

Estimación del crecimiento individual en elasmobranquios: la inferencia con modelos múltiples

Individual growth estimation in elasmobranchs: the multi-model inference approach

Ana Bricia Guzmán-Castellanos, Enrique Morales-Bojórquez y Eduardo F. Balart.

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. S. C. Instituto Politécnico Nacional 195, Col. Playa Palo de Santa Rita Sur. La Paz Baja California Sur, 23090. México
e-mail: emorales@cibnor.mx

Guzmán-Castellanos, A. B., E. Morales-Bojórquez y E. F. Balart. 2014. Estimación del crecimiento individual en elasmobranquios: la inferencia con modelos múltiples. *Hidrobiológica* 24 (2): 137-150.

RESUMEN

Los elasmobranquios tienen un papel importante en el ecosistema marino y en las pesquerías mundiales. La descripción precisa y cuantitativa del crecimiento es crucial para evaluar las poblaciones. Este estudio revisa los métodos cuantitativos (asintóticos, no asintóticos y generales), para la modelación del crecimiento individual en elasmobranquios. Se analizan algoritmos y se comparan criterios para la selección de modelos, como los criterios de r^2 y la teoría de la información. El criterio de información de Akaike (AIC) ha sido usado frecuentemente como una medida relativa de la bondad de ajuste de diferentes modelos de crecimiento, así como en la comparación de modelos aplicados a datos de diferentes especies: *Dasyatis americana*, *Carcharhinus acronotus*, *Carcharhinus plumbeus*, *Heterodontus portusjacksoni*, *Malacoraja senta*, *Mustelus asterias* y *Mustelus mustelus*. Se sugiere el uso del AIC para seleccionar el mejor modelo de crecimiento en estudios de elasmobranquios.

Palabras clave: Criterio de información de Akaike, modelos de crecimiento, tiburones, rayas.

ABSTRACT

Elasmobranchs play an important role in marine ecosystem and worldwide fisheries. Accurate and quantitative description of growth is crucial in modeling the demography and fisheries stock assessment. This study reviews the quantitative methods (asymptotic, non-asymptotic, and generalized), algorithms, and criteria for the model selection applied for growth modeling in elasmobranchs. We analyzed and contrasted the criteria for model selection, mainly between model selection using r^2 and information theoretic approach. In marine organisms, the Akaike information criterion (AIC) has been frequently used as a measure of the relative goodness of fit of different growth models, applied to data from different species such as: *Dasyatis americana*, *Carcharhinus acronotus*, *Carcharhinus plumbeus*, *Heterodontus portusjacksoni*, *Malacoraja senta*, *Mustelus asterias* and *Mustelus mustelus*. We suggest the use of AIC to select the best growth model in elasmobranchs studies.

Key words: Akaike information criterion, growth models, shark, rays.

INTRODUCCIÓN

El patrón de crecimiento en los organismos de todos los taxa es un relevante rasgo de su demografía ya que en la medida que un individuo aumenta su talla y peso individual, desde sus fases tempranas de desarrollo, tiende a aumentar su supervivencia; pasa

de ser una presa potencial a convertirse en un potencial depredador. El incremento de la edad se manifiesta en el crecimiento individual; por consiguiente la edad se define como la descripción cuantitativa del tiempo de vida de un organismo, mientras que el crecimiento se define como el cambio en tamaño corporal entre dos instantes de tiempo (DeVries & Frie, 1996). Las varia-

ciones en las tasas de crecimiento se encuentran determinadas por el estado metabólico del organismo, sobre el cual inciden factores como la alimentación y la reproducción, así como por el efecto directo de los factores ambientales (*p.e.* temperatura, salinidad) (Pitcher & Hart, 1982). En los elasmobranquios, al ser organismos poiquiloterms (cuya temperatura corporal se ajusta a la del ambiente), su crecimiento tiene una diferencia en la velocidad de crecimiento asociada a la época del año (Nikolsky, 1963).

El proceso de crecimiento individual depende de dos procesos fisiológicos opuestos muy importantes que son el anabolismo y el catabolismo (von Bertalanffy, 1938). Los modelos pueden describir el crecimiento a partir de relaciones puramente empíricas o incorporando bases teóricas obtenidas por diferentes algoritmos matemáticos dependiendo de dichos procesos. Se debe entender que un organismo crece bajo un patrón en el cual se pueden identificar puntos de inflexión, a la edad y talla, donde inicie un crecimiento rápido o relativamente constante, a una cierta velocidad que le permita alcanzar su talla máxima a una edad determinada. Adicionalmente, la disponibilidad de datos en ciertas tallas determina la facilidad de hacer estimaciones de parámetros particulares. Estimar la talla máxima o asintótica es difícil cuando solo se cuenta con datos de las fases tempranas de crecimiento. En el caso contrario, contar sólo con datos de individuos adultos de la población, dificulta la estimación de los parámetros que definen la forma inicial de la curva de crecimiento. Por esta razón, al menos se pueden identificar tres grupos de modelos de crecimiento individual, definidos como: a) modelos asintóticos, b) modelos no asintóticos, y c) modelos generales de crecimiento.

La relevancia del análisis del crecimiento individual no solo se relaciona con la comprensión de la demografía de las poblaciones, también es de importancia en la administración y toma de

decisiones para el aprovechamiento óptimo de recursos marinos (Rehme *et al.*, 2011). Existen diversos criterios de administración de pesquerías que se sustentan en edad de reclutamiento, de primera reproducción, de migración, de máximo rendimiento, y de primera captura. Así, los recursos marinos sometidos a explotación comercial requieren de un análisis integral de datos, principalmente basados en modelos estructurados por edad (Hilborn & Walters, 1992) donde el análisis del crecimiento individual es un rasgo fundamental, ya que es un importante componente del cambio de la biomasa, que tiene repercusiones inmediatas sobre el rendimiento de una pesquería. El presente trabajo muestra una revisión de los modelos de crecimiento individual, algoritmos de estimación de parámetros y criterios de selección de modelos candidatos, con el objetivo de mostrar el estado del arte en modelación de la relación edad y talla en elasmobranquios.

DISCUSIÓN

Modelos de crecimiento asintótico. Estos modelos asumen que el organismo crece hasta alcanzar una talla asintótica, la cual es una talla límite promedio genéticamente determinada para su especie. Este proceso se ha descrito desde dos eventos fisiológicos opuestos, el anabolismo y el catabolismo (von Bertalanffy, 1938). Se asume que el crecimiento del organismo está dirigido por una velocidad de crecimiento que la lleva a su talla asintótica. Aunque el modelo propuesto por von Bertalanffy (1938) ha sido aceptado y usado ampliamente para explicar el crecimiento individual de diversos taxa, existen diversos modelos alternos para explicarlo (Tabla 1). Quizá la parte de mayor dificultad para describir el crecimiento individual está en las fases tempranas de desarrollo, ya que en ese momento es relevante conocer si existen puntos de inflexión que indiquen la fase rápida del crecimiento. La mayoría de los elasmobranquios, presentan un desarrollo placentario y

Tabla 1. Modelos asintóticos de crecimiento individual usados en elasmobranquios.

Nombre	Modelo	Parámetros	Referencia
Modelo Hiperbólico	$Lt = \alpha * x\beta + x$	2	Gulland & Holt (1959)
Modelo de Ricker	$Lt = \alpha x e^{\beta x}$	2	Ricker (1954)
Modelo de Beverton-Holt	$Lt = \frac{\alpha x}{1 + \beta x}$	2	Beverton & Holt (1959)
Modelo Gamma	$Lt = \alpha x^y e^{-\beta x}$	3	Troynikov & Gorfine (1998)
Modelo Schnute	$Lt = \left(\alpha^c + (\beta^c - \alpha^c) \frac{1 - e^{-a(t-\tau_1)}}{1 - e^{-a(\tau_2 - \tau_1)}} \right)^{\frac{1}{c}}$	4	Schnute (1981)
Gompertz	$Lt = L\alpha(e^{-e^{-k(t-t_0)}})$	3	Ricker (1975)
von Bertalanffy	$Lt = L\alpha(1 - e^{-k(t-t_0)})$	3	von Bertalanffy (1938)
Modelo Richards	$Lt = \frac{L\infty}{[1 + e^{(-kx + b)}]^m}$	4	Richards (1959)

no tienen una fase larvaria, es decir, que al nacer cuentan con las estructuras y función de un depredador. Esto significa que no todos los casos de crecimiento asintótico son adecuadamente descritos por la propuesta de von Bertalanffy (1938). En algunos casos, quizá sea necesario no asumir un tiempo cero (t_0), definido como la edad teórica en la cual la talla del organismo es cero, sino considerar una L_0 , definida como la talla de nacimiento (Fabens, 1965). En otras ocasiones, es posible que los datos sean informativos de la descripción de una curva sigmoidea, y de esta forma un modelo sigmoideo de tipo logístico puede ser un buen descriptor del crecimiento individual. Sin embargo, es complicado asumir *a priori* una forma funcional de crecimiento, por consiguiente es una tarea difícil de establecer la forma en la cual crece un determinado organismo (Ohnishi & Akamine, 2006).

El modelo de crecimiento de von Bertalanffy para elasmobranquios se puede modificar, al incorporar la talla de nacimiento (L_0) (Fabens, 1965). Debido a que el valor de t_0 es desconocido, se sugiere que en su lugar se emplee un estimado de la longitud de nacimiento (L_0) más que la t_0 (Carlson *et al.*, 2003). Esta modificación proporcionará una estimación de parámetros que serán más precisos en la descripción de los datos observados. No se debe juzgar por apreciación visual el modelo candidato que describirá mejor el crecimiento; sino que por procedimiento se deben analizar las posibles hipótesis asociadas al patrón de crecimiento, lo cual implica la confrontación estadística de los modelos candidatos y los datos obtenidos, considerando los supuestos biológicos que dieron origen a los modelos candidatos e intentando analizar todas las posibilidades, con el objeto de evidenciar el patrón de crecimiento que los datos describen (Araya *et al.*, 2006; Farrel *et al.*, 2010; Barreto *et al.*, 2011).

Modelos de crecimiento no asintótico. Existe otro grupo de modelos en los cuales la estimación de una talla asintótica no es posible. Esto se debe a que los datos no son informativos de esa asíntota. Este tipo de modelos se utiliza principalmente para describir el crecimiento en fases tempranas del desarrollo (juveniles). La forma del crecimiento en esta etapa es normalmente descono-

cida; pero a su vez contiene información valiosa sobre la forma en la cual se presentan los cambios en la velocidad de crecimiento, la cual se asume asociada a un patrón ontogénico y de alimentación en fases tempranas, en comparación con la fase adulta. Estos cambios en la velocidad del crecimiento se expresan como puntos de inflexión, que a su vez pueden denotar cambios en la supervivencia (Gisbert, 1999). Esta última se espera aumente, ya que los organismos estarán cambiando de una talla y edad en la cual su condición potencial de ser depredado disminuirá, en la medida que inicie su fase de crecimiento rápido (Luthy *et al.*, 2005; González *et al.*, 2010).

Algunos de los modelos más comúnmente usados son del tipo empírico, es decir, aquellos en los cuales sus parámetros no tienen significado biológico explícito. Como ejemplo de ellos están los modelos lineal, potencial, potencial extendido y el de persistencia (Luthy *et al.*, 2005; Flores *et al.*, 2010; González *et al.*, 2010; Grist *et al.*, 2011; Mercier *et al.*, 2011). Estos modelos pueden ser lineales, incluyendo un punto de inflexión, ya que solo describen el patrón que se esperaría observar en las fases de crecimiento temprano. Un modelo alternativo no empírico para describir el crecimiento no asintótico bajo supuestos biológicos es el propuesto por Tanaka (1982), el cual hace especial énfasis en la estimación del punto de inflexión a la edad y talla (Tabla 2).

Modelos de crecimiento generalizados. En años recientes se han desarrollado modelos que a través de una sobreparametrización en su formulación, permiten considerar a otros modelos de crecimiento como casos particulares del mismo. Los parámetros adicionales resultan en una mayor flexibilidad en la descripción de los tipos de crecimiento posibles. Tres de los modelos usados con mayor frecuencia son el generalizado de von Bertalanffy también conocido como el modelo de Chapman (1961), el modelo propuesto por Richards (1959), y la propuesta de Schnute (1981) (Tabla 3). Otra interesante propuesta fue la desarrollada por Hernández-Llamas y Ratkowsky (2004) quienes integraron en un modelo general las curvas de von Bertalanffy, Gompertz, Richards y el modelo logístico; es decir, propusieron un modelo general de tipo

Tabla 2. Modelos de crecimiento individual no asintóticos usados para grupos de equinodermos, moluscos y crustáceos.

Nombre	Modelo	Parámetros	Referencia
Modelo de Tanaka	$Lt = \left(\frac{1}{\sqrt{a}}\right) \ln(2\alpha(t - \beta) + 2\sqrt{\alpha^2(t - \beta)^2 + \alpha\kappa}) + d$	4	Tanaka (1982)
Modelo Weibull	$Lt = 1 - \exp(x^b) = \alpha(1 - \exp\{-[x(x - y)]^\delta\})^\delta$	4	Seber & Wild (1989)
Modelo Exponencial	$Lt = \alpha * e^{(b * x)}$	2	Seber & Wild (1989)
Modelo Potencial	$Lt = \alpha + x^b$	2	Mercier <i>et al.</i> (2011)
Modelo Potencial Extendido	$Lt = \alpha * x^{\frac{b \cdot c}{x}}$	3	Mercier <i>et al.</i> (2011)
Modelo de Persistencia	$Lt = \alpha * x^{b * e^{\left(\frac{-c}{x}\right)}}$	3	Mercier <i>et al.</i> (2011)

Tabla 3. Modelos generalizados de crecimiento individual aplicado a diversos taxa.

Nombre	Modelo	Parámetros	Referencia
von Bertalanffy modificado 2 parámetros	$Lt = L_{\infty}(1 - be^{-kt}) = L_{\infty} - (L_{\infty} - L_0)^{-kt}$	3	Fabens (1965) Cailliet <i>et al.</i> (2006)
von Bertalanffy modificado 2 fases	$Lt = L_{\infty}(1 - e^{-kA_t(t-t_0)}) + \varepsilon_t$	3	Soriano <i>et al.</i> (1992)
Gompertz modificado de 2 fases	$Lt = L_0 eG(1 - e^{-kt}), G = \ln(L_{\infty}/L_0)$	4	Ricker (1975)
Generalizado von Bertalanffy	$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-kD^{D(t-t_0)}})^{1/D}$	4	Pauly (1981)
Generalizado de Richards	$Lt = \frac{a}{(1 + be^{-c(t-d)})^{1/c}}$	2	Ohnishi & Akamine (2006)
Generalizado de Schnute 1	$Lt = \left[y_1^b + (y_2^b - y_1^b) \frac{1 - e^{-a(t-\tau_1)}}{1 - e^{-a(\tau_2-\tau_1)}} \right]^{1/b}$	4 Caso 1: $a \neq 0,$ $b \neq 0$	Schnute (1981)
Generalizado de Schnute 2	$Lt = y_1 \exp \left[\ln \left(\frac{y_2}{y_1} \right) \frac{1 - e^{-a(t-\tau_1)}}{1 - e^{-a(\tau_2-\tau_1)}} \right]$	4 Caso 2: $a \neq 0,$ $b = 0$	Schnute (1981)
Generalizado de Schnute 3	$Lt = \left[y_1^b + (y_2^b - y_1^b) \frac{\tau - \tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \right]^{1/b}$	4 Caso 3: $a = 0,$ $b \neq 0$	Schnute (1981)
Generalizado de Schnute 4	$Lt = y_1 \exp \left[\ln \left(\frac{y_2}{y_1} \right) \frac{\tau - \tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \right]$	4 Caso 4: $a = 0,$ $b = 0$	Schnute (1981)
Ratkowsky	$Lt = l_i + \frac{(l_f - l_i)(1 - k^{m-1})}{(1 - k^{n-1})}$ $m = 1 + (n - 1)(t - t_i) / (t_f - t_i)$	3	Ratkowsky (1986)

asintótico, lo mismo aplica para los modelos de Richards (1959) y de Chapman (1961).

El modelo general de Schnute (1981) tiene la cualidad de ser una generalización matemática que puede describir modelos de crecimiento de tipo asintótico y no asintótico, dependiendo de los parámetros que se resuelvan y de las condiciones iniciales que se asuman para su solución. El modelo de Schnute (1981) admite ocho distintas soluciones, con cuatro curvas asintóticas y cuatro no asintóticas; incluso se puede desempeñar adecuadamente ante datos poco informativos sobre la tendencia del patrón de crecimiento, es decir, contar solo con datos en la parte asintótica, o bien, solo en la parte correspondiente al crecimiento rápido. La flexibilidad de estos modelos generales permite la aplicación en datos no sólo de peces sino también de otros taxa como moluscos, equinodermos, crustáceos y celenterados (Troynikov & Gorfine, 1998; Shelton *et al.*, 2006; Rogers-Bennett *et al.*, 2007; Flores *et al.*, 2010; Schwarz & Alvarez, 2010).

Estimación de parámetros en modelos de crecimiento individual. Dependiendo del tipo de modelo que se está resolviendo es el número de parámetros que se deben estimar (Tablas 1-3). La parametrización es un proceso complejo; en sus inicios, las propuestas de Beverton y Holt (1957) y Ricker (1975) sugerían la estimación de parámetros a través de ajustes lineales. Esto signi-

ficó que si el modelo de crecimiento se podía igualar a una regresión del tipo lineal, entonces los parámetros se podían estimar a través del cálculo de la ordenada al origen y la pendiente. Si esta condición no se presenta, entonces el enfoque para la estimación de los parámetros se debe realizar con ajustes no lineales, los cuales se basan en algoritmos de búsqueda directa, principalmente algoritmos de Newton, Marquardt y Levenberg-Marquardt entre otros (Neter *et al.*, 1996; Pawitan, 2001).

Las funciones objetivo que de manera frecuente se utilizan para la estimación de parámetros se muestran en la Tabla 4. La más simple es la suma de la diferencia de los cuadrados (SSQ), la cual tiene dos variantes, una con una función aditiva del error $\sum_{i=1}^n (O_i - C_i)^2$, o la otra como una función multiplicativa del error $\sum_{i=1}^n (\ln O_i - \ln C_i)^2$ (Rodríguez-Domínguez *et al.*, 2012); donde O_i denota el valor observado de la edad, C_i es el valor estimado de la edad con cualquier modelo del tipo asintótico, no asintótico o generalizado, y \ln es el logaritmo natural. La suposición de que los valores de crecimiento individual a la edad tengan una distribución log normal, se debe a que la variación se incrementa en la medida en que el organismo crece. Esto significa que aumenta la dispersión de los datos de edad y talla después de las fases de crecimiento temprano; de esta forma la transformación logarítmica

Tabla 4. Funciones objetivo más comunes para la estimación de parámetros en modelos de crecimiento individual.

Nombre	Algoritmo	Referencia
Suma de la diferencia de cuadrados (SSQ)	$SSQ = \sum_{i=1}^n (O_i - C_i)^2$	Burnham & Anderson (2002)
Verosimilitud	$L(\theta d) = \prod_{i=1}^n \frac{1}{\sigma \sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(O_i - C_i)^2}{2\sigma^2}\right)$	Wang & Liu (2006)
Logaritmo negativo de verosimilitud	$-\ln L = \sum_{i=1}^n \left[-\frac{1}{2} \ln 2\pi - \frac{1}{2} \ln(\sigma^2) - \frac{(O_i - C_i)^2}{2\sigma^2}\right]$	Cerdenares-Ladrón de Guevara <i>et al.</i> (2011)
Algoritmo mixto de verosimilitud	$L(\beta, \sigma X, Y) = \prod_{t=1}^N \left\{ \frac{1-p}{\sigma \sqrt{2\pi}} \exp\left[-\frac{(Y_t - f_t(X_1, \dots, X_k; \beta))^2}{2\sigma^2}\right] + \frac{2p}{\sigma g \sqrt{p}} \left[1 + \frac{(Y_t - f_t(X_1, \dots, X_k; \beta))^{-4}}{(g\sigma)^4}\right]^{-1} \right\}$	Chen & Fournier (1999)

ca puede transferir a los datos una aproximación a la distribución normal, estabilizando así la varianza. En teoría, este tratamiento podría estar asociado a procesos multiplicativos, desde las fases tempranas de crecimiento hasta el crecimiento de los individuos más viejos de la población. De acuerdo con el teorema del límite central, la transformación logarítmica se aproximará a una distribución normal de la forma $\varepsilon = N(0, \sigma^2)$ (Quinn & Deriso, 1999; Wang & Liu, 2006).

Otro algoritmo con amplio uso es el de las funciones de máxima verosimilitud (Hilborn & Walters, 1992). En este caso se debe asumir una forma de distribución desde la cual, se estimarán los parámetros del modelo de crecimiento individual. La ventaja de este tipo de funciones objetivo es que los parámetros se estimarán una vez que la función de probabilidad alcance su máximo valor, de manera tal, que el estimado de máxima verosimilitud de los parámetros representa el valor más probable de los mismos, dados los datos utilizados. Normalmente, la función de verosimilitud se puede transformar a una expresión logarítmica negativa de verosimilitud ($-\ln L$). Esta nueva forma de expresión de la función objetivo, permite reducir la superficie de respuesta en la cual se están estimando de manera iterativa los parámetros del modelo de crecimiento (Quinn & Deriso, 1999).

Otra forma alternativa para estimar parámetros se basa en algoritmos de verosimilitud mixta (Chen & Fournier, 1999), los cuales son una extensión de las funciones típicas de distribución, principalmente las de tipo discreto; la ventaja que ofrecen en comparación con los algoritmos de verosimilitud descritos previamente, es que contienen dos parámetros adicionales: uno relacionado con la proporción de datos anómalos (p) y otro que afecta el valor de la desviación estándar (g), ocasionando que la mayoría de los datos puedan ser utilizados en la estimación de los parámetros, por consiguiente aumentan el poder del ajuste del modelo a los datos (Chen & Fournier, 1999; Chen *et al.*, 2003).

La utilización de algoritmos de máxima verosimilitud permitieron la solución de una gran cantidad de modelos alternativos

de crecimiento individual, sin la condición necesaria de expresar, a través de una regresión lineal, los componentes y parámetros de algún modelo candidato (Alp *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2011; Montgomery *et al.*, 2010). En la actualidad, ésta es la forma común y aceptada de estimación de parámetros, la cual se ha convertido en la mejor opción para la estimación de parámetros (Quinn & Deriso, 1999).

Estimación de intervalos de confianza de los parámetros. Los intervalos de confianza para los parámetros estimados por máxima verosimilitud se pueden calcular de tres maneras distintas: a) métodos asintóticos, b) métodos de simulación Monte Carlo, y c) perfiles de verosimilitud. Cada una de las técnicas de estimación de parámetros se pueden utilizar independientemente del tipo de función objetivo que se haya seleccionado para estimar los parámetros. De acuerdo con Polachek *et al.* (1993) los métodos asintóticos y los de simulación Monte Carlo tienen la desventaja de estimar intervalos de confianza simétricos, mientras que el método de perfiles de verosimilitud puede hacer estimaciones de intervalos de confianza asimétricos. Los métodos asintóticos para estimar intervalos de confianza no se utilizan en la actualidad, siendo la simulación Monte Carlo la más común, sobre todo en su rutina de bootstrap parametrizado. Para este caso, se supone que la edad de los individuos fue asignada con error, entonces, los valores simulados de la edad a en el tiempo t se estiman de acuerdo con Fournier y Archibald (1982):

$$a'_t = a_t \exp(\varepsilon)$$

donde a'_t es la edad simulada, a_t es la edad observada y ε es una variable independiente con distribución normal, media = 0 y varianza σ^2 , n es el número de datos. El estimador de la varianza es:

$$\sigma^2 = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n (\ln(a_t) - \ln(a'_t))^2$$

De esta manera, la simulación Monte Carlo se debe replicar entre 2,000 y 10,000 veces, estimando en cada corrida los

parámetros del modelo candidato (Hilborn & Walters, 1992; Punt & Hilborn, 1996). Dado que esta técnica de análisis también se reconoce como un estimador consistente por simulación (Gelman *et al.*, 1995), se puede estimar el sesgo de los parámetros, utilizando como valor de referencia la mediana de las salidas de la simulación Monte Carlo (Punt & Hilborn, 1996). Otra opción es estimar el promedio de las simulaciones, que corresponderá al valor promedio del estimado del parámetro. Se puede estimar la desviación estándar de las simulaciones y este valor corresponde al error estándar del parámetro estimado. Una vez conocidos el valor del promedio y la desviación estándar, se puede calcular el coeficiente de variación, y también el sesgo de los parámetros, definido como la diferencia entre la media de la simulación Monte Carlo y el estimado original. Una estimación del porcentaje de sesgo se puede estimar si el estimador de sesgo se divide entre el valor estimado por la función objetivo multiplicado por 100% (Deriso *et al.*, 1985; Jacobson *et al.*, 1994). La técnica de Monte Carlo se apoya en la orientación estocástica correcta de los valores simulados de edad, por consiguiente se asume que los datos simulados tienen las mismas propiedades estadísticas que los datos originales.

Otra opción para estimar los intervalos de confianza (*IC*) de los parámetros, es el cálculo de perfiles de verosimilitud. Estos se estiman suponiendo una distribución χ^2 , con m grados de libertad (Polacheck *et al.*, 1993; Punt & Hilborn, 1996). En este caso la estimación de los *IC* se puede realizar de manera conjunta o independiente para los parámetros de interés. En el caso de la estimación independiente de los *IC* para cada parámetro, se definen todos los valores que cumplen la siguiente condición (Polacheck *et al.*, 1993):

$$IC = 2[L(Y|p_{est}) - L(Y|p)] \leq \chi_{m,1-\alpha}^2$$

Donde:

$L(Y|p_{est})$ es la máxima verosimilitud del parámetro y

$L(Y|p)$ es la verosimilitud del parámetro dentro del perfil de verosimilitud.

$\chi_{1,1-\alpha}^2$ es el valor de la distribución χ^2 a un nivel de confianza $1 - \alpha$ y $m = 1$.

De esta forma, el *IC* para el estimador acepta a todos los valores menores o iguales a 3.84 (Polacheck *et al.*, 1993). En caso de existir correlación de parámetros dentro del modelo de crecimiento individual, donde el caso de von Bertalanffy es el mejor ejemplo de ello, entonces es necesario estimar los intervalos de confianza de manera conjunta (contornos de máxima verosimilitud). Bajo esta circunstancia, entonces el valor de referencia de χ^2 tendrá la condición de $1 - \alpha$ y $m = 2$ y el *IC* tendrá que aceptar a todos los valores menores o iguales a 5.99 (Cerdenares-Ladrón de Guevara *et al.*, 2011).

Selección de modelos. En una gran cantidad de investigaciones publicadas, se establecen los valores del coeficiente de determinación r^2 y del coeficiente de variación (*CV*), como criterios de selección entre diferentes modelos candidatos de crecimiento individual. El criterio de selección se fundamenta en identificar el modelo candidato con el valor de r^2 más cercano a 1 y con el *CV* más bajo. De acuerdo con Burnham y Anderson (2002), r^2 es una medida de la descripción y de la variación del ajuste del modelo a los datos, sin embargo, no es un criterio útil para seleccionar modelos que compiten por describir los datos observados.

En el caso de modelos de crecimiento individual, el criterio para seleccionar el mejor modelo que describe la relación talla-edad, se basa en la teoría de la información, comúnmente conocida como el criterio de información de Akaike (Akaike, 1973) (*AIC* por sus siglas en inglés); éste se basa en la distancia Kullback-Leibler que mide la aproximación del modelo calculado con los datos reales, seleccionando así el mejor modelo candidato (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis & Marelías, 2008). Este enfoque jerarquiza los modelos basados en el valor del *AIC*; comparando este valor entre los modelos candidatos; aquel que resulta con el valor más bajo se considera el mejor modelo (Caillet *et al.*, 2006; Romine *et al.*, 2006; Griffiths *et al.*, 2010). La premisa más importante del método del *AIC* es penalizar la cantidad de parámetros de cada uno de los modelos, basándose en el principio de parsimonia; es decir, existe un criterio basado en la bondad de ajuste del modelo a los datos, definido a través de la función objetivo de máxima verosimilitud o *SSQ*, al mismo tiempo existe una penalización asociada a la cantidad total de parámetros del modelo. En consecuencia, se esperaría un mejor ajuste del modelo a los datos, en la medida que aumenta el número de parámetros. El *AIC* equilibra adecuadamente estos dos componentes, y su resultado final es un criterio cuantitativo para la selección de modelos. La expresión del *AIC* es la siguiente:

$$AIC = (-\ln L \times 2) + (2 \times \theta)$$

Donde $-\ln L$ es el logaritmo natural negativo de verosimilitud estimado por una función logarítmica de verosimilitud, y θ es el número de parámetros estimados en cada modelo candidato de crecimiento. Para conocer el soporte estadístico que tienen los modelos candidatos, que no fueron considerados como el modelo candidato ganador, se estiman las diferencias de Akaike definidas como Δ_i ; las cuales de acuerdo con Burnham y Anderson (2002), si $\Delta_i > 10$ denota modelos candidatos sin apoyo estadístico que no deben ser tomados en cuenta. Por el contrario, si $\Delta_i < 2$ entonces tienen una alta evidencia como funciones alternativas; mientras que modelos con $4 < \Delta_i < 7$ pueden ser tomados en cuenta, aunque con menor soporte estadístico que los anteriores. De tal forma, que Δ_i es un indicador del desempeño de cada modelo candidato. La formulación para estimar Δ_i se representa como:

$$\Delta_i = AIC_{c,i} - AIC_{c,\min}$$

Donde:

$AIC_{c,min}$ es el modelo candidato con el valor más bajo de AIC que representa el modelo candidato ganador, y

AIC_i representa el valor de AIC estimado para los otros modelos candidatos ($i = 1 \dots n$).

Adicionalmente, para cuantificar la evidencia a favor que tiene cada modelo candidato, también se estiman los factores ponderados de Akaike (w_i); cuya expresión es:

$$w_i = \frac{\exp(-0.5 \times \Delta_i)}{\sum_{k=1}^n \exp(-0.5 \times \Delta_k)}$$

En esta expresión el valor de w_i se estima para los n modelos candidatos. Las expresiones del estimador del AIC pueden variar según las siguientes condiciones:

a) Si la estimación de parámetros se realiza con una función objetivo basada en la suma de las diferencias cuadráticas (SSQ), entonces el procedimiento para la estimación de $AIC_{c,min}$ se basa en el siguiente procedimiento (Katsanevakis, 2006):

$$AIC_{c,min} = AIC_c + \frac{[2 \times \theta \times (\theta + 1)]}{(n - \theta - 1)}$$

Donde:

$$AIC_c = n \times \ln(\hat{\sigma}^2) + (2 \times \theta), \text{ y } \hat{\sigma}^2 = \frac{SSQ}{n}$$

b) Si el tamaño de la muestra es pequeño, es decir, si $n/\theta < 40$ entonces se debe usar una forma de estimación de AIC que pueda corregir el sesgo (Burnham & Anderson, 2002) y la expresión se escribe como sigue (Katsanevakis *et al.*, 2007):

$$AIC_{c,min} = \frac{AIC_c + [2 \times \theta \times (\theta + 1)]}{(n - \theta - 1)}$$

Donde:

$$AIC_c = n \times \left[\ln \left(2 \times \pi \times \frac{SSQ}{n} \right) \right] + (2 \times \theta)$$

Al usar una función objetivo del tipo SSQ , una vez que se estima el valor del $AIC_{c,min}$, se puede continuar con la estimación de Δ_i y w_i , que se obtienen de acuerdo con los estimadores descritos con anterioridad. En las opciones mostradas para $AIC_{c,min}$, el número de parámetros puede aumentar si el valor de $\hat{\sigma}^2$ se estima dentro de la función objetivo, sin embargo, es recomendable que se utilice un estimador aritmético independiente para el cálculo de $\hat{\sigma}^2$, así se le restan parámetros de búsqueda al algoritmo de búsqueda directa, y se vuelve más eficiente en la estimación de los parámetros de crecimiento de los modelos candidatos (Hilborn & Walters, 1992). No obstante, Katsanevakis (2006), Katsa-

nevakis *et al.* (2007) y Katsanevakis y Marvelias (2008) prefieren la estimación de $\hat{\sigma}$ dentro de los parámetros totales, por esa razón las expresiones de los incisos a) y b) descritos previamente, consideran $\theta + 1$, lo cual significa que la función objetivo (SSQ) considera como un parámetro más a $\hat{\sigma}$, además de los θ parámetros de cada modelo candidato de crecimiento.

En muchas ocasiones sucede que los valores de Δ_i cumplen con las condiciones de: a) $\Delta_i < 2$, o b) $4 < \Delta_i < 7$ una vez que se concluye con el análisis de la estimación del $AIC_{c,min}$. Cuando esto sucede, significa que existen además del modelo candidato ganador, otros modelos alternos que también tienen un grado de explicación aceptable, en términos del ajuste de los modelos a los datos. Esto significa que los parámetros de interés de los modelos candidatos que cumplen una condición aceptable de Δ_i pueden ser mejorados. Para lograr esto, se debe estimar el valor esperado del parámetro de interés ($\hat{\theta}_i$), usando el siguiente estimador:

$$\hat{\theta}_i = \sum_{i=1}^n w_i \times \bar{\theta}_i$$

Este estimador asume que el valor del parámetro $\hat{\theta}_i$ corresponde a un valor esperado que cruza sobre todos los modelos, donde el valor de $\bar{\theta}_i$ debe ser estimado de manera individual para cada modelo candidato que resulta con valores satisfactorios de Δ_i ($\Delta_i < 2$, o b) $4 < \Delta_i < 7$). Por consiguiente, este procedimiento explica que el valor de $\hat{\theta}_i$ es mejor que aquel estimado para $\bar{\theta}_i$, sin importar si el valor de $\bar{\theta}_i$ correspondió al modelo candidato con el mejor valor del $AIC_{c,min}$. Esto implica una corrección al valor de $\bar{\theta}_i$ que mejora el valor del parámetro. Una vez estimado $\hat{\theta}_i$ se puede estimar su intervalo de confianza con base en lo siguiente:

$$\text{error estándar } (\hat{\theta}_i) = \sum_{i=1}^n w_i \times \left[\left(\frac{\text{var } \bar{\theta}_i}{g_i} \right) + (\bar{\theta}_i - \hat{\theta}_i)^2 \right]^{1/2}$$

Donde la $\text{var } \frac{\bar{\theta}_i}{g_i}$ corresponde a la varianza estimada de $\bar{\theta}_i$ de acuerdo con el ajuste del modelo candidato g_i . De esta manera, además de estimar el mejor valor del parámetro de interés definido como $\bar{\theta}_i$, también se pueden estimar sus intervalos de confianza. Katsanevakis (2006) y Katsanevakis y Marvelias (2008) muestran este enfoque aplicado a la estimación y corrección de la longitud asintótica de diversas especies.

Otro criterio de selección de modelos candidatos lo mostró Tovar-Ávila *et al.* (2009) para seleccionar modelos de crecimiento en su estudio con el tiburón *Heterodontus portusjacksoni*. Este corresponde a la utilización de la estimación del valor medio de Kullback para $\Delta(M_1, M_2)$, donde M_1 representa un modelo candidato. El criterio se basa en lo siguiente, si $\Delta(M_1, M_2) < 0$ entonces el modelo M_2 se ajusta mejor a los datos de crecimiento en comparación con M_1 (Troynikov & Walker, 1999). Aunque este método no prueba una hipótesis estadística formal, sí permite la comparación entre modelos para seleccionar una función de densidad

de probabilidad, o bien, los parámetros de crecimiento que mejor se ajusten a los datos. Este método es recomendable cuando se comparan modelos que tienen el mismo número de parámetros; se considera que la solución de Kullback es equivalente al criterio del *AIC*.

En la selección de modelos candidatos cuando se usan modelos generalizados, los submodelos anidados son una solución alternativa al modelo general, principalmente por la cancelación de parámetros, o bien, porque los parámetros tienden hacia valores de cero o de uno, lo cual los aproxima a formas más simples de modelos candidatos de crecimiento (Richards, 1959; Chapman, 1961; Schnute, 1981; Hernández-Llamas & Ratkowsky, 2004). De acuerdo con Hilborn y Mangel (1997) la estimación de la tasa de verosimilitud es recomendada para modelos generalizados (anidados), aunque también el *AIC* es factible. Comparativamente, la tasa de verosimilitud se basa en un procedimiento de inferencia, mientras que el *AIC* se basa en uno de optimización.

Otro criterio de selección de modelos se basa en el denominado criterio de información bayesiano, comúnmente referido como *BIC* (por su abreviación en inglés). La expresión matemática que estima el *BIC* se define como:

$$BIC = (-\ln L \times 2) + [\theta \times \ln(n)]$$

donde θ es el número de parámetros estimados y n es el número de observaciones. Ya con el valor estimado de *BIC*, el modelo

candidato que resulta ganador se define con la menor estimación de *BIC* (Wang & Liu, 2006).

De acuerdo con esto, la elección de modelos candidatos de crecimiento individual no deben basarse en criterios como valores de coeficientes de determinación (r^2) o coeficientes de variación (*CV*), pues no son criterios adecuados para la elección de modelos, y en su lugar se sugieren criterios robustos como la teoría de la información (Burnham & Anderson, 2002).

Casos de estudio en elasmobranquios. En el contexto general del análisis del patrón de crecimiento en elasmobranquios debe en principio observar la naturaleza de los datos, reconociendo un patrón asintótico de crecimiento, de lo contrario indica que quizá solo se tenga información de las fases tempranas del crecimiento. La ubicación de la fase de desarrollo ontogénico que se desea analizar es básico, ya que a partir de ahí, se podrán seleccionar los modelos candidatos que deben ser utilizados para comparar distintas hipótesis que describan de manera adecuada los datos observados (Soriano *et al.*, 1992; Mercier *et al.*, 2011; White *et al.*, 2011).

Hilborn y Mangel (1997) explican que los modelos con la mayor cantidad de parámetros tienden a mostrar una mayor capacidad de ajuste, en comparación con modelos que tienen menos parámetros. Un criterio para lograr establecer una elección adecuada, debe considerar la bondad de ajuste del modelo, ya sea por diferencias cuadráticas, o por una función de verosimilitud. En la figura 1, se ejemplifican traslapes de las distintas curvas

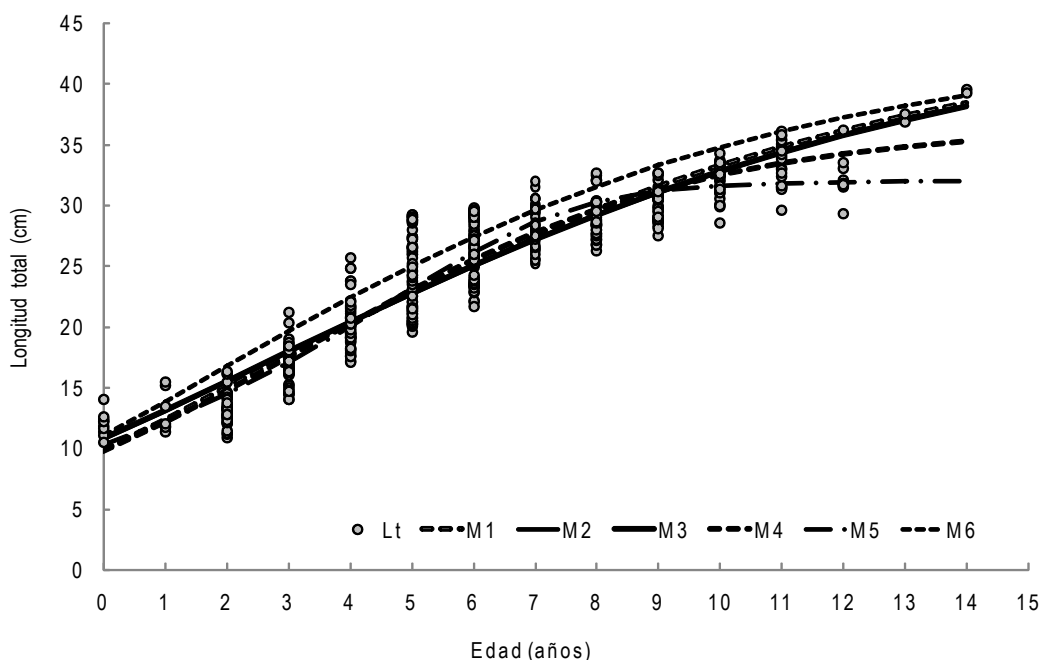


Figura 1. Curvas teóricas de crecimiento individual de tipo asintótico denotadas como modelo candidato (M). Cada M intenta describir el patrón de crecimiento individual mostrando ajustes teóricos traslapados y difíciles de discriminar.

de crecimiento teórico; que causan que las estimaciones de r^2 sean cercanas y difíciles de diferenciar entre sí, lo cual puede ocasionar una elección equivocada del modelo candidato que mejor describa los datos de talla y edad. Katsanevakis (2006) analizó datos de edad y talla del tiburón arenoso (*Carcharhinus plumbeus*) (Tabla 5), indicando que el modelo de Gompertz tuvo el menor valor de AIC_c . Sin embargo, los modelos de Schnute-Richards, von Bertalanffy, y el generalizado de von Bertalanffy mostraron un valor estimado de $\Delta_i < 2$, y esto significa que los modelos tienen una alta evidencia como funciones alternativas de crecimiento individual, lo cual no se obtuvo con el modelo logístico. Si el criterio de selección del modelo candidato de crecimiento se hubiera seleccionado a partir del criterio de r^2 , la elección habría sido complicada, ya que prácticamente todos los valores son $r^2 = 0.928$, el orden de cambio entre los valores estimados de r^2 fueron de diez milésimas, lo cual no es un criterio de elección.

Barreto *et al.* (2011) analizaron el crecimiento de *Carcharhinus acronotus* empleando análisis vertebrales de 339 tiburones. Diferentes modelos de crecimiento fueron ajustados a los datos observados de edad longitud: la ecuación de von Bertalanffy (VBGFa), una modificación de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (VBGFb), el modelo de crecimiento de Gompertz, Richards y Schnute. Para ajustar la curva del modelo de VBGFb se predefinió la talla de nacimiento incorporando L_0 estimado con base en VBGFa, también se usó la media entre la talla del individuo de vida libre más pequeño y el embrión más grande, y la media de las longitudes retrocalculadas para la edad 0, así como individuos con una marca de nacimiento evidente. Los resultados

de la definición del mejor ajuste entre los modelos fueron evaluados usando el criterio de información de Akaike. Se calcularon también los pesos de Akaike, los cuales se usaron para demostrar que modelo se ajustó mejor a los datos. Se obtuvo como resultados que el AIC más bajo fue la estimación del modelo de crecimiento de Richards, el cual fue considerado el mejor modelo para describir el crecimiento del tiburón *C. acronotus*. Este fue seguido por el modelo de Gompertz, el cual tuvo un valor similar al AIC $\Delta_i < 2$, los modelos de VBGFa y VBGFb y el modelo de Schnute fueron el tercero, cuarto y quinto modelos respectivamente (Tabla 6).

Natanson *et al.* (2007) estimaron la edad y el crecimiento para la raja *Malacoraja senta* a partir de 306 vértebras centrales de organismos capturados en la costa norte de New Hampshire y Massachusetts. Las funciones de crecimiento del modelo de von Bertalanffy (VBGF) fueron ajustadas a los datos observados de longitud total-edad. Para los datos retrocalculados se usó la ecuación original de von Bertalanffy incorporando la talla de nacimiento (L_0 en vez de t_0). Para este modelo se usaron 2 variaciones: a) para 3 parámetros L_{max} , k y $L_0 = 11$ cm de LT; b) para dos parámetros L_{max} y k . Como una alternativa al análisis de von Bertalanffy se usó la función de crecimiento de Gompertz (FCG); las mismas 2 variaciones descritas para el modelo de VBGF fueron también usadas para FCG. Todos estos modelos de crecimiento fueron ajustados usando una regresión no lineal, dónde los datos observados de longitud y los retrocalculados de edad se obtuvieron independientemente. Adicionalmente, se aplicaron 5 casos del modelo de crecimiento de Schnute (1981). El caso del mejor ajuste estuvo determinado por el criterio de selección de Akaike

Tabla 5. Aplicación del enfoque de la inferencia de modelos múltiples para datos de crecimiento individual de *Carcharhinus plumbeus*. Tomado de Katsanevakis (2006). En el número de parámetros (θ) de cada modelo candidato se incluye el valor de σ , es decir $\theta + 1$.

Modelo	Número de parámetros	Valores de AIC	Δ_i	w_i	Valor de r^2
Gompertz	4	13179.55	0.00	31.0	0.92
Schnute-Richards	6	13179.58	0.03	30.5	0.92
von Bertalanffy	4	13180.49	0.94	19.3	0.92
von Bertalanffy generalizado	5	13180.53	0.98	19.0	0.92
Logístico	4	13189.14	9.59	0.3	0.92

Tabla 6. Aplicación del enfoque de la inferencia de modelos múltiples para datos de crecimiento individual de *Carcharhinus acronotus*. Tomado de Barreto *et al.* (2011). En el número de parámetros (θ) de cada modelo candidato se incluye el valor de σ , es decir $\theta + 1$.

Modelo	Número de parámetros	Valores de AIC	Δ_i	w_i
Richards	5	1684.59	0	0.51
Gompertz	4	1684.73	0.12	0.48
von Bertalanffy	4	1695.39	10.79	0
von Bertalanffy generalizado	3	1732.62	182.65	0
Schnute	5	2646.65	964.04	0

y por el criterio de información bayesiana. Los resultados mostraron que el mejor modelo candidato fue el de Schnute (caso 2) tanto para sexos agrupados, como para los sexos por separado. Finalmente, concluyen que la dificultad en el ajuste de las curvas de crecimiento del modelo de VBGF no es un evento raro en elasmobranchios, debido a que la sobreestimación de la talla de nacimiento es bastante común (Tabla 7).

Farrell *et al.* (2010) analizó tres versiones del modelo de von Bertalanffy y de Gompertz para *Mustelus asterias*. Para cada modelo de manera progresiva eliminó un parámetro a la vez y lo solucionó para así describir el crecimiento individual de la especie; se encontró que los modelos típicos de tres parámetros fueron los

que mejor describieron los datos de talla y edad de *M. asterias* (Tabla 8).

Henningsen & Leaf (2010) describieron el crecimiento de la raya de espina *Dasyatis americana*. Los modelos de crecimiento de von Bertalanffy (VBGF), el modelo de Gompertz y el modelo logístico fueron ajustados a los datos observados de talla-edad. Los resultados mostraron que de acuerdo al criterio de información de Akaike, las hembras crecen de acuerdo con el patrón mostrado por el modelo logístico, mientras que los machos y los sexos combinados lo hacen según el patrón de Gompertz. Usualmente, el VBGF es el modelo que describe el tipo de crecimiento dinámico de la raya americana de espina, porque facilita la comparación

Tabla 7. Aplicación del enfoque de la inferencia de modelos múltiples para datos de crecimiento individual de *Malacoraja senta*. Tomado de Natanson *et al.* (2007).

Modelo	Sexo	N	Número de parámetros	Valores de AIC	Δ_i	w_i
Generalizado de Schnute 1	Combinados	305	4	1488.05	50.92	0.10
Generalizado de Schnute 4	Separados	305	4	1437.13	0.00	0.00

Tabla 8. Aplicación del enfoque de la inferencia de modelos múltiples para datos de crecimiento individual de *Mustelus asterias*. Tomado de Farrell *et al.* (2010).

Modelo	Número de parámetros	Valores de AIC	Δ_i	w_i
von Bertalanffy	3	426.78	0.00	0.45
von Bertalanffy	2	429.67	2.89	0.11
von Bertalanffy	1	431.49	4.71	0.04
Gompertz	3	426.99	0.21	0.40
Gompertz	2	436.52	9.74	0.00
Gompertz	1	448.13	21.35	0.00

Tabla 9. Aplicación del enfoque de la inferencia de modelos múltiples para datos de crecimiento individual *Dasyatis americana*. Tomado de Henningsen y Leaf (2010). En el número de parámetros (θ) de cada modelo candidato se incluye el valor de σ , es decir $\theta + 1$.

Modelo	Sexo	Número de parámetros	Valores de AIC	Δ_i	Valor de r^2
Gompertz	Machos	4	232.34	0	0.92
	Hembras		298.31	17.61	0.95
	Combinados		645.58	0	0.89
Bertalanffy	Machos	3	233.52	1.18	0.91
Logístico	Hembras	4	306.83	26.13	0.94
	Combinados		645.94	0.36	0.89
Logístico	Machos		232.79	0.45	0.92
	Hembras		280.70	0	0.95
	Combinados		650.35	4.77	0.09

con otros taxa, sin embargo el uso del VBGF no imposibilita la validez de modelos alternativos, especialmente el de Gompertz, el cual describe los patrones de crecimiento individual para ambos sexos (Tabla 9).

En conclusión, la forma en la cual se analizan los datos de edad y talla ha cambiado en la última década. Aunque no han surgido nuevos modelos de crecimiento, el cambio más notable se ha documentado en los enfoques de estimación de parámetros, principalmente en la aceptación de algoritmos de máxima verosimilitud, los cuales se basan en al menos dos funciones básicas de densidad de distribución, una de ellas la función de distribución normal, y otra con función de distribución log normal. Esto lleva a la elección de la forma en la cual los residuales son evaluados para lograr el mejor ajuste del modelo teórico de crecimiento a los datos; se puede usar un análisis de tipo multiplicativo o aditivo, y la diferencia radica en que el primero usa una transformación logarítmica de los datos observados y estimados, mientras que el segundo no lo requiere. El uso de residuos con efecto multiplicativo es más efectivo en la estimación de parámetros para modelos de crecimiento, ya que los logaritmos pueden transferir a los datos una forma de distribución normal, lo cual tiende a estabilizar la varianza. Este procedimiento ayuda a estimar los parámetros de manera más efectiva y es el rumbo que debe seguir el análisis de crecimiento individual aplicado a este grupo de organismos.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología México por el apoyo recibido a través del proyecto clave CB-2012-01 179322, y por la beca para estudios de Doctorado recibida por la primera autora. A dos árbitros anónimos quienes realizaron valiosas sugerencias que mejoraron la lectura y entendimiento de las ideas expresadas en esta contribución.

REFERENCIAS

- AKAIKE, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *In: Petrov, B. N. & F. Csaki (Eds.). Second International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, pp. 267-281.*
- ALP, A. C. KARA, F. ÜCKARDES, J. CAROL & E. GARCÍA-BERTHOU. 2011. Age and growth of the European catfish (*Silurus glanis*) in a Turkish reservoir and comparison with introduced populations. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21 (2): 283-294.
- ARAYA, M. & L. A. CUBILLOS. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. *Environmental Biology of Fishes* 77: 293-300.
- BARRETO, R. R., R. P. LESSA, F. H. HAZIN & F. M. SANTANA. 2011. Age and growth of the black nose shark, *Carcharhinus acronotus* (Poey, 1860) off the northeastern Brazilian Coast. *Fisheries Research* 110: 170-176.
- BEVERTON, R. J. H. & S. J. HOLT. 1957. *On the dynamics of exploited fish populations. Fisheries Investigation.* London. 533 p.
- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON. 2002. *Model selection and multimodel inference.* Springer, New York. 454 p.
- CAILLIET, G. M., D. WADE, H. SMITH, F. MOLLET & K. J. GOLDMAN. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes* 77: 211-228.
- CARLSON, J. K., E. CORTÉS & D. BETHEA. 2003. Life history and population dynamics of the finetooth shark (*Carcharhinus isodon*) in the northeastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 101: 281-292.
- CERDENARES-LADRÓN DE GUEVARA, G., E. MORALES-BOJÓRQUEZ & R. RODRÍGUEZ. 2011. Age and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Marine Biology Research* 7 (5): 488-499.
- CHAPMAN, D. G. 1961. *Statistical problems in dynamics of exploited fisheries population.* University of California Publishers in Statistics 4, pp. 153-168.
- CHEN, X., H. LU, B. LIU & Y. CHEN. 2011. Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, based on statolith microstructure off the Exclusive Economic Zone of Chilean waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91 (1): 229-235.
- CHEN, Y. & D. FOURNIER. 1999. Impacts of atypical data on Bayesian inference and robust Bayesian approach in fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 56: 1525-1533.
- CHEN, Y., Y. JIAO & L. CHEN. 2003. Developing robust frequentist and Bayesian fish stock assessment methods. *Fish and Fisheries* 4 (2): 105-120.
- DERISO, R. B., T. J. QUINN II, & P. R. NEAL. 1985. Catch-at-age analysis with auxiliary information. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 42: 815-824.
- DEVRIES, D. R. & R. V. FRIE. 1996. Determination of age and growth. *In: Murphy, B. R. & D. W. Willis (Eds.). Fisheries techniques.* American Fisheries Society, pp. 483-512.
- FABENS, A. J. 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth* 29: 265-289.
- FARRELL, E. D., S. MARIANI & M. W. CLARKE. 2010. Age and growth estimates for the starry smoothhound (*Mustelus asterias*) in the Northeast Atlantic Ocean. *ICES Journal of Marine Science* 67: 931-939.
- FLORES, L., B. ERNST & A. M. PARMA. 2010. Growth pattern of the sea urchin, *Loxechinus albus* (Molina, 1782) in southern Chile: evaluation of growth models *Marine Biology* 157: 967-977.
- FOURNIER, D. & C. P. ARCHIBALD. 1982. A general theory for analyzing catch at age data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 39: 1195-1207.

- GELMAN, A., J. CARLIN, H. STERN & D. RUBIN. 1995. *Bayesian data analysis*. Chapman and Hall, Chicago. 552 p.
- GISBERT, E. 1999. Early development and allometric growth patterns in Siberian sturgeon and their ecological significance. *Journal of Fish Biology* 54: 852-862.
- GRIFFITHS, S. P., G. C. FRY, F. J. MANSON & D. C. LOU. 2010. Age and growth of long tail tuna (*Thunnus tonggol*) in tropical and temperate waters of the central Indo-Pacific. *ICES Journal of Marine Science* 67: 125-134.
- GRIST, E., G. D. JACKSON & M. G. MEEKAN. 2011. Does a snapshot show the whole picture? Intrinsic limitations to growth inference of the short lived and fast growing. *Environmental Biology of Fishes* 90: 111-120.
- GONZÁLEZ, A. F., J. OTERO, G. J. PIERCE & A. GUERRA. 2010. Age, growth, and mortality of *Loligo vulgaris* wild paralarvae: implications for understanding of the life cycle and longevity. *ICES Journal of Marine Science* 67: 1119-1127.
- GULLAND, J. A. & S. HOLT. 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *Journal du Conseil CIEM* 25:47-49.
- HADDON, M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton. 406 p.
- HENNINGSEN, A. & R. T. LEAF. 2010. Observations on the captive biology of the Southern stingray. *Transactions of the American Fisheries Society* 139 (3): 783-791.
- HERNÁNDEZ-LLAMAS, A. & D. A. RATKOWSKY. 2004. Growth of fishes, crustaceans and molluscs: estimation of the von Bertalanffy, Logistic, Gompertz and Richards curves and a new growth model. *Marine Ecology Progress Series* 282: 237-244.
- HILBORN, R. & M. MANGEL. 1997. *The ecological detective. Confronting models with data*. Monographs in population biology. Academic Press, Princeton. 315 p.
- HILBORN, R. & C. WALTERS. 1992. *Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty*. Chapman-Hall, New York. 570 p.
- JACOBSON, L. D., N. LO & J. T. BARNES. 1994. A biomass-based assessment model for northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin* 92: 711-724.
- KATSANEVAKIS, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research* 81 (2-3): 229-235.
- KATSANEVAKIS, S. & C. D. MARAVELIAS. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries* 9: 178-187.
- KATSANEVAKIS, S., M. THESSALOU-LEGAKI, C. KARLOU-RIGA, E. LEFKADITOU, E. DIMITRIOU & G. VERRIPOULOS. 2007. Information-theory approach to allometric growth of marine organisms. *Marine Biology* 151 (3): 949-959.
- LUTHY, S., J. E. SERAFY, R. K. COWEN, K. L. DENIT & S. SPONAUGLE. 2005. Age and growth of larval Atlantic sailfish, *Istiophorus platypterus*. *Marine and Freshwater Research* 56: 1027-1035.
- MERCIER, L., J. PANFILI, C. PAILLON, AN'DIAYE, D. MOUILLOT & A. M. DARNAUDEA. 2011. Otolith reading and multi-model inference for improved estimation of age and growth in the gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92: 534-545.
- MONTGOMERY, S. S., C. T. WALSH, M. HADDON, C. L. KESBY & D. D. JOHNSON. 2010. Using length data in the Schnute model to describe growth in a metapenaeid from waters off Australia. *Marine and Freshwater Research* 61: 1435-1445.
- NATANSON, L. J., J. S. SULIKOWSKI, J. R. KNEEBONE & P. C. TSANG. 2007. Age and growth for the smooth skate, *Malacoraja senta*, in the Gulf of Maine. *Environmental Biology of Fishes* 80: 293-308.
- NETER, J., M. H. KUTNER, W. WASSERMAN & J. NACHTSCHEN. 1996. *Applied linear statistical models*. McGraw-Hill/Irwin, Chicago. 1408 p.
- NIKOLSKY, G. V. 1963. *The Ecology of Fishes*. Academic Press, London. 352 p.
- OHNISHI, S. & T. AKAMINE. 2006. Extension of von Bertalanffy growth model incorporating growth patterns of soft and hard tissues in bivalve molluscs. *Fisheries Science* 72:787-795.
- PAULY, D. 1981. The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. *Meeresforschung* 28:251-282.
- PITCHER T. J. & HART P. 1982. *Fisheries Ecology*. Chapman and Hall, London. 408 p.
- PAWITAN, Y. 2001. *In all likelihood: Statistical modeling and inference using likelihood*. Oxford University Press, New York. 554 p.
- POLACHECK, T., R. HILBORN & A. E. PUNT. 1993. Fitting surplus production models: comparing methods and measuring uncertainty. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 50: 2597-2607.
- PUNT, A. E. & R. HILBORN. 1996. *Biomass dynamic models. User's Manual*. FAO Computerized Information Series (Fisheries). FAO. 62 p.
- QUINN T. & R. DERISO. 1999. *Quantitative fish dynamics*. Oxford University Press. Oxford. 560 p.
- RATKOWSKY, D. A. 1983. *Nonlinear regression modeling*. Marcel Dekker. New York. 297 p.
- REHME, S. E., L. A. POWELL & C. R. ALLEN. 2011. Multimodel inference and adaptive management. *Journal of Environmental Management* 92: 1360-1364.
- RICKER, W. E. 1954. Stock and recruitment. *Journal of Fisheries Research Board Canada* 11: 559-623.
- RICKER, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. *Journal of Fisheries Research Board Canada* 191: 1-382.

- RICHARDS, J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10: 290-300.
- RODRÍGUEZ-DOMÍNGUEZ, G., S. G. CASTILLO-VARGASMACHUCA, R. PÉREZ-GONZÁLEZ & A. ARAGÓN-NORIEGA. 2012. Estimation of the individual growth parameters of the brown crab *Callinectes bellicosus* (Brachyura, Portunidae) using a multi-model approach. *Crustaceana* 85 (1): 55-69.
- ROGERS-BENNETT, L., D. W. ROGERS & S. A. SCHULTZ. 2007. Modeling growth and mortality of red abalone (*Haliotis rufescens*) in northern California. *Journal of Shellfish Research* 26 (3): 719-727.
- ROMINE, J. G., R. D. GRUBBS & J. A. MUSICK. 2006. Age and growth of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in Hawaiian waters through vertebral analysis. *Environmental Biology of Fishes* 77: 229-239.
- SCHNUTE, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 38: 1128-1140.
- SEBER, G. A. & C. J. WILD. 1989. *Growth models*. Nonlinear regression. John Wiley and Sons, Inc. 768 p.
- SORIANO, M., MOREAU, J., HOENIG J. M & PAULY, D. 1992. New functions for the analysis of two-phase growth of juvenile and adult fishes, with application to Nile perch. *Transactions of the American Fisheries Society* 121:486-493.
- SHELTON, A., D. A. WOODBY, K. HEBERT & J. D. WITMAN. 2006. Evaluating age determination and spatial patterns of growth in red sea urchins in Southeast Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society* 135: 1670-1680.
- SCHWARZ, R. & J. A. ALVAREZ. 2010. Growth model identification of short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil using statoliths. *Fisheries Research* 106: 177-184.
- TANAKA, M. 1982. A new growth curve which expresses infinitive increase. *Publication of the Amakusa Marine Biology Laboratory* 6 (2): 167-177.
- TOVAR-ÁVILA, J., V. S. TROYNIKOV, T. I. WALKER & R. W. DAY. 2009. Use of stochastic models to estimate the growth of the Port Jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni*, off eastern Victoria, Australia. *Fisheries Research* 95: 230-235.
- TROYNIKOV, V. S. & GORFINE, H. K. 1998. Alternative approach for establishing legal minimum lengths for abalone based on stochastic growth models for length increment data. *Journal of Shellfish Research* 17: 827-831.
- TROYNIKOV V. S. & T. I. WALKER. 1999. Vertebral size-at-age heterogeneity in gummy shark harvested off southern Australia. *Journal of Fish Biology* 54: 863-877.
- VON BERTALANFFY, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology* 10: 181-213.
- WANG, Y. & Q. LIU. 2006. Comparison of Akaike information criterion (AIC) and Bayesian information criterion (BIC) in selection of stock–recruitment relationships. *Fisheries Research* 77: 220-225.
- WHITE, E., C. MINTO, C. P. NOLAN, E. KING, E. MULLINS, & M. CLARKE. 2011. First estimates of age, growth, and maturity of boar fish (*Capros aper*): a species newly exploited in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 68: 61-66.

Recibido: 24 de julio de 2012.

Aceptado: 21 de octubre del 2013.