

**EDAD, CRECIMIENTO Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DEL
MARLÍN PICUDO, *Tetrapturus pfluegeri*, EN EL OCÉANO
ATLÁNTICO CENTRO Y SUR OCCIDENTAL**



Maite Pons

pons.maite@gmail.com

Licenciada en Ciencias Biológicas

Tesis para obtener el título de Maestría

Universidad de la República Oriental del Uruguay

Facultad de Ciencias

PEDECIBA Biología / Sub-área Ecología

Abril de 2013

Orientador: Dr. Alejandro Brazeiro

Profesor adjunto. Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, CP: 11400, Montevideo – Uruguay. Tel: (598) 2-5258618, Int.147, ecologiaap@gmail.com

Co-Orientador: Dr. Freddy Arocha

Profesor adjunto. Departamento de Biología Pesquera, Universidad de Oriente (UDO). Av. Universidad, CP: 6101, Cumaná, Sucre - Venezuela. Tel: 0293-400-2111, farochap@gmail.com

Co-Orientador: Dr. David Die

Profesor adjunto. Division of Marine Biology and Fisheries, Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, Universidad de Miami. 4600 Rickenbacker Causeway. Miami, FL 33149 – EEUU. Tel: 305-421-4607, ddie@rsmas.miami.edu

Laboratorio de Ejecución: Departamento de Recursos Pelágicos, Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA)

Responsable: Andrés Domingo

Constituyente 1497, Montevideo, Uruguay. CP: 11200. Tel: (598) 2-4004689, adomingo@dinara.gub.uy

y

Grupo Biodiversidad y ecología de la conservación, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

Responsable: Dr. Alejandro Brazeiro

Igua 4225, CP: 11400, Montevideo – Uruguay. Tel: (598) 2-5258618 Int.147, ecologiaap@gmail.com

Agradecimientos

La participación de diferentes países en el presente estudio (Venezuela, Brasil y Uruguay) permitió obtener una importante cantidad de muestras en un amplio rango de la distribución espacial del marlín picudo. Esto fue posible gracias al trabajo de observadores científicos, tanto a bordo como en muestreos de desembarque, de los tres países, así como a la voluntad y cooperación de los coordinadores de dichos programas. En particular, quiero agradecer a Freddy Arocha de Venezuela, Fabio Hazin de Brasil y Andrés Domingo de Uruguay por facilitar las muestras para el presente estudio. Además, a José Gregorio Núñez y Alexander Barrios por realizar los cortes de las muestras de Venezuela y a Patricia Pihneiro por el envío de las muestras limpias desde Brasil.

Por otro lado quiero agradecerle a mi tutor, Alejandro Brazeiro, y a mis co-tutores, Freddy Arocha y David Die, por el apoyo constante en la realización de ésta tesis. En especial a Andrés Domingo por darme la oportunidad de realizar esta maestría y por muchas otras oportunidades y consejos de vida a lo largo de estos 9 años que hemos trabajado juntos. Además, a Inés Lorenzo por facilitarme todo el material disponible para trabajar en el laboratorio de Edad y Crecimiento de la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA).

A nivel personal quiero agradecerle a mi esposo, Javi, y a mi familia por estar siempre. A mis compañeros de trabajo y amigos por sus consejos y apoyo a nivel laboral y personal: Rodrigo Forselledo, Sebastián Jiménez, Federico Mas, Philip Miller y Cecilia Passadore.

Este trabajo fue financiado por el Programa de investigación intensiva sobre marlines de la Comisión Internacional para la Conservación del Atún Atlántico (CICAA) y la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII).

2.2.4.	Comparación entre grupos (sexo y regiones)	58
2.2.5.	Estimación de mortalidad natural	59
2.3.	Resultados	60
2.3.1.	Retrocálculo	60
2.3.2.	Ajuste de los modelos de crecimiento	62
2.3.3.	Mortalidad natural	68
2.4.	Discusión.....	68
2.4.1.	Retrocálculo.....	68
2.4.2.	Crecimiento	69
2.4.3.	Mortalidad natural	72
CAPÍTULO III: ESTRUCTURA POBLACIONAL DEL MARLÍN PICUDO:		
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE TALLAS Y SEXO		
3.1.	Introducción	74
3.1.1.	Hipótesis de trabajo	75
3.1.2.	Objetivo general	76
3.1.3.	Objetivos específicos	76
3.2.	Metodología	76
3.2.1.	Distribución espacial y temporal de tallas	76
3.2.2.	Distribución espacial y temporal de sexos	77
3.2.3.	Estructura de edades	79
3.3.	Resultados	79
3.3.1.	Distribución espacial y temporal de tallas	79
3.3.2.	Distribución espacial y temporal de la proporción de sexos	83
3.3.3.	Estructura de edades	87
3.4.	Discusión.....	88
DISCUSIÓN GENERAL.....		
	Implicancias para el manejo.....	92
	Limitaciones del estudio	93
	Recomendaciones	94
BIBLIOGRAFÍA		
ANEXOS		
		107

Resumen

En la última década se ha observado un declive de las poblaciones de varias especies de grandes peces pelágicos como los marlines en el Océano Atlántico. Sin embargo, existe una gran incertidumbre en estas estimaciones debido, principalmente, a la falta de información biológica que permita la utilización de modelos estructurados por edad en sus evaluaciones. La introducción de clases de edad a los modelos de evaluación de stock surge a partir del reconocimiento de que las mismas contribuyen diferencialmente a la producción de biomasa y remoción a lo largo del tiempo. Por lo tanto, la estimación de parámetros de crecimiento, así como la determinación de estructura de edades en una población es sumamente importante para reducir esta incertidumbre y mejorar las medidas de manejo de estas especies. En particular, existe un gran desconocimiento de las características biológicas y de historia de vida del marlín picudo *Tetrapturus pfluegeri*, en relación a otras especies de marlines. Debido a esto, el objetivo de la presente tesis, ha sido estimar la edad, el crecimiento y la variación espacio-temporal de la estructura poblacional del marlín picudo en el Océano Atlántico Centro y Sur Occidental. La edad de los individuos se determinó a través de la lectura de las marcas periódicas que presentan los radios de la aleta anal. Las muestras utilizadas cubren una amplia zona del Océano Atlántico desde los 25°N hasta los 40°S y fueron obtenidas en las flotas artesanales de enmalle e industrial de palangre pelágico venezolanas y flotas industriales de palangre pelágico de Brasil y de Uruguay. Se evaluaron diferentes modelos de crecimiento y los parámetros fueron estimados por sexo y por regiones. Las regiones analizadas fueron la región del Atlántico Central Oeste (ACO) y la región del Atlántico Sur Occidental (ASO), al norte y al sur de los 5°N respectivamente. El número de espinas leídas para la región del ACO fue de 296 y en el ASO de 120. El rango de tallas de las muestras utilizadas varió entre 110 y 202 cm de longitud fork. Los resultados demostraron que el tercer radio de la aleta anal en el marlín picudo es adecuado para la determinación de la edad y estudios de crecimiento en esta especie. Existió una periodicidad anual en la formación de las marcas de crecimiento con una edad máxima estimada de 7 años. La mayoría de los individuos capturados presentaron entre 3 y 4 años de edad. El modelo identificado como el más parsimonioso para modelar la relación entre

la talla de los individuos y la edad fue el de von Bertalanffy. En general, se estimó para la especie un K de $0,58 \text{ años}^{-1}$, un L_{∞} de 172 cm y un t_0 de $-1,07 \text{ años}$. Según este modelo el marlín picudo alcanza los $110 \text{ cm} \pm 20 \text{ cm}$ en el primer año de vida y por lo tanto adquiere más de la mitad de su tamaño total durante este corto periodo de tiempo. Existieron además diferencias en los parámetros de crecimiento entre regiones, no así entre sexos dentro de una misma región. Los valores de K fueron mayores en la región del ACO, sugiriendo una velocidad de crecimiento más acelerada que en el ASO. Sin considerar los efectos del muestreo, estas diferencias en K pueden deberse a diferencias genéticas entre poblaciones o sub-poblaciones o a diferencias producidas por factores ambientales. Si bien hasta el momento se acepta que el marlín picudo compone un único stock en el Océano Atlántico Occidental, deberían realizarse estudios genéticos y/o de marcado-recaptura para confirmar o refutar la existencia de dos poblaciones en esta área. Por otro lado, se observó una relación lineal positiva entre la talla del marlín picudo y la latitud en el área de estudio; a medida que aumentó la latitud las tallas de los individuos también aumentaron. Un patrón similar ha sido observado en otras especies de peces de pico en el Océano Atlántico y Pacífico. Esto puede deberse a que los peces de mayor tamaño tienen menos requerimientos energéticos para viajar la misma distancia que los de menor tamaño y, además, tamaños corporales mayores permitirían a los marlines picudos conservar más el calor en altas latitudes donde las temperaturas son más bajas. Éste es el primer estudio de edad y crecimiento del marlín picudo y los resultados obtenidos en la presente tesis serán relevantes para la futura evaluación de esta especie.

Abstract

During the last decade a decline has been observed in some large pelagic fish populations such as marlins in the Atlantic Ocean. However, large uncertainty exists in these estimations due to the lack of information regarding biological parameters required as inputs for age structured assessment models. The introduction of ages classes into stock assessment arise from the recognition that each class contribute differentially to the biomass production and harvesting in time. Therefore, information about growth parameters as well as age population structure are essential to reduce this uncertainty and to improve fisheries management. Particularly, a lack of knowledge exist regarding biological characteristics and life history of the spearfish *Tetrapturus pfluegeri*, comparing to other billfish species. Consequently, the aim of this thesis is to estimate the age, growth and spatio-temporal patterns of spearfish population structure in the Central and Southwestern Atlantic. The ages of the individuals were estimated through the identification of periodical growth bands in the third spine of the anal fin. The samples used were collected in a large zone of the Western Atlantic between 25°N and 40°S, obtained on the artisanal gillnet and commercial longline fleets of Venezuela and commercial longline fleets from Brazil and Uruguay. Different growth models were evaluated and the estimated parameters were compared between sexes and regions. The regions analyzed were the Western Central Atlantic (WCA) and the Southwestern Atlantic (SWA), north and south of 5°N, respectively. The numbers of readable spines were 296 in the WCA and 120 in the SWA. The size range of these samples varied between 110 and 202 cm in length. The results showed that the third spine of the anal fin in the spearfish is suitable for age and growth studies. An annual periodicity was observed in the formation of growth bands with a maximum age of 7 years. Most of the spearfish caught were around 3 and 4 years old. The von Bertalanffy growth model was identified as the most accurate, estimating a K of 0.58 years^{-1} , L_{∞} of 172 cm and t_0 of -1.07. According to this model the spearfish reaches $110 \text{ cm} \pm 20 \text{ cm}$ in its first year acquiring more than a half of its total length in this short period. In addition, growth rates varied between regions but not between sexes. K values were higher in the ACO suggesting a faster growth rate compared with the ASO. This difference between regions

could be caused by genetic differentiation between populations or sub-populations or by environmental factors affecting these parameters. While so far it is accepted that the spearfish comprise a single stock in the Western Atlantic, genetic and/or capture-mark-recapture studies should be carried out to demonstrate the existence of two populations in this region. Also, a linear relationship between spearfish size and latitude were observed in the study area; as the latitude increase the length of the individuals also increase. A similar pattern was observed in other billfish species on the Atlantic and Pacific Oceans. One explanation could be that larger fish need less energy to travel the same distance as one smaller and, also, larger body sizes allow spearfish to retain more heat in high latitudes where temperatures are lower. This is the first study of age and growth in this species and the information presented in this thesis is going to be relevant in their future stock assessment.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La determinación de edad y estimación del crecimiento en peces es particularmente importante en el contexto de la dinámica de poblaciones en general y en el manejo de los recursos pesqueros en particular (Hill et al. 1989, Andersen y Pauly 2006). Para realizar un correcto manejo de los mismos es importante, no solo conocer sus capturas, sino también la dinámica del recurso explotado. Esto requiere del conocimiento de características esenciales de la población como la reproducción, la alimentación y el crecimiento. Ignorando la inmigración y emigración, la producción de un stock es una mezcla del reclutamiento de nuevos individuos, el crecimiento de los individuos ya existentes en la población y la mortalidad (Haddon 2001).

Un stock se define como un subconjunto de una determinada especie que posee los mismos parámetros de crecimiento y mortalidad, que habitan un área geográfica determinada y que su mezcla con otros sub-conjuntos es nula o despreciable (Maguire et al. 2006). En general, un stock es considerado como una unidad de manejo independiente y para analizar el estado de los mismos, se utilizan modelos de evaluación que permiten evidenciar tendencias poblacionales. Estos modelos pueden clasificarse en dos grandes grupos según el grado de agrupación de la estructura de la población: los de producción generalizada u holísticos y los analíticos o estructurales (Hilborn y Walters 1992). Los primeros son modelos más sencillos que consideran los cambios en la biomasa total y no tienen en cuenta la estructura de edades de la población (Schaeffer 1957, Pella y Tomlison 1969, Fox 1970). El segundo tipo son estructurados por edades y tienen exigencias mayores donde la edad se asocia a las diferencias en tamaño, tasa de crecimiento, fecundidad y vulnerabilidad a la pesca (análisis de la población virtual-VPA, modelos de rendimiento por recluta, entre otros) (Beverton y Holt 1957, Jones 1984). La incorporación de clases de edad a los modelos de evaluación pesqueros surge a partir del reconocimiento de que las mismas contribuyen diferencialmente a la producción de biomasa, reproducción o cosecha en el tiempo. Esto permite una interpretación más ajustada de la dinámica de la población frente a la explotación y por tanto a la definición de medidas de manejo más dirigidas o específicas (Hilborn y Walters 1992).

Estudios de edad y crecimiento

El conocimiento sobre la edad y el crecimiento en peces es esencial para entender algunas de las características de historia de vida de las especies y su estructura y dinámica poblacional. Las aplicaciones ecológicas son variadas, incluyendo el estudio sobre la respuesta adaptativa de las poblaciones a presiones ambientales, variaciones latitudinales, climáticas o antropogénicas (*e.g.* pesca, polución, etc.), entre otras (Panfili et al. 2002).

Existen tres métodos para determinar la edad en peces (Morales-Nin 1992): 1) el análisis de la distribución de las frecuencias de tallas; 2) el método de marca-recaptura; y 3) la interpretación de las marcas de crecimiento de las estructuras óseas o partes duras del pez. Los dos primeros se consideran métodos indirectos, mientras que el último es considerado un método directo (Panfili et al. 2002). En este último, el incremento diario o anual en el tamaño de la estructura es utilizado para determinar la edad de los organismos y reconstruir sus tasas de crecimiento. Esto se realiza a través de la lectura de diferentes estructuras dependiendo del organismo considerado, *e.g.* dientes en mamíferos (Hohn et al. 2006), placas del caparazón en tortugas (Germano 1998), esqueletos coralinos (Dodge y Thompson 1974), valvas en moluscos (Lutz y Rhoads 1980), entre otros. En peces, las escamas (Robillard y Mariden 1996), vértebras (Broun y Gruber 1988), radios de aletas (Cass y Beamish 1983), cleithra (Casselman 1990) y opércula (Baker y Timmons 1991) son utilizadas para determinar edades. Sin embargo, los otolitos siguen siendo la estructura más utilizada en la mayoría de las especies de peces óseos (Casselman 1987; Secor et al. 1995).

Las estructuras calcificadas crecen durante toda la vida del pez y actúan como una marca permanente (Pontual et al. 2002). Su nitidez varía de una estructura a la otra y está relacionada principalmente al proceso de biomineralización que sufren y a su rol funcional (Fonteneau y Marcille 1993). Estas estructuras constituyen archivos que deben ser decodificados para extraer la información más útil y relevante. Las marcas que se pueden observar presentan diferente periodicidad la cual depende tanto de la estructura en sí misma como de la escala de observación. Mientras los patrones estacionales pueden ser

observados en la mayoría de las estructuras calcificadas, los incrementos diarios solo pueden ser observados en otolitos a gran aumento (Secor et al. 1992, Panfili et al. 2002).

Para conocer el uso potencial y limitaciones de la estructura a utilizar para la lectura es importante conocer la naturaleza y formación de la misma. Los huesos y las escamas, por ejemplo, actúan como reservorios de sales de calcio y fósforo, y pasan por procesos de reabsorción o vascularización y remodelamiento. Estos eventos pueden producir pérdida de información y por lo tanto deben ser tenidos en cuenta para interpretar la información provista por estas estructuras y hacer las correcciones pertinentes (Hill 1989).

La interpretación de estructuras calcificadas permite no solo la determinación de la edad sino además una estimación del tiempo y duración de algunos eventos de historia de vida de los organismos. En peces, las variaciones en el crecimiento están asociadas tanto a factores internos (eventos ontogénicos: características del tejido, hormonas, madurez sexual, genética, etc.), como a factores externos o ambientales (estacionalidad, disponibilidad de alimento, migraciones, etc.). El ritmo y alternancia en la deposición del material de calcificación en los diferentes tejidos óseos están determinados por mecanismos internos (*e.g.*, genéticos y fisiológicos), en tanto que los factores externos juegan un papel importante en su sincronización si están asociados a ritmos cíclicos (*e.g.*, estacionalidad, migraciones; Boujard y Leatherland 1992; Fonteneau y Marcille 1993).

Marlines

Los marlines, agujas o picudos pertenecen al orden Perciformes, suborden Xiphoidei, familia Istiophoridae, y están emparentados con el pez espada, *Xiphias gladius*, de la familia Xiphiidae. Se caracterizan, al igual que este último, por tener una proyección de los huesos nasales de la mandíbula superior formando una espada. A diferencia del pez espada, ésta estructura presenta forma redondeada y menos prolongada respecto al largo total del cuerpo (CICAA 2010a).

Los istiofóridos son especies altamente migratorias que se distribuyen, en aguas costeras y oceánicas de regiones tropicales y subtropicales (Nelson 2006). En el Océano Atlántico están representados por 5 de las 11 especies pertenecientes a esta familia: el aguja azul *Makaira nigricans*, el aguja blanca *Tetrapturus albidus*, el marlín picudo *Tetrapturus pfluegeri*, el marlín peto *Tetrapturus georgii* y el pez vela *Istiophorus albicans* (Nakamura 1985, CICAA 2010a).

Los marlines se encuentran principalmente en el océano abierto en las capas superficiales de la columna de agua. Son capturados por diferentes pesquerías artesanales, industriales y deportivas, pero históricamente la principal causa de mortalidad está dada por la pesquería de palangre de deriva dirigida a atunes (*Thunnus spp.*) y pez espada, donde son capturadas incidentalmente (Nakamura 1985). La captura de dichas especies es cada vez más ocasional y esporádica debido a que su abundancia ha disminuido debido a la explotación pesquera comercial (Myers y Worm 2003, Hampton et al. 2005, Die 2006) con consecuencias en el ecosistema aún no establecidas.

Características biológicas y ecológicas del marlín picudo

Identificación

El marlín picudo *Tetrapturus pfluegeri* (Robins y de Sylva, 1963) es una de las especies de marlines de menor tamaño a nivel mundial. La talla máxima registrada fue de 207 cm medida desde la mandíbula inferior a la horquilla (LMIH) del individuo (Coutinho et al. 2010)*. En el Océano Atlántico Central Oeste las tallas más frecuentes registradas por las pesquerías rondan entre 150-190 cm (Matsumoto y Miyabe 2001, Arocha et al. 2007) y en el Atlántico Sur Occidental entre 140-200 cm (Domingo et al. 2009). Las características principales que permiten diferenciar a esta especie del resto de las de su género son: 1) que los extremos de la primera aleta dorsal y primera anal son en punta y 2) que el ano está a una distancia de la aleta anal aproximadamente igual a la longitud del radio más largo de la misma (**Figura 1**).

* De aquí en adelante nos referiremos a las tallas medidas de esta forma, LMIH en centímetros, a menos que se especifique lo contrario.

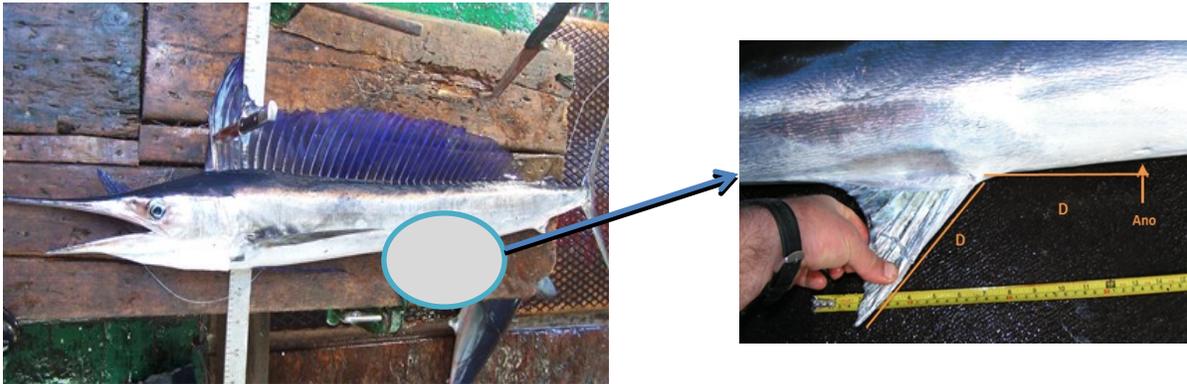


Figura 1. Características distintivas del marlín picudo, *Tetrapturus pfluegeri*. **A:** Individuo de marlín picudo capturado en la flota atunera uruguaya. **B:** aleta anal, D=distancia. La distancia entre el inicio de la aleta anal y el ano es aproximadamente igual al radio mayor de la aleta anal.

Distribución

Su rango de distribución abarca el Océano Atlántico desde los 40° N a los 35° S (Nakamura 1985, CICAA 2010a). Las aguas frente a Uruguay son parte de su límite sur de distribución, siendo capturados por las pesquerías de palangre pelágico principalmente en verano cuando la temperatura del agua aumenta (Domingo et al. 2009). Es una especie oceánica que tiene preferencia por temperaturas de agua cálidas con un rango que oscila entre 22° y 29° C de temperatura superficial del mar (CICAA 2010a), aunque en el Atlántico Sur Occidental se han registrado capturas a temperaturas entre 18° y 29° C (Domingo et al. 2009).

Reproducción

Para la zona del mar Venezolano y Caribe las hembras muestran valores de índice gonadal elevados y gónadas maduras con oocitos hidratados a partir de los 150 cm (Arocha et al. 2007). En Brasil un estudio preliminar, registró hembras en reposo o recién desovadas con un tamaño de 124 a 130 cm, indicando un tamaño de madurez sexual menor al reportado para el Atlántico Norte (Arocha et al. 2007).

Los desoves son múltiples e intermitentes en zonas de puesta que se encuentran principalmente en el área tropical occidental de ambos hemisferios. Arocha et al. (2007) registraron una concentración de hembras reproductoras en la cuenca de Venezuela y mar Caribe. Las actividades de puesta en esta área se observaron entre abril y agosto, con máximos episodios de desove entre junio y agosto. En el Atlántico Sur Central, Ueyanagi et al. (1970) encontraron una alta concentración de hembras reproductoras y de larvas entre los 10°-20° S, entre enero y marzo. Coincidentemente, los mayores valores de índice gonadal en el Atlántico Sur Occidental fueron observados entre noviembre y abril, por lo que se estima que el período reproductivo sucede en verano en ambos hemisferios (Coutinho et al. 2010).

Alimentación

El marlín picudo es un depredador tope, que se alimenta de otros peces y cefalópodos. En el sur del mar Caribe, la dieta del marlín picudo se compone principalmente de calamares, clupeidos y de peces voladores, *Dactylopterus volitans* (Arocha 2006). En el Atlántico Sur, se alimentan principalmente de peces como *Brama brama*, *B. caribbea*, *Gempylus serpens*, y *Katsuwonus pelamis* y de calamares como *Ornithoteuthis* (Vaske Junior et al. 2004, Albuquerque et al. 2010).

Abundancia

La Comisión Internacional para la Conservación del Atún Atlántico (CICAA), organismo encargado de la evaluación y manejo de los peces de pico y atunes en el Océano Atlántico, considera que en este océano existen dos stocks de pez vela y aguja picuda, uno al este y otro al oeste (**Figura 2**). En un principio, la CICAA agrupaban gran parte de la captura del marlín picudo en sus estadísticas como “pez vela + aguja picuda”, ya que las flotas palangreras de los países asiáticos no separaban las dos especies en sus informes de captura. Durante la evaluación de pez vela en 2002 (CICAA 2003), se utilizaron metodologías estadísticas para separar las capturas de pez vela de las de aguja picuda y esto se repitió en la evaluación del 2009 (CICAA 2010b). Por lo tanto, en estas

últimas evaluaciones, en principio, se representó el estado de los stocks de pez vela únicamente. Desafortunadamente, la CICAA nunca ha realizado una evaluación de los stocks de aguja picuda, pese a que hoy por hoy ya existen estimados de capturas para esta especie derivados durante las últimas evaluaciones de stock de pez vela (CICAA 2010b).

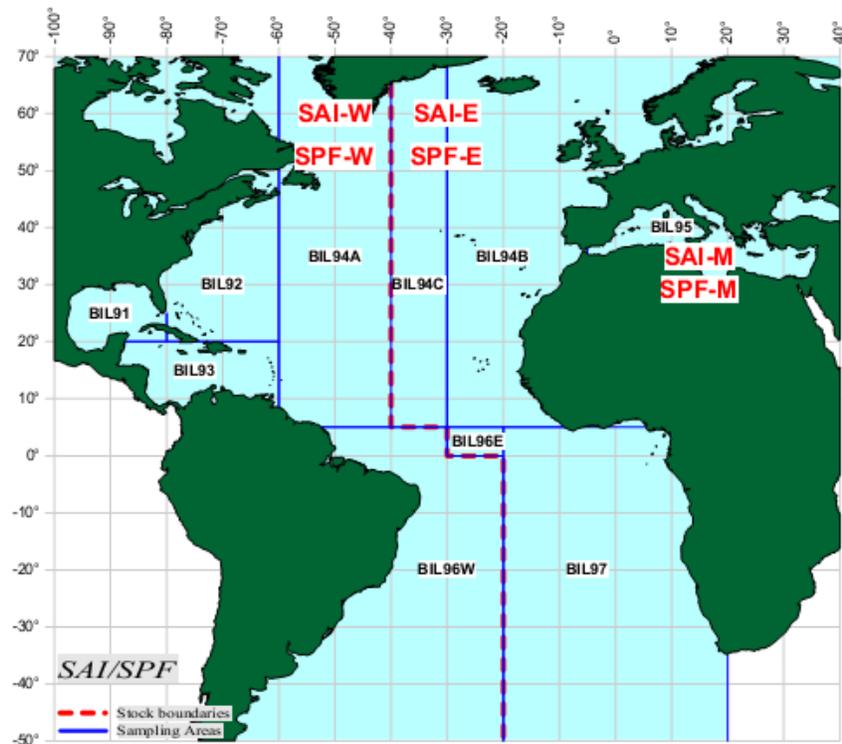


Figura 2. Definición actual de los stocks de pez vela (SAI) y marlín picudo (SPF). La línea roja punteada separa los stocks este y oeste para estas especies y las líneas azules las áreas de muestreo definidas por la CICAA. Imagen extraída de: ICCAT Geographical delimitations (2011). <http://www.iccat.int/Data/ICCATMaps2011.pdf>

Esta especie es capturada principalmente por buques palangreros y si bien no es una especie objetivo, en muchos casos es retenida y comercializada. Arocha et al. (2001) reportaron para el marlín picudo una captura por unidad de esfuerzo (CPUE) promedio de entre 0,07 y 0,27 individuos/1000 anzuelos para la flota palangrera venezolana entre 1991-1999. Mientras que Domingo et al. (2009) registraron para el Atlántico Sur Occidental una CPUE total de 0,06 individuos/1000 anzuelos entre 1998-2007. La menor

CPUE en la flota palangrera uruguaya respecto a la venezolana se debe a que la primera opera al límite sur de la distribución de la especie.

Preguntas y objetivos de la tesis

La escasa información biológica relacionada al marlín picudo, así como la necesidad de evaluar la situación actual en la que se encuentran sus poblaciones han motivado el desarrollo de esta tesis. Las preguntas a responder son: ¿Cómo es la estructura de edades de la población en el área de estudio? ¿Cómo es el patrón de crecimiento individual de la especie? ¿Es igual el crecimiento en toda la región analizada? ¿Hay crecimiento diferencial entre sexos? ¿La población está demográficamente estructurada a nivel espacial y temporal? Las respuestas a estas preguntas serán un aporte relevante para un adecuado manejo del recurso en el Océano Atlántico y serán abordadas a lo largo de la tesis en tres capítulos relacionados a cada objetivo específico.

Objetivo general

El objetivo general de la tesis es asignar la edad, estimar el crecimiento y las variaciones espacio-temporales de la estructura poblacional del marlín picudo, *Tetrapturus pfluegeri*, en el Océano Atlántico Central y Sur Occidental.

Objetivos específicos

- I. Validación indirecta y asignación de la edad del marlín picudo.
- II. Estimación de curvas de crecimiento para el marlín picudo.
- III. Análisis de los patrones de distribución espaciales y temporales de la estructura de talla/edad del marlín picudo en el Océano Atlántico Central y Sur Occidental.

METODOLOGÍA GENERAL

Muestreo

Para realizar el estudio de asignación de edad y estimación de crecimiento del marlín picudo se colectaron muestras de radios de la aleta anal de esta especie en las flotas artesanales de enmalle e industrial de palangre pelágico venezolanas, flota de palangre pelágico de Brasil y de Uruguay. Las muestras fueron obtenidas por la Universidad de Oriente (UDO, Venezuela), la Universidad Federal Rural de Pernambuco (UFRPE, Brasil) y la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA, Uruguay) en el área comprendida entre 22° N y 36° S y 20° y 68° W (**Figura 3**).

De los individuos de marlín picudo registrados (n=927) se tomaron medidas de longitud LMIH y se determinó el sexo de cada individuo por morfología gonadal cuando fue posible. Además se tomó información de posición geográfica y fecha de la captura para cada individuo. Se extrajeron los primeros radios de la aleta anal de 497 individuos (349 espinas provenientes de las pesquerías de Venezuela, 132 de Brasil y 16 de Uruguay) y se congelaron hasta su procesamiento en el laboratorio. Debido al bajo número de muestras provenientes de la flota de Uruguay y por solapamiento en las áreas de operación con la flota brasilera (Domingo et al. 2006), los análisis de las muestras de Uruguay y Brasil fueron realizados en conjunto.

Área y periodo de estudio

Las muestras analizadas en el presente estudio fueron obtenidas entre los años 2003 y 2011 en el área considerada stock oeste para el marlín picudo y pez vela (**Figura 2**). En la asignación de edades, estimación de curvas de crecimiento y análisis de estructura de edades no fue considerada la variabilidad inter-anual ya que el número de muestras disponibles no permitió realizar dichos análisis a nivel anual. Por lo tanto, se asumió que no existieron diferencias en los patrones de crecimiento o estructura de edades entre años.

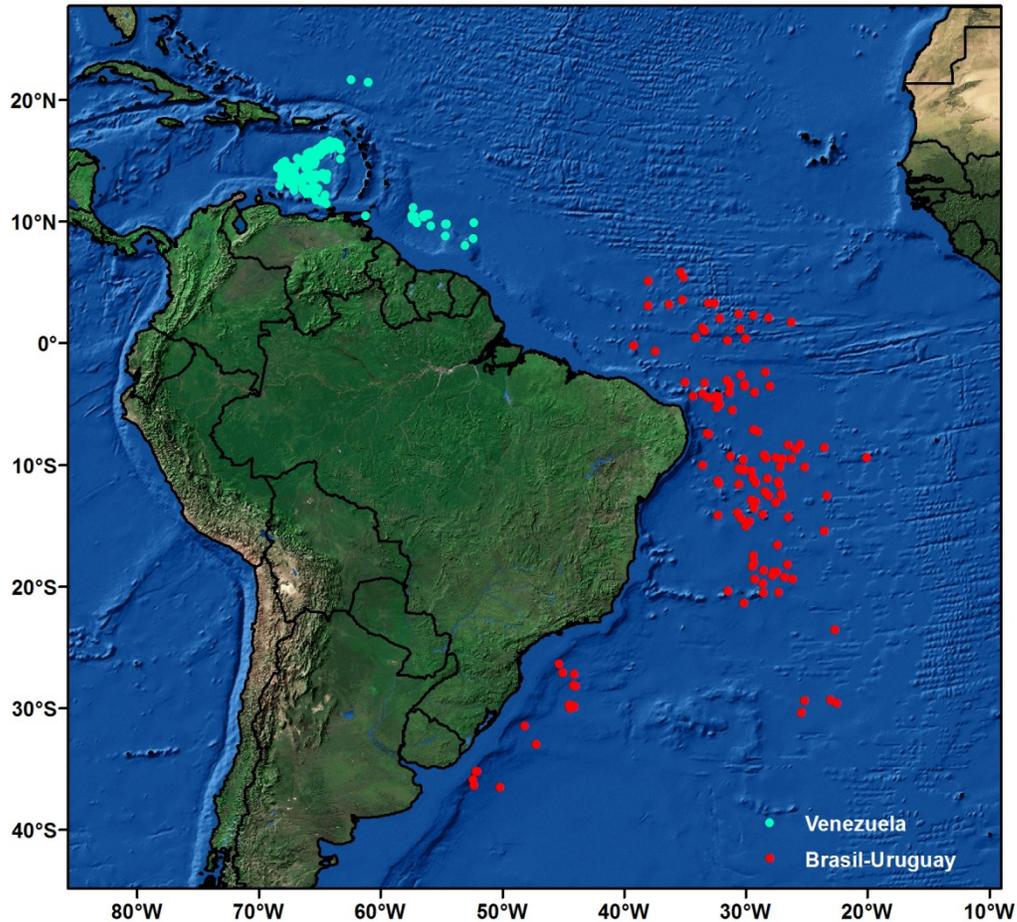


Figura 3. Distribución de las muestras de espinas de marlín picudo provenientes de las pesquerías de Venezuela y Brasil-Uruguay.

Las muestras provenientes de Venezuela fueron obtenidas entre los 7° y 22° N de latitud y 50° y 68° W de longitud y las de Brasil y Uruguay entre los 36° S y 5° N y los 20° y 53° W. Ambos conjuntos de muestras no presentan solapamiento espacial (**Figura 3**). El sector sur - muestras provenientes de Brasil y Uruguay - será definido de aquí en adelante como Atlántico Sur Occidental (ASO) y el norte - muestras provenientes de Venezuela - como Atlántico Centro Occidental (ACO).

Debido a esta ausencia de solapamiento de operación entre flotas y a que: 1) no existen delimitaciones de stock para el marlín picudo establecidas con certeza, 2) existen

diferencias en las tallas medias de madurez sexual para las hembras en ambos hemisferios (Arocha et al. 2007, Coutinho et al. 2010), y 3) existen diferencias en las épocas de desove para el ACO y ASO (Ueyanagi et al. 1970, Arocha et al. 2007, Coutinho et al. 2010); se analizaron las muestras en conjunto y por separado para determinar diferencias en la asignación de edades y patrones de crecimiento. Si bien esto no permitirá definir con certeza la presencia de uno o dos stocks de marlín picudo en el Océano Atlántico, podría ser útil para incentivar futuros estudios de genética de poblaciones e incorporar dicha variabilidad en los modelos de evaluación de esta especie.

CAPÍTULO I

VALIDACIÓN INDIRECTA Y ASIGNACIÓN DE LA EDAD EN EL MARLÍN PICUDO

1.1. Introducción

Conocer la edad es información indispensable para la determinación de tasas de crecimiento individual, mortalidad y productividad de las poblaciones. El ajuste de una simple curva de crecimiento o un complejo análisis virtual de las poblaciones requieren datos de edades. En este sentido, varios estudios de edad y crecimiento, han sido desarrollados para muchas especies de Istiofóridos. Un estudio comparativo entre diferentes estructuras calcificadas para la determinación de edad en aguja azul indicó que las espinas de la aleta anal proveen una estimación de edad más precisa y son más fáciles de colectar que los otolitos (Hill et al. 1989). Diversos estudios han utilizado estas espinas para la asignación de edad en pez espada (Ehrhardt 1992, Tserpes y Tsimenides 1995, Sun et al. 2002, Arocha et al. 2003), aguja negra *Makaira indica* (Speare 2003), aguja blanca (Drew et al. 2007, Drew 2010), marlín rayado *Tetrapturus audax* (Melo-Barrera et al. 2003, Kopf et al. 2011) y pez vela *Istiophorus platypterus* (Hoolihan 2006).

La dificultad en la utilización de estas estructuras óseas para la determinación de edad está en que las mismas sufren un proceso de vascularización del tejido óseo el cual produce pérdida de información (Hill et al. 1989, Drew et al. 2006). Los canales vasculares son cavidades por donde pasan vasos sanguíneos que proveen metabolitos al tejido óseo que los rodea. Éstos están más desarrollados en especies con altas tasas metabólicas como los atunes y peces de pico (Panfili et al. 2002). El proceso de vascularización comienza del centro de la espina hacia afuera y provoca pérdida de los anillos de crecimiento tempranos a medida que el pez va creciendo (Drew et al. 2006). Esta pérdida de anillos tempranos podría resultar en una subestimación de la edad y sobre-estimación del crecimiento.

A pesar de estas aparentes desventajas, los radios de las aletas son las estructuras óseas más viables para la asignación de edad y estimación de parámetros de crecimiento en peces de pico (Hill et al. 1989). En contraste con otras especies de teleósteos, los otolitos de los marlines, como en la mayoría de los grandes pelágicos (atunes y pez espada), son extremadamente pequeños y frágiles, difíciles de extraer y costosos de preparar y analizar (Secor et al. 1992). Drew et al. (2006) y Kopf (2010) determinaron que la utilización del tercer radio de la aleta anal, en aguja blanca y marlín rayado respectivamente, es el radio más apropiado para asignar la edad en estas especies ya que presenta el menor grado de vascularización respecto a otros radios de la aleta anal.

Por otro lado, en marlines, se ha utilizado hasta el momento métodos de validación indirectos, como los análisis de borde y el análisis del incremento marginal relativo para verificar la periodicidad en la formación de los anillos de crecimiento (Ehrhardt 1992). La validación directa es casi imposible en marlines ya que: 1) implicaría tener individuos en cautiverio y estudiar su crecimiento desde su eclosión o 2) marcar, liberar y recapturar a los individuos en el océano abierto. El primero es muy complicado y costoso y no existen antecedentes para estas especies. El segundo (*e.g.* marcado convencional o químico con tetraciclina) es probablemente el método más robusto para lograr la validación completa (Beamish y McFarlane, 1983), sin embargo no ha tenido mucho éxito hasta el momento ya que la tasa de recaptura de marlines en el océano abierto es extremadamente baja (Ortiz et al., 2003).

1.1.1. Hipótesis de trabajo

De las seis especies del género *Tetrapturus* o “spearfishes” en inglés, cuatro habitan el Océano Atlántico, el marlín picudo (*T. pfluegeri*), el marlín del Mediterráneo (*T. belone*), el aguja blanca (*T. albidus*) y el marlín peto (*T. georgii*); y las restantes se encuentran en el Indo-Pacífico, el marlín trompa corta (*T. angustirostris*) y el marlín rayado (*T. audax*) (Nakamura 1985). Hasta el momento existen estudios de edad y crecimiento únicamente para el aguja blanca (Drew 2010) y el marlín rayado (Kopf et al. 2011). Para estas

últimas, la utilización de los radios de las aletas como estimadores de la edad de los individuos han sido validados presentando una periodicidad anual en la formación de las bandas de crecimiento. La hipótesis a ser evaluada está relacionada a la validación del tercer radio de la aleta anal para la determinación de la edad y estimación del crecimiento en el marlín picudo. Como hipótesis de trabajo se propone que, dada la estrecha relación filogenética entre el marlín rayado, el aguja blanca y el marlín picudo, también existe una periodicidad en la deposición del material óseo que valida el tercer radio de la aleta anal para la estimación de la edad en el marlín picudo. En particular se predice que existe una periodicidad anual en la formación de los anillos de crecimiento en esta especie.

1.1.2. Objetivo general

El objetivo general de este capítulo es validar de forma indirecta la periodicidad en la formación de las bandas de crecimiento y asignar la edad a los individuos de marlín picudo capturados.

1.1.3. Objetivos específicos

- Validar la periodicidad en la formación de los anillos.
- Estimar los anillos perdidos por vascularización.
- Asignar la edad absoluta a los individuos analizados.

1.2. Materiales y métodos

Para la determinación de la edad en el marlín picudo se emplearon secciones transversales del tercer radio de la aleta anal (Drew et al. 2007, Kopf 2010). Se utilizó la misma metodología sugerida en el protocolo realizado Kopf et al. (2010) para el aguja blanca y marlín rayado debido a las similitudes que existen con estas especies y a que se pretende estandarizar los métodos de análisis de edad y crecimiento en este género y así poder comparar resultados.

1.2.1. Preparación de la estructura ósea

a) Limpieza: se eliminaron los restos de piel y tejido adheridos de las espinas previo a un baño de agua caliente. Este tiempo de inmersión en agua caliente fue controlado para evitar el sobrecalentamiento de los elementos esqueléticos y dependió del tamaño de la estructura (entre 15 y 30 minutos). Después de que la espina estuvo limpia de todo tejido se la colocó en alcohol 70% por 24 horas y luego en estufa a 60° C por una hora para su secado.

b) Corte: los cortes de las espinas se realizaron transversalmente al eje longitudinal para evitar distorsiones en los patrones de crecimiento a una distancia igual a la mitad del ancho máximo del cóndilo (AC) de la espina (**Figura 4**). Se realizaron 3 cortes, anterior (A), medio (M) y posterior (P) con un grosor de 45 µm cada uno con una cortadora de precisión “Buehler ISOMET low-speed saw”.

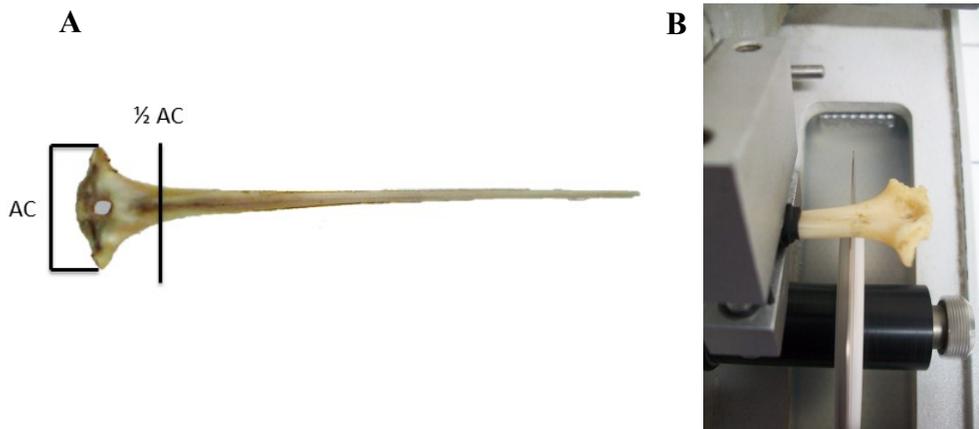


Figura 4. **A:** Tercera espina de la aleta anal del marlín picudo. AC=ancho del cóndilo, $\frac{1}{2}$ AC=punto de corte transversal. **B:** Proceso de corte.

c) Registro fotográfico y análisis de la imagen: los cortes transversales de las espinas fueron fotografiados digitalmente con un aumento que varió dependiendo del tamaño de la espina entre 1.0 a 4.0x (Leica MZ7.5 y Olympus SZ61). Se utilizó luz transmitida, donde la luz fue utilizada directamente desde debajo de la estructura. Los cortes fueron colocados en una caja de petri con alcohol y se usó en la lupa una base transparente.

1.2.2. Lectura

De los tres cortes por espina (A, M y P), para la lectura se utilizó aquel en el que la detección de los anillos fue más clara o nítida. La zona (Z) es la marca de crecimiento que aparece opaca con luz transmitida. Los anillos (A) son levemente menos opacos y aparecen como una banda más clara que las zonas (**Figura 5**). La zona corresponde a un periodo de rápido crecimiento (alta tasa metabólica) y los anillos a un crecimiento lento (baja tasa metabólica). La combinación de la zona de rápido crecimiento y anillo representa una banda de crecimiento. La amplitud relativa de la banda de crecimiento está determinada por el ritmo de crecimiento que presente la especie (Panfili et al. 2002).

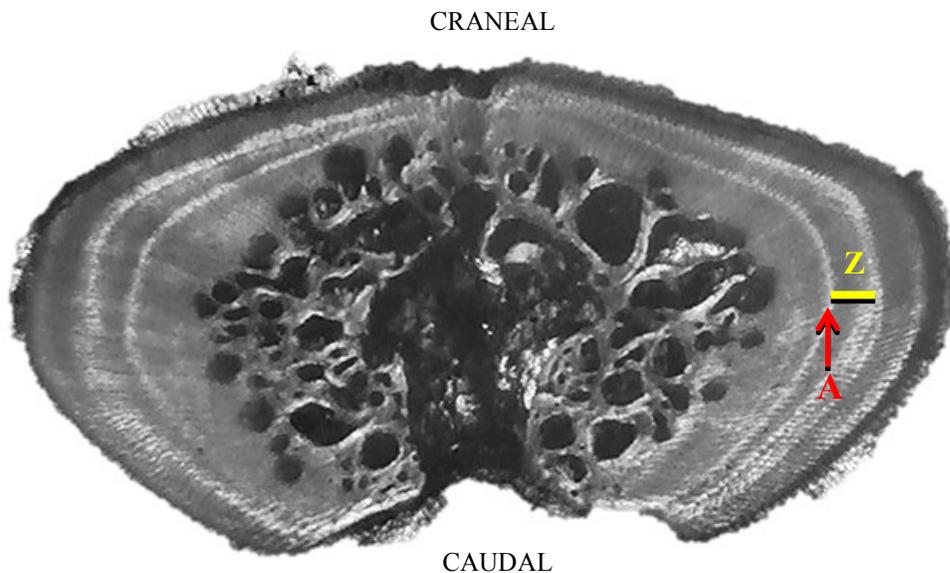


Figura 5. Corte transversal de la tercera espina de la aleta anal de marlín picudo. A= anillo, Z= zona. A+Z=banda de crecimiento.

La presencia de anillos falsos fue identificada según el criterio de Cayré y Diouf (1983). Los anillos falsos dobles y hasta triples fueron identificados cuando la distancia entre las zonas translúcidas aumentaba más de un 25% respecto con la zona translúcida precedente (Kopf et al. 2011). Otros anillos falsos no fueron contados si la marca era débil, si no se

extendía por la zona craneal y caudal de la espina (**Figura 5**), o si no era visible en ambos lóbulos de la espina (Speare 2003, De Martini et al. 2007).

1.2.3. Análisis descriptivo de las muestras utilizadas en la lectura

Las diferencias en tallas medias entre sexos y entre regiones fueron analizadas con un análisis de varianza multifactorial (MANOVA) previa verificación de normalidad y homogeneidad de varianza (Sokal y Rohlf 1995). La variable dependiente fue la talla de los individuos y las variables independientes fueron el sexo (machos y hembras) y la región (ACO y ASO). Además se analizó si la proporción de sexos observada se desvió de una proporción hipotética 1:1 (es decir un macho por cada hembra) con el test de χ^2 (Sokal y Rohlf 1995).

1.2.4. Validación

a) *De la estructura*: para validar el tercer radio de la aleta anal en el marlín picudo como una estructura que refleja su crecimiento se debe estudiar si existe una relación lineal entre la talla del individuo y el radio total (RT) de la espina. Si existe dicha relación significa que el RT crece proporcionalmente con la talla del individuo y por lo tanto refleja su crecimiento y la estructura puede ser validada. Las diferencias en las regresiones entre las tallas y el RT de las espinas se analizaron mediante un análisis de covarianza (ANCOVA) (Keppel 1991) utilizando el RT como covariable y el sexo y la región como factores.

b) *De la precisión del método de lectura*: se efectuaron dos lecturas por el lector primario. Las mismas se realizaron con una separación temporal de aproximadamente tres meses. Estas lecturas se hicieron sobre las imágenes digitales de los cortes sin escalas de graduación, información o identificación del individuo. Se empleó el porcentaje de error promedio (APE) (Beamish y Fournier 1981) para determinar el grado de concordancia entre ambas lecturas:

$$APE = \frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - X_j|}{\bar{X}_j} \times 100\%$$

donde X_{ij} es la edad i estimada del pez j , X_j es la edad media estimada de la población, y R es el número de veces que cada pez fue leído. Si no hubo coincidencia entre ambas lecturas se procedió a una tercera y si en ésta última no se logró un consenso con respecto a las anteriores la espina no fue considerada en el estudio (Chiang et al. 2004).

c) *De la periodicidad de la formación de los anillos*: consistió en evaluar la evolución a lo largo del tiempo de la zona marginal de la estructura analizada. La zona marginal es la distancia que separa la última marca de crecimiento del borde de la estructura. Este método se usó para validar la deposición estacional del material óseo basándonos en datos cualitativos y cuantitativos (Panfili et al. 2002). El método cualitativo evaluó la presencia o ausencia de marcas translúcidas en el borde de la estructura, y el resultado fue expresado en términos de porcentaje. Posteriormente se analizó la evolución de ese porcentaje a lo largo del tiempo. El método cuantitativo consistió en medir la distancia marginal absoluta (DMA), que es la distancia que separa la última marca del borde, R2 y RT en **Figura 6** respectivamente; y la distancia marginal relativa (MIR, por sus siglas en inglés) que es el radio de la DMA respecto a la distancia que separa las dos marcas finales (R2-R1 en **Figura 6**). El uso de DMA es recomendado sólo cuando se trabaja separadamente en diferentes clases de edades (o incrementos), ya que toma en cuenta directamente las diferencias en el crecimiento entre individuos. El MIR, que muchas veces se expresa como un porcentaje o proporción, compensa el efecto en la reducción del crecimiento con la edad y es expresado como:

$$MIR = \frac{(R - r_n)}{(r_n - r_{n-1})}$$

donde R es el radio total de la espina, r_n es el radio del último anillo y r_{n-1} es el del penúltimo anillo (Prince et al. 1988). El MIR asume que el momento de formación de los anillos corresponde al periodo en donde este valor es mínimo.

Para realizar las medidas de las imágenes se utilizó el software Sigma Scan Pro 5.0 (Systat Software Inc, Richmond, CA, USA). Este software permite la toma de medidas (distancias y áreas) de la sección transversal de la espina. Se contó el número de anillos desde el centro hasta el borde y además se registró el tipo de borde (translúcido u opaco) según Pearson (1996). Se tomaron además las siguientes medidas:

- 1- distancia desde el centro de la espina al límite del área de vascularización, luego hasta cada anillo y hasta el borde de la espina. El centro o foco es la zona inicial ó nuclear a partir de la cual se inicia el crecimiento concéntrico. Las medidas de los radios de los incrementos se realizaron hasta el borde exterior de cada banda translúcida.
- 2- área total de la espina y área de vascularización (**Figura 6**).

1.2.5. Estimación de los anillos perdidos por vascularización y asignación de edades

Hill et al. (1989) propusieron una metodología de estimación de los anillos perdidos por vascularización en donde las primeras bandas de crecimiento perdidas en los individuos más grandes se estiman a través de las observadas en los individuos más jóvenes en donde estos anillos tempranos son aún visibles. Este método asume que los anillos perdidos pueden ser predichos por el radio de las espinas y que las espinas usadas para realizar dicha predicción son representativas de las que fueron afectadas por el proceso de vascularización.

La asignación final de la edad se realizó en base al total de anillos contados por fuera del área de vascularización más los estimados dentro del área de vascularización. Si bien algunos anillos se podían identificar debajo de ésta área los mismos no fueron tomados en cuenta ya que no se pudo determinar si eran anillos verdaderos o falsos.

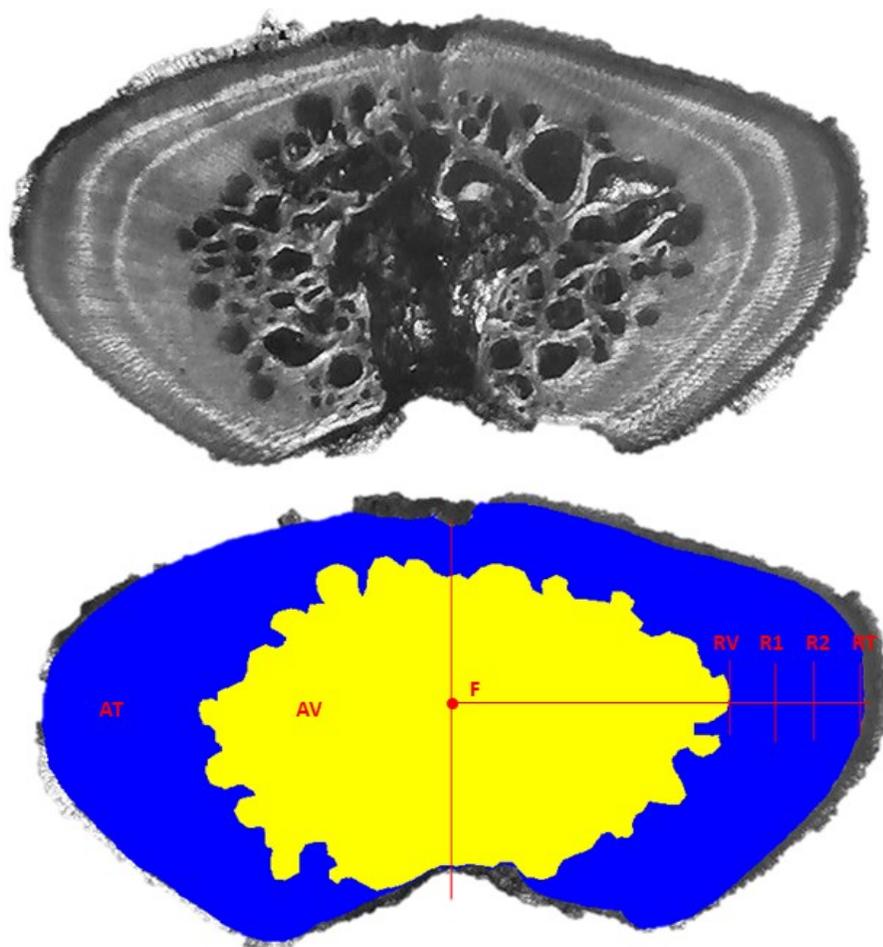


Figura 6. Corte transversal de la tercera espina de la aleta anal del marlín picudo. AT= área total (azul), AV= área de vascularización (amarillo), F=foco, RV=radio de vascularización, R1= radio del primer anillo, R2=radio del segundo anillo, RT=radio total.

1.3. Resultados

1.3.1. Descripción de las muestras utilizadas en la lectura

Luego del proceso de laboratorio y durante la lectura de los cortes 81 muestras fueron descartadas, utilizando para los análisis finales de crecimiento 82% de las espinas originales (n=416) (**Tabla 1 y 2**). Esto se debió a diferentes causas entre las que se encuentran: 1) anillos que no eran visibles en ninguno de los tres cortes; 2) espinas que se quebraron durante el proceso de corte; o 3) espinas que tuvieron que ser descartadas durante la tercera lectura cuando no se logró llegar a un consenso con respecto a las lecturas anteriores (ver más adelante % APE).

En la **Tabla 1** y **2** se muestran el número de espinas leídas para la región del ACO ($N_{ACO}=296$) y para la región del ASO ($N_{ASO}=120$) respectivamente, por año y por trimestre. El 2006 fue el año con mayor número de muestras en ambas regiones. El rango de tallas para las muestras leídas en el ACO estuvo entre 124 y 194 cm y en el ASO entre 110 y 202 cm con una media de 169 y 160 cm respectivamente. Las muestras del ACO presentaron un rango de tallas más estrecho que las muestras del ASO, con una distribución asimétrica hacia valores de tallas mayores. En estas muestras predominaron individuos entre 160 y 180 cm, mientras que en las del ASO la distribución fue más homogénea y la mayoría de los individuos muestreados se encontraron entre los 140 y 180 cm (**Figura 7**). Las diferencias en las tallas medias entre ambas regiones fueron estadísticamente significativas ($F=107,9$; $p<0,01$). La variable sexo también fue significativa y mostró que los machos son más grandes que las hembras ($F=3,9$; $p=0,05$) (**Figura 7B**) particularmente en la región del ACO en donde los machos presentaron una talla media de 170 cm y la hembras de 166 cm (**Figura 7C**). En la región del ASO la talla media fue 160 cm y 162 cm en machos y hembras respectivamente (**Figura 7D**).

Tabla 1. Número total de muestras disponibles (izquierda) y muestras leídas (derecha) por trimestre provenientes de la región del ACO para el periodo 2003-2008. H: hembras, M: machos.

ACO							
Año	Trimestre	H	M	Total muestras	H	M	Total Leídas
2003	4	12	27	39	9	20	29
2004	2		1	1		1	1
	3	6	4	10	5	3	8
	4	7	5	12	4	4	8
2005	2	4	7	11	4	7	11
	3	6		6	6		6
	4	1		1	1		1
2006	1	26	56	82	22	52	74
	2	40	66	106	35	58	93
	3	16	27	43	11	23	34
	4	3	3	6	3	3	6
2007	1	6	6	12	3	5	8
	4	8	7	15	5	6	11
2008	1	4	1	5	4	1	5
	2	1		1	1		1
Total		140	210	350	113	184	296

Tabla 2. Número total de muestras disponibles (izquierda) y muestras leídas (derecha) por trimestre provenientes de la región del ASO para el periodo 2006-20011. H: hembras, M: machos, NI: no identificado.

ASO									
Año	Trimestre	H	M	NI	Total muestras	H	M	NI	Total Leídas
2006	1	1			1	1			1
	2	1	1		2	1			1
	3	22	15	8	45	19	11	7	38
	4	9	13	3	25	8	12	1	21
2007	1		4	2	6		4	2	6
	2	6	1	3	10	2		2	4
	3	3		2	5	3		2	5
	4	2	1		3	1	1		2
2008	1	1	3		4	1	2		3
	3	3	3	1	7	3	3		6
	4	1	2	2	5	1	2	2	5
2009	1	1	1		2		1		1
	2	3			3	3			3
	3	1	2	1	4	1	1	1	3
	4	6	2	1	9	5	2	1	8
2010	1		1		1		1		1
	2	1	1	1	3	1	1		2
	3	1	1	1	3	1		1	2
	4	2	4	1	7	2	4		6
2011	2	2	1		3	2	1		3
Total		66	56	26	148	56	46	19	120

En las muestras provenientes del ACO todos los individuos fueron sexados, 184 machos y 113 hembras, lo que representó una proporción de 1,6 machos por cada hembra lo cual difiere estadísticamente de lo esperado 1:1 ($X^2 = 6,7$; $p < 0,01$). Para las muestras provenientes del ASO, 102 individuos fueron sexados (46 machos y 56 hembras) y en 19 individuos no fue reportada dicha información. La proporción de sexos fue de 0.8 machos por hembra y no difirió de la esperada 1:1 ($X^2 = 0,3$; $p = 0,57$).

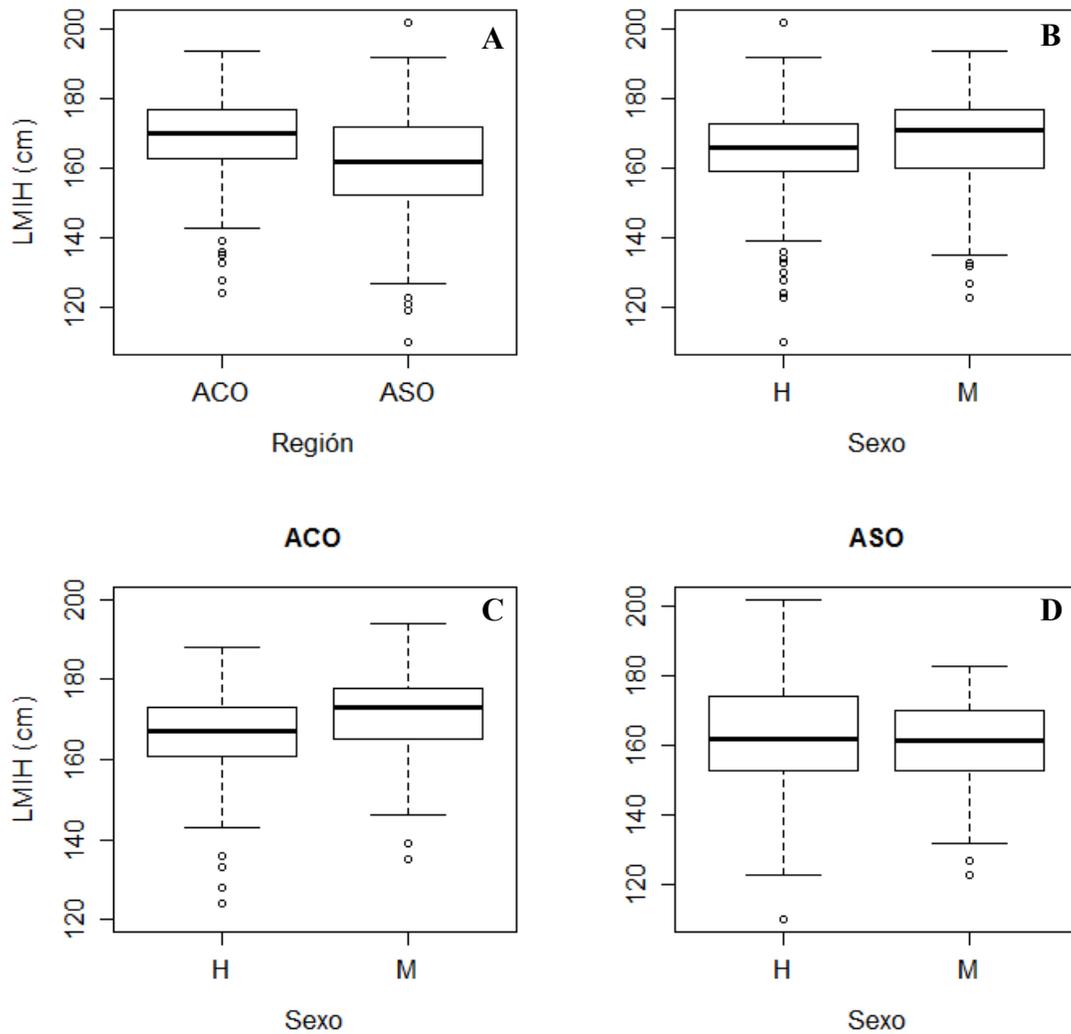


Figura 7. Distribución de tallas (LMIH en cm) de las muestras de espinas de marlín picudo. **A:** por región (ACO y ASO); **B:** por sexo, **C:** por sexo para el ACO; y **D:** por sexo para el ASO. Los límites inferior y superior de la caja refieren al percentil 25 y 75 respectivamente; la banda en el interior de la caja representa la mediana y la línea horizontal se extiende hasta la mayor observación de los datos si los mismos se encuentran dentro de 1.5 veces el rango inter-cuartil. Los datos por fuera de este rango están representados por puntos.

1.3.2. Validación de la estructura

Existió una relación lineal positiva entre el radio total de las espinas y la talla de los individuos, es decir, a medida que aumentó la longitud del individuo aumentó el radio de la espina. Si bien existió una gran variabilidad y dispersión en los datos, la relación entre

ambas longitudes fue estadísticamente significativa ($F=49,4$; $p<0,01$) (**Tabla 3**). Como fue mencionado anteriormente, también existieron diferencias significativas entre regiones ($F=107,9$; $p<0,01$) y entre sexos ($F=3,9$; $p=0,05$) en la talla media de los individuos analizados. La relación entre el radio de las espinas y las tallas fue significativamente diferente entre regiones ($F=29,7$; $p<0,01$); las muestras del ASO presentaron una pendiente mayor que las provenientes del ACO (**Figura 8**). Para ambos sets de muestras analizados no existieron diferencias en esta relación entre sexos ($F=2,7$; $p=0,10$) en general ni intra-región (**Tabla 3, Figura 9**).

Tabla 3. Análisis de covarianza (ANCOVA) de dos factores (Región y Sexo) y el radio total de la espina como covariable.

Respuesta: LMIH	G.L.	Desvianza	F	p-valor
Radio total (RT)	1	5780	49,4	< 0,01
Región	1	12630	107,9	< 0,01
Sexo	1	461	3,9	0,05
RT: Región	1	3480	29,7	< 0,01
RT: Sexo	1	321	2,7	0,10
RT: Región : Sexo	2	0	0,0	0,98

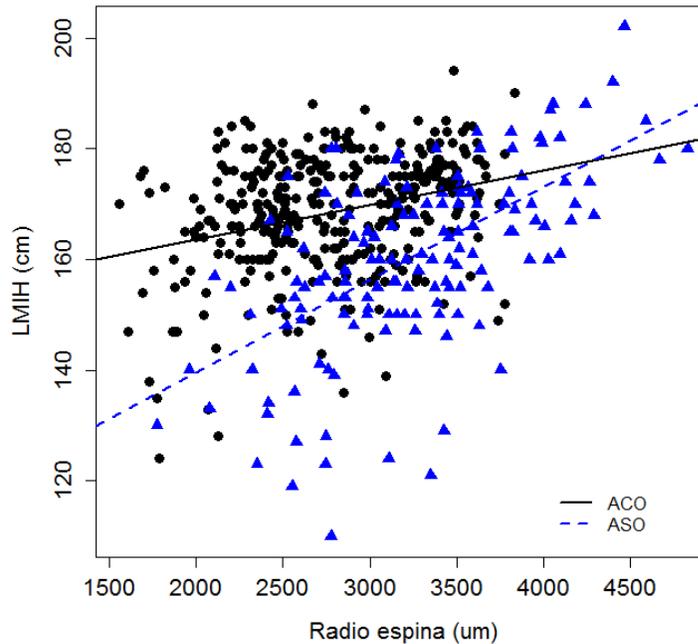


Figura 8. Relación entre la longitud (LMIH en cm) y el radio de la tercera espina de la aleta anal del marlin picado (en μm) por región, ACO y ASO.

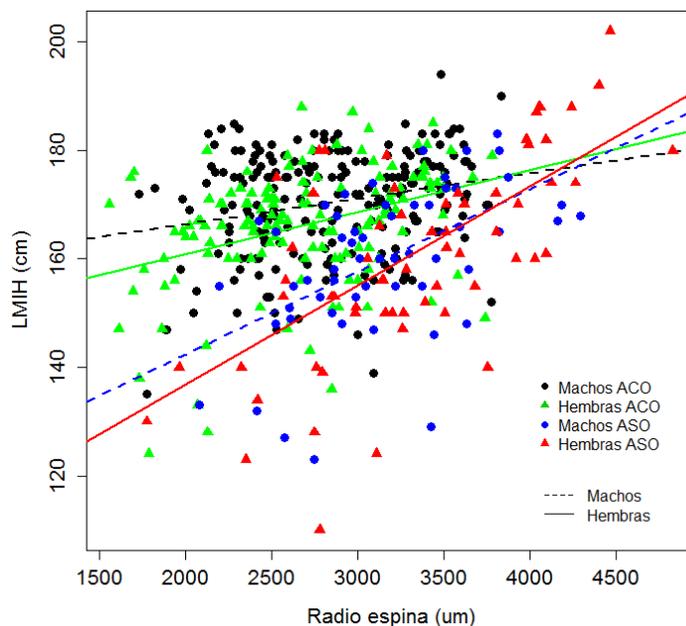


Figura 9. Relacion entre la longitud (LMIH en cm) y el radio de la tercera espina de la aleta anal del marlin picudo (en μm) por sexo para las muestras provenientes del ACO y ASO.

1.3.3. Validación de la lectura

El número de anillos observados en los cortes varió entre 1 y 5 (**Figura 10**) y la mayoría presentaron 1 o 2 (**Figura 11**). Entre los 124 y 184 cm no se detectaron marcas de crecimiento. Por lo tanto no se consideró edad 0 ya que fue imposible diferenciar en los individuos pequeños si la ausencia de marcas se debió a que no estaban presentes o a que no eran visibles, ya sea por la estructura en sí misma o porque el corte no fue adecuado para evidenciarlas.

Se observó una alta variabilidad en la nitidez de las marcas entre cortes y entre individuos así como en la forma de las espinas (**Figura 10**). El APE fue de 11,2% entre ambas lecturas. En la **Figura 12** se puede observar cómo se relacionó el conteo de anillos en la primera lectura y en la segunda. Las mayores diferencias entre ambas lecturas ocurrieron en aquellas espinas que presentaron entre 2 y 3 anillos visibles.

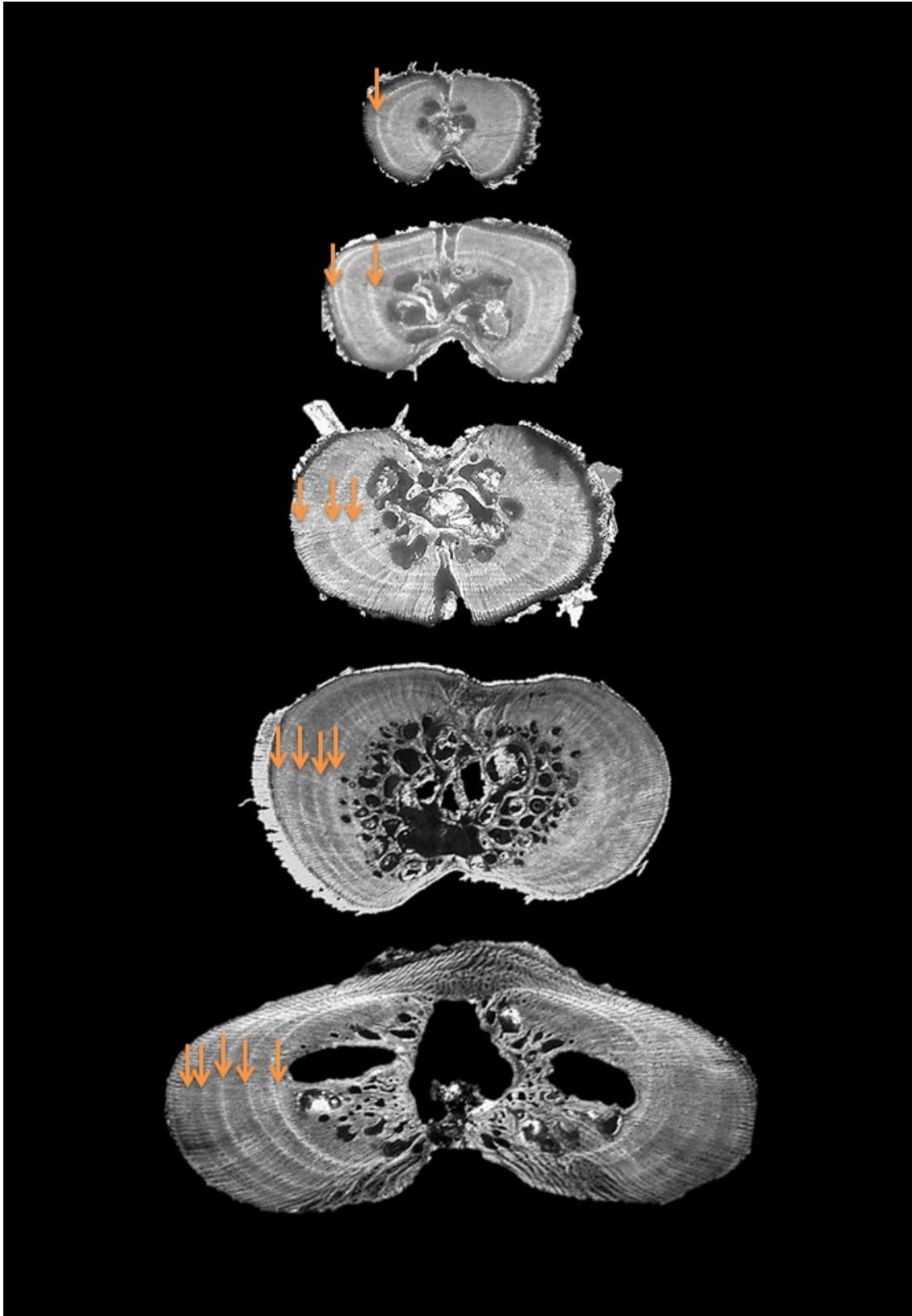


Figura 10. Secciones transversales de las espinas de marlín picudo analizadas mostrando individuos que presentaban de 1 a 5 anillos visibles.

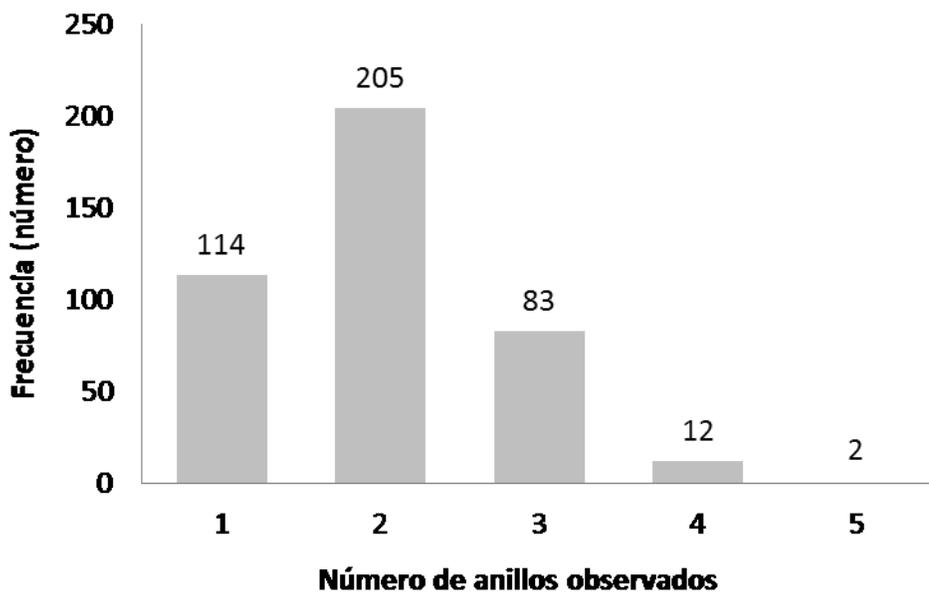


Figura 11. Número total de anillos observados en los cortes transversal de la tercera espina de marlín picudo.

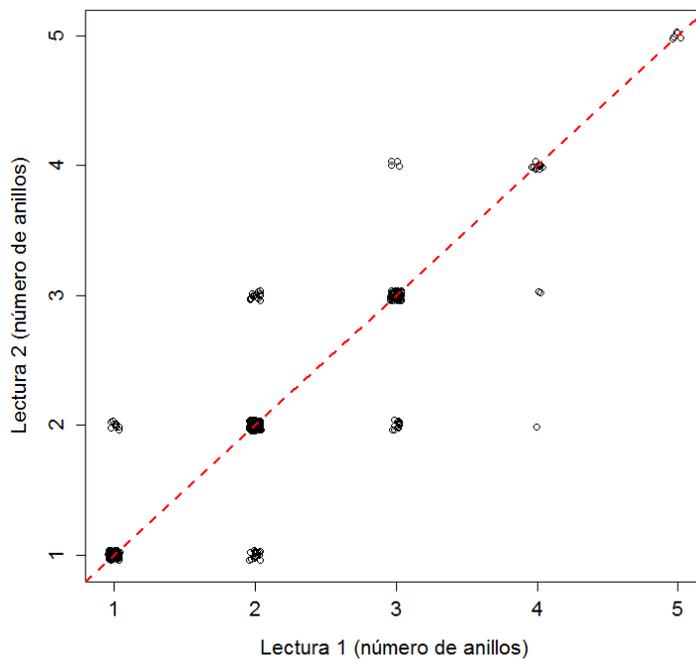


Figura 12. Relación entre el número de anillos contados en la primera lectura y segunda lectura en los cortes de las espinas de marlín picudo. La línea punteada representa lo esperado si el APE fuera cero, es decir existe coincidencia exacta entre ambas lecturas.

1.3.4. Validación indirecta de la periodicidad en la formación de los anillos

En únicamente 298 individuos fue posible identificar el tipo de borde, lo cual corresponde a un 71% del total de las espinas analizadas. Para validar la periodicidad de la formación de los anillos se graficó el porcentaje de bordes opacos vs translúcidos de las espinas por mes junto con el MIR para todo el conjunto de datos, sexos y años combinados (**Figura 13**). El MIR no fue calculado para aquellas espinas donde solo se observó un único anillo. La mayor proporción de bordes translúcidos (61%) se produjo en setiembre, en donde además se observó el menor MIR promedio (0.16) (**Figura 13**). Esto confirma la periodicidad anual de la formación de los anillos para todo el set de muestras.

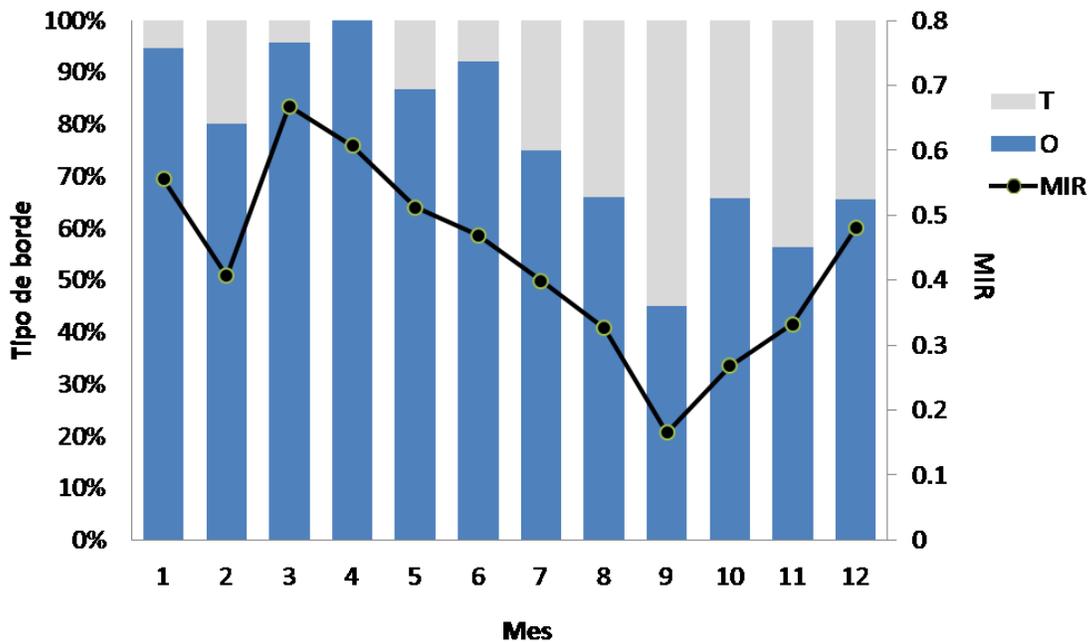


Figura 13. Porcentaje del tipo de borde (T: translúcido, O: opaco) y MIR (incremento marginal relativo) por mes para el set total de muestras de marlín picudo.

En el análisis por región se consideró el trimestre como medida temporal ya que el número de espinas por mes para las muestras provenientes del ASO es limitado y no se

cuenta con muestras para algunos meses (*i.e.* marzo). En el ACO el menor MIR promedio se observó en el tercer trimestre con un patrón claro (**Figura 14A**). Para las muestras del ASO el porcentaje de bordes translúcidos fue mayor en el primer trimestre y los valores de MIR fueron similares en el primer y tercer trimestre (**Figura 14B**). El problema en este caso es el bajo número de muestras disponibles por trimestre (ver **Tabla 2**) y por lo tanto existe la posibilidad de que la marca anual en estas muestras se produzca en el primer trimestre del año en lugar de en el tercero.

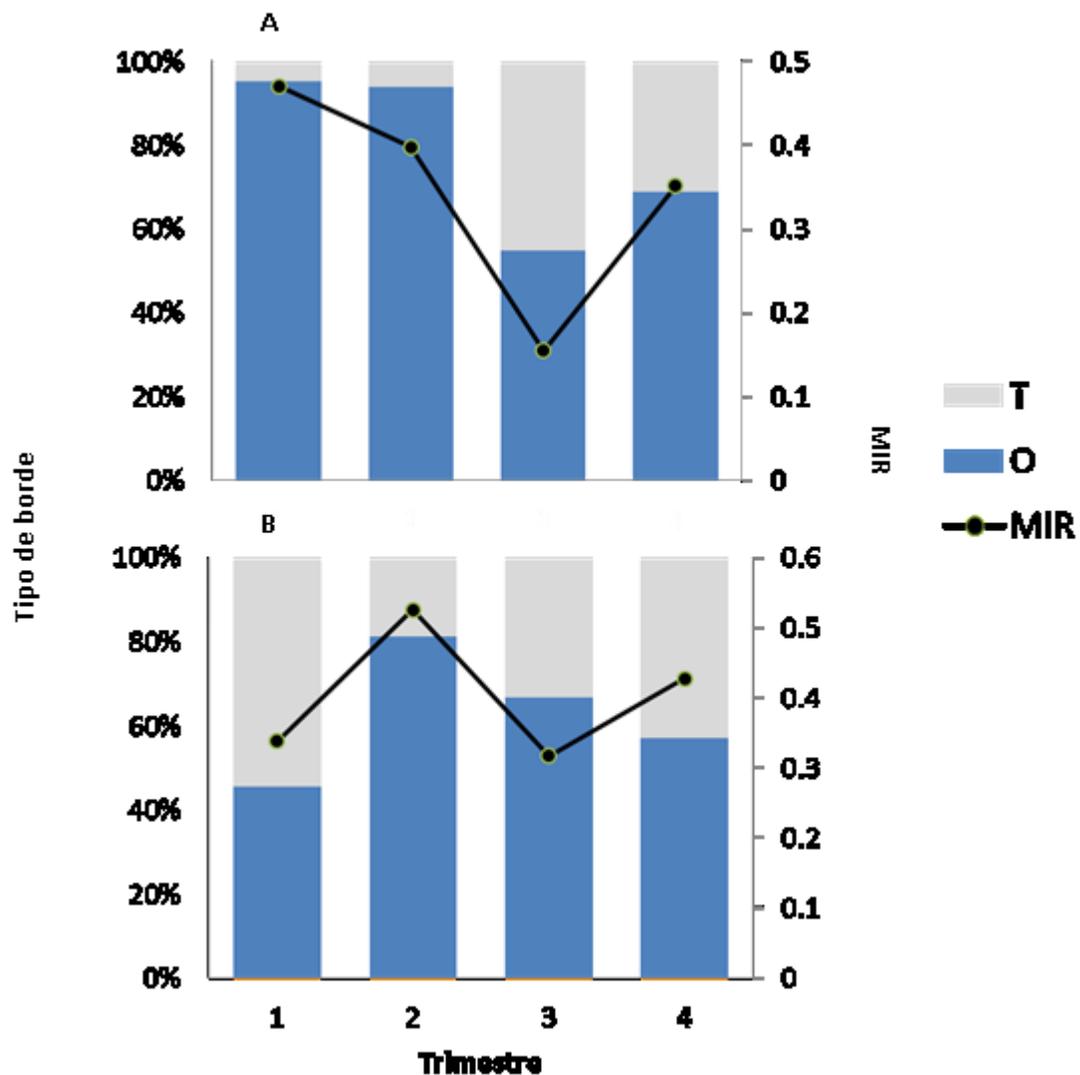


Figura 14. Porcentaje del tipo de borde (T: translúcido, O: opaco) y MIR (incremento marginal relativo) por trimestre para las muestras de marlín picudo del ACO (A) y ASO (B).

Para evidenciar si este ciclo se repite anualmente se seleccionó un período acotado entre el segundo trimestre de 2005 y el primero de 2007 para las muestras del ACO y se realizó el mismo tipo de análisis. Se consideró para este análisis únicamente a la región del ACO ya que existió un número suficientes de muestras para ese período en particular. Para el ASO, la mayoría de las muestras estuvieron concentradas únicamente en el año 2006.

El patrón observado de deposición del material óseo (MIR medio y el porcentaje de tipo de borde) confirmó también un ciclo anual en la formación de los anillos (**Figura 15**) evidenciado por un decrecimiento del MIR en el tercer trimestre en 2005 y 2006. Por lo tanto, las marcas translúcidas y consecuente formación de los anillos suceden una vez al año durante el tercer trimestre para el sub-set de muestras provenientes del ACO.

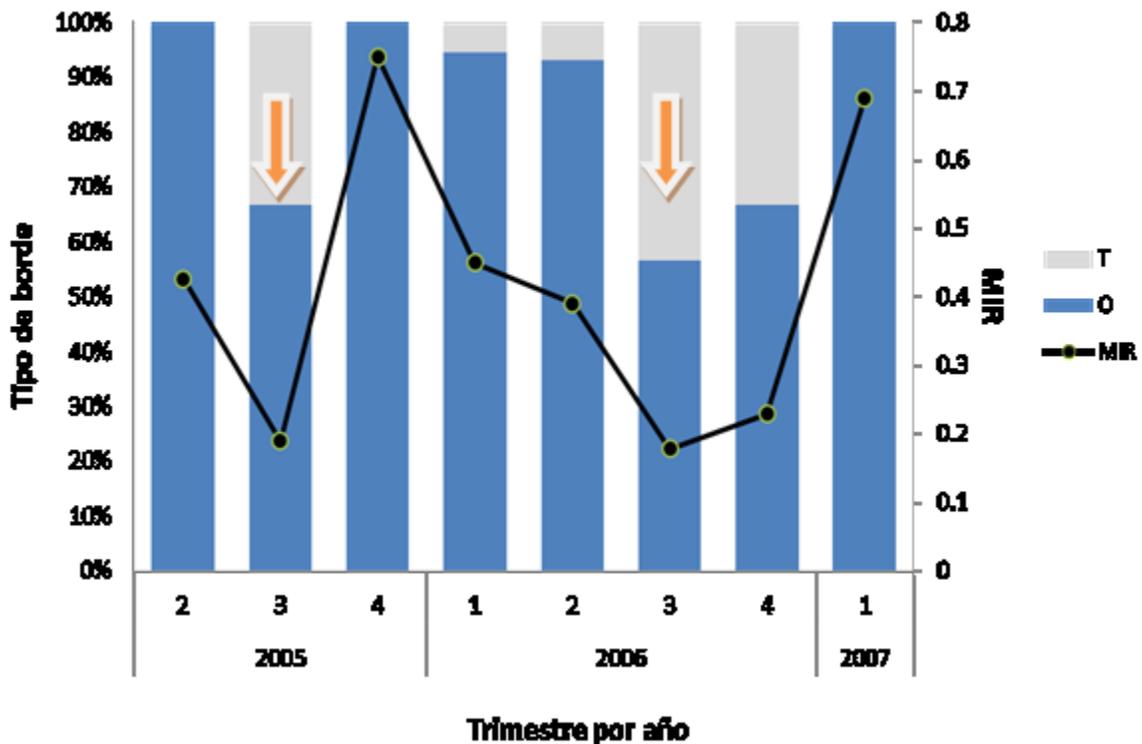


Figura 15. Porcentaje del tipo de borde (T: translúcido, O: opaco) y MIR (incremento marginal relativo) por año y trimestre para las muestras de marlín picado provenientes del ACO para el periodo comprendido entre el segundo trimestre de 2005 y el primer trimestre de 2007.

1.3.5. Estimación de anillos perdidos por vascularización y asignación de edades

El área de vascularización de las espinas analizadas aumentó exponencialmente con el tamaño de los individuos (**Figura 16**) y el porcentaje del área de vascularización lo hizo de forma lineal (**Figura 17**). Esto significa que a medida que los individuos envejecen tienden a perder los anillos tempranos a causa del proceso de vascularización.

Según el método de Hill et al. (1989) se determinó que el máximo número de anillos estimados asciende de 5 (**Figura 11**) a 7 (**Figura 18**). El 80% (n=338) de las espinas leídas fueron afectadas por el proceso de vascularización, presentando reabsorción de entre 1 y 4 anillos. La mayoría de los individuos capturados presentaron finalmente entre 3 y 4 anillos de crecimiento (**Figura 18**).

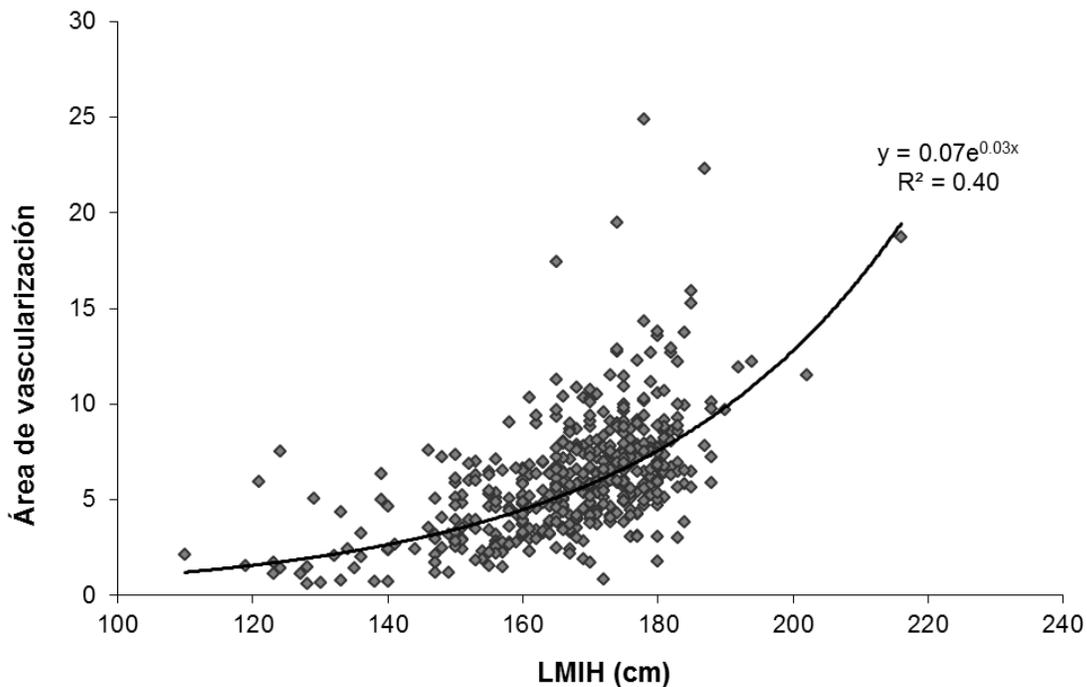


Figura 16. Relación entre el área de vascularización y la talla (LMIH en cm) de los individuos de marlín picudo analizados, $p < 0,001$.

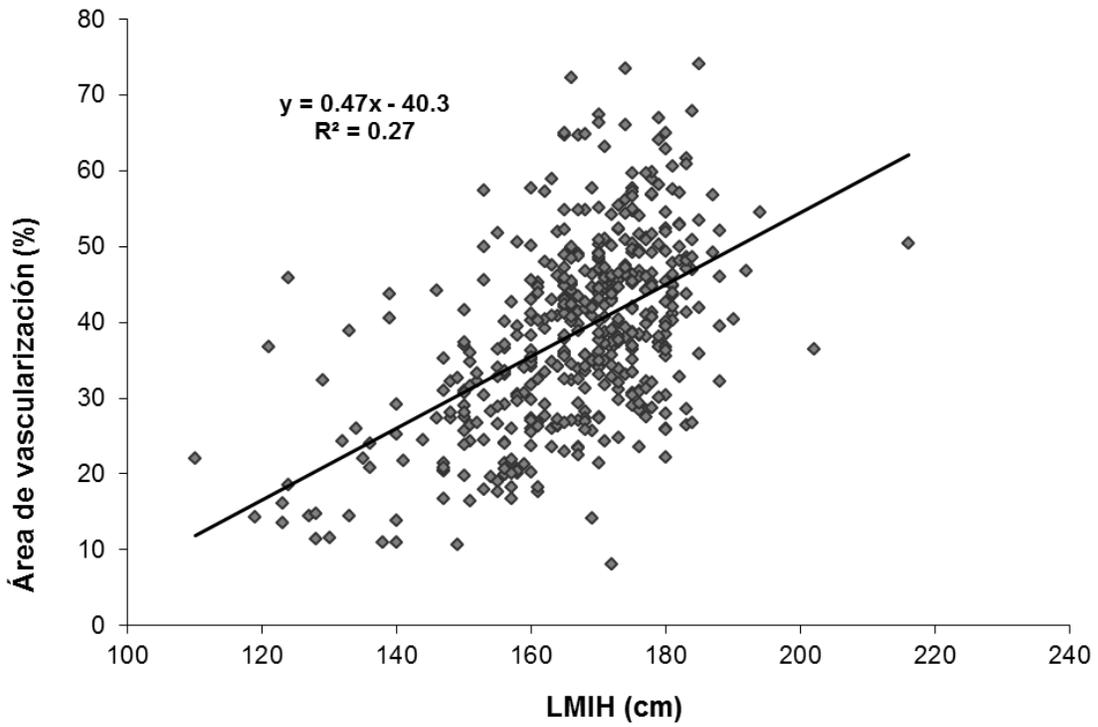


Figura 17. Relación entre el área de vascularización (% respecto al área total de la espina) y la talla (LMIH) de marlín picudo.

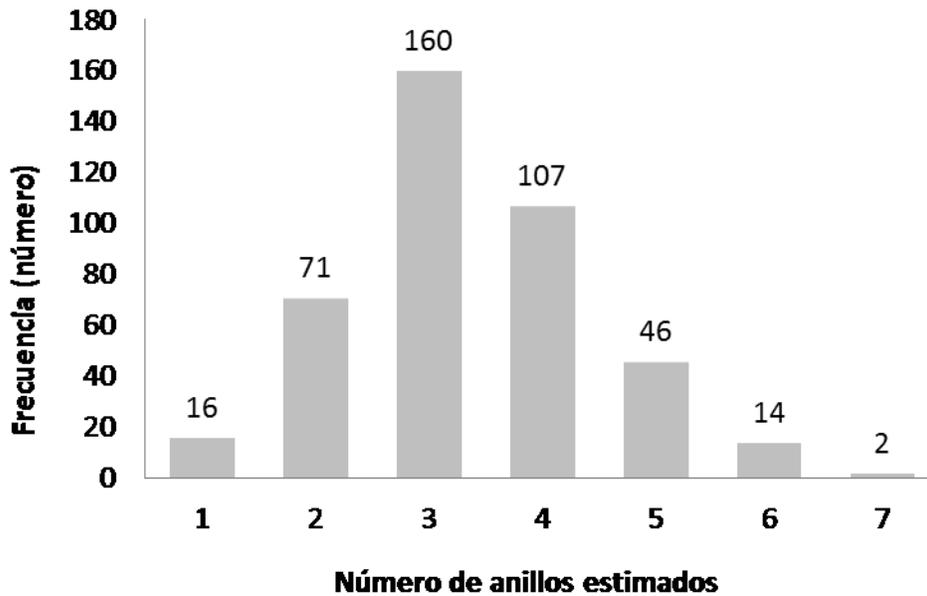


Figura 18. Número total de anillos estimados por el método de Hill (1989) en corte transversal de las espinas de marlín picudo analizadas.

Las medidas del radio de los anillos de la tercera espina anal del marlín picudo mostraron una relación lineal respecto al número de anillos en cada corte (**Figura 19**) para toda la región. En el caso de los individuos provenientes del ACO el número máximo de anillos estimados fue 6 para los machos y 5 para las hembras (**Figura 20**). Por otro lado, para los individuos provenientes del ASO el máximo fue 7 en las hembras y 5 en los machos (**Figura 21**). Luego de la estimación de los anillos perdidos por vascularización, el radio promedio y desvío estándar del primer anillo fue $1.409 \pm 224 \mu\text{m}$ y del último $3.321 \pm 204 \mu\text{m}$ para los individuos del ACO y $1.555 \pm 417 \mu\text{m}$ y $4.627 \pm 91 \mu\text{m}$ para las muestras del ASO.

1.3.6. Edades

Para la región del ACO la mayoría de los individuos de marlín picudo capturados pertenecieron a las clases de edad 3 y 4, principalmente edad 3 en hembras y machos (**Figura 25**). Para la región del ASO la estructura de edades fue más homogénea, y la mayor parte de los individuos se encontraron entre las edades 3 y 5 (**Figura 26**) aunque, al igual que en el ACO, la edad modal tanto para machos como para hembras fue la 3. En ambas regiones los individuos de marlín picudo se reclutan principalmente a la pesquería a partir de la edad 2 y el número de ejemplares de edad 1, 6 y 7 fue muy bajo.

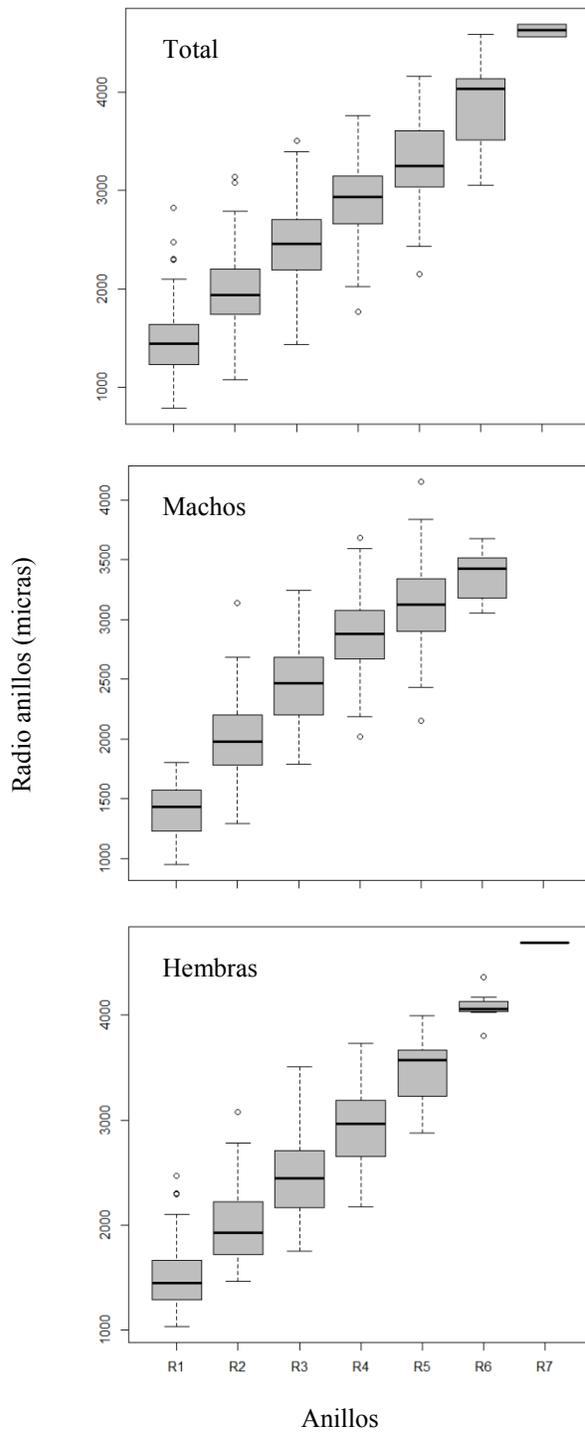


Figura 19. Radio en micras de los anillos estimados (del primero R1 al último R7) de la sección transversal del tercer radio de la aleta anal del marlín picado para todo el set de muestras y discriminado por sexo. Los límites inferior y superior de la caja refieren al percentil 25 y 75 respectivamente; la banda en el interior de la caja representa la mediana y la línea horizontal se extiende hasta la mayor observación de los datos si los mismos se encuentran dentro de 1.5 veces el rango inter-cuartil. Los datos por fuera de este rango están representados por puntos.

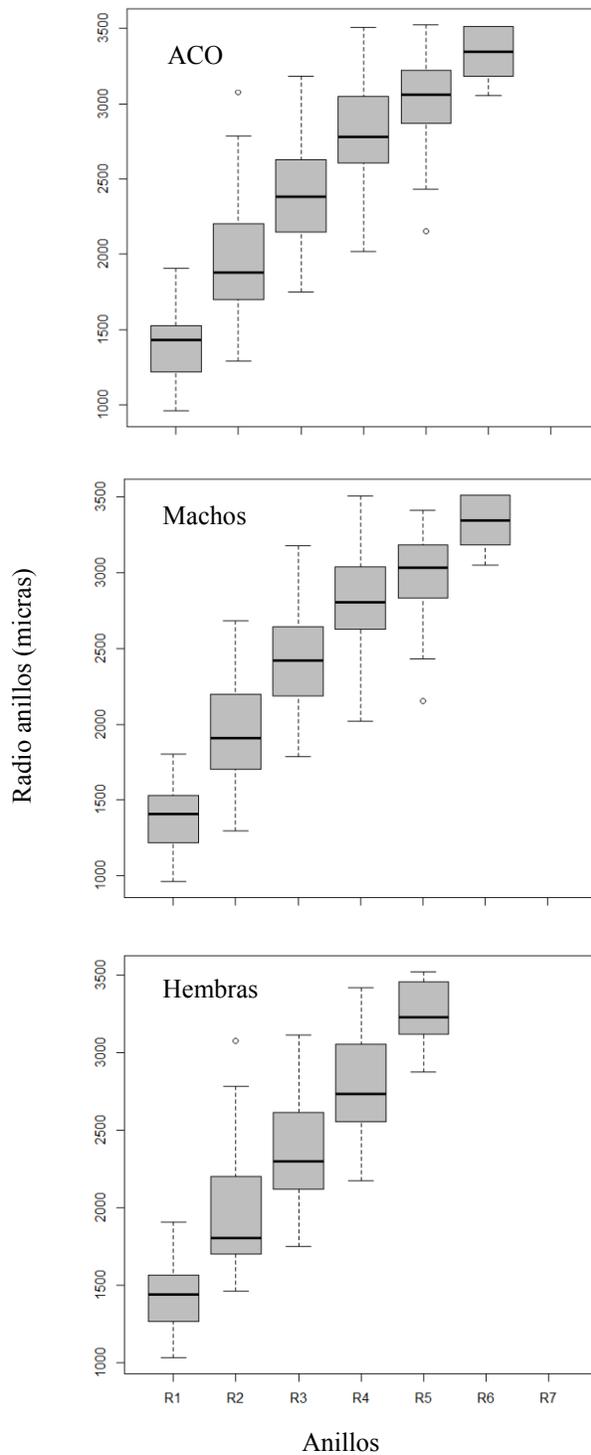


Figura 20. Radio en micras de los anillos estimados (del primero R1 al último R6) de la sección transversal del tercer radio de la aleta anal de las muestras de marlín picado provenientes del ACO (total y discriminado por sexo). Los límites inferior y superior de la caja refieren al percentil 25 y 75 respectivamente; la banda en el interior de la caja representa la mediana y la línea horizontal se extiende hasta la mayor observación de los datos si los mismos se encuentran dentro de 1.5 veces el rango intercuartil. Los datos por fuera de este rango están representados por puntos.

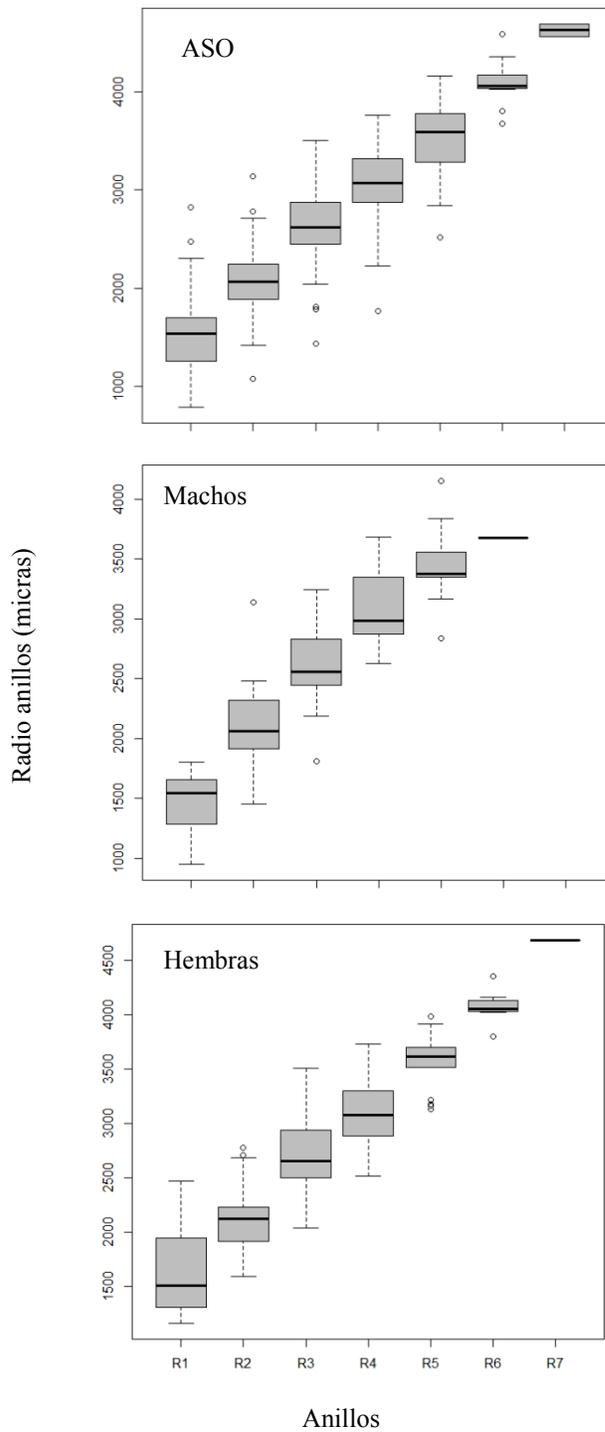


Figura 21. Radio en micras de los anillos estimados (del primero R1 al último R7) de la sección transversal del tercer radio de la aleta anal de las muestras de marlín picado provenientes del ASO (total y discriminado por sexo). Los límites inferior y superior de la caja refieren al percentil 25 y 75 respectivamente; la banda en el interior de la caja representa la mediana y la línea horizontal se extiende hasta la mayor observación de los datos si los mismos se encuentran dentro de 1.5 veces el rango intercuartil. Los datos por fuera de este rango están representados por puntos.

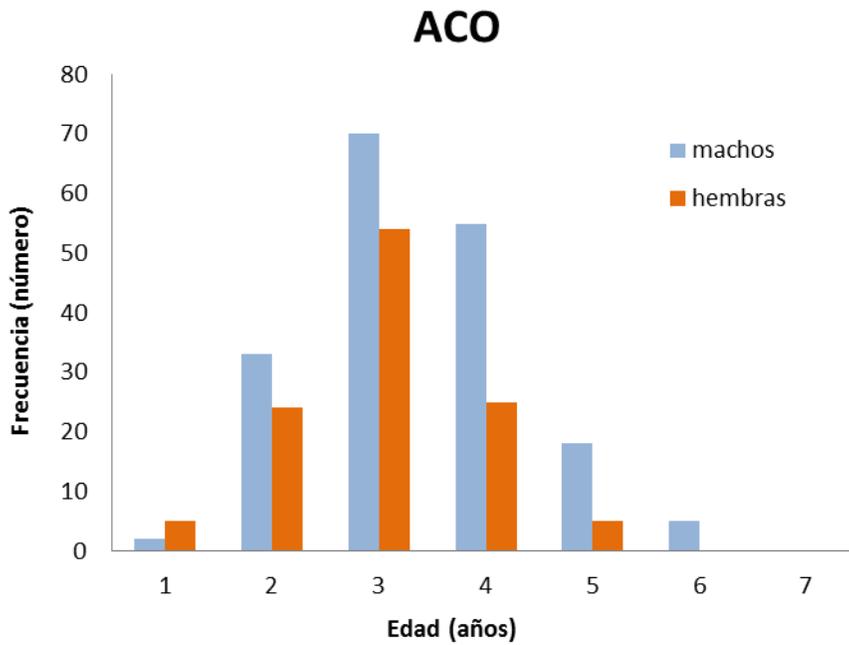


Figura 22. Estructura de edades de marlín picudo en el Atlántico Central Oeste (ACO) para cada sexo.

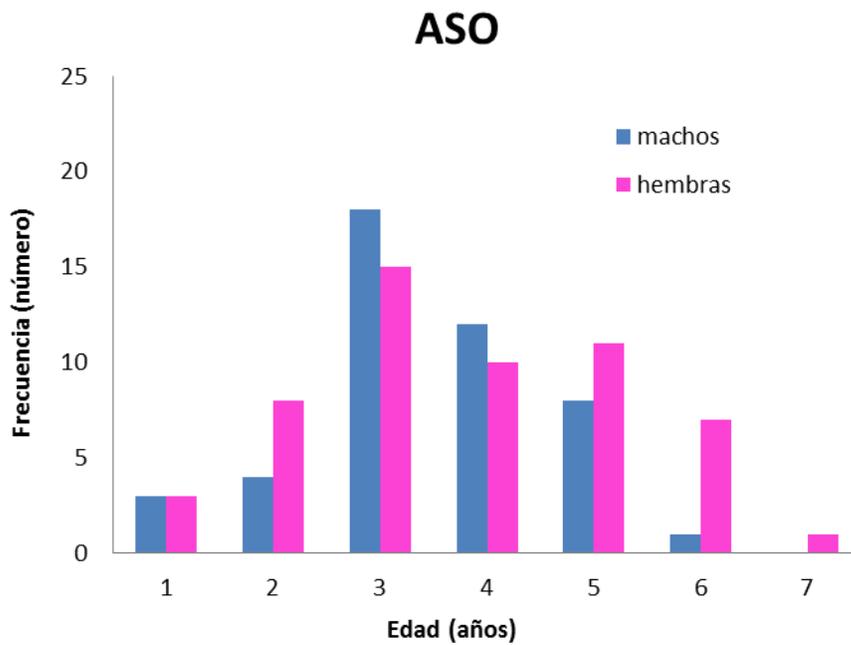


Figura 23. Estructura de edades de marlín picudo en el Atlántico Sur Occidental (ASO) para cada sexo.

1.4. Discusión

En el presente capítulo se ha encontrado que el tercer radio de la aleta anal en el marlín picudo es adecuado para la asignación de edad en esta especie, verificando así la hipótesis planteada. El análisis de precisión en el conteo de anillos (APE) fue del 11,2% y estuvo dentro del rango observado para especies del mismo género. Fue menor al 20% reportado por Drew (2010) para aguja blanca pero mayor al reportado en varios otros estudios: 9,8% para el marlín rayado (Kopf et al. 2011), 5,2% para pez espada (Sun et al. 2002) y 4,8% para el pez vela (Hoolihan 2006). Si bien la separación entre ambas lecturas fue de varios meses, lecturas inter-lectores e incluso inter-laboratorios deberían realizarse en el futuro. Kopf et al. (2011) registraron que el APE en la lectura de espinas en marlín rayado aumenta de 9.8% a 13.7% cuando la lectura se realiza por lectores de diferentes laboratorios, lo cual indica cierto sesgo en el conteo de anillos cuando el conteo lo hace una única persona.

Por otro lado, la relación lineal encontrada entre la talla de los individuos y el radio de las espinas valida la estructura para estudios de edad y crecimiento verificando también la hipótesis planteada. Se ha corroborado una periodicidad anual en la formación de las marcas de crecimiento con una edad máxima encontrada de al menos 7 años. La periodicidad anual en la formación de los anillos ha sido registrada en otras especies de pico como en el pez espada (Ehrhardt 1992), aguja azul (Hill et al. 1989), aguja blanca (Drew et al. 2007), aguja negra (Speare 2003), marlín rayado (Kopf et al. 2011) y pez vela (Jolley 1974) así como en otras especies de grandes pelágicos como atunes (*Thunnus obesus*, Sun et al. 2001, Duarte-Neto et al. 2012).

En particular, los análisis de borde y del incremento marginal relativo confirmaron una periodicidad anual en la formación de los anillos en el marlín picudo muy clara y evidente en la región del ACO. Las marcas translúcidas comienzan a formarse en el segundo trimestre del año con una dominancia en el tercer trimestre y empezando a disminuir en el cuarto. El menor valor de MIR se registró en el tercer trimestre, lo cual indica que durante esta época del año se produce una marca anual. Las muestras

provenientes del ACO permitieron además un análisis de MIR durante dos años consecutivos que confirmaron la periodicidad anual en el tiempo.

Para la región del ASO el análisis no fue tan claro. La mayor proporción de bordes translúcidos se encontró en el primer trimestre del año y el menor MIR en el tercero, por lo que la periodicidad en la formación de las marcas de crecimiento no pudo ser validada. Sin embargo, es probable que la formación de estas marcas también presente una periodicidad anual. Esto debería ser evaluado con un número mayor de muestras ya que podría existir una época diferente de generación de anillos translúcidos con respecto a la región del ACO.

1.4.1. Edades

Si bien no existen antecedentes de estudios de asignación de edad en el marlín picudo, Ortiz et al. (2003) reportaron la recaptura de un ejemplar de esta especie de más de 5 años. El número de anillos contados directamente en las estructuras alcanzó un máximo de 5 anillos pero se estimó que al menos podrían tener hasta 7. Esta edad máxima es menor a la reportada para marlines de mayor porte como el aguja blanca (15 años) (Drew 2010) y marlín rayado (8 años) (Kopf et al. 2011). Es posible que el marlín picudo pueda alcanzar edades mayores, sin embargo el muestreo dependiente de la pesca pudo haber limitado el encuentro de individuos de edades mayores.

Si bien los marlines son especies de gran porte, tienen una vida corta. Beverton y Holt (1959) analizaron un amplio grupo de especies de peces y encontraron que, en general, existe una relación positiva entre la longevidad y la talla máxima alcanzada, a excepción de un grupo, compuesto por atunes y peces de pico, que si bien presentan la mayores tallas presentan también las menores longevidades.

1.4.2. Formación de las marcas

La formación de los anillos translúcidos corresponde a un periodo de crecimiento lento en los individuos. La formación y tasa de deposición del material óseo puede depender tanto de factores externos (temperatura, salinidad, fotoperiodo) como internos (desove, estrés físico, alimentación, migraciones, entre otros) (Panfili et al. 2002). Identificar e interpretar cual es el evento ambiental o de historia de vida que genera esta disminución en la velocidad de la deposición del material óseo es bastante difícil y está fuera del alcance de esta tesis. Sin embargo, se observó que el período de formación de las marcas translúcidas coincide con el máximo episodio de desove en el ACO que ocurre entre junio y agosto (Arocha et al. 2007). En muchas especies se considera que la reproducción es el desencadenante, en adultos, del período de crecimiento lento y por lo tanto de la formación de los anillos (Morales-Nin, 1987). Además, otros estudios han encontrado una coincidencia en el inicio de la formación de marcas de crecimiento y períodos reproductivos en pez espada (Sun et al. 2002), marlín rayado (Kopf et al. 2011), pez vela (Chiang et al. 2004) y atún ojo grande (Sun et al. 2001, Duarte-Neto et al. 2012). Sin embargo, si la reproducción fuera el único evento que genera estas marcas, aquellos individuos que aún no son maduros, menores a 150 cm, no deberían presentarlas. Debido a esto, la formación de los anillos parece ser independiente de los eventos reproductivos y podría estar ligado a otros factores biológicos (*i.e.* migraciones) o ambientales (*i.e.* temperatura, salinidad, disponibilidad de alimento, entre otros) (Chiang et al. 2004, Sun et al. 2002) que podrían además favorecer o activar el evento de reproducción en adultos.

La región del ACO es fuertemente influenciada por las aguas del Río Orinoco y Amazonas, cuyas descargas se extienden con dirección noroeste hacia la cuenca del mar Caribe, principalmente entre agosto y noviembre, 3 a 4 meses después del pico de la temporada de lluvias en el noreste de América del Sur (Chérubin y Richardson 2007). Esto genera un descenso de la salinidad en esta región en el tercer trimestre del año que coincide con la época de marcación en las espinas de marlín picudo. Este podría ser uno de los factores ambientales que generan las marcas estacionales; sin embargo, se requiere otros tipos de estudios para verificar dicha hipótesis no abordados en el presente estudio.

Para el caso de las muestras del ASO, la alta proporción de marcas translúcidas registradas en el primer trimestre del año coincide con el periodo reproductivo reportado para el hemisferio sur (Ueyanagi et al. 1970, Coutinho et al. 2010). Si bien la periodicidad en la formación de los anillos en las muestras del ASO no pudo ser validada con la información presentada aquí, la dominancia de estas marcas en el primer trimestre es evidencia de que la formación de las mismas podrían producirse en diferentes épocas del año en ambos hemisferios. Sin embargo, y como fue mencionado anteriormente, se necesita un mayor número de muestras en esta zona para corroborar o refutar dicha hipótesis.

1.4.3. Limitaciones de la estructura utilizada

El área de vascularización en la tercera espina del marlín picudo aumenta con la talla del individuo. De la misma manera, la tasa de vascularización (área de vascularización/área total de la espina) aumenta a medida que el individuo envejece. Por tanto, la pérdida de información es mayor aún en individuos más grandes. Este patrón ha sido observado también en otras especies de peces de pico como en el aguja blanca (Drew et al. 2006).

La vascularización del tejido óseo en las espinas de los peces sigue siendo una limitante en la utilización de estas estructuras para la determinación de edad. Sin embargo, y debido a la relación que existe entre el radio de vascularización, el radio de las espinas y la talla de los individuos, los anillos oscurecidos por este proceso pudieron ser estimados sin problema con la técnica de Hill et al. (1989). A modo de ejemplo, con esta técnica se llegó a estimar la pérdida de hasta 4 anillos en algunos individuos.

Otra aparente limitante en el uso de las espinas para la asignación de la edad es la presencia de anillos falsos. El principal problema con la presencia de estos anillos puede relacionarse a los análisis de borde, ya que es difícil de interpretar si un borde translúcido es producto de un anillo verdadero o falso. La presencia de anillos falsos podría indicar que existen factores inter-anales que generan este tipo de marcas provocando que la interpretación de los factores que las generan sea aún más difícil. Varios estudios que

utilizan espinas en la determinación de edad han registrado frecuentemente la presencia de anillos falsos, dobles y triples, en peces de pico (Hill et al. 1989, Speare 2003, Kopf et al. 2010, 2011). Sin embargo, estos mecanismos no han sido descritos en la literatura y podrían ser los causantes de la alta variabilidad presente en el análisis de borde y MIR en la validación de la periodicidad de la formación de las marcas principalmente en el ASO.

CAPÍTULO II

CRECIMIENTO DEL MARLÍN PICUDO

2.1. Introducción

La biomasa de una determinada población es el producto del crecimiento individual, el reclutamiento y la mortalidad (Haddon 2001). Por tanto, el crecimiento individual es un componente importante de la producción del stock, y la incorporación de clases de edad a los modelos de evaluación surge a partir del reconocimiento de que dichas clases de edad contribuyen diferencialmente a la producción de biomasa y reproducción en el tiempo (Gulland 1983, Hilborn y Walters 1992). Además, poblaciones o stocks de una misma especie puede presentar diferentes patrones de crecimiento y el conocimiento de estas diferencias es fundamental para un correcto manejo de los recursos pesqueros.

El estudio del crecimiento en peces implica determinar el tamaño corporal, en longitud o peso, en función de la edad y es comúnmente reportando como una expresión matemática. Existen muchos modelos matemáticos para expresar dicha relación. El más utilizado para expresar la relación entre la longitud y la edad en peces es el modelo de von Bertalanffy (1938). Este modelo contempla aspectos fisiológicos y considera que el crecimiento neto de un individuo es producto de dos procesos metabólicos opuestos, catabolismo y anabolismo (von Bertalanffy 1938). Si bien éste es el modelo más estudiado, también ha sido muy criticado (Knight 1968, Roff 1980) y por lo tanto es importante tomar en cuenta otros modelos (*i.e.* Logístico, Gompertz, entre otros) para determinar cuál es el más adecuado para cada población (Katsanevakis 2006).

La mayoría de los modelos en dinámica de poblaciones y evaluación de stocks requieren, además de los parámetros de crecimiento, la mortalidad natural (M) como input. La M es muy difícil de medir directamente y en general existen métodos para estimarla: 1) análisis de tasas de captura provenientes de flotas pesqueras o campañas de evaluación, que

incluye, por ejemplo, estudios de marcado-recaptura, 2) estimación de muertes por depredación y 3) correlaciones de M con otros parámetros biológicos (Vetter 1988). En el presente estudio estimamos M a través de regresiones teóricas con parámetros de crecimiento derivadas de meta-análisis (Taylor 1958, Hoenig 1983, Jensen 1996). La ventaja en la utilización de estos métodos es que son muy simples de calcular una vez que se cuenta con las estimaciones de los parámetros de crecimiento. Sin embargo, no son muy precisos ya que se aplican a una gran variedad de especies y poblaciones (Vetter 1988).

Hasta el momento se han realizado estudios de edad y crecimiento en muchas especies de marlines (Hill 1989, Prince et al. 1991, Melo-Barrera et. al. 2003, Speare 2003, Chiang et al. 2004, Ehrhardt y Deleveaux 2006, Hoolihan 2006, Die 2007, Kopf et al. 2011, Drew 2010). Sin embargo, existe un gran desconocimiento de muchas de las características biológicas del marlín picudo, incluyendo estimaciones de edad y crecimiento. Los experimentos de marcado de marlín picudo han revelado que el tiempo más amplio en libertad ha sido de 5 años (Ortiz et al. 2003) pero sólo se han recuperado 3 marcas. Los estudios de marcado son insuficientes para conocer acerca de su desplazamiento y/o migraciones o para estimar crecimiento y tasas de mortalidad natural.

2.1.1. Hipótesis de trabajo

En general los grandes peces pelágicos, atunes y peces de pico, poseen altas tasas de crecimiento lo que implica alcanzar mayores tamaños corporales en menor tiempo así como también explotar las ventajas de poseer un mayor tamaño corporal, *e.g.* incrementar la probabilidad de escape a los depredadores debido a una mayor velocidad de nado, incrementar el éxito en la captura de presas y el rango potencial de tamaño de presas, mejorar la habilidad competitiva intra e inter-específica (Hone y Benton, 2005). En este sentido, Brill (1996) sugiere que estas especies han evolucionado exitosamente para captar grandes cantidades de oxígeno y sustratos metabólicos para desarrollar altas tasas de crecimiento somático y gonadal, rápidas tasas de digestión y recuperación ante fuertes ejercicios (*i.e.* migraciones). Considerando ésta hipótesis, se predice que el marlín picudo

presenta crecimiento rápido y que los parámetros biológicos estimados de las curvas de crecimiento se encuentran dentro de los rangos encontrados para este género: para el marlín rayado un K de 0,48 a 0,60 años⁻¹, t_0 de -0,6 a -1,0 años y L_∞ de 244 a 262 cm (Kopf et al. 2011); y para el aguja blanca un K de alrededor de 0,4 años⁻¹, t_0 de -1.84 años y L_∞ de 167 cm (Drew 2010).

Además, la mortalidad natural en los organismos está relacionada directamente con la velocidad de crecimiento. Un individuo que alcanza su longitud máxima rápidamente, es decir que tiene un valor elevado de K , es probable que tenga una mortalidad natural elevada. Mientras que, un pez que crece lentamente, con un bajo valor de K , tendría una mortalidad natural baja (Beverton y Holt 1959). Por lo tanto, en relación a esta hipótesis y a la anterior que predice que el marlín picudo crece rápidamente, se predice que esta especie presenta además un coeficiente de mortalidad natural elevado.

2.1.2. Objetivo general

El objetivo general de este capítulo es modelar el crecimiento del marlín picudo por sexo y región en el Océano Atlántico Central y Sur Occidental y evaluar diferencias en los parámetros estimados entre estas categorías. Se pretende además estimar la mortalidad natural (M) a través de ecuaciones provenientes de meta-análisis que se basan en la asociación de ésta con otros parámetros biológicos como crecimiento y edad máxima alcanzada.

2.1.3. Objetivos específicos

- Estimar los parámetros de crecimiento según el modelo aplicado.
- Evaluar diferencias en el crecimiento entre regiones, ACO vs. ASO y entre sexos.
- Determinar de forma indirecta los valores de mortalidad natural para dicha especie.

2.2. Metodología

2.2.1. Retrocálculo

El análisis de retrocálculo permite inferir la longitud de los individuos en una o varias etapas precedentes a la que fue capturado. Se utiliza principalmente para estimar la longitud de los peces a edades tempranas cuando no se tienen muestras suficientes de ejemplares jóvenes. Además es útil para disminuir la sobrestimación de las tallas medias de los primeros grupos de edad. Para esto, se utiliza información del radio de las marcas de crecimiento de la estructura dura considerada y la longitud del individuo al momento de ser capturado (Ricker 1975, Francis 1990). Consiste en estimar los parámetros de la ecuación que relaciona la longitud del pez y el tamaño de la estructura ósea.

En el presente estudio, el retrocálculo se efectuó usando las medidas realizadas desde el foco de la espina al borde de cada anillo siguiendo el método descrito por Ehrhardt (1992) para el pez espada. Tanto este autor, como Kopf et al. (2011) identifican, para el pez espada y el marlín rayado respectivamente, a este método como el más parsimonioso respecto a otros métodos lineales de retrocálculo como el de Dahl–Lea (Lea, 1910) y Fraser-Lee (Francis 1990). El método de Ehrhard (1992) es descrito por la ecuación:

$$\text{Log } LMIH_n = [\text{Log } R_n (\text{Log } LMIH - \text{Log } a) / \text{Log } R] + \text{Log } a$$

donde $LMIH_n$ es la longitud del individuo cuando se formó el anillo n , $LMIH$ es la longitud del individuo el día que fue capturado, R es el radio total de la espina, R_n es el radio hasta el anillo n y a es el intercepto de la regresión lineal entre el logaritmo del radio de la espina y el logaritmo de la talla de los individuos.

Las tallas medias observadas y retrocalculadas se analizaron mediante un test de Student para determinar si existen diferencias significativas entre ambos sets de datos (Sokal y Rohlf 1995).

2.2.2. Modelos de crecimiento considerados

Modelo de von Bertalanffy

El modelo de von Bertalanffy (1938) es la base fundamental de la biología pesquera y se ha utilizado también como sub-modelo en modelos más complejos de dinámica de poblaciones en peces. La curva de crecimiento de von Bertalanffy (1938) asume que la tasa de crecimiento de un organismo disminuye con la talla y por lo tanto la tasa de cambio en longitud puede ser expresada como:

$$dL/dt = K (L_{\infty} - L)$$

donde t es el tiempo, L es la talla y K es el coeficiente de crecimiento, es decir la velocidad con la cual el individuo llega a L_{∞} . El parámetro L_{∞} es la talla asintótica donde el crecimiento se hace cero. Integrando esto se obtiene la clásica ecuación de von Bertalanffy:

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

El parámetro t_0 se incluye para ajustar la ecuación a la edad de talla teórica inicial del individuo y se define como la edad en el cual el organismo tiene tamaño cero. Se ajustan por lo tanto tres parámetros (L_{∞} , K y t_0).

Modelo de Gompertz

El modelo de Gompertz (Gompertz, 1825) es utilizado muchas veces en lugar del modelo de von Bertalanffy para modelar el crecimiento de los primeros estadios del crecimiento en larvas de peces. Sin embargo Katsanevakis (2006) observó que este modelo se ajusta muy bien a algunas especies de grandes pelágicos como el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*). Este modelo asume que el crecimiento se incrementa monotónicamente hasta

alcanzar un máximo y después decrece en forma asintótica. La correspondiente curva de crecimiento es sigmoideal, con un punto de inflexión que corresponde a la máxima tasa de crecimiento con la edad. En la fase inicial de la curva se observa un periodo donde la tasa de crecimiento es cercana a 0 y se describe con la siguiente ecuación:

$$L_t = L_\infty \left(e^{-e^{-K(t-t_0)}} \right)$$

donde cada parámetro estimado tiene el mismo significado que en la curva de von Bertalanffy.

Modelo logístico

El modelo logístico (Ricker, 1975) es otro modelo alternativo frecuentemente utilizado que considera un crecimiento sigmoideo similar al de Gompertz y está dado por la ecuación:

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

Los tres modelos fueron ajustados con el software libre *R* versión 2.15.1 utilizando la función *nls* del paquete *stats* (R Development Core Team 2012). Los mismos se ajustaron en base a aproximaciones no lineales, utilizando mínimos cuadrados residuales para representar el crecimiento promedio por edad de todos los miembros de la población (Haddon 2001).

2.2.3. Comparación entre modelos

La comparación entre los tres tipos de modelos se realizó según:

- 1) el criterio de Akaike (AIC, Akaike 1974):

$$AIC = n \left(\text{Log} \left(2\pi \frac{RSS}{n} \right) + 1 \right) + 2k$$

2) y el criterio de Información Bayesiana (BIC):

$$BIC = n \text{Log} \left(\frac{RSS}{n} \right) + k \text{Log} n$$

Donde RSS (por su significado en inglés “Residual Sum of Squares”) es la suma de cuadrados residuales, k es el número de parámetros estimados en cada modelo y n es el número total de datos. El modelo elegido fue aquel con menor valor de AIC y BIC.

2.2.4. Comparación entre grupos (sexo y regiones)

Los parámetros de crecimiento varían de una especie a otra, incluso pueden variar dentro de una misma especie para diferentes poblaciones y pueden existir diferencias entre sexos. Consecuentemente, los valores de los parámetros se estimaron para cada región (ACO y ASO) y sexo de forma independiente luego de determinar cuál es el mejor modelo.

Las diferencias fueron analizadas siguiendo el protocolo descrito por Ogle (2011a) utilizando el software libre *R* versión 2.15.1 (R Development Core Team 2012) y los paquetes FSA (Ogle 2011b), NCStats (Ogle 2011c) y nlstools (Baty y Delignette-Muller 2011). Por ejemplo, la ecuación de von Bertalanffy cuando todos los parámetros estimados difieren entre grupos se puede escribir de la siguiente forma:

$$L_t = L_\infty [\text{grupo}] \left(1 - e^{-K [\text{grupo}] (t - t_0 [\text{grupo}])} \right)$$

Cuando uno de los parámetros es común entre grupos:

$$L_t = L_\infty \left(1 - e^{-K [\text{grupo}] (t - t_0 [\text{grupo}])} \right) \text{ es común } L_\infty$$

$$L_t = L_\infty [\text{grupo}] (1 - e^{-K (t-t_0[\text{grupo}])}) \quad \text{es común } K$$

$$L_t = L_\infty [\text{grupo}] (1 - e^{-K [\text{grupo}] (t-t_0)}) \quad \text{es común } L_0$$

Cuando dos de los parámetros son comunes entre grupos:

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-K (t-t_0[\text{grupo}])}) \quad \text{son comunes } L_\infty \text{ y } K$$

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-K [\text{grupo}] (t-t_0)}) \quad \text{son comunes } L_\infty \text{ y } t_0$$

$$L_t = L_\infty [\text{grupo}] (1 - e^{-K (t-t_0)}) \quad \text{son comunes } K \text{ y } t_0$$

El modelo en donde los parámetros entre ambos grupos es el mismo se reduce al modelo típico de von Bertalanffy. El grupo refiere al sexo o región.

Luego los modelos fueron comparados de manera jerárquica respecto al modelo más complejo, mediante la prueba de razón de verosimilitudes (Kimura 1980). Esto permitió determinar si es necesario considerar las curvas de crecimiento por sexo y por región de forma independiente o si un único conjunto de parámetros de crecimiento describe mejor los datos.

2.2.5. Estimación de mortalidad natural

En general es muy difícil obtener mediciones directas de mortalidad natural (M) y hasta el momento no hay un modelo validado para el marlín picudo para estimar dicho parámetro. Por lo tanto, se utilizaron tres ecuaciones que utilizan información derivada de los modelos de crecimiento para obtener una estimación aproximada de la M en el marlín picudo:

- el modelo de Taylor (1958): con base en los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy (1938) y el tiempo requerido para que un organismo obtenga el 95% de L_∞ , este modelo estima M a través de la longevidad máxima que alcanza un organismo en la población ($A_{0,95}$) a través de las siguientes ecuaciones:

$$M = 2,996/A_{0,95} \quad \text{y} \quad A_{0,95} = (2,996/k) + t_0$$

t_0 y K son los parámetros derivados de la curva de von Bertalanffy y 2,996 es la constante que indica el tiempo requerido para que un individuo obtenga el 95% de L_∞ ($A_{0,95}$).

- el de modelo de Hoenig (1983) que estimó, derivado de un meta-análisis que incluye 84 stocks de peces teleósteos, que la mortalidad natural se relaciona de manera directamente inversa con la longevidad como:

$$\ln(M) = 1.46 - 1.01 \ln(t_{max})$$

donde t_{max} es la edad máxima de la especie.

- y el modelo de Jensen (1996) que re-analiza los datos presentado por Pauly (1980) y deriva de las constantes del modelo de Beverton y Holt (1959) una aproximación a M mucho más simple, dada por la relación:

$$M = 1.5 K$$

2.3. Resultados

2.3.1. Retrocálculo

La técnica de retrocálculo produjo un número total de muestras de talla por edad de 828 para todo el set de datos. La edad 1 presentó una talla media de 120 cm y la edad máxima 7 una talla media de 177 cm. Las tallas medias retrocalculadas fueron significativamente menores que las observadas ($t=30,7$; $p<0,01$). Esto podría ser consecuencia del fenómeno de Rosa Lee (Lee 1912), el cual sugiere que la longitud calculada a una edad dada tiende a ser más pequeña que la estimada a partir de individuos más viejos. Esto confirmó una baja representatividad de las primeras clases de edad y por lo tanto para ajustar los modelos de crecimiento se utilizaron las tallas retrocalculadas en lugar de las estimaciones de edad observadas (**Figura 24, Tabla 4**). El análisis realizado para cada set

de datos por región mostró también diferencias significativas (ACO: $t=26,9$; $p<0,01$; ASO: $t=16,9$; $p<0,01$) (Tabla 5 y 6).

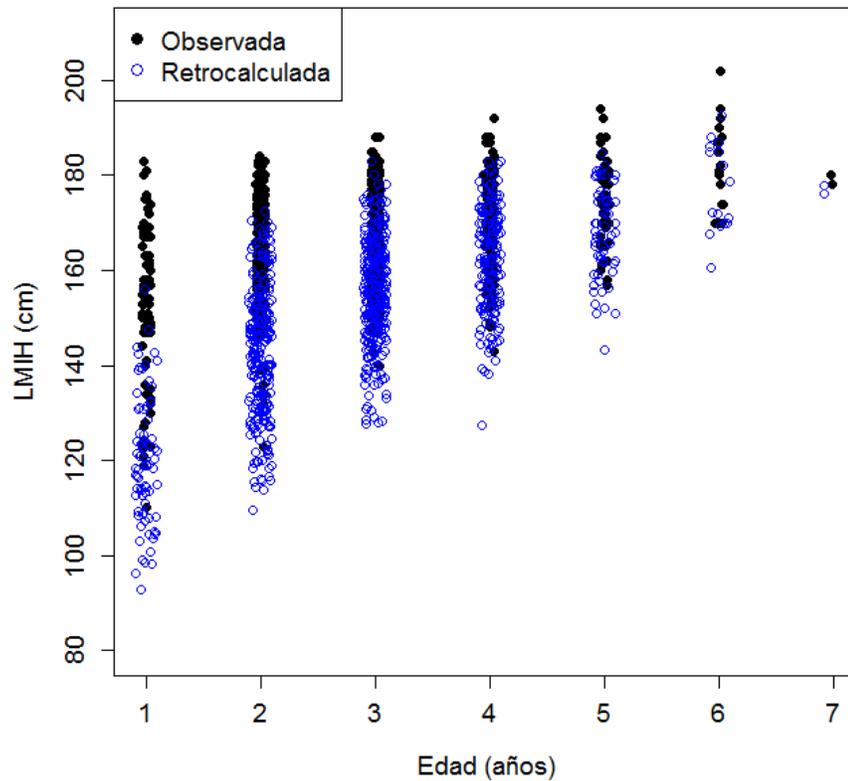


Figura 24. Edades observadas (círculos negros) y retrocalculadas (círculo vacíos azules) para el marlín picudo.

Tabla 4. Edades observadas y retrocalculadas para el marlín picudo para todo el set de muestras. n=número de observaciones por edad real observada. n_R = número de observaciones por edad estimado por retrocálculo. Min.=mínimo. Max.=máximo. DS=desvío estándar.

Edad	Observada					Retro-calculada				
	n	Media	DS	Min.	Max.	n_R	Media	DS	Min.	Max.
1	16	131	10	110	147	79	120	13	93	156
2	71	161	13	123	180	239	143	14	110	172
3	160	167	10	140	184	275	156	11	128	183
4	107	171	10	148	188	158	162	11	127	183
5	46	173	8	157	188	59	168	9	143	185
6	14	183	10	170	202	16	177	9	161	193
7	2	179	1	178	180	2	177	1	176	178

Tabla 5. Edades observadas y retrocalculadas para el marlín picudo para todo el set de muestras. n=número de observaciones por edad real observada. n_R = número de observaciones por edad estimado por retrocálculo. Min.=mínimo. Max.=máximo. DS=desvío estándar.

Edad	Observada					Retrocalculada				
	n	Media	DS	Min.	Max.	n_R	Media	DS	Min.	Max.
1	7	137	9	124	147	41	126	13	101	156
2	57	163	10	136	180	173	146	13	110	172
3	122	169	8	147	184	200	158	11	128	183
4	82	172	10	143	188	104	165	10	127	183
5	23	175	6	165	184	27	169	7	156	182
6	5	182	10	170	194	5	175	7	170	186

Tabla 6. Edades observadas y retrocalculadas para el marlín picudo para todo el set de muestras. n=número de observaciones por edad real observada. n_R = número de observaciones por edad estimado por retrocálculo. Min.=mínimo. Max.=máximo. DS=desvío estándar.

Edad	Observada					Retrocalculada				
	n	Media	DS	Min.	Max.	n_R	Media	DS	Min.	Max.
1	9	126	9	110	141	38	113	11	93	141
2	13	149	17	123	175	66	135	12	114	166
3	37	158	10	140	180	75	149	11	128	172
4	27	165	11	148	188	54	158	11	138	183
5	23	170	8	157	188	32	167	11	143	185
6	9	183	11	170	202	11	178	10	161	193
7	2	179	1	178	180	2	177	1	176	178

2.3.2. Ajuste de los modelos de crecimiento

El ajuste de los datos de longitud en función de la edad en el marlín picudo mostró que el modelo de von Bertalanffy presentó el menor valor de AIC y BIC (**Tabla 7**). En la **Figura 25** se observa el ajuste del modelo de von Bertalanffy general y por sexo para el total de las muestras y en la **Figura 26** y **Figura 27** para el ACO y ASO respectivamente. En las muestras provenientes del ASO las hembras mostraron un K y t_0 menor y un L_∞ mayor que los machos en esa región así como en general observado en el ACO. Esto pudo ser producto de la influencia de un bajo número de individuos de edades 6 y 7 en las muestras del ASO.

Tabla 7. Modelos de von Bertalanffy, Gompertz y Logístico ajustados a las tallas retro-calculadas (LMIH en cm) del marlín picudo para toda la región (Total), para cada una de las regiones (ASO y ACO) y para sexos combinados (Todos), para machos y hembras. L_{∞} =talla asintótica en cm, K =coeficiente de crecimiento en años⁻¹ y t_0 = el punto en el tiempo en el que el pez tiene longitud cero en años. ASO=Atlántico Sur-occidental y ACO=Atlántico central occidental. RSS=suma de cuadrados residuales. AIC= Criterio de Información de Akaike. BIC= Criterio de Información Bayesiana.

	von Bertalanffy					Gompertz					Logístico				
	T_0	K	L_{∞}	AIC	BIC	T_0	K	L_{∞}	AIC	BIC	T_0	K	L_{∞}	AIC	BIC
Total															
Todos	-1.26	0.52	175	6467	6486	-0.67	0.61	173	6469	6488	-0.22	0.70	172	6470	6489
Hembras	-1.67	0.42	179	2525	2540	-0.93	0.51	177	2528	2543	-0.39	0.59	175	2528	2543
Machos	-1.12	0.58	173	3584	3601	-0.62	0.67	172	3587	3604	-0.23	0.76	171	3587	3604
ACO															
Todos	-1.42	0.53	175	4230	4247	-0.87	0.61	174	4234	4250	-0.44	0.70	173	4234	4250
Hembras	-1.20	0.58	172	1531	1545	-0.69	0.67	171	1533	1548	-0.30	0.77	170	1533	1548
Machos	-1.48	0.52	176	2703	2718	-0.93	0.60	174	2706	2721	-0.51	0.68	173	2706	2721
ASO															
Todos	-2.01	0.31	190	2127	2142	-0.85	0.40	185	2129	2144	-0.10	0.49	182	2130	2145
Hembras	-3.13	0.19	215	954	966	-1.15	0.27	204	956	968	-0.07	0.35	197	956	968
Machos	-1.01	0.55	170	839	850	-0.44	0.66	168	841	852	-0.01	0.76	167	842	853

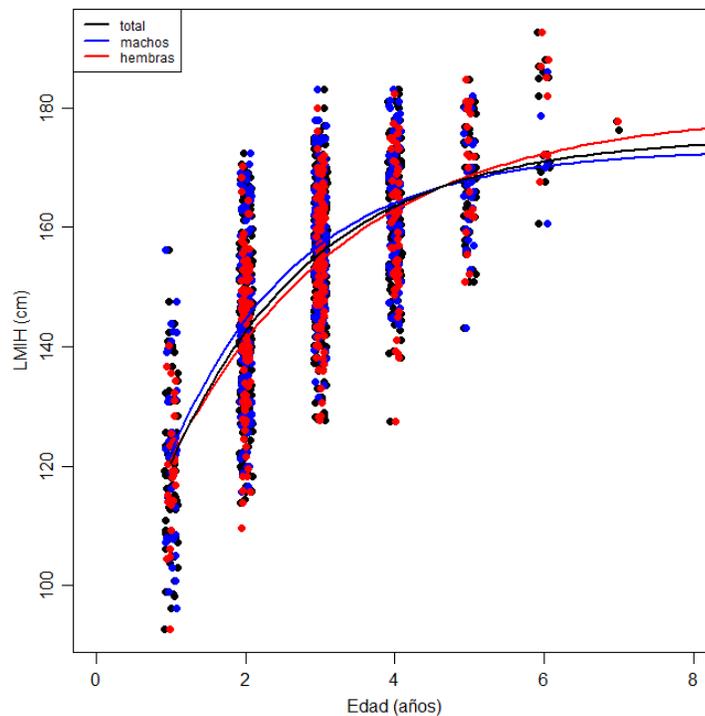


Figura 25. Curvas de von Bertalanffy total y por sexo para toda el área.

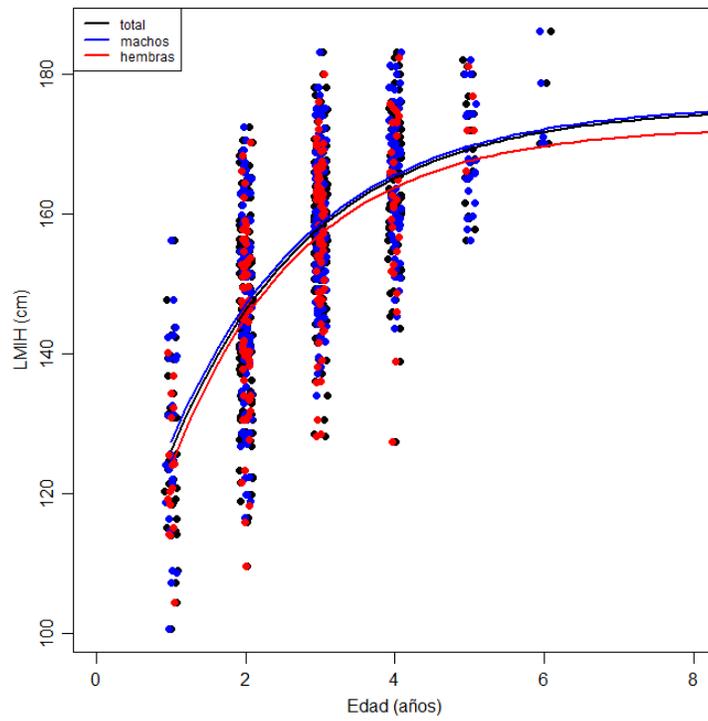


Figura 26. Curvas de von Bertalanffy total y por sexo para las muestras provenientes del ACO.

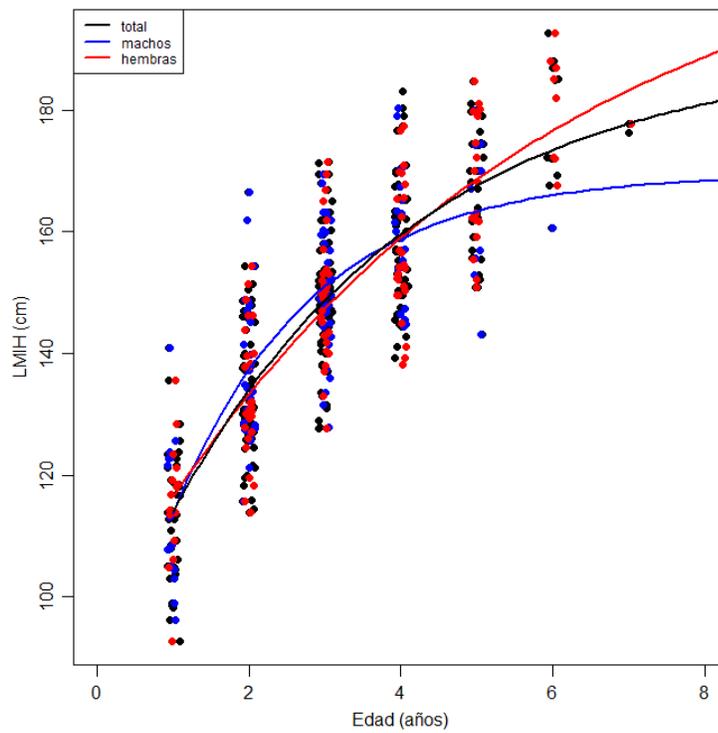


Figura 27. Curvas de von Bertalanffy total y por sexo para las muestras provenientes del ASO.

Las edades 6 y 7 en las muestras estuvieron sub-representadas, en particular la edad 6 en el ACO estuvo representada solo por 5 machos (**Figura 26**) y la edad 6 y 7 en el ASO dominada por hembras (de 10 individuos uno solo es macho) (**Figura 27**). Por lo tanto, estas edades fueron eliminadas y las curvas de von Bertalanffy fueron nuevamente ajustadas para observar los cambios.

Los parámetros estimados del modelo von Bertalanffy ajustado hasta la edad 5 se muestra en la **Tabla 8**. Para las muestras del ACO, eliminar la edad 6 no generó grandes cambios (**Tabla 8**). Sin embargo, para las muestras provenientes del ASO las diferencias fueron más marcadas. Se observó un aumento de K para las hembras de 0,19 a 0,32 años⁻¹, una reducción para los machos de 0,55 a 0,48 años⁻¹, una reducción en la estimación de L_{∞} de 215 cm a 184 cm en las hembras y los valores de t_0 en general aumentaron acercándose a cero. Como la talla máxima reportada para la especie fue de 207 cm, eliminar la edad 6 y 7 en las hembras del ASO arroja resultados más realistas (**Figura 28**), en relación al modelo con todas las edades, (**Figura 27**) ya que el L_{∞} estaba por encima de la talla máxima reportada. También el valor de K y t_0 son más similares entre sexos.

Tabla 8. Modelos de von Bertalanffy ajustados a las tallas retro-calculadas (LMIH en cm) hasta la edad máxima observada y hasta la edad 5 por sexo y región. Todos: sexos combinados. Total= toda la región (ASO y ACO). ASO=Atlántico Sur-occidental y ACO=Atlántico central occidental. L_{∞} =talla asintótica, K =coeficiente de crecimiento y t_0 =talla hipotética a edad cero. RSS=suma de cuadrados residuales.

	Total_retrocalculada				Retrocalculada hasta 5+			
	T_0	K	L_{∞}	RSS	T_0	K	L_{∞}	RSS
Total								
Todos	-1.26	0.52	175	118000	-1.07	0.58	172	113000
Hembras	-1.67	0.42	179	44800	-1.10	0.58	171	41400
Machos	-1.12	0.58	173	63100	-1.15	0.57	174	61600
ACO								
Todos	-1.42	0.53	175	69500	-1.40	0.53	175	68600
Hembras	-1.20	0.58	172	25500	-1.20	0.58	172	25500
Machos	-1.48	0.52	176	43500	-1.47	0.52	176	42700
ASO								
Todos	-2.01	0.31	190	33300	-1.55	0.40	179	29400
Hembras	-3.13	0.19	215	13500	-2.07	0.32	184	11000
Machos	-1.01	0.55	170	13100	-1.21	0.48	174	12600

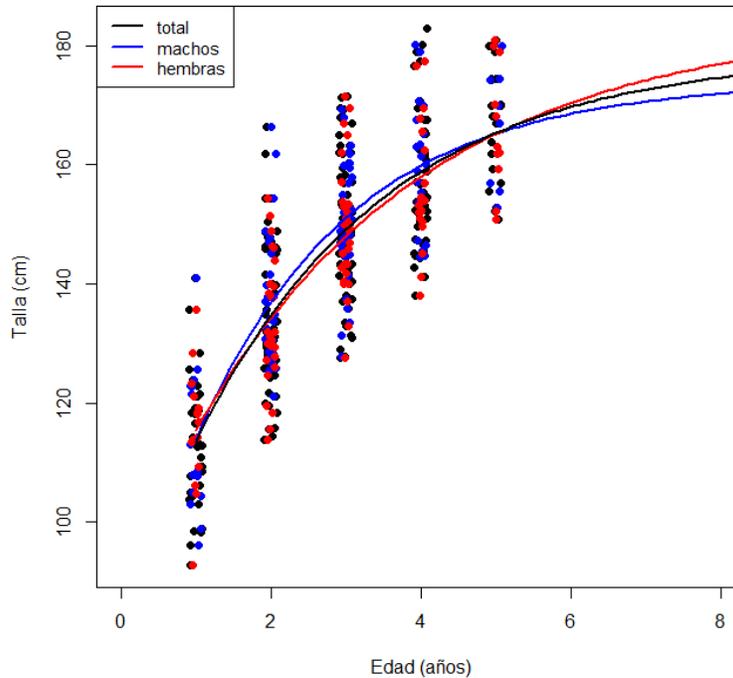


Figura 28. Curvas de von Bertalanffy total y por sexo para las muestras provenientes del ASO ajustadas hasta la edad 5.

Las diferencias en los parámetros de crecimiento entre sexos y entre regiones se analizó entonces con la estimación hasta la edad 5 con representatividad de estas edades en machos y hembras para cada set de muestras.

Para todo el conjunto de muestras existieron diferencias estadísticamente significativas entre sexos únicamente para el parámetro L_{∞} (ver **Anexo A** por detalles del análisis de máxima verosimilitud), en donde los machos alcanzan una talla asintótica mayor que la de las hembras, 174 y 171 cm respectivamente (**Tabla 9**). Por otro lado, y sin discriminar por sexo, existieron diferencias significativas en el coeficiente K para las muestras provenientes del ACO y ASO, con valores de 0,53 y 0,41 respectivamente ($p < 0,01$). Los valores de K fueron mayores para la región del ACO, sugiriendo un crecimiento más acelerado de los individuos que en el ASO. Sin embargo, no existieron diferencias significativas entre sexos en ninguno de los parámetros de crecimiento intra-región. En la **Tabla 9** se resumen todos los parámetros finales estimados a partir del modelo de von Bertalanffy y en la **Figura 29** se muestra el ajuste del modelo de crecimiento total y por región.

Tabla 9. Modelos finales de von Bertalanffy ajustados a las tallas retrocalculadas por edad para toda la región (Total), ACO y ASO. ASO=Atlántico Sur-occidental y ACO=Atlántico central occidental. L_{∞} =talla asintótica, K =coeficiente de crecimiento y t_0 =talla hipotética a edad cero, con su respectivo intervalo de confianza al 95% (IC). Los subíndices refieren al parámetro estimado por sexo en aquellos casos en donde las diferencias fueron significativas. La edad máxima estimada fue de 7 años; sin embargo el modelo fue ajustado hasta la edad 5.

Región		Coefficiente estimado	IC inferior	IC superior
Total	L_{∞} machos (cm)	174	168	179
	L_{∞} hembras (cm)	171	165	176
	K (años ⁻¹)	0.57	0.44	0.70
	t_0 (años)	-1.13	-1.55	-0.71
ACO	L_{∞} (cm)	175	168	182
	K (años ⁻¹) *	0.53	0.37	0.69
	t_0 (años)	-1.40	-2.04	-0.76
ASO	L_{∞} (cm)	179	164	192
	K (años ⁻¹) *	0.40	0.24	0.57
	t_0 (años)	-1.55	-2.39	-0.73

* Difieren significativamente uno del otro

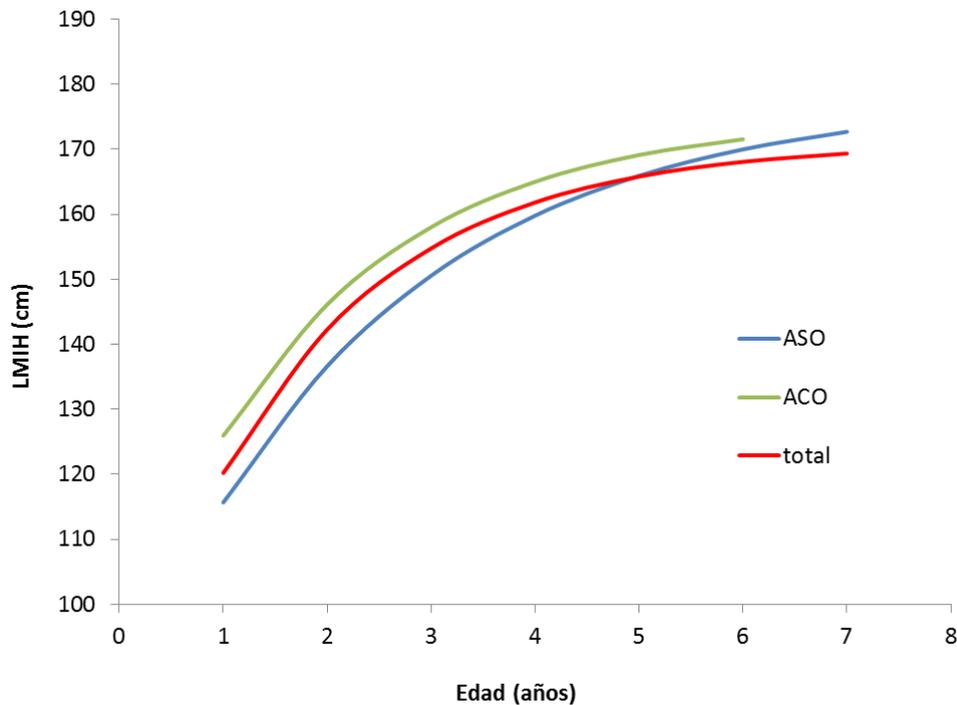


Figura 29. Curvas de crecimiento por regiones, total, ASO y ACO.

2.3.3. Mortalidad natural

Considerando una edad máxima para la especie de 6 años para el marlín picudo en el ACO (5 en las hembras) y 7 años para el ACO (6 en los machos), la mortalidad natural calculada según la ecuación de Hoenig (1984) varió entre 0,6 para las hembras en el ASO y 0,85 años⁻¹ en el ACO (**Tabla 10**). El método de Hoenig (1984) que sólo utiliza como input la edad máxima alcanzada, estimó valores de M mayores que el de Taylor (1958), el cual toma en cuenta mayor número de parámetros (*e.i.* K y t_0). Los valores de M , con este último método, variaron entre 0,41 para las hembras del ASO y 0,75 años⁻¹ en el ACO. El método de Jensen (1996) fue el que presentó un rango más amplio, estimando una M de 0,48 para las hembras en el ASO y 0,87 años⁻¹ en el ACO. La M estimada en el ACO fue mayor que la del ASO en todos los casos (**Tabla 10**).

Tabla 10. Estimación de la mortalidad natural (M) según las ecuaciones descriptas por Hoenig (1983), Taylor (1958) y Jensen (1996). La M está expresada en años⁻¹ para cada región y sexo.

Región	Sexo	Hoenig (1983)	Taylor (1958)	Jensen (1996)
ACO	total	0.70	0.70	0.80
	machos	0.70	0.69	0.78
	hembras	0.85	0.75	0.87
ASO	total	0.60	0.50	0.60
	machos	0.70	0.59	0.72
	hembras	0.60	0.41	0.48

2.4. Discusión

2.4.1. Retrocálculo

El proceso de retrocálculo estimó tallas por edad significativamente menores a las observadas, lo cual indica la presencia del fenómeno descrito por Rosa Lee en 1912 en el cual las longitudes retrocalculadas a partir de los peces de mayor edad tienden a ser

menores a las observadas. Existen diferentes hipótesis para explicar dicho fenómeno: 1) sesgos en el muestreo y por lo tanto poca representatividad de individuos del extremo inferior de la distribución de edades; 2) problemas o falta de relación entre el tamaño de la espina y las tallas de los individuos; y 3) mortalidad natural o por pesca dependiente de la edad (Ricker, 1969; 1979).

En el presente estudio, la selectividad en el muestreo, debido a la dependencia con la pesca, podría haber resultado en una sobre-estimación de la talla media en las primeras edades observadas. El marlín picudo comienza a reclutarse a estas pesquerías a partir de los 100 cm aproximadamente. Por lo tanto, el muestreo presenta una sub-representatividad de la edad 1 y solamente están incluidos en el muestreo aquellos individuos del extremo superior de la distribución de la edad 1 (CICAA 2010a, Kopf et al. 2011). Esta sub-representatividad fue más marcada en las muestras provenientes del ACO donde el número de individuos en la edad 1 fue menor que en el ASO. Además la alta dispersión observada en la relación entre el largo de los individuos y el tamaño de las espinas podría haber afectado las diferencias observadas.

2.4.2. Crecimiento

El marlín picudo, como la mayoría de las especies de marlines, se caracterizó por poseer un crecimiento rápido. Según el modelo de von Bertalanffy final el marlín picudo alcanza los 110 cm \pm 20 cm en el primer año de vida (**Anexo B**) y por lo tanto adquiere más de la mitad de su tamaño total durante este corto periodo de tiempo. Estos resultados apoyaron la hipótesis planteada de que estas especies han evolucionado exitosamente para captar desarrollar altas tasas de crecimiento somático a lo largo de su vida (Brill, 1996).

Dado que este es el primer estudio de crecimiento en marlín picudo, los parámetros estimados (t_0 , K y L_∞) solo pueden ser comparados con otras especies similares estrechamente relacionadas. Estos valores están dentro del intervalo de parámetros reportados para especies de la misma familia en el océano Atlántico como el aguja blanca (Drew 2010) y pez vela (Ehrhart y Deleveaux 2006) (**Figura 30**). Como era esperado, las

estimaciones obtenidas en el presente estudio se asemejan a las reportadas en la literatura para especies análogas.

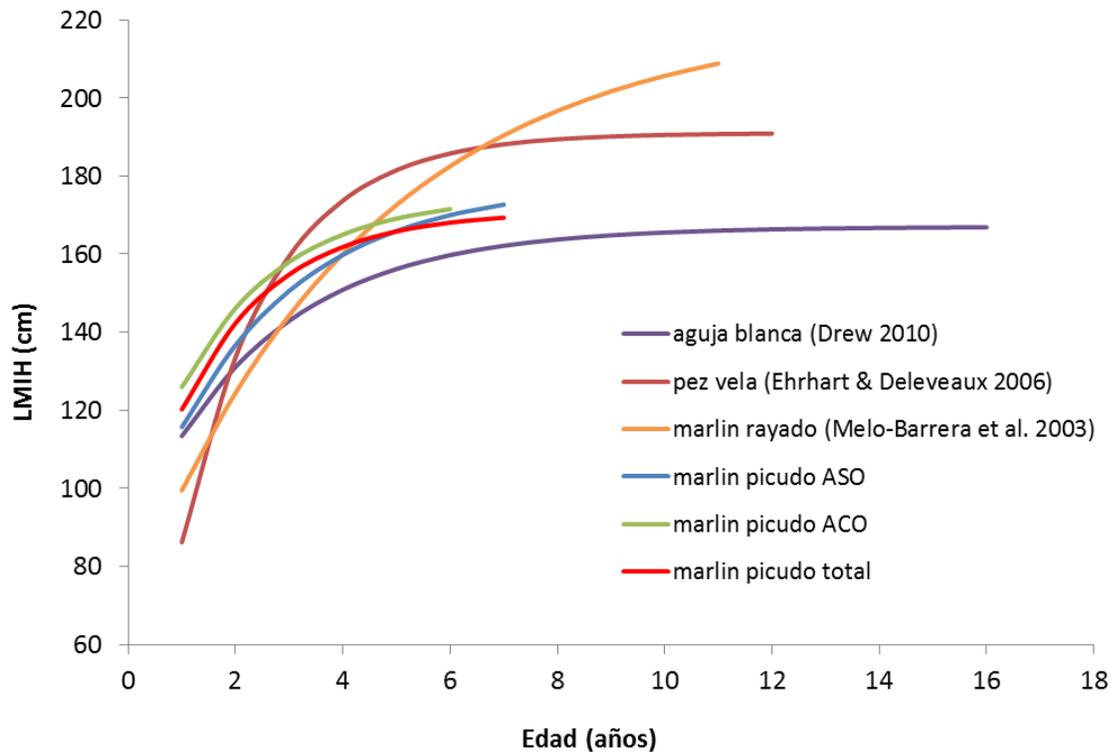


Figura 30. Modelos de crecimiento para el marlín picudo analizado en el presente estudio y para especies relacionadas de la misma familia para ambos sexos combinados: aguja blanca (Drew 2010), marlín rayado (Melo-Barrera et. al., 2003) y pez vela (Ehrhardt y Deleveaux, 2006).

El marlín picudo es una de las especies de marlines de menor porte. Su talla máxima reportada ha sido de 207 cm (Coutinho et al. 2010) en relación a otras especies como el aguja blanca y pez vela del Atlántico que alcanzan los 280 cm de longitud total o el marlín rayado del Pacífico que llega a los 300 cm (Nakamura 1985). Los L_{∞} estimados en el presente estudio (entre 176 y 184 cm) se encuentran por encima de lo reportado para el aguja blanca (entre 162 y 172 cm, Drew, 2010) y por debajo de lo reportado para pez vela (alrededor de 190 cm, Ehrhardt y Deleveaux, 2006) y marlín rayado (221 cm, Melo-Barrera et al., 2003). Para el aguja blanca probablemente el L_{∞} esté por debajo del real y los autores reconocen la baja representatividad de individuos de edades avanzadas (Drew

2010) (**Figura 30**). Por lo tanto, los valores de L_{∞} se encontraron dentro de los rangos razonables para estas especies.

En el marlín picudo no se observaron diferencias significativas en los coeficientes de crecimiento entre sexos en ninguna de las regiones analizadas. Si bien muchos estudios en marlines de mayor porte como aguja azul (Hill et al. 1989), aguja negra (Speare 2003) y aguja blanca (Drew 2010) encuentran dimorfismo sexual en estas especies este patrón no fue encontrado en el presente estudio. Esta última autora también evaluó diferencias en los parámetros de crecimiento para los machos de aguja blanca entre las muestras colectadas en el Atlántico Sur y Norte. Si bien no encontró diferencias significativas entre ambas regiones, reportó un K menor y L_{∞} mayor para los machos del Sur que para los del Norte, lo cual coincide a lo encontrado en el presente estudio.

Más allá de que no se puede determinar si estamos frente a dos stocks o poblaciones diferentes, hay indicios de que los parámetros de crecimiento de los individuos en ambas regiones difieren. Los ejemplares de marlín picudo en el ASO presentaron crecimiento más lento y alcanzaron mayores tallas que los del ACO. Sin considerar los efectos del muestreo, estas diferencias en los parámetros de crecimiento pueden deberse a diferencias genéticas entre poblaciones o a diferencias producidas por factores ambientales como temperatura, disponibilidad de alimento, entre otras particulares de cada región (Pauly 1994, Wootton 1998). Sin embargo, los resultados deben tomarse con cautela debido a que existen diferencias en el número de muestras analizadas y en la composición de las mismas en cada región (*e.i.* proporción de sexos y rangos de tallas).

En relación al ambiente, la zona del ACO es fuertemente influenciada por la corriente ecuatorial del Norte y la corriente Norte del Brasil la cual lleva aguas cálidas y con baja salinidad provenientes de las descargas del río Orinoco y Amazonas (Chérubin y Richardson 2007). La temperatura media superficial del mar en esta región varía entre los 24 y 32° C (~28° C) y la salinidad entre los 34 y 35 ups (Hernandez-Guerra and Joyce 2000). Por otro lado, la región del ASO es fuertemente influenciada por la corriente ecuatorial del Sur y la corriente Sur de Brasil, cuyas temperaturas varían entre los 20 y

28° C con una salinidad más estable y mayor a las 36 ups (Almeida da Silveira et al. 2000). Esto le confiere a cada región particularidades diferentes y por lo tanto las especies que las habitan están sometidas a diferencias ambientales que podrían generar variabilidad en sus parámetros de historia de vida (Adams 1980). Pauly (1980) propone que los mayores valores de K están relacionados a mayores tasas metabólicas que a su vez, se relacionan con la temperatura. Así, peces a menores latitudes pueden presentar mayores valores de K que especies similares a mayores latitudes. Los mayores valores de K en el ACO respecto a los encontrados en el ASO coinciden con esta teoría ya que la temperatura media en la región del ACO es, en promedio, mayor a la que ocurre en el ASO.

Consideraciones del modelo de crecimiento utilizado

De acuerdo a Katsanevakis (2006) es importante explorar modelos de crecimiento alternativos al momento de expresar la relación entre la longitud de los individuos y la edad. Los resultados del presente trabajo mostraron que el modelo de von Bertalanffy es el más adecuado para describir el crecimiento en el marlín picudo. Sin embargo, la diferencia con respecto al modelo de Gompertz y Logístico es mínima. Duarte-Neto et al. (2012) encuentran resultados similares para el atún ojo grande. Si bien el modelo de von Bertalanffy es el que mejor describió el crecimiento en esta especie, los autores sugieren que cuando más de un modelo presenta suficiente soporte estadístico para describir el crecimiento en peces podría ser utilizado un promedio ponderado por el peso de Akaike. Sin embargo no presentan evidencias o sustento estadístico para apoyar este supuesto.

2.4.3. Mortalidad natural

El marlín picudo presentó una mortalidad natural elevada (0,69-0,87 para el ACO y 0,48-0,72 años⁻¹ para el ASO). Los valores obtenidos de mortalidad natural son más altos a los reportados para otras especies de grandes pelágicos como atunes (*Thunnus alalunga*, 0,30 años⁻¹, CICAA 2012) y pez espada (0,20 años⁻¹, CICAA 2011) que son especies más longevas y de crecimiento más lento. Esto está relacionado directamente con la hipótesis

planteada en la que un individuo que alcanza su longitud máxima rápidamente, es decir que tiene un valor elevado de K , es probable que tenga una mortalidad natural elevada (Beverton y Holt 1959). Y consecuentemente, ya que los individuos del ACO presentaron un coeficiente de crecimiento mayor que los del ASO y una edad máxima alcanzada menor, también presentaron tasas de mortalidad natural mayores.

Pauly (1980), describe además M como función de K , L_{∞} y la temperatura del ambiente donde viven los organismos. Propone que probablemente la temperatura del agua, mayor en las regiones tropicales, aceleran los procesos biológicos tanto de crecimiento como de mortalidad. Aunque, otros factores podrían también estar afectándola como la densidad de depredadores y competidores, disponibilidad de alimento, entre otras (Sparre et al. 1991).

Los cálculos de mortalidad natural deben ser utilizados con cautela ya que es una estimación indirecta y que fue realizada para todo el rango de edades y para todo el período. La mortalidad natural varía por edad, tiende a disminuir en las primeras etapas de la vida y a aumentar a partir de la mediana edad (Vetter 1988). Además, la mortalidad natural es difícil de estimar en las especies sujetas a explotación comercial debido a la mortalidad causada por la pesca. Por ejemplo, si el número de ejemplares de cierta talla disminuye en un año cualquiera, es difícil determinar si la disminución se debe a causas naturales o es causada por la pesca y el valor de M podría estar sobre-estimado.

La estimación de los valores de mortalidad natural es un aspecto muy importante para la evaluación pesquera. Por lo tanto, más allá de estas consideraciones finales, es el estimador de supervivencia con el cual se cuenta hasta el momento y podría utilizarse en futuros modelos de evaluación de esta especie. Éste no es un método preciso para estimar la mortalidad natural, pero a menudo es muy útil en las primeras etapas del estudio de una pesquería, para juzgar si la mortalidad natural (o por pesca) será probablemente el elemento dominante en la mortalidad total (Beverton y Holt 1955).

CAPÍTULO III

ESTRUCTURA POBLACIONAL DEL MARLÍN PICUDO: DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE TALLAS Y SEXO

3.1. Introducción

Las poblaciones de peces se estructuran demográficamente, es decir, se componen de diferentes estadios de desarrollo (larvas, juveniles y adultos), sexos y tamaños o edades. La distribución, espacial y temporal de los mismos, puede variar. Hábitats con diferentes características pueden ser explotados por cada uno de manera diferencial. Por ejemplo, a medida que los individuos son más grandes pueden acceder a nichos a los cuales antes no podían. También, puede ocurrir segregación por sexos cuando una especie muestra tácticas de historia de vida sexo-específicas (Planqué et al. 2011).

Hasta el momento, se desconoce cómo se distribuye la estructura de tallas y sexo del marlín picudo en el Océano Atlántico ya que la información existente es muy escasa y fraccionada. Para la zona del mar Caribe la mayor parte del año los individuos capturados en palangre pelágico presentan tallas que oscilan entre los 170 y 175 cm y algunos especímenes menores de 160 cm se encuentran presentes durante el primer trimestre del año (Arocha et al. 2007). Por otro lado, individuos capturados frente a las costas de Brasil presentan en su mayoría tallas entre 160 y 170 cm (Coutinho et al. 2010). Hacia el sur de Brasil y frente a Uruguay la mayor parte de los individuos de marlín picudo capturados en palangre se encuentran entre los 170 y 180 cm (Domingo et al. 2009).

Por otro lado, en el Atlántico Occidental, la principal zona de desove conocida para esta especie ha sido observada en la cuenca de Venezuela y mar Caribe. Según Arocha et al. (2007) en esta área existe un aumento progresivo de la concentración de individuos de esta especie a partir del primer trimestre y picos de abundancia en el tercero, principal

época de desove. Otra área reconocida como área de desove es el Atlántico Sur Central entre 10°S-20°S, donde una alta concentración de hembras reproductoras y de larvas han sido encontradas durante el primer trimestre del año (Ueyanagi et al. 1970).

Se presume que varias especies de pico, como el aguja azul, aguja blanca y marlín rayado, utilizan áreas templadas para alimentarse y aguas tropicales y sub-tropicales como áreas de desove (Ueyanagi et al. 1970, Kopf et al 2005, Frédou et al. 2012). Frédou et al. (2012) han sugerido un patrón de migraciones cíclicas en el Atlántico Sur para el aguja azul, en donde los individuos de mayor porte ocurren en latitudes altas en el verano austral y migran hacia latitudes menores en los meses de invierno en donde el agua es más cálida.

Por lo tanto, conocer la distribución espacial y temporal de la estructura de tallas y sexo de las poblaciones es sumamente importante y permite tener un mejor entendimiento de aspectos de la biología y ecología de las especies. Además, genera información relevante para mejorar los programas actuales de gestión a través de la implementación de áreas veda espaciales y/o temporales, entre otras medidas de manejo.

3.1.1. Hipótesis de trabajo

Si bien no existe información detallada sobre los patrones de dispersión del marlín picudo, se cree que esta especie realiza importantes migraciones estacionales entre aguas tropicales y aguas templadas de ambos hemisferios (CICAA 2010a). Las aguas de latitudes altas tienden a presentar mayor productividad primaria, lo cual sugiere que los individuos migran hacia estas latitudes para alimentarse. Dado que el desove se lleva a cabo en aguas tropicales y sub-tropicales, estas migraciones serían realizadas fuera de la estación reproductiva. La hipótesis a ser evaluada en este capítulo propone que este patrón migratorio generaría una segregación espacial y temporal de la estructura de tallas y sexos de esta especie en el Atlántico Centro y Sur Occidental. En este sentido, la predicción a evaluar es que existe un cambio en la estructura de tallas entre regiones tropicales y templadas, con una dominancia de individuos adultos en regiones tropicales

durante épocas reproductivas (tercer trimestre en el ACO y primer trimestre en el ASO) mientras que en el resto del año, en épocas de alimentación, los adultos dominan en regiones templadas a mayores latitudes. Por otro lado, se predice además que existiría una proporción igual de hembras respecto a machos en temporadas reproductivas en regiones reportadas previamente como áreas de desove.

3.1.2. Objetivo general

El objetivo del presente capítulo es analizar la distribución espacial y temporal de la estructura de tallas/edades y sexo del marlín picudo en el Océano Atlántico Central y Sur Occidental.

3.1.3. Objetivos específicos

- Determinar la estructura de tallas/edades a nivel espacial y temporal.
- Determinar la estructura espacial y temporal de la proporción de sexos.

3.2. Metodología

3.2.1. Distribución espacial y temporal de tallas

Se analizó información de tallas proveniente de 927 individuos de marlín picudo de los cuales 890 poseían información de posición geográfica (**Figura 35**). Se realizaron mapas por bandas latitudinales cada 5° y curvas suavizadas (“smooth splines”, Hastie y Tibshirani 1990) para analizar las relaciones entre la talla de los individuos capturados y la latitud (rango: 36° S - 22° N). Se utilizó el paquete *mgcv* (Wood 2000, 2006) del software *R* versión 2.15.1 (R Development Core Team 2012) para ajustar las curvas suavizadas a los residuos de los modelos predichos entre ambas variables (tallas del marlín picudo vs. latitud). Estas curvas están formadas por varios tramos de curvas polinómicas, lo cual dificulta la interpretación de las mismas. Sin embargo, esta aproximación se realizó únicamente para estudiar la relación no lineal entre dichas

variables y transformar, si fuera necesario, la variable de respuesta para aplicar un modelo lineal.

Los modelos de regresión lineal, ML, modelan una variable de respuesta continua como una combinación lineal de variables explicativas X_i , con $i=1, \dots, n$. Los ML proporcionan estimadores con buenas propiedades estadísticas cuando las relaciones son lineales y los errores se distribuyen normalmente. El modelo lineal puede ser descrito como:

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 X_i + \dots + \beta_n X_n + \varepsilon_i$$

donde β_0 es el intercepto de la regresión, β_1 a β_n son los parámetros asociados a las variables X_i a X_n . Estas variables de respuesta pueden ser variables continuas o categóricas. ε_i es el componente de error del modelo (McCullagh y Nelder 1989).

La variable respuesta fue la talla y las variables explicativas fueron la latitud, como continua, y el trimestre, como variable categórica según los siguientes niveles: Trimestre 1) enero-marzo, Trimestre 2) abril-junio, Trimestre 3) julio-setiembre y Trimestre 4) octubre-diciembre, en interacción con la latitud. Este análisis se realizó para todo el período de estudio acumulado, entre los años 2003 y 2011, no considerando variaciones inter-anales. La significancia de cada coeficiente estimado en el modelo fue analizada según el coeficiente Chi^2 del test de Wald (McCullagh y Nelder 1989).

En este estudio se asumió que la selectividad es constante ya que el rango de tallas capturados por las flotas de Venezuela, Brasil y Uruguay es el mismo, a partir de los 100 cm aproximadamente (Arocha et al. 2007, Domingo et al. 2009, Coutinho et al. 2010).

3.2.2. Distribución espacial y temporal de sexos

Para analizar la distribución en la proporción de sexos, los datos fueron agrupados en cuatro grandes regiones: la región del ACO por un lado, y por otro la del ASO dividida en tres subregiones: entre los 5° N y 5° S (Ecuatorial), entre los 5° S y 20° S (Centro Sur

Oeste) y por debajo de los 20° S (Sur Oeste) (**Figura 31**). Estas áreas fueron seleccionadas con el fin de mantener un gradiente latitudinal con un número suficiente de datos por región y trimestre del año teniendo en cuenta las bio-regiones definidas por Spalding et al. (2007). La proporción de sexos en cada estrato (región y trimestre) fue analizada con un test de χ^2 para determinar si la proporción sexual se aleja de una proporción esperada 1:1 (1 macho por cada hembra).

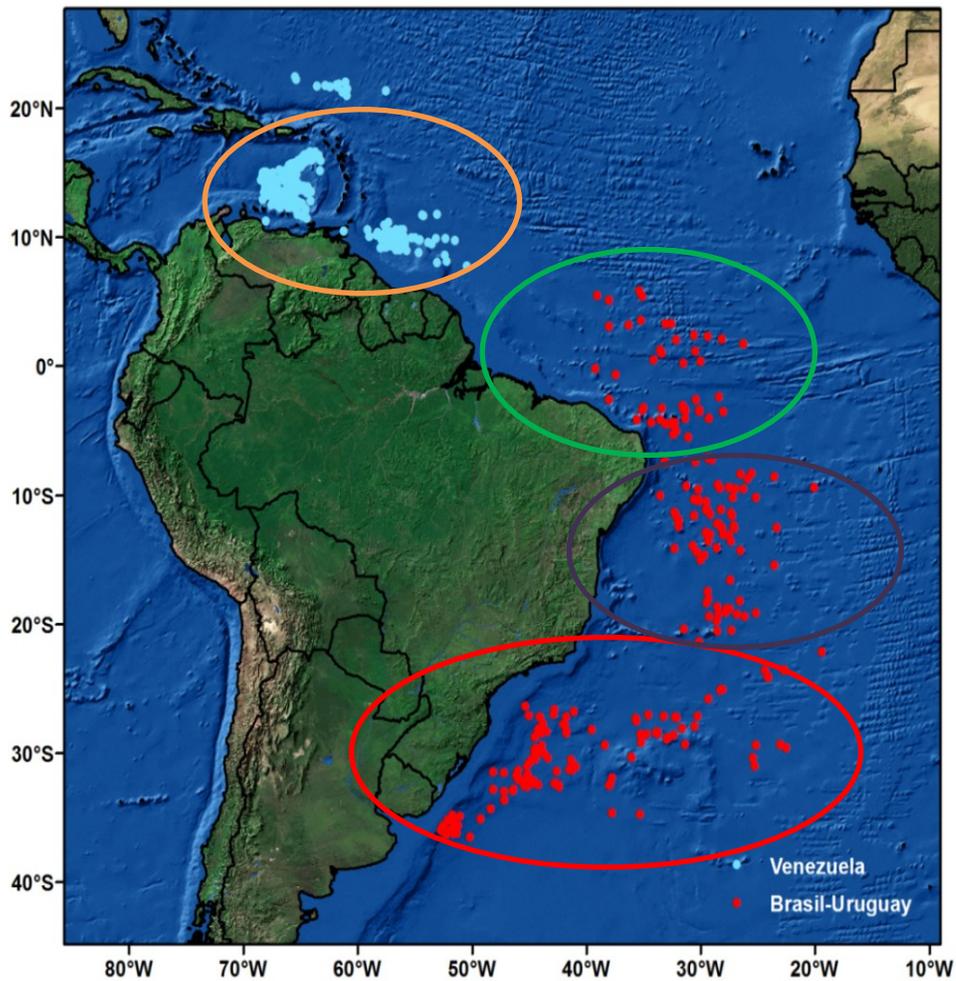


Figura 31. Distribución espacial de los individuos de marlín picudo con información de tallas provenientes de la pesca de Venezuela (azul) y Brasil y Uruguay (rojo). Los círculos refieren a las zonas seleccionadas para el análisis de proporción de sexos. La región del ACO (5° - 20° N), Ecuatorial (5° N - 5° S), Centro Sur Oeste (5° S - 20° S) y Sur Oeste (por debajo de los 20° S).

3.2.3. Estructura de edades

La estructura de tallas puede ser transformada a estructura de edades a través de diferentes métodos, de los cuales el más utilizado es la clave talla - edad (Ricker 1975). Estas claves fueron obtenidas a partir del Capítulo II (**Anexo B: Tablas B1 a B9**) y se utilizaron para estimar las edades de los individuos de los cuales sólo se posee información de tallas y determinar cómo se compone la estructura etaria de la población de marlín picudo en el Atlántico Centro y Sur Occidental.

3.3. Resultados

Para toda el área de estudio la talla media fue de 167 ± 13 cm con un rango entre 108 y 202 cm. La moda de la distribución fue de 170 cm y existió una baja representatividad de individuos juveniles menores a 150 cm y adultos mayores a 180 cm (**Figura 32**). Los machos ($n=491$) presentaron una talla media mayor que las hembras ($n=360$), 170 ± 12 cm y 168 ± 14 cm respectivamente, y una distribución más sesgada hacia tallas más grandes (**Figura 33**) para toda el área. Las tallas mayores a 170 cm estuvieron dominadas por machos si bien los individuos mayores de 200 cm fueron hembras. La mayor proporción de machos en rangos de tallas superiores a 175 cm se observó en la región del ACO mientras que en el ASO las clases de tallas más grandes estuvieron dominadas por hembras (**Figura 34**).

3.3.1. Distribución espacial y temporal de tallas

Las tallas del marlín picudo en bandas latitudinales cada 5° se muestran en la **Figura 35A** (datos en **Anexo C**). Los individuos de menor porte se registraron principalmente entre los 5° N y 5° S mientras que los individuos más grandes (~ 180 cm), ocurrieron principalmente entre los 35° y 45° S. La curva suavizada de la relación entre la latitud y la talla no mostró una relación lineal, por lo tanto para el GLM se utilizó la latitud en valor absoluto. Esto fue considerado así ya que la latitud cero, o línea del ecuador, parece ser el punto de quiebre en donde la talla de los individuos aumenta tanto hacia el norte como

hacia el sur en forma lineal (**Figura 35B**) sin considerar los extremos de la distribución en donde el número de datos fue muy bajo.

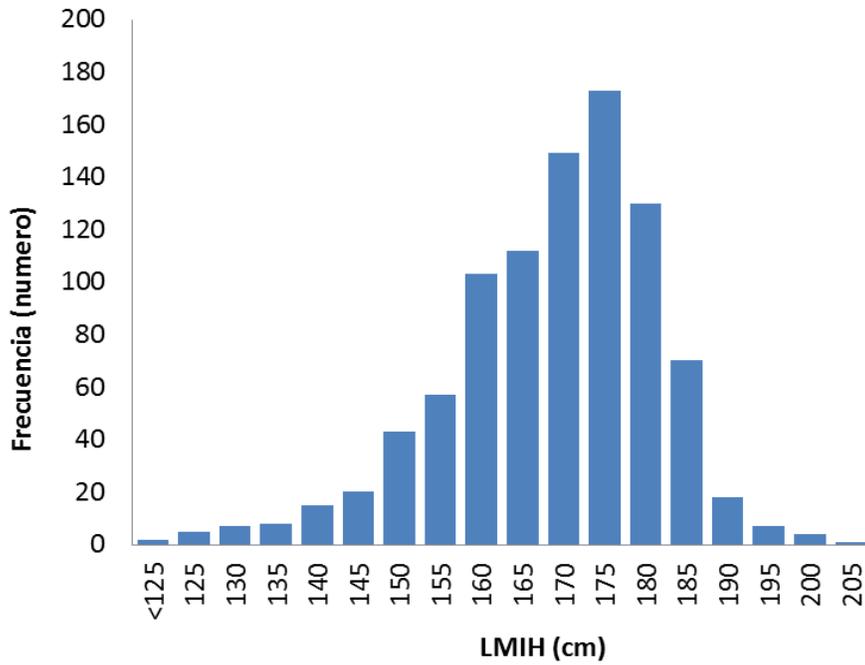


Figura 32. Distribución de tallas (LMIH en cm) para toda el área de estudio.

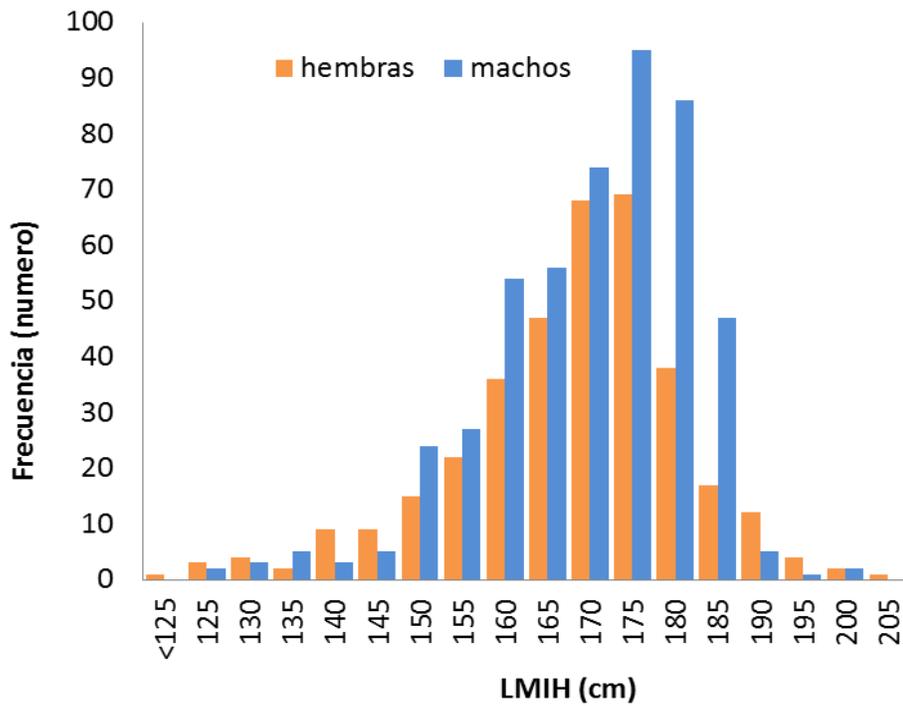


Figura 33. Distribución de tallas (LMIH en cm) discriminadas por sexo para toda el área de estudio.

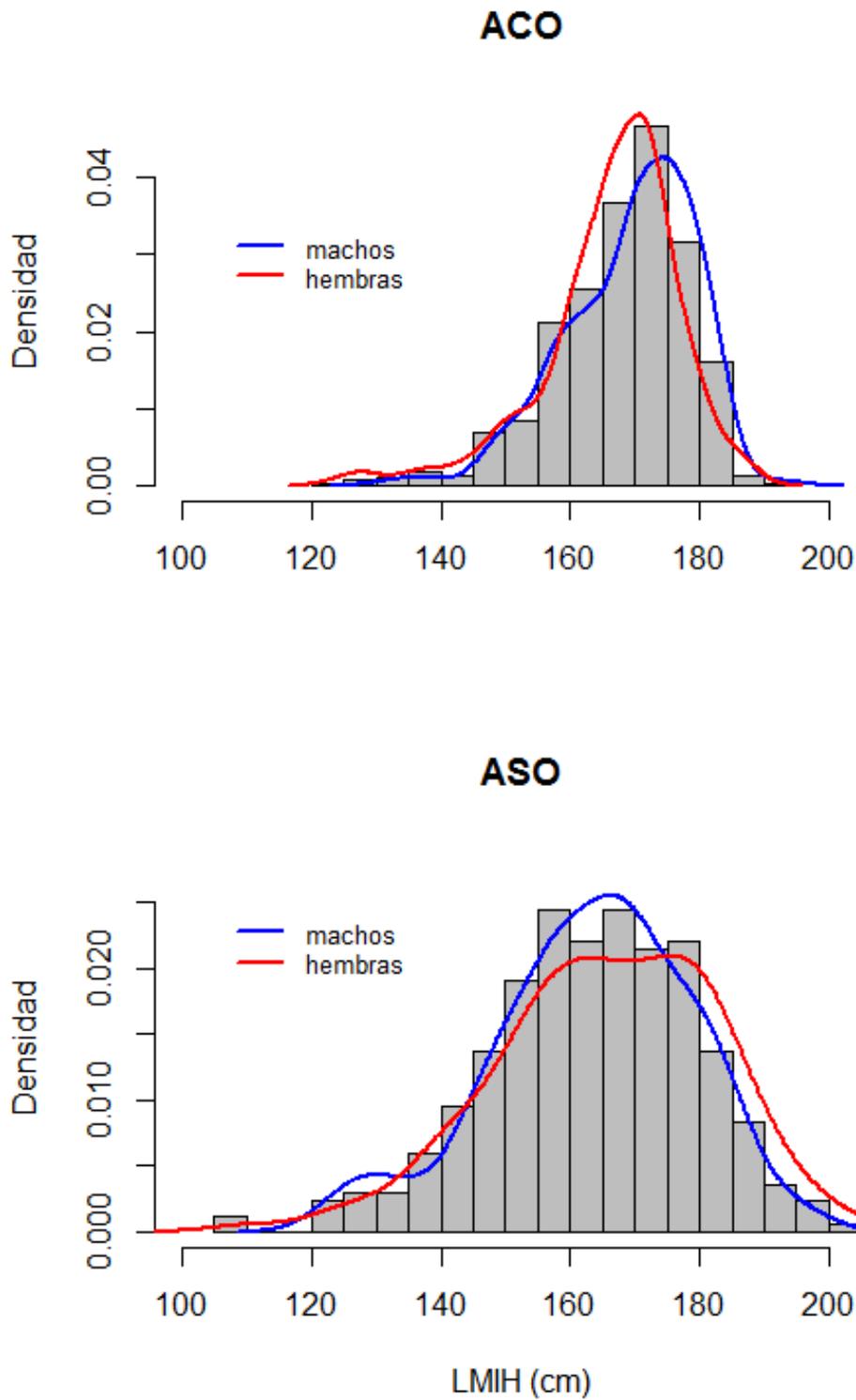


Figura 34. Distribución de densidad de tallas (LMIH en cm) por región (ACO y ASO) y por sexo.

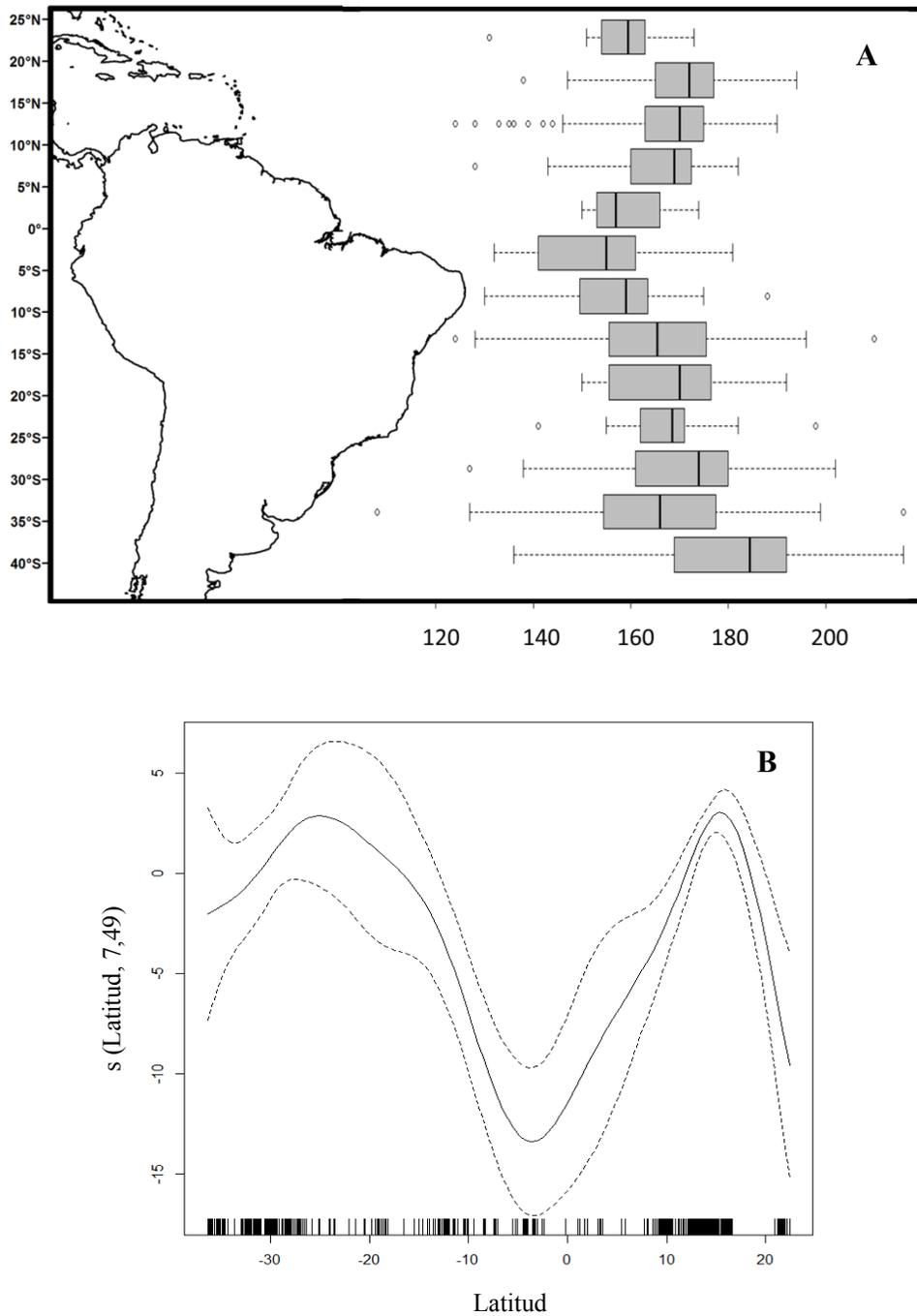


Figura 35. A: Distribución espacial de las tallas (en cm) de marlín picudo por bandas latitudinales cada 5°. Los límites inferior y superior de la caja refieren al percentil 25 y 75 respectivamente; la banda en el interior de la caja representa la mediana y la línea horizontal se extiende hasta la mayor observación de los datos si los mismos se encuentran dentro de 1.5 veces el rango inter-cuartil. Los datos por fuera de este rango están representados por puntos. **B:** Curva suavizada de la relación entre la talla y la latitud. La línea punteada representa el error estándar de la curva estimada.

Los datos se ajustaron adecuadamente al modelo lineal utilizado presentando una distribución de error normal y homogeneidad de varianza (**Anexo D**). Se observó una relación lineal positiva entre la latitud (considerada en valor absoluto) y las tallas de los ejemplares analizados ($\beta=0,15$; $p=0,03$). Esto significa que a medida que aumentó la latitud aumentó la talla de los marlines picados. Esta relación fue particularmente significativa en el trimestre 3 ($p=0,03$) y en el trimestre 4 ($p=0,02$) mientras que en el trimestre 1 y 2 no se observó un patrón claro (**Tabla 11**) debido probablemente a la falta de datos en la región ecuatorial en estos trimestres (**Figura 36**).

Tabla 11. Coeficientes estimados del GLM utilizado para modelar la distribución de tallas de marlín picado a nivel latitudinal y trimestral. DE=desvío estándar. Chi^2 =valor del estadístico Chi^2 . *P-valor*= *p*-valor del estadístico Chi^2 . El intercepto corresponde al Trimestre 1.

	Coeficiente	DE	Chi²	<i>p-valor</i>
Intercepto	166	0.90	185	0.000
Latitud	0.15	0.05	2.17	0.031
Trimestre2	2.10	1.24	1.70	0.089
Trimestre3	-1.07	1.22	-0.88	0.381
Trimestre4	1.60	1.36	1.18	0.238
Latitud:Trimestre2	-0.02	0.07	-0.31	0.760
Latitud:Trimestre3	-0.14	0.06	-2.15	0.032
Latitud:Trimestre4	-0.18	0.08	-2.21	0.027

3.3.2. Distribución espacial y temporal de la proporción de sexos

La distribución de sexos en la región del ACO mostró una mayor proporción de machos que hembras, mientras que en la región del ASO la proporción de sexos es más cercana a la esperada 1:1 (**Figura 37**). Estas proporciones no fueron constantes a lo largo del año. En la región del ACO, al norte de los 5° N, si bien en todos los trimestres predominan los machos, en el trimestre 3 y 4 la cantidad de hembras aumenta y la proporción de sexos se iguala ($p>0,05$). En la región ecuatorial, entre los 5° N y 5° S existió una mayor proporción de machos en los trimestres 1, 2 y 4, mientras que, en el trimestre 3 hubo una mayor proporción de hembras pero estas diferencias no se alejaron significativamente de

una relación 1:1 ($p>0,05$). Entre los 5° y los 20° S fue mayor la proporción de hembras en el trimestre 2 ($p>0,05$), y por debajo de los 20° S la proporción de hembras fue significativamente mayor que la de los machos en el trimestre 3 ($p<0,05$) (**Figura 38, Tabla 12**).

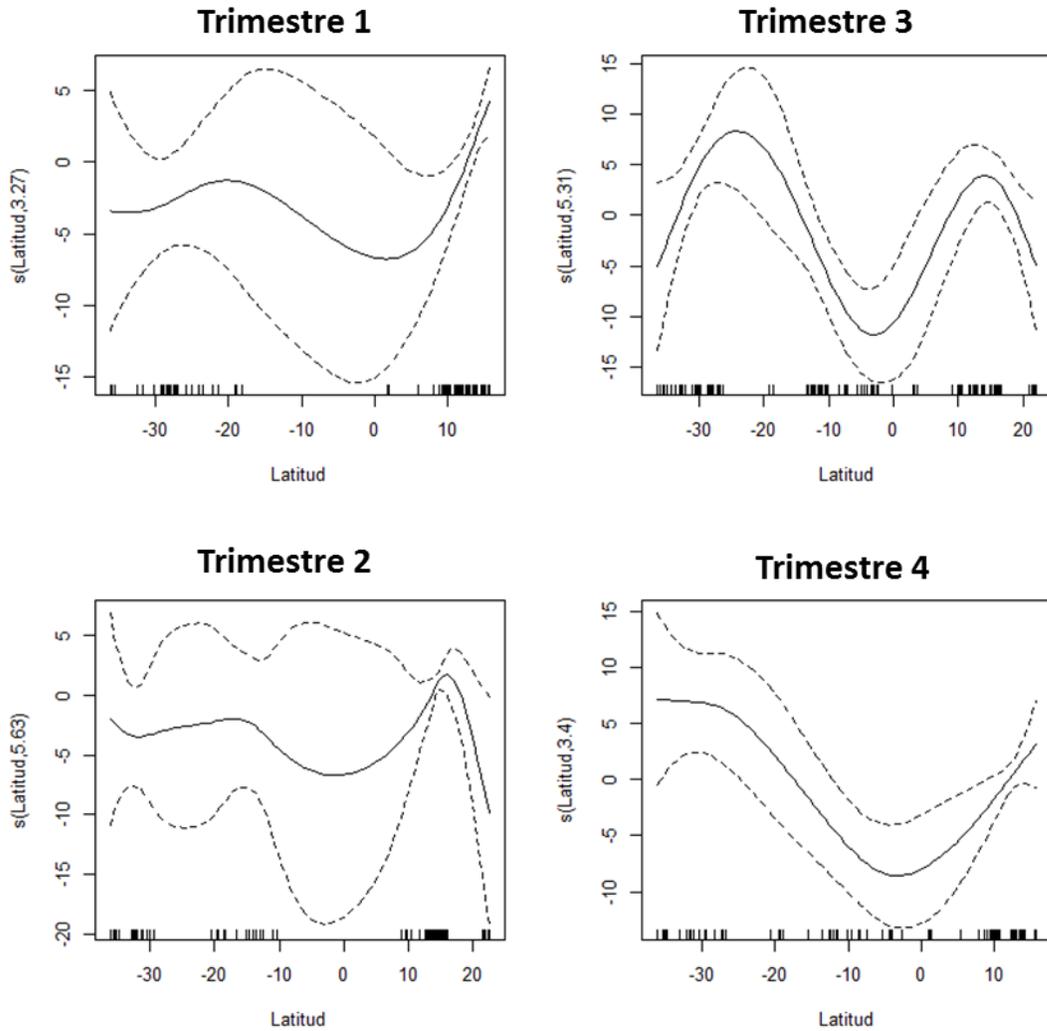


Figura 36. Curvas suavizadas de la relación entre la latitud y la talla del marlín picudo (LMIH) por trimestre. Los puntos son los residuos parciales y la línea punteada representa el error estándar de la curva estimada.

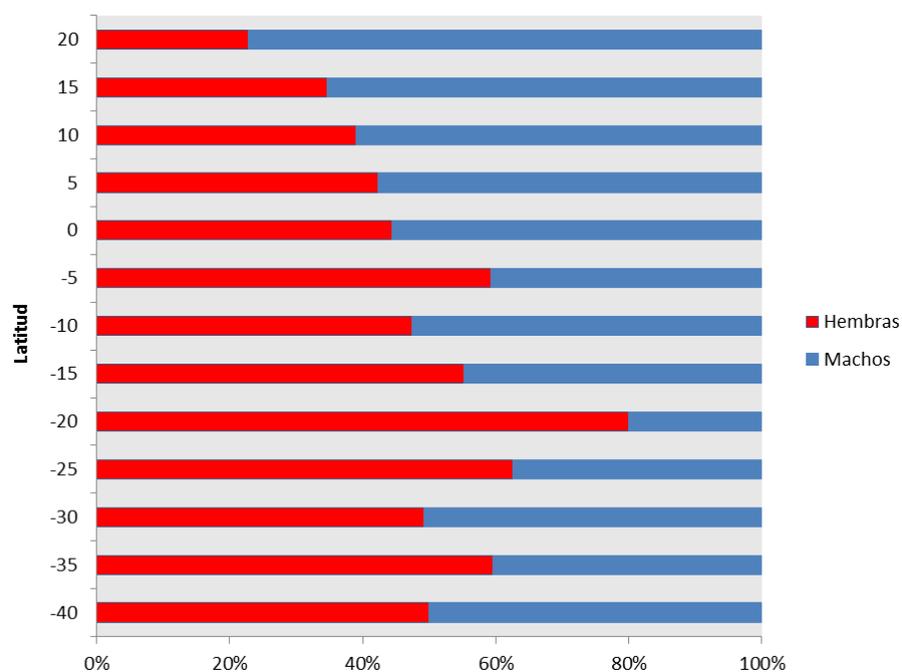


Figura 37. Proporción de sexos por banda latitudinal cada 5° del marlín picudo en el Océano Atlántico Occidental.

Tabla 12. Número de hembras (H) y machos (M) por región y trimestre con su respectivo Chi^2 y p-valor (p) respecto a una relación hipotética. --- significa que no se hizo el análisis por bajo número de datos ($n < 5$).

Región	Trimestre 1				Trimestre 2				Trimestre 3				Trimestre 4			
	H	M	Chi^2	p	H	M	Chi^2	p	H	M	Chi^2	p	H	M	Chi^2	p
ACO	59	81	3.46	0.06	69	166	40.04	<0.01	38	46	0.76	0.38	49	58	0.76	0.38
Ecuatorial	3	5	0.50	0.48	1	2	---	---	14	10	0.67	0.41	4	7	0.82	0.37
Centro Sur Oeste	1	3	---	---	11	3	4.57	0.03	26	20	0.78	0.38	10	14	0.67	0.41
Sur Oeste	15	23	1.68	0.19	7	12	1.32	0.25	33	17	5.12	0.02	11	7	0.89	0.35

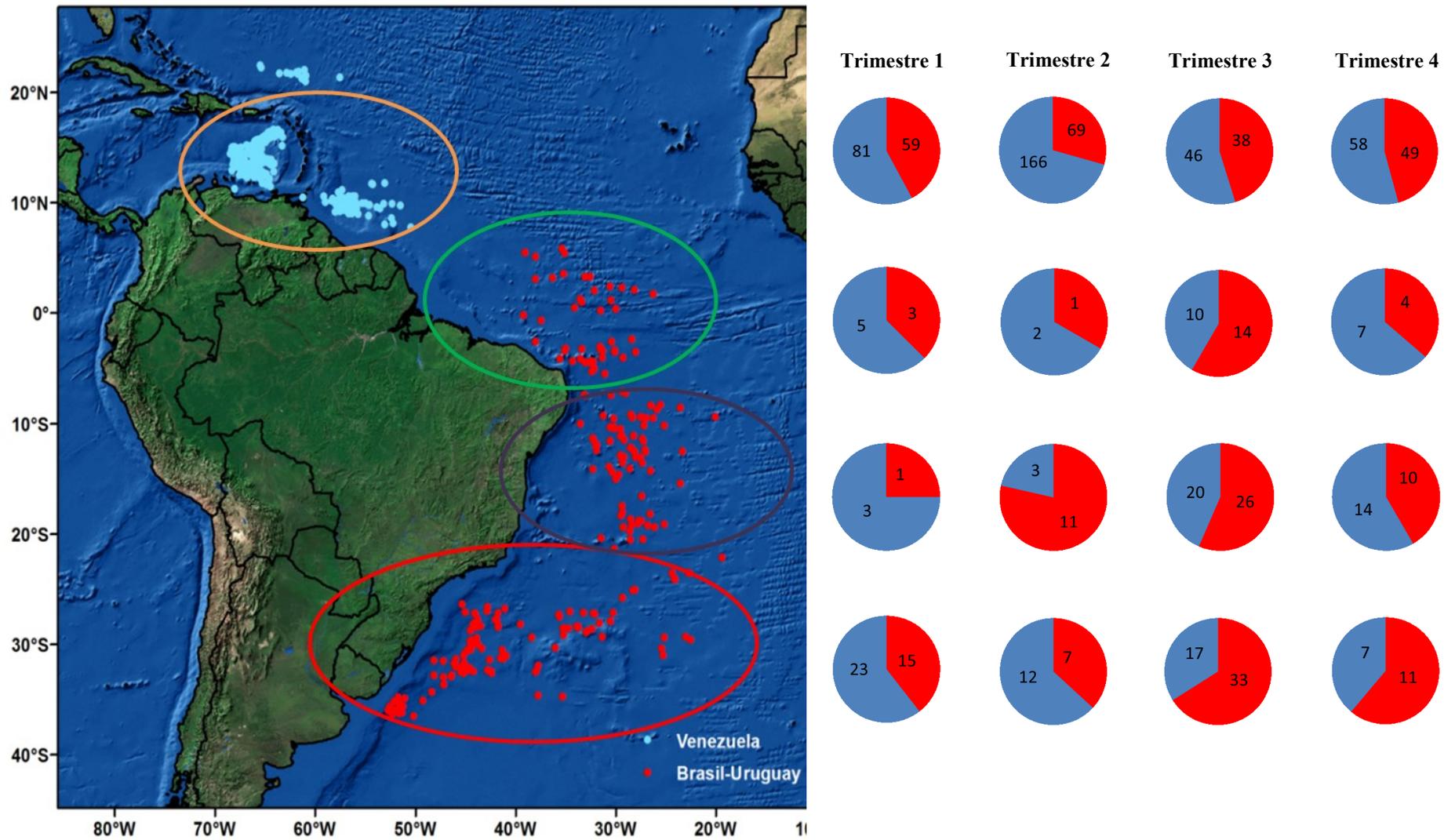


Figura 38. Proporción de sexos por región. Rojo=hembras, Azul=machos. Región del ACO (5° - 20° N), Ecuatorial (5° N - 5° S), Centro Sur Oeste (5° S - 20° S) y Sur Oeste (por debajo de los 20° S).

3.3.3. Estructura de edades

La mayor parte de los individuos capturados en el Océano Atlántico Occidental entre los 25° N y los 40° S son individuos de entre 3 y 4 años de edad (**Figura 39**). En relación directa con la distribución de tallas, los ejemplares de los grupos de edad 1 y 2 ocurrieron principalmente en la región ecuatorial, particularmente entre los 0-10°S. En esta área los grupos 2 y 3 fueron los predominantes (**Figura 39 F y G**).

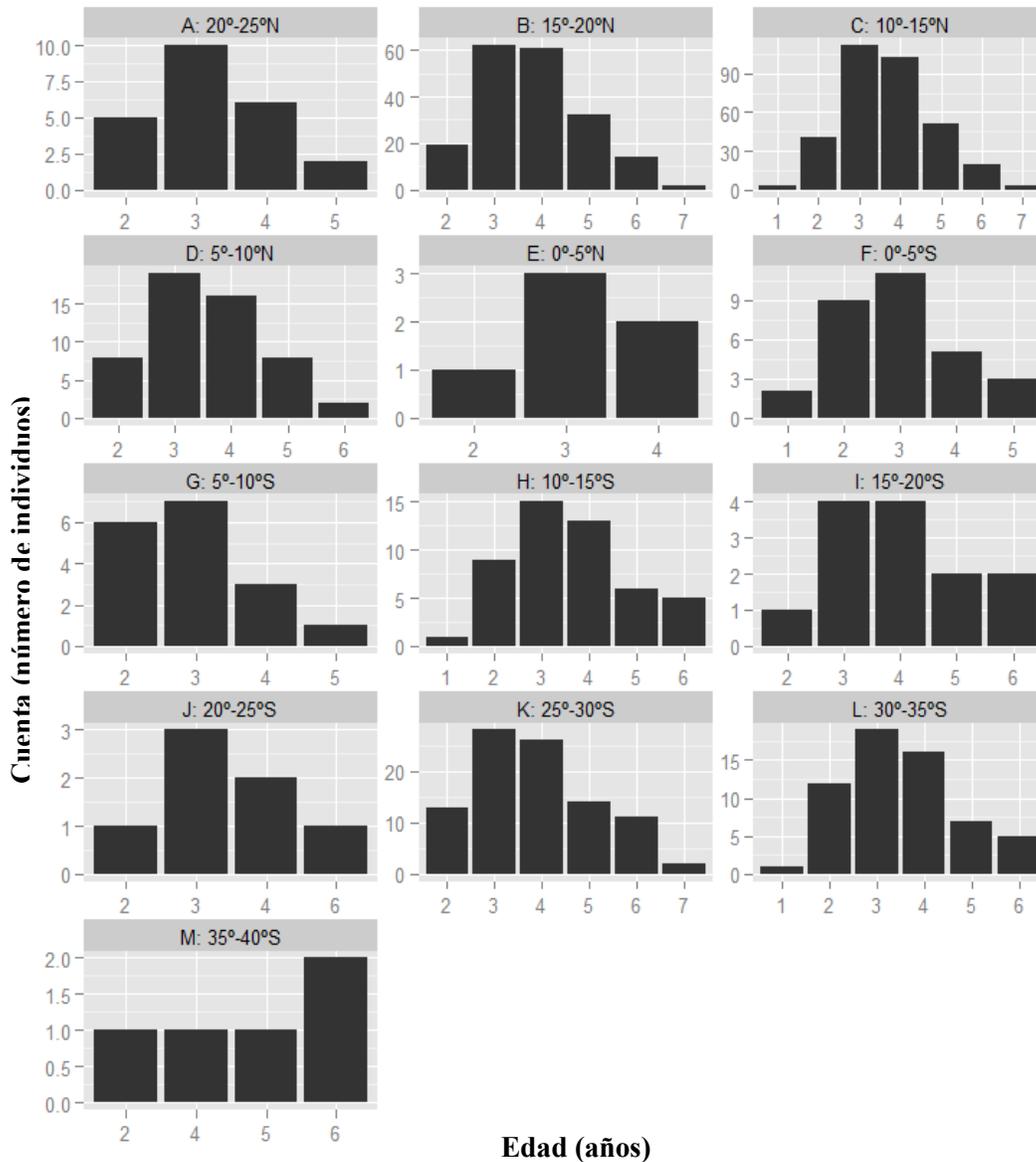


Figura 39. Distribución espacial de las edades (1 a 7) de marlín picudo por bandas latitudinales cada 5°.

Sin embargo, en el resto de la región fueron los grupos de edades 3 y 4. Hacia el sur de los 10° S aparecieron marlines picudos de edades 6 y 7 (**Figura 38 H a M**). La misma tendencia se observó hacia el norte de los 5° N, en la región del ACO, donde ocurrieron individuos de mayor porte (**Figura 38 B a D**).

3.4. Discusión

La hipótesis de que existe una estructuración espacial y temporal de tallas y sexo de marlín picudo en el Océano Atlántico Occidental es apoyada. Sin embargo, los supuestos de que la estructuración espacial y temporal es producida por patrones migratorios entre áreas de reproducción y alimentación es confirmada solo parcialmente. El bajo número de ejemplares medidos para algunas regiones durante algunas estaciones (*e.i.* bajo muestreo entre los 0-10° S en el primer y segundo trimestre del año), dificultó las interpretaciones en cuanto a los patrones migratorios de esta especie.

Por otro lado, existió una relación lineal positiva entre la talla de los individuos y la latitud. Los individuos de mayores tallas se encontraron en latitudes más altas, en regiones templadas, mientras que los de menor tamaño predominaron en latitudes tropicales. Un patrón similar ha sido observado en otras especies de peces de pico como en el marlín rayado en el Océano Pacífico Occidental (Kopf 2010) y en el pez espada en el Pacífico Central (DeMartini et al. 2000). Kopf (2010) sugirió que estas diferencias regionales en la distribución de tallas pueden ser explicadas parcialmente por los requerimientos energéticos de la migración en relación al tamaño corporal. Los peces de mayor tamaño tendrían menos requerimientos energéticos para viajar la misma distancia que uno de menor tamaño debido a 1) una menor tasa metabólica y menor pérdida de calor en relación al tamaño corporal (MacNab 2002) y 2) a una menor capacidad natatoria en peces pequeños (*i.e.* el número de coletazos necesarios para viajar una misma distancia es mayor en peces pequeños que en peces de mayor tamaño; Davie 1990). Por otro lado, debido a que la relación entre la superficie y el volumen es menor en animales grandes, tamaños corporales mayores permitirían a los marlines picudos conservar más el calor en altas latitudes donde las temperaturas son más bajas (Blackburn et al. 1999).

En el mar Caribe, entre los 5-15° N, no existieron grandes variaciones en las tallas medias de los ejemplares capturados a lo largo del año si bien en el primer trimestre se encontraron algunos individuos por debajo de los 150 cm. El resto del año la mayoría de los individuos fueron adultos con una talla media de 170 cm (grupos de edad 3 y 4). Durante los trimestres 3 y 4, época reproductiva citada para la región (Arocha et al. 2007), la cantidad de hembras de marlín picudo aumentó y, de acuerdo a lo esperado, la proporción de sexos se igualó. Las hembras de marlín picudo el resto del año podrían encontrarse fuera del rango de cobertura del presente estudio, probablemente en aguas del Atlántico Norte.

En la región más al sur, entre los 25° y 35° S, fue donde se encontraron los individuos de mayor porte. Sin embargo, en el trimestre 1, la talla media fue más baja que en el resto del año. La ausencia de individuos adultos en esta época, temporada reproductiva registrada para el Atlántico Sur (Ueyanagi et al. 1970, Coutinho et al. 2010), podría ser evidencia de que los mismos migran hacia zonas reproductivas. Los ejemplares de mayor tamaño en el primer trimestre en la región del sur se encontraron alrededor de los 10-20°S, latitud registrada por Ueyanagi et al. (1970) como un área de concentración de larvas y hembras reproductoras.

Los ejemplares más pequeños se encontraron en el área ecuatorial, principalmente entre 5°N y 10°S. Souza et al. (1994), también encontraron una alta proporción de individuos de pequeño porte en esta misma región, alrededor de los 140 cm durante el trimestre 3 y 4 en los años 1992-1993. Esta región es una importante área de concentración de individuos juveniles de marlín picudo y una importante área de desarrollo para esta especie. Estos individuos se encuentran dentro de los primeros dos años de vida (**Anexo B**) y muchos de ellos no han alcanzado aún la madurez sexual. Por lo tanto esta zona es crítica para el manejo de esta especie y debería ser considerada en cualquier plan de manejo a futuro.

Por otro lado, en la región del ACO, se observó una mayor proporción de machos a tallas mayores a los 170 cm respecto a las hembras. Esto es contrario a lo que se ha observado para otras especies de grandes peces pelágicos como el pez espada (DeMartini et al. 2000), incluso para otras especies de marlines en la misma región como el aguja blanca (Arocha y Barrios 2009) o a lo observado en el ASO. Esto puede estar asociado a una mayor mortalidad natural,

como la que se observó en el capítulo anterior para las hembras, o a mortalidad diferencial causada por la pesca o a que simplemente las hembras de gran porte no se distribuyen en el área de estudio.

Los resultados presentados en este capítulo podrían ser importantes para implementar medidas de manejo para esta especie ya sea protegiendo áreas de desove, alimentación, crecimiento de juveniles o concentraciones de adultos. Esta especie aprovecha el espacio de manera diferencial para sacar más provecho de los recursos y es fundamental conocer dichos patrones.

DISCUSIÓN GENERAL

Durante el desarrollo de esta tesis se validó el uso del tercer radio de la aleta anal para asignar la edad del marlín picudo y se desarrolló el primer estudio de asignación de edad y estimación de crecimiento para esta especie. Los parámetros estimados de crecimiento y mortalidad natural, así como el patrón de crecimiento anual, coincidió con lo reportado para especies emparentadas como el marlín rayado (Kopf et al. 2011), el aguja blanca (Drew 2010) y el pez vela (Ehrhart y Deleveaux 2006). Sin embargo la edad máxima hallada fue menor a la reportada para estas especies. El marlín picudo, como la mayoría de las especies de marlines, se caracterizó por poseer un crecimiento rápido, alcanzando más de la mitad de su tamaño total en el primer año de vida. Se cree que estas especies han evolucionado exitosamente para captar grandes cantidades de oxígeno y sustratos metabólicos lo que les permitiría desarrollar altas tasas de crecimiento somático a lo largo de su vida (Brill 1996). Esto le confiere ventajas asociadas al tamaño corporal como escape ante depredadores, incremento en el éxito en la captura de presas, entre otras.

Sin embargo, y asociado con su acelerado crecimiento fue estimada una alta mortalidad natural. Especies que crecen rápidamente tienden a alcanzar bajas edades máximas lo cual puede ser causa de una mortalidad natural denso-dependiente (Beverton y Holt 1959). Si bien hubo evidencias de que el marlín picudo puede alcanzar los 7 años de vida, los datos obtenidos de capturas de individuos de estas edades fueron prácticamente despreciables. Probablemente son pocos los individuos que llegan a estas edades ya sea por su alta mortalidad natural como por la causada por la pesca. Además los patrones de selectividad de estas pesquerías podrían influenciar la falta de individuos de mayores edades en las muestras analizadas.

Por otro lado, los factores que causan la formación de las marcas periódicas en las espinas son desconocidos hasta el momento pero probablemente estén relacionados a patrones cíclicos anuales de variables ambientales y/o fisiológicas. Algunas variables ambientales como la temperatura, podrían ser causantes de las diferencias encontradas en los patrones de crecimiento observados entre regiones (Pauly 1980).

El manejo de especies altamente migratorias es particularmente complejo debido a su amplia distribución y a que transitan por diferentes límites jurisdiccionales y tanto la producción de conocimiento sobre su biología así como la generación de pautas para su gestión, requieren de la participación y esfuerzo de varios países. En el presente estudio, la cooperación de Venezuela, Brasil y Uruguay permitió disponer de datos y muestras del marlín picudo en un amplio rango de su distribución en el Océano Atlántico Occidental. Gracias a esto se pudo observar que existe una estructuración espacial y temporal de tallas/edades y sexos a lo largo del Océano Atlántico Occidental, lo que tendría repercusiones tanto para el conocimiento de su biología como para el manejo de sus poblaciones. La segregación por edades observada puede deberse a un compromiso entre la capacidad migratoria y oportunidades de alimentación de la especie (Brill 1996). Los individuos de mayor tamaño tienen la capacidad de desplazarse mayores distancias desde sus áreas de reproducción a zonas de alimentación alejadas, mientras que los individuos juveniles permanecen en zonas tropicales. Además, los individuos de mayor porte serían capaces también de tolerar temperaturas más bajas, como las que ocurren al sur de su distribución (Domingo et al. 2009) y sacar provecho de estas áreas ricas en nutrientes.

Implicancias para el manejo

Uno de los resultados más importantes de este trabajo es la estimación de parámetros de crecimiento y mortalidad los cuales servirán como datos de entrada a modelos estadísticamente estructurados por edad en futuras evaluaciones de stock de esta especie. Actualmente el marlín picudo es considerado como una única unidad de manejo a efectos de las evaluaciones de ICCAT. Si bien no era el objetivo a través de esta tesis de determinar si estamos frente a dos stocks o poblaciones, las diferencias encontradas en los parámetros de crecimiento, así como en las diferencias encontradas en las proporciones sexuales en cada región, podrían ser tenidas en cuenta en modelos de evaluación que consideren variabilidad espacial de las poblaciones como ser los modelos de “Stock Synthesis” (Methot 2005). Los mismos permiten integrar en un modelo multi-regiones, diferencias entre sub-poblaciones, no solo asociadas al crecimiento, sino también incorporar diferencias en épocas reproductivas, proporciones de sexos por edad, entre otras.

De acuerdo a los datos obtenidos, el reclutamiento del marlín picudo en las pesquerías en el Océano Atlántico se produjo principalmente a partir de la edad 2. El número de individuos de edad 1 fue muy bajo y se ubicaron principalmente en la región ecuatorial. Esta región es una importante área de concentración de individuos juveniles y, además, es una región con un importante esfuerzo pesquero (CICAA 2012). Este patrón espacial de distribución podría ser considerado en futuros planes de manejo que, por ejemplo, pretenda proteger a la fracción de juveniles de esta población.

Limitaciones del estudio

Una de las principales limitaciones de este estudio es que el muestreo fue dependiente de la pesca. Por lo tanto, factores como la selectividad y la distribución espacial y temporal del esfuerzo pesquero limitan algunos de los análisis. La selectividad de los artes de pesca genera la ausencia tanto de individuos pequeños en las muestras como de individuos de gran porte, limitando el análisis a una fracción de la población. Sin embargo, actualmente los muestreos asociados a las pesquerías son la principal fuente de información con la que se cuenta y que se utiliza en este tipo de estudios.

Otra limitante fue la disponibilidad de muestras a nivel temporal, por mes y año, que obligó a realizar algunos de los análisis a escalas trimestrales e incluso no pudo ser considerada la variabilidad inter-anual en los patrones de distribución y en los análisis de crecimiento. Asociado a esto, la periodicidad en la formación de los anillos en las muestras del ASO no pudo ser validada con la información presentada en este estudio ya que sería necesario contar con un mayor número de muestras en esta zona para corroborar la periodicidad anual y la época de formación de las marcas de crecimiento.

Además, las diferencias encontradas en los parámetros de crecimiento entre ambas regiones deben tomarse con cautela debido a que existieron diferencias en el número de muestras analizadas, proporción de sexos y rangos de tallas entre ambas regiones, ACO y ASO.

Otro factor a ser considerado es que la lectura de las espinas fue realizada por un único lector. Existen trabajos que han demostrado que lecturas inter-lectores e incluso inter-laboratorios reducen el sesgo en el conteo de anillos que puede existir cuando una única persona realiza la lectura (Kopf et al. 2011).

Por último, la mortalidad natural es un aspecto muy importante para la evaluación pesquera y por lo tanto los valores obtenidos en el presente estudio deben ser utilizados con cautela. La estimación realizada fue indirecta y realizada para todo el rango de edades y para todo el periodo de estudio y es de amplio conocimiento que la misma puede variar por edad y a nivel temporal.

Recomendaciones

La validación a través del análisis de borde y MIR es solamente parcial. Una de las prioridades debería ser validar la periodicidad en la formación de las marcas de crecimiento de forma directa, lo cual involucraría al menos datos de marcaje convencional o químico (Beamish and McFarlane 1983, Tserpes y Tsimenides 1995, Sun et al. 2002). Por lo tanto, ya que su tasa de marcado, así como su tasa de recaptura son extremadamente bajas (Ortiz et al. 2003), es importante intensificar el esfuerzo de marcaje en esta especie para poder lograr una validación directa y estimaciones de crecimiento y mortalidad natural más precisas.

Las muestras provenientes de la región del ASO han sido insuficientes para validar la periodicidad en la formación de las marcas y deberían continuarse los esfuerzos en la colecta de muestras de marlín picudo para la asignación de edad principalmente en esta región. Si bien hasta el momento se acepta que el marlín picudo compone un único stock en el Océano Atlántico Occidental debería realizarse estudios genéticos y/o de marcado (*e.g.* satelital) para confirmar o refutar la existencia de dos poblaciones de marlín picudo en esta región. Sería importante también incluir en futuros análisis muestras del norte de su distribución y además poder realizar el mismo estudio en el Atlántico Oriental.

Este trabajo permitió identificar áreas en donde hay mayor proporción de individuos de gran porte, por encima de 170 cm (30-40° S), así como individuos de pequeño porte de alrededor de

150 cm (0-5° S). En estas zonas debería focalizarse el esfuerzo para obtener muestras de espinas de marlín picudo en los extremos de la distribución de tallas para mejorar los estudios de edad y crecimiento.

Además, esto permitiría coleccionar muestras de individuos pequeños lo cual mejoraría las estimaciones de los individuos de edad 1. La forma de lograrlo sería a través del análisis de incrementos diarios en otolitos, lo cual permitiría estimar de manera más precisa la formación del primer anillo de crecimiento (Secor et al. 1992).

Debido a que existe una segregación espacial y temporal de tallas y sexos del marlín picudo en el Océano Atlántico es importante que los países que capturan dichas especies reporten sus datos a la CICAA de tallas/edades y captura por talla/edad con la menor resolución espacial y temporal posible. Además estos países deberían continuar con la colecta de datos y muestras de marlín picudo para obtener información periódica de los parámetros de crecimiento, mortalidad y reclutamiento, indispensables en la evaluación de sus poblaciones. Además de mejorar las estadísticas de esfuerzo y captura para esta especie la cual ha sido históricamente agrupada con otras especies como el pez vela.

BIBLIOGRAFÍA

ADAMS, P. B. 1980. Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management. *Fishery Bulletin*. 78: 1-12.

AKAIKE, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*. 19: 716-723.

ALBUQUERQUE, F.V., Pinheiro P.B., Alves Bezerra N.P., Vaske Junior T., Travassos P. y F. Hazin. 2010. Dados preliminares sobre o hábito alimentar do agulhão-verde, *Tetrapturus pfluegeri* (Robins & de Sylva, 1963) capturado no Atlântico Oeste Tropical. Resúmen: X Jornada de Ensino, Pesquisa e Extensão – JEPEX – UFRPE: Recife, 18 a 22 de outubro de 2010.

ALMEIDA DA SILVEIRA, I.C, Kersten A. C., Dias E. J., Godoi S. S. y Y. Ikeda. 2000. A Corrente do Brasil ao Largo da Costa Leste Brasileira. *Revista Brasileira de Oceanografia*. 48:171-183.

ANDERSEN, C. y D. Pauly. 2006. A comparison of growth parameters of Australian marine fishes north and south of 28° South. En: Palomares M. L. D., Stergiou K. I. y D. Pauly (Eds.). *Fishes in Databases and Ecosystems*. Fisheries Centre Research Reports. Fisheries Centre, University of British Columbia. 14: 65-68.

AROCHA, F., Marcano L.A., Marcano J.S., Gutierrez X. y J. Sayegh. 2001. Captura incidental observada de peces de pico en la pesquería industrial de palangre venezolana en el Mar Caribe y en el Atlántico Centro-Occidental: 1991-1999. *Collective Volume of Scientific Papers*. ICCAT. 53: 131-140.

AROCHA, F., Moreno C., Beerkircher L., Lee D.W. y L. Marcano. 2003. Update on growth estimates for swordfish, *Xiphias gladius*, in the Northwestern Atlantic. *Collective Volume of Scientific Papers*. ICCAT. 55: 1416-1429.

AROCHA, F. 2006. Los peces de la familia Istiophoridae capturados por las flotas de Venezuela: Aspectos biológicos, pesquerías y gestión pesquera. Trabajo de ascenso para profesor asociado presentado en la Universidad de Oriente. 141 pp.

AROCHA, F., Barrios A. y D. W. Lee. 2007. Spatial-temporal distribution, sex ratio at size and gonad index of white marlin (*Tetrapturus albidus*) and longbill spearfish (*Tetrapturus pfluegeri*) in the Western Central Atlantic during the period of 2002-2005. *Collective Volume of Scientific Papers*. ICCAT. 60: 1746-1756.

- BAKER, T. T. y L. S. Timmons. 1991. Precision of ages estimated from five bony structures of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from the Wood River System, Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48: 1007–1014.
- BATY, F. y M. L. Delignette-Muller. 2011. Nlstoools: tools for nonlinear regression diagnostics.
- BEAMISH, R.J. y D. A. Fournier. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 38: 982-983.
- BEAMISH, R. J. y G. A. McFarlane. 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Transactions of the American Fisheries Society*. 112: 735-743.
- BEVERTON, R.J.H. y S. J. Holt. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. *Fishery Investigations Series II*. 19: 533 pp.
- BEVERTON, R. J. H. and S. J. Holt. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fishes in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics. En: Wolstenholme C. E. W. y M. O'Connor (Eds.). *Ciba Foundation colloquia on ageing*. London, J. and A. Churchill Ltd., 5: 142-80.
- BLACKBURN, T. M., Gaston K.J. y N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*. 5: 165-174.
- BOUJARD, T. y J. F. Leatherland. 1992. Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Environmental biology of fishes*. 35: 109-131.
- BRILL, R.W. 1996. Selective advantages conferred by the high performance physiology of tunas, billfishes, and dolphinfish. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 113: 3-15.
- BROWN, C. A. y S. H. Gruber. 1988. Age assessment of the lemon shark, *Negaprion brevirostris*, using tetracycline validated vertebral centra. *Copeia*. 3: 747-753.
- CAMPANA, S. E, Annand M. C. y J. I. McMillian. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determination. *Transactions of the American Fisheries Society*. 124: 131-138.
- CAMPANA, S. E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*. 59: 197–242.
- CASS, A. J. y R. J. Beamish. 1983. First evidence of validity of the fin-ray method of age determination for marine fishes. *North American Journal of Fisheries Management*. 3: 182-188.

- CASSELMAN, J. M. 1987. Determination of age and growth. En: Weatherley A. H. y H. S. Gill (Eds.). *The Biology of Fish Growth*. New York: Academic Press. 209-242 pp.
- CASSELMAN, J. M. 1990. Growth and relative size of calcified structures of fish. *Transactions of the American Fisheries Society*. 119: 673-688.
- CAYRÉ, M. y Diouf T. 1983. Estimating age and growth of little tunny, *Euthynnus alletteratus*, off the coast of Senegal, using dorsal fin spines. NOAA Technical Report. NMFS. 8: 105-110.
- CHERUBIN, L. M. y P. L. Richardson. 2007. Caribbean current variability and the influence of the Amazon and Orinoco freshwater plumes. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers*. 54: 1451-1473.
- CHIANG, W., Sun C., Yeh S. y W. Su. 2004. Age and growth of sailfish (*Istiophorus platypterus*) in waters off eastern Taiwan. *Fishery Bulletin*. 102: 251-263.
- CICAA. 2003. Report of the 2002 ICCAT white marlin stock assessment meeting. *Collective Volume of Scientifics Papers. ICCAT*. 55: 350-452.
- CICAA. 2010a. Manual de ICCAT, capítulo 2. Primera edición (enero de 2010). 325 pp.
- CICAA. 2010b. Report of the 2009 sailfish stock assessment. *Collective Volume of Scientifics Papers. ICCAT*. 65: 1507-1632.
- CICAA. 2011. Report of the 2010 ICCAT Mediterranean swordfish stock assessment meeting. *Collective Volume of Scientifics Papers. ICCAT*. 66: 1405-1470.
- CICAA. 2012. Report of the 2011 ICCAT South Atlantic and Mediterranean albacore stock assessment sessions. Madrid 2011, Spain. *Collective Volume of Scientifics Papers. ICCAT*. 68: 387-491.
- COLLETE, B. B, McDowell J. R. y J. E. Graves. 2006. Phylogeny of recent billfishes (Xiphoidei). *Bulletin of Marine Science*. 79: 455-468.
- COUTINHO, I. M., Pinheiro P. B., Oliveira P. G. y F. Hazin. 2010. Dados preliminares sobre a biologia reprodutiva do agulhão-verde (*Tetrapturus pfluegeri*, Robins e De Sylva 1963), capturado no Oceano Atlântico Sul. Resúmen: X Jornada de Ensino, Pesquisa e Extensão – JEPEX – UFRPE: Recife, 18 a 22 de outubro de 2010.
- DAVIE, P. S. 1990. *Pacific Marlins: Anatomy and Physiology*. Palmerston North, New Zealand, Massey University Printery and Simon Print. 87 pp.

- DE MARTINI, E. E., Uchiyama J. H. y H. A. Williams. 2000. Sexual maturity, sex ratio, and size composition of swordfish, *Xiphias gladius*, caught by the Hawaii-based pelagic longline fishery. *Fishery Bulletin*. 98: 489-506.
- DE MARTINI, E. E., Uchiyama J. H., Humphreys R. L. Jr., Sampaga J. D. y H. A. Williams. 2007. Age and growth of swordfish *Xiphias gladius* caught by the Hawaii-based pelagic longline fishery. *Fishery Bulletin*. 105: 356-367.
- DIE, D. 2006. Are Atlantic marlins overfished or endangered? Some reasons why we may not be able to tell. *Bulletin of Marine Science*. 79: 529-544.
- DIE, D. 2007. An Atlantic-wide study of age and growth of Atlantic marlins. Informe técnico. NA04NMF4540411. 25 pp.
- DODGE, R. E. y J. Thomson. 1974. The natural radiochemical and growth records in contemporary hermatypic corals from the Atlantic and Caribbean. *Earth and Planetary Science Letters*. 23: 313-322.
- DOMINGO A., Bugoni L., Prosdocimi L., Miller P., Laporta M., Monteiro D.S., Estrades A. y D. Albareda. 2006. El impacto generado por las pesquerías en las tortugas marinas en el Océano Atlántico sud occidental. WWF Programa Marino para Latinoamérica y el Caribe, San José, Costa Rica. 72 pp.
- DOMINGO, A., Pons M. y M. Rios. 2009. Análisis de la captura, distribución y composición de tallas de istiofóridos en el Atlántico Sur observada en la flota de palangre uruguayo (1998-2007). *Collective Volume of Scientific Papers. ICCAT*. 64: 1885-1902.
- DREW, K., Die D. y F. Arocha. 2006. Understanding vascularization in fin spines of white marlin (*Tetrapturus albidus*). *Bulletin of Marine Science*. 79: 847-852.
- DREW, K., Die D. y F. Arocha. 2007. Ring counts and timing of ring formation in fin spines of white marlin (*Tetrapturus albidus*) from the Venezuelan longline and artisanal fisheries. *Collective Volume of Scientific Papers. ICCAT*. 60: 1726-1730.
- DREW, K. 2010. Incorporating age and growth information into white marlin (*Kajikia albida*) stock assessments. PhD. Dissertation University of Miami. Coral Gables, Florida, USA. 136 pp.
- DUARTE-NETO, P., Higa F.M. y R.P. Lessa. 2012. Age and growth estimation of bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Teleostei: Scombridae) in the southwestern Atlantic. *Neotropical Ichthyology*. 10: 149-158.

- EHRHARDT, N. M. 1992. Age and Growth of Swordfish, *Xiphias gladius*, in the Northwestern Atlantic. *Bulletin of Marine Science*. 50: 292-301.
- EHRHARDT, N. M. y V. K. W. Deleveaux. 2006. Interpretation of tagging data to study growth of the Atlantic Sailfish (*Istiophorus platypterus*). *Bulletin of Marine Science*. 79: 719-726.
- FONTENEAU, A. y J. Marcille. 1993. Resources, fishing and biology of the tropical tunas of the Eastern Central Atlantic. *FAO Fisheries Document Paper*. No. 292. Rome, FAO. 354 pp.
- FOX, W.W. 1970. An exponential yield model for optimizing exploited fish populations. *Transactions of the American Fisheries Society*. 99: 80-88.
- FRANCIS, R. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology*. 36: 883-902.
- FRÉDOU, T., Frédou, F. L., Hazin F. y P. Travassos. 2012. Length composition and spatio-temporal distribution of blue marlin (*Makaira nigricans*) in the South Atlantic Ocean. *Collective Volume of Scientific Papers*. ICCAT. 68: 1524-1530.
- GERMANO, D. J. 1998. Scutes and Age Determination of Desert Tortoises Revisited. *Copeia*. 2: 482-484.
- GOMPERTZ, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 115: 515-585.
- GULLAND, J. A. 1983. *Fish stock assessment: a manual of basic methods*. Chichester, U.K., Wiley Interscience, FAO-Wiley series on food and agriculture. 1: 223 pp.
- HADDON, M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman & Hall/CRC Press. 406 pp.
- HAMPTON, J., Sibert J. R., Kleiber P., Maunder M. N. y S. J. Harley. 2005. Decline of Pacific tuna populations exaggerated? *Nature*. 434: E1-E2. discussion E2.
- HASTIE, T. J. y R. J. Tibshirani. 1990. *Generalized Additive Models*, New York: Chapman and Hall. 335 pp.
- HERNANDEZ-GUERRA, A. y T. M. Joyce. 2000. Water masses and circulation in the surface layers of the Caribbean at 66°W. *Geophysical Research Letters*. 27: 3497-3500.
- HILBORN, R. y C. J. Walters. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman and Hall, New York. 570 pp.

HILL, K. T., Cailliet G. M. y R. L. Radtke. 1989. A Comparative-Analysis of Growth Zones in 4 Calcified Structures of Pacific Blue Marlin, *Makaira nigricans*. Fishery Bulletin. 87: 829-43.

HOENIG, J. M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. Fishery Bulletin. 82: 898-902.

HOHN, A. A., Scott M. D., Wells R. S., Sweeney J. C., y A. B. Irvine. 2006. Growth layers in teeth from known-age, free-ranging bottlenose dolphins. Marine Mammal Science. 5: 315-342.

HONE, D. W. E. y M. J. Benton. 2005. The evolution of large size: how does Cope's Rule work? Trends in Ecology and Evolution. 20: 4-6.

HOOLIHAN, J. P. 2006. Age and growth of Indo-Pacific sailfish, *Istiophorus platypterus*, from the Arabian Gulf. Fisheries Research. 78: 218-226.

JENSEN, A. L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 53: 820-822.

JOLLEY, J. W. Jr. 1974. On the biology of Florida east coast Atlantic sailfish (*Istiophorus platypterus*). NOAA Technical Report. NMFS SSRF-675. 81-88.

JONES, R. 1984. Assessing the effects of changes in exploitation pattern using length composition data. FAO Report. 256: 118 pp.

KIMURA, D. K. 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. Fishery Bulletin. 77: 765-776.

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

KEPPEL, G. 1991. Design and analysis: A researcher's handbook (3rd Ed.). Englewood Cliffs: Prentice-Hall, Inc. 594 pp.

KNIGHT, W. 1968. Asymptotic growth: an example of nonsense disguised as mathematics. Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 25: 1303-1307.

KOPF, R. K., Davie P. S. y J. Holdsworth. 2005. Size trends and population characteristics of striped marlin, *Tetrapturus audax* caught in the New Zealand recreational fishery. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research. 39: 1145-1156.

KOPF, R. K., Drew K. y R. L. Jr. Humphreys. 2010. Age estimation of billfishes (*Kajikia* spp.) using fin spine cross-sections: the need for an international code of practice. Aquatic Living Resources. 22: 13-24.

- KOPF, R. K. 2010. Age, growth, and reproductive dynamics of striped marlin, *Kajikia audax*, in the southwest Pacific Ocean. Thesis submitted in partial fulfilment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. Faculty of Science Australia. 235 pp.
- KOPF, R. K., Davie P. S., Bromhead D. y J. G. Pepperell. 2011. Age and growth of striped marlin (*Kajikia audax*) in the Southwest Pacific Ocean. ICES Journal of Marine Science. 68: 1884-1895.
- LEA, E. 1910. On the methods used in the herring-investigations. Conseil Permanent International pour l' Exploration de la Mer. 108: 14-22.
- LEE, R. M. 1912. An investigation into the methods of growth determination in fishes. Conseil permanent International pour l' Exploration de la Mer. 63: 35.
- LEE, L. K. y S. Y. Yeh. 2007. Age and growth of South Atlantic albacore – a revision after the revelation of otolith daily ring counts. Collective Volume of Scientific Papers. ICCAT. 60: 443-456.
- LONGHURST, A. y D. Pauly. 1987. Ecology of Tropical Oceans. Academic Press, San Diego. 407 pp.
- LUTZ, R. A. y D. C. Rhoads. 1980. Growth patterns within the molluscan shell: an overview. En: Rhoads D. C. y R. A. Lutz (Eds.). Skeletal Growth of Aquatic Organisms. New York: Plenum Press. 203-254 p.
- MAGUIRE, J. J., Sissenwine M., Csirke J., Grainger R. y S. Garcia. 2006. The state of world highly migratory, straddling and other high seas fishery resources and associated species. FAO Fisheries Technical Paper . No. 495. Rome. 84 pp.
- MATSUMOTO, T. y N. Miyabe. 2001. Report of observer program for Japanese tuna longline fishery in the Atlantic Ocean in 2000 (until July). Collective Volume of Scientific Papers. ICCAT. 52: 1948-1961.
- McCULLAGH, P. y J. A. Nelder. 1989. Generalized Linear Models. Second Ed. Chapman & Hall, London. 511 pp.
- McNAB, B.K. 2002. The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics. Cornell University Press. 576 pp.
- MELO-BARRERA, F. N., Felix-Uraga R. y C. Quinonez-Velazquez. 2003. Growth and length-weight relationship of the striped marlin, *Tetrapturus audax* (Pisces: Istiophoridae), in Cabo San Lucas, Baja California Sur, Mexico. Ciencias Marinas. 29: 305-313.

MORALES-NIN, B. 1992. Determination of growth in bony fishes from otolith microstructure. FAO Fisheries Technical Paper. No. 322. Rome. FAO. 51 pp.

MYERS, R. A. y B. Worm. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*. 423: 280-83.

NAKAMURA, I. 1985. Billfishes of the world: An annotated and illustrated catalogue of marlins, sailfishes, spearfishes and swordfishes known to date. FAO species catalogue Vol.5. FAO Fisheries Synopsis 125. 65 pp.

NELSON, J. S. 2006. *Fishes of the World*, 4rd Ed. New York: John Wiley & Sons. 601 pp.

OGLE, D.H. 2011a. fishR Vignette - Von Bertalanffy Growth Models. Disponible en: <http://www.ncfaculty.net/dogle/fishR/gnrlex/VonBertalanffy/VonBertalanffy.pdf>

OGLE, D.H. 2011b. FSA: Fisheries Stock Analysis. R package version 0.2-7.

OGLE, D.H. 2011c. NCStats: Helper Functions for Statistics at Northland College. R package version 0.2-7.

ORTIZ, M., Prince E. D., Serafy J. E., Holts D. B., Davy K. B., Pepperell J. G., Lowry M. B. y J. C. Holdsworth. 2003. Global overview of the major constituent-based billfish tagging programs and their results since 1954. *Marine and Freshwater Research*. 54: 489-507.

PANFILI, J., De Pontual J., Troadec J. y P.J. Wright. 2002. *Manual of Fish Sclerochronology*. Ifremer-IRD coedition, Brest, France. 464 pp.

PAULY, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES Journal of Marine Science*. 39: 175-192.

PAULY, D. 1994. *On the Sex of the Fish and the Gender of Scientists: A collection of essays in fisheries science*. London, Chapman & Hall, 250 pp.

PAULY, D. 1998. Tropical fishes: patterns and propensities. *Journal of Fish Biology*. 53, 1-17.

PAULY, D. y M. L. Palomares. 2005. Fishing down marine food webs: it is far more pervasive than we thought. *Bulletin of Marine Science*. 76: 197-211.

PEARSON, D. E. 1996. Timing of hyaline-zone formation as related to sex, location, and year of capture in otoliths of the widow rockfish, *Sebastes entomelas*. *Fishery Bulletin*. 94: 190-197.

PELLA, J. J. y P. K. Tomlinson. 1969. A generalized stock production model. *Inter American Tropical Tuna Commission Bulletin*. 13: 419-496.

- PLANQUÉ, B., Loots C., Petitgas P., Lindstrøm U. y S. Vaz. 2011. Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. *Fisheries Oceanography*. 20: 1-17.
- PONTUAL, H., Panfili J., Wright P.J. y H. Troadec. 2002. General introduction. En: Panfili J., Pontual H.D., Troadec H. y P.J. Wright (Eds.), *Manual of Fish Sclerochronology*. Ifremer-IRD coedition: Brest, France. 19-27.
- PRINCE, E.D., Lee D.W. y S.A. Berkeley. 1988. Use of marginal increment analysis to validate the anal spine method for ageing Atlantic swordfish and other alternatives for age determination. *Collective Volume of Scientific Papers. ICCAT*. 27: 194-201.
- PRINCE, E. D., Lee D. W., Zweifel J. R. y E. B. Brothers. 1991. Estimating Age and Growth of Young Atlantic Blue Marlin *Makaira nigricans* from Otolith Microstructure. *Fishery Bulletin*. 89: 441-59.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- RICKER, W. E. 1969. Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production and yield. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 26: 479-451.
- RICKER, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 191: 1-382.
- RICKER, W. E. 1979. Growth rates and models. En: Hoar, W. S., Randall D. J. y J. R. Brett (Eds.), *Fish physiology Vol. VIII: bioenergetics and growth*. Academic Press, Florida. 677-743.
- ROFF, D.A. 1980. A motion for the retirement of the von Bertalanffy function. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 37: 127-129.
- ROBILLARD, S. R. y J. E. Marsden. 1996. Comparison of otolith and scale ages for yellow perch from Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*. 22: 429-435.
- SCHAEFFER, M. 1957. Some considerations of population dynamics and economics on relation to the management of marine fisheries. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*. 14: 669-681.
- SECOR, D. H., Dean J. M. y E. H. Laban. 1992. Otolith removal and preparation for microstructural examinations. En: D.K. Stevenson y S.E. Campana (Eds.). *Otholit microstructure*

examination and analysis. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 19-57 p.

SECOR, D. H., Dean J. M. y S. E. Campana. 1995. Recent Developments in Fish Otolith Research. Columbia: University of South Carolina Press. 730 pp.

SOKAL, R.R. and J.F. Rohlf. 1995. Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 3^a Ed. W. H. Freeman. New York. 867 pp.

SOUZA, R. C., Lessa R. y F. Hazin. 1994. First observations on reproductive Biology of billfishes (*Tetrapturus albidus*, *Istiophorus albicans* and *Tetrapturus pfluegeri*) in the Southwestern equatorial Atlantic (Brazil). Collective Volume of Scientific Papers. ICCAT. 42: 329-334.

SPALDING, M. D., Fox H. E., Allen G. R. et al. 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. Bioscience. 57: 573-83.

SPARRE, P. 1991. Introduction to multispecies virtual population analysis. ICES Marine Science Symposia. 193: 12-21.

SPEARE, P. 2003. Age and growth of black marlin, *Makaira indica*, in east coast Australian waters. Marine and Freshwater Research. 54: 307-14.

SUN, C. L., Wang S. P. y S. Z. Yeh. 2002. Age and growth of the swordfish (*Xiphias gladius* L.) in the waters around Taiwan determined from anal-fin rays. Fishery Bulletin. 100: 822-35.

TAYLOR, C. C. 1958. Natural mortality rate of Georges Bank haddock. U.S. Fish Wildl. Serv. Fishery Bulletin. 58: 1-7.

TSERPES, G. y N. Tsimenides. 1995. Determination of Age and Growth of Swordfish, *Xiphias gladius* L, 1758, in the Eastern Mediterranean Using Anal-Fin Spines. Fishery Bulletin. 93: 594-602.

UEYANAGI, S., Kikawa S., Uto M. y Y. Nishikawa. 1970. Distribution, spawning, and relative abundance of billfishes in the Atlantic Ocean. Bulletin of the Far Seas Fisheries Research Laboratory. 3: 15-45.

VASKE JUNIOR, T., Vooren C. M. y R. P. Lessa. 2004. Feeding habits of four species of Istiophoridae (Pices: Perciformes) from northeastern Brazil. Environmental Biology of Fishes 70: 293-304.

VETTER, E. F. 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review. Fishery Bulletin. 86: 25-43.

- VON BERTALANFFY, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*. 10: 181-213.
- WOOD, S.N. 2000. Modelling and smoothing parameter estimation with multiple quadratic penalties. *Journal of the Royal Statistical Society*. 62: 413-428.
- WOOD, S.N. 2006. *Generalized Additive Models: an introduction with R*, CRC. 391 pp.
- WOOTTON, R.J. 1998. *Ecology of Teleost Fishes*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 386 pp.

ANEXOS

Anexo A

Para analizar si existieron diferencias en los parámetros de crecimiento entre grupos, es decir entre regiones y entre sexos, los ajustes de los modelos de crecimiento de von Bertalanffy fueron comparados de manera jerárquica siguiendo el protocolo de Ogle (2011). Mediante la prueba de razón de verosimilitudes (Kimura 1980) se compararon los modelos con “un parámetro en común entre grupos” (ya sea L_{∞} , K o t_0) con el “modelo general”, en donde los tres parámetros varían entre grupos. Los modelos con un parámetro en común entre grupos que no difería estadísticamente ($p\text{-valor}>0,05$) respecto al modelo general se consideraron “mejores”, ya que explicaban los datos observados a través de un modelo más simple, *e.i.* con un menor número de parámetros. El modelo con un parámetro en común seleccionado fue el que tuvo menor RSS y fue comparado posteriormente con los modelos que tenían “dos parámetros en común” siguiendo el mismo razonamiento. En general, aunque no siempre, como se puede observar en la **Tabla A1**, el mejor modelo seleccionado coincidió también con el que tuvo menor AIC.

Así por ejemplo, tomando en cuenta el modelo ajustado para toda la región (ACO y ASO) y variando los parámetros entre sexos (grupo=sexo) tenemos que: el modelo general fue comparado con los tres modelos subsiguientes en donde existe un parámetro en común entre grupos (L_{∞} , K o t_0). Los tres modelos no difirieron estadísticamente del modelo general ($p\text{-valor}>0,05$) y por lo tanto se seleccionó el modelo con el parámetro K común entre sexos por ser el que presentó menor RSS. Luego este modelo fue comparado con los que tienen dos parámetros en común, en este caso que tienen en común K y L_{∞} y K y t_0 . Aquí tampoco se observaron diferencias estadísticamente significativas con el modelo anterior y por lo tanto se seleccionó el que tuvo menor RSS, es decir L_{∞} variable entre grupos. Por último este modelo fue comparado con el “modelo común”, en donde no existían diferencias entre sexos para ningún parámetro. Las diferencias fueron significativas y el modelo con L_{∞} variable entre sexos fue el seleccionado por ser el de menor RSS. Utilizando el mismo procedimiento se continuó analizando la variabilidad entre regiones y entre sexos dentro de cada región (**Tabla A1**).

Tabla A1. Resultados del ajuste de los modelos de von Bertalanffy considerando variabilidad en los parámetros entre grupos. Los grupos considerados fueron el sexo y la región (ACO y ASO). RSS=por sus siglas en inglés “residual sum of squares” y AIC=criterio de información de Akaike. El *p*-valor corresponde a la prueba de razón de verosimilitudes.

Modelo	Toda la region, grupo=sexo			Toda la region, grupo=pais			ACO, grupo=sexo			ASO, grupo=sexo		
	RSS	<i>p</i> -valor	AIC	RSS	<i>p</i> -valor	AIC	RSS	<i>p</i> -valor	AIC	RSS	<i>p</i> -valor	AIC
$L_t = L_{\infty} [grupo] (1 - e^{-K [grupo] (t-t_0[grupo])})$	102990	---	5821	92484	---	5740	68116	---	4152	23584	---	1595
$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-K [grupo] (t-t_0[grupo])})$	102992	0.57	5819	92496	0.76	5738	68144	0.64	4150	23636	0.50	1593
$L_t = L_{\infty} [grupo] (1 - e^{-K (t-t_0[grupo])})$	102991	0.94	5819	92614	0.31	5739	68129	0.75	4150	23684	0.35	1594
$L_t = L_{\infty} [grupo] (1 - e^{-K [grupo] (t-t_0)})$	103035	0.92	5819	92495	0.76	5738	68137	0.68	4150	23696	0.33	1594
$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-K (t-t_0[grupo])})$	103319	0.12	5819	---	---	5742	68168	0.58	4148	23785	0.26	1593
$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-K [grupo] (t-t_0)})$	---	---	5817	92494	<0.01	5736	---	---	4148	23721	0.39	1592
$L_t = L_{\infty} [grupo] (1 - e^{-K (t-t_0)})$	102994	0.89	5817	93686	0.93	5746	68155	0.65	4148	---	---	1592
$L_t = L_{\infty} (e^{-e^{-K(t-t_0)}}$	104204	<0.01	5823	104204	<0.01	5823	68604	0.06	4150	23881	0.24	1591

Anexo B

Tabla B1. Clave talla-edad para sexos combinados de marlín picudo en el Océano Atlántico.

<i>Clase LMIH</i>	Edades							<i>suma</i>
	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	
90-100	5	0	0	0	0	0	0	5
100-110	15	1	0	0	0	0	0	16
110-120	21	13	0	0	0	0	0	34
120-130	19	30	5	1	0	0	0	55
130-140	12	49	19	3	0	0	0	83
140-150	6	72	57	18	1	0	0	154
150-160	1	47	87	42	12	0	0	189
160-170	0	24	80	49	20	3	0	176
170-180	0	3	26	39	21	6	2	97
180-190	0	0	1	6	5	6	0	18
190-200	0	0	0	0	0	1	0	1

Tabla B2. Clave talla-edad para los machos de marlín picudo en el Océano Atlántico.

<i>Clase LMIH</i>	Edades							<i>suma</i>
	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	
90-100	2	0	0	0	0	0	0	2
100-110	10	0	0	0	0	0	0	10
110-120	4	5	0	0	0	0	0	9
120-130	11	17	1	0	0	0	0	29
130-140	7	25	9	0	0	0	0	41
140-150	5	37	30	9	1	0	0	82
150-160	1	25	56	23	7	0	0	112
160-170	0	19	48	29	12	1	0	109
170-180	0	2	17	27	10	4	0	60
180-190	0	0	1	4	1	1	0	7
190-200	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla B3. Clave talla-edad para las hembras de marlín picudo en el Océano Atlántico.

<i>Clase LMIH</i>	Edades							<i>suma</i>
	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	
90-100	1	0	0	0	0	0	0	1
100-110	4	1	0	0	0	0	0	5
110-120	12	6	0	0	0	0	0	18
120-130	8	9	3	1	0	0	0	21
130-140	5	23	8	3	0	0	0	39
140-150	1	34	24	6	0	0	0	65
150-160	0	21	29	18	4	0	0	72
160-170	0	5	32	16	7	1	0	61
170-180	0	1	8	12	8	2	1	32
180-190	0	0	0	1	4	4	0	9
190-200	0	0	0	0	0	1	0	1

Tabla B4. Clave talla-edad para sexos combinados de marlín picudo en la región del ACO.

<i>Clase LMIH</i>	Edades							<i>suma</i>
	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	
90-100	0	0	0	0	0	0	0	0
100-110	5	1	0	0	0	0	0	6
110-120	8	6	0	0	0	0	0	14
120-130	11	12	2	1	0	0	0	26
130-140	11	28	10	1	0	0	0	50
140-150	5	58	29	6	0	0	0	98
150-160	1	43	65	25	4	0	0	138
160-170	0	22	69	34	12	0	0	137
170-180	0	3	24	33	9	4	0	73
180-190	0	0	1	4	2	1	0	8
190-200	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla B5. Clave talla-edad para los machos de marlín picudo en la región del ACO.

<i>Clase LMIH</i>	Edades							<i>suma</i>
	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	
90-100	0	0	0	0	0	0	0	0
100-110	4	0	0	0	0	0	0	4
110-120	3	4	0	0	0	0	0	7
120-130	6	9	0	0	0	0	0	15
130-140	7	15	5	0	0	0	0	27
140-150	4	29	17	4	0	0	0	54
150-160	1	24	46	18	4	0	0	93
160-170	0	17	41	24	11	0	0	93
170-180	0	2	17	24	10	4	0	57
180-190	0	0	1	3	2	1	0	7
190-200	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla B6. Clave talla-edad para las hembras de marlín picudo en la región del ACO.

<i>Clase LMIH</i>	Edades							<i>suma</i>
	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	
90-100	0	0	0	0	0	0	0	0
100-110	1	1	0	0	0	0	0	2
110-120	5	2	0	0	0	0	0	7
120-130	5	3	2	1	0	0	0	11
130-140	4	13	5	1	0	0	0	23
140-150	1	29	12	2	0	0	0	44
150-160	0	19	19	7	0	0	0	45
160-170	0	5	28	10	1	0	0	44
170-180	0	1	7	9	3	0	0	20
180-190	0	0	0	1	1	0	0	2
190-200	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla B7. Clave talla-edad para sexos combinados de marlín picudo en la región del ASO.

<i>Clase LMIH</i>	Edades							<i>suma</i>
	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	
90-100	5	0	0	0	0	0	0	5
100-110	10	0	0	0	0	0	0	10
110-120	13	7	0	0	0	0	0	20
120-130	8	18	3	0	0	0	0	29
130-140	1	21	9	2	0	0	0	33
140-150	1	14	28	12	1	0	0	56
150-160	0	4	22	17	8	0	0	51
160-170	0	2	11	15	8	3	0	39
170-180	0	0	2	6	12	2	2	24
180-190	0	0	0	2	3	5	0	10
190-200	0	0	0	0	0	1	0	1

Tabla B8. Clave talla-edad para los machos de marlín picudo en la región del ASO.

<i>Clase LMIH</i>	Edades							<i>suma</i>
	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	
90-100	2	0	0	0	0	0	0	2
100-110	6	0	0	0	0	0	0	6
110-120	1	1	0	0	0	0	0	2
120-130	5	8	1	0	0	0	0	14
130-140	0	10	4	0	0	0	0	14
140-150	1	8	13	5	1	0	0	28
150-160	0	1	10	5	3	0	0	19
160-170	0	2	7	5	1	0	0	15
170-180	0	0	0	3	4	0	0	7
180-190	0	0	0	1	0	0	0	1
190-200	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla B9. Clave talla-edad para las hembras de marlín picudo en la región del ASO.

<i>Clase LMIH</i>	Edades							<i>suma</i>
	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	
90-100	1	0	0	0	0	0	0	1
100-110	3	0	0	0	0	0	0	3
110-120	7	4	0	0	0	0	0	11
120-130	3	6	1	0	0	0	0	10
130-140	1	10	3	2	0	0	0	16
140-150	0	5	12	4	0	0	0	21
150-160	0	2	10	11	4	0	0	27
160-170	0	0	4	6	6	1	0	17
170-180	0	0	1	3	5	2	1	12
180-190	0	0	0	0	3	4	0	7
190-200	0	0	0	0	0	1	0	1

Anexo C

Tabla C1. Número, media y desvió estándar (DS) de las tallas (LMIH en cm) de marlín picudo registrados en el Océano Atlántico por las flotas atuneras de Brasil, Uruguay y Venezuela por banda latitudinal cada 5°.

Banda de Latitud	N	Media	DS
40-35 S	5	173	22.5
35-30 S	62	164	16.5
30-25 S	93	170	14.6
25-20 S	10	168	15.2
20-15 S	16	168	13.3
15-10 S	51	164	17.1
10-5 S	20	158	12.3
5-0 S	31	153	15.5
0-5 N	10	160	8.5
5-10 N	52	165	10.9
10-15 N	330	168	10.6
15-20 N	188	170	9.0
20-25 N	22	159	8.5

Anexo D.

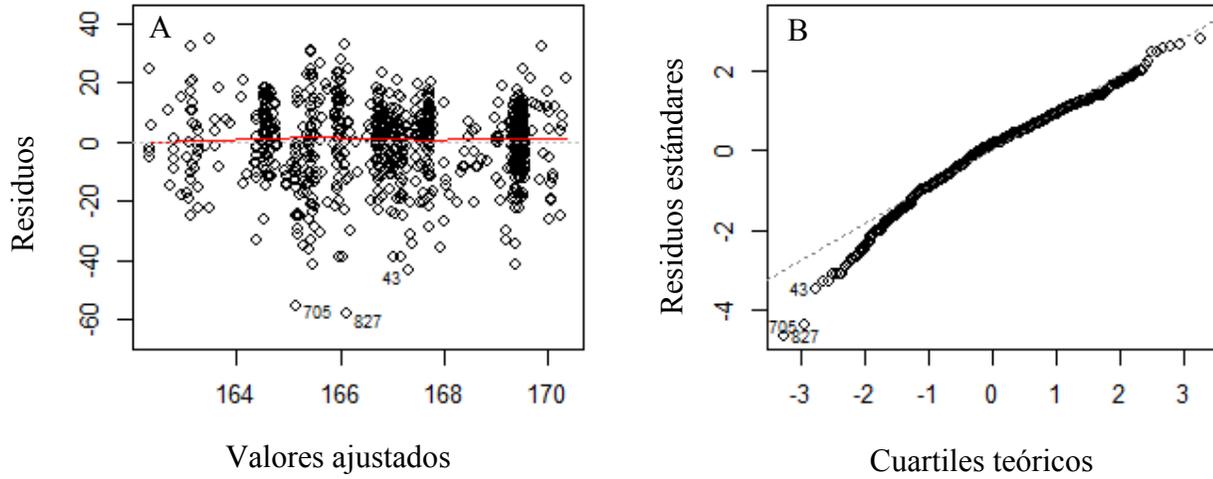


Figura D1. Gráficos diagnósticos de residuos para el GLM utilizado para modelar la talla de marlín picado en función de la latitud y el trimestre del año. La línea punteada representa el patrón esperado de las observaciones y la línea sólida la curva suavizada de las estimaciones). **A:** relación entre los residuales del modelo y los valores predichos lo cual muestra que no hay heterogeneidad de varianza. **B:** qqplot mostrando la normalidad de los residuos.