropiadas debido a las covarianzas de los parámetros cuando estos últimos están correlacionados significativamente. Cuando las correlaciones entre los valores de los parámetros son significativas, puede utilizarse el procedimiento multivariado de la T^2 de Hotelling para probar las diferencias entre dos grupos. En este método, todas las diferencias entre los valores paramétricos se prueban simultáneamente considerando las covarianzas entre los parámetros.

Esta prueba multivariada se lleva a cabo calculando las expresiones incluidas abajo (el artículo original de Bernard tiene varios errores de imprenta, así que las ecuaciones corregidas se presentan aquí):

El estadístico T^2 de Hotelling se basa en los vectores de los valores paramétricos y sus matrices de covarianza suponiendo una distribución de probabilidad multivariada conjunta. Los parámetros de la FCVB L_{∞} , K , t_0 , y las diferencias correspondientes de los valores para los dos grupos de peces se expresan como vectores columna.



$$\vec{P}_1 = \begin{bmatrix} L_{\infty(1)} \\ K_{(1)} \\ t_{0(1)} \end{bmatrix}, \vec{P}_2 = \begin{bmatrix} L_{\infty(2)} \\ K_{(2)} \\ t_{0(2)} \end{bmatrix}, \text{ y } [\vec{P}_1 - \vec{P}_2] = \begin{bmatrix} L_{\infty(1)} - L_{\infty(2)} \\ K_{(1)} - K_{(2)} \\ t_{0(1)} - t_{0(2)} \end{bmatrix} \quad (5.3)$$

ó de manera equivalente, para la función Logística, longitud asintótica (L_{∞}), tasa instantánea de crecimiento (g) y tiempo cuando la tasa de crecimiento es máxima (t_0), y para la función de Gompertz, longitud asintótica (L_{∞}), tasa instantánea de crecimiento (g) y tiempo en el punto de inflexión (t_0):

$$\vec{P}_1 = \begin{bmatrix} L_{\infty(1)} \\ g_{(1)} \\ t_{0(1)} \end{bmatrix}, \vec{P}_2 = \begin{bmatrix} L_{\infty(2)} \\ g_{(2)} \\ t_{0(2)} \end{bmatrix}, \text{ y } [\vec{P}_1 - \vec{P}_2] = \begin{bmatrix} L_{\infty(1)} - L_{\infty(2)} \\ g_{(1)} - g_{(2)} \\ t_{0(1)} - t_{0(2)} \end{bmatrix} \quad (5.3a)$$

$\vec{P}_1$ y $\vec{P}_2$ son vectores columna de los valores paramétricos estimados a partir de medidas de edad y longitud en dos grupos de peces, y $[\vec{P}_1 - \vec{P}_2]$ es un vector columna de las diferencias entre las estimadas del mismo parámetro.

El estadístico T^2 se calcula como el producto de las diferencias en los parámetros $[\vec{P}_1 - \vec{P}_2]$ elevada al cuadrado y la inversa de la matriz de varianza-covarianza conjunta.

$$T^2 = \frac{N_1 N_2}{N_1 + N_2} [\vec{P}_1 - \vec{P}_2]' S^{-1} [\vec{P}_1 - \vec{P}_2] \quad (5.4)$$

Donde N_1 y N_2 son el número de peces en cada grupo,

$[\vec{P}_1 - \vec{P}_2]'$ es la traspuesta (vector fila) de $[\vec{P}_1 - \vec{P}_2]$, y

S^{-1} es la inversa de la matriz conjunta de varianza-covarianza,

$$S = \frac{(N_1 - 1)S_1 + (N_2 - 1)S_2}{N_1 + N_2 - 2} \quad (5.5)$$

Donde

S_1 y S_2 son las matrices de varianza-covarianza estimadas de L_{∞} , K (ó g), y t_0 de cada uno de los dos grupos de peces.

S_i y $\vec{P}_i$ pueden estimarse juntos cuando los datos de longitud – edad se han ajustado a la FCVB utilizando procedimientos numéricos (regresión no lineal). El valor calculado del estadístico T^2 se utiliza para probar la hipótesis nula



$H_0: \vec{P}_1 - \vec{P}_2$ contra la hipótesis alternativa

$H_A: \vec{P}_1 \neq \vec{P}_2$

Debido a que la T^2 es la generalización multivariada de la t -Student univariada, El valor de tablas del estadístico F (con algunas modificaciones) se utiliza para probar la significancia del valor de T^2 de acuerdo a la siguiente equivalencia:

$$T_0^2 = \frac{3(N_1 + N_2 - 2)}{N_1 + N_2 - 4} F_{\alpha; 3, N_1 + N_2 - 4} \quad (5.6)$$

Donde F es obtenida de una tabla estándar (o calculada con la fórmula o procedimiento correspondiente incluidas en hojas de cálculo o paquetes estadísticos) y tiene 3 con $N_1 + N_2 - 4$ grados de libertad.

Cuando el estadístico T^2 es significativo (se rechaza H_0), es posible calcular intervalos de confianza simultáneos de Roy-Bose alrededor de las diferencias de los valores de los parámetros para encontrar cuáles contribuyeron en mayor proporción para la significancia. El intervalo es simétrico alrededor de cada diferencia (Morrison, 1978).

$$(p_{1j} + p_{2j}) \pm \sqrt{\frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2}} s_{jj}^2 T_0^2 \quad (5.7)$$

Para evaluar la significancia relativa entre los parámetros se obtienen los valores de F necesarios para causar que los intervalos de confianza contengan al cero por medio de un re-arreglo de las ecuaciones 5.6 y 5.7:

$$F_0 = \frac{N_1 N_2 (N_1 + N_2 - 4) (p_{1j} - p_{2j})^2}{3 (N_1 + N_2) (N_1 + N_2 - 2) s_{jj}^2} \quad (5.8)$$

Donde F_0 es el valor crítico de F . Los cambios en los valores de F_0 se deben a cambios en α ya que los grados de libertad permanecen constantes. Las diferencias en crecimiento entre los dos grupos de peces se hacen manifiestos por altos valores de F_0 para cada parámetro; mientras más alto, mayor será la significancia en la explicación de la diferencia.



5.3. Suposiciones

Para aplicar la prueba multivariada en la comparación de funciones de crecimiento, ya sea de von Bertalanffy (L_{∞} , K and t_0), Logística ó de Gompertz (L_{∞} , g , t_0), se supone que ambos conjuntos de estimadas se obtienen de dos distribuciones conjuntas trivariadas normales (gaussianas) con una estructura de varianza común. De esta forma, es válida la estimación de una varianza conjunta (S_1 y S_2) al desconocer la verdadera matriz de varianza-covarianza. Con matrices de varianza-covarianza desiguales, la probabilidad de un error de Tipo I (alfa) y el poder de la prueba de T^2 se desvía de los valores en la tabla con los mismos grados de libertad. Sin embargo, cuando los tamaños de las muestras son iguales, las diferencias en las matrices de varianza-covarianza no afectan el nivel de error o el poder de la prueba.

La normalidad de una distribución multivariada puede ser probada indirectamente por las correspondientes probabilidades marginales univariadas (debido a que las distribuciones marginales normales a menudo indican una distribución conjunta también normal). Si las pruebas estándar de bondad de ajuste no indican distribuciones marginales normales, será posible re-expresar los datos para lograr distribuciones más simétricas. En ciertos casos, aún con distribuciones marginales normales, la distribución conjunta multivariada puede apartarse de la normalidad (gaussianidad). En tales circunstancias, el sesgo en la T^2 de Hotelling puede minimizarse usando números grandes de observaciones. Ya que los estimadores son medias en la distribución trivariada normal, sus distribuciones son aproximadamente normales y se hará mejor si aumenta el tamaño de la muestra (N_i). De manera optimista, esta robustez significa que la prueba de T^2 de Hotelling puede usarse para evaluar diferencias en crecimiento sobre una gama amplia de distribuciones (Bernard, 1981). No obstante, ver a Cerrato (1990) para una revisión crítica de este procedimiento. Ejemplos adicionales de la aplicación de esta prueba se reportan en los trabajos de Ibáñez-Aguirre *et al.* (1999) y Cruz-Martínez (2000).

5.4. Pruebas de razón de verosimilitud

Otro enfoque para analizar las diferencias en crecimiento son las pruebas de razón de verosimilitud (PRV). Estos procedimientos establecen el resultado de la hipótesis de dos ó más curvas independientes como un caso base contra el cuál comparar todas las hipótesis alternativas. Para las funciones de crecimiento (FCVB, Gompertz ó Logística) las hipótesis alternativas serán: a) coincidencia de todas las curvas, b) valores iguales de L_{∞} , c) valores iguales de K ó g , d) valores iguales de t_0 , e) valores iguales de L_{∞} y K ó g , f) valores iguales



de L_{∞} y t_0 , y g) valores iguales de K ó g y t_0 . Si la hipótesis a) (coincidencia de curvas) no se rechaza, no es necesario proceder con las siguientes hipótesis alternativas. Se a) es rechazada, será necesario entonces llevar a cabo comparaciones por pares para encontrar cuales son los parámetros de las curvas que difieren (Haddon, 2001).

Los parámetros de los modelos de crecimiento pueden estimarse mejor usando métodos de máxima verosimilitud. Estas estimaciones son deseables porque son consistente, asintóticamente normales y asintóticamente alcanzan el valor menor posible de la varianza. Para la curva de von Bertalanffy (y otros modelos no lineales) sólo pueden encontrarse estimaciones por máxima verosimilitud apropiadas con algoritmos iterativos. Existen varios algoritmos especializados, pero la forma más fácil de calcularlos es por el uso alguno de los programas disponibles de uso general para ajuste no lineal por mínimos cuadrados. Debe recordarse que las soluciones por mínimos cuadrados obtenidas iterativamente pueden ser minimizaciones de $S(L_{\infty}, K, t_0)$ locales en lugar de globales, así que será necesario proporcional varias combinaciones de valores iniciales y de preferencia obtenidos de la mejor información disponible (Kimura, 1980).

Para comparar dos curvas de crecimiento, puede utilizarse el método de razón de verosimilitud (Kimura, 1980) que es simple. En primer lugar, encontrar la mejor curva para cada conjunto de datos. Luego, comparar la suma total de residuos de este caso base con la obtenida al considerar una sola ecuación ajustada a los grupos de datos. Si existe diferencia significativa, se requerirá probar varias restricciones, como por ejemplo, dos ecuaciones con la misma L_{∞} .

La prueba calcula un estadístico que es comparado con la distribución χ^2 con grados de libertad iguales al número de restricciones, (i.e. el número de parámetros supuesto igual) de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\chi_k^2 = -N \times \ln \left[\frac{SCR_{\Omega}}{SCR_{\omega}} \right] \quad (5.9)$$

Donde k son los grados de libertad, N es el número total de observaciones combinado de las dos curvas, SCR_{Ω} es la suma total del cuadrado de los residuos obtenida de ajustar ambas curvas por separado y SCR_{ω} es la suma total de residuos cuadrados derivados de ajustar a las curvas con alguna de las restricciones supuestas (K s iguales, L_{∞} s iguales, las hipótesis a) – g) arriba citadas). La suma de residuales cuadrados más pequeña siempre será la provista por el caso base (SCR_{Ω}) al tener el valor más grande de parámetros independientes (supuestos).



En este capítulo se presentan cuatro programas sencillos para llevar a cabo ajustes por mínimos cuadrados de regresión lineal de la FCVB con el fin de realizar comparaciones de sus parámetros por razón de verosimilitud. Estos programas pueden emplearse fácilmente como una guía para implementar las restricciones requeridas con otras funciones de crecimiento como la Logística y la de Gompertz. Los programas calculan las estimaciones de los parámetros y las sumas de residuos cuadrados para el caso base, L_{∞} , K s (o g s) y t_0 s iguales como las presenta Kimura (1980) y Haddon (2001).

5.5. Prueba global de coincidencia de curvas de crecimiento

En 1992, Chen y colaboradores presentaron un método para comparar simultáneamente varias funciones de crecimiento al que denominaron Análisis de la Suma de Cuadrados Residual (ASCR). Es diferente a las pruebas de razón de verosimilitud aunque es análogo al utilizar la suma de cuadrados residual (Haddon, 2001). La prueba lleva a cabo una comparación global para verificar si dos o más curvas son estadísticamente diferentes, es decir, la hipótesis nula es que las curvas son coincidentes. Para calcular el ASCR se requieren 4 pasos:

- 1) Para cada conjunto i de datos, ajustar una curva y calcular la suma de cuadrados residuales, SCR_i y los grados de libertad asociados Gl_i .
- 2) Los SCR_i y Gl_i resultantes para cada curva se suman para dar $\sum SCR_i$ y $\sum DF_i$.
- 3) Se conjuntan los datos de todas las curvas, se ajusta una nueva curva a los datos combinados y se calculan la SCR_p y los Gl_p conjuntos.
- 4) Se calcula un valor del estadístico F de acuerdo a la siguiente expresión:

$$F = \frac{\frac{SCR_p - \sum SCR_i}{Gl_p - \sum Gl_i}}{\frac{\sum SCR_i}{\sum Gl_i}} = \frac{\frac{SCR_p - \sum SCR_i}{3(K-1)}}{\frac{\sum SCR_i}{N-3K}} \quad (5.10)$$

Donde el estadístico F tiene $3(K-1)$ y $(N-3K)$ grados de libertad, siendo K el número de curvas a compararse y N el tamaño de muestra combinado.



5.6 Otras pruebas de Verosimilitud

Con base en la máxima verosimilitud es posible llevar a cabo diversas pruebas de hipótesis (Roff, 2006) como la comparación de modelos con la misma estructura pero con diferencia en el número de parámetros. En el caso de la función de von Bertalanffy, pudiéramos querer comparar un modelo con θ_3 con otro sin θ_3 .

$$l_t = \theta_1 (1 - e^{-\theta_2(t - \theta_3)}) \text{ vs. } l_t = \theta_1 (1 - e^{-\theta_2 t})$$

Para hacerlo se utiliza la distribución aproximada como ji-cuadrada de la desvianza. Para estos modelos las desvianzas son:

$$D_{n-3} = \frac{1}{\sigma^2} \sum_{t=1}^n (l_t - \hat{\theta}_{F,2} [1 - e^{-\hat{\theta}_{F,2}(t - \hat{\theta}_{F,3})}])^2 \sim \chi_{n-3}^2$$

$$D_{n-2} = \frac{1}{\sigma^2} \sum_{t=1}^n (l_t - \hat{\theta}_{R,2} [1 - e^{-\hat{\theta}_{R,2} t}])^2 \sim \chi_{n-2}^2$$

Donde los subíndices F y R significan “Full” (Completo en inglés) y “Reducido” respecto a los modelos. Por la naturaleza aditiva de la ji-cuadrada, tenemos que $D_{n-2} - D_{n-3} \sim \chi_1^2$. Pero aún tenemos el problema de la inconveniente σ^2 . Para eliminar este parámetro y producir un estadístico F construimos el siguiente cociente

$$\frac{D_{n-2} - D_{n-3}}{D_{n-3} - (n - 3)} \sim F_{1, n-3}$$

Si las estimadas por máxima verosimilitud se encuentran por mínimos cuadrados, es posible utilizar la siguiente fórmula general para comparar dos modelos:

$$\frac{(SCR_R - SCR_F)/(F - R)}{SCR_F/(n - F)} \sim F_{F-R, n-F}$$

Donde SCR_F es la suma de cuadrados del modelo completo (“Full”) con F parámetros, SCR_R es la suma de cuadrados del modelo reducido con R parámetros ($F > R$) y n es el tamaño total de la muestra.

Con este procedimiento se pueden comparar dos curvas de crecimiento, por ejemplo de von Bertalanffy correspondientes a machos y a hembras. Puede haber diferencia en los tres parámetros de la función o sólo en uno. La prueba general se efectúa ajustando por



separado las curvas de cada población y después con los datos en conjunto. La comparación de cada parámetro se hace con pruebas específicas a posteriori. Todo lo anterior es posible hacerlo utilizando variables binarias indicadoras (dummy).

5.7 Programas

El programa para efectuar la prueba de T^2 basada en Bernard (1981) usa el lenguaje de matrices de Stata y es muy sencillo. Los programas para llevar a cabo las pruebas de razón de verosimilitud usan la herramienta de regresión no lineal disponible en el Stata para las funciones Logística y Gompertz en sus versiones de tres parámetros y el programa de Salgado-Ugarte *et al.* (2000) para la función de crecimiento de von Bertalanffy.

Utilizando la información de la Tabla 1 de Bernard (1981) con longitud a edad de machos y hembras de la perca oceánica del Pacífico *Sebastes alutus* (gallineta del Pacífico) capturados en 1977 se introducen las matrices y se utiliza el comando (hotegfun.ado):

```
. matrix Sm = (294.7427,-0.6018,-32.5704 \ -.6018,.0013,.073 \ -32.5704,.073,4.2296)
. matrix Sf = (1596.1804,-1.1895,-91.0468 \ -1.1895,.0009,.0713 \ -91.0468,.0713,5.7613)
. matrix Pm=(441.16,.13,-3.36)
. matrix Pf=(505.97,.09,-4.57)
. hotegfun Sm Sf Pm Pf 78 78 99
```

Los resultados se presentan en la tabla 5.1:

Los valores numéricos obtenidos con nuestros programas difieren de los publicados por lo que consideramos como redondeo en las operaciones con matrices y errores de imprenta (que se han detectado en varias partes del impreso original). La conclusión de la prueba es que machos y hembras crecen de manera diferente ($T^2_{calculada} = 865.18 >> T^2_{tablas} = 11.89$). Tanto L_{∞} como K son diferentes (los intervalos de confianza no incluyen al cero) lo que indica que las hembras alcanzan tallas mayores y crecen más lentamente que los machos y sólo t_0 pudiera tener el mismo valor (los intervalos de confianza incluyen al cero) en ambos sexos. Los valores críticos de F indican que el parámetro más significativo que contribuye a la diferencia es L_{∞} seguida por K .



TABLA 5.1. Prueba de T^2 de Hotelling para comparación de parámetros de la FCVB de dos poblaciones (Bernard, 1981).

Matriz de varianza-covarianza (S)				Inversa de S	
945.46165	-0.89565	-61.8086	0.00553845	0.2810506	0.06446791
	0.0011	0.07215		17277.305	-246.06116
		4.99545			4.5517389
[-64.8100 0.0400 1.2100] = [P ₁ - P ₂]'					
$T^2 = 865.1831$ $T^2_{0.01; 3, 152} = 11.8937$ $F_{0.01; 3, 152} = 3.9131$					
				F crítica	
-81.7904	$\leq L_{\infty 1} - L_{\infty 2} \leq$	-47.8296		57.0041	
0.0217	$\leq K_1 - K_2 \leq$	0.0583		18.6635	
-0.0243	$\leq t_{01} - t_{02} \leq$	2.4443		3.7606	

Para ejemplificar la prueba de razón de verosimilitud se utilizarán los datos de la Tabla 1 de Kimura (1980), que muestra la longitud promedio a varias edades de machos (1) y hembras (2) de la merluza norteña *Merluccius productus* (en inglés Pacific hake) capturados en las aguas costeras de California, Oregon, y Washington (Tabla 5.2):

TABLA 5.2. Datos de longitud – edad para la merluza norteña *Merluccius productus* (adaptados de Kimura, 1980).

Edad (años)	Frecuencia	Longitud media	Sexo
1	385	15.4	2
2	36	28.03	2
3.3	17	41.18	2
4.3	135	46.2	2
5.3	750	48.23	2
6.3	1073	50.26	2
7.3	1459	51.82	2



TABLA 5.2. Datos de longitud – edad para la merluza nortea
Merluccius productus (adaptados de Kimura, 1980) (continuación).

Edad (años)	Frecuencia	Longitud media	Sexo
8.3	626	54.27	2
9.3	199	56.98	2
10.3	97	58.93	2
11.3	44	59	2
12.3	11	60.91	2
13.3	6	61.83	2
1	385	15.4	1
2	28	26.93	1
3.3	13	42.23	1
4.3	83	44.59	1
5.3	628	47.63	1
6.3	1134	49.67	1
7.3	1761	50.87	1
8.3	432	52.3	1
9.3	93	54.77	1
10.3	21	56.43	1
11.3	8	55.88	1

Los pasos para realizar estas pruebas son los siguientes:

- Se estima el caso base sin restricciones, esto es, por sexos separados (programa `nlvbgfno.ado`)
- Luego se usa una sola ecuación para describir el crecimiento de los peces, ignorando el sexo (rutina `nlvbgf.ado`).
- Se calcula el valor de χ^2 correspondiente a la prueba de razón de verosimilitud y se determina su significancia.



- Si la prueba indica diferencias significativas por sexo, se procede a estimar las diferencias por parámetro.
- Primero, se estiman las funciones de crecimiento con L_{∞} s iguales (programa n1vbgef1.ado) y los residuos cuadrados se comparan con los del caso base para obtener el valor del estadígrafo χ^2 .
- Se estima el crecimiento con K s iguales (programa n1vbgefek.ado) y se contrasta con el caso base para determinar el valor de χ^2 .
- Se estima el crecimiento con t_0 s iguales (programa n1vbgefet.ado) y se obtiene el valor de χ^2 .

Los resultados de los pasos anteriores se resumen en la tabla 5.3. Como en Kimura (1980), los resultados de las pruebas razón de verosimilitud indican que existe una diferencia significativa ($P = 0.007$) en los modelos por sexo se tuvo: diferencia significativa ($P = 0.002$) en L_{∞} entre sexos, una diferencia en el límite de significancia ($P = 0.05$) en las K s, pero diferencias no significativas t_0 ($P = 0.267$).

TABLA 5.3. Pruebas de razón de verosimilitud para la FCVB para machos (1) y hembras (2). Datos usados por Kimura (1980).

Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	χ^2	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 55.98 [1 - \exp\{-0.386(t_{1j} - 0.171)\}]$ $l_{2j} = 61.23 [1 - \exp\{-0.296(t_{2j} + 0.057)\}]$	48.22			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 59.40 [1 - \exp\{-0.297(t_{1j} + 0.111)\}]$ $l_{2j} = 59.40 [1 - \exp\{-0.337(t_{2j} - 0.087)\}]$	71.60	9.49	1	0.002
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 57.43 [1 - \exp\{-0.330(t_{1j} + 0.021)\}]$ $l_{2j} = 60.14 [1 - \exp\{-0.330(t_{2j} - 0.095)\}]$	56.34	3.74	1	0.053
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 56.45 [1 - \exp\{-0.361(t_{1j} - 0.057)\}]$ $l_{2j} = 60.77 [1 - \exp\{-0.313(t_{2j} - 0.057)\}]$	50.76	1.23	1	0.267
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 59.29 [1 - \exp\{-0.320(t_j - 0.010)\}]$	79.76	12.08	3	0.007



Los pasos anteriores se han incluido en un programa que integra las cinco rutinas involucradas en los cálculos de cada uno de los pasos anteriores: `vb1rtest.ado` (por “von Bertalanffy likelihood ratio test”).

Es posible aplicar a este conjunto de datos la prueba de Hotelling:

TABLA 5.4. Prueba de T^2 de Hotelling para comparación de parámetros de la FCVB de machos y hembras (Kimura, 1980).

Matriz de varianza-covarianza (S)				Inversa de S	
1.337492	-0.0317149	-0.0987724	2.41400933	85.961766	-5.0373613
	0.001142	0.00429182		5380.7458	-563.68721
		0.02590539			112.783151
[-5.2553 0.0893 0.2286] = $[P_1 - P_2]'$					
$T^2 = 142.2401$ $T^2_{0.01; 3, 20} = 16.2960$ $F_{0.01; 3, 20} = 4.9382$					
				F crítica	
-7.1679	$\leq L_{\infty 1} - L_{\infty 2} \leq$	-3.3427		37.2832	
0.0334	$\leq K_1 - K_2 \leq$	0.1452		12.6154	
-0.0376	$\leq t_{01} - t_{02} \leq$	0.4948		3.6424	

Los resultados (Tabla 5.4) son muy semejantes a los obtenidos con las pruebas de razón de verosimilitud: hay una diferencia significativa entre sexos originada principalmente por los valores de L_{∞} , seguidos por el parámetro de curvatura K y sin diferencia entre las estimadas de t_0 .

El método de Chen *et al.* (1992) aplicado a los datos de Kimura (1980) involucra el ajuste de la función de von Bertalanffy para cada sexo y para la muestra combinada. Sustituyendo en la ecuación los valores de sumas de cuadrados residuales obtenidos de los programas anteriores se tiene:



$$F_c = \frac{\frac{79.7645 - (19.4234 + 28.8004)}{3(2 - 1)}}{\frac{(19.4234 + 28.8004)}{24 - 3(2)}} = 3.9243$$

Con 3 y 18 grados de libertad, lo que resulta en un valor de $P = 0.0256$ que indica una diferencia entre las curvas por sexo.

Es interesante notar que el método de Chen *et al.* (1992) proporciona los mismos resultados que la prueba F de Roff (2006) cuando se comparan dos curvas. Es importante recordar que la prueba del Análisis de la Suma de Cuadrados Residual permite la comparación global de dos o más curvas. Sustituyendo los valores obtenidos para los mismos datos (Kimura, 1980) se tiene:

$$F_c = \frac{\frac{79.76455 - 48.2238}{6 - 3}}{\frac{48.2238}{24 - 6}} = 3.9243$$

El cual con 3 y 24-6 (18) grados de libertad resulta en un valor de $P = 0.0256$. Todo lo anterior indica que debe preferirse el ajuste de curvas de crecimiento por sexos separados. Debe notarse que esta prueba proporciona exactamente los mismos resultados que la propuesta de Chen (1992) para dos funciones.

Como se deriva del planteamiento utilizado por Roff (2006) es posible comparar la influencia de los diferentes parámetros en la diferencia general de las curvas de machos y hembras:

Longitudes asintóticas (L_{∞} s):

$$F_c = \frac{\frac{71.60215 - 48.2238}{6 - 5}}{\frac{48.2238}{24 - 6}} = 8.7262, \quad P = 0.0002415$$



Coeficientes de crecimiento (K_s):

$$F_c = \frac{\frac{56.33682 - 48.2238}{6 - 5}}{\frac{48.2238}{24 - 6}} = 3.0283, \quad P = 0.0372$$

Edad teórica a tamaño cero (t_0s):

$$F_c = \frac{\frac{50.7578 - 48.2238}{6 - 5}}{\frac{48.2238}{24 - 6}} = 0.9458, \quad P = 0.47566$$

Estos resultados se resumen en la Tabla 5.5. Los valores obtenidos para la comparación de los parámetros de la función de von Bertalanffy coinciden con los resultados de las pruebas de Hotelling (Bernard, 1981) y de razón de verosimilitud (Kimura, 1980), marcando la influencia principal para la diferencia por sexos de la longitud asintótica, en menor grado del parámetro de curvatura y la no diferencia en el tiempo cero.

TABLA 5.5. Pruebas de F de Roff (2006) de verosimilitud para la FCVB para machos (1) y hembras (2). Datos usados por Kimura (1980).

Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	F	gl	P
Ninguna	$l_{1j} = 55.98 [1 - \exp\{-0.386(t_{1j} - 0.171)\}]$ $l_{2j} = 61.23 [1 - \exp\{-0.296(t_{2j} + 0.057)\}]$	48.22			
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_j = 59.29 [1 - \exp\{-0.320(t_j - 0.010)\}]$	79.76	3.92	3,18	0.0256
$L_{\infty 1} = L_{\infty 2}$	$l_{1j} = 59.40 [1 - \exp\{-0.297(t_{1j} + 0.111)\}]$ $l_{2j} = 59.40 [1 - \exp\{-0.337(t_{2j} - 0.087)\}]$	71.60	8.73	1,18	0.0085



TABLA 5.5. Pruebas de F de Roff (2006) de verosimilitud para la FCVB para machos (1) y hembras (2). Datos usados por Kimura (1980) (*continuación*).

Restricciones lineales	Modelos equivalentes	SCR	F	gl	P
$K_1 = K_2$	$l_{1j} = 57.43 [1 - \exp\{-0.330(t_{1j} + 0.021)\}]$ $l_{2j} = 60.14 [1 - \exp\{-0.330(t_{2j} - 0.095)\}]$	56.34	3.02	1,18	0.099
$t_{01} = t_{02}$	$l_{1j} = 56.45 [1 - \exp\{-0.361(t_{1j} - 0.057)\}]$ $l_{2j} = 60.77 [1 - \exp\{-0.313(t_{2j} - 0.057)\}]$	50.76	0.94	1,18	0.344

5.8 Discusión y conclusiones

Cuando se derivan de datos longitud - edad, las estimaciones de L_∞ , K (ó g), y t_0 forman una distribución de probabilidad multivariada. Al seleccionar una prueba multivariada, tal como la T^2 de Hotelling, las covarianzas entre las estimaciones de los parámetros se incorporan a la prueba y no representan más un problema; no se requiere ningún tratamiento adicional para las covarianzas.

Cuando se derivan de datos longitud - edad, las estimaciones de L_∞ , K (ó g), y t_0 forman una distribución de probabilidad multivariada. Al seleccionar una prueba multivariada, tal como la T^2 de Hotelling, las covarianzas entre las estimaciones de los parámetros se incorporan a la prueba y no representan más un problema; no se requiere ningún tratamiento adicional para las covarianzas.

El sesgo en el valor de la T^2 que resulta de conjuntar las matrices de varianza-covarianza estimadas de estructuras de varianza diferentes (varianzas heterogéneas) es eliminado al seleccionar $N_1 = N_2$.

Es más difícil cumplir con la suposición de normalidad (gaussianidad). Las transformaciones son complejas y a menudo no producen distribuciones conjuntas normales. No obstante, el estadístico F usado en la T^2 de Hotelling es poco afectado por datos moderadamente no-normales, especialmente con valores altos de N .



Al comparar los valores críticos de F se obtiene un ordenamiento por importancia de la influencia de los parámetros en la diferencia y se elimina cualquier confusión causada por grados de libertad altos.

Este procedimiento se ha empleado en años recientes para comparar funciones de crecimiento. Sin embargo, Cerrato (1990) ha hecho algunas anotaciones en relación con la formulación de Bernard (1981).

Basado en una comparación empírica entre razón de verosimilitud, t de Student, χ^2 univariada y pruebas de T^2 , Cerrato (1990) concluye que las pruebas de razón de verosimilitud es el más preciso y debería ser el procedimiento de elección.

Las pruebas de razón de verosimilitud permiten tanto el análisis global como (en caso de diferencia) la prueba individual de los parámetros, permitiendo conocer cuál es el de mayor relevancia para la existencia de la diferencia.

El análisis de la suma de cuadrados residual (ASCR) propuesto por Chen *et al.* (1992) sólo permite llevar a cabo una comparación global de curvas. Sin embargo, puede aplicarse para comparar más de dos funciones. Cuando se comparan dos grupos, el resultado coincide con la formulación de Roff (2006).

Las pruebas de verosimilitud basadas en el estadístico F propuestas por Roff (2006), además de la comparación total de dos muestras, y a semejanza de las pruebas de Kimura (1980), hacen posible comparar cada uno de los parámetros de la función de crecimiento de von Bertalanffy.

Cabe señalar finalmente que si las regresiones se ponderan por el número de organismos de cada edad, los resultados de las pruebas anteriores, en general, llevan a indicar diferencia entre los grupos. Se requiere investigación adicional al respecto.

Capítulo 6

Factores que afectan el crecimiento



En México existen ecosistemas acuáticos que están sujetos a fuertes presiones por parte de la población y que son utilizados para distintos servicios, sobre todo para satisfacer necesidades básicas lo cual implica que en muchos casos, las aguas se contaminen y se limite su uso para otras actividades productivas.

En la variedad que ofrecen los **servicios ambientales** destaca la evaluación y manejo de la **calidad de agua** como en la acuicultura y otras actividades en las que se propician entradas extras de energía, por la fertilización y la aplicación de alimentos balanceados. Existen varios enfoques para la clasificación de las variables que califican la calidad del agua para sistemas epicontinentales, estuarinos y oceánicos y los que se utilizan en los estudios de impacto ambiental (Arredondo y Ponce, 1998).

La cantidad y calidad del agua están disminuyendo aceleradamente en muchas regiones del país debido a que los ecosistemas acuáticos y el ciclo del agua están siendo alterados, por el efecto directo de los procesos demográficos (crecimiento poblacional) y económicos entre los que se encuentran la construcción de infraestructura hidráulica, la urbanización, los procesos de deterioro vinculados con la pérdida de los ecosistemas terrestres, principalmente por el cambio de uso del suelo y por los patrones de explotación de los recursos acuáticos, los cuales con frecuencia exceden los límites de renovación natural de los ecosistemas.

El propósito principal que se pretende con el adecuado manejo de la calidad del agua de cualquier sistema acuático, sea un **embalse natural** (lago, río, etc.) o **artificial** (presa, microreservorio, estanque, etc.), es el de regular y mantener las condiciones óptimas para el crecimiento de los peces, moluscos, crustáceos u otros organismos de importancia económica, ecológica y cultural en un esquema de desarrollo sustentable (Moinero, 1997).

Muchos peces continúan creciendo a través de su vida. En consecuencia, el **crecimiento** ha sido uno de los aspectos más estudiados de la biología pesquera, porque es un buen indicador de la salud de los individuos y de las poblaciones. Un crecimiento rápido indica abundante alimento y otras condiciones favorables, mientras que un lento crecimiento indica todo lo opuesto (Moyle y Cech, 2004).



En condiciones normales existen diversos factores intrínsecos y extrínsecos (figura 6.1) que pueden alterar el crecimiento y con esto su equilibrio, en donde el organismo canaliza una mayor cantidad de energía a distintos procesos con el fin de mantener un estado de homeóstasis y asegurar su integridad fisiológica (Martínez-Porchas *et al.*, 2009).

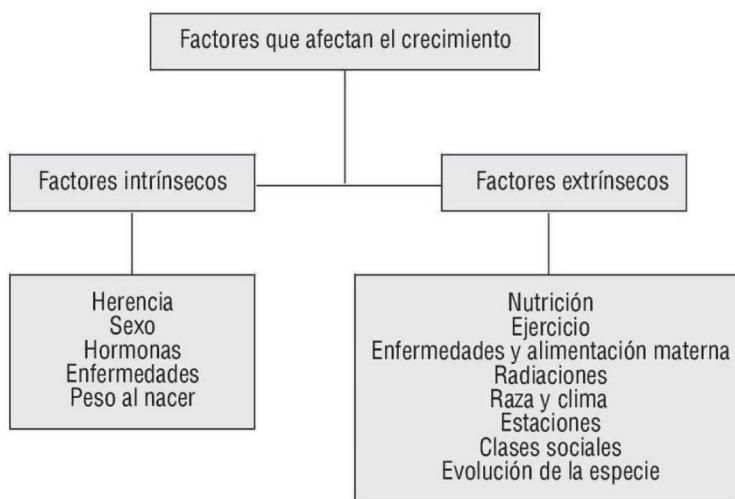


FIGURA 6.1. Factores que afectan el crecimiento (Tomada de: <https://www.elsevier.es/es-revista-revista-andaluza-medicina-del-deporte-284-articulo-efectos-altitud-sobre-el-crecimiento-X1888754611213176>).

Porque el crecimiento es usualmente positivo, (incremento en talla o peso en el tiempo), en metabolismo, esto indica un balance energético positivo. El **metabolismo** es la suma del **anabolismo** (la síntesis de tejido o construcción de aspectos metabólicos) más **catabolismo** (rompimiento de enlaces químicos produciendo energía o aspectos de destrucción). Entonces, la tasa de anabolismo excede la de catabolismo en el crecimiento del pez. Los factores principales que controlan los procesos anabólicos son las **hormonas secretadas** por la glándula **pituitaria** y las **hormonas esteroideas** de las gónadas (Moyle y Cech, 2004).

Desde el punto de vista energético, la definición es particularmente utilizada para los factores que afectan el crecimiento en peces porque la **energía de alimento ingerido (I)**,



medida en calorías, debe emerger también como energía expendida para el *metabolismo* (*M*) o *crecimiento* (*C*), o como *energía excretada* *E* (Brett y Grooves, 1979). Esto puede ser expresado por medio de la siguiente expresión.

$$I = M + C + E$$

Esto es, la energía metabólica puede incluir calorías utilizadas para el mantenimiento corporal y reparación, para la digestión del alimento y para el movimiento. La energía excretada puede ser referida a las heces, amoníaco, urea, y pequeñas cantidades de mucus y desechos de células epidérmicas de la piel. El factor restante en la ecuación de energía es el crecimiento (Lagler *et al.*, 1990; Moyle y Cech, 2004).

Sin embargo, la tasa de crecimiento del pez es altamente variable porque depende principalmente de una variedad de factores ambientales tales como *la temperatura del agua, los niveles de oxígeno disuelto, amoníaco, salinidad y fotoperíodo*. Estos factores interactúan con otros para influir en la tasa de crecimiento y con otros factores como *el grado de competencia, la cantidad y calidad de alimento ingerido, la edad y el estado de maduración sexual de los peces* (Everhart y Youngs, 1981; Moyle y Cech, 2004).

El crecimiento de casi todos los recursos acuáticos *es asintótico*, esto es, cada especie en cada ambiente tiene un tamaño característico el cual es obtenido por crecer a través de la vida. Este tipo de crecimiento es común para todos los vertebrados de sangre fría y en cualquier animal es acompañado e influenciado por muchos factores incluyendo los eventos endógenos (el desarrollo del embrión, hasta la maduración y la senilidad) y los cambios exógenos en su ambiente (Royce, 1972; Wootton, 1990).

Según Brett (1979), el proceso complejo de crecimiento, se define como la *ingestión de alimentos, digestión, asimilación, gasto metabólico y excreción* y termina en el depósito de material animal el cual es por lo tanto, considerado como un incremento gradual con el tiempo en tamaño o masa de una unidad viviente.

Royce (1972), menciona que el crecimiento de cualquier animal está influenciado por muchos factores, incluyendo eventos endógenos (determinados por las características propias del pez las cuales son adquiridas a través de sus juegos cromosómicos como factor hereditario, mostrando de esta manera su patrón básico de desarrollo que abarca desde la etapa del embrión hasta la maduración y senilidad) y los cambios exógenos en su ambiente (temperatura, fotoperíodo, salinidad, etcétera), los cuales limitan la tasa de crecimiento y reproducción, así como la supervivencia.



6.1 Factores ambientales

Existen factores ambientales que influyen sobre el crecimiento y de acuerdo a Fry (1971; citado en Brett, 1979), existen dos bases fundamentales para realizar una clasificación de estos factores:

- a. El primero es clasificar a los elementos de acuerdo a su **identidad** tal como: temperatura, luz, gases disueltos, etc., o por la manera en la cual las identidades pueden influenciar a los organismos, y
- b. El segundo método es utilizando el término “**factor**”, el cual se emplea para designar una categoría de efecto.

Este último término, Brett (1979) lo utiliza para agrupar a los factores ambientales en cuatro categorías que son: **controladores, limitantes, enmascaradores y directrices**.

Como una actividad, el crecimiento puede estar siempre dentro de los límites del *factor ambiental* considerado y Fry (1971; citado en Brett, 1979) menciona cuatro categorías:

1. **Factores controladores.** Son aquellos que gobiernan las tasas de reacción al influir en el estado de activación molecular de los componentes de la cadena metabólica. Operan a todos los niveles del factor ambiental en cuestión y son principalmente la temperatura y el pH.
2. **Factores limitantes.** Estos operan para restringir el suministro o remoción de los materiales en la cadena metabólica. Llegan a hacer operacionales a un nivel particular del factor ambiental y dentro de estos se consideran a la luz y el oxígeno.
3. **Factores enmascaradores.** Son aquellos quienes modifican o previenen el efecto de un factor ambiental por medio de dispositivos reguladores (humedad influenciando la temperatura corporal por afectar la pérdida de calor, o por regular la temperatura por flujo de calor en contracorriente como en los peces de sangre caliente). En este caso el factor considerado como tal es la salinidad, la cual influye en la regulación de la tasa metabólica de los organismos, ya que modifica o previene el efecto del factor ambiental.
4. **Factores directrices.** Aquellos que proveen la señal para que un organismo seleccione o responda características ambientales particulares (temperatura preferida, fotoperiodo). Posiblemente operen a través del sistema hormonal y el factor que es considerado como tal es la luz.



En el estudio del crecimiento de los peces, se debe tomar en cuenta por lo menos a la temperatura que es el factor controlador principal, la relación alimenticia que obviamente es la fuerza motriz y el peso del animal que es el factor de ajuste de las tasas de consumo, gasto y utilización de la biomasa del individuo en un momento dado (Brett, 1979).

Por lo tanto, los factores directamente relacionados al crecimiento son aquellos que estando dentro del intervalo de tolerancia del animal, provocan variaciones en su hábitat, en función de sus propios cambios. Muchos de estos factores operan independientemente y algunos influyen el cambio en tamaño de todo el animal mientras que otros en la forma del mismo. Dentro de estas están: la temperatura, el alimento (cantidad, calidad, frecuencia, y distribución), edad, sexo, madurez gonádica, factores genéticos, factores hormonales, densidad de población y actividad del organismo (Everhart y Youngs, 1981).

- a) La **temperatura** es uno de los factores que más se asocia al crecimiento, debido a que la tasa de crecimiento se acelera con los incrementos de la temperatura que se registran en los sistemas acuáticos. Los peces que tienen una distribución latitudinal muy amplia, por lo común presentan diferencias en la tasa de crecimiento así como en la edad a la cual alcanzan la madurez sexual. Por ejemplo, en el caso de la lobina negra (*Micropterus salmoides*) El tamaño y la edad final del pez pueden no diferir entre los individuos de la región norte y los de la región Sur, pero la forma de la curva que presenta el registro del peso contra el edad en el modelo de crecimiento, reflejará una diferencia de pendiente de la temperatura (Lagler *et al.*, 1990; Moyle y Cech, 2004).

Asimismo, la temperatura también induce a cambios estacionales en el crecimiento, desde el momento en que está afecta el metabolismo y el consumo de alimento. Se ha observado que la temperatura óptima para lograr un rápido crecimiento son aquellas que coinciden con un apetito alto y requerimientos de mantenimiento bajo, mientras que el crecimiento mínimo ocurre a temperaturas intermedias, cuando los requerimientos de mantenimiento son elevados porque el pez es más activo (Brett, 1979; Lagler *et al.*, 1990).

- b) **Alimento y alimentación.** Éste puede interactuar con otros factores como es la temperatura para afectar el crecimiento de los organismos acuáticos. Para los peces, como sucede en todos los animales, es indispensable una nutrición adecuada para poder crecer y sobrevivir. Es de esperarse que un grupo tan diversificado como el de los peces se haya adaptado a una gran variedad de alimentos. Algunas veces se alimentan exclusivamente de plantas, otros de animales y existe un tercer grupo que se alimenta de las dos fuentes (Everhart y Youngs, 1981; Lagler *et al.*, 1990; Moyle y Cech, 2004).



Los peces pueden ser de acuerdo a sus hábitos de alimentación: predadores, ramoneadores, filtradores, succionadores de alimento y parásitos. Un factor importante que influye en el proceso de alimentación, es la hora del día. Asimismo, las estaciones del año que afectan con gran fuerza la temperatura del agua en las áreas templadas y frías y en los niveles del agua en la región tropical, parece que también tienen algo que ver con la alimentación de los peces (Lagler *et al.*, 1990).

A continuación se mencionan diversos factores que tienen un efecto sobre el crecimiento.

6.2 Nutrición

El estado nutricional es uno de los factores más determinantes en el crecimiento de los peces o crustáceos. Cada especie tiene distintos hábitos alimenticios y requerimientos nutricionales específicos; es por ello que no puede hablarse de un alimento con características óptimas para los organismos acuáticos en general (D'Abramo y Robinson, 1989).

La energía es obtenida a partir de los macronutrientes (proteínas, lípidos y carbohidratos); los aminoácidos que forman las proteínas son esencialmente utilizados por los organismos para la formación de tejidos y hormonas. Los lípidos y carbohidratos en cambio son utilizados principalmente para la obtención de energía (Lehninger, 1995; Martínez-Porchas, 2005; citado en Martínez Porchas *et al.*, 2009).

La **cantidad y calidad** de los nutrientes ingeridos, tienen un efecto directo sobre el crecimiento. Este factor se refiere a los requerimientos nutricionales que necesita el organismo para satisfacer los procesos metabólicos de mantenimiento, reproducción y crecimiento. Dentro de estos requerimientos están la cantidad de proteínas, carbohidratos, grasas, vitaminas y minerales.

Si el alimento tiene alta cantidad de energía y poca proteína, el organismo cubrirá sus necesidades energéticas pero no tendrá sustrato suficiente para formar tejido y estructuras. Por otro lado, si hay una gran cantidad de proteína y poca energía el organismo no tendrá suficiente energía para realizar sus funciones fundamentales y la obtendrá a partir de los aminoácidos, lo cual es menos redituable en términos costo-beneficio ya que se necesita una mayor cantidad de ATP para obtener energía de estos compuestos (Dokken, 1987; citado en Martínez-Porchas *et al.*, 2009; Lehninger, 1995). Incluso, se ha propuesto que un exceso de proteína puede ocasionar acumulación de metabolitos tóxicos como el amonio, en la hemolinfa de crustáceos, lo cual aumenta el riesgo de muerte y reduce el crecimiento (Guzmán *et al.*, 2001).



FIGURA 6.2. Requerimientos nutricionales para peces (Tomada de <https://es.slideshare.net/edwinuriel/requerimientos-nutricionales-en-peces>).

De lo anterior se desprende que el equilibrio en la relación proteína/energía en el alimento es de suma importancia. El requerimiento de proteína depende en gran medida de los hábitos alimenticios de la especie; mientras que especies herbívoras requieren bajas cantidades de proteína especies omnívoras y sobre todo carnívoras requieren altas cantidades de proteína debido a que ellas obtienen una considerable fracción de su energía requerida a partir de los aminoácidos.

La calidad de los nutrientes también juega un papel importante; si la calidad de los lípidos y carbohidratos no es la óptima, las células tomarán energía de los aminoácidos destinados al crecimiento. Por otra parte, si la proteína no tiene el perfil adecuado de aminoácidos, parte de ellos serán utilizados como energía y no como sustrato para crecimiento (Fuller *et al.*, 1977; Company *et al.*, 1999).

Además del requerimiento de macronutrientes, también existe un requerimiento por micronutrientes como vitaminas y minerales; una dieta deficiente en determinados minerales esenciales tendrá un efecto negativo sobre el crecimiento, al igual que una inadecuada proporción entre distintas vitaminas y minerales (Watanabe *et al.*, 1997; D'Abramo y Robinson, 1989).



La cantidad de alimento que un organismo puede consumir, está determinada por la calidad del alimento así como de otros factores tales como:

- a) Tamaño del animal.
- b) Frecuencia de alimentación.
- c) Hora del día y época del año.
- d) Estado fisiológico del organismo.
- e) Aspectos conductuales.

Cualquier organismo que pueda servir de alimento a los peces, no siempre está disponible en forma constante desde el punto de vista numérico, debido a que existen fluctuaciones naturales en su abundancia. Estas fluctuaciones de los organismos que sirven de forraje son a menudo cíclicas y se deben a factores propios de su desarrollo biológico, a condiciones climáticas o a otras relacionadas con el ambiente. Las migraciones de peces reflejan hasta cierto punto la necesidad de la búsqueda de una fuente particularmente abundante de comida (Moyle y Cech, 2004).

La **frecuencia de alimentación** está es considerada como el número de veces que un organismo debe de alimentarse durante un ciclo diurno y depende de su metabolismo (Kuri-Nivón, 1991). La edad de la madurez son usualmente los mejores indicadores de las tasas de crecimiento es relativo en los peces, aunque las tasas de crecimiento absoluto on influenciadas fuertemente por factores ambientales.

Los peces crecen rápidamente en longitud en los primeros meses o años de su vida hasta la maduración. Posteriormente, la energía es desviada del crecimiento del tejido somático así el crecimiento del tejido gonadal. Como consecuencia, Las tasas de crecimiento de los peces maduros son más pequeñas que las de los peces inmaduros. Sin embargo, los peces maduros son más pesados por unidad de longitud que los inmaduros, lo cual es reflejado en el factor de condición que es un indicador del bienestar de la población íctica.

El **sexo** es otro factor en la que la mayoría de las veces presentan dimorfismo sexual y diferencias de talla entre macho siembras de la misma edad. Esto se debe a factores endógenos (genéticos) y exógenos (ambientales).



6.3 Factores hormonales

Los procesos anabólicos por medio de los cuales los nutrientes son absorbidos y convertidos en tejido durante el metabolismo, son regulados por hormonas, las cuales se encuentran entre los principales factores que ayudan a promover el crecimiento junto con factores genéticos y nutricionales.

Cambios fisiológicos influenciados por hormonas pueden afectar el crecimiento durante diferentes estadios del ciclo de vida del animal, por ejemplo, durante migraciones, maduración, etc. No se sabe mucho acerca del control de la secreción de la hormona del crecimiento en peces. Sin embargo, un posible papel para el hipotálamo en influir en su secreción, ha sido inferido por algunas especies de peces. Se ha observado que el crecimiento César como resultado de la extirpación de la glándula pituitaria en elasmobranquios y teleósteos (trucha y poecilidos) debido a cambios asociados con pobre apetito y baja conversión alimenticia (Weatherley y Gill, 1987).

6.4 Densidad de población

Dentro de los factores asociados a la densidad-dependencia vinculados con el crecimiento, destaca la concentración de feromonas y metabolitos en el medio; su presencia en altas concentraciones retrasa la tasa de crecimiento, desde luego asociada mecanismos de competencia. La competencia niveles de alta densidad, provoca una aceleración de la actividad del pez y consecuentemente un gasto de energía en tal forma que un animal altamente activo, requiere de una mayor fuente de energía para su crecimiento. Éste mismo fenómeno se observa en la depredación.

6.5 Parásitos y enfermedades

Un animal enfermo o parasitado, destina parte de su energía a la alimentación o control de la enfermedad o parásito y en muchos casos es afectada su tasa de crecimiento (Lagler *et al.*, 1990).

Muchos de estos factores operan independientemente; Algunos influyen en el cambio de tamaño de todo el animal y otras en la forma del animal, por lo que su efecto se ve manifestado en un aumento o disminución en la producción por unidad de área que se traduce en un bajo o alto rendimiento económico de acuerdo al nivel del control que se pueda tener de ellos (Hepher y Pruginin, 1985).

Glosario



ANILLO ANUAL. Anillo estacional. Estructuras de crecimiento formadas anualmente.

ANILLO OPACO. Anillo de crecimiento rápido. Anillo que por su composición densa, impide el paso de la luz.

ANILLO HIALINO. Anillo de crecimiento lento. Anillo que permite el paso de la luz.

ANNULUS. Anillo concéntrico formado con periodicidad fija que permite determinar la edad. Estos anillos tienen apariencia opaca o hialina (translúcida) dependiendo de la refractancia óptica y generalmente se atribuyen a periodos de crecimiento rápido y lento, respectivamente.

ANTIROSTRO. Es una prolongación dorsal que se proyecta desde el extremo anterior, sobresaliendo de la masa principal del cuerpo del otolito.

ARTE DE PESCA. Instrumento, equipo o estructura con que se realiza la captura o extracción de especies

BANDAS. Términos auxiliares utilizados en la descripción de las estructuras duras.

CLASE ANUAL. Grupo de peces nacidos el mismo año. La clase anual se establece a partir d una fecha de nacimiento arbitraria, con base en el periodo de máxima reproducción o a acuerdos internacionales y de la fecha de la captura.

CLEITRUM. (hueso par) o cleitro es una estructura ósea que forma parte de la cintura escapular de los peces. Junto a otros huesos tienen por función conectar el cráneo con la aleta pectoral.

COHORTE. Grupo de peces nacidos en un mismo periodo de puesta y que inician su vida simultáneamente.



CRECIMIENTO. Es el proceso de incremento o desarrollo progresivo de un organismo y se puede medir por el cambio en longitud o peso de un pez individual o un grupo de peces entre dos tiempos de muestreo. El crecimiento de una población puede referirse al cambio en el número de peces observado a diferentes tiempos.

EDAD. Medida de tiempo transcurrido desde el nacimiento (en días, meses o años).

ESCAMAS. Las escamas funcionan como apéndices especiales para la protección de la piel. Consisten de una capa ósea exterior y una placa fibrilar interna constituida de fuertes láminas fibrosas apiladas. Los tejidos que pueden contribuir a la formación de estas son el óseo, dentina y esmalte.

ESPINAS Y RADIOS. En las aletas de los peces, estas tienen una **función de soporte**. Los radios son típicamente segmentados, a menudo ramificado y siempre biseriados. Por el contrario, las espinas son generalmente no segmentadas y representan estructuras uniserradas.

ESTILETE. Es el caparazón vestigial en los pulpos, restringidos a dos finas estructuras alargadas en el músculo del manto, en la base de las branquias.

FOCO. El punto hipotético o real de la estructura ósea o dura, donde se considera que se inicia el recuento de los anillos o se utiliza como origen de las medidas.

INCREMENTO. Estructura de crecimiento formada diariamente y compuesta de dos unidades dominadas por el calcio y la materia orgánica.

INCREMENTO MARGINAL. Región formada a continuación de la última estructura de crecimiento identificable en el margen de la estructura ósea o dura.

LONGITUD ESTÁNDAR. Es la distancia que se mide en un pez desde la punta de la mandíbula hasta el hueso hipural (normalmente considerado como la zona donde nacen los radios de la aleta caudal, a simple vista).

LONGITUD DE LA HORQUILLA O FURCAL. Esta distancia se mide desde el rostro hasta la escotadura de los lóbulos de la aleta caudal.

LONGITUD TOTAL. Es la distancia que se toma en un pez desde la mandíbula hasta la proyección de ambos lóbulos de la aleta caudal plegados.



NÚCLEO. Zona de la estructura dura formada previamente al primer anillo.

NUCLEOLO.- Se le denomina al área o áreas sin estructuras de crecimiento formadas entorno de los primordios del otolito.

OPERCULAR. Es uno de la serie de huesos operculares que componen la tapa o cubierta de las branquias y es el más grande de la serie de huesos que conforman el opérculo de los peces, el cual se extiende hasta el extremo posterior de la cabeza. Su función es la de *proteger las estructuras branquiales* y asegurar la *circulación unidireccional del agua* a través de las branquias.

OTOLITOS. Son estructuras duras en los peces que forman parte del oído interno o laberinto. Son complejos cuerpos policristalinos que actúan como órganos del equilibrio en el oído interno.

RADIO. Es la distancia lineal desde el foco a un punto específico del borde de la estructura dura o ósea.

ROSTRO. Prolongación del borde ventral que se proyecta desde el extremo y que sobresale de la masa principal del otolito.

VÉRTEBRAS. La columna vertebral se extiende desde la cabeza hasta la aleta caudal y está compuesta por segmentos (**vértebras**). Estas vértebras se prolongan dorsalmente para formar las espinas neurales y en la región del tronco tienen apófisis laterales que dan origen a las costillas.

Referencias



- Abele, D., Brey, T. y Phillip, E. (2009). Bivalve models of aging and the determination of molluscan lifespans. *Experimental Gerontology*. 44, 307-315.
 - Abramson, N.J. (1970). Computer programs for fish stock assessment. FAO Fish.Tech. Pap. (101), 154 p.
 - Aguilar, V. (2003). Aguas continentales y diversidad biológica de México: Un recuento actual. CONABIO. *Biodiversitas*, 8 (48), 1-15.
 - Aguirre-León, G. (2011). Métodos de estimación, captura y contención de anfibios y reptiles. En: Gallina, S. y C. López-González (Editores). *Manual de técnicas para el estudio de la fauna*. Volumen I. pp. 61-123. Instituto de Ecología. Universidad de Querétaro, México.
 - Álvarez, del V.J. (1970). *Peces mexicanos (claves)*. Secretaría de Industria y Comercio, Instituto Nacional de Investigaciones Biológico-Pesqueras y Comisión Nacional de Pesca. México, D.F. 166 p.
 - Allen, R.K. (1966). A Method of Fitting Growth Curves of the von Bertalanffy Type to Observed Data. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 23 (2), 163-179.
 - Anislado, T.V. (2008). *Demografía y pesquería del tiburón martillo, Sphyrna lewini, (Griffith y Smith, 1834) (Pisces: Elasmobranchii) en dos provincias oceanográficas del Pacífico mexicano*. Tesis de Doctorado en Ciencias. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 177 p.
 - Anislado-Tolentino, V., Gallardo-Cabello, M., Amezcua-Linares, F. y Robinson-Mendoza, C. (2008). Age and growth of the scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini*, (Griffith & Smith, 1834), from the southern coast of Sinaloa, México. *Hidrobiología*, 18(1), 31-40.
-



- Ansari, T.M., Marr, I.L. y Tariq, N. (2004). Heavy metals in marine pollution perspective: A mini review. *Journal of Applied Sciences*, 4, 1-20.
- Araya, M. y Cubillos, L. (2002). El análisis retrospectivo del crecimiento en peces y sus problemas asociados. *Gayana (Concepc.)*, 66 (2), 161-179.
- Arredondo, F.J.L. y Ponce, P.J.T. (1998). *Calidad del agua en acuicultura. Conceptos y aplicaciones*. AGT Editores, México. 222 p.
- Arredondo-Figueroa, J.L., Díaz-Zabaleta, G. y Ponce-Palafox, J.T. (2007). “Limnología de presas mexicanas aspectos teóricos y prácticos”. Primera edición. AGT Editor, S. A. y UAM Iztapalapa. México. 923 p.
- Arkhipkin, A.I., (2004). Diversity in growth and longevity in short-lived animals: squid of the suborder Oegopsina. *Mar. Freshw. Res.*, 55, 341–355.
- Arkhipkin, A.I. y Roa-Ureta, R. (2005). Identification of ontogenetic growth models for squid. *Mar. Freshw. Res.*, 56, 371-386.
- Arkhipkin, A.I., Vyacheslav, A.B., Doubleday, Z.A., Laptikhovsky, V.V., Lishchenko, F.V., Perales-Raya, C. y Hollyman, P.R. (2018). Techniques for Estimating the Age and Growth of Molluscs: Cephalopoda. *Journal of Shellfish Research*, 37(4), 783-792.
- Arrighetti, F., Brey, T., Mackensen, A. y Penchaszadeh, P.E. (2011). Age, growth and mortality in the giant snail *Adelomelon beckii* (Broderip 1836) on the Argentinean shelf. *Journal of Sea Research*, 65, 219–223.
- Arrighetti, F., Teso, V., Brey, T., Mackensen, A. y Penchaszadeh, P.E. (2012). Age and growth of *Olivancillaria deshayesiana* (Gastropoda: Olividae) in the Southwestern Atlantic Ocean. *Malacologia*, 55(1), 163–170.
- Badii, M.H., Landeros, J., Valenzulea, J., Rodríguez, R., Ochoa, Y. y Cerna, E. (2013). Patrones Reproductivos. *Daena: International Journal of Good Conscience*, 8(1), 55-63.
- Bagenal, T.B. (1973). *The Ageing of Fish*. Unwin, Old Woking, Surrey, England. 234 p.
- Beamish, R.J. y McFarlane, G.A. (1983). The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112, 735-743.



- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. (2006). *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 2nd Ed. Boston, Blackwell Science. 736 p.
- Bernard, D.R. (1981). Multivariate analysis as a means of comparing growth in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38, 233-236.
- Bertalanffy, L. von. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, 10 (2), 181-213.
- Beverton, R.J.H. y Holt, S.J. (1957). *On the dynamics of the exploited fish populations*. Fisheries Investigation of Ministry of Agriculture and Fisheries and Food Great Britain (2 Sea Fisheries). Vol. 19. 538 p.
- Bhattacharya, C.G. (1967). A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23, 115-35.
- Blake, C. y Blake, B.F. (1978). The use of opercular bonse in the study of age and growth in *Labeo senegalensis* from Lake Kainji, Nigeria. *Journal of Fish Biology*, 13(2), 287-295.
- Bonfil, R., Mena, R. y Anda, D. (1993). Biological parameters of commercially exploited silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, from the Campeche Bank, Mexico. *NOAA Tech Rep NMFS*, 115, 73-86.
- Bone, Q. y Moore, R.H. (2008). *Biology of fishes*. Third edition. Taylor & Francis Group. N.Y. 478 p.
- Brett, J.R. (1979). Environmental Factors and Growth. En: Hoar, W.S. y D.J. Randall (Editors). *Fish Physiology*. Vol VIII. pp. 599-675. Academic Press.
- Brett, J.R. y Groves, T.D.D. (1979). Physiological Energetics. En Hoar, W.S. y D.J. Randall (Editors). *Fish Physiology*. Vol VIII. pp. 279-352. Academic Press.
- Briggs, J.C. (1974). *Marine Zoogeography*. McGraw Hill Book, Nueva York. 475 p.
- Cailliet, M.G, Love, M.S. y Ebeling, A.W. (1986). *Fishes. A Field and Laboratory Manual on their Structure, Identification, and Natural History*. Wadsworth Publishing Company. 194 p.



- Cailliet, G.M. y Goldman, K.J. (2004). Age determination and validation in chondrichthyan fishes. En: Carrier, J.C., J.A. Musick & M.R. Heithaus. *Biology of sharks and their relatives*. pp. 339–447. CRC Marine Biology Series New York.
- Campana, S.E. y Neilson, J.D. (1985). Microstructure of fish otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 1014-1032.
- Campana, S.E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J. Fish. Biol.*, 59, 197–242.
- Canali, E., Ponte, G., Belcari, P., Rocha, F. y Fiorito, G. (2011). Evaluating age in *Octopus vulgaris*: estimation, validation and seasonal differences. *Marine Ecology Progress Series*, 441, 141–149.
- Carlander, K.D. (1969). *Handbook of freshwater fish biology*. Iowa University Press, Iowa. 752 p.
- Carlander, D.K. (1987). A history of scale age and growth studies of North American freshwater fish. En: Summerfelt C.R. y H.E. Gordon, (editors). *Age and Growth of fish*. pp. 3-14. Iowa State University Press.
- Casey, J.G., Pratt, Jr. H.L. y Stillwell, C.E. (1985). Age and Growth of the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) from the western North Atlantic. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Science*, 42, 963-975.
- Cassie, R.M. (1954). Some Uses of Probability Paper for the Graphical Analysis of Polymodal Frequency Distributions. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 5, 513-522.
- Castro-Aguirre, J.L., Espinosa-Pérez, H. y Schmitter-Soto, J.J. (1999). *Ictiofauna estuarinos-lagunar y vicaria de México*. Editorial Limusa, S.A. de C.V. Grupo Noriega Editores. 711 p.
- Ceriola, L. y Milone, N. (2007). *Cephalopods Age Determination by Statolith Reading: a Technical Manual*. Scientific Cooperation to Support Responsible Fisheries in the Adriatic Sea. GCP/RER/010/ITA/TD-22. AdriaMed Technical Documents, 22. 78 p.
- Cerrato, R.M. (1990). Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 1416–1426.



- Chale-Matsau, J.R., Govender, A. y Beckley, L.E. (2001). Age growth and retrospective stock assessment of an economically extinct sparid fish, *Polysteganus undulosus*, from South Africa. *Fisheries Research*, 51, 87-92.
- Chapman, D.G. (1961). Statistical problems in dynamics of exploited fisheries populations. Proceedings 4th Berkeley Symposium on Mathematics Statistics and Probability. *Cont. Biol. and Prob. Med.*, 4, 153-168.
- Chen, Y., Jackson, D.A. y Harvey, H.H. (1992). A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modelling fish growth data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 1228-1235.
- Chen, Y., Ming-Hui, Y. y Soong, K. (2002). Estimation of age in the sex-changing, coral-inhabiting snail *Coralliophila violácea* from the growth striae on opercula and a mark-recapture experiment. *Marine Biology*, 140, 337-342.
- Chong, J. y Aguayo, M. (2009). Edad y crecimiento del pez espada (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758) en el Pacífico suroriental (Diciembre 1994-Septiembre 1996). *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 37(1), 1-15.
- Company, R., Calduch-Giner, J.A., Pérez-Sánchez, J. y Kaushik, S.J. (1999). Protein sparing effect of dietary lipids in common dentex (*Dentex dentex*): a comparative study with sea bream (*Sjkwus aura*) and sea bass (*Dicentrarchus lubrax*). *Aquatic Living Resources*, 12, 23-30.
- CONAGUA. (2018). Estadísticas del agua en México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Comisión Nacional del Agua. Ciudad de México. 305 p.
- Contreras-Balderas, S., Ruiz-Campos, G., Schmitter-Soto, J.J., Díaz-Pardo, E., Contreras-McBeath, T., Medina-Soto, M., Zambrano-González, L., Varela-Romero, L., Mendoza-Alfaro, R., Ramírez-Martínez, C., Leija-Tristán, M., Almada-Villela, P., Hendrickson, D. y Lyons, J. (2008). Freshwater fishes and water status in México: a countrywide appraisal. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 11(3), 246-256.
- Cotler, H. y Caire, G. (2009). *Lecciones aprendidas del manejo de cuencas en México*. Instituto Nacional de Ecología (INE). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Fundación Gonzalo Río Arronte, I.A.P. WWF & la Organización Mundial de Conservación. 380 p.



- Cruz, G.A y Rodríguez, A.V. (2006). El Mexcalpique, en peligro de extinción, se reproduce y mantiene en Iztacala. *Gaceta Iztacala*, FES Iztacala, UNAM. No. 287. Pág. 2.
- Cruz-Jiménez, C.S., Cerdenares-Ladrón de Guevara, G.D., Anislado-Tolentino, V. y Ramos-Carrillo, S. (2014). Descripción del crecimiento del tiburón aleta de cartón *Carcharhinus falciformis*, capturado en Oaxaca: inferencia a partir de modelos múltiples. *Ciencia Pesquera*, 22(1), 47-59.
- Cruz-Martínez, A. (2000). *Edad y crecimiento del tiburón toro Carcharhinus leucas (Valenciennes, 1839) en las aguas de Veracruz y Campeche, México*. Tesis de Maestría, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México: 65 p.
- Cubillos, L. (2005). *Biología Pesquera y Evaluación de Stock*. Laboratorio de Poblaciones Marinas y Análisis de Pesquerías, Departamento de Oceanografía, UDEC, Concepción, Chile. 198 p.
- Cuezco, M.G. (2009). Molusca Gasteropoda. En: Domínguez, E. y H. R. Fernández (Eds). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. pp. 595-629. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
- D'Abramo, L.R. y EH Robinson. (1989). Nutrition of crayfish. *Reviews in Aquatic Sciences*, 1(4), 711-728.
- De la Lanza-Espino, G. (2004). Gran escenario de la zona costera y oceánica de México. *Ciencias* 76, 4-13.
- De la Vega-Salazar, E.Y. (2006). Estado de conservación de los peces de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes) en la mesa central de México. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.)*, 54(1), 163-177.
- Davis, A.P., Shokouhian, M. y Ni., S.B. (2001). Loading estimates of lead, copper, cadmiun, and zinc in urban runoff from specific sources. *Chemosphere*, 44, 997-1009.
- Day, R.W., Williams, M.C. y Hawkes, G.P. (1995). A comparison of fluorochromes for marking abalone shells. *Marine and Freshwater Research*, 46, 599-605.
- de Lima, F.D., Leite, T.S., Haimovici, M. y Lins, J.E.O. (2014). Gonadal development and reproductive strategies of the tropical octopus (*Octopus insularis*) in northeast Brazil. *Hidrobiología*, 725, 7-21.



- Deelder, C.L. y Willemse J.J. (1973). Age determination in fresh-water teleosts, based on annular structures in fin-rays. *Aquaculture*, 1, 365-371.
- Dioses, T. (2013). Edad y crecimiento del jurel *Trachurus murphyi* en el Perú. *Rev. Peru. Biol.*, 20(1), 045- 052.
- DOF (2001). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001. Protección ambiental– especies nativas de México de flora y fauna silvestres – categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 6 de marzo de 2002, Segunda Sección. México. 84 p.
- DOF. (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, *Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo*. Publicada en el Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010. 78 p.
- DOF. (2019). MODIFICACIÓN del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, *Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo, publicada el 30 de diciembre de 2010*. Publicada en el Diario Oficial de la Federación. 14 de noviembre de 2019.
- Domínguez-Domínguez, O. y Pérez-de León, G. (2007). Los goodeidos, peces endémicos del centro de México. *CONABIO. Biodiversitas*, 75, 12-15.
- Domínguez-Domínguez, O., Zambrano, L., Escalera-Vazquez, L.H., Pérez-Rodríguez, R. y Pérez-Ponce de León, G. (2008). Cambio en la distribución de goodeidos (Osteichthyes: Cyprinodontiformes) en cuencas hidrológicas del centro de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79, 501-512.
- Donlon, Y.E.M., Damsteegt, E.L., McKinnon, J., Higgins, F.A. y Lamare, M.D. (2019). Growth and age of the midget octopus, *Octopus huttoni*. *Aquat. Ecol.* doi.org/10.1007/s10452-019-09719-y.
- Ehrhardt, N.M. (1981). *Curso sobre Métodos en Dinámica de Poblaciones. Primera parte: Estimación de Parámetros Poblacionales*. FAO-INP., México. 133 p.
- Elizondo, G.R. y Rodríguez A.E.P. (1993). Análisis sobre las capturas comerciales y su relación con las artes de pesca en el lago de Chapala (Jalisco-Michoacán). *Cienica Pesquera*, 9, 33-48.



- Eschmeyer, W.N. (Editor). (1998). *Catalog of fishes*. Special publication. California Academy of Science, San Francisco. 3 Vols. 2905 p.
- Eschmeyer, W. N., Fricke, R., Fong, J. D. y Polack, D. A. (2010). Marine fish diversity: history of knowledge and discovery (Pisces). *Zootaxa*, 2525, 19-50.
- Espino, B.E., González, A.V., Santana, H.H. y González, H.V. (2008). *Manual de Biología Pesquera*. Instituto Nacional de Pesca y Universidad Autónoma de Nayarit. 131 p.
- Espinosa, P.H. (1993). Riqueza y diversidad de peces. *Ciencia*, número especial 7: 77-84.
- Espinosa, H., Fuentes, M. P., Gaspar-Dillanes, T. y Arenas, V. (1993). Notes on diversity of Mexican Ichthyofauna. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (Eds.). *Biological diversity of México*. pp. 229-251. Oxford University Press, New York.
- Espinosa-Pérez, H. (2014). Biodiversidad de peces en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. 85, S450-S459.
- Everhart, W.H. y Youngs, W.D. (1981). *Principles of Fishery Science*. Second Edition. Cornell University Press. 350 p.
- Farmer, A.S. (1973). Age and growth in *Nephrops norvegicus* (Decapoda: Nephropidae). *Marine Biology*, 23(4), 315-325.
- Fagade, S.O. (1974). Age determination in *Tilapia melanotheron* (Ruppell) in the Lagos Lagoon, Lagos, Nigeria with a discussion on the environmental and physiological basis of growth markings in the tropics. En: T.B. Bagenal (Ed.) *The ageing of fish*. pp. 71-77. Unwin Brothers, Ltd.
- Flores, G.V.S. (2013). Influencia de las variaciones estacionales del nivel de agua sobre la reproducción y el crecimiento de *Potamorhina altamazonica* (COPE, 1879) en el río Ucayali, Perú. Tesis de Magister en Ecosistemas y Recursos Acuáticos. Facultad de Ciencias Biológicas, Posgrado. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Universidad del Perú. 60 p.
- Fontoura-da-Silva, V., R.S. Cardoso y C.H.C. Soares. (2016). Mark-recapture versus length-frequency based methods: Evaluation using a marine gastropod as a model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 474: 171-179.



- Ford, E. (1933). An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924 to 1933. *Journal Marine Biological Association U.K.*, 19, 305-384.
- Franco-Santos, R.M. y Vidal, E.A.G. (2014). Beak development of early squid paralarvae (Cephalopoda: Teuthoidea) may reflect an adaptation to a specialized feeding mode. *Hydrobiologia*, 725, 85-103.
- Fricke, R., W.N. Eschmeyer y R. Van der Laan. (eds) (2020). *Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, and References*. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Versión Electrónica versión accesada el 22 de agosto de 2020.
- Fukuwaka, M. (1996). Allometric back-calculation of individual growth for chum salmon otolith during early life. *Scientific Reports of the Hokkaido Salmon Hatchery*, 50, 113-116.
- Fuller, M.F., Weekes, T.E.C., Cadenhead, A. y Bruce, J.B. (1977). The protein-sparing effect of carbohydrate. *British Journal of Nutrition*, 38, 489-496.
- García-Calderón, J.L. y De la Lanza-Espino, G. (2002). Las aguas epicontinentales de México. En: G. De la Lanza-Espino y J. L. García-Calderón. *Lagos y Presas de México*. pp. 5-34. AGT Editores, S.A., México.
- García, S. y LeReste, L. (1986). Ciclos vitales, dinámica, explotación y ordenación de las poblaciones de camarones peneidos costeros. *FAO Doc. Téc. Pesca, Roma, FAO*, 203, 180 p.
- Gauldie, R.W. (1988). Function, form and time-keeping properties of fish otoliths. *Comp. Biochem. Physiol.*, 91A(2), 395-402.
- Gelsleichter, J., Piercy, A. y Musick, A. (1998). Evaluation of copper, iron and lead substitution techniques in elasmobranch age determination. *Journal of Fish Biology*, 53, 465-470.
- Giménez, J., Brey, T., Mackensen, A. y Penchaszadeh, P.E. (2004). Age, growth and mortality of the prosobranch snail *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) in the Mar del Plata area, SW Atlantic Ocean. *Marine Biology*, 145, 707-712.



- Gómez-Márquez, J.L., Peña-Mendoza, B., Salgado-Ugarte, I.H. y Arredondo-Figueroa, J.L. (2008). Age and growth of the tilapia, *Oreochromis niloticus* (Perciformes: Cichlidae) from a tropical shallow lake in Mexico. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.)*, 56(2), 875-884.
- Gómez-Márquez, J.L., Peña-Mendoza, B. y Guzmán-Santiago, J.L. (2013). Occurrence of the fish *Girardinichthys viviparus* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) in an urban lake at Mexico City. *Cuadernos de Investigación U.N.E.D.*, 5(1), 89-95.
- Gómez-Márquez, J.L., Peña-Mendoza, B. y Guzmán-Santiago, J.L. (2016a). Reproductive biology of *Poecilia sphenops* Valenciennes, 1846 (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) at the Emiliano Zapata Reservoir in Morelos, Mexico. *Neotropical Ichthyology*, 14(2), e140127.
- Gómez-Márquez, J.L., Cervantes-Sandoval, A., Salgado-Ugarte, I.H., Peña-Mendoza, B., Alejo-Plata, M.C., Guzmán-Santiago, J.L., Mendoza-Vallejo, E. y Machuca-Rodríguez, C. (2016b). Temas Selectos de Biología Pesquera. FES Zaragoza, UNAM. 337 p.
- Gompertz, B. (1825). On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode on determining the value of live contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 115, 513-585.
- González-Cabellos, L.W. y Mengual-Izquierdo, A. (1995). Edad y crecimiento del machuelo, *Opisthonema ogfinum* (Le Sueur, 1818) (Teleostei: Clupeidae), de la Isla de Margarita, Venezuela. *Ciencias Marinas*, 21(4), 387-399.
- Goonetilleke, H. y Sivasubramaniam, K. (1987). *Separating mixtures of normal distributions: Basic programs for Bhattacharya's method and their applications to fish population analysis*. Marine Fishery Resources Management in the Bay of Bengal. Sri Lanka, FAO. 13 p.
- Granado, L.C. (2002). *Ecología de peces*. Universidad de Sevilla. Secretariado de Publicaciones, España. 353 p.
- Gulland, J.A. y Holt, S.J. (1959). Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *Journal of Conservation CIEM*, 25, 47-49.
- Gulland, J.A. (1969). *Manual of methods for fish stock assessment*. Part 1. Fish population analysis. FAO Man. Fish. Sci., (4). 154 p.
- Gulland, J.A. (1971). *Manual de métodos para la evaluación de las poblaciones de peces*. Editorial Acribia, Zaragoza. 193 p.



- Guzmán, A.M. (1987). *Biología, Ecología y Pesca del langostino Macrobrachium tenellum* (Smith 1871), en lagunas costeras del estado de Guerrero, México. Tesis de Maestría y Doctorado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México. 420 p.
- Guzman, C., Gaxiola, G., Rosa, C. y Torre-Blanco, A. (2001). The effect of dietary protein and total energy content on digestive enzyme activities, growth and survival of *Litopenaeus setiferus* (Linnaeus 1767) postlarvae. *Aquaculture Nutrition*, 7, 113-122.
- Haddon, M. (2001). *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, 404 p.
- Harding, J.F. (1949). The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Boil. Ass. U.K.*, 28, 141-153.
- Haskin, H. (1954). Age determination in Mollusc. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 16(2), 300-304.
- Hephher, B. y Y. Prugini. (1985). Cultivo de peces comerciales. Ed Limusa, México. 316 p.
- Hernández, B.S.F., Chumba, L.S., Sélem, C.I.S. y Chablé, J.S. (2013) ¿Qué ha reducido la diversidad de peces endémicos dulceacuícolas en México? *Bioagrocencias*, 6(1), 6-12.
- Herrmann, M., Laudien, J., Penchaszadeh, P.E. y Arntz, W.E. (2009). Growth estimations of the Argentinean wedge clam *Donax hanleyanus*: A comparison between lengthfrequency distribution and size-increment analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 379, 8-15.
- Hermosilla, C.A., Rocha, F., Fiorito, G., González, A.F. y Guerra, A. (2010). Age validation in common octopus *Octopus vulgaris* using stylet increment analysis. *ICES J. Mar. Sci.*, 67, 1458-1463.
- Holden, M.J. y Raitt, D.F.S. (eds.) (1975). Manual de Ciencia Pesquera. Parte 2. Métodos para investigar los recursos y su aplicación. *Doc. Téc. FAO Pesca*, (115). Rev. 1. 211 p.
- Holt, S.J. (1959). Water temperature and cod growth-rate. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 24(2), 374-376.
- Ibáñez-Aguirre, A.L., Gallardo-Cabello, M. y Chiappa-Carrara, X. (1999). Growth analysis of striped mullet, *Mugil cephalus*, and white mullet, *M. curema* (Pisces: Mugilidae), in the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 97, 861-872.



- INEGI. (2015). *Censos y conteos de Población y Vivienda*. Encuesta Intercensal 2015. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México.
- INEGI. (2017). *Anuario estadístico y geográfico de los Estados Unidos Mexicanos*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. 1066 p.
- Jones, R. (1976). Growth of fishes. En: Cushing, D.H. y J.J. Walsh. *The ecology of the seas*. pp. 251-279. W.B. Saunders Company.
- Khangarot, B.S. y Rathore, R.S. (2003). Effects of copper on respiration, reproduction, and some biochemical parameters of water flea *Daphnia magna* Startus. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 70, 112-117.
- Kimura, D.K. (1980). Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *Fishery Bulletin*, 77(4), 765-776.
- King, M. (1995). *Fisheries Biology. Assessment and Management*. Fishing New Books. Blackwell Science. Ltd. 341 p.
- King, M. (2007). *Fisheries Biology. Assessment and Management*. Fishing New Books. Blackwell Science. Ltd. 382 p.
- Kuri-Nivon, E. (1991). Consideraciones generales del proceso de alimentación enfocadas al empleo de alimentos balanceados en acuicultura intensiva. *Hidrobiológica*, 1(1), 56-64.
- Kusher, D.I., Smith, S.E. y Cailliet, G.M. (1992). Validated age and growth of the leopard shark *Triakis semifasciata*, with comments on reproduction. *Environmental Biology of Fishes*, 35, 187-203.
- Lagler, F.K. (1952). *Freshwater Fishery Biology*. Second edition. W.M.C.Brown Co. Publishers: 422 p.
- Lagler, F.K., J.E. Bardach, R.R. Miller y D.R.M. Passino. (1990). *Ictiología*. AGT-Editor, S.A., México. 489 p.
- Lai H.L. y Liu, H.C. (1979). Age determination and growth of red snapper (*Lutjanus sanguinius*) in the North Australian waters. *Acta Ocean. Taiwanica*, 10, 160-170.



- Lam, T.J. (1983). Environmental influences on gonadal activity in fish. En Hoar W.S., D.J. Handal and E.M. Donaldson (Editors). *Fish Physiology* Vol. IX-A. pp. 65-116. Academic Press Inc. New York.
- Lankford, R.R. (1977). Coastal lagoons of Mexico: Their origin and classification. En: M. Willey (ed.). *Estuarine processes*. pp. 182-215. Academic Press, Nueva York.
- Lara-Lara, J.R., Arreola, J.A.L., Calderón, L.E.A., Camacho, V.F.I., de la Lanza, G.E., Escofet, A.G., Espejel, M.I.C., Guzmán, M.A., Ladah, L.B., López, M.H., Meling, E.A.L., Moreno, P.C.B., Reyes, H.B., Ríos E.J. y Zertuche, J.A.G. (2008). Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales, en Capital natural de México. En: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. pp. 109-134. CONABIO. Vol. I, México. 104 p.
- Lehninger, A.L. (1995). *Bioquímica*. Segunda Edición. Ediciones Omega S.A. de C.V. Barcelona, España. 1117 p.
- Lemos, E.J.A., Rosas, R.I.G. y Zuñiga, J.J.V. (2005). *Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre*. UNAM y CONABIO. 157 p.
- Leporati, S.C., Semmens, J.M. y Pecl, G.T. (2008). Determining the age and growth of wild octopus using stylet increment analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 367, 213–222.
- Lepore, M.L., Penchaszadeh, P.E., Alfaya, J.E.F. y Herrmann M. (2009). Aplicación de calceína para la estimación del crecimiento de la almeja amarilla *Mesodesma mactroides* Reeve, 1854. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(3), 767-774.
- Llorente, B. y Ocegueda, J.S. (2008). Estado del conocimiento de la biota. En: *Capital Natural de México. Vol I. Conocimiento actual de la biodiversidad*, México. pp. 283-322. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- McLachlan, A., Dugan, J.E., Defeo, O., Ansell, A.D., Hubbard, D.M., Jaramillo, E. y Penchaszadeh, P.E. (1996). Beach clam fisheries. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 34, 163-232.
- Maderey, R.L.E. y Jiménez, A.R. (2005). *Principios de hidrogeografía. Estudio del ciclo hidrológico*. Instituto de Geografía. Serie Textos Universitarios No. 1. UNAM. México.
- Martínez-Porchas, M., Martínez-Córdova, L.R. y Ramos-Enríquez, R. (2009). Dinámica del crecimiento de peces y crustáceos. *REDVET Rev. Electrón. Vet.*, 10(10), 1-16.



Consultada el 22 de diciembre de 2018, en <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet/n101009.html>

- Mascareñas, O.I., O.O. Aburto y E.F. Balart. (2003). *Otolitos de peces de arrecife del Golfo de California*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Universidad Autónoma de Baja California. B.C. 121 p.
- Miller, R.R., Mincley, L.W. y Norris, M.S. (2009). *Peces dulceacuícolas de México*. Distrito Federal, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 559 p.
- Miranda, R. y Escala, M.C. (2002). *Guía de identificación de restos óseos de Ciprinidos*. Pub. Biol. Universidad de Navarra, Ser. Zool., 28, 132-146.
- Miranda, R., Galicia, D., Pulido, F.G., y Monks, S. (2008). First record of *Girardinichthys viviparus* in the Lake Tecocomulco, Mexico. *Journal of Fish Biology*, 73: 317-322.
- Miura, T., Suzudi, N., Hagoshi, M. y Yamanura, K. (1976). The rate of production of food consumption of the biwamasu *Onchorhynchus rhodurus* population in Lake Biwa. *Research Population Ecology (Tokyo)*, 17, 135-154
- Moinero, R.M. (1997). ¿Por qué microescala? Departamento de Ingeniería y Ciencias Químicas. Universidad Iberoamericana. *Como se experimenta*, 6, 166-167.
- Moltschaniwskyj, N.A. y Carter, C.G. (2010). Protein synthesis, degradation, and retention: mechanisms of indeterminate growth in cephalopods. *Physiol. Biochem. Zool.*, 83, 997–1008.
- Moore, J.W. y Moore, I.A. (1974). Food and growth of arctic char *Salvelinus alpinus* in the Cumberland sound area of Baffin Island. *Journal of Fish Biology*, 6, 79-92.
- Morales-Nin, B. (1992). *Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos*. FAO Documento Técnico de Pesca NO. 322. Roma, FAO. 58 p.
- Moreau, J. (1987). Mathematical and biological expression of growth in fishes: Recent trends and further developments. En: R.C. Summerfelt y G. E. Hall (Eds.). *The Age and Growth of Fish*. pp. 81-113. Iowa State University Press, Ames.



- Morrison, D.F. (1978). *Multivariate Statistical Methods*. 2nd ed. McGraw-Hill International Book Co. Singapore: 128-169.
- Moyle, P.B. y Cech, J.J. Jr. (2004). *Fishes. An Introduction to Ichthyology*. Fourth edition. Prentice-Hall Hispanoamericana, S.A. México. 612 p.
- Moss, S.M. (1994). Use of nucleic acids as indicators of growth in juvenile white shrimp, *Penaeus vannamei*. *Marine Biology*, 120, 359-367.
- Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H.T. y Wright, P.J. (Editors). 2002. *Manual of fish sclerochronology*. Brest, France: IFREMER-IRD Coedition, 464 p.
- Navarrete, S.N.A., Contreras, G.R. y Elías, G.F. (2003). Abundancia y estado sanitario del mexcalpique (*Girardinichthys viviparus* Bustamante) en cuerpos de agua del centro de México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 9, 143-146.
- Navarrete, S.N.A., Contreras, G.R., Elías, G.F. y Rojas, M.L.B. (2004). Situación de *Girardinichthys viviparus* (especie amenazada) en los lagos de Chapultepec, Zumpango y Requena. *Revista Zoología*, 15, 1-6.
- Nelson, J.S. (2006). *Fishes of the World*. 4a ed. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York. 601 p.
- Nelson, J.S., Grande T.C. y Wilson, M.V.H. (2016). *Fishes of the World*. Fifth Edition. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey. 707 p.
- Nikolsky, V.G. (1963). *The Ecology of Fishes*. Part II. Academic Press London. 352 p.
- Nuñez, I., González, E.G. y Barahona, A. (2003). La biodiversidad: Historia y contexto de un concepto. *Interciencia*, 28(7), 387-393.
- Officer, R., Gason, A., Walker, T.I. y Clement, J.G. (1996). Sources of variation in counts of growth increments in vertebrae from gummy shark, *Mustelus antarcticus* and school shark, *Galeorhinus galeus*: implications for age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 53, 1765-1777.
- Officer, R.A., Day, R.W., Clement, J.G. y Brown, L.P. (1997). Captive gummy sharks, *Mustelus antarcticus*, form hypermineralized bands in their vertebrae during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 2677-2683.



- Oka, M. (1954). Ecological studies on *Taius tumifrons* in the East China Sea by use of fisheries statistics-II. Growth of *Taius tumifrons*. *Univ. of Nagasaki, Res. Rep.*, (2), 8-25.
- Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H.T. y Wright, P.J. (Editors). (2002). *Manual of fish sclerochronology*. Brest, France: IFREMER-IRD Coedition, 464 p.
- Pauly, D. (1981). The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. *Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung*, 28(4): 251-282.
- Pauly, D. (1983). Algunos Métodos simples para la Evaluación de Recursos Pesqueros tropicales. *Fao. Doc. Tec. Pesca*, (234), 49 p.
- Pauly, D. (1984). *Fish Population Dynamics in Tropical Water: A Manual for Use With Programmable Calculator*. International Center for Living Aquatic Resources Management, ICLARM, Estudios and Reviews 8, Manila Philippines, 179 p.
- Pauly, D. y Caddy, J.F. (1985). *A modification of Bhattacharya's method for the analysis of mixtures of normal distributions*. *FAO Fish. Circ.*, 781, 16.
- Peck, L.S., Baker, A.C. y Conway, L.Z. (1996). Strontium labelling of the shell of the Antarctic limpet *Nacella concinna* (Strebel 1908). *Journal of Molluscan Studies*, 62, 315-325.
- Perales-Raya, C., Bartolomé, A., García-Santamaría, M.T., Pascual-Alayón, P. y Almansa, E. (2010). Age estimation obtained from analysis of octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) beaks: improvements and comparisons. *Fish. Res.*, 106, 171-176.
- Pereiro, A.J. (1982). Modelos al uso en dinámica de poblaciones marinas sometidas a explotación. *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanog.*, No.1, 242 p.
- Petersen, C.G.J. (1892). Fiskeribiologiske forhold i Holboek Fjord, 1890-91. *Beretning fra de Danske Biologiske Station for 1890-91*, 1, 121-183
- Petriella, A.M. y Boschi, E.E. (1997). Crecimiento en crustáceos decápodos: resultados de investigaciones realizadas en Argentina. *Invest. Mar. Valparaíso*, 25, 135-157.
- Poole, W.R. (1974). *An introduction to Quantitative Ecology*. McGraw-Hill, series in population biology. New York. 532 p.



- Ponton, D. (2006). Is geometric morphometrics efficient for comparing otolith shape of different fish species? *Journal of Morphology*, 267, 750-757.
- Powell, D.G. (1979). Estimation of mortality and growth parameters from the length-frequency in the catch. *Rapp. P.-V. Réun.CIEM*, 175, 167-169.
- Preston, B.J. (2002). Indirect effects in aquatic ecotoxicology: Implications for ecological risk assessment. *Environmental Management*, 29, 311-323.
- Prince, E.D., Lee, W. y Javech, J.C. (1985). Internal zonation in sections of vertebrae from Atlantic Bluefin Tuna, *Thunnus thynnus*, and their potential use in age determination. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Science*, 42, 938-946.
- Redding, J.J. y Patiño, R. (1993). Reproductive Physiology. En: Evans, D.H. (editor). *The Physiology of Fishes*. pp. 503-534. CRC Press, Inc.
- Riascos, J.M., Guzman, N., Laudien, J., Heilmayer, O. y Oliva, M. (2006). Suitability of three stains to mark shells of *Concholepas concholepas* (Gastropoda) and *Mesodesma donacium* (Bivalvia). *Journal of Shellfish Research*, 26(1), 1-7.
- Riascos, J.M., Heilmayer, O., Oliva, M.E., Laudien, J. y Arntz, W.E. (2008). Infestation of the surf clam *Mesodesma donacium* by the spionid polychaete *Polydora biocipitalis*. *Journal of Sea Research*, 59, 217-227.
- Richardson, CA. (2001). Molluscs as archives of environmental change. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 39, 103-164.
- Ricker, W.E. (1958). Handbook of computation for biological statistical of fish population. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 119, 300 p.
- Ricker, E.W. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, (191), 145-157.
- Ricker, W.E. (1979). Growth rates and models. En: W.S. Hoar, D.J. Randall, and J.R. Brett (Eds.). *Fish Physiology*, volume VIII. Bioenergetics and growth. pp. 677-743. Academic Press, New York.
- Rodríguez-Domínguez, A., Rosas, C., Méndez-Loeza, I. y Markaida, U. (2013). Validation of growth increments in stylets, beaks and lenses as ageing tools in *Octopus maya*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 449, 194-199.



- Roff, D.A. (2006). *Introduction to Computer-Intensive Methods of Data Analysis in Biology*. Cambridge University Press. Nueva York, EUA: 368 p.
- Romero, M.R. y González, L.W. (1986). Edad y crecimiento de la mojarra, *Eugerres plumieri* (Pistes: Gerreidae) de la laguna de La Restinga, Isla de Margarita, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico, UDO*, 25(1, 2), 21-34.
- Rodhouse, P.G. y Hatfield, E.M.C. (1990). Age determination in squid using statolith growth increments. *Fish. Res.*, 8, 323-334.
- Royce, F.W. (1972). *Introduction to the Fishery Sciences*. Academic Press: 252 p.
- Ruiz-Durá, M.F., Orijel, A. y Rodríguez, G. (1970). *Líneas de Crecimiento en Escamas de algunos Peces de México*. Inst. Nal. de Invest. Biol. Pesq. Serie Investigación Pesquera, Estudio 2, 100 p.
- Sabatini, S.E. y Calcagno, J. (2014). Los moluscos como bioindicadores. En: Calcagno, A.J. (Editor). *Los invertebrados marinos*. Chapter: 18. pp. 193-196. Vazquez Mazzini Editores. Arg.
- Saborido-Rey, F. (2012). *Ecología de la reproducción y potencial reproductivo en las poblaciones de peces marinos*. Curso doctorado. Instituto de Investigaciones Marinas (CSIC). Universidad de Vigo, España. 71 p.
- Saito, Q.V.M. (2018). *Aspectos biológico-pesqueros de los gasterópodos Hexaplex princeps (Broderip, 1833) y Opeatostoma pseudodon (Burrow, 1815) de la pesca artesanal en Puerto Ángel, Oaxaca, México*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, México. 125 p.
- Salgado-Ugarte, I.H., Martínez-Ramírez, J., Gómez-Márquez, J.L. y Peña-Mendoza, B. (2000). Some programs for growth estimation in fisheries biology. *Stata Technical Bulletin*, 53, 35-47.
- Salgado-Ugarte, I.H., J.L. Gómez-Márquez y B. Peña-Mendoza. (2005). *Métodos Actualizados Para Análisis de Datos Biológico-Pesqueros*. F.E.S. Zaragoza y D.G.A.P.A, U.N.A.M. México. 240 p.
- Sánchez, C. (02 de abril de 2019). Normas APA en español. Normas APA (7ma edición). <https://normas-apa.org/introduccion/normas-apa-en-espanol/>



- Sarukhán, J., Koleff, P., Carabias, J., Soberón, J., Dirzo, R. J.B. Llorente, Halffter, G., González, R., March, I., Mohar, A., Anta, A. y De La Maza, G.J. (2009). *Capital Natural de México: Conocimiento actual, evaluación y perspectivas de Sustentabilidad. Síntesis*. **México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 100 p.**
- Shepherd J. y Bromage, N. (1996). *Intensive Fish Farming*. Blackwell Science, Inc. U.S.A. 404 p.
- SEMARNAT. (2013). *Cuencas hidrográficas. Fundamentos y perspectivas para su manejo y gestión*. Cuadernos de divulgación ambiental. Centro de Educación y Capacitación para el Desarrollo Sustentable. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 36 p.
- Silliman, R.P. (1967). Analog computer models of fish populations. *Fishery Bulletin*, 66, 31-46.
- Silliman, R.P. (1969). Comparison between Gompertz and von Bertalanffy curves for expressing growth in weight of fishes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 26(1), 161-165.
- Smith, S.E. (1984). Timing of vertebral-band deposition in tetracycline-injected leopard sharks. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 113, 308-313.
- Sparre, P. y Venema, S.C. (1997). *Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales*. Parte I. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca, No. 306.1 Rev. 2, 420 p.
- Stevens, J.D. (1975). Vertebral rings as a means of age determination in the blue shark (*Prionace glauca* L.). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 55, 657-665.
- Summerfelt, C.R. y Hall, G.E. (1987). *Age and growth of fish*. Iowa State University Press, Ames, Iowa. 544 p.
- Tamayo, L.J. (1999). *Geografía Moderna de México*. Editorial Trillas, S.A. de C.V. México, D.F. 512 p.
- Tanaka, S. (1956). A method for analyzing the polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of porgy, *Taitus tumifrons* (T. & S.). *Bull. Tokai Reg. Res. Lab.*, 14, 1-12.



- Tesch, F.W. (1968). Age and Growth: En: Ricker, W.E. (Editor): *Methods for assessment of fish production in freshwaters*. pp. 93-123. Blackwell Scientific Publications. IBP HANDBOOK No. 3.
- Torres-Orozco, B.R.E. y Pérez-Hernández, M.A. (2011). Los peces de México: una riqueza amenazada. *Revista Digital Universitaria*, 12(1), 1-15.
- Tovar-Ávila, J., Arenas-Fuentes, V. y Chiappa-Carrara, X. (2009). Edad y crecimiento del tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus*, en el suroeste del Golfo de México. *Ciencia Pesquera*, 17, 47-58.
- Tovar-Ávila, J.D., Garcés-García, K.C. y Zarza-Meza, E.A. (2014). Estimación del crecimiento del tiburón puntas negras, *Carcharhinus limbatus*, del Golfo de México con un enfoque estocástico. *Ciencia Pesquera*, 22(2), 19-28.
- Trinidad, B.A. (2014). *Modelos de crecimiento en biología, su significado biológico y selección del modelo por su ajuste*. Tesis de Maestría en Ciencias Matemáticas Aplicadas e Industriales. UAM-I. México, D.F. 101 p.
- Taylor, C.C. (1958). Cod growth and temperature. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 23, 366-370.
- Ursin, E. (1967). A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration, and mortality. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 24, 2355-2453.
- Valdez-Moreno, M.E. y S. Contreras-Balderas. (2009). Descripción del cráneo de *Bramocharax caballeroi* Contreras & Rivera 1985 (Pisces, Characidae), pez endémico del Lago de Catemaco, Veracruz, México. *Hidrobiológica*, 19(1), 1-13.
- Velázquez, V.E. y Vega, M.E.C. (2004). Los peces como indicadores del estado de salud de los ecosistemas acuáticos, CONABIO. *Biodiversitas*, 57, 12-15.
- von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Hum.Biol.*, 10(2), 181-213.
- Walford, L.A. (1946). A new graphic method of describing the growth of animals. *Biology Bulletin*, 90(2), 141-147.
- Watanabe, T., Kiron, V. y Satoh, S. (1997). Trace minerals in fish nutrition. *Aquaculture*, 151, 185-207.



- Weatherley A.H. (1972). *Growth and ecology of fish populations*. Academic Press, London. 293 p.
- Weatherley, A.H. y Gill, H.S. (1987). *The biology of fish growth*. Academic Press, 443 p.
- Wetherall, J.A. (1986). A new method for estimating growth and mortality parameters from length-frequency data. *ICLARM Fishbyte*, 4, 12-14
- Weymouth, F.W., Mcmillin, H.C. y Rich, W.H. (1931). Latitude and Relative Growth in the Razor Clam, *Siliqua patula*. *Journal of Experimental Biology*, 8, 228-249.
- Wilson, C.W., Beckman, D.W. y Dean, J.M. (1987). Calcein as a fluorescent marker of otoliths of larval and juvenile fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 116, 668- 670.
- Wootton, R.J. (1990). *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman and Hall. Fish and Fisheries Series 1: 195 p.
- Wourms, J.P. (2005). Functional morphology, development and evolution of Trophotaeniae. En: Uribe, M.C. & H.J. Grier. (Editors). *Viviparous Fishes*. pp. 219-244. New Life Publications. Homestead, FL.
- Zarate, R.J. (2010). *Edad y crecimiento del tiburón martillo Sphyrna lewini (Griffith & Smith, 1834) en la costa sur de Oaxaca, México*. Tesis de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. CICIMAR, IPN. 46 p.
- Zweifel, J.R. y Lasker, L. (1976). Prehatch and posthatch growth of fishes. A general model. *Fishery Bulletin*, 74, 609-621.

Índice temático



A

aleta pectoral, 60, 159

alimento, 7, 17, 21, 27, 25, 29, 49, 55, 57, 63, 83, 84, 88, 122, 123, 149, 150, 151, 153, 154, 155, 156

anabolismo, 95, 96, 122, 150

anádromas, 20

androginia, 20

andropodio, 19

anfídromas, 20

anillos, 29, 44, 46, 48, 49, 57, 58, 62, 63, 65, 68, 69, 71, 73, 74, 75, 77, 78, 79, 90, 104, 115, 117, 159, 160

anillos hialinos, 63

antirostrum, 66

arco neural, 71

asintótica, 85, 91, 93, 100, 124, 127, 131, 133, 134, 137, 145, 146

asteriscus, 62

B

Beverton y Holt, 94, 104, 111, 113, 114, 115, 118, 119, 120, 128, 129

Bhattacharya, 32, 37, 38, 41

biodiversidad, 12, 13, 16

biología pesquera, 25, 26, 57, 93, 132, 133, 149

biomasa, 26, 57, 83, 84, 89, 124, 127, 153

bivalvos, 45, 46, 47, 48, 50

Brody, 91, 93

C

calidad de agua, 149

cámaras óticas, 63

carbohidratos, 154, 155

carbonato de calcio, 50, 62

cartílago, 75

catabolismo, 95, 96, 113, 123

catádromas, 20

cautiverio, 55



ciclo hidrológico, 11

cleitro, 75, 159

componente, 32, 33, 35, 36, 37, 39, 40, 41, 43, 48, 52

concha, 46, 47, 48, 49, 50

crecimiento, 6, 7, 8, 13, 14, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 41, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 57, 58, 60, 63, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 78, 79, 80, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 100, 101, 103, 104, 105, 106, 109, 110, 111, 112, 113, 115, 117, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 127, 128, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 142, 145, 146, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 159, 160, 161

crecimiento relativo, 52

crustáceos, 7, 26, 37, 51, 52, 53, 55, 87, 149, 154

cuenca hidrológica, 12

cuenas hidrográficas, 12, 13

curva de crecimiento, 91, 92, 95, 100, 104, 105, 113, 125

curvilínea, 81

D

densidad, 28, 33, 38, 55, 92, 153, 157

discontinuo, 51

distribución normal, 33, 36, 38, 39

distribuciones, 32, 38, 43, 46, 135, 136, 147

E

edad, 7, 8, 21, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 37, 38, 41, 42, 43, 45, 46, 48, 51, 52, 53, 55, 57, 58, 62, 63, 65, 66, 69, 72, 73, 75, 76, 77, 78, 79, 81, 84, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 100, 101, 103, 104, 105, 106, 108, 109, 111, 112, 114, 115, 117, 118, 120, 124, 129, 131, 132, 134, 140, 141, 146, 147, 148, 151, 153, 156, 159, 160

elasmobranquios, 69, 70, 157

endógenos, 88, 151, 156

energía, 7, 11, 19, 55, 57, 83, 84, 85, 95, 123, 149, 150, 151, 154, 155, 156, 157

escamas, 27, 29, 30, 52, 58, 59, 60, 61, 62, 68, 69, 70, 73, 74, 77, 78, 79, 80, 90, 115, 117, 160

esclerocronología, 25

especies diádromas, 19

especies endémicas, 16, 17

especies estuarinas, 21

Espinas, 60, 69, 73, 74, 76

estanque, 27, 149

estatolitos, 50

estiletes, 50

estructura, 11, 12, 19, 25, 26, 27, 30, 41, 44, 47, 50, 51, 52, 57, 58, 60, 62, 63, 65, 67, 68, 69, 71, 73, 75, 76, 77, 78, 79, 86, 115, 159, 160, 161

estructuras duras, 25, 50, 52, 58, 62, 77, 79, 115, 159, 161



excreción, 83, 84, 151

exógenos, 88, 151, 156

F

factor, 48, 50, 122, 123, 151, 151, 152, 153, 154, 156

factores, 13, 14, 21, 48, 49, 50, 53, 55, 63, 83, 84, 88, 124, 131, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 156, 157

factores ambientales, 21, 49, 55, 63, 83, 151, 152, 156

Factores controladores, 152

Factores directrices, 152

Factores enmascaradores, 152

factores internos, 55

Factores limitantes, 152

foco, 60, 61, 62, 71, 72, 73, 79, 160, 161

Ford, 45, 104, 106, 107, 11, 113, 115, 116

fotoperiodo, 21, 151, 152

frecuencia, 26, 27, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 43, 44, 46, 50, 72, 77, 90, 104, 111, 153

función logística, 131, 134

funciones, 62, 95, 132, 133, 135, 136, 137, 138, 140, 141, 145, 146

G

gasterópodos, 47, 48, 49, 51

gladio, 50

glicerina, 64, 65, 75, 76

Gompertz, 124, 125, 127, 128, 129, 131, 132, 134, 135, 136, 138, 140

gónadas, 86, 150

gonopodio, 19

grados de libertad, 135, 136, 137, 138, 145, 148

Gulland, 26, 27, 84, 85, 87, 89, 90, 92, 93, 95, 101, 104, 107, 108, 115, 117, 118

Gulland y Holt, 104, 109, 110, 111, 113

H

hipótesis, 134, 136, 137, 138, 139

hormonas, 150, 154, 157

I

incremento, 22, 46, 47, 48, 51, 52, 53, 63, 72, 77, 78, 84, 85, 86, 88, 89, 90, 96, 107, 109, 124, 125, 150, 151, 160

incremento marginal, 72, 78, 160

intercepto, 40, 41, 80, 81, 112, 114

intervalos de confianza, 135, 140



invierno, 21, 48, 57, 65, 68, 74, 90

iteroparidad, 19

L

lagunas costeras, 13, 16, 20, 23

lapillus, 62, 63

línea lateral, 60

lípidos, 19, 84, 154, 155

longevidad, 7, 26, 53, 57, 89

longitud, 12, 25, 26, 31, 32, 37, 41, 43, 44, 45, 50, 51, 52, 62, 66, 77, 78, 79, 80, 81, 84, 85, 86, 88, 89, 91, 92, 93, 94, 96, 100, 101, 103, 106, 108, 111, 120, 122, 123, 128, 129, 133, 134, 140, 141, 142, 146, 147, 156, 160

longitud cefálica, 92

longitud estándar, 85

longitud máxima, 101

longitud total, 52, 66, 86

M

madurez sexual, 7, 26, 88, 89, 153,

mandíbulas, 50

manto, 47, 160

marcaje, 27, 29, 46, 50, 78

marcas anuales, 30, 58, 77

margen posterior, 60, 67

matotrofia, 19

máxima verosimilitud, 137, 139

metabolismo, 54, 57, 63, 68, 69, 83, 85, 122, 150, 151, 153, 156, 157

Método de Harding, 32

Método de Petersen, 31, 53

métodos directos, 29, 50, 57

Métodos indirectos, 30, 78

microreservorios, 27

mínimos cuadrados, 40, 108, 116, 117, 118, 137, 139

modelos, 25, 26, 79, 83, 84, 85, 87, 89, 93, 94, 104, 137, 139, 143

moluscos, 7, 17, 25, 26, 37, 45, 46, 47, 48, 50, 52, 62, 128, 149

morfología, 58

mortalidad, 7, 25, 26, 28, 29, 30, 46, 66, 84, 89, 91, 111, 113, 128

muda, 51, 52, 53, 55, 87

N

Nutrición, 154



O

opérculo, 30, 48, 49, 67, 68, 69, 70, 73, 75, 161

organismo euritérmico, 17

osteoblastos, 58

otolitos, 27, 52, 62, 63, 64, 65, 66, 69, 70, 73, 79, 90, 161

P

papel probabilístico, 32

parámetro, 84, 91, 93, 95, 100, 106, 11, 124, 127, 131, 134, 135, 139, 140, 143, 144, 146

partenogénesis, 20

Pauly, 27, 39, 43, 44, 92, 104, 108, 111, 122

peces, 7, 8, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 2, 25, 26, 27, 28, 29, 31, 37, 38, 41, 44, 46, 52, 55, 57, 58, 59, 60, 62, 63, 65, 67, 68, 69, 70, 73, 74, 75, 77, 78, 80, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 92, 93, 106, 109, 113, 120, 122, 123, 125, 128, 131, 132, 133, 134, 135, 142, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 159, 160, 161

pendiente, 33, 38, 39, 40, 41, 44, 81, 92, 105, 106, 112, 114, 119, 153

pesca, 25, 29, 101, 159

peso, 7, 25, 26, 51, 52, 53, 58, 83, 84, 85, 86, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 95, 96, 103, 122, 123, 124, 125, 128, 129, 132, 150, 153, 160

peso total, 86, 96

producción, 7, 26, 45, 83, 89, 90, 123, 157

programa, 115, 119, 140, 142, 143, 144, 145

progresión modal, 31, 43

proteína, 55, 58, 62, 63, 84, 123, 154, 155

protoginia, 120

prueba multivariada, 133, 135, 147

R

radios, 60, 73, 74, 75, 76, 78, 79, 85, 90, 160

Radios, 73

razón de verosimilitud, 136, 137, 138, 140, 141, 142, 143, 144, 146, 148

recaptura, 29, 46, 54, 78

reclutamiento, 28, 58, 66, 83, 89

regiones biogeográficas, 14

reproducción, 7, 18, 19, 20, 52, 53, 55, 83, 151, 154, 159

reservorios, 11, 27

retrocálculo, 62, 79, 81

rostrum, 66

S

sagitta, 62

semelparidad, 19, 20

significancia, 135, 142, 143



sistema acuático, 149

Suma de Cuadrados Residual, 138, 145, 148

sustancias químicas, 78

T

T^2 de Hotelling, 133, 136, 141, 144, 146, 147

talla, 7, 31, 33, 38, 39, 40, 46, 51, 52, 53, 54, 55, 57, 63, 66, 83, 84, 87, 91, 92, 93, 101, 104, 109, 111, 113, 119, 120, 124, 150, 156

teleósteos, 14, 17, 58, 62, 70, 157

temperatura, 16, 21, 49, 55, 57, 63, 65, 71, 74, 88, 90, 121, 151, 152, 154

tinción, 75

trofotenia, 19

V

validación, 77, 78

varianza, 135, 136, 137, 147

verano, 21, 48, 57, 65, 68, 74, 90

vértebra, 70, 71, 72, 73

vértebras, 69, 70, 71, 72, 73, 79, 90, 161

volumen, 63, 84, 85, 122

von Bertalanffy, 44, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 100, 103, 104, 105, 106, 109, 111, 112, 113, 115, 116, 117, 118, 119, 121, 122, 123, 128, 129, 131, 132, 133, 135, 137, 139, 140, 144, 146, 148

W

Walford, 45, 104, 106, 107, 111, 113, 115, 116

Z

zona de incremento, 63

zonas tropicales, 17, 57, 90



Determinación de la edad y crecimiento de organismos acuáticos con énfasis en peces

José Luis Gómez Márquez • Bertha Peña Mendoza

José Luis Guzmán Santiago • Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte

Armando Cervantes Sandoval • Carlos Bautista Reyes • María del Carmen Alejo Plata

La primera edición del libro Métodos para determinar la edad en organismos acuáticos, se publicó en 1994 con el apoyo de la FES Zaragoza, con el objetivo de utilizarlo en los proyectos de investigación de los estudiantes de los Laboratorios Integrales de Biología V y VI, tesis y prestadores de Servicio Social y alumnos del posgrado interesados en el proceso de la evaluación de los recursos acuáticos pesqueros.

A principios de 2015 cuando se agotó la primera versión de este libro, se tomó la decisión de realizar una revisión y actualización de este documento, por medio del apoyo proporcionado por el proyecto DAGPA PAPIME PE213718. Esta nueva versión, incluye dos nuevos capítulos y se mejoraron los ya existentes, al incorporar más información sobre los aspectos de la edad y el crecimiento de los organismos acuáticos, incluyendo aspectos no solo de peces, sino también de moluscos y crustáceos. Se mejoraron aspectos didácticos, se corrigieron errores y se incorporaron algunos ejemplos adicionales para apoyar la información sobre los diferentes métodos que se utilizan en la evaluación de estos factores inherentes a la población.

Por lo tanto, se espera que ésta versión actualizada, sirva como una herramienta de enseñanza para los estudiantes y profesionales de las Ciencias Pesqueras.



Facultad de Estudios Superiores Zaragoza,
Campus I. Av. Guelatao No. 66 Col. Ejército de Oriente,
Campus II. Batalla 5 de Mayo s/n Esq. Fuerte de Loreto.
Col. Ejército de Oriente.
Iztapalapa, C.P. 09230 Ciudad de México.
Campus III. Ex fábrica de San Manuel s/n,
Col. San Manuel entre Corregidora y Camino a Zautla,
San Miguel Contla, Santa Cruz Tlaxcala.

<http://www.zaragoza.unam.mx>

