

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Ecología pesquera y dinámica poblacional de la merluza norteña Merluccius productus (Ayres, 1855) del norte del golfo de California.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE: DOCTOR(A) EN CIENCIAS

Biología Marina

PRESENTA: M.C. Oscar Guillermo Zamora García

TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES: Dr. Juan Fernando Márquez Farías Universidad Autónoma de Sinaloa Dr. Carlos Díaz Avalos Universidad Nacional Autónoma de México COMITÉ TUTOR: Dr. Héctor Villalobos Ortiz Instituto Politécnico Nacional Dr. Manuel Otilio Nevárez Martínez Instituto Nacional de Pesca y Acuacultura Dr. Edgardo Mauricio Ramírez Rodríguez Instituto Politécnico Nacional

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., diciembre, 2021



Universidad Nacional Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Ecología pesquera y dinámica poblacional de la merluza norteña Merluccius productus (Ayres, 1855) del norte del golfo de California.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE: DOCTOR EN CIENCIAS (Biología Marina)

PRESENTA: M. en C. Oscar Guillermo Zamora García

TUTORES PRINCIPALES: Dr. Juan Fernando Márquez Farías Universidad Autónoma de Sinaloa Dr. Carlos Díaz Avalos Universidad Nacional Autónoma de México

COMITÉ TUTOR: Dr. Héctor Villalobos Ortiz Instituto Politécnico Nacional Dr. Manuel Otilio Nevárez Martínez Instituto Nacional de Pesca y Acuacultura Dr. Edgardo Mauricio Ramírez Rodríguez Instituto Politécnico Nacional

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., diciembre, 2021

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, por la oportunidad, guía, disposición y en sí, mi formación académica a nivel posgrado.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo, la cobertura y el fomento a mi formación continua de alto nivel.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, por brindarme un espacio de aprendizaje, consulta, interacción y desenvolvimiento con investigadores y pares.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) del gobierno de México, por la beca otorgada para realizar estudios de doctorado, así como la beca mixta para estancias internacionales.

A mi director de tesis, Dr. J. Fernando Márquez Farías, quien se mantuvo siempre cerca, empujándome a dar más de mí. Gracias por su asesoría, guía, consejos y apoyo para mi desarrollo tanto profesional como personal.

A la Facultad de Ciencias del Mar de la Universidad Autónoma de Sinaloa, por permitirme hacer uso de su equipo para el procesamiento de muestras y el espacio para realizar mi investigación en conjunto con mi director de tesis.

Al equipo del laboratorio del Dr. Fernando Márquez, en especial a Luis Daniel Carrillo Colín, Carolina Espino Leal, Jesús Enrique Osuna Soto, y Luis Alfonso Guerra Jiménez por su apoyo en el procesamiento de muestras, discusión, revisión de ponencias y su leal amistad.

A Environmental Defense Fund de México (EDFM), por permitirme el uso de los datos del programa de técnicos a bordo de la pesquería de merluza del norte del golfo de California, por la confianza depositada en mí y su contribución a mi desarrollo profesional. Mi agradecimiento es particular para Laura Favorita Rodríguez Harker y Rafael Ortiz, directores anterior y actual del programa de Océanos de EDFM, respectivamente. Y especialmente al personal del proyecto merluza, Aristóteles Stavrinaky Suárez, Juan René Quimbar Acosta y Magaly Roldán Luna, con quienes hice un gran equipo y siempre me apoyaron en todo,

además de todos los técnicos del programa.

Al Instituto de Investigaciones en Matemáticas Aplicadas y en Sistemas (IIMAS), por permitirme hacer uso de sus instalaciones, así como su asesoría técnica para la exploración de modelos espaciales. Específicamente, a mi codirector de tesis, Dr. Carlos Díaz Avalos, por su excelente disposición y asesoría. Gracias por su apoyo y sus observaciones en materia estadística que siempre fueron muy atinadas.

A los integrantes del jurado de tesis. Dr. Héctor Villalobos Ortiz, por su siempre amable disposición para asesorarme en asuntos de oceanografía y por presidir mi jurado de examen de candidatura; Dr. Manuel O. Nevárez Martínez por sus atinados comentarios en materia de biología pesquera y Dr. E. Mauricio Ramírez Rodríguez, por sus acertados cuestionamientos en pro de elevar la calidad de mi trabajo. El trabajo de todos enriqueció, sin duda, el desarrollo de esta investigación.

Al Instituto Nacional de Pesca y Acuacultura y al personal del Centro Regional de Investigación Pesquera de Manzanillo, por permitirme el uso de sus instalaciones y servicios durante mi estancia. Particularmente a la Dra. Elaine Espino Barr por su apoyo en el procesamiento y lectura de otolitos.

Al Instituto Español de Oceanografía, y al personal del Centro Oceanográfico de Vigo, por sus facilidades para realizar mi estancia, permitirme el uso de las instalaciones y servicios, así como su inclusión en la vida académica de la institución. Particularmente, a la Dra. Maria Grazia Pennino por su apoyo en la comprensión y realización de los modelos espacialmente explícitos a través de INLA.

A todo el personal del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Al personal académico por las clases, asesorías y buen trato, en especial al difunto Dr. Manuel Gallardo Cabello, por su apoyo en la lectura y descripción de los otolitos de merluza. Al personal administrativo por su asesoría y paciencia durante las gestiones necesarias. Particularmente a Diana Juárez, Yazmin Valenzuela, Guadalupe Godoy, Gabriela Almaraz y especialmente a la difunta Margarita Cordero.

A Noemí García Aguilar, por todo su apoyo en el diseño de la investigación, la bibliografía,

las aportaciones, las discusiones y la guía metodológica: teórica y empírica. A Noemí Itzel Zamora García por su guía para entender las políticas pesqueras, su apoyo en sistemas de información geográfica y la exploración detallada de patrones espaciales en la pesquería de merluza. A Eduardo Kaleb Zamora García por su apoyo técnico en el uso de Linux, revisión, edición y diseño de trabajos en inglés, así como cualquier duda relacionada con el uso de la tecnología. A los tres, mi más sincero agradecimiento.

A todos mis colegas y amigos del programa de técnicos a bordo de la pesquería de merluza del norte del golfo de California, literalmente, sin ustedes no hubiera sido posible. Gracias por su esfuerzo, pasión, curiosidad, aportaciones, compañía, risas y tolerancia en los momentos de estrés. Gracias Daniel León, Roberto Molina, Allan Larrañaga, Adrián Valdez, Julio Parra, Carlos Godínez, Elías Armenta, Luis Huizar, Osmar Araujo, Jan Sarabia, Francisco Martínez, Daniel Martínez, Daniel Carrillo, Juan Pablo Bouchot, Jorge Dávila, Julio Peralta, Luis Guerra, Juan Gutiérrez, y en especial, al difunto Ezequiel Estrada. El nivel de desarrollo de cada ente depende, entre otras cosas, de su punto de partida y de la constancia con la que busque su propia mejora.

Dedicatoria

A mi madre, Noemí García Aguilar, por ponerme en este camino y demostrarme que, hasta la tarea más titánica es posible de resolverse con esfuerzo y dedicación. Gracias Mamá por tu gran ejemplo y amor. Este triunfo es de los dos.

A mi director de tesis, mentor y amigo Fernando Márquez, por su guía y apoyo incondicional en todas las circunstancias de mi vida académica, profesional y personal que aparecieron durante mi doctorado.

A mi compañera de vida, Christian Elizabeth Mares Torres, quien ante todas las circunstancias siempre tuvo un buen consejo, una palabra de aliento y sobre todo, la disposición de apoyarme en todo lo que emprendí. Definitivamente, sin tu apoyo esto hubiera sido mucho más difícil, muchas gracias. A mi maestra pequeña, Nicole Tiznado Mares, quien me enseñó a ser padre, a comprender la responsabilidad del ejemplo, y a disfrutar las cosas simples de la vida. Mi concepción de la realidad ha cambiado diametralmente gracias a tu presencia, gracias mi hijita.

A mi fuente de inspiración, mi abuelita Dimpna Aguilar Vicencio, quien además de ser un pilar de mi educación, me demuestra constantemente que la constancia, la familia y los buenos hábitos, son la base de una vida plena.

A mi abuelita Gregoria por su bendición constante, apoyo y empuje ante todos mis emprendimientos, te mando un abrazo hasta el cielo. A mis hermanos Paula Naít y Carlos Alberto Zamora García, por su apoyo, empuje y consejos. Particularmente a Noemí Itzel y Eduardo Kaleb Zamora García, quienes me ayudaron a salir de problemas técnicos durante mi doctorado.

Resumen

Las merluzas (Merluccidae) son un recurso pesquero de importancia global. En México, la merluza norteña (Merluccius productus) se pesca al menos desde el año 2000 en el norte del golfo de California (NGC). Sin embargo, se sabe muy poco sobre su biología y ecología, lo que impide la implementación de medidas de manejo específicas. Por lo tanto, con base en cinco años de monitoreo de la flota comercial, 1,017 lances, y 18,207 registros biométricos, se estudiaron las causas de la variación en los volúmenes y tallas de captura, los factores que influencian la distribución y abundancia, y algunos parámetros de la historia de vida de merluza norteña del NGC. Para todas las variables estudiadas se observó una variación interanual importante. Se encontró que, en promedio, la captura por unidad de esfuerzo (CPUE, kg/h) se redujo en 52% y la longitud estándar (LE) promedio en 7% de enero-marzo. La captura estuvo dominada por merluzas adultas (72%). Los machos (M) adultos son más abundantes que las hembras (H) adultas (M:H=1.16:1); las hembras alcanzan mayor longitud (89.2 cm LE) y peso (9.823 g PT) que los machos (79.9 cm LE; 7,120 g PT) y el tamaño de malla no modifica la LE promedio de la captura. La relación longitud peso es PT=0.02(LE)^{2.89} para sexos combinados, PT=0.02(LE)^{2.93} para hembras y PT=0.05(LE)^{2.63} para machos. Además, se desarrolló un modelo jerárquico Bayesiano de distribución de especies para predecir la presencia/ausencia (P/A) y la abundancia relativa (AR) de merluza norteña en el NGC. Se usaron imágenes satelitales de temperatura superficial del mar (TSM), concentración de clorofila-a (Chl-a) y profundidad y se incorporó la variación anual, autocorrelación espacial y error de observación como factores aleatorios a través del enfoque R-INLA. El modelo indicó que de las variables ambientales probadas solamente la profundidad define la P/A de merluza, que tanto P/A como AR están autocorrelacionadas espacialmente. El modelo predijo un centro de actividad (máxima AR) de cerca de 13,000 km^2 alrededor de la isla Ángel de la guarda. Por su parte, con base en la lectura de cortes de otolitos sagitta y inspección visual de las gónadas de 258 muestras de merluza norteña, se estimó y la edad y se ajustaron modelos de crecimiento en longitud y madurez sexual en función de la edad a través del enfoque Bayesiano. La estructura de edades de la captura varió entre sexos y se encontró una edad máxima de 13 años para hembras y 9 años para machos. El modelo de crecimiento seleccionado con base en el Criterio de Información de Watanabe-Akaike (WAIC) fue el de Gompertz. Los parámetros de crecimiento del modelo son: $L\infty = 87.17$ (LE, cm), gi = 0.27 (año⁻¹) y ti 2.32 (años) para sexos combinados; $L\infty = 86.13$ (LE, cm), gi = 0.23 (año⁻¹) y ti 2.30 (años) para hembras y $L\infty = 79.61$ (LE, cm), gi = 0.44 (año⁻¹) y ti 3.32 (años) para machos. Se observó desarrollo gonadal en edades tempranas (<1 año) y la edad y longitud mediana de madurez sexual (E_{50} y L_{50} , respectivamente) se encontraron a los 2.9 años y 36.9 cm LE. Los resultados de este estudio sugieren que la temporada de pesca de merluza norteña en el NGC inicia con la llegada y termina con la retirada de los adultos de merluza norteña más grandes, lo que sugiere que la pesca se realiza durante una agregación de desove. Además, la presencia de juveniles en la zona indica un área de crianza. Es probable que los adultos habiten profundidades mayores a las que alcanzan los artes de pesca actuales durante el resto del año. Los datos aquí analizados no indican una tendencia de reducción de la abundancia de merluza norteña relacionada con la captura ni con la variación interanual de la temperatura o clorofila-a. Se recomienda estimar puntos de referencia biológicos para mejorar la estrategia actual de manejo.

Abstract

Hakes (Merluccidae) is a fishery resource of global importance. In Mexico, the Pacific hake (Merluccius productus) has been fished at least from 2000 in the northern Gulf of California (NGC). However, very little is known about its biology and ecology, which prevents the implementation of specific management measurements. Based on five years of monitoring the commercial fleet, 1,017 tows, and 18,207 biometric records, we studied the causes of variation in the volumes and size of the catch, the factors influencing the distribution and abundance, and some life-history traits of the Pacific hake. All the variables showed a relevant annual variability. We found that, on average, the Catch per Unit Effort (CPUE, kg/h) was reduced by 52%, and the mean Standard Length (SL) in 7% from January–March. The catch was dominated by adult hakes (72%). Males (M) were more abundant than females (F) (M: F=1.16:1); females attain larger lengths (89.2 cm-SL) and total weights (WT) (9,823 g WT) than males (79.9 cm-SL, 7,120 g WT), and the mesh size did not affect the mean SL of the catch. The length-weight is WT=0.02(SL)2.89 for combined sexes, WT=0.02(SL)2.93 for females, and WT=0.05(SL)2.63 for males. Also, a Bayesian hierarchical species distribution model was developed to estimate the parameters that define the habitat and predict the Presence/Absence (P/A) and relative abundance (RA) of the Pacific hake in the NGC. The model was constructed using satellite imagery of environmental variables such as the Sea Surface Temperature (SST), chlorophyll-a concentration (Chl-a), and depth as fixed factors. Annual variability, spatial autocorrelation, and observation error were incorporated as random factors using the R-NLA approach. The model indicated that just the depth defines the P/A of hake among the environmental variables tested, and both P/A and RA were spatially autocorrelated. The model predicted a hub (maximum RA) of about 13,000 km2 surrounding the Ángel de la Guarda Island. Moreover, we estimated the age based on sagitta otolith readings and the visual inspection of gonads of 258 Pacific hake samples. We fitted growth models in length and sexual maturity as a function of age through the Bayesian approach. The growth model selected based on the Watanabe-Akaike Information Criterion (WAIC) was the Gompertz Model. The growth parameters were $L\infty = 87.17$ (SL, cm), gi =0.27 (year-1) and ti 2.32 (years) for sex combined, $L\infty = 86.13$ (SL, cm), gi = 0.23 (año-1) and ti 2.30 (years) for females y $L\infty = 79.61$ (LE, cm), gi = 0.44 (año-1) and ti 3.32 (years) for males. Gonad development was observed in early ages (<1 year), and the age and length of median sexual maturity (A50 y L50, respectively) were found at 2.9 years and 36.9 cm SL. The results of this study suggest that the fishing season for Pacific hake in the NGC starts with the arrival and finishes with the withdrawal of the larger adults of Pacific hake, which in turn suggests that the catch occurs during a spawning aggregation. Also, the presence of juveniles in the fishing zone indicates a nursery area. The Pacific hake adults likely inhabit deeper waters that the current fishing gears cannot reach during the rest of the year. The current data do not indicate an annual decrease of the abundance of Pacific hake related to the catch nor the annual variability of SST or Chl-a. It is recommended to estimate biological reference points to improve the current management strategy.

I.	IN	TRODUCCIÓN GENERAL	1
II.	TA	ASA DE CAPTURA, LONGITUD Y PROPORCIÓN SEXUAL DE I	ĹA
ME	RL	UZA NORTEÑA (<i>MERLUCCIUS PRODUCTUS</i>) DEL NORTE DEL GOLI	FO
DE	CA	LIFORNIA	8
1.	IN	TRODUCCIÓN	8
2.	JU	STIFICACIÓN E IMPORTANCIA	9
3.	PR	REGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	9
4.	OI	BJETIVO GENERAL	9
4	.1 (OBJETIVOS PARTICULARES	9
5.	M	ÉTODOS	10
5	5.1 C	OLECCIÓN DE DATOS Y MUESTRAS	10
	5.1	1.1 Método de captura	10
	5.1	2.2 Método de procesamiento a bordo	11
	5.1	1.3 Estimación de la captura por unidad de esfuerzo	12
	5.1	.4 Muestreo biológico	13
5	5.2 A	NÁLISIS DE DATOS	13
	5.2	2.1 Estandarización de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE)	13
	5.2	2.2 Variabilidad de la longitud y proporción sexual	15
	5.2	2.3 Relaciones biométricas	17
6.	Rŀ	ESULTADOS	18
6	5.1	ESTANDARIZACIÓN DE LA CAPTURA POR UNIDAD DE ESFUERZO (CPUE)	18
6	5.2	VARIABILIDAD DE LA LONGITUD PROMEDIO Y PROPORCIÓN SEXUAL	22
6	5.3	VARIABILIDAD DE LA PROPORCIÓN SEXUAL (PS)	24
6	5.4	DISTRIBUCIÓN DE LONGITUDES, PROPORCIÓN SEXUAL Y MADUREZ DE LA MUESTRA.	27
6	5.5	RELACIONES BIOMÉTRICAS	30

INDICE

7.	DISCUSIÓN	
8.	CONCLUSIONES	
9.	NUEVAS PREGUNTAS	
III. NC	I. DISTRIBUCIÓN POTENCIAL Y HÁBITAT PREFERENCIAL DE D ORTEÑA (<i>MERLUCCIUS PRODUCTUS</i>) EN EL NORTE DEL G	MERLUZA OLFO DE
CA	ALIFORNIA	41
1.	INTRODUCCIÓN	41
2.	JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA	44
3.	PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	44
4.	OBJETIVO GENERAL	45
5.	OBJETIVOS PARTICULARES	45
6.	ENFOQUE DE MODELACIÓN	45
6	6.1 Modelos de distribución de especies	45
6	6.2 Inferencia Bayesiana	46
6	6.3 Modelos Latentes Gaussianos	49
6	6.4 Aproximación Integrada de Laplace Anidada (INLA)	
	6.4.1 El paquete R-INLA	
	6.4.2 Estadística espacial con INLA	
7.	METODOLOGÍA	54
7	7.1 Área de estudio	54
7	7.2.1 Datos de entrada	54
	7.2.1 Captura por unidad de esfuerzo (CPUE)	54
	7.2.2 Variables ambientales	56
	7.2.3 Preparación de datos	58
	7.2.4 Selección de variables explicativas	58
7	7.3 Modelo de distribución de la merluza del norte del golfo de Cal	ifornia 60
7	7.3.1 Dependencia espacial	62
7	7.3.2 Selección del modelo	63

	7.3.3 PREDICCIÓN POR INTERPOLACIÓN (KRIGING) BAYESIANA	64
8.	RESULTADOS	65
	8.1 Selección del modelo	65
	8.1.1 Profundidad	
	8.1.2 Dependencia espacial	
	8.1.3 Variabilidad temporal	71
	8.1.4 Efecto aleatorio del observador	71
	8.2 Predicción de ocurrencia y abundancia	73
9.	DISCUSIÓN	77
	9.1 Distribución de merluza norteña en el NGC	77
	9.2 Abundancia relativa de merluza norteña en el NGC	79
	9.3 VARIABILIDAD TEMPORAL	79
	9.4 EFECTO DEL OBSERVADOR	
10	O. CONCLUSIONES	
11	. RECOMENDACIONES	83
12	2. NUEVAS PREGUNTAS	83
IV (M	Y. EDAD, CRECIMIENTO Y MADUREZ DE LA MERLUZA MERLUCCIUS PRODUCTUS) DEL NORTE DEL GOLFO DE CALIFO	NORTEÑA ORNIA84
1.	INTRODUCCIÓN	
2.	JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA	88
3.	PREGUNTAS E HIPÓTESIS	
3. 4.	PREGUNTAS E HIPÓTESIS OBJETIVOS	
3. 4.	PREGUNTAS E HIPÓTESIS OBJETIVOS 4.1 General	
3. 4.	PREGUNTAS E HIPÓTESIS OBJETIVOS 4.1 General 4.2 Específicos	
 3. 4. 5. 	PREGUNTAS E HIPÓTESIS OBJETIVOS 4.1 GENERAL 4.2 ESPECÍFICOS MÉTODOS	88
 3. 4. 5. 	PREGUNTAS E HIPÓTESIS OBJETIVOS 4.1 GENERAL 4.2 ESPECÍFICOS MÉTODOS 5.1 PROPORCIONALIDAD ENTRE EL CRECIMIENTO DE LOS OTOLITOS Y DE	88

5.2 LECTURA DE ANILLOS DE OTOLITOS	90
5.2.1 Estimación de la edad	
5.2.2 Sesgo, simetría y precisión de las lecturas	
5.3 Estructura de edades	95
5.4 Relación edad-longitud	95
5.5 MADUREZ SEXUAL	96
5.6 MODELACIÓN DEL CRECIMIENTO Y PROPORCIÓN DE MADUREZ SEXUAL	98
5.6.1 Comparación y selección de modelos	<i>9</i> 8
5.6.2 Crecimiento	100
5.6.3 Proporción de madurez a la edad	
5.6.4 Validación de los modelos de crecimiento y proporción de madurez	109
6. RESULTADOS	
6.1 PROPORCIONALIDAD ENTRE EL CRECIMIENTO DE LOS OTOLITOS Y DE LA 1	LONGITUD
ESTANDAR	
6.2 SESGO, SIMETRIA Y PRECISION DE LAS LECTURAS	
6.3 ESTRUCTURA DE EDADES	
6.4 Relación edad-longitud	116
6.5 MADUREZ SEXUAL	
6.6 COMPARACIÓN DE LOS MODELOS DE CRECIMIENTO	
6.6.1 Ajuste frecuentista	
6.6.2 Ajuste Bayesiano	
6.7 Selección del modelo de crecimiento	
6.8 CRECIMIENTO	
6.8.1 Diagnóstico del ajuste del modelo de crecimiento	
6.8.2 Correlación entre parámetros del modelo de crecimiento	
6.8.3 Ajuste Bayesiano DEL modelo de crecimiento Gompertz por sexo	
6.9 PROPORCIÓN DE MADUREZ A LA EDAD	
6.9.1 Diagnóstico del ajuste del modelo de proporción de madurez a la edad	
6.9.2 Correlación entre parámetros del modelo de madurez a la edad	133
6.9.3 Ajuste del modelo de proporción de madurez por sexos	135

7.	DISCUSIÓN	
7	.1 Edad y crecimiento	
7	2.2 Proporción de madurez	144
8.	CONCLUSIONES	
9.	RECOMENDACIONES	
v.	DISCUSIÓN GENERAL	151
1	. BIOLOGÍA DE LA ESPECIE	151
2	. Pesquería	
VI.	CONCLUSIONES GENERALES	
VII	. RECOMENDACIONES GENERALES	
VII	I. REFERENCIAS	164
IV.	ANEXOS	

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especies de la familia Merluccidae (género Merluccius). 2
Tabla 2. Resumen de las variables usadas para estandarizar el logaritmo natural de la captura por unidad de esfuerzo de merluza norteña (<i>Merluccius productus</i>) en el norte del golfo de California
Tabla 3. Resumen de las variables usadas para estandarizar la longitud estándar (LE) promedio de merluza norteña (<i>Merluccius productus</i>) en el norte del golfo de California
Tabla 4. Resumen de las variables usadas para estandarizar el logaritmo natural de la proporción sexual (logPS)de merluza norteña (Merluccius productus) en el norte del golfo de California.26
Tabla 5. Longitudes estándar y pesos totales de merluza norteña (<i>Merluccius productus</i>) capturada en el norte del golfo de california durante las temporadas de pesca de 2015 a 2019, por año y sexo
Tabla 6. Proporción sexual del número de machos con respecto al número de hembras, en función de la fase de madurez (juveniles [J] y adultos [A]) y por año, para merluza norteña (<i>Merluccius productus</i>) capturados en el norte del golfo de California en 2015–2019. 30
Tabla 7. Estimaciones de los parámetros <i>a</i> (intercepto) y <i>b</i> (pendiente o coeficiente de alometría) del modelo de regresión potencial usado para el análisis de la relación longitud–peso para merluza norteña (<i>Merluccius productus</i>) capturados en el norte del golfo de California durante las temporadas de pesca 2015–2019 32
Tabla 8. Longitudes estándar transformadas a partir de reportes en la literatura para merluza norteña (Merluccius productus) por fuente, sexo, región y medida original de longitud (longitud total [LT], longitud furcal [LF] o longitud estándar [LE])
Tabla 9. Variables ambientales incluidas en la modelación del hábitat de merluza norteña (Merluccius productus) en el norte del golfo de California durante 2015–2019.56
Tabla 10. Modelos de obstáculo probados para la presencia/ausencia y abundancia relativa de merluza norteña (Merluccius productus) en el NGC. 65
Tabla 11. Equivalencias entre fases de madurez usadas durante los monitoreos a bordo, la clave de madurez estandarizada y la clasificación binaria de la madurez
Tabla 12. Parámetros de crecimiento (<i>Emax</i> =Edad máxima y <i>Lmax</i> = Longitud máxima y L_{∞} =Longitud asintótica) publicados para <i>M. productus</i> o sinonimias
Tabla 13. Parámetros de madurez (E_{50} =Edad mediana de madurez sexual y L_{50} = Longitud mediana de madurez sexual) publicados para <i>M. productus</i> o sinonimias
Tabla 14. Resumen de los resultados de las pruebas de simetría en las estimaciones de edad entre lectores113
Tabla 15. Resumen de los resultados de las estimaciones de precisión en las lecturas de anillos de crecimiento en cortes de otolitos sagitta de M. productus del norte del golfo de California. 113
Tabla 16. Distribución de edades por intervalo de longitud estándar (LE) de merluza norteña del norte del golfo de California obtenidas a partir de cortes de otolitos sagitta
Tabla 17. Clave edad-talla estimada (expresada en términos de probabilidad) de la submuestra con edadasignada de merluza norteña (<i>Merluccius productus</i>) capturada en el norte del golfo de California durante 2015–2016

 Tabla 19. Frecuencia observada de organismos inmaduros y maduros en función de la edad asignada según su sexo.

 119

Tabla 23. Promedio, Desviación Estándar (DE) y cuantil inferior (2.5%) y superior (97.5%) de la probabilidad posterior de los parámetros del modelo Bayesiano de Gompertz para hembras y machos de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California capturada con redes de arrastre durante 2015 y 2016.

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig.	13.	Mapa	del	área	de e	estudic	con	las	ubicaci	ones	de lo	DS	lances	dirigid	os a	a merluza	(círculo	os negro	os) y	а
otras	s esp	oecies	(triá	ngulo	os ne	egros)	dura	nte 2	2015-2	019		••••							5	5

Fig. 15. Frecuencia observada de los datos de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) en kilogramos por hora de merluza norteña en el norte del golfo de California durante el periodo de enero-abril de 2015–2019. 60

Fig. 19. Visualización del promedio (**A**) y desviación estándar (**B**) de la autocorrelación espacial en el modelo jerárquico Bayesiano de la probabilidad de presencia/ausencia de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California durante enero–abril de 2015–2019. **A**= Promedio, **B**= Desviación estándar.. 69

Fig. 20. Visualización del promedio (**A**) y desviación estándar (**B**) de la autocorrelación espacial en el modelo jerárquico Bayesiano de la probabilidad de abundancia relativa de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California durante enero–abril de 2015–2019. **A**= Promedio, **B**= Desviación estándar.. 70

I. Introducción general

Las merluzas son peces de la familia Merluccidae (género *Merluccius*) caracterizados por coloraciones que van de plateado-blanco a negruzco y una longitud promedio de 49 ± 11 cm de longitud total (LT). Se han registrado al menos 13 especies y 8 subespecies de merluza (Tabla 1) distribuidas alrededor de casi todo el mundo (Lloris et al., 2003). Las merluzas están dentro de las especies demersales más intensamente explotadas alrededor del mundo debido a la alta demanda de "carne blanca de pescado" para el consumo humano y su explotación inició con el agotamiento de los stocks de bacalao (Pitcher y Alheit, 1995).

Las capturas mundiales de merluza en 2018 fueron de casi 1.5 millones de toneladas (peso vivo) y las especies más importantes fueron la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*, 27%), el complejo específico de merluzas de cabo, en el sur de África (*M. capensis* and *M. paradoxus*, 21%) y la merluza norteña en el Pacífico nororiental (*M. productus*, 31%)¹.

La merluza norteña habita desde Alaska (60° N) hasta el golfo de Tehuantepec (14° N). Estados Unidos y Canadá capturan (y manejan) de forma conjunta a la merluza norteña cuya pesca es la más importante en términos de volumen y valor para dichos países (Hamel et al., 2015). En 2018 se capturaron más de 460,000 t por la flota estadounidense (73%), canadiense (24%) y mexicana (3%)¹.

¹ FAO. 2020. FishStatJ – Programa informático para series cronológicas de estadísticas de pesca y acuicultura. Producción de captura global 1950-2018 (FishstatJ). En: FAO. División de Pesca, Roma [en línea]. Actualizado 2020. <u>www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/es</u>

Especie	Subespecie	Distribución	Rango latitudinal
Merluccius albidus (Mitchil, 1818)		Golfo de México	5–40° N
Merluccius angustimanus Garman, 1899		Pacífico E	1–27° N
Markanaina anatralia	australis (Hutton, 1872)	Nueva Zelanda	<40° S
Meriuccius uusiraiis	polylepis Doutre, 1960	Pacífico SE	<40 3
Merluccius biliniearis (Mitchil, 1814)		Atlántico NE	24–52° N
Merluccius capensis Castelnau,1861		Atlántico SE	12–30° S
Merluccius aqui	gayi (Guichenot, 1848)	Pacífico SE	26–47° S
	peruanus Ginsburg, 1954	Pacífico SO	4–13° S
Merluccius hubbsi		Atlántico SO	21–49° S
Marini, 1933			
Merluccius merluccius	<i>merluccius</i> (Linnaeus, 1758)	Atlántico E	20–70° N
Merluccius paradoxus Franca, 1960	smiriaus Raimesques, 1010	Atlántico E	18–33° S
Merluccius patagonicus Lloris y Matallanas, 2003		Patagonia Argentina	45–60° S
Martha and Ili	cadenati Doutre, 1960	Atlántico SE	5–22° N
Meriuccius poin	polli Cadenat, 1950	Atlántico SE	18–0° S
Merluccius productus Ayres, 1855		Pacífico NE	14–60° N
Merluccius senegalensis Cadenat, 1950		Atlántico O	12–32° N

Tabla 1. Especies de la familia Merluccidae (género *Merluccius*) y distribución de acuerdo con Lloris et al., 2003. N=Norte, S=Sur, E=Este y O=Oeste.

La merluza norteña ha sido explotada desde la década de 1960 por las flotas soviéticas y estadounidenses. Canadá inició su pesquería alrededor de 1980 y ha habido reportes esporádicos de desembarques por parte de flotas de otros países (Alemania, Bulgaria, Japón y Polonia) (Fig. 1). A finales de la década de 1980, Estados Unidos prohibió la pesca de esta especie a las flotas extranjeras y a partir de 1990, barcos estadounidenses que solían pescar abadejo (*Theragra chalcogramma*) iniciaron la pesca de merluza norteña, al tiempo que se desarrollaban las técnicas de producción de surimi (Helser y Alade, 2012).

En 2003, Estados Unidos y Canadá firmaron un acuerdo para evaluar y manejar de manera conjunta los stocks pesqueros de merluza norteña en sus fronteras. Dicho acuerdo entró en vigor en 2008 y desde entonces, el comité técnico conjunto (JTC, por sus siglas en inglés) evalúa anualmente los stocks, y sus evaluaciones son consideradas las más ricas en datos de la costa oeste (Helser y Alade, 2012; Grandin et al., 2020).



Fig. 1. Desembarques anuales de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el océano Pacífico nororiental. Fuente: FAO, 2020¹.

En México, 67% de la producción pesquera proviene de los estados que rodean el golfo de California (GC), donde la pesquería más importante económicamente es la de camarón (CONAPESCA, 2017). La pesquería industrial de camarón se realiza con redes de arrastre de fondo, por lo menos desde 1960 (Rodríguez de la Cruz, 1981). Sin embargo, en las décadas de 1970–1980 se realizaron cruceros exploratorios para determinar la viabilidad de otros recursos pesqueros demersales en el GC y se estimaron biomasas de merluza norteña en la zona norte del GC de 28,000–65,000 t (Mathews et al., 1974; Padilla-García, 1981).

La pesquería industrial de peces demersales (pesca de escama marina) inició en 1978 en el GC con el objetivo de capturar berrugatas (*Menticirrhus sp.*), cabicucho (*Diplectrum sp.*), curvinas (*Cynoscion spp.*), lenguados (*Paralichthys californicus*) y cazón (*Mustelus*

spp.) entre otros, y se identificó que durante el invierno, al norte de la Isla Tiburón y por debajo de los 200 m, la merluza norteña presentaba biomasas de hasta 30,000 t y tasas de captura de 70 kg/h (Grande-Vidal, 1983; Ramírez-Rodríguez, 1987). Después de las mencionadas prospecciones, los registros oficiales de desembarques de merluza norteña en el GC iniciaron en el año 2000 con cerca de 200 t. En 2014 se alcanzó un máximo de 6,600 t y el promedio durante 2009–2019 fue de 2,225 t (Fig. 2-A). El 90% de la captura de merluza se obtiene en enero–abril de cada año con los máximos porcentajes de captura entre enero–marzo (Fig. 2-B).



Fig. 2. **A**. Desembarques anuales de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California (GC). **B**. Contribución porcentual mensual de la captura de merluza norteña en el GC. Fuente: Avisos de arribo CONAPESCA 2000-2019.

La mayor parte de la captura de merluza norteña se desembarca en Puerto Peñasco, Sonora (73%) y San Felipe, Baja California (25%). Sin embargo, barcos provenientes de Guaymas (Sonora), Topolobampo y Mazatlán (Sinaloa) también participan en la pesquería en el norte del golfo de California (NGC). En 2017, los desembarques oficiales de merluza norteña en Sonora (3,694 t) superaron los de pesquerías tradicionales como sierra (3,451 t), caracol (2,520 t) y tiburón (1,867 t), lo que convierte a la merluza norteña en el 7° recurso pesquero más importante de Sonora por su volumen desembarcado (CONAPESCA, 2017).

Debido a la creciente importancia de la pesquería de merluza norteña, aunada a la preocupación del sector pesquero involucrado, asociaciones civiles y académicas, el gobierno de México publicó la ficha técnica de merluza norteña en la Carta Nacional Pesquera y comenzó a expedir permisos para su captura comercial (DOF, 2018). Actualmente, existen 79 permisos activos para la pesquería de merluza² distribuidos entre Puerto Peñasco (46), Mazatlán (19), San Felipe (9), Guaymas (4) y Topolobampo (1).

Las embarcaciones merluceras son barcos camaroneros típicos con eslora de 18–29 m y capacidad de bodega de 20–85 t. La mayoría de los barcos usan dos redes de arrastre, una por cada banda, y en algunos casos usan una sola red de arrastre por popa. Los viajes de pesca de merluza norteña duran de 3–10 días, con una tripulación compuesta por 7–10 tripulantes (capitán, motorista, ayudante de motorista, cocinero y 3–5 marineros), realizan de 2–4 lances por día y se obtienen capturas de hasta 30 t/viaje (Zamora-García y Stavrinaky-Suárez, 2020).

La Carta Nacional Pesquera enuncia la falta de información necesaria para el manejo de la pesquería de merluza norteña en México en términos de su biología, relación con la variabilidad ambiental, fases y temporadas críticas de su historia de vida, así como la biomasa disponible. Dicha información es necesaria para explorar estrategias de manejo que den

² Pescando datos. Permisos y concesiones de pesca comercial [Disponible en: <u>https://pescandodatos.org/permisos</u>, consultado el 08 de junio de 2021].

estructura a instrumentos normativos como una Norma Oficial Mexicana³ y Plan de Manejo Pesquero que actualmente se encuentran en desarrollo (Oceana, 2019) y en discusión abierta con los sectores interesados (pescadores, comercializadores, académicos y organizaciones de la sociedad civil).

La cooperación multisectorial en el manejo de pesquerías propicia la gobernanza a través de la operación participativa de programas de monitoreo (Field et al., 2013). En el caso de la merluza norteña del GC, el Instituto Nacional de Pesca estima puntos de referencia biológicos a partir de datos independientes de la pesquería (cruceros prospectivos) y en paralelo, una organización civil sin fines de lucro, Environmental Defense Fund de México A. C., opera un programa de técnicos a bordo de la pesquería de merluza norteña en el NGC, en cooperación voluntaria con el sector pesquero.

El programa de técnicos a bordo opera formalmente desde 2015 con 4 técnicos por año. La información recabada de la pesquería de merluza norteña del NGC, constituye la única fuente de información dependiente de la pesquería. Los técnicos colectan información relacionada con el esfuerzo, captura y biología de la especie objetivo y su fauna de acompañamiento. Tal información puede contribuir a subsanar vacíos de información como: ¿Cuál es la tasa de captura de la flota comercial y que factores la modifican? ¿Qué papel juega el ambiente en la abundancia relativa de merluza? ¿Cuál es la historia de vida de la merluza norteña en el NGC?

³ Proyecto de Norma Oficial Mexicana NOM-020-SAG/PESC-2019, Especificaciones para regular el aprovechamiento de merluza (*Merluccius productus*) en aguas de jurisdicción federal del litoral del Océano Pacífico y el Golfo de California., SECRETARIA DE AGRICULTURA Y DESARROLLO RURAL, Estados Unidos Mexicanos; DOF, 27 de noviembre 2019, [citado el 15-03-2021]; Disponible en versión HTML en internet: <u>http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5580073&fecha=27/11/2019</u>

Para responder a las preguntas anteriores, el presente estudio se centra en analizar aspectos de la pesquería, ecología y dinámica poblacional de la merluza norteña en el NGC a partir de la información del programa de técnicos a bordo y otras fuentes de información.

II. Tasa de captura, longitud y proporción sexual de la merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California.

1. Introducción

La merluza norteña (*M. productus*), una de las especies de peces más abundantes del Gran Ecosistema de la Corriente de California, es considerada una especie clave a nivel ecológico, pues sirve de enlace entre especies de niveles tróficos bajos (eufásidos) y altos (tiburones y mamíferos marinos) (Ressler et al., 2007). Asimismo, gracias a la gran importancia económica de esta especie demersal, sus aspectos biológicos, ecológicos, migratorios y pesqueros han sido ampliamente estudiados en Estados Unidos y Canadá (Mcfarlane y Beamish, 1985; Smith et al., 1992; Mcfarlane y Saunders, 1997; Benson et al., 2002; King et al., 2012). Sin embargo, los estudios sobre la merluza norteña en México son escasos y dispersos.

Se sabe poco sobre la biología y dinámica poblacional de la merluza en el NGC. Se hipotetizó que esta población pertenecía incluso a otra especie, la merluza de Cortez (*M. hernandezi*) (Mathews, 1985), principalmente debido a su longitud máxima (107 cm de longitud total LT), mucho más grande que la población no explotada que había sido considerada merluza panameña (*M. anngustimanus*), un morfotipo conocido como "*merluza enana*", que habita el sur del golfo de California (SGC) y Baja California Sur y que alcanza una longitud máxima de 33.5 cm LT (Mathews, 1975; Balart-Páez, 2005). Sin embargo, resultados de estudios moleculares y merísticos indican la presencia de una sola especie en Norteamérica, *M. productus* con diferentes unidades poblacionales (Silva-Segundo et al., 2011; García-De León et al., 2018).

2. Justificación e importancia

Actualmente la información biológica y pesquera de la merluza en el NGC es limitada y, por lo tanto, también lo es la especificidad de sus estrategias de manejo. La información sobre las capturas y estructura poblacional de esta especie en la región puede ser de utilidad como línea base para futuras evaluaciones de stock y medidas de manejo pesquero.

3. Preguntas de investigación

- ¿Qué factores inciden en la variación de las capturas, longitud promedio de captura y proporción sexual de la merluza norteña del NGC?
- ¿Cuál es la estructura por longitud, sexos y fases de madurez de la merluza norteña del NGC?
- ¿Cuáles son las relaciones biométricas de la merluza norteña del NGC?

4. Objetivo general

Identificar las variables causales de la variación en las capturas, longitudes y proporción sexual de merluza norteña en el NGC.

4.1 Objetivos particulares

- Examinar la estructura poblacional de la captura, en términos de longitud, sexo y fase de madurez de merluza norteña del NGC.
- Identificar factores biológicos que inciden en la longitud de merluza norteña del NGC.
- Analizar las relaciones biométricas de merluza norteña del NGC.

5. Métodos

5.1 Colección de datos y muestras

La pesquería de merluza norteña se monitoreó a través de un programa de técnicos a bordo de la flota comercial de 2015 a 2019 con 4 técnicos por año, durante las temporadas de pesca entre enero-marzo con un porcentaje de cobertura de 5% (2016) a 12% (2019) del total de viajes. La flota que pescó merluza estuvo basada en Puerto Peñasco (76%), Guaymas (12%), Mazatlán (8%) y San Felipe, Baja California (4%). En total se registraron 817 lances dirigidos a merluza durante 77 viajes a bordo de 25 barcos en el periodo de estudio.

5.1.1 Método de captura

La pesquería realiza lances de arrastre de fondo diurnos entre las 6:00 y las 18:00 h, en promedio. El arte de pesca se compone de una red de boca rectangular de 30 m de ancho (en promedio) y que se abre verticalmente (hasta 4 m) gracias a una línea de flotadores en la relinga superior y una cadena de lastre de alrededor de 450 kg en la relinga inferior. El tamaño de malla usado en el bolso varió de 6.35–12.70 cm (2.5–5.0 pulgadas ["]), y los tamaños de malla más comunes (89%) fueron de 4" (56%), 3" (18%) y 3.5" (13%). La velocidad de arrastre y duración promedio de los lances fue de 4.37 km/h (desviación estándar [DE] 0.55) (2.36 nudos [DE 0.30]) y 3.53 h (DE 1.27), respectivamente. La profundidad de los lances varió de 111–350 m, con promedio de 252 m (DE 28.75). Los lances siguieron el perfil de la pendiente de la cuenca Delfín, siempre al sur de la Reserva de la Biósfera del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado y la zona de refugio de la vaquita marina (*Phocoena sinus*) en una zona de pesca conocida como "la herradura" debido a su forma (Fig. 3).



Fig. 3. Mapa del área de estudio mostrando los caladeros principales y la tasa de captura de merluza norteña (*Merluuccius productus*) registrada en el norte del golfo de California (NGC) en México durante las temporadas de pesca de enero-marzo durante 2015–2019. La flota que pescó merluza norteña incluyó barcos de Puerto Peñasco, Sonora y San Felipe, Baja California, entre otras localidades. Los arrastres siguieron la pendiente de la cuenca Delfín al sur de la Reserva de la Biósfera del Alto Golfo de California y el refugio de la vaquita marina (*Phocoena sinus*). Las líneas negras continuas alrededor de la cuenca Delfín indican las isobatas de 100, 200, 300 y 400 m, desde la costa a la cuenca.

5.1.2 Método de procesamiento a bordo

Al finalizar el arrastre, las redes se suben a cubierta por medio del malacate o "winche" y se abren en la cubierta, en el caso del primer lance del día, los pescadores cierran de nuevo los bolsos e inician un nuevo lance. Con la captura en la cubierta, los pescadores seleccionan las merluzas más grandes a la vista al tiempo que se descartan merluzas pequeñas o deterioradas por el arrastre. Los pescadores descabezan las merluzas sosteniéndolas con una mano del opérculo branquial y atestando un machetazo por debajo de éste con la mano libre, una por una. Posteriormente se hace una limpieza con agua de mar de la cubierta y se apartan las cabezas tiradas para descartarlas al finalizar el día. Los tronchos (merluza norteña descabezada) se evisceran manualmente y las vísceras de van descartando continuamente, sirviendo de alimento a algunas especies de aves costeras y lobos marinos. Terminado este paso, se vuelve a enjuagar la cubierta para acomodar los tronchos en cajas de plástico de aproximadamente 70 kg, donde son enjuagados nuevamente con agua de mar. Para almacenar el producto en la bodega, los pescadores realizan una cadena de pares para pasar las cajas de plástico: de la cubierta a la puerta de la bodega; de la puerta de la bodega al fondo de la bodega donde las merluzas son depositadas en camas de hielo que se estiban una sobre otra alternando entre capas de merluza y hielo.

Se tomó una muestra de 2,853 especímenes de merluza norteña para estimar el porcentaje promedio de merma en 38.74% (DE 7.30) de peso total. El porcentaje de merma puede ser expresado a través de un factor de conversión (FC) que sirva para estimar el peso vivo a partir del peso procesado (FAO⁴). El FC fue de 1.65 (DE 0.19).

5.1.3 Estimación de la captura por unidad de esfuerzo

La captura nominal (CN) se estimó a través de la siguiente ecuación:

$$CN = FC (C \times P) + D, \tag{1.1}$$

donde FC = factor de conversión necesario para estimar el peso vivo a partir del peso eviscerado de merluza (1.65);

- C = número de cajas almacenadas;
- P = peso promedio de cada caja (~70 kg); y

D = estimación del observador del peso total de la merluza descartada.

⁴ FAO. 2000. Factores de conversión de peso desembarcado a peso vivo. FAO Fish. Circ. 847. 176p. FAO, Roma [Disponible en <u>http://www.fao.org/3/x9144t/x9144t.pdf</u>, consultado el 12/04/2021]

La *CN* se dividió entre la duración del arrastre (desde el final del calado de la red hasta el inicio del cobrado) para obtener la tasa de captura o captura por unidad de esfuerzo (CPUE), en kilogramos por hora (kg/h).

5.1.4 Muestreo biológico

A bordo de los barcos de pesca, los técnicos registraron biometrías, incluyendo la longitud estándar (LE) y peso fresco total (PT), de alrededor del 60% de los lances por viaje. Los observadores seleccionaron muestras aleatorias de peces (máximo 100 por lance) y las identificaron a nivel de especie de acuerdo con Lloris et. al. (2003). La LE se midió del hocico al pedúnculo caudal al decímetro más cercano, usando un ictiómetro de 1 m. El PT se midió usando una balanza digital con precisión de 1 g. Los especímenes se disectaron para determinar el sexo y la fase de madurez. Se utilizó una escala morfo-cromática de 5 fases para determinar la fase de madurez de acuerdo con Holden y Raitt (1975): inmaduro (fase 1), en desarrollo (fase 2), maduro (fase 3), desovando (fase 4) y post-desove o desovado (fase 5). Para facilitar las comparaciones, los peces que mostraron señales de desove reciente, actual o inminente (fases 3–5) fueron considerados adultos. Los especímenes asignados a fase 1 y 2 fueron considerados juveniles. Durante el muestreo biológico, se colectó una submuestra aleatoria de otolitos *sagitta* de merluza norteña para estudios posteriores de edad y crecimiento.

5.2 Análisis de datos

5.2.1 Estandarización de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE)

Del total de lances completados (n=817), se excluyeron 3 lances debido a malfuncionamiento del equipo de pesca, de acuerdo con lo recomendado por Maunder y Punt (2004), y 9 lances realizados en abril de 2019 debido la imposibilidad de comparación interanual. A los valores restantes de CPUE (n=805), se les realizó una transformación logarítmica (logCPUE) para las

pruebas de hipótesis debido a que estos valores siguieron una distribución de frecuencias parecida a la normal. La media geométrica fue usada como índice de la CPUE promedio.

Primero se implementaron modelos lineales generalizados (GLMs, por sus siglas en inglés) para probar el efecto de las variables explicativas seleccionadas, con errores distribuidos normalmente. Sin embargo, encontramos varios efectos no lineales. Posteriormente se usaron modelos aditivos generalizados (GAMs, por sus siglas en inglés), que son extensiones semiparamétricas de los GLMs con un predictor aditivo (Guisan et al., 2002), para identificar las variables explicativas significativas (velocidad de arrastre, tamaño de malla en el bolso, profundidad, hora del día, mes y año) así como la naturaleza de sus relaciones con la logCPUE (1.2).

$$y_{i} = \alpha + f(v) + f(m) + f(p) + f(h) + \beta(M) * \beta(A) + \epsilon_{i},$$
(1.2)

donde y_i = logaritmo natural de la CPUE en kg/h;

f() =son funciones cuya forma es desconocida para:

v=velocidad de arrastre en km/h;

m=tamaño de malla en el bolso de la red en cm;

p=profundidad en m;

h=hora del día de inicio del lance en h.

 β = parámetros que multiplican a los factores:

M=Mes,

A= Año; y

 ϵ_i = el error del modelo normalmente distribuido.

Se utilizo la distribución normal del error con su función de enlace canónica ("identidad"), que implica que espera una razón de cambio proporcional entre las variables explicativas utilizadas y la logCPUE, y se evaluaron los residuales de cada modelo para verificar que los supuestos de

los GLM se cumplan. Para evitar efectos confusos (*i.e.* dos o más variables covarían linealmente y es difícil identificar cual afecta a la variable respuesta), probamos la multicolinealidad de las variables explicativas a través de pruebas de correlación y análisis de factores de inflación de varianza (VIF, por sus siglas en inglés). Se incluyeron solamente variables con VIF<3 (Zuur et al., 2009). Partiendo de un modelo nulo (que sólo incluye el intercepto), las variables se añadieron una por una, empezando por las variables asociadas con el esfuerzo (malla, profundidad, velocidad y hora), con la intención de anular primero los efectos causados por el método de captura. Después, se agregaron las variables temporales mes, año y su interacción. Se adicionó una a una cada variable y conservamos solo aquellas variables que redujeron el Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) por al menos dos unidades y tuvieron un incremento importante en la varianza explicada (Marín-Enríquez et al., 2020). Aunque existen otros métodos de selección de variables, como la validación cruzada, métodos Bayesianos (BIC, Factor de Bayes, estimación de probabilidad máxima a posteriori), el criterio de selección utilizado permite la comparación con otros estudios. Además de que la implementación de dichos métodos alternativos supuso complicaciones más allá del objetivo de estudio. Aquellas variables con más de 8 grados de libertad efectivos (EDF, por sus siglas en inglés) fueron excluidas al ser consideradas altamente no lineales y difíciles de interpretar (Zuur et al., 2009). El modelo con el menor AIC fue considerado el mejor (Burnham y Anderson, 2004).

5.2.2 Variabilidad de la longitud y proporción sexual

La composición de la captura en términos de longitud y sexo de la merluza norteña fue evaluada usando un proceso de dos pasos. Primero, usando GAMs, se repitió el análisis previamente descrito para identificar las variables explicativas relevantes y la naturaleza de sus relaciones
con la variable respuesta. Para este proceso, se usaron solamente los lances en los que se registraron biometrías (n=469) y estimamos la longitud estándar (LE) promedio y la proporción sexual (PS) para cada uno. Se utilizó la LE promedio y un índice logarítmico de la proporción sexual (logPS) como variables respuesta de los GAMs, modificando el significado de y_i acorde a cada caso en (1.2). De tal modo que la función para LE promedio queda (1.3):

$$LE_{promedio} = \alpha + f(v) + f(m) + f(p) + f(h) + \beta(M) * \beta(A) + \epsilon_i,$$
(1.3)

Y para el caso de la logPS (1.4):

$$logPS = \alpha + f(v) + f(m) + f(p) + f(h) + \beta(M) * \beta(A) + \epsilon_i,$$
(1.4)

donde LE promedio=el promedio de la longitud estándar de cada lance en el que se obtuvieron biometrías;

logPS = logaritmo natural de la proporción sexual (número de machos/número de hembras) registrado en cada lance con muestreo biológico;

f() =son funciones cuya forma es desconocida para:

v=velocidad de arrastre en km/h;

m=tamaño de malla en el bolso de la red en cm;

p=profundidad en m;

h=hora del día de inicio del lance en h.

En ambos casos se usó una distribución normal del error, la cual se verificó por medio de análisis de residuales. En consecuencia, se utilizó una función liga de identidad, como en el caso de logCPUE.

El segundo paso involucró el análisis de la distribución de frecuencias de LE en función del sexo y la fase de madurez binaria (juvenil o adulto) y el año, a través de un análisis de varianza de tres vías con interacción. Se realizó una prueba de Tukey de diferencias honestamente significativas para identificar diferencias específicas entre niveles de los factores.

Además, se realizaron una serie de pruebas de ji-cuadrada para evaluar la evidencia de los datos a favor de la hipótesis nula de una proporción sexual igual, es decir que a cada macho le corresponde una hembra (1:1) de acuerdo con Zar (1999).

5.2.3 Relaciones biométricas

La relación longitud-peso (RLP) se estimó por medio de ajuste no lineal de un modelo potencial

$$PT = a(LE)^{b}, \tag{1.5}$$

donde PT = peso total (g);

a = intercepto;

b =coeficiente de alometría; y

LE =longitud estándar (cm).

Los modelos se ajustaron jerárquicamente para cada juego de datos de merluza capturada en este estudio, empezando por el juego de datos total y continuando con los juegos de datos para cada sexo, fase de madurez y año. La optimización de los parámetros de cada modelo se realizó minimizando la suma de cuadrados residual (RSS, por sus siglas en inglés). Las diferencias estadísticas en la RLP por los factores sexo, fase de madurez, y año fueron evaluadas con una serie de pruebas de "extra suma de cuadrados" (Ritz y Streibig, 2008) definida por la siguiente ecuación:

$$F = \frac{(RSS_0(\beta_0) - RSS_1(\beta_1))/(df_0 - df_1)}{RSS_1/df_1},$$
(1.6)

donde F = parámetro de Fisher;

df = grados de libertad;

 β_0 = modelo reducido (sin considerar factores anidados); y

 β_1 = modelo completo (considerando factores anidados).

Para describir la relación de la longitud total (LT) y la longitud furcal (LF) respecto de la LE, se usaron modelos de regresión lineal:

$$y = a + b(LE) \tag{1.7}$$

donde $y = LT \circ LF$

a = intercepto; b = pendiente.

6. Resultados

6.1 Estandarización de la captura por unidad de esfuerzo (CPUE)

El año y la interacción de los factores Mes y Año fueron las variables más importantes (explicaron el 10.69% devianza total). También se encontraron efectos no lineales (explicados por suavizadores) en la velocidad del lance, el tamaño de malla, la profundidad y la hora del día en la logCPUE (Tabla 2). El modelo final explicó el 19.9% devianza total.

Los valores de logCPUE fueron mayores durante los lances con velocidades de 3.50– 4.70 km/h (1.89–2.54 kt) y la CPUE se redujo inversamente con la velocidad de arrastre (Fig. 4A). Los arrastres realizados con tamaños de malla de 7.62–8.16 cm (3.00–3.25 in) tuvieron los valores más altos de CPUE, seguidos de los lances realizados con redes de 9.52–10.16 cm (3.75–4.00 in) (Fig. 4B). Los valores de CPUE se mantuvieron relativamente estables con la profundidad. Sin embargo, se observaron valores menores de CPUE en los lances realizados a >280 m, con el consecuente incremento de la incertidumbre (Fig. 4C). Los valores más altos de CPUE fueron registrados durante la mañana, entre las 8:00 y las 10:00 h con un decremento significativo después de las 14:00 (Fig. 4D). Tabla 2. Resumen de las variables usadas para estandarizar el logaritmo natural de la captura por unidad de esfuerzo de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California. El modelo con el menor criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) fue considerado el mejor. También se presentan las diferencias en AIC entre el modelo nulo (usando solo un intercepto) y los modelos probados a través de la adición progresiva de variables. Las variables explicativas usadas en el modelo incluyeron la velocidad de arrastre (en kilómetros por hora), tamaño de malla en el bolso (en centímetros), profundidad promedio de arrastre (en metros), hora de inicio del lance (en horas expresadas en números de 1 al 24), el mes, año y la interacción entre el mes y año. El modelo se ajustó a datos de merluza norteña capturada entre 2015–2019 durante la temporada de pesca de enero a marzo.

			Devianza		
		Devianza	explicada		
Variable		explicada	acumulada		
respuesta	Variable explicativa	(%)	(%)	AIC	ΔΑΙΟ
LogCPUE	Nulo	0.00	0.00	2603.70	
	Covariables				
	+ <i>f</i> (Malla)	2.43	2.43	2598.48	-5.22
	+f(Profundidad)	3.69	6.12	2580.93	-17.55
	+f(Velocidad)	2.04	8.16	2571.97	-8.96
	+f(Hora)	1.05	9.21	2454.34	-117.63
	Factores				
	+Mes	1.09	10.30	2449.98	-4.36
	+Año	2.10	12.40	2439.75	-10.23
	Interacción				
	$+$ Mes \times Año	7.50	19.90	2380.46	-59.29



Fig. 4. Visualización de los efectos parciales de la velocidad de arrastre (**A**), tamaño de malla (**B**), profundidad de arrastre (**C**) y hora del día (**D**) del modelo aditivo generalizado aplicado al logaritmo natural de la captura por unidad de esfuerzo de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California en México. Los datos usados en el modelo provienen de merluza norteña capturada entre 2015-2019 durante la temporada de pesca de enero a marzo. El área gris sombreada representa el intervalo de confianza al 95%, y las líneas negras sobre el eje horizontal representan la densidad de las observaciones en cada covariable. edf= grados de libertad efectivos (por sus siglas en inglés).

La mayor variabilidad de la CPUE estimada se observó entre 2015 y 2016. En 2015 con 633 kg/h (intervalo de confianza al 95% [IC₉₅]: 374–1077 kg/h) y 2016 con 199 kg/h (IC₉₅: 127–312 kg/h). Por su parte, se observó menor variabilidad para entre 2017–2019. Con valores de CPUE estimada en 2017 de 529 kg/h (IC₉₅:264–1130 kg/h), 2018 de 379 kg/h (IC₉₅: 256–566 kg/h]) y 2019 de 433 kg/h (IC₉₅: 243–801 kg/h) (Fig. 5A). Además, se observó una tendencia mensual negativa en la CPUE (Fig. 5B). En promedio, enero tuvo la CPUE más alta con 719 kg/h (IC₉₅: 344–1540 kg/h), seguido de una reducción significativa de 43% y 52% en febrero con 376 kg/h (IC₉₅: 250–568 kg/h) y marzo con 312 kg/h (IC₉₅: 207–470 kg/h), respectivamente. Sin embargo, esta tendencia no fue consistente a través de los años, como indica la relevancia de la interacción entre el mes y año (Tabla 2).



Fig. 5. Medias geométricas observadas (puntos negros) y predichas (líneas negras) para la captura por unidad de esfuerzo de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de California durante 2015–2019, por año (**A**) y mes (**B**). El área gris sombreada en cada gráfica representa el 95% de confianza de la media predicha por el modelo aditivo generalizado.

6.2 Variabilidad de la longitud promedio y proporción sexual

El modelo final para la LE promedio no incluyó el tamaño de malla, la hora del día o la profundidad (Tabla 3). Este explicó el 15% de la devianza total, con un suavizador para la velocidad de arrastre, además de los factores mes y año, sin interacción. El suavizador de la velocidad de arrastre indica que en los lances realizados a velocidades fuera del intervalo de 4– 5 km/h (2.16–2.66 kt) se capturaron individuos con longitudes por debajo de la LE promedio de las merluzas norteñas capturadas durante este estudio (Fig. 6).

Tabla 3. Resumen de las variables usadas para estandarizar la longitud estándar (LE) promedio de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California. El modelo con el menor criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) fue considerado el mejor. También se presentan las diferencias en AIC entre el modelo nulo (usando solo un intercepto) y los modelos probados a través de la adición progresiva de variables. Las variables explicativas usadas en el modelo incluyeron la velocidad de arrastre (en kilómetros por hora), tamaño de malla en el bolso (en centímetros), profundidad promedio de arrastre (en metros), hora de inicio del lance (en horas expresadas en números de 1 al 24), el mes, año y la interacción entre el mes y año. El modelo se ajustó a datos de merluza norteña capturada entre 2015–2019 durante la temporada de pesca de enero a marzo. Los asteriscos (*) indican variables que fueron excluidas del modelo final porque su inclusión no redujo el AIC en al menos 2 unidades en conjunto con un incremento significativo de la varianza explicada. La variable hora del día fue excluida por que mostró una alta no-linealidad (edf=8.59), que es considerada difícil de interpretar y poco informativa.

		Devianza	Devianza explicada		
Variable		explicada	acumulada		
respuesta	Variable explicativa	(%)	(%)	AIC	ΔΑΙΟ
LE promedio	Nulo	0.00	0.00	3505.75	
	Covariables				
	+f(Malla)*	0.17		3505.59	-0.15
	$+f(Profundidad)^*$	4.35		3391.07	-114.68
	+f(Velocidad)	8.68	8.68	3473.78	-32.97
	$+f(\text{Hora})^*$	1.32		3472.30	-1.47
	Factores				
	+Mes	4.40	11.70	3460.61	-13.71
	+Año	4.60	15.00	3448.03	-12.53
	Interacción				
	$+$ Mes \times Año*	1.90		3449.56	+1.41



Fig. 6 Visualización del efecto parcial de la velocidad de arrastre en el modelo aditivo generalizado aplicado a la longitud estándar (LE) promedio de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de California en México. Los datos usados en el modelo provienen de merluza norteña capturada entre 2015–2019 durante la temporada de pesca de enero a marzo. El área gris sombreada representa el intervalo de confianza al 95%, y las líneas negras sobre el eje horizontal representan la densidad de las observaciones. edf= grados de libertad efectivos (por sus siglas en inglés).

La LE promedio anual mínima se obtuvo en 2015 (45.7 cm, IC₉₅: 42.9–48.5 cm), y la máxima se observó en 2018 (51.8 cm, IC₉₅: 49.2–54.6 cm). Aunque las diferencias anuales en la LE promedio fueron significativas (P<0.05), no se observó una tendencia específica de variación anual. La variabilidad mensual de la LE promedio indica que los valores más altos se observaron durante enero (49.1 cm, IC₉₅: 45.3–53.0 cm) y febrero (50.3 cm, IC₉₅ 48.0–52.8) y que la LE promedio se redujo 7% para marzo (47.1 cm IC₉₅ 44.7–49.5) (Fig. 7, A–B).



Fig. 7. Longitud estándar (LE) promedio observadas (puntos negros) y predichas (líneas negras) de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de California durante 2015–2019, por año (**A**) y mes (**B**). El área gris sombreada en cada gráfica representa el 95% de confianza de la media predicha por el modelo aditivo generalizado.

6.3 Variabilidad de la proporción sexual (PS)

El modelo final de la logPS explicó el 12.9% de la devianza total. El GAM solamente usó un suavizador para la profundidad y el efecto paramétrico del año, así como la interacción entre el mes y año (Tabla 4). El suavizador de la profundidad indica que los lances con proporción sexual sesgada hacia a los machos se realizaron a profundidades menores 225 m y mayores a 275 m, a profundidades de entre 225–275 m, la logPS tendió a cero (1:1 proporción macho:hembra) o menos (Fig. 8).



Fig. 8. Visualización del efecto parcial de la profundidad de arrastre en el modelo aditivo generalizado aplicado al logaritmo natural de la proporción sexual (logPS) de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de California en México. Los datos usados en el modelo provienen de merluza norteña capturada entre 2015–2019 durante la temporada de pesca de enero a marzo. El área gris sombreada representa el intervalo de confianza al 95%, y las líneas negras sobre el eje horizontal representan la densidad de las observaciones. edf= grados de libertad efectivos (por sus siglas en inglés).

No se observó diferencia entre meses en la logPS, pero se observó diferencia entre años.

Sin embargo, la relevancia de la interacción entre el mes y el año implica que no hay una

tendencia consistente de cambio de la logPS durante la temporada de pesca.

Tabla 4. Resumen de las variables usadas para estandarizar el logaritmo natural de la proporción sexual (logPS) de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California. El modelo con el menor criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) fue considerado el mejor. También se presentan las diferencias en AIC entre el modelo nulo (usando solo un intercepto) y los modelos probados a través de la adición progresiva de variables. Las variables explicativas usadas en el modelo incluyeron la velocidad de arrastre (en kilómetros por hora), tamaño de malla en el bolso (en centímetros), profundidad promedio de arrastre (en metros), hora de inicio del lance (en horas expresadas en números de 1 al 24), el mes, año y la interacción entre el mes y año. El modelo se ajustó a datos de merluza norteña capturada entre 2015–2019 durante la temporada de pesca de enero a marzo. Los asteriscos (*) indican variables que fueron excluidas del modelo final porque su inclusión no redujo el AIC en al menos 2 unidades en conjunto con un incremento significativo de la devianza explicada.

			Devianza		
		Devianza	explicada		
Variable		explicada	acumulada		
respuesta	Variable explicativa	(%)	(%)	AIC	ΔAIC
LogPS	Nulo	0.00	0.00	1042.23	
	Covariables				
	+f(Malla)*	2.40		1042.15	-0.08
	+f (Profundidad)	4.90	4.90	1026.90	-15.25
	$+f(Velocidad)^*$	2.43		1026.00	-0.90
	$+f(\text{Hora})^*$	0.40		985.29	-40.71
	Factores				
	+Mes*	-0.29		1030.00	-44.71
	+Año	7.14	7.14	1024.37	-2.53
	Interacción				
	$+$ Mes \times Año	5.76	12.90	1013.30	11.08

6.4 Distribución de longitudes, proporción sexual y madurez de la muestra

Las longitudes de merluza norteña variaron de 11.8 a 89.2 cm LE (15.2–108.8 cm LT) con un promedio general de 47.5 cm LE (DE 13.7) (58.2 cm LT, DE 17.6). Durante 2015–2017, la distribución de la LE fue bimodal, las clases de longitud de 15–25 cm y 45–65 cm LE fueron las más comunes y se observaron pocos organismos en el intervalo de 30–45 cm LE. En 2018 y 2019, se observó una distribución más similar a la distribución normal, con grupos modales en los intervalos de 50–60 cm LE y 40–50 cm LE, respectivamente (Fig. 9 y Tabla 5).

Tabla 5. Longitudes estándar y pesos totales de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de california durante las temporadas de pesca de 2015 a 2019, por año y sexo. También se presentan las longitudes y pesos para todos los años y sexos combinados. *n*=número de registros; DE=Desviación estándar; C=Combinados; H=Hembras; M=Machos.

			Longitud estándar (cm)		Peso total (g)	
Año	Sexo	n	Rango	Promedio (DE)	Rango	Promedio (DE)
Todos	С	18,207	11.8-89.2	47.1 (13.7)	22.0-9823.0	1489.9 (1016.2)
2015	С	7255	11.8-89.1	44.8 (14.7)	22.0–9823.0	1347.8 (1021.0)
	Н	3322	11.9–89.1	46.7 (16.1)	25.0-9823.0	1558.4 (1228.1)
	М	3933	11.8–79.9	43.2 (13.3)	22.0-7120.0	1169.8 (761.5)
2016	С	2564	13.0-88.0	51.7 (12.3)	26.4-7420.0	1741.8 (892.9)
	Η	1097	14.0-88.0	56.4 (11.3)	36.0-7420.0	2148.9 (1003.2)
	М	1467	13.0–79.0	48.3 (11.8)	26.4-4607.0	1442.5 (657.8)
2017	С	3129	14.3-89.2	48.7 (13.6)	49.0–7970.0	1547.4 (919.5)
	Η	1503	17.4–89.2	51.0 (14.0)	79.0–7970.0	1742.0 (1036.8)
	М	1626	14.3–74.1	46.6 (12.9)	49.0-4685.4	1366.3 (751.2)
2018	С	3077	18.0-88.5	49.6 (12.0)	47.0-8435.0	1633.2 (1075.7)
	Η	1613	18.5-88.5	52.4 (13.0)	57.0-8435.0	1931.1 (1266.4)
	М	1464	18.0–78.1	46.4 (10.0)	47.0-4805.0	1305.7 (679.6)
2019	С	2182	15.5-89.0	45.8 (12.0)	57.2-8678.0	1395.9 (1083.6)
	Η	1059	16.6–89.0	48.4 (13.9)	66.0-8678.0	1691.5 (1358.1)
	М	1123	15.5-72.0	43.3 (9.60)	57.2-4288.0	1116.4 (616.9)

Las hembras fueron significativamente más grandes que los machos (F=807.09, P<0.05) y dominaron en los intervalos >70 cm LE (Fig. 9). Como era de esperarse, los adultos mostraron LE significativamente mayores a los juveniles (F=5174, P<0.05), aunque se observaron diferencias entre años (F=135.91, P<0.05), particularmente las tallas no presentaron diferencias entre 2015 y 2018 (P-ajustado=0.45) (Fig. 10).



Fig. 9. Distribución de longitud estándar de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de California en México, por sexo durante 2015 (A), 2016 (B), 2017 (C), 2018 (D) y 2019 (E). Las líneas continuas representan a las hembras y las líneas entrecortadas representan a machos.

Del total de la muestra 72% fueron adultos. La mayor proporción de adultos en la muestra se observó tanto para hembras (70%) como para machos (73%). Los resultados de la prueba de Tukey indican que las hembras adultas son significativamente mayores que los machos adultos, y que dicha diferencia se mantiene a través de los años. Solamente se observaron diferencias significativas (*P*-ajustado<0.05) en las tallas de juveniles de 2015 y

2017, 2015 y 2018, 2016 y 2018, y 2018 y 2019. En 2015 y 2019 no se observaron diferencias significativas en LE entre sexos en juveniles (*P*-ajustado= 0.99) (Fig. 10).



Fig. 10. Diagramas de cajas y bigotes de longitud estándar de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de California en México, por sexo y fase de madurez (juveniles [J] y adultos [A]), durante 2015 (A), 2016 (B), 2017 (C), 2018 (D) y 2019 (E). Las cajas gris oscuro y gris claro representan a hembras y machos, respectivamente. La línea horizontal en cada caja indica la mediana, las partes inferior y superior de las cajas representan el primero y tercer cuantil (25% y 75%), los bigotes extendidos verticalmente representan el 95% de los datos. Los datos atípicos, se representan con puntos con transparencia 1/10 para mejorar su visualización.

Los resultados de la serie de pruebas de ji-cuadrada indicaron una proporción sexual (PS) en favor de los machos para todas las merluzas muestreadas (PS macho:hembra 1.12:1, P<0.05), pero particularmente para los individuos adultos (PS macho:hembra 1.16:1, P<0.05). Para juveniles, la PS no mostró diferencias significativas de la hipótesis nula de equidad (PS macho:hembra 1:1, P=0.70). No se observó alguna tendencia anual específica en la PS para juveniles, pero en adultos, los machos fueron significativamente más abundantes que las hembras en 4 (2015–2018) de 5 años. En 2018, se observó una PS en favor de las hembras para toda la muestra (PS macho:hembra de 0.91:1). Sin embargo, al dividir los datos por fase de

madurez, se observó que la PS de los adultos favoreció a los machos (PS macho:hembra de 1.09:1.00) y las hembras dominaron entre los juveniles (PS macho:hembra 0.36:1.00). En 2019, aunque no se observó un sesgo significativo en la PS (P=0.09), los machos fueron más abundantes (Tabla 6).

Tabla 6. Proporción sexual del número de machos con respecto al número de hembras, en función de la fase de madurez (juveniles [J] y adultos [A]) y por año, para merluza norteña (*Merluccius productus*) capturados en el norte del golfo de California en 2015–2019. Se presenta la proporción sexual también para todos los años y ambas fases de madurez combinadas. Los valores críticos para cada prueba de ji-cuadrada (χ^2) fue 3.81. Los asteriscos (*) indican desviaciones significativas de la hipótesis nula de proporción sexual igualitaria (proporción de 1 macho por cada hembra =1.00). M=Machos, H=Hembras, N=Ninguno.

	Fase de	Proporción	χ^2		
Año	madurez	sexual	Observado	Р	Favor
	Ambas	1.12	57.03	< 0.05*	М
Todos	J	1.01	0.15	0.70	Ν
	А	1.16	75.09	< 0.05*	Μ
2015		1.15	15.66	< 0.05*	Μ
2016		1.57	28.64	< 0.05*	Μ
2017	J	0.69	12.63	< 0.05*	Н
2018		0.36	120.37	< 0.05*	Н
2019		0.94	0.23	0.63	Ν
2015		1.22	37.36	< 0.05*	Μ
2016		1.28	29.18	< 0.05*	Μ
2017	А	1.15	13.40	< 0.05*	Μ
2018		1.09	4.34	< 0.05*	Μ
2019		1.08	2.72	0.09	Ν

6.5 Relaciones biométricas

Se encontraron diferencias en la relación longitud-peso (RLP) entre años (F=216.55, P<0.05). El mayor coeficiente de alometría (b) se estimó para 2015, seguido de la menor estimación de b en 2016; no se observaron diferencias entre 2016 y 2017 (F=1.96, P=0.34). Para 2018 y 2019, se observó una tendencia de incremento en *b*, pero las diferencias se mantuvieron presentes (*F*=86.81, *P*<0.05). Los modelos ajustados entre 2015 y 2018 fueron muy similares, aunque se mantuvieron las diferencias estadísticas (*F*=80.67, *P*<0.05). De forma similar, las diferencias en la RLP por sexo se encontraron usando todos los años combinados (*F*=129.16, *P*<0.05) y consistentemente en cada año evaluado (Tabla 7, Fig. 11 **A**–**E**). Las hembras siempre mostraron valores de *b* mayores que los machos. No se encontraron diferencias significativas en las RLP entre juveniles y adulto (*F*=0.72; *P*=0.97).



Fig. 11. Relación entre la longitud estándar y peso total de la merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada entre enero-marzo en el norte del golfo de California en México durante 2015 (**A**), 2016 (**B**), 2017 (**C**), 2018 (**D**) y 2019 (**E**). Los círculos blancos y líneas entrecortadas representan los pesos observados y estimados, respectivamente, para hembras en función de la longitud estándar. Los círculos negros y líneas continuas representan los pesos observados y estimados, respectivamente para machos en función de la longitud estándar.

No se encontraron efectos significativos del sexo en la relación LT–LE (P=0.22) ni en la relación LF–LE (P=0.49) con alta correlación (r>0.99). Las estimaciones resultantes de los parámetros de la regresión para la relación LT–LE fueron a= 0.89 y b=1.21, y los parámetros para la relación LF–LE fueron a=0.51 y b=1.10.

Tabla 7. Estimaciones de los parámetros *a* (intercepto) y *b* (pendiente o coeficiente de alometría) del modelo de regresión potencial usado para el análisis de la relación longitud-peso para merluza norteña (*Merluccius productus*) capturados en el norte del golfo de California durante las temporadas de pesca 2015–2019 por año, sexo y fase de madurez (juveniles [J] y adultos [A]). También se presentan las estimaciones para todos los años, ambos sexos y ambas fases de madurez combinadas. Se presentan los grados de libertad (g. l.), el coeficiente de determinación (r^2), y el error estándar de la estimación (EE, 0.00 indica un valor insignificante). H=Hembras, M=Machos.

Fase de				Parámetros de regresión		
Año	Sexo	madurez	g. l.	<i>a</i> (EE)	<i>b</i> (EE)	
Todos	Ambos	Ambos	18,101	0.02 (0.00)	2.89 (0.01)	
	Н	Ambos	8588	0.02 (0.00)	2.93 (0.01)	
	Μ	Ambos	9511	0.05 (0.00)	2.63 (0.01)	
	Ambos	J	5075	0.02 (0.00)	2.90 (0.01)	
	Ambos	А	1,2941	0.02 (0.00)	2.82 (0.02)	
2015			3323	0.01 (0.00)	3.06 (0.01)	
2016			1100	0.03 (0.00)	2.78 (0.02)	
2017	Н	Ambos	1487	0.02 (0.00)	2.86 (0.02)	
2018			1613	0.02 (0.00)	2.90 (0.02)	
2019			1057	0.02 (0.00)	2.90 (0.02)	
2015			3923	0.01 (0.00)	3.02 (0.01)	
2016			1406	0.03 (0.00)	2.74 (0.02)	
2017	Μ	Ambos	1595	0.03 (0.00)	2.77 (0.02)	
2018			1461	0.02 (0.00)	2.87 (0.01)	
2019			1118	0.02 (0.00)	2.90 (0.01)	

7. Discusión

Estudios previos han resaltado que el NGC es el sitio invernal de desove para la merluza norteña debido a que sus larvas son dominantes en los conjuntos larvales analizados (Aceves-Medina et al., 2004; Sánchez-Velasco et al., 2009; Peiro-Alcantar et al., 2013). Asimismo, la proporción de adultos en la captura en esta zona (70%) y el súbito incremento de la tasa de captura en un área relativamente limitada como la encontrada en este estudio indica que la pesquería de merluza en el NGC ocurre durante una agregación transitoria de desove (Domeier, 2012). Además, otros estudios han reportado que la merluza norteña exhibe una proporción sexual sesgada en favor de los machos en su población migratoria durante la agregación de desove (Saunders and Mcfarlane, 1997). Se han propuesto varias explicaciones para este fenómeno en otras especies de merluza, incluyendo i) la arribazón temprana y abandono tardío de las zonas de desove por parte de los machos; *ii*) que las hembras desovan a media agua y por lo tanto, cuando se usan redes de arrastre, se captura una mayor proporción de machos que permanecen en el fondo; e incluso, *iii*) que la mayor proporción de machos es una estrategia biológica para asegurar la fecundación (Botha, 1986; Di Giácomo et al., 1993; Pájaro et al., 2005; Bustos et al., 2007; Korta et al., 2015).

Es importante notar que el periodo de muestreo (y la propia temporada de pesca de merluza) empieza una vez que los pescadores obtienen altas tasas de captura y los individuos de merluza norteña superan la talla comercial (>40 cm-LE) y termina cuando la LE promedio y las tasas de captura disminuyen a niveles no rentables. Dados los bajos precios promedio de merluza norteña a pie de playa (\$11.75 MXN/kg durante el periodo de estudio), la rentabilidad de la pesquería depende de obtener altas capturas con poco esfuerzo (*i.e.* pocos días de pesca). Además, la presencia de otros recursos de alto valor que también presentan comportamientos

gregarios como el "chano" (*Micropogonias megalops*), cuya temporada de pesca ocurre durante marzo–agosto (Arzola-Sotelo et al., 2018; Ramírez-Rodríguez, 2017) podría explicar parcialmente el cambio de objetivo de pesca por parte de la flota arrastrera durante la primavera.

El patrón de reducción de la tasa de captura de merluza durante enero-marzo ya había sido observado en otros estudios (Mathews et al., 1974; Grande-Vidal, 1983; Godínez-Pérez, 2016). Esta reducción podría estar relacionada con el final de la agregación de desove de merluza en el NGC. La progresiva ausencia de los adultos más grandes reduce el número de individuos y la talla (peso) promedio de las merluzas en los caladeros.

En el NGC, las altas concentraciones de larvas de merluza están relacionada con la presencia efímera de un giro anticiclónico durante el invierno (Sánchez-Velasco et al., 2009). La presencia de este giro parece influenciar las áreas de desove de otras especies que habitan el golfo de California (Contreras-Catala et al., 2012). Por lo tanto, las áreas de desove de la merluza en el NGC podrían estar asociadas con el giro invernal en esta zona. La influencia de estructuras oceanográficas en las áreas de desove ya ha sido reportada para otras especies de merluzas (Di Giácomo et al., 1993; Marrari et al., 2019).

Estudios previos indican que a profundidades >100 m, las temperaturas en el invierno (<18° C) en el NGC permanecen verticalmente homogéneas (Lavín y Marinone, 2003). Esto a su vez, podría explicar parcialmente la homogeneidad de la tasa de captura y LE promedio de merluza a distintas profundidades de arrastre, pues la mayoría de los arrastres se realizan a profundidades >200 m durante el día, cuando los peces migran más cerca del fondo, como se ha observado en otros estudios (Godínez-Pérez, 2016). Las migraciones verticales diarias se han reportado para la merluza norteña en otras regiones (Hamel et al., 2015).

El desove invernal de merluza norteña ha sido reportado para otras poblaciones de merluza norteña en el océano Pacífico Oriental (Saunders y Mcfarlane, 1997). Sin embargo, existen ligeras diferencias entre los sitios y temporadas de desove de la población de merluza norteña del NGC, la migratoria y la de la costa de Baja California Sur. La población migratoria de merluza norteña desova durante enero-marzo, pero varios kilómetros costa afuera (Agostini et al., 2006) y la población de merluza norteña de Baja California desova durante febrero-mayo alcanzando su máxima actividad en mayo (Balart-Paéz, 2005). La merluza norteña del NGC desova solamente durante diciembre-mayo, con máximos entre diciembre-febrero (Denton-Castillo, 2018). La diferencia en los momentos y sitios de desove entre estos stocks pudiese servir como una barrera espaciotemporal al flujo genético que fomente el aislamiento genético de las poblaciones de merluza norteña, como sugieren otros estudios (Iwamoto et al., 2015; García-De León et al., 2018).

Nuestros resultados indican que la merluza norteña presenta dimorfismo sexual en el NGC debido a que las hembras adultas presentan longitudes máximas, pesos y coeficientes de alometría mayores a los machos. Estos hallazgos coinciden con otros estudios que han observado diferencias en la longitud después de la madurez sexual (Dark, 1975; Mathews, 1975). Adicionalmente, la talla máxima que ha sido reportada para merluza norteña se observó en el NGC (Tabla 8).

Longitud estándar (cm)					Longitud	
Intervalo	Promedio	Sexo	Temporada	Región	original	Fuente
≤62.3 ≤54.0	48.2 44.9	H M	Todas	CA	TL	Best (1963)
24.2-65.7	42.3	Ambos	Todas	CAN, WA, OR, CA	TL	Alverson y Larkins (1969)
9.5–61.3 9.5–72.2 9.5–59.5		Ambos F M	Primavera– Verano	CA, OR, WA	FL	Dark (1975)
9.2–28.7	16.7	Ambos	Primavera	CGC–SGC	TL	Mathews (1975)
15.9-88.1	—	Ambos	Todas	NGC	TL	Mathews (1985)
9.5–72.2	39.5	Ambos	Todas	EG	FL	McFarlane y Beamish (1985)
37.7–63.6 37.7–67.7 37.7–59.5	42.8 46.8 49.0	Ambos H M	Todas	IB	FL	Beamish y McFarlane (1985)
11.7–53.2	33.6	Ambos	Primavera	WA, OR, CA	TL	Stepanenko (1989)
_	41.2 40.2	H M	Invierno	WA, OR, CA	FL	Saunders y McFarlane (1997)
7.5–33.5	17.3	Ambos	Todas	BCS	SL	Balart-Páez (2005)
32.5–40.7	40.7	Ambos	Primavera	NGC	TL	Mazorra-Manzano et al. (2008)
- - -	34.9 33.0 35.0 27.4	H M H M	Verano Otoño	CAN	FL	King et al. (2012)
_	30.4 25.9	H M	Invierno			
10.4-81.5		Ambos	Invierno	NGC	TL	Godínez-Pérez (2016)
11.9–89.2 11.9–89.2 11.9–79.9	47.4 50.0 45.0	Ambos H M	Invierno– Primavera	NGC	SL	Este estudio

Tabla 8. Longitudes estándar transformadas a partir de reportes en la literatura para merluza norteña (*Merluccius productus*) por fuente, sexo, región y medida original de longitud (longitud total [LT], longitud furcal [LF] o longitud estándar [LE]). Las regiones usadas en las fuentes incluyen Canadá (CAN), Estrecho de Georgia (EG), isla de Vancouver (IV), Washington (WA), Oregon (OR), California (CA), Baja California Sur (BCS) y el norte, centro y sur del golfo de California (NGC, CGC y SGC).

En todos los años excepto el 2015, el coeficiente de alometría fue menor a 3 pero por encima del umbral de valores de *b* de 2.5 que se consideran aún de crecimiento isométrico, que implica que el aumento en peso (masa) mantiene una relación aproximadamente cúbica con el incremento en longitud (Froese et al., 2011). Por lo tanto, encontrar una relación isométrica entre longitud y masa corporal da sustento al uso de modelos de crecimiento que suponen que el incremento en la biomasa guarda una proporción cúbica con el incremento en longitud.

El hecho de no haber encontrado diferencias en la RLP entre juveniles y adultos indica que la longitud y el peso incrementan proporcionalmente a lo largo de la vida de la merluza norteña en el NGC. En ese sentido, la variabilidad del coeficiente de alometría podría ser interpretado como un crecimiento estacional en peso, como sugiere Bailey et al. (1982). Estos autores encontraron que la merluza norteña pierde entre 5–10% durante su temporada reproductiva (debido a inanición) y ganan entre 11–30% durante su temporada de alimentación. Desafortunadamente, las muestras de merluza obtenidas en este estudio se obtuvieron durante el invierno (temporada de desove) y no se colectaron estómagos. Por lo tanto, es imposible proveer evidencia de cambios estacionales en el peso con relación a la alimentación o inanición.

Nuestros datos indican que no hubo efecto del tamaño de malla en la LE promedio. La homogeneidad en la talla promedio puede explicarse debido a que los organismos más pequeños escapan a través de la abertura de malla hasta que la red se satura con organismos grandes (de todas las especies), entonces la función de selectividad de la red se anula durante el resto del lance. De la misma forma, las bajas abundancias de merluzas en las clases de talla de 30–45 cm LE durante 2015–2017 podría ser evidencia de una migración dependiente de la talla, diferencias ontogénicas en su distribución espacial, o variabilidad interanual de la distribución

y abundancia ligada a las condiciones ambientales y el reclutamiento en años anteriores (Agostini et al., 2008).

La longitud máxima de merluza norteña en el NGC reportada en el presente estudio (108.8 cm LT) es al menos tres veces mayor a la reportada para merluza en el sur del golfo de California y Baja California sur (33.5 cm LT), y la información sobre las poblaciones al sur del NGC es muy limitada (Mathews, 1975; Balart-Páez, 2005; Salinas-Mayoral, 2018). En el corto plazo, la captura comercial de merluza debería enfocarse solamente en el NGC.

Como medida precautoria se debería evitar el desembarque de merluza como pesca incidental por parte de barcos que no cuenten con permiso de merluza, pues como ya se mostró, la zona y profundidad de pesca de merluza no coincide con la de pesca de camarón de (9–45 m) en el NGC (Zamora-García, 2015).

8. Conclusiones

- La temporada de pesca de merluza norteña en el NGC inicia y termina con el arribazón y abandono del área de pesca de los adultos más grandes, respectivamente. Lo que sugiere que la pesca se realiza durante una agregación de desove.
- La tasa de captura de merluza norteña en el NGC cambia sustancialmente entre meses y años.
- La tasa de captura y la longitud de la merluza norteña del NGC no varía en el intervalo de profundidad de 111–350 m.
- La longitud estándar promedio de la merluza norteña capturada en el NGC es de 47.1 cm, con un rango de 11.8–89.2 cm.

- La longitud promedio de la captura varía en función del mes y año, pero también de la velocidad de arrastre.
- El tamaño de malla no genera ningún efecto en la longitud de las merluzas norteñas capturadas en el NGC
- Los machos adultos son 16% más abundantes que las hembras adultas en la pesquería de merluza norteña del NGC.
- El peso promedio de la merluza norteña captura en el NGC es de 1,489 g, con un rango de 22–9,823 g.
- Las hembras adultas de merluza norteña en el NGC son más grandes y pesadas que los machos adultos.
- La merluza norteña presenta dimorfismo sexual en el NGC.
- La merluza norteña del NGC presenta la talla máxima reportada para la especie (108 cm LT).

9. Nuevas preguntas

- 1. ¿Qué variables ambientales definen el hábitat de merluza en el NGC?
- 2. Si la merluza del NGC se pesca durante la agregación de desove, ¿sus capturas están auto-correlacionadas espacialmente?
- 3. ¿Se puede predecir la distribución y abundancia de merluza con base en sus preferencias ambientales?

III. Distribución potencial y hábitat preferencial de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California.

1. Introducción

La abundancia de las especies cambia a través del tiempo y el espacio debido a su dinámica poblacional y su respuesta a las condiciones ambientales (Ciannelli et al., 2008), particularmente en el caso de especies que realizan migraciones estacionales con fines reproductivos o alimenticios. Por ejemplo, se ha documentado que el rango latitudinal de la merluza norteña en el Pacífico norte varía en función de las anomalías térmicas regionales (Agostini et al., 2008). El conocimiento de la respuesta de los recursos pesqueros a la variación ambiental permite explicar parcialmente los cambios estacionales, interanuales o interdecadales en la abundancia relativa.

A su vez, para el manejo de pesquerías, es de gran relevancia comprender que parte de la variación en la abundancia de un recurso depende de la variación ambiental (Ruiz-Barreiro et al., 2019). La abundancia relativa de la mayoría de los recursos pesqueros del GC varía en respuesta a la variación ambiental, principalmente por cambios en la temperatura superficial del mar (TSM) (Ruiz-Barreiro et al., 2019). Sin embargo, actualmente se desconocen las variables ambientales que se relacionan con la variabilidad en la abundancia relativa de la merluza norteña en el GC.

La rama de la ciencia que estudia cómo se distribuye y sobrevive un recurso pesquero en el espacio es conocida como ecología pesquera espacial (Ciannelli et al., 2008). Los estudios de ecología pesquera espacial han incrementado en cantidad y calidad gracias a la disponibilidad de datos relativos a las capturas y a las condiciones ambientales en el océano, a través de imágenes infrarrojas obtenidas por satélites (Soto-Mardones et al., 1999).

La disponibilidad de datos geofísicos del océano favorece el desarrollo de modelos de estimación y predicción de procesos espacialmente explícitos, lo que, a su vez, permite la planeación marina espacial (Muller-Karger et al., 2014). Una aplicación particular de modelos espacialmente explícitos son los modelos de predicción de hábitat, y los enfoques principales de modelación en el ámbito son los modelos lineales generalizados (GLM) y los modelos aditivos generalizados (GAM) espacialmente explícitos (Guisan y Zimmermann, 2000; Guisan et al., 2002).

Los modelos espacialmente explícitos de distribución de especies (SDM, por sus siglas en inglés) permiten estimar la asociación de la presencia (o abundancia) de una especie con las condiciones ambientales de un espacio determinado y definir entonces, su hábitat favorable. Por ejemplo, Agostini et al., (2008) usaron un GLM y encontraron que el hábitat favorable de merluza norteña en el Pacífico nororiental se define por la velocidad de la corriente y la profundidad, y que su hábitat se expande durante los años Niño (cálidos) y se contrae durante los años Niña (fríos). Malick et al. (2020) encontró que el hábitat favorable de la merluza norteña se encuentra entre 120–330 m, particularmente cerca de los 200 m. Por su parte, Izquierdo-Tarín (2018) usando GAMs encontró que la batimetría es la variable ambiental más importante para definir el hábitat de la merluza europea (*Merluccius merluccius*). Además de la estimación de la importancia de las variables ambientales, los modelos espacialmente explícitos permiten predecir el hábitat de una especie.

Los SDMs pueden ajustarse y generar predicciones usando el enfoque frecuentista o Bayesiano. El enfoque Bayesiano ofrece la ventaja de generar predicciones en términos probabilísticos incorporando de manera explícita el conocimiento previo sobre el fenómeno (Haining et al., 2007). Sin embargo, considerando la complejidad de los modelos espacialmente explícitos debido a la gran cantidad de puntos de datos distribuidos en el espacio y relacionados entre sí, aunado a la intensidad computacional necesaria para la simulación de Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC, por sus siglas en inglés), los modelos frecuentistas han sido más ampliamente utilizados (Agostini et al., 2008; Marín-Enríquez et al., 2020).

Una alternativa para reducir los tiempos y costos computacionales de los SDM Bayesianos es el uso de las Aproximaciones Integradas de Laplace Anidadas (INLA, por sus siglas en inglés) (Rue et al., 2009). El enfoque INLA ha ganado interés en los últimos años pues ha demostrado generar resultados comparables con los resultados de MCMC (Held et al., 2010). La aplicación de los modelos Bayesianos a través del enfoque INLA ha permitido la generación de recomendaciones de manejo en contextos de conservación y pesquerías en todo el mundo en los últimos años (Pennino et al., 2013; Pennino et al., 2014; Pennino et al., 2017; Izquierdo et al., 2021).

Se ha observado una asociación de la abundancia de merluza norteña en el NGC con valores bajos de temperatura superficial del mar (TSM) y clorofila-a (chl-a) (Denton-Castillo, 2018) y se ha sugerido que la variabilidad interanual de la CPUE podría ser respuesta a los fenómenos del "Niño" o la "Niña", como en otras latitudes (Agostini et al., 2008; Zamora-García et al., 2018). Sin embargo, hasta el momento no existe información contundente respecto a las variables ambientales que definen el hábitat de la merluza norteña en el NGC.

Por lo tanto, en el presente estudio aplicamos un SDM jerárquico Bayesiano de obstáculo a través de INLA para: 1) estimar las relaciones funcionales entre la abundancia de merluza norteña con la TSM, Chl-a y profundidad del NGC durante la temporada enero-abril y 2) predecir las regiones con probabilidad presencia/ausencia (distribución potencial) y abundancia relativa (hábitat preferencial).

2. Justificación e importancia

El desconocimiento de las interacciones de los recursos pesqueros con la variabilidad ambiental limita la capacidad de planeación tanto del gobierno como de los pescadores de merluza norteña. Asimismo, el conocimiento del hábitat potencial y distribución preferencial puede sentar las bases del manejo espacial de la merluza norteña u otras especies asociadas. El caso de la pesquería de merluza norteña en el NGC es especial, pues la disponibilidad de datos dependientes de la pesquería en etapas iniciales de su desarrollo, a partir del programa de técnicos a bordo, permiten el desarrollo de modelos de evaluación.

3. Preguntas de investigación

- ¿Qué intervalos de variables ambientales imperan durante la agregación reproductiva de merluza?
- Si la temporada de pesca de merluza del NGC se realiza sobre una agregación reproductiva, ¿La abundancia relativa está auto correlacionada espacialmente?
- La captura por unidad de esfuerzo (CPUE) de merluza del NGC disminuye gradualmente entre enero-marzo ¿La temperatura superficial del mar (TSM) o Chlorofila-a están relacionadas con dicha disminución?
- Si el 90% de la captura de merluza se realiza entre 200–300 m de profundidad de forma homogénea, ¿Cuál es la probabilidad de capturarla en otros intervalos de profundidad?
- ¿Es posible predecir los sitios con mayor CPUE esperada?

• ¿Es posible estimar la magnitud del error de observación?

4. Objetivo general

Estimar la relación de las variables ambientales con la CPUE de merluza norteña en el NGC a través de modelos jerárquicos Bayesianos para predecir su distribución potencial y hábitat preferencial.

5. Objetivos particulares

- Definir las variables ambientales que influyen en la CPUE de merluza norteña del NGC y sus rangos preferenciales.
- Identificar la presencia de autocorrelación espacial en la CPUE de merluza norteña del NGC.
- Adaptar, calibrar y validar el modelo predictivo con las variables explicativas
- Predecir la probabilidad de presencia/ausencia y abundancia relativa de merluza norteña en el NGC.

6. Enfoque de modelación

6.1 Modelos de distribución de especies

Los Modelos de Distribución de Especies (SDMs, por sus siglas en inglés) permiten hacer inferencias sobre la distribución y abundancia de especie(s) cuyos registros se encuentran georreferenciados (Izquierdo-Tarín, 2018). En resumen, los SDMs relacionan los registros de presencia/ausencia o abundancia de una especie con un conjunto de variables ambientales y con dicha relación construyen una representación espacial de las condiciones más favorables para la presencia de la especie (Rufener, 2016). Una vez establecida la relación entre la especie y las

variables ambientales que definen su hábitat, es posible estimar la probabilidad de presencia o abundancia de una especie donde se observen sus características ambientales preferenciales, más allá de los puntos de muestreo a través de modelos estadísticos (Guisan y Zimmermann, 2000). Dichos modelos estadísticos pueden definirse desde dos filosofías inferenciales distintas; la frecuentista y la Bayesiana. El enfoque frecuentista estima la probabilidad de forma deductiva (*i.e.* considera únicamente la frecuencia de asociación entre dos variables como predictor de la probabilidad futura), mientras que el enfoque Bayesiano se explica a continuación.

6.2 Inferencia Bayesiana

La inferencia Bayesiana es una teoría estadística que permite estimar la probabilidad en favor de múltiples hipótesis alternativas, en lugar de rechazar una sola hipótesis nula (Gerrodette, 2011). Explícitamente, en inferencia Bayesiana, la estimación de un parámetro (θ) implica calcular su distribución probabilística, que contiene toda la información posible sobre el parámetro y no sólo un valor puntual y una medida de incertidumbre asociada (Hernández, 2007).

El conocimiento sobre cada parámetro θ expresado en forma de probabilidad representa la probabilidad de cada hipótesis alternativa (distintos valores del parámetro θ), en combinación con la información que contienen datos observados (*y*), se resume en una distribución de probabilidad (π) llamada probabilidad posterior π ($\theta|y$) o probabilidad posterior de Bayes. Esta distribución, contiene los valores más probables del parámetro y permite determinar el intervalo de credibilidad del mismo θ .

La estimación de la probabilidad posterior $\pi(\theta|y)$ requiere de una distribución probabilística que resuma el conocimiento previo del parámetro θ , conocida como probabilidad previa $\pi(\theta)$, y de la verosimilitud de los datos (y) dado el parámetro $\pi(y|\theta)$. De la integración

del producto de la probabilidad condicional $\pi(\theta)$ y $\pi(y|\theta)$, resulta la probabilidad posterior es conocido como el Teorema de Bayes (2.1) (Hernández, 2007).

$$\pi(\theta|y) = \frac{\pi(\theta)\pi(y|\theta)}{\int \pi(\theta)\pi(y|\theta)}$$
(2.1)

Esta teoría inferencial es sumamente flexible. La probabilidad previa del (los) parámetro(s) en cuestión puede(n) ser informativa o no informativa. En el caso de ser informativas, las distribuciones de probabilidad que se pueden explorar de acuerdo con conocimiento de los parámetros son variadas (*i.e.* binomial, normal, log-normal, gamma, etc.), pudiéndose incorporar en el análisis varios parámetros cuyas relaciones con los datos sean lineales, no lineales, aditivas o multiplicativas y los datos pueden provenir de diversas fuentes (*i.e.* especies, sexos, años, sitios, etc) (Rue et al., 2009). En el caso de las distribuciones no informativas, "vagas" o "de referencia", estas se caracterizan por tener amplios intervalos de variabilidad (*e.g.* uniformes con límites distantes o normales con media 0 y varianza 100), de tal forma que no tengan una influencia directa en la estimación de la probabilidad posterior. La construcción de las probabilidades previas es un gran paradigma en la inferencia bayesiana (Romakkaniemi et al., 2015).

Además, cada fuente de información puede ser contemplada como una unidad diferente de análisis (efectos fijos) o ser considerada como una fuente de variación independiente (efectos aleatorios). Los modelos estadísticos Bayesianos que contemplan dicha estructura, capturando las distintas fuentes de variación y que han sido reconocidos como adecuados para la complejidad de los modelos ecológicos son conocidos como Modelos Jerárquicos Bayesianos (Cressie et al., 2009). Los modelos jerárquicos Bayesianos se integran comúnmente de al menos tres niveles *jerárquicos*, considerando que existe incertidumbre en: 1) los datos observados, 2)

en el proceso subyacente que los genera (modelo) y 3) en los parámetros que definen al modelo (hiperparámetros) (Fig. 12).



Fig. 12. Esquema general de modelo jerárquico. Se expresan las principales fuentes de incertidumbre: en los datos observados (abajo); en el modelo (en medio) y en los hiperparámetros (arriba). Modificado de Izquierdo-Tarín (2018).

Para una situación de uno o dos parámetros la integración analítica de la probabilidad posterior es relativamente fácil de obtener. Para situaciones de más de dos parámetros la integración requiere de algoritmos numéricos (*e.g.* SIR [Sampling, Importance, Resampling], o MCMC [Markov chain Monte Carlo]). Mientras más parámetros, fuentes de información y tipos de relaciones entre variables se establezcan, la integración de la probabilidad posterior de todos los parámetros resulta costosa en términos de tiempo y recursos computacionales, dado que el resultado es una distribución multidimensional de gran magnitud (Izquierdo-Tarín, 2018). Sin embargo, existe una alternativa rápida para la aproximación determinística de las

distribuciones posteriores "marginales" (de cada parámetro), la Aproximación Integrada de Laplace Anidadas (INLA, por sus siglas en inglés) que se encuentra implementada en el software R, a través del paquete R-INLA (Lindgren y Rue, 2015) y permite hacer inferencia para el caso de los Modelos Latentes Gaussianos (MGL).

6.3 Modelos Latentes Gaussianos

Los modelos latentes Gaussianos (MGL) son una subclase de los modelos de regresión aditivamente estructurados. Son un grupo flexible y extensivo de modelos, incluyendo los GLM y GAM, en los cuales, se supone que la variable respuesta (y_i) tiene una distribución probabilística de la familia exponencial (e. g. binomial, normal, lognormal) y la media μ_i se relaciona con un predictor aditivamente estructurado (n_i) a través de una función de enlace o liga $g(\cdot)$, de tal forma que $g(\mu_i) = n_i$. El predictor (n_i) puede contemplar el efecto de varias covariables aditivamente estructuradas (2.2):

$$n_{i} = \alpha + \sum_{j=1}^{n_{f}} f^{(j)}(U_{ji}) + \sum_{k=1}^{n_{\beta}} \beta_{k} Z_{ki} + \epsilon_{i}$$
(2.2)

donde α representa el intercepto, el segundo término representa la sumatoria de las relaciones desconocidas $\{f^{(\cdot)}(\cdot)\}$ de las covariables U, el tercer término representa la sumatoria de las relaciones lineales $\{\beta_k\}$ de las covariables Z y ϵ_i es el error entre el predictor y la variable respuesta y_i (Rue et al., 2009). Los términos $f(\cdot)$ se usan tanto para flexibilizar las relaciones lineales (a través de la adición de regresiones lineales parciales que pueden tomar cualquier forma), así como para introducir efectos aleatorios. Los modelos más populares para suavizar el efecto de las covariables son los modelos "P-splines", "Random Walk", "splines continuamente indexados", o los "procesos Gaussianos". Por su parte, los efectos aleatorios hacen posible considerar la sobre-dispersión causada por heterogeneidad no observada o por correlaciones en datos longitudinales, y pueden ser introducidos definiendo $f(u_i) = f_i$ y dejando a $\{f_i\}$ ser independiente, con media cero y distribución Gaussiana (Rue et al., 2009).

Las funciones $f(\cdot)$ permiten incorporar efectos aleatorios específicos y generar modelos con dependencia temporal de distintas formas (discretas, continuas, estacionales y autoregresivas), conocidos como modelos dinámicos o de series de tiempo. Asimismo, la dependencia espacial puede ser modelada usando una covariable a través de una función $f(\cdot)$ y una covariable espacial *u* de tal forma que $f(u_s) = f_s$, donde *s* representa la localización espacial o la región *s* (Rue et al., 2009).

6.4 Aproximación Integrada de Laplace Anidada (INLA)

INLA es un enfoque para aproximar las probabilidades posteriores marginales para los MLG (Blangiardo et al., 2013). Considerando que los MLG suponen que las observaciones *y* son independientes dado *x* (campo latente) y sus hiperparámetros $\theta = (\theta_1, \theta_2)$. La estructura de los MLG se divide en tres niveles jerárquicos: verosimilitud, campo latente Gaussiano y la densidad de los parámetros e hiperparámetros (Izquierdo-Tarín, 2018).

La función de verosimilitud supone que las observaciones son independientes dado el vector de efectos latentes *x* e hiperparámetros θ , por lo que la verosimilitud se describe con la siguiente ecuación (2.3):

$$\pi(y|x,\theta) = \prod_{i \in I} \pi(y_i|n_i,\theta)$$
(2.3)

donde π es la densidad probabilística de sus argumentos, n_i es el predictor latente lineal (que es parte del vector *x* de efectos latentes) e *I* contiene todas las observaciones *i* de *y* (Krainski et al., 2019).

El objetivo del enfoque INLA es aproximar las posteriores marginales de los efectos e hiperparámetros. Esto se logra gracias a las propiedades computacionales de los campos aleatorios de Markov Gaussianos (GMRF, por sus siglas en inglés) y las aproximaciones de Laplace para integración multidimensional a través de INLA (Lindgren y Rue, 2015).

La distribución posterior conjunta de los efectos y los hiperparámetros puede expresarse como (2.4):

$$\pi(x|\theta, y) \propto \pi(\theta)\pi(x|\theta) \prod_{i \in I} \pi(y_i|x_i, \theta)$$
$$\propto \pi(\theta)|Q(\theta)^{1/2}exp\left\{-\frac{1}{2}x^{\mathsf{T}}Q(\theta)x + \sum_{i \in I}\log(\pi(y_i|x_i, \theta))\right\}$$
(2.4)

De forma general, los MLG satisfacen dos propiedades: 1) el campo latente *x*, que regularmente es de gran dimensión, admite propiedades de independencia condicional. Por lo tanto, *x* es un GMRF con una matriz dispersa de precisión $Q(\theta)$ y 2) el número de hiperparámetros (*m*) es pequeño ($m \le 6$) (Rue et al., 2009).

El cálculo de las distribuciones posteriores marginales para los efectos latentes (2.5) y los hiperparámetros (2.6) puede considerarse como:

$$\pi(x_i|y) = \int \pi(x_i|\theta, y) \pi(\theta|y) d\theta$$
(2.5)

$$\pi(\theta_j|y) = \int \pi(\theta|y) d\theta_{-j}$$
(2.6)

En 2.5 y 2.6 la integración se realiza sobre el espacio de hiperparámetros ($d\theta$), por lo tanto, se requiere una buena aproximación de la posterior conjunta de los hiperparámetros. Una aproximación numérica de la posterior marginal del parámetro latente x_i es (Rue et al., 2009):
$$\tilde{\pi}(x_i|y) = \sum_k \tilde{\pi}(x_i|\theta_k, y) \times \tilde{\pi}(\theta_k|y) \times \Delta_k$$
(2.7)

donde, Δ_k son los pesos asociados con el vector de valores de θ_k de los hiperparámetros en una retícula. La aproximación $\tilde{\pi}(\theta_k|y)$ puede tomar diferentes formas y ser calculada por diferentes métodos que se explican en el trabajo seminal de Rue et al. (2009).

6.4.1 El paquete R-INLA

La metodología de INLA está implementada en el software estadístico R⁵, en un paquete conocido como "R-INLA" que puede descargarse de su sitio web⁶. Una característica fundamental de INLA es su función inla(), que ofrece un método simple para el ajuste de MLG con diversos grados de complejidad (Krainski et al., 2019).

6.4.2 Estadística espacial con INLA

En el caso de los SDMs, la inclusión de la dependencia (o autocorrelación espacial) mejora el ajuste de modelos de estimación de distribución y abundancia (Agostini et al., 2008). Sin embargo, la dependencia espacial en estos modelos es un supuesto lógico y natural pues de acuerdo con la primera ley de la geografía "*Todo está relacionado con todo lo demás, pero las cosas cercanas entre sí, están más relacionadas que las cosas lejanas entre sí*" (Tobler, 1970). Explícitamente, la presencia de más de un individuo de la misma especie, en una zona determinada depende de las condiciones ambientales que imperen en dicha zona. Por lo tanto, resulta más probable que la distribución de las especies se encuentre agregada espacialmente, a

⁵ The R Project for Statistical Computing. [Disponible en: <u>https://www.r-project.org/</u>, accedido el 15 de agosto de 2021]

⁶R-INLA Project. [Disponible en: <u>https://www.r-inla.org/</u>, accedido el 15 de agosto de 2021]

que tenga una distribución aleatoria o uniforme, como se ha observado frecuentemente en la realidad (Ciannelli et al., 2008).

Como ya se mencionó, los MLG permiten incluir el efecto de dependencia espacial como un efecto aleatorio aditivamente estructurado y R-INLA permite la aproximación de las distribuciones posteriores marginales de los efectos lineales y aleatorios de forma rápida y eficiente. Por lo tanto, INLA provee un marco de trabajo adecuado para estimar la distribución potencial y el hábitat favorable de merluza norteña en el NGC, contemplando las variables ambientales que imperan en la región y la dependencia espacial que existe entre la presencia/ausencia y abundancia.

7. Metodología

7.1 Área de estudio

El área de estudio cubrió el norte del golfo de California (NGC) y la Región de las Grandes Islas (RGI) de acuerdo con la clasificación de Lavín y Marinone (2003). El NGC comprende un área de ~60,000 km² considerada un ecosistema altamente productivo que soporta algunas de las pesquerías más importantes de México como las de sardina, camarón, jaiba y merluza (Brusca et al., 2017). La mayor parte del NGC tiene una profundidad menor a 200 m, a excepción de la cuenca Delfín (800 m).

Por su parte, la RGI es una zona de transición dominada por las islas más grandes del GC; la isla Ángel de la Guarda y la isla Tiburón. La RGI se caracteriza por una reducción abrupta de la profundidad promedio (de sur a norte), flujos superficiales de altas velocidades que pasan por canales estrechos y las temperaturas más frías de todo el GC durante el periodo frío (20.1 \pm 3.9°C), debido a la mezcla de las mareas y surgencias constantes (Brusca et al., 2017; Marinone, 2007; Robles-Tamayo et al., 2018).

7.2.1 Datos de entrada

7.2.1 Captura por unidad de esfuerzo (CPUE)

El método de captura se detalló anteriormente (*5.1 Colección de datos y muestras*). Además de los lances destinados a merluza previamente descritos, en el presente análisis se incluyeron lances registrados durante la misma temporada, pero destinados a otros recursos (otros peces de escama y camarón realizados por la misma flota arrastrera) que se realizan en zonas distintas a los caladeros de merluza norteña y que son considerados datos de ausencia observada (*i.e.* captura de merluza = 0). La inclusión de estos lances incrementó el número de observaciones (n=1,017) y los intervalos de profundidad (9–340 m), latitud (26.29°–31.39°N) y de longitud

(114.39°–109.36°O) evaluados (Fig. 13). La captura por unidad de esfuerzo (CPUE) se estimó como la captura nominal dividida entre las horas de arrastre, de tal modo que la CPUE queda expresada en kilogramos por hora de arrastre (*5.1.3 Estimación de la captura*).



Fig. 13. Mapa del área de estudio con las ubicaciones de los lances dirigidos a merluza (círculos negros) y a otras especies (triángulos negros) durante 2015–2019. Se señalan las ubicaciones aproximadas de los puertos principales de donde proviene la flota arrastrera que se monitoreó. Las líneas grises en el mar representan intervalos de 100 m de profundidad, líneas más oscuras indican mayor profundidad hasta un máximo de 500 m.

7.2.2 Variables ambientales

Se incluyeron 3 variables ambientales georreferenciadas en el análisis (Tabla 9). La temperatura superficial del mar (TSM), concentración de Clorofila-a (Chl-a) y la profundidad del fondo (Prof.).

en el norte del gono de Camornía durante 2013–2019.							
Variable	Unidades	Fuentes	Razón	Referencias			
TSM	°C	Ocean Color Web	Indicador de variabilidad espaciotemporal del hábitat.	Marín-Enríquez et al. (2018), Ruiz- Barreiro et al. (2019)			
Chl-a	mg C /día/m ²	(NASA) ⁷	Indicador de disponibilidad de alimento.	Behrenfeld and Falkowski (1997)			
Prof.	m	Bio-Oracle ⁸	Predictor del hábitat de merluza norteña.	Agostini et al. (2006; 2008).			

Tabla 9. Variables ambientales incluidas en la modelación del hábitat de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California durante 2015–2019.

La TSM y Chl-a se extrajeron del servidor *Ocean Color Web* de la Administración Nacional de Aeronáutica y el Espacio (NASA, por sus siglas en inglés), a través de imágenes tomadas de 2015–2019, en las horas de luz, con una resolución temporal y espacial de un mes y 4 km², respectivamente. La profundidad (Prof). se obtuvo del repositorio de capas oceánicas para modelación ecológica Bio-Oracle con una resolución espacial de 0.042° x 0.042° (6 km²) para una sección geográfica de entre 105°–120°O y 20°–35° N (Fig. 14) a través del paquete "sdpmredictors"⁹ implementado en R.

⁷Ocean Color Web, NASA. [Disponible en: <u>http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/</u>, accedido el 15 de agosto de 2021] ⁸Bio-ORACLE, Marine data layers for ecological modelling. [Disponible en: <u>https://www.bio-oracle.org/</u>, accedido el 15 de agosto de 2021]

⁹ sdmpredictors: Species Distribution Modelling Predictor Datasets. Terrestrial and marine predictors for species distribution modelling. [Disponible en: https://CRAN.R-project.org/package=sdmpredictors, accedido el 15 de agosto de 2021].



Fig. 14. Mapas de la distribución de las variables ambientales en el NGC y RGI. **A-B** representan los valores promedio de la temperatura superficial del mar (TSM, °C) y la concentración de clorofila-a (Chl-a, mg C /día/m²), durante febrero del periodo 2015–2019. C representa la distribución espacial de la profundidad (Prof., m). La escala de color usada para cada variable es la recomendada por Thyng et al. (2016).

Las variables ambientales se acoplaron a los datos georreferenciados de CPUE a través de las funciones de extracción de datos de los paquetes "satin v 1.0.1" (TSM y Chl-a) y "raster" vers. 3.4-5 (Prof.), ambos operados a través del Software R (vers. 4.0.3.) (Hijmans, 2021; Villalobos y González-Rodríguez, 2020). Se evaluó la correspondencia entre los valores de Prof. observados *in situ* y obtenidos de satélite, excluyendo valores aberrantes y se obtuvo un coeficiente de correlación significativo (r=0.79, p=<0.05). En los pasos siguientes del análisis se utilizó la Prof. de satélite.

La TSM varió de 15.5–25.2 °C, con un promedio de 19.2 (Desviación estándar [DE=2.1]). Por su parte, la Chl-a fue de 0.52–5.7 mg C/día/m² con un promedio de 1.5 (DE=0.75) durante enero–abril de 2015–2019. Con la base de datos integrada con los valores de las variables observadas y obtenidas de satélite, se eliminaron aquellas observaciones incompletas (*i.e.* aquellas que no tenían observaciones en todas las variables), en total se eliminaron 21 observaciones para un total de valores observados de n=995.

Por su parte, las variables ambientales (TSM, Chl-a y Prof.) se encuentran en diferentes escalas (°C, mg C m²/día y m, respectivamente). Para poder evaluar de forma comparable su efecto sobre la variable respuesta, las variables ambientales se normalizaron a sus valores de la distribución Z (2.8).

$$Z = \frac{x_i - \bar{x}}{\sigma},\tag{2.8}$$

Donde Z = valor estandarizado de la variable x;

 \bar{x} = estimador del promedio de la variable x; y

 σ = estimador de la desviación estándar de la variable *x*.

Además, se incluyeron en el juego de variables explicativas el Mes y Año, pues se sabe que tienen un efecto significativo en la CPUE de merluza en el NGC (Tabla 2).

7.2.4 Selección de variables explicativas

Se probó el nivel de asociación entre las variables a través de una matriz de correlación de Pearson (r) (Anexo 2). En esta parte, los valores de CPUE se transformaron a su logaritmo natural (logCPUE) para mejorar la escala de observación. La TSM y Chl-a covariaron

positivamente entre sí (r= 0.47) y mostraron una correlación positiva con el mes (r=0.55 y r=0.30, respectivamente) y una correlación negativa con el año (r=-0.69 y r=-0.49).

Se analizó el factor de inflación de varianza (VIF, por sus siglas en inglés) entre las variables y se observó que la inclusión de las variables año y mes generaba VIF>3 para ambas variables con la TSM, sugiriendo redundancia (Zuur et al., 2009). Por lo tanto, y considerando que el objetivo del estudio está enfocado al análisis espacial y no espaciotemporal, ambas variables temporales se consideraron efectos aleatorios. Se conservaron para el análisis las variables Prof, TSM y Chl-a cuyos valores VIF fueron <3.

7.3 Modelo de distribución de la merluza del norte del golfo de California

La variable respuesta seleccionada fue la CPUE (kg/h) de merluza norteña y se consideró un indicador de la abundancia relativa (Maunder y Punt, 2004). Debido a la naturaleza de los datos, se trata de un juego de datos semi continuo, definido entre $0-\infty$, pues en 119 lances (*i.e.* 12%) no se capturó merluza (*i.e.* CPUE=0), a pesar de que la unidad de pesca funcionó correctamente. Por ello, estos puntos se consideraron de ausencia observada. Por su parte, los valores positivos alcanzaron un máximo de CPUE=12,247 kg/h (Fig. 15). Esta situación no permite realizar la modelación de forma "directa" y existen tres enfoques usuales para lidiar con dicha situación: 1) La adición de una constante diminuta a todos los valores; 2) el uso de distribuciones estadísticas "infladas en ceros" y 3) el uso de modelos de obstáculo (*hurdle models*) (Maunder y Punt, 2004).



Fig. 15. Frecuencia observada de los datos de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) en kilogramos por hora de merluza norteña en el norte del golfo de California durante el periodo de enero–abril de 2015–2019.

Los modelos de obstáculo son condicionales, y consideran que para que exista abundancia, es necesario que exista presencia. Por lo tanto, modelan en principio la probabilidad de presencia/ausencia a través de una distribución binomial y para los casos positivos utilizan una distribución probabilística definida en el dominio de los números positivos y que admita valores extremos como la distribución gamma o lognormal (Pennington, 1985; Maunder y Punt, 2004).

En este caso particular se utilizó un modelo de obstáculo con dos verosimilitudes:

- Una distribución de Bernoulli que estima la proporción de valores positivos probables entre todo el juego de datos (*Y*).
- Una distribución lognormal que admite valores positivos extremos que son muy comunes en los datos de CPUE (Pennington, 1996).

$$Y(s) \sim Ber(\pi(s)) \tag{2.9}$$

$$logit(\pi(s)) = \alpha_z + \sum_{i=1}^{l} f(X_i(s)) + U_y(s)$$
(2.9.1)

$$Z(s) \sim Lognormal(\mu(s), \phi)$$
(2.10)

$$\log(\mu_i(s)) = \alpha_z + \sum_{i=1}^{I} \theta_i f_i(X_i(s)) + \theta_i + U_z(s)$$
(2.10.1)

donde $\pi(s)$ representa la probabilidad de ocurrencia en el espacio *s*, $\mu(s)$ y ϕ representan la media y la dispersión de la abundancia condicional a la presencia, respectivamente. Los predictores lineales que indican el comportamiento espacial de $\pi(s)$ y $\mu(s)$ se forman por α_z que representa el intercepto de cada variable, f() representa cualquier función aplicada las variables ambientales en cada punto (*i*) de la matriz X_i , que en este caso puede ser una función constante

(paramétrica) o una función aleatoria ("random walk" de segundo orden o de "intercepto aleatorio") y los términos finales $U_y(s)$ y $U_z(s)$ se refieren a la estructura espacial de la ocurrencia y de la abundancia condicional, respectivamente (Izquierdo et al., 2021). En todos los casos se utilizaron distribuciones previas $\pi(\theta)$ vagas o de "referencia" (con media 0 y varianza 100) para nulificar su efecto sobre las posteriores, reflejando nuestro desconocimiento inicial sobre el efecto de las variables ambientales y la estructura espacial (Doll y Jacquemin, 2018; Carrillo-Colín et al., 2021).

7.3.1 Dependencia espacial

INLA resuelve la dependencia espacial usando dos aproximaciones: 1) usa una triangulación de Delaunay en lugar de una retícula rectangular, identificando mejor las áreas que contienen información y reduciendo el tiempo computacional, además de tener en cuenta el efecto del borde, al declararlo explícitamente durante la construcción de la triangulación (Fig. 16) y 2) la solución lineal estocástica de las ecuaciones diferenciales parciales (SPDE). El enfoque SPDE ofrece estimaciones precisas de las distribuciones marginales posteriores para este tipo de modelos, usando un campo Gaussiano indexado discretamente (definido por una distribución Gaussiana de los hiperparámetros de las distribuciones previas predictor lineal) con una función Mátern de covarianza. La solución de la distribución Mátern de covarianza requiere de una cantidad considerablemente menor de tiempo y capacidad computacional que las simulaciones de MCMC y que se ha demostrado que los resultados de INLA son equivalentes. (Lindgren y Rue, 2015; Rue et al., 2017).

En cuanto a los hiperparámetros del SPDE, la forma más simple de describirlos es a través de la desviación estándar (σ) y el rango (ρ). El rango indica el nivel de relación de los puntos en el espacio, es decir, la distancia promedio a la cual la dependencia espacial se reduce

a 0.05 (Krainski et al., 2019) y la desviación estándar habla sobre la variabilidad que existe entre los puntos. Se incorporó una probabilidad previa tal que la media del rango tenga una probabilidad muy baja (0.05) de ser inferior a 0.5 y que la probabilidad de la desviación estándar sea mayor a 0.6 (Izquierdo-Tarín, 2018).



Fig. 16. Triangulación de Delaunay utilizada como malla de predicción para el modelo espacialmente explícito de la ocurrencia y abundancia relativa de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California. Los puntos rojos indican ausencia de merluza norteña (CPUE=0) y los puntos verdes indican presencia de merluza norteña (CPUE=0).

7.3.2 Selección del modelo

La selección de las variables relevantes se realizó en un proceso de adición-eliminación bidireccional, evaluando los cambios en el Criterio de Información de Watanabe-Akaike (WAIC) (Watanabe, 2010). El WAIC estima la calidad (bondad) de ajuste como la verosimilitud promedio de los datos dados los parámetros, usando toda la matriz de verosimilitud (Evans, 2019); por lo tanto, las estimaciones son más precisas. Además, se usó la ordenada predictiva log-condicional (LCPO). La LCPO es un indicador que se obtiene mediante una validación cruzada del tipo "dejar uno fuera" (LOO, por sus siglas en inglés), es decir que

INLA excluye en cada paso un punto, hace la predicción y lo compara con los puntos observados. Ambos indicadores (WAIC y LCPO) se usaron para evaluar la calidad predictiva de los modelos, y el modelo con menor WAIC y LCPO se consideró el mejor. Adicionalmente se registró el tiempo de convergencia en segundos.

7.3.3 Predicción por interpolación (Kriging) Bayesiana

Tradicionalmente, la interpolación en procesos de puntos se realiza construyendo una retícula regular sobre las observaciones. Alternativamente el módulo SPDE de INLA ofrece un enfoque más flexible para cubrir el área de estudio, basada en triangulaciones de Delaunay (Lindgren et al., 2011). Inicialmente las observaciones son utilizadas como vértices y después se agregan nuevos vértices heurísticamente para minimizar el número de vértices necesarios para cubrir la región de interpolación, al conjunto de triángulos que cubren la región, se le conoce como "malla" (Muñoz et al., 2013). En la malla se consideran los vértices vacíos como datos faltantes y, por lo tanto, supone que la misma relación entre las variables predictoras y respuesta se mantiene. La interpolación se realizó en un área de 4° x 4°, de -115°– -111° longitud oeste y de 28°-32° de latitud menos el área ocupada por la costa.

8. Resultados

8.1 Selección del modelo

El modelo final de la probabilidad de ocurrencia y abundancia relativa de merluza norteña en el NGC incluyó el efecto fijo de la profundidad, y los efectos aleatorios de la dependencia espacial, año, mes y observador (Tabla 10).

Tabla 10. Modelos de obstáculo probados para la presencia/ausencia y abundancia relativa de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el NGC. Efectos fijos; β =Intercepto, Prof=Profundidad, TSM=Temperatura Superficial del Mar, Chl-a=Clorofila-a. Efectos aleatorios W=Efecto espacial, Año=Efecto anual, Mes=Efecto mensual y Obs= Efecto del observador. El prefijo s(·) indica que se usó una función de suavización "random walk 2", y los sufijos indican las funciones de i= intercepto aleatorio, s= efecto estacional. *indica el modelo final.

Modelo	Formulación	WAIC	LCPO	Tiempo (s)
1	β	13,068.03	3.61	3.84
2	β +Prof+W _i	12,145.64	3.37	78.8
3	β +s(Prof)+W _i	12,146.44	3.36	143.52
4	$\beta {+} Prof{+}TSM{+}W_i$	12,297.62	11.41	39.542
5	β +Prof+s(TSM)+W _i	12,189.29	3.76	150.751
6	β +Prof+Chl-a+W _i	12,147.60	4.13	39.28
7	$\beta {+} Prof {+} W_i {+} A \tilde{n} o_i$	12,123.67	3.36	61.75
8	$\beta + Prof + W_i + A \tilde{n} o_i + M e s_s$	12,128.33	3.64	85.98
9*	$\beta + Prof + W_i + A \tilde{n} o_i + Obs_i$	12,109.53	3.30	238.581
10	$\beta + Prof + A \tilde{n} o_i + Obs_i$	12,209.76	3.38	25.98

8.1.1 Profundidad

El efecto de la profundidad en la abundancia relativa de merluza norteña es importante, y muy probablemente influencia la distribución de merluza. Sin embargo, afecta de forma distinta a la presencia/ausencia (P/A) y a la abundancia relativa (AR) (Fig. 17). El promedio del efecto de la profundidad en la probabilidad de P/A fue de 0.039 con un intervalo de credibilidad al 95% (95%IC) de 0.025–0.055. Por lo tanto, el modelo predice que, a mayor profundidad, es más probable la presencia de merluza norteña en el NGC. La posterior marginal de la profundidad en la P/A tuvo un 100% de probabilidades de ser mayor a 0 (Fig. 17-A). Por su parte, el efecto de la profundidad en la profundidad en la probabilidad de AR se centró en una media de 0.001 (95%IC: -0.001– 0.003). El efecto de la profundidad en la abundancia relativa tuvo un 76% de probabilidades de ser mayor a cero (Fig. 17-B).



Fig. 17. Densidad posterior marginal del efecto la profundidad en la probabilidad de presencia/ausencia (**A**) y de abundancia relativa (**B**) de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California durante enero–abril de 2015–2019.

8.1.2 Dependencia espacial

Se estimó el efecto espacial, que indica la variabilidad intrínseca de los datos independientemente de las variables ambientales. Es decir, el efecto de autocorrelación que está siendo generado por procesos etológicos como depredación, competencia o agregación. Tanto el rango como la desviación estándar del efecto espacial fue mayor para la P/A que para la AR. La desviación estándar del efecto espacial fue de 2.99 (95%IC: 1.77–4.60) (Fig. 18-A) para la P/A y 0.41 (95%IC: 0.22–0.69) (Fig. 18-C) para la AR. El rango en el que existe dependencia espacial para la P/A fue de 0.75 (95%IC: 0.43–1.21) (Fig. 18-B) y para la AR de 0.47 (95%IC:0.24–0.88) (Fig. 18-D).



Fig. 18. Densidad posterior marginal de la desviación estándar y rango del efecto espacial en la probabilidad de presencia/ausencia (**A-B**) y de abundancia relativa (**C-D**) de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California durante enero–abril de 2015–2019.

El promedio del efecto espacial de la P/A tuvo un rango de -4.49–5.27, mientras que para la AR fue de -0.48–0.63. Para el caso de la probabilidad de presencia, la visualización del promedio del efecto espacial indica que existe mayor asociación espacial en la zona entre 29.5°– 30.5°N de forma casi homogénea, con valores menores cercanos a la costa de Baja California (Fig. 19-A). Además, indica que, a latitudes mayores, el efecto espacial es negativo, es decir no existe (tonos más azules), y que a latitudes menores el efecto espacial es mínimo (tonos verdes). Por su parte, la desviación estándar indica que en los extremos sur y norte del área de estudio se tiene un mayor desconocimiento del efecto espacial (Fig. 19-B).



Fig. 19. Visualización del promedio (**A**) y desviación estándar (**B**) de la autocorrelación espacial en el modelo jerárquico Bayesiano de la probabilidad de presencia/ausencia de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California durante enero–abril de 2015–2019. **A**= Promedio, **B**= Desviación estándar. Los valores mínimos de la autocorrelación espacial se representan con tonos más azules y los máximos con tonos más rojos, como lo indica la escala a la derecha de cada gráfico.

En el caso de la probabilidad de AR, la visualización del efecto espacial indica que existen centros actividad (tonos más rojos), localizados en: 1) la zona norte de la pendiente de la cuenca Delfín, por encima de los 30°N y entre 113.5–114°O; 2) la zona norte de la isla Ángel de la Guarda, 3) la costa de Sonora, en una región entre 112.5–113°O, por encima de los 30°N,

particularmente por debajo de 100 m. Además, indica que los sitios con probabilidades mínimas de abundancia (tonos azules) se encuentran al norte de la isla Tiburón y en puntos intermedios entre los otros centros de actividad (Fig. 20-A). La desviación estándar de la probabilidad de abundancia indica que la región con menor dispersión es precisamente el área actual de pesca y que a latitudes superiores e inferiores existe mayor dispersión (Fig. 20-B).



Fig. 20. Visualización del promedio (**A**) y desviación estándar (**B**) de la autocorrelación espacial en el modelo jerárquico Bayesiano de la probabilidad de abundancia relativa de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California durante enero–abril de 2015–2019. **A**= Promedio, **B**= Desviación estándar. Los valores mínimos de la autocorrelación espacial se representan con tonos más azules y los máximos con tonos más rojos, como lo indica la escala a la derecha de cada gráfico.

8.1.3 Variabilidad temporal

El año tuvo un efecto no lineal en ambos procesos (P/A y AR) de merluza norteña en el NGC. Para ambos procesos el mayor efecto se estimó en 2015, seguido de una disminución en 2016, una estabilización durante 2017–2018 y la mayor reducción durante 2019. La varianza promedio del efecto anual fue menor en la probabilidad de P/A: 0.004 (95%IC: 0.001–0.015) (Fig. 21-A), que en la de abundancia: 0.825 (95%IC: 0.641–1.792) (Fig. 21-B).



Fig. 21. Visualización del efecto parcial del año en el modelo jerárquico Bayesiano espacialmente explícito de la presencia/ausencia (**A**) y abundancia relativa (**B**) de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California durante enero–abril de 2015–2019. La línea continua representa el promedio del efecto parcial y las líneas entrecortadas representan el intervalo de credibilidad al 95%.

8.1.4 Efecto aleatorio del observador

No se observó ningún efecto del observador en la P/A de merluza norteña en el NGC (Fig. 22-

A). Sin embargo, el efecto del observador mostró una varianza promedio de 0.048 en la AR (95%IC: 0.025–0.09) (Fig. 22-B).



Fig. 22. Visualización del efecto parcial del observador en el modelo jerárquico Bayesiano espacialmente explícito de la presencia/ausencia (**A**) y abundancia relativa (**B**) de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California durante enero–abril de 2015–2019. La línea continua representa el promedio del efecto parcial y las líneas entrecortadas representan el intervalo de credibilidad al 95%.

8.2 Predicción de ocurrencia y abundancia

El modelo predictivo requirió 7,183 s (2 h), para completar las estimaciones de la probabilidad posterior conjunta para ambos procesos (presencia/ausencia y abundancia relativa). La única variable ambiental que resultó relevante en la definición del hábitat de merluza norteña en el NGC fue la profundidad (Tabla 10). Por lo tanto, el modelo predijo que la probabilidad promedio de presencia en la zona de estudio es de 0.79 (95%IC: 0.28–1.00) y que su hábitat potencial ocupa una región de cerca del 80% del área de estudio, en el lapso de enero-abril (Fig. 23-A).



Fig. 23. Predicción de la probabilidad promedio (**A**) y desviación estándar (**B**) de la ocurrencia de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California durante enero–abril de 2015–2019. Los valores mínimos se representan con tonos más azules y los máximos con tonos más rojos, como lo indica la escala a la derecha de cada gráfico.

Así pues, se estimó la probabilidad de ocurrencia a distintos estratos de profundidad definidos arbitrariamente en función del comportamiento de los datos (I= <50 m; II= 50 - 100 m; III= 100 - 200 m y IV = >200 m). El modelo predijo que, el estrato IV, es prácticamente

seguro encontrar merluza norteña en el NGC, dicho estrato se centra en la zona que rodea a las grandes islas, principalmente la isla Ángel de la Guarda (Fig. 24).



Fig. 24. Probabilidad de ocurrencia de merluza norteña (*Merluccius productus*) en diferentes estratos de profundidad durante enero-abril de 2015–2019. Estrato I = <50 m; Estrato II = 50-100 m; Estrato III = 100 - 200 m y Estrato IV =>200 m). PO= Probabilidad de Ocurrencia (Presencia).

Por su parte, el modelo predijo que la abundancia relativa promedio de merluza norteña en el área de estudio durante enero–abril de 2015–2019 fue de 199 kg/h (95%IC: 1.47 – 21,426 kg/h). La mayor abundancia relativa (tonos más rojos) se predijo al norte de la isla Ángel de la Guarda lo que puede interpretarse como un centro de actividad entre 29.5–30.5°N. Por su parte, el modelo predice una probabilidad casi nula de abundancia de merluza norteña en el AGC (tonos más azules) (Fig. 25-A). El modelo indica que la menor desviación estándar (tonos más azules) se encuentra en el centro de actividad y que la dispersión se incrementa hacia los extremos sur y norte de la zona de mayor abundancia (tonos más rojos) (Fig. 25-B). La desviación estándar geométrica promedio en toda el área de estudio fue de 11.89 kg/h.



Fig. 25. Predicción promedio de la abundancia relativa (**A**) y desviación estándar (**B**) de la abundancia relativa (kg/h) de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California durante enero–abril de 2015–2019. Se utilizaron unidades logarítmicas para mejorar la visualización. Los valores mínimos se representan con tonos más azules y los máximos con tonos más rojos, como lo indica la escala a la derecha de cada gráfico.

La abundancia relativa en el centro de actividad es 22 veces mayor a la media geométrica general del área de estudio, con predicciones promedio de 4,570 kg/h (DE= 9.63 kg/h). El centro de actividad tiene un área marina de aproximadamente 13,000 km² (Fig. 26). Además, las predicciones de abundancia en esta zona son más homogéneas que en el resto del área de estudio pues la desviación estándar geométrica promedio de la CPUE en el centro de actividad (9.63 kg/h) fue 20% menor que la de toda el área de estudio (12 kg/h).



Fig. 26. Predicción promedio de abundancia relativa de merluza norteña *Merluccius productus* en el norte del golfo de California durante enero-abril de 2015–2019. Las líneas negras entrecortadas indican el área aproximada de un centro de actividad de ~13,000 km² donde la abundancia relativa (promedio=4,570 kg/h; DE=9.63 kg/h) es 22 veces mayor al promedio general del área de estudio (promedio=199 kg/h; DE=12 kg/h). La escala de color indica el logaritmo natural de la abundancia relativa. El promedio y la desviación estándar son geométricas. Los valores mínimos de abundancia relativa se representan con tonos más azules y los máximos con tonos más rojos, como lo indica la escala a la derecha del gráfico.

9. Discusión

9.1 Distribución de merluza norteña en el NGC

El modelo de obstáculo usado en este estudio permitió estimar los efectos de las distintas variables probadas y ofrecer una predicción de la presencia/ausencia (P/A) y de la abundancia relativa (AR). El modelo final incluyó cuatro efectos de diferente naturaleza para estimar ambos procesos de merluza norteña en el NGC: una variable ambiental (profundidad), la dependencia espacial (autocorrelación estadística), y efectos aleatorios interanual y del observador. Sin embargo, el efecto en cada proceso es ligeramente distinto.

La profundidad fue la única variable ambiental determinante de la distribución potencial de merluza norteña en el NGC. El modelo final predice que la ocurrencia de merluza norteña es altamente probable a profundidades mayores a 200 m. Lo anterior concuerda por lo observado por otros autores para la merluza norteña en la costa oeste de Estados Unidos y Canadá, donde se ha detectado a profundidades >120 m, particularmente en regiones cercanas a 200 m (Agostini et al., 2006; Malick et al., 2020).

En el presente estudio, la profundidad máxima observada fue de 340 m. Sin embargo, el modelo predice altas probabilidades de ocurrencia hasta 1,023 m, en la región entre y al sur de la RGI. Esa región es inaccesible actualmente para los barcos arrastreros debido a la longitud del cable necesaria para alcanzar tales profundidades. Sin embargo, las predicciones del modelo pueden ser contrastadas con las observaciones de otros autores que han reportado la presencia de merluza norteña hasta 540 m de profundidad en la zona en la RGI (Mathews et al., 1974; Acevedo-Cervantes et al., 2009; Godínez-Pérez, 2016). Las variables ambientales obtenidas en superficie fueron irrelevantes en el modelo predictivo (TSM y Chl-a). La preferencia de la merluza norteña a distribuirse en zonas profundas puede asociarse con las condiciones ambientales que imperan en dicha zona (*e. g.* flujo de corriente, temperatura, oxígeno disuelto, tipo de fondo, etc.). Sin embargo, se requieren investigaciones puntuales en este sentido para elucidar las variables más importantes para la merluza norteña en el NGC.

Se ha observado que el flujo de la corriente subsuperficial de California es importante para la merluza norteña en el Pacifico nororiental y que habita en un rango de temperatura de fondo 3.5° C – 17.5°C (Agostini et al., 2006). En el NGC, temperaturas <18 °C se encuentran a profundidades >100 m (Lavín and Marinone, 2003). Por su parte, mediciones *in situ* de la temperatura del mar durante los arrastres de pesca de merluza indican valores de 12.9 °C – 14.1°C con promedio de 13.2 °C (DE = 0.23 °C) (Zamora-García y Stavrinaky-Suárez, 2020). Por su parte, estudios recientes reportan la presencia de merluza norteña en la cuenca Salsipuedes (canal de Ballenas) ubicado al suroeste de la isla Ángel de la guarda a profundidades de 339 – 457 m, en un rango de temperatura de 8.16 °C–11.51 °C (Gallo et al., 2020).

La concentración de oxígeno puede ser un factor limitante en la distribución de esta población de merluza norteña en latitudes menores a 28 °N. El oxígeno disuelto en la zona profunda del NGC (2 ml/l) es mucho mayor a la reportada para el sur del golfo de California (SGC) (<0.5 ml/l), pues el SGC se encuentra influenciado por la zona de mínimo oxígeno del Pacífico (Acevedo-Cervantes et al., 2009; Hendrickx and Serrano, 2014). Tanto las diferencias en el oxígeno disuelto entre ambas regiones (NGC y SGC) como el abrupto gradiente de profundidad en la RGI, sustentan la hipótesis del aislamiento de la población de merluza norteña

en el NGC (Mathews, 1975, 1985; García-De León et al., 2018). Sin embargo, hace falta investigación al respecto.

9.2 Abundancia relativa de merluza norteña en el NGC

Los procesos de AR y P/A de merluza norteña en el NGC difieren. Por un lado, en el proceso de abundancia relativa, el efecto espacial tuvo una mayor influencia pues este se asocia con el comportamiento gregario de la especie durante la época de reproducción (Bailey et al., 1982; Ressler et al., 2007). Por otro lado, los centros de actividad (máxima AR) podrían estar asociados con las agregaciones de desove. El centro de actividad encontrado en este estudio queda inscrito en el área de desove previamente reportada (29 °–31 °N) para la población de merluza norteña en el NGC durante el invierno (Mathews, 1985; Denton-Castillo, 2018). Por su parte, en conjunto ambos modelos sugieren que cuando termina el evento reproductivo (y la temporada pesca), las merluzas norteñas más grandes migran a mayores profundidades, como se ha observado para otras especies de merluza en otras áreas (Izquierdo et al., 2021). La segregación batimétrica por longitudes podría explicar el hecho de que durante enero-marzo, se reduzca tanto la abundancia relativa como la talla promedio de merluza capturada entre 111–335 m, como se demostró anteriormente (apartados *6.1* y *6.2* del Capítulo I).

9.3 Variabilidad temporal

En el presente enfoque de modelación, no se hizo ningún supuesto sobre la variabilidad interanual de la P/A o AR de merluza norteña en el NGC debido a dos razones: 1) el trabajo está enfocado a la probabilidad de P/A y AR en el espacio, es decir en la predicción del área de la distribución potencial a través de la probabilidad de P/A y el hábitat preferencial a través de la AR y 2) la serie temporal es corta y los datos de abundancia relativa muestran una variación aleatoria en el tiempo.

Por su parte, la variabilidad temporal en el GC está representada principalmente por variaciones de la TSM a distintas escalas; de mesoescala, estacional, anual, decadal, asociada con el fenómeno del niño y el cambio climático (Lluch-Cota et al., 2010). Además, la TSM ha sido considerada la variable ambiental más relevante en la variación de la abundancia relativa de otros recursos pesqueros en el NGC (Ruiz-Barreiro et al., 2019). La dinámica oceánica en la superficie podría afectar el reclutamiento de merluza norteña en años subsecuentes, debido a que los huevos de merluza norteña flotan hasta la base de la capa de mezcla después de ser liberados y por lo tanto, en esa profundidad pueden concentrarse o dispersarse en función de la dinámica oceanográfica de la capa de mezcla (Bailey et al., 1982; Sánchez-Velasco et al., 2009). Sin embargo, debido a que los datos del presente estudio no sugieren alguna relación entre la ocurrencia/abundancia relativa de juveniles o adultos con la dinámica de superficie, sería relevante evaluar el efecto de las condiciones de superficie con desfase temporal, pues se sabe que la abundancia relativa de merluza norteña depende de la supervivencia de sus larvas, que a su vez se asocia con que las condiciones ambientales de la capa de mezcla les favorezcan o no (Hamel et al., 2015). En el presente estudio, la inclusión de la TSM fue irrelevante dados los hábitos demersales de la merluza norteña, así como la supuesta homogeneidad en la temperatura del agua en la zona profunda (>100 m) del NGC (Lavín y Marinone, 2003). Futuras investigaciones que relacionen la presencia de merluza con las variables ambientales de fondo podrán ofrecer mejores respuestas respecto a las causas de la variación temporal en la abundancia relativa de merluza norteña en el NGC.

Se sabe que la temporada de desove de merluza norteña en el NGC ocurre cada año entre diciembre–mayo, principalmente entre diciembre–febrero (Denton-Castillo, 2018) y que, al terminar la temporada de desove, termina la temporada de pesca (*Capítulo I*). Sin embargo, el modelo indica que el mes no es relevante, al menos como un efecto aleatorio cíclico. Esto tiene que ver con la falta de contraste con los meses posteriores para los que no hay datos, pues estos son dependientes de la pesca. Asimismo, a pesar de que se sabe que la tasa de captura disminuye significativamente de enero-marzo (Fig. 5-B), no se incorporó el efecto mensual como fijo debido a que ese efecto ya fue abordado en el capítulo anterior y de nuevo, no fue el objetivo del presente capítulo.

9.4 Efecto del observador

El modelo contempla un error de observación que se distribuye de forma binomial para la ocurrencia y lognormal para la abundancia relativa, implícitos en las funciones de verosimilitud (Hernández, 2007). A pesar de que la naturaleza de los datos se ajusta a estos supuestos, es importante considerar que la agudeza de los sentidos, preconceptos, criterios, sesgos personales y niveles de especialización de cada observador son distintos (Sevilla, 1993). Además, rara vez se repiten los observadores en el programa de técnicos a bordo de la pesquería de merluza del NGC. Por lo tanto, la inclusión del efecto aleatorio del observador permite, en última instancia, conocer la dispersión extra que añaden los observadores particularmente en la estimación de la captura. Al considerarla el efecto de una variable dentro del modelo, su efecto se anula (Maunder y Punt, 2004) y por lo tanto, las estimaciones realizadas en este estudio gozan de una mayor precisión en la estimación.

10. Conclusiones

- La profundidad define la distribución potencial de merluza norteña en el NGC.
- La temperatura superficial del mar y la clorofila-a no tienen ningún efecto en la ocurrencia o abundancia de merluza norteña en el NGC.
- La presencia de otros individuos de merluza norteña es relevante en la probabilidad de ocurrencia y abundancia de merluza norteña. Es decir, existe dependencia espacial entre las capturas.
- A profundidades mayores a 200 m, es altamente probable encontrar merluza norteña en el NGC.
- El área que circunda a la isla Ángel de la Guarda es el área de distribución más probable de merluza norteña en el NGC.
- La zona de agregación de merluza norteña se define por un polígono de ~13,000 km² al norte de la isla Ángel de la Guarda entre 29.5°–30.5° de latitud norte.
- En la zona de agregación de merluza norteña en el NGC es posible obtener CPUE de 4,570 kg/h, en promedio.
- La subjetividad del observador reduce la precisión en las estimaciones de abundancia relativa.

11. Recomendaciones

- Considerar la dependencia espacial de las capturas en las estimaciones de abundancia de merluza norteña en el NGC para reducir sesgos potenciales.
- Estimar la estructura de edades de la captura de merluza norteña en el NGC para conocer el tiempo de reclutamiento a la pesquería y evaluar, en retrospectiva, la relación de la supervivencia de merluza norteña con eventos climáticos pasados.
- Explorar la variación espaciotemporal de la talla, edad y proporción sexual de la merluza norteña capturada en el NGC para evaluar potenciales segregaciones espaciales para planear espacialmente la pesca.
- Considerar el efecto del observador en futuros modelos de evaluación para reducir el sesgo que induce.
- Conocer otras variables ambientales como óxigeno disuelto en la profundidad de captura de merluza norteña en el NGC.

12. Nuevas preguntas

- ¿La CPUE de merluza es hiperestable por la agregación?
- ¿El enfoque aquí presentado puede servir para estandarizar la abundancia relativa de merluza norteña en el NGC?
- ¿Cuál es la estructura de edades de la merluza norteña capturada en el NGC?
- ¿Qué porcentaje de merluzas norteñas están siendo capturadas por encima de la edad/longitud mediana de madurez?
- ¿Existe un hábitat preferencial por fase de madurez (juveniles y adultos) en función de la longitud o edad de la merluza norteña en el NGC?

IV. Edad, crecimiento y madurez de la merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California.

1. Introducción

Existen por lo menos cuatro poblaciones de merluza norteña (*Merluccius productus*) en el océano Pacífico nororiental (Iwamoto et al., 2015). La población de merluza norteña más recientemente identificada habita el norte del golfo de California (NGC) y es considerada una población en proceso de aislamiento de la población migratoria de la corriente de California (CC) (García-De León et al., 2018). La merluza norteña del NGC se captura comercialmente desde hace por lo menos 20 años, y a pesar de su creciente importancia pesquera en México, a la fecha se desconocen los niveles óptimos de explotación que garanticen la sostenibilidad de la pesquería.

Para estimar los niveles de explotación sostenible para una pesquería, se requiere la implementación de modelos de evaluación de stock, los cuales directa o indirectamente, toman en cuenta los procesos poblacionales (dinámica poblacional) que afectan la biomasa de un stock (King, 2013). La biomasa del stock se reduce debido a la mortalidad, ya sea natural o por pesca, e incrementa por medio del crecimiento individual y la reproducción (Haddon, 2011). Por lo tanto, la carencia de información sobre la dinámica poblacional limita la capacidad de incorporar estrategias de manejo adecuadas para el stock en cuestión. Tal es el caso de la población de merluza norteña del NGC, pues actualmente existe muy poca información sobre su dinámica poblacional.

A pesar de no existir información local sobre la dinámica poblacional de merluza norteña en el NGC, existe bastante información sobre la misma especie en otras regiones. De

84

hecho, los modelos de evaluación de merluza norteña generados en EE. UU. y Canadá son considerados los más ricos en datos de la costa del Pacífico (Helser and Alade, 2012). Debido a la antigüedad de la pesquería de merluza norteña en esos países, la información básica se generó principalmente en las décadas de 1960 a 1980.

En otras regiones, se ha identificado que el crecimiento del otolito de merluza norteña es proporcional a la longitud del pez y que, por lo tanto, son estructuras válidas para la estimación de la edad. Además, existe consenso en que los anillos de crecimiento se forman anualmente, pues se observan tanto en la superficie como en el núcleo de los otolitos, y ha sido posible dar seguimiento a algunas cohortes a través de varios años (Best, 1963; Dark, 1975; Beamish, 1979). Best (1963), estimó una longevidad de 13 años y una longitud asintótica de 63.9 cm en las costas de California (EE. UU). Años después, Dark (1975) encontró que la merluza norteña en toda la costa del Pacífico crece rápidamente durante los primeros tres años, y que alcanza su longitud asintótica entre los 10–13 años. Por su parte, Beamish (1979) encontró que la merluza norteña del estrecho de Georgia (Canadá) vive hasta 17 años y que la lectura superficial de otolitos conduce a una subestimación sistemática de la edad, particularmente para otolitos con más de 11 anillos de crecimiento, los cuales muestran poca definición y separación entre sí.

La técnica de estimación de la edad por medio del conteo de anillos de crecimiento ha mostrado resultados satisfactorios para distintas especies de merluza, como: *Merluccius merluccius* en España (Piñeiro y Saínza, 2003), Turquía (Soykan et al., 2015) e Italia (Ligas et al., 2011); *M. capensis y M. paradoxus*, en Sudáfrica (Durholtz et., 2015); *M. australis* en Nueva Zelanda (Horn, 2015); *M. hubbsi* en Argentina-Uruguay (Lorenzo y Defeo, 2015) y Brasil (Vaz-Dos Santos et al., 2007; Silva-Da Costa et al., 2018), así como para *M. gayi* en chile (Cerna et al., 2013).

En México, por medio del conteo de anillos en otolitos se ha estimado que la merluza norteña vive hasta 5 años en el sur del golfo de California (SGC) (Mathews, 1975) y 12 años en la costa oeste de Baja California Sur (Salinas-Mayoral, 2018) con una longitud máxima de 27.50 cm LE (Tabla 12). Sin embargo, no existen estimaciones de edad para la población de merluza norteña del NGC y se desconoce la estructura de edades de la captura. El conocimiento de la estructura de edades permite comprender las variaciones en el reclutamiento, crecimiento, mortalidad y el potencial reproductivo del stock, además de proveer información sobre la respuesta de un stock a estresores externos como la variabilidad ambiental y explotación (Ailloud et al., 2019).

El crecimiento de la merluza norteña ha sido descrito por el modelo de von Bertalanffy a lo largo del tiempo para las poblaciones de Canadá (Mcfarlane y Beamish, 1985; King et al., 2012), del stock migratorio (Dark, 1975; Helser y Alade, 2012) y México (Mathews, 1975; Balart-Paéz, 2005; Salinas-Mayoral, 2018). Sin embargo, su uso extendido no implica que siempre sea el más apropiado, pues existen otros modelos que pudieran ajustarse mejor a los datos de crecimiento (Katsanevakis y Maravelias, 2008). Además, es de esperarse que diferentes stocks exhiban distintos parámetros poblacionales (King, 2013) y existe un sesgo inherente al protocolo de muestreo, que debe ser tomado en cuenta (Walker et al., 1998). Por lo tanto, es necesario tener estimaciones locales del crecimiento que provean de información útil a los modelos de evaluación de stock.

Los parámetros poblacionales de las especies de merluza han demostrado ser altamente variables debido a adaptaciones locales al ambiente y denso-dependencia (Ho, 1990; Helser y Alade, 2012). Debido a ello, es de esperarse que los parámetros de crecimiento de la merluza norteña del NGC sean diferentes a los reportados en la literatura, considerando el proceso de aislamiento que atraviesa la población, y los niveles bajos de explotación a los que ha estado sujeta, en comparación con las poblaciones de merluza norteña de EE. UU. y Canadá.

Por su parte, los estudios reproductivos en otras regiones indican que la merluza norteña es un desovador parcial con fecundidad determinada (Brown-Peterson et al., 2011) que realiza migraciones y agregaciones invernales de desove (Saunders y Mcfarlane, 1997), y que madura a partir de su tercer año de vida a distintas longitudes corporales, con una amplia variabilidad intraespecífica (Tabla 13). En el NGC, ocurre una agregación de desove de merluza norteña cada año entre enero-mayo, con máximos en febrero y se estima que alcanzan la madurez sexual entre 31.5–42.8 cm LE (Denton-Castillo, 2018). Sin embargo, no existen antecedentes locales sobre la edad a la que la merluza norteña del NGC alcanza la madurez sexual.

Actualmente, se sabe que la población de merluza norteña del NGC alcanza mayores longitudes a las reportadas en otras regiones (Zamora-García et al., 2020). Sin embargo, se desconoce la edad, el crecimiento y la proporción de organismos maduros en función de la edad de merluza norteña del NGC. Para llenar estos vacíos de información, en el presente estudio se estimó la edad, crecimiento y proporción de madurez en función de la edad de la merluza norteña del NGC.

Además, con la intención de proveer tanto las estimaciones puntuales de los parámetros de crecimiento y madurez, como la incertidumbre asociada en términos probabilísticos, los modelos de crecimiento y madurez se ajustaron por medio del enfoque Bayesiano (*6.2 Inferencia Bayesiana*).
2. Justificación e importancia

La estimación del crecimiento permite conocer el orden cronológico de las respuestas biológicas de una población a las variaciones ambientales y el rendimiento esperado al capturar una especie en diferentes momentos de su vida (Hoenig y Gruber, 1990). El crecimiento, en combinación con información sobre el estado de madurez sexual permite estimar la edad y talla a la que el 50% de la población se ha convertido en adulta ($E_{50\%}$ y $L_{50\%}$, respectivamente). Estos indicadores permiten identificar la fracción de la población que está siendo explotada, lo que puede ser de utilidad para alimentar modelos de evaluación de stock que deriven en acciones de manejo que protejan el potencial reproductivo del stock (Márquez-Farías, 2020).

3. Preguntas e hipótesis

- El conteo de anillos sobre cortes del núcleo de los otolitos *sagitta* es una técnica válida para la estimación de la edad de la merluza norteña del NGC.
- ¿Cuál es el nivel de sesgo o variabilidad en el conteo de anillos de crecimiento sobre corte de otolitos *sagitta* de merluza norteña del NGC?
- ¿Cuál es la estructura de edades de la captura de merluza norteña del NGC?
- ¿Cuál es la relación entre los grupos de edad y longitud de merluza norteña del NGC?
- ¿Cuál es la proporción de organismos maduros e inmaduros en la captura y como cambia dicha proporción con la edad de merluza norteña en el NGC?
- ¿Cuál es la diferencia entre modelar el crecimiento de merluza norteña en el NGC por métodos frecuentistas y Bayesianos?
- ¿Qué modelo describe mejor el crecimiento de merluza norteña en el NGC?
- ¿Cuál es la edad (talla) mediana de madurez sexual de merluza norteña en el NGC?

4. Objetivos

4.1 General

Estimar la edad, crecimiento y proporción de madurez sexual de la merluza norteña capturada en el NGC, por medio del conteo de anillos en los otolitos *sagitta*.

4.2 Específicos

- Evaluar la proporcionalidad del crecimiento del otolito y la longitud estándar.
- Estimar el sesgo, simetría y precisión de las lecturas sobre cortes de otolitos.
- Estimar la estructura de edades de la captura durante 2015 y 2016.
- Calcular la clave edad-longitud.
- Evaluar el estado de madurez sexual de la muestra.
- Estimar la proporción de organismos maduros por sexo y grupo de edad.
- Identificar el mejor modelo para describir el crecimiento.
- Comparar los enfoques frecuentista y Bayesiano en la estimación del crecimiento.
- Estimar la proporción de madurez en función de la edad a través del modelo logístico.
- Analizar las diferencias en el crecimiento y madurez entre sexos.
- Evaluar la calidad del ajuste de los modelos de crecimiento y proporción de madurez, así como la correlación entre sus parámetros.

5. Métodos

Como se describió anteriormente (*5.1 Colección de datos y muestras*), durante las campañas de muestreo en la flota industrial arrastrera se obtuvieron registros biométricos (LE, PT); se asignó el sexo y se determinaron las fases de madurez de acuerdo con Holden y Raitt (1975). De una submuestra de los individuos examinados, se extrajeron otolitos *sagitta* para la determinación de edad por medio del conteo de anillos concéntricos. Entre 2015 y 2016 se obtuvieron 328 otolitos *sagitta* de merluza norteña (Fig. 27) por medio de la exposición del sáculo del oído

interno de los especímenes muestreados. Posteriormente, los otolitos fueron lavados, etiquetados y almacenados en recipientes plásticos separados para su traslado al laboratorio.



Fig. 27. Aspecto físico de un otolito *sagitta* de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California. Fotografía: M. R. Johnson.

5.1 Proporcionalidad entre el crecimiento de los otolitos y de la longitud estándar

Para evaluar la proporcionalidad entre el crecimiento de los otolitos y la longitud estándar (LE) de los especímenes muestreados se midió el largo del otolito (LO) en mm desde el borde posterior hasta el rostro, usando un vernier electrónico con precisión de 0.1 mm. Se evaluó la correlación entre LO y LE a través del coeficiente de correlación de Pearson. Además, se ajustó un modelo lineal entre ambas variables para estimar los parámetros que describen dicha relación.

5.2 Lectura de anillos de otolitos

Para realizar la lectura y conteo de los anillos de crecimiento, se usó la técnica quemado y corte de otolitos, que ha sido validada para la estimación de edad de merluza norteña hasta 12 años (Chilton y Beamish, 1982; Mcfarlane y Beamish, 1985; King et al., 2012).

Los otolitos se quemaron ligeramente en flama de etanol hasta observar un tono café pálido en la superficie. Los otolitos quemados se fijaron en resina epóxica y se dejaron secar por 24 horas. Posteriormente, se obtuvieron cortes a través del núcleo de los otolitos fijados usando una cortadora de baja velocidad (Isomet Buehler) equipada con navajas gemelas con punta de diamante y 0.24 mm de separación entre ellas (Fig. 28). Los cortes de otolitos fueron pulidos con lijas de diferente numeración (600, 1000 y 1200 gránulos por cm²) y se les dio un pulido final con Alumina Micropolish de 0.3 μ , con la intención de eliminar las marcas de las navajas de la cortadora.



Fig. 28. Proceso de preparación de los otolitos de merluza norteña *Merluccius productus* del norte del golfo de California para lectura de edad. Diagrama editado por F. Márquez-Farías.

Los cortes fueron observados añadiendo una gota de glicerina en el portaobjetos montado en un microscopio estereoscópico digital marca Nikon® con luz reflejada y fotografiados con la cámara del microscopio con amplificación de 20X. Se creó un banco de

imágenes para realizar las lecturas (Fig. 29).



Fig. 29. Proceso de obtención del banco de imágenes con ampliación 20X de los cortes de otolitos sagitta de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de california.

Las secciones de otolitos de distintas especies de merluza muestran un patrón concéntrico de anillos translúcidos y opacos alrededor del núcleo (Piñeiro y Saínza, 2003). Cada par de anillos (uno traslúcido y uno opaco) fue interpretado como un ciclo anual, suponiendo que los anillos opacos se forman durante periodos de crecimiento rápido (verano) y los translúcidos se forman durante periodos de crecimiento lento (invierno) (Dark, 1975; Silva-Da Costa et al., 2018). Se registró el tipo de borde (translúcido u opaco) de cada sección de otolito.

5.2.1 Estimación de la edad

Tres lectores realizaron los conteos de pares de anillos de forma paralela y simultánea a partir del banco de imágenes. Previo a la realización de las lecturas, se establecieron diversos criterios entre los lectores: 1) Dado que la luz es reflejada, las zonas que se aprecian oscuras son las que corresponden a los anillos translúcidos y las zonas claras son consideradas opacas; 2) alrededor del núcleo se observan al menos tres anillos "falsos" asociadas con cambios en el desarrollo temprano (Piñeiro y Saínza, 2003), el conteo inició después de ellas; 3) una marca de edad está

representada por un par de anillos concéntricos, uno claro y uno obscuro observados claramente (Fig. 30). La edad "observada" se asignó a una muestra cuando existió consenso en el número de anillos por al menos dos lectores, cuando las tres lecturas fueron diferentes, la muestra se descartó.



Fig. 30. Corte transversal del núcleo de otolitos *sagitta* de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California. Se observan 10 (**A**) y 3 (**B**) pares de anillos, respectivamente.

5.2.2 Sesgo, simetría y precisión de las lecturas

El sesgo entre lectores se evaluó visualmente por medio de gráficos de sesgo (Campana et al., 1995). Dichos gráficos muestran el valor promedio y el intervalo de confianza del número de anillos asignado por dos lectores respecto a una línea diagonal de coincidencia exacta hipotética (1:1). Se consideró como lector de referencia a aquel con mayor experiencia en lectura de edad en estructuras duras de acuerdo con lo recomendado por Ogle (2016).

Por su parte, se realizaron pruebas de simetría para evaluar las diferencias estadísticas en los conteos entre lectores. La prueba de Bowker (Hoenig et al., 1995) evalúa la diferencia entre las celdas que están en la misma posición debajo y encima de la diagonal (1:1), la prueba de Evans-Hoenig examina las diferencias en los valores relativos de las subdiagonales superiores e inferiores a la diagonal y la prueba de McNemmar (Evans y Hoenig, 1998) evalúa las diferencias de todos los valores por encima y debajo de la diagonal. Dichas pruebas detectan diferencias significativas a partir de una distribución χ^2 .

La precisión de las lecturas se determinó entre cada par de lectores y entre los 3 lectores por medio del índice de porcentaje de error promedio (APE, por sus siglas en inglés):

$$APE = 100 \left\{ \frac{1}{N} \sum_{j=1}^{N} \left[\frac{1}{r} \sum_{i=1}^{R} \frac{|X_{ij} - \bar{X}_j|}{\bar{X}_j} \right] \right\}$$
(3.1)

Y el coeficiente de variación (CV) (Campana, 2001):

$$CV = 100 \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^{R} \frac{(X_{ij} - \bar{X}_j)^2}{R - 1}}}{\bar{X}_j}$$
(3.2)

donde X_{ij} = número de anillos del pez *j* contados por el lector *i*;

 \overline{X}_j = promedio del número de anillos contados en el pez *j*;

R = número de lectores y

N = número de otolitos analizados.

5.3 Estructura de edades

Los datos de edad observada se utilizaron para realizar una descripción de la estructura de edades contenida en la muestra. Se definieron los rangos de edad observados para cada sexo en cada año de muestreo, se realizaron histogramas de frecuencia para cada sexo y año y se identificaron los grupos de edad más representativos, así como el promedio y desviación estándar de la edad para cada sexo. Además, se realizó un análisis de varianza de dos vías para explorar diferencias entre sexos y años.

5.4 Relación edad-longitud

El resumen de la estructura de edades se expresó en una tabla de frecuencias observadas en el intervalo de longitud *i* (filas) y edad *j* (columnas). Se obtuvieron las proporciones de cada grupo de edad *j* en cada intervalo de longitud *i*, dividiendo cada valor de la celda *ij* entre la suma de organismos en ese intervalo de longitud *i*, esto es: $P_{j|i} = \frac{n_{ij}}{n_i}$. A la tabla de proporciones condicionales de edad a la longitud se le conoce como clave edad-longitud.

Cada grupo de edad puede observarse en varios intervalos de longitud. Sin embargo, el sesgo de muestreo puede originar que el 100% de un grupo de edad se asigne a un intervalo de longitud específico, lo que le resta realismo y utilidad a la clave edad-longitud (Ogle, 2016). Para subsanar dicha situación se utilizó una regresión logística multinomial para generar una clave edad-longitud "suavizada".

En el caso base, la regresión logística multinomial contuvo solamente los intervalos de longitud para la comparación entre grupos se adicionó un factor explicativo (sexo, año) y se comparó la proporción del ajuste del modelo base (solo longitud) con el modelo complejo (sexo/año) y la evidencia de diferencias en la proporción de devianzas se evaluó por medio de una prueba de χ^2 . La regresión logística multinomial se ajustó usando las funciones del paquete "nnet" (Venables y Ripley, 2002).

5.5 Madurez sexual

Se ha observado que la asignación de fases de madurez sexual de merluza norteña en el NGC usando la clave de Holden y Raitt (1975), tiene un alto porcentaje de error. Por lo tanto, se observan organismos considerados "juveniles" de hasta 86 cm (Fig. 10). Esta situación limita el uso de los datos de madurez para estimar la relación entre la longitud (edad) y la madurez sexual de merluza norteña en el NGC (Denton-Castillo, 2018).

Para solventar esta situación, los datos de madurez se estandarizaron a la clave de madurez propuesta por Brown-Peterson et al. (2011). Este proceso requirió de seguir varios criterios de reclasificación: 1) los organismos considerados indiferenciados debido a que fue imposible asignar una fase de madurez, se excluyeron del análisis, 2) los organismos previamente considerados en fase 1 (inmaduro) cuya LE > 50 cm fueron considerados en fase 5 (regenerando), el resto se mantuvo en fase 1 y 3) las fases 3 (maduro) y 4 (maduro II) se integraron en la fase 3 (capaz de desovar) (Tabla 11).

A su vez, el punto de referencia de 50 cm LE se definió con base en dos criterios: 1) el 75% de los organismos agrupados como "inmaduros" se encuentra por debajo de 50 cm y 2) el 75% de los organismos que fueron registrados originalmente en fase 4 (desovando) estuvieron por encima de 45 cm. La fase 4 se consideró inequívoca pues se identifica fácilmente al ejercer presión en el abdomen de los individuos, debido a la expulsión de ovocitos y fluido seminal en hembras y machos de merluza norteña, respectivamente (Brown-Peterson et al., 2011). Para el

tratamiento estadístico, sólo los organismos clasificados en fase 1 se consideraron inmaduros y

a partir de la fase 2 se consideraron maduros (Tabla 11).

Tabla 11. Equivalencias entre fases de madurez usadas durante los monitoreos a bordo, la clave de madurez estandarizada y la clasificación binaria de la madurez. Los organismos se consideraron juveniles si fueron asignados en las fases 1 de la clave estándar, los demás fueron considerados maduros.

Clave usada a bordo	Clave estándar	Clasificación
(Holden y Raitt, 1975)	(Brown Peterson et al. 2011)	binaria
1. Inmaduro (<50 cm)	1. Inmaduro	0. Inmaduros
2. En desarrollo	2. En desarrollo	
3. Maduro	2 Capaz da dasayar	
4. Maduro II	5. Capaz de desovai	1. Maduros
5. Desovado	4. Regresando	
1. Inmaduro (>50 cm)	5. Regenerando	

Se evaluó la frecuencia de individuos considerados inmaduros y maduros por sexo y grupo de edad.

5.6 Modelación del crecimiento y proporción de madurez sexual

Los datos de edad, longitud y la clasificación binaria de la madurez se utilizaron para estimar dos procesos de la historia de vida de la merluza norteña del NGC, el crecimiento en longitud y la proporción de madurez en función de la edad. Para el crecimiento, se realizaron dos tipos de ajuste, un ajuste frecuentista y otro Bayesiano. En el caso del modelo de madurez, solo se presenta el ajuste Bayesiano, la justificación para esta decisión se explica más adelante y los detalles de los criterios de selección para cada caso se comentan a continuación.

5.6.1 Comparación y selección de modelos

Inicialmente, los modelos de crecimiento se ajustaron usando el enfoque frecuentista clásico. Es decir, se ajustó el modelo a los datos, y los parámetros se optimizaron a través de la minimización de la suma de cuadrados residuales (RSS, por sus siglas en inglés) por medio del algoritmo Gauss-Newton. Posteriormente, se utilizó el criterio de información de Akaike (corregido para mínimos cuadrados) para comparar entre modelos (Burnham y Anderson, 2004). Los intervalos de confianza de los parámetros se estimaron por medio de remuestreo (Bootstrap) no paramétrico. El ajuste de los modelos frecuentistas y la estimación de los intervalos de confianza se realizó usando las funciones del paquete "nlstools" (Baty et al., 2015) implementado en el software R vers. 4.0.3.

$$AIC_c = nlog(RSS) + 2k \tag{3.3}$$

donde n = número de datos observados y,

k = número de parámetros,

RSS = suma de cuadrados residuales

En una segunda fase, los modelos de crecimiento y madurez se ajustaron usando la teoría de inferencia Bayesiana (*6.2 Inferencia Bayesiana*). Como se mencionó anteriormente, el uso del enfoque Bayesiano requiere del contraste de una distribución de probabilidad previa para cada parámetro y una función de verosimilitud que surge de comparar un modelo estadístico con los datos observados para obtener una distribución posterior o "actualización" del conocimiento (Romakkaniemi et al., 2015). Cuando se utilizó más de un modelo para describir algún proceso, los modelos se compararon usando el criterio de información "ampliamente aplicable" o de Watanabe-Akaike (WAIC) (Evans, 2019):

$$lpd = \sum_{i=1}^{n} log\left(\frac{1}{s} \sum_{s=1}^{s} \pi(y_i | \theta_s)\right)$$
$$Pwaic = \sum_{i=1}^{n} var\left(log(\pi(y_i | \theta))\right)$$
$$WAIC = -2(lpd - Pwaic)$$
(3.4)

donde n = número de datos observados;

S = número de muestras de la distribución posterior;

 $\pi(y_i|\theta_s)$ = función de verosimilitud total del modelo (*Inferencia Bayesiana*);

var() = función de varianza sobre las muestras de la distribución posterior.

El modelo con menor valor de AIC o WAIC fue seleccionado como el mejor, para el ajuste frecuentista y Bayesiano, respectivamente. Los modelos Bayesianos se ajustaron mediante las funciones del software JAGS vers. 4.3.0¹⁰, implementado en el software R vers. 4.0.3.

¹⁰ JAGS. Just Another Gibbs Sampler. [Disponible en: <u>https://mcmc-jags.sourceforge.io/</u>, accedido el 31 de agosto de 2021].

5.6.2 Crecimiento

El crecimiento, definido como el incremento en tejido somático a través del tiempo, se explica a través de la relación entre la edad observada de un organismo y alguna dimensión corporal de referencia, en este caso, la longitud estándar de la merluza norteña. El proceso de crecimiento puede ser de distintas formas en función de la estrategia de historia de vida del organismo en cuestión. Tales "formas" de crecimiento se pueden expresar a través de modelos matemáticos que describan la relación entre la edad y la longitud. Por lo tanto, a través de la exploración de varios modelos de crecimiento, es posible analizar y contrastar diversas hipótesis sobre el crecimiento de un pez. El proceso de comparación y selección de modelos de crecimiento se explica a continuación.

5.6.2.1 Modelos de crecimiento

La justificación para seleccionar un grupo de modelos candidatos depende de la confrontación de hipótesis interesantes y sencillas (Burnham y Anderson 2004). Por lo tanto, se seleccionaron tres modelos con características y parámetros distintos siguiendo a Katsanevakis y Maravelias, (2008):

El modelo de von Bertalanffy:

$$L_t = L_{\infty} * 1 - exp(-k(t - t_0)), \qquad (3.5)$$

el modelo de Gompertz:

$$L_t = L_{\infty} * (exp(-exp(-k_1 * (t - t_1))), y$$
(3.6)

el modelo Logístico

$$L_t = \frac{L_{\infty}}{(1 + exp(-k_2 * (t - t_2)))}$$
(3.7)

100

donde L_t = longitud en el tiempo t (cm);

 $L\infty$ = longitud asintótica promedio (cm)

k =tasa exponencial a la que L_t se aproxima a $L\infty$ de (año⁻¹);

 t_0 = edad teórica del pez a la longitud cero (años);

 k_1 = tasa instantánea de crecimiento en el punto de inflexión (año⁻¹);

 t_1 = tiempo en el que ocurre el punto de inflexión (años);

 k_2 = tasa de crecimiento relativo cuando $t = -\infty$ (año⁻¹);

 t_2 = tiempo en el que ocurre la inflexión de la curva sigmoidea (años).

Para la estimación de los parámetros k y $L\infty$, se adoptó una función de verosimilitud lognormal para restringir los errores al rango de los números positivos (Doll y Jacquemin, 2018).

5.6.2.2 Probabilidad previa de los parámetros de crecimiento

Se realizó un análisis de los estudios publicados sobre edad y crecimiento de merluza norteña en su área de distribución (Tabla 12). En la tabla 12, se conservaron los valores de edad máxima (*Emax*), longitud máxima (*Lmax*) y longitud asintótica (L_{∞}) de 12 estudios (incluyendo los resultados del <u>Capítulo 1</u> del presente estudio) realizados desde Canadá hasta México. Sin embargo, para el ajuste de los modelos solamente se utilizó la información previa para L_{∞} por 3 razones principales:

- L_∞ es el único parámetro de crecimiento que tiene el mismo significado en los tres modelos usados: von Bertalanffy, Gompertz y Logístico (Katsanevakis y Maravelias, 2008);
- 2. L_{∞} está fuertemente correlacionada con el coeficiente de crecimiento, por lo tanto, es un componente primordial de los modelos de crecimiento (Pilling et al., 2002).
- 3. Existe una relación empírica demostrada entre L_{∞} y *Lmax* (Froese y Binohlan, 2000) y *Lmax* es observable.

El rango de *Emax* para merluza norteña es de 5–23 años (promedio=13.3, DE=5.3 años) y las hembras alcanzan una *Emax* (promedio=12.5, DE=0.7 años), 1.5 veces mayor que los machos (promedio=8, DE=4.2 años). Los valores de L_{∞} variaron de 26.3 – 88 cm LE (promedio=53.2 cm, DE=20.1 cm). En el NGC se estimó la mayor L_{∞} (promedio=83.4 cm, DE=4.6 cm), seguido de Estados Unidos (promedio=56.0 cm, DE=4.8 cm), Canadá (promedio=48.7 cm, DE=3.0 cm) y las estimaciones provenientes del SGC y BCS de la "merluza enana" (promedio=32.3 cm, DE=4.1 cm) (Vrooman y Paloma, 1977). Las hembras mostraron valores promedio de L_{∞} (promedio=58.6 cm, DE=23.7 cm) 10% mayores a los de los machos (promedio=52.3 cm, DE=20.9 cm).

Tabla 12. Parámetros de crecimiento (*Emax* =Edad máxima y *Lmax*= Longitud máxima y L_{∞} =Longitud asintótica) publicados para *M. productus* o sinonimias. LF=Longitud Furcal, LT=Longitud Total y LE= Longitud Estándar. Los valores se transformaron de su medida original (LT o LF) a LE usando las ecuaciones obtenidas en el apartado "*Relaciones biométricas*". C=Combinados, H=Hembras, M=Machos. ¹Los valores de L_{∞} son un promedio de los 24 valores presentados por los autores, ²del sur del golfo de California, ³del norte del golfo de California, ⁴de la costa occidental de Baja California Sur. ⁵los valores de L_{∞} se estimaron usando la ecuación $L_{\infty} = e^{(0.044+0.9841(\log (L_{max})))}$ (Froese y Binohlan, 2000).

Emax (años)	<i>Lmax</i> (cm)	$L\infty$ (cm)	Sexo	País	Fuente
17			С	Canadá	Beamish (1979)
23			С	Canadá	Chilton y Beamish (1982)
19	56.0 LF (50.4 LE)	57.0 LF (51.3 LE)	С	Canadá	Mcfarlane y Beamish (1985)
		54.1 LF (48.7 LE)	С		
		55.7 LF (50.2 LE)	Н	Canadá	King et al. (2012) ¹
		49.29 LF (44.4 LE)	Μ		
13	80.0 LT (65.3 LE)	63.9 LE	С	EE. UU.	Best (1963) ⁵
13		60.9 LF (54.9 LE)	С		
13	80.0 LF (72.3 LE)	61.2 LF (55.1 LE)	Н	EE. UU.	Dark (1975)
11	66.0 LF (59.5 LE)	56.3 LF (50.7 LE)	М		
13		55.4 LE	С	EE. UU.	Francis (1983)
7	39.0 LT (31.5 LE)	32.7 LT (26.3 LE)	С	México	Mathews (1975) ²
	107.0 LT (87.7 LE)	85.4 LE			Mathews (1985) ^{3,5}
5	33.5 LE	31.3 LE	С		
		31.5 LE	Н	México	Balart-Paéz (2005) ⁴
		31.6 LE	Μ		
12	27.5 LE	31.0 LE	С		
12	27.5 LE	40.0 LE	Н	México	Salinas-Mayoral (2018) ⁴
5	23.5 LE	34.1 LE	Μ		
	86.7 LE	86.7 LE	Н		
	77.9 LE	77.9 LE	М	México	Presente estudio ^{3,5}
	85.6 LE	88.0 LE	Н	MEXICO	
	77.01 LE	79.0 LE	Μ		

El análisis de los parámetros de crecimiento permite tomar tres decisiones de modelación:

- A. Considerando que la L_{∞} (obtenida a través de *Lmax*) del NGC es de 33–61% mayor a la de otras regiones. La probabilidad previa será "poblacional", es decir, que solo se considerará la información proveniente del NGC (Romakkaniemi et al., 2015).
- B. Se realizarán tres estimaciones de los parámetros de crecimiento: ambos sexos, hembras y machos.
- C. La probabilidad previa de L_∞ para merluza norteña en el NGC se distribuye normalmente con parámetros (µ=87.4 cm, DE=6.0 cm) para ambos sexos y hembras, y (µ=78.5 cm, DE=1.8 cm) para machos.

5.6.3 Proporción de madurez a la edad

Con la información de la proporción de madurez observada por cada grupo de edad se ajustó un modelo de proporción de madurez en función de la edad. El modelo supone que, conforme avanza la edad (y la longitud), existe una mayor probabilidad de que los peces presenten madurez sexual, hasta que todos los organismos de una población se encuentran maduros. Los detalles técnicos del modelo se explican a continuación.

5.6.3.1 Modelo de madurez

La clasificación binaria de la madurez (inmaduro/maduros) se usó para estimar la proporción de madurez (Pm) en función de la edad a través de una regresión logística.

La madurez de un individuo es una variable aleatoria de Bernoulli que puede tener dos salidas (0=Inmaduro, 1=Maduro):

$$Y_i \sim Ber(p_i, n_i)$$

donde Y_i = estado de madurez del *i*-ésimo individuo.

 p_i = probabilidad de ser adulto del *i*-ésimo individuo. $n_i = 1$. El valor esperado de p_i depende de lo que cada observación i y un conjunto de variables explicativas X_i (edad) informen acerca de la madurez:

$$p_i = E\left(\frac{Y_i}{n_i} | X_i\right)$$

La probabilidad de madurez se expresa por una función sigmoide simétrica que se incrementa en función de *x* con pendiente β_1 , en el rango de 0–1 y cruza con el eje de *Y* en el intercepto β_0 .

$$P_{ix} = \frac{e^{\beta_0 + \beta_1(x_i)}}{1 + e^{\beta_0 + \beta_1(x_i)}} \qquad i=1,...,n$$
(3.8)

donde P_{ix} = probabilidad de madurez en función de la edad x;

 $\beta_0 = intercepto$,

 β_1 = pendiente.

La estimación de los parámetros β_0 y β_1 se realizó a través de la razón de momios (O_i), es decir la razón entre la probabilidad de ser adultos entre la probabilidad de ser juveniles:

$$O_i = \frac{P_i}{1 - P_i} = e^{\beta_0 + \beta_1 x_i} \qquad i = 1, ..., n$$
(3.9)

Dicha transformación es la función canónica de enlace (*g*) para linealizar la regresión logística binomial, conocida como "logit" pues usa logaritmos naturales en ambos lados de la ecuación:

$$g(O_i) = \ln(O_i) = \ln \frac{P_i}{1 - P_i} = \beta_0 + \beta_1 x_i$$
(3.10)

Una vez estimados, β_0 y β_1 , la proporción de madurez usando (3.8). Por su parte, se estimó la edad a la que el 50% de la muestra fue considerada adulta ($E_{50} = -\beta_0/\beta_1$);

5.6.3.2 Información previa de los parámetros de proporción de madurez a la edad y longitud De la misma forma que con los parámetros de crecimiento, se realizó un análisis de la información publicada sobre la edad y longitud a la que el 50% de los individuos de merluza norteña presenta madurez sexual (E_{50} y L_{50} , respectivamente). Se observó en otras regiones que la E_{50} varió de 1.8–3.2 años (promedio=2.63 a, DE=0.63 a) y una moda en 3 años. Por su parte, L_{50} varió de 8.3–43.2 cm LE (promedio=26.8 cm, DE=10.9 cm). A su vez, los reportes de L_{50} para la merluza norteña de la costa occidental de BCS (promedio=11.8 cm, DE=2.1 cm) fueron 2.8 veces menores al promedio general sin incluirlas (promedio=32.5 cm, DE=6.1 cm). Las hembras mostraron valores de L_{50} (promedio=35.1 cm, DE=5.7 cm) 20% mayores que los machos (promedio=32.2 cm, DE=5.5 cm), excluyendo los datos provenientes de BCS. Los escasos reportes para el NGC indican que L_{50} varía de 38.5–43.2 cm (Tabla 13).

Con la intención de reflejar nuestro desconocimiento sobre la relación entre la madurez y la edad, así como dar mayor peso a la información provista por los datos, se asignaron distribuciones previas vagas a los parámetros β_0 : U(-50–50) y β_1 : U(-10–10) para ambos sexos. Debido a lo anterior, las estimaciones de los parámetros son equivalentes a aquellas obtenidas por medio de un ajuste frecuentista, con la ventaja de obtener una cuantificación probabilística de la incertidumbre asociada con cada parámetro y, por lo tanto, sólo se presenta la estimación Bayesiana.

Inicialmente se estimaron los parámetros de la proporción de madurez en función de la edad para sexos combinados y a continuación, se incluyó el factor sexo como un segundo nivel jerárquico y se estimaron los parámetros del modelo para hembras y machos por separado. Las correspondencias entre edad y longitud estándar se realizaron usando la forma inversa del mejor modelo de crecimiento seleccionado.

Para evaluar la evidencia de diferencias en E_{50} de machos y hembras, se evaluó el nivel de traslape de la distribución posterior de ambas estimaciones, se inspeccionó si la diferencia entre ambas (ΔE_{50}) incluyó la probabilidad de no haber diferencia (*i.e.* $\Delta E_{50} = 0$) y se estimaron los momios; definidos como la probabilidad de que ΔE_{50} sea mayor a 0 entre la probabilidad de ser menor a 0 (*i.e.* Pr[ΔE_{50} >0]/Pr[ΔE_{50} <0]).

Tabla 13. Parámetros de madurez (E_{50} =Edad mediana de madurez sexual y L_{50} = Longitud mediana de madurez sexual) publicados para *M. productus* o sinonimias. LT= Longitud Total, LE= Longitud estándar. Los valores se transformaron de su medida original (LT o LF) a LE usando las ecuaciones obtenidas en el apartado "*Relaciones biométricas*". C=Combinados, H=Hembras, M=Machos. ¹Baja California, ²Baja California Sur, ³norte del golfo de California.

E_{50} (años)	<i>L</i> ₅₀ (cm)	Sexo	País	Fuente
3	32.5 LT (26.1 LE)	С	Canadá	King y Mcfarlane (2006)
3	27.5 LT (22.0 LE)	С	Canadá	
3	37.0 LF (33.23 LE)	Н	Canadá	Mcfarlane y Beamish (1985)
3	33.0 LF (29.5 LE)	М	Canadá	
	40 LT (32.2 LE)	С	EE. UU.	Best (1963)
3	36.9 LT (29.8 LE)	Н	EE. UU. y Canadá	Grandin et al. (2020)
3.2	37.0 LT (29.8 LE)	С	EE. UU. y Canadá	Helser y Alade (2012)
	34.0 LE		México ¹	
	28.5 LE			MacGregor (1971)
	13.3 LE		México ²	
	12.8 LE			
2			México ²	Vrooman y Paloma (1977)
1.9	11.4 LE	С		
2.3	13.2 LE	Н	México ²	Salinas-Mayoral (2018)
1.8	8.3 LE	М		
	53.2 LT (43.2 LE)	Н	Mávico ³	Zamora-García y Stavrinaky-
	47.5 LT (38.5 LE)	М	WICKICO	Suárez (2018)
	52 LT (42.2 LE)	Н	México ³	Denton-Castillo (2018)
3.5	37.5 LT	С		Lloris et al. (2003)

5.6.4 Validación de los modelos de crecimiento y proporción de madurez

Se realizó una validación de los modelos para verificar el cumplimiento de los supuestos. Para el caso del modelo de crecimiento, se evaluó la normalidad de los residuos del modelo a través de un histograma y de un gráfico cuantil-cuantil de la distribución normal teórica frente a los residuos. Para los modelos de crecimiento y madurez, se usaron gráficos para evaluar la homogeneidad de los residuos estandarizados (raíz cuadrada de los residuos) y residuos absolutos contra los valores estimados, y la correspondencia lineal entre los valores estimados y observados (Maunder y Punt, 2004; Zuur et al., 2009). Además, se exploró la correlación entre los parámetros de los modelos seleccionados con la intención de analizar las relaciones internas de dependencia entre los parámetros.

La preparación de los datos se realizó utilizando Microsoft Excel 2016 ® y el análisis, estadístico, modelación y visualización se realizó usando R vers. 4.0.3. y Rstudio vers.1.4.1103.

6. Resultados

Durante 2015–2016 se colectaron 599 otolitos, de los cuales, 54% (328) fueron aptos para la estimación de edad. El 60% de otolitos fue de hembras y 40% de machos. En 2015 se obtuvieron 113 (59%) otolitos de hembras y 78 (41%) de machos. Por su parte, en 2016 se obtuvieron 84 (66%) otolitos de hembras y 43 (34%) de machos. Del total de otolitos viables (328), se descartó el 14% (43) pues fue imposible realizar un conteo confiable de anillos. Por lo tanto, se presentan los resultados para 285 conteos de anillos.

6.1 Proporcionalidad entre el crecimiento de los otolitos y de la longitud estándar

Se observó que los otolitos crecen en longitud en forma proporcional a la longitud estándar de la merluza norteña del NGC (Fig. 31). El largo de los otolitos (LO) varió entre 8.1 y 37.3 mm, con un promedio de 22.5 mm (Desviación Estándar [DE= 6.9 mm]). La correlación entre LO y LE fue positiva y significativa (p<0.05; r=0.94), descrita por la ecuación LE=-10.51+5.17(LO). Como era de esperarse, la variabilidad en la relación se incrementó para organismos más grandes. Sin embargo, solamente se observó un 7% de valores fuera del intervalo de predicción al 95%.



Fig. 31. Relación entre largo del otolito y longitud estándar de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de California durante 2015–2016. Se presenta el modelo lineal (línea negra), los intervalos de confianza (sombreado gris oscuro) y predictivos (sombreado gris claro).

6.2 Sesgo, simetría y precisión de las lecturas

No se observó algún error sistemático en la estimación de la edad por parte de los lectores 1 (L1) y 2 (L2) (Fig. 32-A). El lector 3 (L3) mostró una tendencia sistemática de subestimación de la edad con respecto a L1 y L2 (Fig. 32, B-C). En el caso de la edad 12, el método no detecta diferencias significativas ya que solo hubo una observación y por lo tanto no tiene intervalo de confianza con cual contrastar. El lector 2 (L2) se consideró como referencia debido a su mayor experiencia en la lectura de marcas de edad en estructuras duras.



Fig. 32. Gráficos de sesgo para comparación en las lecturas realizadas a los cortes de otolitos *sagitta* de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de California durante 2015–2016. Los círculos negros y las barras de error indican el valor promedio de las lecturas y el intervalo de confianza (95%), respectivamente. Los círculos blancos indican edades en las que hubo diferencias significativas entre lectores. L=

Lector. Los números en el eje superior indican el número de lecturas en cada grupo de edad por parte del lector del eje x.

Consecuentemente, las pruebas de simetría solamente indicaron diferencias significativas entre L3 contra L2 y L1, respectivamente (Tabla 14).

Tabla 14. Resumen de los resultados de las pruebas de simetría en las estimaciones de edad entre lectores. L=Lector, g. l. = grados de libertad, χ^2 =valor calculado con base en la distribución ji-cuadrada, p=probabilidad relativa de que los datos se ajusten a la hipótesis nula de igualdad entre lectores.

	L1 vs L2					L3 vs L	.2		L3 vs L1			
Prueba	g. l.	χ2	р		g. l.	χ2	р		g. l.	χ2	р	
McNemar	1	2.89	0.09		1	18.32	0.00		1	24.43	0.00	
EvansHoenig	3	5.56	0.14		3	22.21	0.00		4	33.41	0.00	
Bowker	20	24.42	0.22		19	34.76	0.02		24	56.40	0.00	

Por su parte, el coeficiente de variación (CV) fue mayor en las comparaciones en las que estuvo involucrado L3. El CV general (entre los 3 lectores) fue de 11.83. En el caso de las comparaciones entre dos lectores, el mayor CV se observó en los casos en los que estuvo involucrado L3 (Tabla 15).

Tabla 15. Resumen de los resultados de las estimaciones de precisión en las lecturas de anillos de crecimiento en cortes de otolitos *sagitta* de *M. productus* del norte del golfo de California.

Comparación	п	Lectores	CV	APE
L1 vs L2	285	2	8.10	5.73
L3 vs L2	285	2	9.88	6.98
L3 vs L1	285	2	11.22	7.93
General	285	3	11.83	8.90

6.3 Estructura de edades

De las 285 lecturas realizadas por los 3 lectores, en 89% (255) se obtuvo consenso por al menos dos lectores. Por lo tanto, se obtuvieron 255 valores de edad "observada". Se encontraron edades máximas de 13 años para hembras y 9 para machos. La edad promedio para ambos años para hembras fue de 5.2 años (DE=2.8 años) y para machos de 3.5 años (DE=1.9 años). Los principales grupos de edad presentes en la captura fueron de 4 (15.3%), 1 (13.7%) y 6 años (13.3%) para sexos combinados. Los grupos de 6 (19.4%) y 4 años (24%) fueron los más representados para hembras y machos, respectivamente.

En 2015 se observó un rango de edades de 0–13 años y la edad promedio para sexos combinados fue de 3.7 años (DE=2.4 años), el grupo de edad más representado en hembras fue el de 1 año y 4 años para machos (Fig. 33-A). En 2016 se observó un rango de 1–11 años con promedio de edad para sexos combinados de 5.9 años (DE=2.5 años), el grupo de edad más representado fue el de 6 años para hembras y 5 años para machos (Fig. 33-B).



Fig. 33. Frecuencia de edad observada a partir de la lectura de otolitos sagitta en merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California durante 2015-2016. Las barras grises representan a las hembras y las barras negras a los machos. **A**=2015, **B**=2016.

Las edades de las hembras fueron significativamente superiores a las de los machos (p<0.05; F=34.47) tanto para 2015 como para 2016. También, las edades para 2016 fueron significativamente mayores que las de 2015 para ambos sexos (p<0.05; F=52.28). La interacción entre ambos factores también fue significativa (p=0.02; F=4.9) (Fig. 34).



Fig. 34. Edad promedio de la muestra de edad para hembras y machos de merluza norteña (*Merluccus productus*) del norte del golfo de California. Los datos se obtuvieron durante 2015 (negro y línea continua) y 2016 (gris claro y línea punteada). Los círculos representan la edad promedio y las barras de error representan el intervalo de confianza de la media al 95%.

6.4 Relación edad-longitud

La longitud estándar de los organismos a los que se les asignó edad varió de 13.9–84.0 cm LE. Las hembras tuvieron un rango de 15.5–84.0 cm LE y los machos de 13.9–68.0 cm LE. El promedio de la LE de las hembras fue de 52.3 cm (DE=19.6 cm) y los machos de 39.9 cm (DE=14.9 cm). Los intervalos de longitud más representados fueron los de 50–55 y 55–60, representados por organismos de entre 2–7 años. (Tabla 16).

							Eda	ıd (a	ños)					
LE (cm)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Total
10–15	1														1
15–20	3	14													17
20–25	1	17	7	2		1									28
25-30		4	14	5											23
30–35			6	8											14
35–40			2	6	3										11
40–45				3	4	1	1								9
45-50				1	6	4			1						12
50–55					21	6	4	2							33
55–60				1	5	19	8	4							37
60–65						2	14	5	4						25
65–70							6	3	1	1		1			12
70–75								3	2	4		1			10
75–80							1	1	4	1	3	1	1		12
80–85									4	3	2	1		1	11
Total	5	35	29	26	39	32	34	18	16	9	5	5	1	1	255

Tabla 16. Distribución de edades por intervalo de longitud estándar (LE) de merluza norteña del norte del golfo de California obtenidas a partir de cortes de otolitos *sagitta*.

El modelo logístico multinomial predice la frecuencia esperada de que un intervalo de longitud esté representado en cada grupo de edad.

Tabla 17. Clave edad-talla estimada (expresada en términos de probabilidad) de la submuestra con edad asignada de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de California durante 2015–2016. La columna de talla muestra los intervalos de talla *i* (longitud estándar; 5 cm) y la fila de edad muestra las edades asignadas *j*, las celdas *i*, *j* muestran la probabilidad de que organismos de un intervalo de talla *i* pertenezcan a un grupo de edad *j*.

							Edad	(años)						
LE (cm)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Total
10–15	0.62	0.38													1.0
15–20	0.20	0.76	0.03												1.0
20–25	0.03	0.65	0.26	0.06											1.0
25-30		0.14	0.56	0.28	0.01										1.0
30–35		0.01	0.41	0.49	0.08	0.01									1.0
35–40			0.18	0.51	0.25	0.05									1.0
40–45			0.05	0.32	0.48	0.16	0.01								1.0
45–50				0.00	0.22	0.30	0.32	0.12	0.03						1.0
50–55			0.01	0.12	0.55	0.29	0.03	0.01							1.0
55–60				0.03	0.43	0.37	0.13	0.04							1.0
60–65					0.06	0.14	0.44	0.24	0.10	0.02		0.01			1.0
65–70					0.01	0.03	0.34	0.26	0.23	0.07	0.01	0.04			1.0
70–75							0.06	0.09	0.33	0.25	0.13	0.11	0.03	0.01	1.0
75–80						0.01	0.18	0.18	0.34	0.16	0.04	0.08	0.01		1.0
80-85							0.01	0.03	0.22	0.26	0.26	0.10	0.04	0.09	1.0

La comparación de submodelos con factores anidados mostró que no existen diferencias significativas en la distribución de edades entre años, ni entre sexos, de acuerdo con las pruebas de razón de devianza (Tabla 18). Sin embargo, se observa que las hembras mostraron tallas y edades mayores a los machos con proporciones distintas de contribución por grupo de edad (Fig. 33).

Modelo	У	x	<i>g. l.</i> residuales	Dev. residual	Prueba	∆ g. l	χ^2	Р
1	Edad	LE	3289	642.78				
2	Edad	LE + Sexo	3263	604.72	1 vs 2	26	38.06	0.06
3	Edad	LE + Año	3263	622.76	1 vs 3	26	20.02	0.79
4	Edad	LE+ Sexo × Año	3250	595.71	1 vs 4	39	47.07	0.18

Tabla 18. Resultados de las pruebas de razón de devianza realizada a la comparación entre la regresión logística multinomial simple (1: solo talla) y contrastada contra los factores anidados sexo (2) y año (3) y la interacción de ambos factores (4).

6.5 Madurez sexual

Del total de la muestra con edad asignada, el 65% de los individuos fue clasificado como "maduro". Por su parte, el 72% de las hembras y el 54% de los machos estuvieron maduros. Como era de esperarse, la proporción de organismos maduros se incrementó con la edad (Tabla 19).

Edad	Cor	nbinados		Н	embras		Ν	Machos		
	Inmaduros	Maduros	Total	Inmaduras	Maduras	Total	Inmaduros	Maduros	Total	
0	4	1	5	0	1	1	4	0	4	
1	25	10	35	14	6	20	11	4	15	
2	19	10	29	11	5	16	8	5	13	
3	16	10	26	7	5	12	9	5	14	
4	12	27	39	4	11	15	8	16	24	
5	4	29	33	1	11	12	3	18	21	
6	6	28	34	3	27	30	3	1	4	
7	2	16	18	2	13	15	0	3	3	
8	2	14	16	2	13	15	0	1	1	
9	0	9	9	0	8	8	0	1	1	
10	0	5	5	0	5	5	-	-	-	
11	0	4	4	0	4	4	-	-	-	
12	0	1	1	0	1	1	-	-	-	
13	0	1	1	0	1	1	-	-	-	
Total	90	165	255	44	111	155	46	54	100	

Tabla 19. Frecuencia observada de organismos inmaduros y maduros en función de la edad asignada según su sexo.

6.6 Comparación de los modelos de crecimiento

6.6.1 Ajuste frecuentista

Los tres modelos probados mostraron un ajuste satisfactorio (Fig. 35). El AIC indicó que el modelo con mejor ajuste fue el logístico, aunque este no presentó evidencia de diferencia respecto al modelo de Gompertz (Δ AIC=0.9). Las estimaciones de L_{∞} tuvieron un rango de variación de 29.72 cm, desde 79.61 cm LE del modelo logístico hasta 109.33 cm LE (133.18 cm LT) del modelo de von Bertalanffy (Tabla 20).



Fig. 35. Ajuste de los 3 modelos de crecimiento a los datos observados de longitud estándar a la edad de merluza norteña (*Merluccius productus*) capturada en el norte del golfo de California durante 2015–2016. Los círculos grises indican el promedio de la talla a la edad y las barras de error los intervalos de confianza de los datos al 95%.

Modelo	Parámetro	Estimación	Percentiles		AIC
			2.5%	97.5%	
von Bertalanffy	L_{∞} (cm)	109.33	96.46	130.20	1,730.9
	k (año ⁻¹)	0.12	0.09	0.15	
	t_0 (años)	-0.82	-1.19	-0.52	
Gompertz	L_{∞} (cm)	86.13	80.94	92.71	1,717.5
	gi (año ⁻¹)	0.23	0.241	0.32	
	ti (años)	2.30	2.05	2.62	
Logístico*	L_{∞} (cm)	79.61	75.93	83.95	1,716.4
	G_{∞} (año ⁻¹)	0.44	0.39	0.49	
	ti (años)	3.32	3.04	3.64	

Tabla 20. Estimación de los parámetros de cada modelo de crecimiento probado para la merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California capturada durante 2015–2016. Percentil (2.5%) y superior (97.5%) del intervalo de confianza. Se indica el Criterio de Información de Akaike (AIC) como indicador de soporte para cada modelo. El modelo con menor AIC se consideró el mejor.

6.6.2 Ajuste Bayesiano

El ajuste Bayesiano generó un menor intervalo de variación en L_{∞} (2.01 cm). En este caso, el WAIC indicó mayor soporte en favor del modelo de Gompertz, con menor WAIC que el modelo logístico (Δ WAIC=-9.46) y el modelo de von Bertalanffy (Δ WAIC=-24.86).

Tabla 21. Promedio y cuantil inferior (2.5%) y superior (97.5%) de la probabilidad posterior (Intervalo de credibilidad al 95%) de los parámetros de cada modelo de crecimiento probado para merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California capturada durante 2015–2016. Se indica el Criterio de Información de Watanabe-Akaike (WAIC) como indicador de soporte y su error estándar (EE WAIC). El modelo con menor WAIC se consideró el mejor.

Modelo	Parámetro	Promedio	Percentiles		WAIC	EE WAIC
			2.5%	97.5%		
von Bertalanffy	L_{∞} (cm)	88.22	86.39	90.06	1,702.15	30.70
	k (año ⁻¹)	0.17	0.16	0.19		
	t_0 (años)	-0.48	-0.69	-0.29		
	DE	6.78	6.21	7.40		
Gompertz*	L_{∞} (cm)	87.17	85.31	89.07	1,677.29	33.20
	gi (año ⁻¹)	0.27	0.25	0.29		
	ti (años)	2.32	2.17	2.47		
	DE	6.46	5.91	7.07		
Logístico	L_{∞} (cm)	86.21	84.38	88.05	1,686.75	32.47
	G_{∞} (año ⁻¹)	0.38	0.35	0.41		
	ti (años)	3.75	3.58	3.93		
	DE	6.58	6.03	7.19		

6.7 Selección del modelo de crecimiento

Se seleccionó el ajuste Bayesiano del modelo de Gompertz como el modelo final de crecimiento de merluza norteña con base en varios criterios:

- A pesar de que el AIC indicó que el modelo logístico fue el mejor en el ajuste frecuentista, la diferencia de AIC con respecto al modelo de Gompertz fue mínima.
- En el caso del ajuste Bayesiano, el WAIC ofreció un mayor soporte en favor del modelo de Gompertz.
- 3) Tras la incorporación de la distribución previa poblacional en $L\infty$ en el ajuste Bayesiano, el modelo de Gompertz no sufrió modificaciones sustanciales, lo que se podría

considerar un indicador de que los datos observados coinciden con la estimación inicial de $L\infty$, con base en *Lmax*.

 Las distribuciones posteriores generadas por el enfoque Bayesiano ofrecen información explícita sobre la probabilidad de distintos valores para cada parámetro, que es susceptible de actualización futura.

6.8 Crecimiento

El ajuste Bayesiano del modelo de Gompertz indicó que la longitud asintótica (L_{∞}) de merluza norteña en el NGC es de 87.17 cm LE, con un punto de inflexión en el crecimiento (ti) a los 2.32 años y que la tasa instantánea de crecimiento en el punto de inflexión (gi) es de 0.27.

El modelo indica un crecimiento acelerado en los primeros años de vida 0–3 cuando ganan en promedio 9.48 cm/año y alcanzan 34% de su L_{∞} . A partir del año 4, se observa una reducción en la tasa de crecimiento para tomar su forma sigmoidea aproximándose a L_{∞} (Tabla 22). Así, los reclutas (edad 0 ó <1 año) miden en promedio 13.30 cm LE, con un intervalo de credibilidad (95%IC) de12.71–14.85 cm LE), y los grupos de edad más representados en la captura (4–6 años) miden entre 46.24 cm LE (95%IC: 45.91–47.18 cm LE) y 60.32 cm LE (95%IC: 59.94 – 61.42 cm LE) (Fig. 36).
Tabla 22. Longitud estándar promedio, desviación estándar (DE), cuantil inferior (2.5%) y superior (97.5%) del intervalo de credibilidad, cambio en longitud estándar de un año a otro (Δ LE) y porcentaje de la longitud asintótica ganado en cada año (% $L\infty$) para sexos combinados de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California.

Edad	Promedio	DE	2.5%	97.5%	Δ LE	% L∞
0	13.3	0.8	12.7	14.9	13.3	15.2
1	20.8	0.8	20.3	22.2	7.5	23.8
2	29.2	0.6	28.8	30.5	8.5	33.5
3	37.9	0.5	37.6	38.9	8.7	43.5
4	46.2	0.5	45.9	47.2	8.3	53.0
5	53.8	0.5	53.4	54.8	7.5	61.7
6	60.3	0.6	59.9	61.4	6.6	69.2
7	65.8	0.6	65.5	67.0	5.5	75.5
8	70.4	0.6	70.0	71.6	4.5	80.7
9	74.1	0.6	73.7	75.2	3.7	85.0
10	77.0	0.6	76.6	78.2	2.9	88.3
11	79.3	0.6	78.9	80.5	2.3	90.9
12	81.1	0.6	80.6	82.3	1.8	93.0
13	82.5	0.7	82.0	83.8	1.4	94.6



Fig. 36. Modelo de crecimiento de Gompertz ajustado a los datos observados de sexos combinados de merluza norteña merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California. La línea negra representa la mediana de la probabilidad posterior de la longitud estimada en función de la edad, el área gris sombreada representa el intervalo de credibilidad de la estimación de la longitud al 95%. Los puntos grises indican los datos observados, se utilizó una transparencia de ¹/₄ para mejorar la visualización de los datos.

6.8.1 Diagnóstico del ajuste del modelo de crecimiento

El diagnóstico del modelo indicó que los residuales tuvieron una distribución aproximadamente normal con excepción de 3 valores relativamente atípicos (Fig. 37-A, B), lo que sugiere que el modelo representó satisfactoriamente a los datos observados. Los residuales estandarizados mostraron un patrón aleatorio en función de los datos estimados indicando que no hubo una variación sistemática de la varianza (Fig. 37-C) y los datos observados y estimados tuvieron una correspondencia lineal, positiva y significativa (p<0.05) (Fig. 37-D).



Fig. 37. Gráficos de diagnóstico del ajuste del modelo de Gompertz a los datos de edad-longitud para la merluza norteña (*Merluccius productus*) de norte del golfo de California. A) Histograma de residuales, B) gráfico cuantilcuantil, C) Residuales estandarizados em función de los valores estimados por el modelo D) Correspondencia entre los valores observados y estimados.

6.8.2 Correlación entre parámetros del modelo de crecimiento

Se observó que existe una correlación negativa entre L_{∞} y *gi* (Fig. 38-A; *r*=-0.58), y positiva entre L_{∞} y *ti* (Fig. 38-B; *r*=0.53). No existió correlación entre *ti* y *gi* (Fig. 38-C; *r*=0.05).



Fig. 38. Correlación entre los parámetros de crecimiento del modelo de Gompertz ajustado a los datos de longitud a la edad de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California. A) Relación entre la longitud asintótica (L_{∞}) y la tasa de crecimiento en el punto de inflexión (gi), B) relación entre L_{∞} y la edad a la que ocurre el punto de inflexión entre gi y ti.

6.8.3 Ajuste Bayesiano del modelo de crecimiento Gompertz por sexo

Tras ajustar el modelo de Gompertz a hembras y machos por separado, se observó, como era de esperarse, que las hembras mostraron una L_{∞} que fue 8.9 cm mayor, un *gi* 0.02 menor y un *ti* 0.25 años mayor con respecto a los machos (Tabla 23).

Tabla 23. Promedio, Desviación Estándar (DE) y cuantil inferior (2.5%) y superior (97.5%) de la probabilidad posterior de los parámetros del modelo Bayesiano de Gompertz para hembras y machos de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California capturada con redes de arrastre durante 2015 y 2016.

-	Hembras						Machos		
Modelo	Parámetro	Promedio	DE	2.5%	97.5%	Promedio	DE	2.5%	97.5%
Gompertz	$L\infty$ (cm)	87.16	0.96	86.50	89.04	78.27	1.01	76.28	80.23
	gi (año ⁻¹)	0.28	0.01	0.27	0.30	0.30	0.02	0.27	0.34
	ti (años)	2.24	0.10	2.18	2.43	1.99	0.12	1.75	2.22
	DE	6.28	0.36	6.03	7.04	6.58	0.47	5.74	7.58

Visualmente las distribuciones de probabilidad posterior de cada parámetro indican que la mayor diferencia entre hembras y machos se encuentra en L_{∞} pues no se observa región de traslape (Fig. 39-A) como en el caso de *gi* (Fig. 39-B) y *ti* (Fig. 39-C).



Fig. 39. Comparación de la probabilidad posterior de los parámetros del modelo de Gompertz estimados para machos (líneas entrecortadas) y hembras (líneas continuas) de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California.

Ambos modelos presentan similitudes en la longitud estimada en los primeros años (0– 3). Sin embargo, después del cuarto año el crecimiento de los machos se reduce. Consecuentemente, las hembras alcanzan una mayor edad (13 años) y LE (82.5 cm) máximas que los machos con 9 años y 69.3 cm, respectivamente (Fig. 40).



Fig. 40. Ajuste del modelo de Gompertz para hembras (línea continua) y machos (línea entrecortada) de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California. La línea negra representa la mediana de la probabilidad posterior y la región gris clara representa el intervalo de credibilidad al 95%.

Las estimaciones de longitud estánd	r por edad para sexos se	presentan en la Tabla 24.
-------------------------------------	--------------------------	---------------------------

	Hembras			Machos			
Edad	Promedio	DE	95%IC	Promedio	DE	95%IC	
0	13.3	0.8	12.7–14.9	12.6	1.4	11.7–15.4	
1	20.8	0.8	20.3-22.2	20.3	1.2	19.5–22.7	
2	29.2	0.6	28.8-30.5	28.9	0.9	28.2-30.7	
3	37.9	0.5	37.6–38.9	37.4	0.8	36.9–38.9	
4	46.2	0.5	45.9–47.2	45.4	0.8	44.8–46.9	
5	53.8	0.5	53.4–54.8	52.3	0.9	51.7–54.1	
6	60.3	0.6	59.9–61.4	58.1	1.0	57.4–60.1	
7	65.8	0.6	65.5–67.0	62.8	1.1	62.1–64.8	
8	70.4	0.6	70.0–71.6	66.5	1.1	65.8–68.5	
9	74.1	0.6	73.7–75.2	69.3	1.0	68.7–71.3	
10	77.0	0.6	76.6–78.2				
11	79.3	0.6	78.9–80.5				
12	81.1	0.6	80.6-82.3				
13	82.5	0.7	82-83.8				

Tabla 24. Longitud estándar promedio, desviación estándar (DE) e intervalo de credibilidad al 95% (IC 95) estimado por el modelo Bayesiano de Gompertz para hembras y machos de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California.

6.9 Proporción de madurez a la edad

El modelo ajustado a la proporción de madurez (*Pm*) indica que la merluza norteña del norte del golfo de California inicia de forma temprana su maduración sexual, pues antes de cumplir el primer año de vida (*i.e.* año 0 [13.4 cm LE]) se estimó una *Pm*=0.16 (95%IC: 0.08–0.25) Por su parte, el promedio de la probabilidad posterior de la edad mediana de madurez sexual (*E*₅₀) es de 2.9 años (95%IC: 2.3–3.4 años) y L_{50} =36.9 cm LE (95%IC: 31.9–41.3 cm LE). La edad a la que una proporción de 0.95 fue adulta (*E*₉₅) fue a partir de los 8 años (95%IC: 0.90–0.97) con 70.3 cm LE, en promedio (Fig. 41).



Fig. 41. Modelo de proporción de madurez sexual en función de la edad para sexos combinados de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California. Los círculos indican la proporción de madurez observada para sexos combinados. La línea continua representa la mediana de la probabilidad posterior de la proporción de madurez estimada y la región gris clara representa el intervalo de credibilidad al 95%.

6.9.1 Diagnóstico del ajuste del modelo de proporción de madurez a la edad

El diagnóstico del ajuste indica que los residuales tuvieron una distribución simétrica aleatoria alrededor de 0 (Fig. 42-A y los datos estimados mostraron una correspondencia lineal, positiva y significativa (p<0.05) (Fig. 42-B).



Fig. 42. Gráficos de diagnóstico del ajuste del modelo logístico de proporción de madurez sexual en función de la edad para la merluza norteña (*Merluccius productus*) de norte del golfo de California. A) Residuales en función de los valores estimados por el modelo B) Correspondencia entre los valores observados y estimados.

6.9.2 Correlación entre parámetros del modelo de madurez a la edad

Se observó que la E_{50} se encuentra estrechamente correlacionada con β_0 (Fig. 43-A; *r*=-0.71), pero tuvo una correlación baja con β_1 (Fig. 43-B, *r*=0.28). La mayor correlación entre parámetros se observó entre β_0 y β_1 (Fig. 43-C, *r*=-0.86).



Fig. 43. Correlación entre los parámetros del modelo logístico de madurez a la edad de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California. **A**) Relación entre la edad a la que el 50% alcanza la madurez de los individuos de merluza norteña alcanza la madurez sexual (E_{50}) y β_0 , **B**) relación entre $E_{50} \beta_1$ y **C**) relación entre β_0 y β_1 . β_0 y β_1 son el intercepto y la pendiente de la regresión logística binomial (Ecuación 3.10).

6.9.3 Ajuste del modelo de proporción de madurez por sexos

El modelo que incluyó el factor sexo indicó que existen diferencias sutiles entre la *Pm* entre sexos. El modelo estimó una *Pm* mayor para hembras (*Pm*=0.19) que para machos (*Pm*=0.14), antes de cumplir un año (*i.e.* año 0), con 13.3 y 12.6 cm LE, respectivamente. A su vez, a partir de los 6 años, la *Pm* de ambos sexos es muy similar, *Pm*=0.86 y *Pm*=0.85 para hembras y machos, respectivamente. A los 8 años, el 95% de los individuos de ambos sexos se encuentra maduro. El modelo estima que el 50% (*E*₅₀) de las hembras maduran alrededor de 6 meses antes que los machos. La *E*₅₀ de las hembras ocurre a los 2.6 años (*L*₅₀=35.5 cm LE) y la *E*₅₀ de los machos a los 3.12 años (*L*₅₀=38.1 cm LE) como se observa en la Fig. 44 y Tabla 25.



Fig. 44. Modelo de proporción de madurez sexual en función de la edad para hembras (línea continua) y machos (línea entrecortada) de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California. La línea negra representa la mediana de la distribución posterior y la región gris clara representa el intervalo de credibilidad al 95%.

Sin embargo, la diferencia entre E_{50} de machos y hembras (ΔE_{50}) varió de -2.9–3.29, con un promedio de 0.48 (IC 95% -0.69 – 1.79). Es importante considerar que las diferencias incluyeron el cero y los intervalos de credibilidad de E_{50} entre ambos sexos se traslapan (Tabla 25 y Fig. 45).

A su vez, la probabilidad de que E_{50} de machos sea mayor a la de hembras es de 0.78 y el caso opuesto tiene una probabilidad de 0.22, con momios de 3.2:1, respectivamente. Por lo tanto, se consideró que no existe evidencia sustancial de diferencia en la proporción de madurez en función de la edad entre hembras y machos.

Tabla 25. Promedio, desviación estándar (DE) e intervalo de credibilidad al 95% (IC95%) de los parámetros del modelo lineal generalizado (β_0 y β_1) de proporción de madurez sexual en función de la edad para merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California. Se presentan la edad y longitud estándar a la que el 50% de los individuos se considera adulto (E_{50} y L_{50} , respectivamente). C=Combinados, H=Hembras y M=Machos.

Sexo	Parámetro	Promedio	DE	IC 95%
	β_0	-1.67	0.3	-2.351.09
C	β_1	0.58	0.1	0.44-0.75
C	E_{50} (años)	2.88	0.3	2.3-3.42
	$L_{50}({ m cm})$	36.9	2.4	31.9–41.3
	βο	-1.47	0.43	-2.340.66
п	β_1	0.55	0.10	0.37–0.76
11	E_{50} (años)	2.6	0.47	1.6–3.4
	$L_{50}({ m cm})$	35.5	4.0	26.6-42.5
	β_0	-1.84	0.53	-2.920.88
М	β_1	0.59	0.14	0.33-0.88
171	E_{50} (años)	3.12	0.41	2.2–3.9
	<i>L</i> ₅₀ (cm)	38.1	3.4	32.1-46.1



Fig. 45. A) Comparación de la distribución de probabilidad posterior de E_{50} de hembras (línea continua) y machos (línea entrecortada). B) Probabilidad posterior de la diferencia entre E_{50} de machos y hembra (ΔE_{50}) de merluza norteña (*Merluccius productus*) del norte del golfo de California. La línea vertical en la figura B indica el punto donde la probabilidad de diferencia es =0.

7. Discusión

7.1 Edad y crecimiento

Los otolitos sagitta crecen proporcionalmente con la longitud estándar, lo que indica que es una estructura válida para estudiar el crecimiento. A pesar de haberse encontrado valores atípicos en la relación del largo de los otolitos con la longitud estándar, estos no tuvieron un efecto relevante en la estimación de la relación. Además de que dichos datos fueron observados y corroborados, y por lo tanto solamente implican que existen algunos organismos que pueden tener los otolitos sustancialmente más largos o cortos de lo predicho para su longitud estándar. Además, la variabilidad individual observada puede estar asociada con la complejidad de los fenómenos que inciden en el crecimiento del otolito. La aparición de anillos de crecimiento resulta de la acumulación progresiva de materiales orgánicos y minerales, que a su vez responde al orden de sucesos fisiológicos y ambientales que experimenta cada organismo (McFarlane et al., 2000; Morales-Nin, 2000). Precisamente, la acumulación de anillos de crecimiento en los otolitos sagitta, produce un solapamiento de estos, que dificulta su conteo superficial para organismos de edad avanzada y puede conducir a una subestimación de la edad (Beamish, 1979). Una alternativa probada para evitar la subestimación de la edad es el conteo de anillos de edad a partir de cortes transversales del núcleo de otolitos *sagitta*, técnica que está validada hasta 12 años para merluza norteña (Beamish, 1979; King et al., 2012).

La periodicidad anual de la formación de anillos de crecimiento ha sido observada en diversas especies de merluzas alrededor del mundo (Piñeiro y Saínza, 2003; Vaz-Dos-Santos et al., 2007; Ligas et al., 2011; Cerna et al., 2013; Silva-Da Costa et al., 2018). Particularmente, en el caso de merluza norteña, ha sido posible el seguimiento de una cohorte a lo largo de varios años (Dark, 1975). Lo anterior fortalece el supuesto de formación anual de los anillos de

crecimiento para la merluza norteña del NGC, a pesar de no contar con un ciclo anual para verificar la periodicidad de su formación. Sin embargo, futuras investigaciones con mayor representatividad temporal aportarán más información al respecto.

En este estudio, el porcentaje de borde no ofreció información relevante respecto al crecimiento. Esta situación ha sido documentada en estudios previos, donde se comenta que el porcentaje de borde es difícil de leer y provee de poca información sobre el crecimiento en especies del género *Merluccius* (Dark, 1975; Piñeiro y Saínza, 2003). Por su parte, el CV superó ligeramente el punto de referencia de 5%. Sin embargo, se encuentra dentro del rango común de variación en estudios de edad basados en otolitos (Campana, 2001).

La estructura de edades de la muestra indicó diferencias entre sexos y entre años. Sin embargo, en el presente estudio los modelos de crecimiento se exploraron contemplando solo la variación entre sexos. Esta decisión atendió a dos razones principales: 1) evaluar la variación interanual en el crecimiento no era un objetivo del presente estudio, y, por lo tanto, el diseño de muestreo no estuvo enfocado en ello; 2) no se encuentran representadas todas las edades ni tallas en ambos años y, por lo tanto, el ajuste de los modelos de crecimiento para las muestras de cada año podría conducir a conclusiones sesgadas. Por su parte, la variación en el crecimiento entre sexos sí fue una hipótesis de trabajo y al combinar las muestras de ambos años se sacó partido de todos los datos disponibles para estudiar el crecimiento de la especie entre sexos. Asimismo, es de gran relevancia continuar con las estimaciones anuales de edad para que en el futuro sea posible identificar patrones temporales de variación en la relación edad-longitud de la merluza norteña, como ha sido observado en el estrecho de Georgia (King y Mcfarlane, 2006). Por su parte, el estudio de la variación interanual de la estructura de edades podría ofrecer información sobre la respuesta del stock a la explotación (Ailloud et al., 2019), y las respuestas

fisiológicas a la variación ambiental, pues se ha sugerido que existe una disrupción del crecimiento de merluza norteña asociada con el fenómeno del niño, que. de registrarse en los otolitos, podría servir para validar la frecuencia de formación de los anillos de crecimiento (Campana, 2001).

Estudios previos sugieren que la longevidad máxima de la merluza norteña es de 20 años. Sin embargo, la mayoría de los individuos capturados rara vez supera los 11 años (Mcfarlane y Beamish, 1985). La longevidad comúnmente reportada en EE. UU y Canadá para la merluza norteña ronda los 13 años, y la E_{50} los 3–4 años (Best, 1963; Dark, 1975; Francis, 1983). Tanto la longevidad como la E_{50} estimada en el presente estudio coinciden con lo reportado en la lieratura. Sin embargo, la longitud asintótica de la población de merluza norteña del NGC difiere notablemente de la de otras poblaciones de merluza norteña. Se desconoce si tales diferencias responden a rasgos genéticos o a los distintos patrones de explotación a lo que las poblaciones han sido sujetas. La población de merluza norteña del NGC se considera una población en proceso de aislamiento del stock migratorio (García-De León et al., 2018). Por lo tanto, es probable que la longitud asintótica estimada en este estudio sea evidencia de que la población del NGC ha estado sujeta una presión pesquera menor (en términos de tiempo y esfuerzo) que el stock migratorio, pues los organismos más grandes probablemente no han sido removidos de la población.

La inclusión de información previa poblacional en la L_{∞} incrementó la precisión en la estimación de L_{∞} con respecto al ajuste frecuentista en el caso de los 3 modelos probados y se obtuvo una similitud mayor entre L_{∞} y *Lmax*. La similitud entre L_{∞} y *Lmax* ha sido demostrada empíricamente y es esperable en poblaciones con explotación ligera o reciente pues es más probable que los organismos más grandes aún permanezcan en la población (Froese y Binohlan,

2000). Actualmente, el uso del enfoque Bayesiano en la estimación de parámetros de crecimiento se ha vuelto más común gracias a las ventajas que ofrece en la toma de decisiones en contextos de incertidumbre, que es el caso común de los recursos pesqueros (Doño et al., 2015; Carrillo-Colín et al., 2021; Smart y Grammer, 2021; Villa-Diharce et al., 2021). Además, la probabilidad posterior estimada puede servir como probabilidad previa para trabajos futuros y así actualizar el conocimiento sobre un parámetro de forma axiomática y robusta (Gerrodette, 2011).

El criterio de información utilizado (WAIC) indicó mayor soporte al modelo de Gompertz. Lo anterior está relacionado con la estructura de dicho modelo (sigmoideo y asimétrico) que lo hace más flexible que el modelo logístico y el de von Bertalanffy. El diagnóstico del ajuste fue satisfactorio con los supuestos y se observó una baja correlación entre sus parámetros. Es importante considerar que la selección del modelo de Gompertz no implica que el patrón real de crecimiento de la merluza norteña del NGC sea inequívocamente ese, pues existe un sesgo inherente en los datos provenientes de la pesca relacionado con la selectividad del arte de pesca, accesibilidad inequitativa a las distintas fases de desarrollo ontogénico, ausencia progresiva de los organismos más grandes y longevos por efecto de la pesca en años anteriores y migración (Walker et al., 1998). Además, los criterios de información están diseñados precisamente para identificar el modelo más flexible y sencillo (Evans, 2019). Sin embargo, la incorporación de información previa en la estimación de los parámetros evita que los parámetros del modelo tomen valores irrealistas, como se observó en el ajuste frecuentista del model de von Bertalanffy cuya $L\infty$ fue de 109.33 cm LE (133.18 cm LT).

Por su parte, la diferencia en el crecimiento entre sexos ya ha sido ampliamente documentada para merluza norteña. Particularmente, después de los 4–5 años, los machos tienden a presentar menor longitud a la edad (Dark, 1975; Helser y Alade, 2012; King et al., 2012; Salinas-Mayoral, 2018). Asimismo, es un fenómeno reportado para diversas especies de merluzas en otras partes del mundo (Piñeiro y Saínza, 2003; Ligas et al., 2011; Khoufi et al., 2014; Soykan et al., 2015; Silva-Da Costa et al., 2018).

7.2 Proporción de madurez

El modelo logístico utilizado para describir el incremento en la proporción de madurez en función de la edad de la merluza norteña del NGC generó resultados convincentes por diversas razones; 1) otros estudios han demostrado que, a nivel histológico, la talla de primera madurez de hembras y machos de merluza norteña en el NGC se observa desde los 19.5 cm LT (15.3 cm LE) y 12.5 cm LT (9.6 cm LE), respectivamente (Denton-Castillo, 2018). Las tallas anteriores corresponden a organismos menores a un año, como lo predice el modelo; 2) el IC95% de E_{50} de 2.3–3.4 años, coincide con lo reportado para la misma especie en diferentes zonas (Tabla 13), y 3) El IC95% de L₅₀ con base en E₅₀ y los parámetros de crecimiento de Gompertz para cada sexo (31.9-41.3 cm LE) es semejante al rango sugerido para el NGC (31.5-42.8 cm LE). Cabe resultar que el promedio de L_{50} =36.9 cm LE (DE=2.4 cm) difiere ligeramente del promedio de L_{50} reportado merluza norteña en otras áreas $L_{50}=31.7$ cm (DE=6.99 cm) LE, (excluyendo las estimaciones para el morfo tipo "enano"). Lo anterior, podría estar asociado con el hecho de que $L\infty$ sea mayor en el NGC que en otras regiones, pues se ha demostrado que existe una relación directa entre $L\infty$ y L_{50} (Binohlan y Froese, 2009). Además, los valores más altos de $L\infty$ y L_{50} para la merluza norteña del NGC podrían indicar un menor nivel de explotación que otros stocks con pesquerías más antiguas.

El ajuste del modelo logístico a los datos de proporción de madurez fue bueno. Sin embargo, se observó una alta correlación en la probabilidad posterior de los parámetros β_0 y β_1 . La correlación entre parámetros en modelos que incorporan muchos parámetros (efectos) puede dificultar la identificación del efecto y sus relaciones con la variable respuesta (Li y Vu, 2013). En el caso de un modelo con una sola variable causal, como el aquí presentado, el efecto de la correlación entre parámetros podría ser desdeñable, más aún debido a que *E*₅₀, como parámetro derivado, se estimó con base en las probabilidades posteriores completas de β_0 y β_1 , luego entonces, E_{50} captura toda la variabilidad de ambos parámetros y la expresa en su distribución de probabilidad posterior. El intervalo de credibilidad de E_{50} refleja el conocimiento actual sobre este parámetro, la incorporación de nuevas observaciones en su estimación permitirá su actualización y el incremento de su precisión.

El modelo logístico es el modelo más utilizado en la estimación de la proporción de madurez y es comúnmente recomendado en la literatura especializada (Haddon, 2011; King, 2013; Ogle, 2016; Sparre y Venema, 1997). Por lo tanto, los resultados obtenidos en el presente estudio son comparables con los de otros estudios que estimaron E_{50} (L_{50}) a través del modelo logístico. Sin embargo, de la misma forma que el crecimiento, esto no significa que sea el único modelo (o el mejor) para describir la proporción de madurez en función de la edad para merluza norteña. Recientemente, el uso del enfoque multi-modelo se ha utilizado también en la evaluación de la proporción de madurez (Osuna-Soto, 2019). El contraste de distintos modelos de proporción de madurez no fue un objetivo del presente estudio, mas es un área digna de investigarse profundamente.

A pesar de existir información sobre diferencias en la talla mediana de madurez sexual (L_{50}) entre sexos de merluza norteña en otras áreas. En este estudio se utilizaron probabilidades posteriores vagas (imprecisas o no informativas). Esta decisión se tomó con base en dos criterios: 1) la variable independiente del modelo no fue la talla, si no la edad y la literatura no indica que existan diferencias en E_{50} entre sexos en otras regiones, y 2) para el NGC no existe información previa sobre E_{50} . Por lo tanto, en consistencia con el uso de probabilidades previas poblaciones en la estimación del crecimiento y bajo el supuesto que la población del NGC es una población en proceso de aislamiento (García-De León et al., 2018) el uso de probabilidades

previas vagas refleja el nivel de desconocimiento actual sobre los parámetros que gobiernan la relación edad-proporción de madurez (Doll y Jacquemin, 2018). Lo anterior hace que la estimación de las probabilidades sea relativamente equivalente a una estimación frecuentista. Sin embargo, la principal ventaja de la estimación Bayesiana es la obtención de regiones de probabilidad que resumen el conocimiento actual, susceptible de actualizarse a la luz de nuevas observaciones (Romakkaniemi et al., 2015). Las probabilidades posteriores obtenidas en el presente estudio pueden servir como probabilidades previas informativas de futuros estudios y entonces sacar provecho de toda la información disponible en un marco integrador (Punt et al., 2006).

Es importante resaltar que la amplitud de los intervalos de credibilidad (incertidumbre) en el modelo de proporción de madurez tanto para E_{50} como para L_{50} es reflejo de la gran dificultad de asignar de forma inequívoca la fase de madurez de los individuos de merluza norteña en el NGC, particularmente durante el trabajo a bordo. Se ha observado que en promedio existe un error de 12.4–24.3% en la asignación de fases de madurez, siendo las fases intermedias como "desarrollo", "madurez" y "reposo" las que más frecuentemente se asignan erróneamente (Denton-Castillo, 2018). La estandarización de las fases de madurez a la terminología propuesta por Brown-Peterson et al. (2011) permitió que la proporción de madurez sexual en función de la edad pudiera ser descrita por el modelo logístico, pues existen estudios en los que el ajuste no ha sido posible debido a inconsistencias en las fases de madurez asignadas (Denton-Castillo, 2018; Zamora-García y Stavrinaky-Suárez, 2019).

Por su parte, la similitud en L_{50} (E_{50}) entre sexos soporta la teoría de que las diferencias en el crecimiento ocurren después de la madurez sexual, probablemente debido a una asignación diferencial de la energía en el desarrollo de tejido gonadal en función del sexo (Murúa-Aurizenea, 2006; Rodrigues et al., 2018).

En lo sucesivo, es de gran importancia establecer una escala de madurez morfocromática adecuada para el uso a bordo, que esté basada en las fases de madurez estándar de Brown-Peterson et al. (2011). De la misma forma que con los parámetros de crecimiento, el estado actual del conocimiento sobre E_{50} y L_{50} deberá ser actualizado a la luz de nuevas observaciones, tomando como probabilidad previa las probabilidades posteriores de este estudio.

8. Conclusiones

- Los otolitos *sagitta* son estructuras válidas para evaluar el crecimiento de merluza norteña en el norte del golfo de California (NGC).
- La estructura de edades varió entre sexos y años.
- La merluza norteña en el NGC alcanza al menos 13 años y las hembras alcanzan edades mayores que los machos.
- El modelo de Gompertz fue el que describió mejor el crecimiento de merluza norteña en el NGC.
- El enfoque Bayesiano generó estimaciones más precias y realistas de la longitud asintótica (L∞) que el enfoque frecuentista en el modelo de Gompertz para describir el crecimiento de merluza norteña en el NGC.
- El crecimiento de la merluza norteña del NGC difiere entre sexos.
- Los parámetros de crecimiento del modelo de Gompertz para merluza NGC son: L∞ = 87.17 (LE, cm), gi = 0.27 (año⁻¹) y ti 2.32 (años) para sexos combinados; L∞ = 86.13 (LE, cm), gi = 0.23 (año⁻¹) y ti 2.30 (años) para hembras y L∞ = 79.61 (LE, cm), gi = 0.44 (año⁻¹) y ti 3.32 (años) para machos.
- Los reclutas (<1 año) de merluza norteña en el NGC miden en promedio 13.3 cm LE.
- El desarrollo gonadal de la merluza norteña en el NGC inicia en edades tempranas.
- La edad mediana de madurez sexual (*E*₅₀) de merluza norteña del NGC ocurre a los 2.9 años.
- La longitud mediana de madurez sexual (*L*₅₀) de merluza norteña del NGC es de y 36.9 cm de longitud estándar.

- No existe diferencia relevante entre la proporción de madurez de hembras y machos en términos de edad o longitud (LE).
- La tasa de crecimiento se reduce aproximadamente un año después de la edad mediana de madurez en ambos sexos.

9. Recomendaciones

- Evaluar las diferencias entre la lectura superficial y de cortes de otolitos sagitta de merluza norteña del NGC con la intención de identificar procesos más sencillos de estimación de edad.
- Explorar la existencia de variación interanual de la estructura de edades de merluza norteña del NGC, como fuente de variación anual de la longitud estándar promedio y tasa de captura.
- Estimar la mortalidad natural y la variación anual de la mortalidad por pesca de merluza norteña en el NGC para alimentar modelos robustos de evaluación de stocks.
- Identificar zonas de agregación de reclutas (12.7–14.9 cm) de merluza norteña en el NGC como sitios prioritarios para el desarrollo de su ciclo de vida.
- Identificar zonas de agregación de individuos de talla comercial y sub-comercial de merluza norteña en el NGC para enfocar el esfuerzo pesquero y proteger a los juveniles.
- Actualizar el estado del conocimiento de los parámetros de crecimiento y madurez de merluza norteña del NGC tomando como distribuciones previas las probabilidades posteriores obtenidas en el presente estudio.
- Obtener una escala de madurez morfo-cromática específica para merluza norteña del NGC con base en la escala de madurez de Brown-Peterson et al. (2011) que sea adecuada para el uso a bordo para evitar los errores comunes de asignación en las fases de madurez.

V. Discusión general

1. Biología de la especie

Las merluzas a nivel mundial presentan similitudes merísticas y morfológicas entre sí, lo que históricamente ha generado controversias en la definición de especies (Ho, 1990). En el caso de la merluza norteña del NGC, inicialmente fue descrita como Merluccius hernandezi (Mathews, 1985), o M. angustimanus (Balart-Páez, 2005), para luego ser clasificada como una población de M. productus en proceso temprano de aislamiento gracias a estudios genéticos más detallados (Silva-Segundo et al., 2011; Iwamoto et al., 2015; García-De León et al., 2018). Recientemente, la controversia ha sido reanimada al considerar a la merluza norteña del NGC como M. angustimanus (Pérez et al., 2021). Sin embargo, estos autores tienen algunas imprecisiones debido a que el origen de sus muestras proviene del sur del GC, donde se ha registrado la presencia de un morfotipo más similar a la merluza "enana" de la costa occidental de Baja California Sur (Mathews, 1975; Balart-Páez, 2005; Salinas-Mayoral, 2018) que a la del NGC. A pesar de que el GC es un área relativamente pequeña, la divergencia genética entre poblaciones de peces habitando el norte y el sur del GC se relaciona con el cambio abrupto en la concentración de oxígeno, profundidad, velocidad de corriente y temperatura del agua en la región de las grandes islas y ha sido documentada para otras especies como el caso de Scomberomorus concolor y S. sierra que se distribuyen en el norte y sur del GC, respectivamente (Domínguez-López et al., 2010). Futuros estudios genéticos que comparen particularmente a los individuos del norte y sur del GC ofrecerán mayor luz en ese sentido.

El ciclo de vida de la merluza norteña en el NGC no ha sido completamente estudiado. Sin embargo, con base en las observaciones de este estudio, en complemento con la literatura publicada se puede resumir de la siguiente forma:

- I. Los adultos maduros se reproducen durante los meses de invierno en una agregación de desove localizada en la zona circundante a la pendiente de la cuenca Delfín entre 200-300 m de profundidad.
- II. Una vez concluido el evento masivo de desove, los adultos más grandes migran hacia aguas más profundas donde permanecen hasta el próximo evento de desove.
- III. Los huevos fecundados, al poseer flotación positiva, permanecen por debajo de la capa de mezcla (Ressler et al., 2007). Los huevos y larvas se concentran en la zona circundante a la isla Ángel de la Guarda (Padilla-García, 1981; Sánchez-Velasco et al., 2009). Las larvas se alimentan a partir de los 41 días (Sumida y Moser, 1980) y conforme crecen migran hacia la plataforma y talud continental (Hamel et al., 2015).
- IV. Los juveniles permanecen en la pendiente de la cuenca Delfín durante sus primeros años de vida.
- V. Conforme los juveniles crecen y se convierten en adultos (~3 años; 37 cm LE), se incorporan a la fracción reproductiva y migratoriamente activa de la población.

Lo anterior se esquematiza en la Fig. 46.





Fig. 46. Esquema hipotético del ciclo de vida de la merluza norteña (*Merluccius productus*) en el norte del golfo de California. Las líneas horizontales entrecortadas representan intervalos de profundidad. Las líneas continuas representan el paso de una fase de desarrollo ontogénica a la siguiente y las líneas punteadas representan eventos que se repiten cada año. El texto entre líneas indica la duración aproximada de cada evento.

De tal forma que el área de pesca (Fig. 3) representa a su vez la zona de desove y crianza de la merluza norteña del NGC. Esta hipótesis explicaría la reducción progresiva de la abundancia relativa y la longitud promedio de captura, como se demostró en este estudio y fue observado por Godínez-Pérez (2016); pues se sabe que la merluza norteña y otras merluzas forman cardúmenes de longitudes similares (Bailey et al., 1982; Izquierdo et al., 2021). También, podría explicar la "aparición" y "desaparición" súbita de los individuos de mayor longitud al inicio y término de la temporada de pesca, respectivamente.

Desafortunadamente la presencia de los organismos "grandes" en las zonas más profundas de la región no pudo ser corroborada durante el presente estudio. Sin embargo, el modelo de distribución indica que es probable su ocurrencia en zonas más profundas y la presencia de la especie ha sido documentada por otros estudios hasta 540 m de profundidad (Mathews et al., 1974; Acevedo-Cervantes et al., 2009; Godínez-Pérez, 2016; Gallo et al., 2020).

A pesar de que no se encontró una relación entre las variables de superficie (temperatura y clorofila-a) con la presencia o abundancia de merluza norteña en el NGC, la dinámica ambiental en las capas superficiales puede afectar la supervivencia de las larvas, pues puede acercarlas o alejarlas de los sitios de alimentación y refugio (Hamel et al., 2015). La supervivencia de larvas está estrechamente relacionada con el reclutamiento futuro y, por lo tanto, puede influenciar la magnitud de las cohortes que eventualmente son capturadas (Dark, 1975). Los efectos de la variabilidad ambiental en la supervivencia de larvas (y en el reclutamiento) podrían explicar la variabilidad interanual en la longitud promedio y abundancia relativa de la merluza norteña en el NGC. El estudio de la variación de la estructura de edades y la proporción de reclutas en relación con la variabilidad ambiental en años previos podría ofrecer información para comprender y eventualmente predecir la abundancia relativa y longitud promedio de las capturas de merluza norteña en el NGC.

Independientemente de los avances obtenidos en el conocimiento de la merluza norteña en el NGC, existen aún muchos vacíos de información que podrían ayudar a comprender mejor la importancia ecológica de este recurso. Actualmente, se desconocen tanto sus presas como sus depredadores naturales, pues la especie es catalogada como oportunista (Ressler et al., 2007). Por su parte, actualizar la información sobre su mortalidad natural permitirá conocer su tasa de crecimiento poblacional anual y la mortalidad por pesca a la que la población está siendo sujeta. Asimismo, futuros datos sobre distribución abundancia durante la temporada cálida (junio-septiembre) en la región, permitirán falsear o reforzar la hipótesis planteada en este estudio sobre su ciclo de vida.

2. Pesquería

Las características de la merluza norteña podrían favorecer el desarrollo de su pesquería. Dentro de sus característica favorables se encuentra que: 1) es un recurso pesquero estacionalmente abundante; 2) se distribuye cerca de los puertos principales; 3) es susceptible de capturarse con la tecnología disponible; 4) presenta pesos y longitudes altos; 5) es altamente nutritivo (Pacheco-Aguilar et al., 2008); 6) tiene bajos niveles de contaminación (Cruz-Acevedo et al., 2019) y 7) tiene un bajo porcentaje de captura incidental, comparado con otras pesquerías de arrastre de la región (Zamora-García y Stavrinaky-Suárez, 2018). Además, la pesquería de merluza norteña del NGC se encuentra en un proyecto de mejora pesquera que permitiría la inclusión de la merluza norteña en mercados enfocados en la sostenibilidad¹¹.

Actualmente, la pesquería de merluza norteña en el NGC no muestra señales de deterioro asociadas con la pesca. Lo anterior se infiere a través de la ausencia de una tendencia de reducción en la CPUE a través de los años, la similitud de las longitudes máximas reportadas en el periodo 2017-2019 (88.5–89.2 cm LE [Tabla 5]) con la L_{∞} calculada en este estudio (95% IC 85.3–89.1 cm LE) a partir de los datos de 2015–2016. Por

¹¹ Mexico Gulf of California hake- bottom & midwater trawl. [Disponible en: <u>https://fisheryprogress.org/fip-profile/mexico-gulf-california-hake-bottom-midwater-trawl</u>, consultado el 14/05/21].

su parte, la longitud promedio de captura actual (47.5 cm LE) supera en 28% a la L_{50} (36.9 cm LE) estimada en este estudio. Asimismo, al tratarse de un recurso pesquero disponible estacionalmente, durante ~75% del año no se encuentra sujeto a pesca y la tecnología de pesca actual no permite su captura en aguas más profundas o durante la noche.

Además de los atributos naturales anteriormente señalados, la pesquería de merluza, a pesar de su corta existencia, cuenta con grupos colegiados donde participa el sector privado, organizaciones de la sociedad civil, academia y gobiernos municipales, estatales y federal. En años recientes, dicha participación ha resultado en un incremento notable en el conocimiento de la pesquería, biología y ecología del recurso y de la fauna capturada incidentalmente, en forma de reportes técnicos (INAPESCA, 2014, 2019; Lara-Mendoza, 2015; Zamora-García, 2016; Zamora-García, Parra-Alaniz, et al., 2017; Zamora-García, Stavrinaky-Suárez, et al., 2017; Zamora-García et al., 2018; Zamora-García y Stavrinaky-Suárez, 2019, 2020), tesis de posgrado (Denton-Castillo, 2018), artículos de divulgación (Zamora-García y Stavrinaky-Suárez, 2018) y publicaciones científicas (Ramírez-Rodríguez, 2017; Acosta-Lizárraga et al., 2020; Alvarez-trasviña et al., 2020; Zamora-García et al., 2020; Bergés-Tiznado et al., 2021).

El conocimiento actual de la pesquería de merluza norteña se ha traducido en instrumentos específicos de manejo, desde la inclusión de la ficha técnica de merluza del Pacífico en la Carta Nacional Pesquera (DOF, 2018), el diseño de un plan de Manejo Pesquero y el proyecto de Norma Oficial Mexicana para regular su aprovechamiento (DOF, 2019). Además, la pesquería de merluza cuenta con un comité consultivo de manejo¹²

¹² "Instala CONAPESCA el Comité Consultivo de Manejo Pesquero de la merluza". [Disponible en: https://www.gob.mx/conapesca/prensa/instala-conapesca-el-comite-consultivo-de-manejo-pesquero-de-lamerluza, consultado el 14/05/21].

enfocado en fomentar la participación intersectorial en el diseño de estrategias de manejo y un grupo técnico de trabajo, formado por investigadores relacionados con los distintos aspectos de la pesquería de merluza norteña¹³ que emite recomendaciones de manejo con base en la mejor ciencia disponible.

Por todo lo anterior, la pesquería de merluza en México representa una oportunidad ejemplar para instaurar estrategias de manejo que garanticen su sostenibilidad. La principal estrategia de manejo sugerida es la instauración de cuotas anuales e individuales (DOF, 2018). Se ha estimado que las cuotas por embarcación deberían fluctuar entre las 90 – 100 t/barco/año, que implica realizar ~ 3 viajes durante la temporada (Ramírez-Rodríguez, 2017). Tal sistema de cuotas permitiría garantizar que solo se extraiga una fracción de la población que no comprometa la biomasa disponible y la maximización de los beneficios económicos gracias a la capacidad de planeación y definición previa de estrategias de mercado (Alvarez-Trasviña et al., 2020). Sin embargo, actualmente se estima una captura total permisible anual (TAC, por sus siglas en inglés) de merluza norteña y se monitorea constantemente la aproximación de los desembarques de merluza norteña con respecto a la TAC.

Entre las limitaciones actuales para establecer un esquema de manejo basado en cuotas individuales se encuentran: la falta de estimaciones anuales de biomasa por parte de la autoridad pesquera nacional, la falta de esquemas para prevenir el descarte de merluza de talla sub-comercial a bordo, la captura "incidental" por barcos arrastreros sin permiso de

¹³ "Publica SADER el Proyecto de norma para regular el aprovechamiento de Merluza" [Disponible en: https://www.gob.mx/inapesca/prensa/publica-sader-el-proyecto-de-norma-para-regular-el-aprovechamientode-merluza?tab=, consultado el 14/05/21].

pesca de merluza y el surgimiento de las pesquerías artesanales de merluza en Puerto Peñasco, Puerto Libertad y Bahía Kino, Sonora (Pescadores de la región, *Com. Pers.*).

Por su parte, la pesquería de merluza norteña en el NGC enfrenta retos más relacionados con su dinámica socioeconómica. Actualmente, la producción mexicana de merluza norteña se exporta principalmente a países de Europa oriental (Ucrania, Georgia), Estados Unidos y algunos países latinoamericanos como Venezuela y República Dominicana (CAPLOG, 2014). Sin embargo, los productores de merluza norteña cada vez obtienen menores beneficios de su captura y comercialización por diversos factores:

- A. Falta de organización sectorial: Debido a la disponibilidad estacional de la merluza norteña en el NGC, las unidades económicas se apresuran para obtener las mayores capturas posibles durante la temporada de pesca. Por lo tanto, la oferta de merluza supera rápidamente a la demanda y el precio por kg de merluza norteña varía de \$18.00 MXN/kg a \$11.00/kg en cuestión de días.
- B. Posturas políticas volátiles: Aunado al abatimiento del precio de venta, el incremento en el precio del Diésel¹⁴ y la reducción de los subsidios gubernamentales¹⁵ comprometen la rentabilidad de la actividad, pues el Diésel es uno de los principales costos de operación (Ramírez-Rodríguez, 2017). Lo anterior se ha reflejado en una reducción en el número total de barcos capturando merluza norteña en el NGC; de 70 barcos registrados en 2017 a 50 barcos en 2021, que a su vez explica la disminución de los desembarques totales de merluza norteña en el periodo de 2014-2019 (Roldán-

¹⁴ Histórico de precios del Diésel [Disponible en:

http://www.intermodalmexico.com.mx/Portal/AjusteCombustible/Historico#, consultado el 12/05/2021].

¹⁵ Pescando Datos [Disponible en: <u>https://pescandodatos.org/subsidios-pesqueros</u>, consultado el 12/05/2021].

Luna y Fraire-Cervantes, 2017; Zamora-García y Stavrinaky-Suárez, 2018; EDF, 2021 [datos no publicados]).

- C. Infraestructura deficiente: Las embarcaciones merluceras tienen en promedio más de 17 años y están completamente depreciadas (Ramírez-Rodríguez, 2017) y la infraestructura para embarque y desembarque de personas y mercancías son incipientes en los puertos merluceros más importantes de México: Puerto Peñasco (Sonora) y San Felipe (Baja California). Lo anterior compromete la calidad del producto, la eficiencia logística y la seguridad del personal.
- D. Falta de mano de obra calificada: A pesar de la corta duración de los viajes de merluza, las jornadas pueden llegar a ser extenuantes, particularmente cuando se capturan grandes volúmenes en un solo lance (hasta 25.6 t/lance). Por lo tanto, suele suceder que algunos pescadores abandonen sus labores durante el viaje de pesca o deserten al llegar a puerto. Lo anterior orilla a los capitanes a conseguir precipitadamente nuevos tripulantes, usualmente con menos experiencia y por lo tanto menos eficientes.
- E. Lo anterior se asocia (común, más no necesariamente), con el abuso en el consumo de drogas, particularmente metanfetaminas¹⁶ (conocido localmente como "chúfula"). Se trata de una droga estimulante que permite a los pescadores mostrar altos niveles de energía durante lapsos cortos. Sin embargo, el efecto de la droga está seguido por largos lapsos de inactividad, mal humor y ansiedad, lo que imposibilita al consumidor integrarse al trabajo en equipo y genera tensión general en la tripulación.

¹⁶ La metanfetamina. [Disponible en: <u>https://www.drugabuse.gov/es/publicaciones/drugfacts/la-metanfetamina</u>, consultado el 14/05/21].
F. El estado de las embarcaciones y los muelles, en conjugación con la falta de mano de obra calificada, limita las posibilidades de mejoramiento de las prácticas de manejo a bordo. Por lo tanto, en la actualidad la presentación más común de desembarque es la de descabezado y eviscerado, conservado en hielo. Sin embargo, se han observado algunas embarcaciones que congelan a bordo.

VI. Conclusiones generales

- La pesquería arrastrera industrial de merluza norteña en el NGC ocurre durante la agregación de desove, de enero–abril de cada año a 200–300 m de profundidad.
- La pendiente de la cuenca Delfín representa la zona de desove, crianza y captura de la merluza norteña en el NGC y se define por un polígono de ~13,000 km² al norte de la isla Ángel de la Guarda entre 29.5°–30.5° de latitud norte.
- Los adultos de merluza norteña emergen de aguas profundas solamente en el invierno, durante una agregación de desove.
- Durante el invierno, se capturan 20% más machos que hembras y el 72% de los organismos capturados son adultos.
- La merluza norteña del NGC alcanza a vivir entre 9 años (machos) y 13 años (hembras).
- La merluza norteña del NGC alcanza la edad mediana de madurez sexual a los 2.9 años y 36.9 cm de longitud estándar (LE). Sin embargo, se ha observado desarrollo gonadal en organismos menores a un año (<13.4 cm-LE).
- La merluza norteña del NGC posee la mayor longitud total reportada para la especie: 108 cm-LT.
- El crecimiento de la merluza norteña del NGC se expresa a través del modelo de Gompertz y hembras y machos crecen de forma diferente.
- La longitud promedio de captura actual (47.5 cm-LE) supera en 28% a la L₅₀ (36.9 cm-LE) independientemente del tamaño de malla utilizado en la captura.
- Los datos actuales no indican una reducción anual de la abundancia relativa relacionada con la pesca.

 La profundidad define el hábitat de la merluza norteña en el NGC y no existe relación de la abundancia relativa con los valores superficiales de temperatura superficial mar o clorofila-a.

VII. Recomendaciones generales

- Estimar la tasa de mortalidad natural y por pesca anualmente para evaluar el efecto de la pesca en la población.
- Estimar la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (*r*) y otros parámetros demográficos que permitan proyectar la resiliencia de la especie a diferentes tasas de explotación.
- Analizar el contenido estomacal de la merluza norteña e identificar a sus depredadores naturales para entender la importancia ecológica de esta especie en el NGC.
- Explorar el efecto de la pesca sobre la fauna capturada incidentalmente en la pesquería de merluza del NGC para prevenir efectos no deseados sobre otras poblaciones bióticas.
- Evaluar la variación interanual de la estructura de edades de la captura para entender el tiempo de reclutamiento a la pesquería y el efecto de eventos climáticos pasados en la supervivencia de las cohortes.
- Desarrollar índices de abundancia espacialmente explícitos para generar planeación espacial de la pesquería.
- Explorar puntos de referencia de la población asociados con las edades (o longitudes) de la población de merluza norteña en el NGC.

- Explorar las relaciones filogenéticas entre las merluzas del norte y sur del golfo de California considerando el efecto de la zona de mínimo oxígeno en el sur para definir la presencia de uno o dos stocks en el golfo de California.
- Explorar la distribución y abundancia de merluza norteña en el NGC durante el verano, durante la noche y a profundidades mayores a los 350 m, para comprender el ciclo de vida completo.
- Determinar la prevalencia de parásitos en la carne de merluza norteña del NGC para determinar el riesgo de parasitosis por consumo de merluza y explorar formas de manejo del producto que reduzcan dicho riesgo, en caso de existir.
- Investigar y proponer esquemas de desarrollo social que mejoren la situación laboral de los pescadores de merluza del NGC, en términos de precariedad y seguridad laboral para combatir algunos de los aspectos socioeconómicos mencionados anteriormente.

VIII. Referencias

- Acevedo-Cervantes, A., López-Martínez, J., Herrera-Valdivia, E., y Rodríguez-Romero, J. 2009. Análisis de la abundancia, dominancia y diversidad de la comunidad de peces demersales de profundidad de 90 a 540 metros en el Golfo de California, México. Interciencia 34:660–665. https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=33913149011
- Aceves-Medina, G., Jiménez-Rosenberg, S.P.A., Hinojosa-Medina, A., Funes-Rodríguez, R., Saldierna-Martínez, R.J., y Smith, P.E. 2004. Fish larvae assemblages in the Gulf of California. J. Fish Biol. 65:832–847. <u>https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00490.x</u>
- Acosta-Lizárraga, L.G., Bergés-Tiznado, M.E., Bojórquez-Sánchez, C., Osuna-Martínez, C.C., y Páez-Osuna, F. 2020. Bioaccumulation of mercury and selenium in tissues of the mesopelagic fish Pacific hake (*Merluccius productus*) from the northern Gulf of California and the risk assessment on human health. Chemosphere 255:126941. <u>https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.126941</u>
- Agostini, V.N., Francis, R.C., Hollowed, A.B., Pierce, S.D., Wilson, C., y Hendrix, A.N. 2006. The relationship between Pacific hake (*Merluccius productus*) distribution and poleward subsurface flow in the California Current System. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 63:2648–2659. <u>https://doi.org/10.1139/f06-139</u>
- Agostini, V.N., Hendrix, A.N., Hollowed, A.B., Wilson, C.D., Pierce, S.D., y Francis, R.C. 2008. Climate-ocean variability and Pacific hake: A geostatistical modeling approach. J. Mar. Syst. 71:237–248. <u>https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.01.010</u>
- Ailloud, L.E., Hoenig, J.M., y Juanes, F. 2019. A general theory of age-length keys: Combining the forward and inverse keys to estimate age composition from incomplete data. ICES J. Mar. Sci. 76:1515–1523. <u>https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz072</u>
- Alvarez-trasviña, E., Salcido-guevara, L.A., Arizmendi-Rodríguez, D.I., Sánchez-Cádenas, R., Rodríguez-Domínguez, G., y Arancibia-Farías, H. 2020. Manejo por cuotas. Caso Merluza. Cienc. Pesq. 28:73–77.
- Alverson, D.L. y Larkins, H.A., 1969. Status of the knowledge of the Pacific hake resource. CalCOFI Rep. 13:24–31.
- Arzola-Sotelo, E.A., J., López-Martínez, y C.H., Rábago-Quiroz, 2018. Population dynamics of the bigeye croaker *Micropogonias megalops* in the northern Gulf of California. CalCOFI Rep. 59:86–101

- Bailey, K.M., Francis, R.C., y Stevens, P.R. 1982. The life history and fishery of Pacific whiting, *Merluccius productus*. CalCOFI Rep. 23:81–98.
- Balart-Páez, E.F. 2005. Biología y ecología de la merluza Bajacaliforniana *Merluccius angustimanus* Garman, 1899, en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis doctoral, 158 p. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.
- Baty, F., Ritz, C., Charles, S., Brutsche, M., Flandrois, J.P., y Delignette-Muller, M.L. 2015. A toolbox for nonlinear regression in R: The package nlstools. J. Stat. Softw. 66:1–21. https://doi.org/10.18637/jss.v066.i05
- Beamish, R.J. 1979. Differences in the age of Pacific Hake (*Merluccius productus*) using whole otoliths and sections of otoliths. J. Fish Res. Board Canada 36:141–151.
- Beamish, R.J. y McFarlane, G. A. 1985. Pacific whiting, *Merluccius productus*, stocks off the west coast of Vancouver Island, Canada. Mar. Fish. Rev. 47(2):75–81.
- Behrenfeld, M.J., y Falkowski, P.G. 1997. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. Limnol. Oceanogr. 42:1479–1491. https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.7.1479
- Benson, A.J., McFarlane, G.A., Allen, S.E., y Dower, J.F. 2002. Changes in Pacific hake (*Merluccius productus*) migration patterns and juvenile growth related to the 1989 regime shift. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59:1969–1979. <u>https://doi.org/10.1139/f02-156</u>
- Bergés-Tiznado, M.E., Véliz-Hernández, I.J., Bojórquez-Sánchez, C., Zamora-García, O.G., Márquez-Farías, J.F., y Páez-Osuna, F. 2021. The spotted ratfish Hydrolagus colliei as a potential biomonitor of mercury and selenium from deep-waters of the northern Gulf of California. Mar. Pollut. Bull. 164:112102. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112102
- Best, E.A. 1963. Contribution to the biology of the Pacific hake, *Merluccius productus* (Ayres). CalCOFI Rep. 9:51–56
- Binohlan, C., y Froese, R. 2009. Empirical equations for estimating maximum length from length at first maturity. J. Appl. Ichthyol. 25:611–613. <u>https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01317.x</u>
- Blangiardo, M., Cameletti, M., Baio, G., y Rue, H. 2013. Spatial and spatio-temporal models with R-INLA. Spat. Spatiotemporal. Epidemiol. 7:39–55. https://doi.org/10.1016/j.sste.2013.07.003

- Botha, L. 1986. Reproduction, sex ratio and rate of natural mortality of Cape hakes *Merluccius capensis* Cast. and *M. paradoxus* Franca in the Cape of Good Hope area. South African J. Mar. Sci. 4:23–35. https://doi.org/10.2989/025776186784461783
- Brown-Peterson, N.J., Wyanski, D.M., Saborido-Rey, F., Macewicz, B.J., y Lowerre-Barbieri, S.K. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. Mar. Coast. Fish. 3:52–70. https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555724
- Brusca, R.C., Ávarez-Borrego, S., Hastings, P.A., y Findley, L.T. 2017. Colorado River flow and biological productivity in the Northern Gulf of California, Mexico. Earth-Science Rev. 164:1–30. <u>https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.10.012</u>
- Burnham, K.P., y D. R., Anderson. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. Sociol. Methods Res. 33:261–304. https://doi.org/10.1177/0049124104268644
- Bustos, C.A., Balbontín, F., y Landaeta, M.F. 2007. Spawning of the southern hake *Merluccius australis* (Pisces: Merlucciidae) in Chilean fjords. Fish. Res. 83:23–32. <u>https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.08.010</u>
- Campana, S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. J. Fish Biol. 59:197–242. https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1668
- Campana, S.E., Annand, M.C., y Mcmillan, J.I. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age Detdrminations. 1Transactions Am. Fish. Soc. 124:131–138.
- CapLog Reports. 2014. A market analysis of Mexico's Emerging hake fishery. [Disponible

en:https://d93c5ab1-c267-4b27-99ec-

dd8102b70fdb.filesusr.com/ugd/93f12a_91ae8ac36c0e4c5a946a752a237c9e94.pdf]

- Carrillo-Colín, L.D., Márquez– Farías, J.F., Lara-Mendoza, R.E., y Zamora-García, O.G. 2021. Bayesian estimation of the age and growth of the golden cownose ray (*Rhinoptera steindachneri*) in the southern Gulf of California in Mexico. Fish. Bull. 119:10–20. https://spo.nmfs.noaa.gov/sites/default/files/pdf-content/fish-bull/carrillo_colin.pdf
- Cerna, F., Cubillos, L.A., and Plaza, G. 2013. Historical analysis of somatic growth of Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*) off central coast of Chile. Lat. Am. J. Aquat. Res. 41:558–569. <u>https://doi.org/10.3856/vol41-issue3-fulltext-17</u>

- Chilton, D.E., y Beamish, R.J. 1982. Age determination methods for fishes studied by the Groundfish Program at the Pacific Biological Station. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 60, 102 p.
- Ciannelli, L., Fauchald, P., Chan, K.S., Agostini, V.N., y Dingsør, G.E. 2008. Spatial fisheries ecology: Recent progress and future prospects. J. Mar. Syst. 71:223–236. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.02.031
- Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca (CONAPESCA) 2017. Anuario Estadístico de Acuacultura y Pesca. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y alimentación (SAGARPA), México, 300 p. [Disponible en: <u>https://www.conapesca.gob.mx/work/sites/cona/dgppe/2017/ANUARIO_ESTADISTI</u> <u>CO_2017.pdf</u>]
- Contreras-Catala, F., L., Sánchez-Velasco, M.F., Lavín, y Godínez, V.M. 2012. Threedimensional distribution of larval fish assemblages in an anticyclonic eddy in a semienclosed sea (Gulf of California). J. Plankton Res. 34:548–562. <u>https://doi.org/10.1093/plankt/fbs024</u>
- Cressie, N., Calder, C.A., Clark, J.S., Ver Hoef, J.M., y Wikle, C.K. 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: The strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. Ecol. Appl. 19:553–570. <u>https://doi.org/10.1890/07-0744.1</u>
- Cruz-Acevedo, E., Betancourt-Lozano, M., Arizmendi-Rodríguez, D.I., Aguirre-Villaseñor, H., Aguilera-Márquez, D., y García-Hernández, J. 2019. Mercury bioaccumulation patterns in deep-sea fishes as indicators of pollution scenarios in the northern Pacific of Mexico. Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 144:52–62. https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.01.002
- Dark, T.A. 1975. Age and growth of Pacific hake, *Merluccius productus*. Fish. Bull. 73:336–355
- Denton-Castillo, J. 2018. Agregaciones y aspectos reproductivos de la *merluza Merluccius* productus (Ayres, 1855) en el centro y norte del golfo de California. Tesis de maestría, 109 p. Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán, Sinaloa, México.
- Di Giácomo, E.E., Calvo, J., Perier, M.R., y Morriconi, E. 1993. Spawning aggregations of *Merluccius hubbsi*, in Patagonian waters: evidence for a single stock? Fish. Res. 16:9– 16. <u>https://doi.org/10.1016/0165-7836(93)90106-H</u>

- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2018. Acuerdo por el que se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera. 1–112 (Segunda sección). [Disponible en: http://dof.gob.mx/nota_to_imagen_fs.php?cod_diario=281198&pagina=1&seccion=2]
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2019. Proyecto de Norma Oficial Mexicana NOM-020-SAG/PESC-2019, Especificaciones para regular el aprovechamiento de merluza (Merluccius productus) en aguas de jurisdicción federal del litoral del Océano Pacífico y el Golfo de California. 1–16. [Disponible en: http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5580073&fecha=27/11/2019]
- Doll, J.C., y Jacquemin, S.J. 2018. Introduction to Bayesian Modeling and Inference for Fisheries Scientists. Fisheries 43:152–161. <u>https://doi.org/10.1002/fsh.10038</u>
- Domeier, M.L. 2012. Revisiting spawning aggregations: Definitions and challenges. In Reef Fish Spawning Aggregations Biol. Res. Manag. p. 1–20. <u>https://doi.org/10.1007/978-94-007-1980-4</u>

Doño, F., Montealegre-Quijano, S., Domingo, A., y Kinas, P.G. 2015. Bayesian age and growth analysis of the shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* in the Western South Atlantic Ocean using a flexible model. Environ. Biol. Fishes 98:517–533. https://doi.org/10.1007/s10641-014-0284-1

- Durholtz, M.D., Singh, L., Fairweather, T.P., Leslie, R.W., Van der Lingren, C.D., Bross, C.A.R., Hutchings, L. Rademeyer, R.A., Butterworth, D.S., y Payne, A.I.L. 2015.
 Fisheries, ecology and markets of South African hake. En: Hakes Biol. Exploit. (Arancibia, H., ed). p. 39–70. John Wiley & Sons, Ltd.
- Evans, G.T., y Hoenig, J.M. 1998. Testing and viewing symmetry in contingency tables, with application to readers of fish ages. Biometrics 54:620–629. https://doi.org/10.2307/3109768
- Evans, N.J. 2019. Assessing the practical differences between model selection methods in inferences about choice response time tasks. Psychon. Bull. Rev. 26:1070–1098. https://doi.org/10.3758/s13423-018-01563-9
- Field, J.G., Attwood, C.G., Jarre, A., Sink, K., Atkinson, L.J., y Petersen, S. 2013. Cooperation between scientists, NGOs and industry in support of sustainable fisheries: The South African hake Merluccius spp. trawl fishery experience. J. Fish Biol. 83:1019– 1034. <u>https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jfb.12118</u>
- Francis, R.C. 1983. Population and trophic dynamics of Pacific hake (*Merluccius productus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40:1925–1943. <u>https://doi.org/10.1139/f83-223</u>

- Froese, R., y Binohlan, C. 2000. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. J. Fish Biol. 56:758–773. <u>https://doi.org/10.1006/jfbi.1999.1194</u>
- Froese, R., Tsikliras, A.C., y Stergiou, K.I. 2011. Editorial note on weight-length relations of fishes. Acta Ichthyol. Piscat. 41:261–263. <u>https://oceanrep.geomar.de/13527/</u>
- Gallo, N.D., Beckwith, M., Wei, C.L., Levin, L.A., Kuhnz, L., y Barry, J.P. 2020. Dissolved oxygen and temperature best predict deep-sea fish community structure in the Gulf of California with climate change implications. Mar. Ecol. Prog. Ser. 637:159–180. <u>https://doi.org/10.3354/meps13240</u>
- García-De León, F.J., Galván-Tirado, C., Velasco, L.S., Silva-Segundo, C.A., Hernández-Guzmán, R., Barriga-Sosa, I.D.L.A., Jaimes, P.D., Canino, M., y Cruz-Hernández, P. 2018. Role of oceanography in shaping the genetic structure in the North Pacific hake *Merluccius productus*. PLoS One 13:1–26. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194646
- Gerrodette, T. 2011. Inference without significance: Measuring support for hypotheses rather than rejecting them. Mar. Ecol. 32:404–418. <u>https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00466.x</u>
- Godínez-Pérez, C.A. 2016. Identificación acústica de la merluza del Pacífico Norte *Merluccius productus* en el golfo de California. Tesis de maestría, 132 p. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California, Sur, México.
- Grande-Vidal, J.M. 1983. Evaluación biotecnológica de los recursos demersales vulnerables a redes de arrastre de fondo en el golfo de California 1978–1980. Cienc. Pesq. 4:97–125.
- Grandin, C.J., Johnson, K.F., Edwards, A.M., y Berger, A.M. 2020. Status of the Pacific hake (whiting) stock in U.S and Canadian waters in 2020, 273 p. Prepared by the Joint Technical Committee of the U. S. and Canada Pacific Hake/Whiting Agreement, National Marine Fisheries Service and Fisheries and Oceans Canada. [Disponible en: <u>https://www.fisheries.noaa.gov/resource/document/2020-pacific-hake-whiting-stock-assessment]</u>
- Guisan, A., Edwards, T.C., y Hastie, T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. Ecol. Modell. 157:89–100. https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00204-1

- Guisan, A., y Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecol. Modell. 135:147–186. <u>https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9</u>
- Haddon, M. 2011. Modelling and Quantitative Methods in Fisheries, 2nd ed. 452 p. CRC Press. Boca Raton, FL, U.S.
- Haining, R., Law, J., Maheswaran, R., Pearson, T., y Brindley, P. 2007. Bayesian modelling of environmental risk: Example using a small area ecological study of coronary heart disease mortality in relation to modelled outdoor nitrogen oxide levels. Stoch. Environ. Res. Risk Assess. 21:501–509. <u>https://doi.org/10.1007/s00477-007-0134-1</u>
- Hamel, O.S., Ressler, P.H., Thomas, R.E., Waldeck, D.A., Hicks, A.C., Holmes, J.A., y Fleischer, G.W. 2015. Biology, fisheries, assessment and management of Pacific hake (*Merluccius productus*). En: Hakes Biol. Exploit. (Arancibia, H., ed). p. 235–252. John Wiley & Sons, Ltd.
- Held, L., Schrödle, B., y Rue, H. 2010. Posterior and cross-validatory predictive checks: A comparison of MCMC and INLA. Stat. Model. Regres. Struct. Festschrift Honour Ludwig Fahrmeir 91–110. <u>https://doi.org/10.1007/978-3-7908-2413-1_6</u>
- Helser, T.E., y Alade, L. 2012. A retrospective of the hake stocks off the Atlantic and Pacific coasts of the United States: Uncertainties and challenges facing assessment and management in a complex environment. Fish. Res. 114:2–18. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.10.001.
- Hendrickx, M.E., y Serrano, D. 2014. Effects of the oxygen minimum zone on squat lobster distributions in the Gulf of California, Mexico. Cent. Eur. J. Biol. 9:92–103. <u>https://doi.org/10.2478/s11535-013-0165-6</u>
- Hernández, D.R. 2007. Introducción al Análisis Bayesiano, 45 p. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo. Mar del Plata, Argentina.
- Hijmans, R. 2021. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.4-13. <u>https://CRAN.R-project.org/package=raster</u>
- Ho, J.S. 1990. Phylogeny and biogeography of hakes (Merluccius: Teleostei): a cladistic analysis. Fish. Bull. 88:95–104.
- Hoenig, J.M., Morgan, M.J., y Brown, C.A. 1995. Analysing differences between two age determination methods by tests of symmetry. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52:364–368. <u>https://doi.org/10.1139/f95-038</u>.

- Hoenig, J.M. y Gruber, S.H. 1990. Life-history patterns in elasmobranchs: Implications for fisheries management. *En*: Elasmobranchs as living resources: advances in biology, ecology, systematics and the status of the fisheries. (H.L. Pratt Jr., S.H. Gruber, y T. Taniuchi, eds.), p. 1–16. NOOA Tech. Rep. NMFS 90.
- Holden, M. J., y D. F. S. Raitt. 1975. Manual of fisheries science. Part 2: methods of resource investigations and their application. FAO Fish. Tech. Paper 115, 214 p. FAO, Roma.
- Horn, P.T. 2015. Southern hake (*Merluccius australis*) in New Zealand: biology, fisheries and stock assessment. En: Hakes Biol. Exploit. (Arancibia, H., ed). p. 102–125 John Wiley & Sons, Ltd.
- INAPESCA 2014. Prospección de Merluza (*Merluccius spp.*), en Aguas Marinas del Centro y Norte del Golfo de California, 47p. Reporte de Investigación, Instituto Nacional de Pesca, México.
- INAPESCA 2019. Dictamen Técnico sobre "La propuesta de emisión de una NOM para el aprovechamiento responsable de merluza (*Merluccius productus*) en aguas de jurisdicción federal del Golfo de California, 15 p. Dictamen Técnico. Centro Regional de Investigación Pesquera, Guaymas, Instituto Nacional de Pesca y Acuacultura. Guaymas, Sonora, México.
- Iwamoto, E.M., Elz, A.E., García-De León, F.J., Silva-Segundo, C.A., Ford, M.J., Palsson, W.A., y Gustafson, R.G. 2015. Microsatellite DNA analysis of Pacific hake *Merluccius productus* population structure in the Salish Sea. ICES J. Mar. Sci. 72:2720–2731. <u>https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv146</u>
- Izquierdo-Tarín, F. 2018. Aplicación de modelos jerárquicos Bayesianos espacio-temporales en el estudio de la dinámica de reclutamiento de la merluza europea (*Merluccius merluccius*) en la zona norte de la Península Ibérica. Tesis de maestría, 89p. Facultad de Matemáticas, Universidad de Valencia. Valencia, España.
- Izquierdo, F., Paradinas, I., Cerviño, S., Conesa, D., Alonso-Fernández, A., Velasco, F., Preciado, I., Punzón, A., Saborido-Rey, F., y Pennino, M.G. 2021. Spatio-Temporal Assessment of the European Hake (*Merluccius merluccius*) Recruits in the Northern Iberian Peninsula. Front. Mar. Sci. 8. <u>https://doi.org/10.3389/fmars.2021.614675</u>
- Katsanevakis, S., y Maravelias, C.D. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. Fish Fish. 9:178–187.
- Khoufi, W., Dufour, J.L., Jaziri, H., Elfehri, S., Elleboode, R., Bellamy, E., Ben Meriem, S., Romdhane, M.S., y Mahé, K. 2014. Growth estimation of *Merluccius merluccius* off the northern coast of Tunisia. Cybium 38:53–59

- King, J.R., y Mcfarlane, G.A. 2006. Shift in size-at-age of the Strait of Georgia population of Pacific hake (*Merluccius productus*). CalCOFI Rep. 47:111–118.
- King, J.R., McFarlane, G.A., Jones, S.R.M., Gilmore, S.R., y Abbott, C.L. 2012. Stock delineation of migratory and resident Pacific hake in Canadian waters. Fish. Res. 114:19–30. <u>https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.12.024</u>
- King, M. 2013. Stock structure and abundance. *En* Fisheries Biolology, Assessment and Management, p. 172–238. John Wiley & Sons, Ltd., 2nd ed. https://doi.org/10.1002/9781118688038.ch4.
- Korta, M., D., García, M., Santurtún, N., Goikoetxea, E., Andonegi, H., Murua, P., Álvarez, S., Cerviño, J., Castro, y A. Murillas. 2015. European hake (*Merluccius merluccius*) in the Northeast Atlantic Ocean. *En* Hakes: biology and exploitation (H. arancibia, ed.), p 1–37. John Wiley and Sons, West Sussex, UK. https://doi.org/10.1002/9781118568262.ch1
- Krainski, E.T., Gómez-Rubio, V., Bakka, H., Lenzi, A., Castro-Camilo, D., Simpson, D., Lindgren, F., y Rue, H. 2019. Advanced spatial modeling with stochastic partial differential equationes using R and INLA. 298 p. CRC Press, Boca Ratón, FL., U.S.
- Lara-Mendoza, R.E. 2015. Programa de observadores de merluza en el golfo de California, 28 p. Environmental Defense Fund de México, A. C.
- Lavín, M.F., y Marinone, S.G. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In Nonlinear Process. Geophys. Fluid Dyn. (Velasco-Fuentes, O.U., J. Sheinbaum, and O. J., eds). p. 173–204. Springer Netherlands.
- Li, P., y Vu, Q.D. 2013. Identification of parameter correlations for parameter estimation in dynamic biological models. BMC Syst. Biol. 7. <u>https://doi.org/10.1186/1752-0509-7-91</u>
- Ligas, A., Pierattini, C., Viva, C., Bertolini, D., y Belcari, P. 2011. Age estimation and growth of European hake, *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758), in the northern Tyrrhenian Sea. Atti della Soc. Toscana di Sci. Nat. Mem. Ser. B 118:9–14. <u>https://doi.org/10.2424/ASTSN.M.2011.16</u>
- Lindgren, F., y Rue, H. 2015. Bayesian spatial modelling with R-INLA. J. Stat. Softw. 63(19):1–25. <u>https://doi.org/10.18637/jss.v063.i19</u>
- Lindgren, F., Rue, H., y Lindström, J. 2011. An explicit link between gaussian fields and gaussian markov random fields: The stochastic partial differential equation approach. J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol. 73:423–498. <u>https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2011.00777.x</u>

- Lloris, D., Matallanas, J., y Oliver, P. 2003. Merluzas del mundo (Familia Merlucciidae). Catálogo comentado e ilustrado de las merluzas conocidas. FAO Catálogo de especies para los fines de la pesca 2, 57 p. FAO, Roma.
- Lluch-Cota, S.E., Parés-Sierra, A., Magaña-Rueda, V.O., Arreguín-Sánchez, F., Bazzino, G., Herrera-Cervantes, H., y Lluch-Belda, D. 2010. Changing climate in the Gulf of California. Prog. Oceanogr. 87:114–126. <u>https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.09.007</u>
- Marinone, S.G. 2007. A note on "Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California?" Geophys. Res. Lett. 34:1–5. <u>https://doi.org/10.1029/2006GL028589</u>
- Domínguez-López, M., Alcocer, M.U., y Jaimes, P.D. 2010. Phylogeography and historical demography of the Pacific Sierra mackerel (*Scomberomorus sierra*) in the Eastern Pacific. BMC Genet. 11. https://doi.org/10.1186/1471-2156-11-34
- Lorenzo, M.I., y Defeo. O. 2015. The biology and fishery of hake (*Merluccius hubbsi*) in the Argentinean Uruguayan Common Fishing Zone of the Southwest Atlantic Ocean. En: Hakes Biol. Exploit. (Arancibia, H., ed). p. 185–210. John Wiley & Sons, Ltd.
- MacGregor, J.S. 1971. Additional data on the spawning of the Hake. Fish. Bull. 69:581-585
- Malick, M.J., Siedlecki, S.A., Norton, E.L., Kaplan, I.C., Haltuch, M.A., Hunsicker, M.E., Parker-Stetter, S.L., Marshall, K.N., Berger, A.M., Hermann, A.J., Bond, N.A., y Gauthier, S. 2020. Environmentally Driven Seasonal Forecasts of Pacific Hake Distribution. Front. Mar. Sci. 7:1–12. <u>https://doi.org/10.3389/fmars.2020.578490</u>
- Marín-Enríquez, E., Moreno-Sánchez, X.G., Urcádiz-Cázares, F.J., Morales-Bojórquez, E., y Ramírez-Pérez, J.S. 2020. A spatially explicit model for predicting the probability of occurrence of zero-catch quadrants in the tuna purse seine fishery of the Eastern Tropical Pacific Ocean. Cienc. Mar. 46:19–38. <u>https://doi.org/10.7773/cm.v46i1.3026</u>
- Marín-Enríquez, E., Seoane, J., y Muhlia-Melo, A. 2018. Environmental modeling of occurrence of dolphinfish (*Coryphaena spp.*) in the Pacific Ocean off Mexico reveals seasonality in abundance, hot spots and migration patterns. Fish. Oceanogr. 27:28–40. <u>https://doi.org/10.1111/fog.12231</u>
- Márquez-Farías, J.F. 2020. Length at maturity of the pacific angel shark (Squatina californica) in the artisanal elasmobranch fishery in the gulf of california in mexico. Fish. Bull. 118:359–364. <u>https://doi.org/10.7755/FB.118.4.5</u>
- Marrari, M., Macchi, G.J., Santos, B., y Leonarduzzi, E. 2019. Influence of environmental conditions on the reproductive success and recruitment of the Argentine hake *Merluccius*

hubbsi (southwestern Atlantic Ocean). Fish. Oceanogr. 28:66–81. <u>https://doi.org/10.1111/fog.12387</u>

- Mathews, C.P. 1975. Some observations on the ecology and the population dynamics of *Merluccius angustimanus* in the South Gulf of California. J. Fish Biol. 7:83–94. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1975.tb04578.x
- Mathews, C.P. 1985. Meristic studies of the Gulf of California species of Merluccius, with a description of a new species. J. Nat. Hist. 19:697–718. https://doi.org/10.1080/00222938500770421
- Mathews, C.P., Granados, J.L., y Arvizu, J. 1974. Results of the exploratory cruises of the Alejandro de Humboldt in the Gulf of California. CalCOFI Rep. 17:101–111.
- Maunder, M.N., y Punt, A.E. 2004. Standardizing catch and effort data: A review of recent approaches. Fish. Res. 70:141–159. <u>https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.08.002</u>
- Mazorra-Manzano, M.A., Pacheco-Aguiar, Ramírez-Suarez, J.C., y García-Sánchez, G. 2008. Pacific whiting (*Merluccius productus*) underutilization in the Gulf of California: muscle autolytic activity characterization. Food Chem. 107:106–111. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2007.07.056
- Mcfarlane, G.A., y Beamish, R.J. 1985. Biology and Fishery of Pacific Whiting, *Merluccius productus*, in the Strait of Georgia. Mar. Fish. Rev. 47(2):23–34.
- McFarlane, G.A., King, J.R., y Beamish, R.J. 2000. Have there been recent changes in climate? Ask the fish. Prog. Oceanogr. 47:147–169. <u>https://doi.org/10.1016/S0079-6611(00)00034-3</u>
- Mcfarlane, G.A., y Saunders, M.W. 1997. Fecundity of Pacific hake (*Merluccius productus*) for three stocks off the west coast of North America. CalCOFI Rep. 38:114–119.
- Morales-Nin, B. 2000. Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. Fish. Res. 46:53–67. <u>https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00133-8</u>
- Muller-Karger, F.E., Kavanaugh, M.T., Montes, E., Balch, W.M., Breitbart, M., Chavez, F.P., Doney, S.C., Johns, E.M., Letelier, R.M., Lomas, M.W., Sosik, H.M., y White, A.E. 2014. A framework for a marine biodiversity observing network within changing continental shelf seascapes. Oceanography 27:18–23. https://doi.org/10.5670/oceanog.2014.56
- Muñoz, F., Pennino, M.G., Conesa, D., López-Quílez, A., y Bellido, J.M. 2013. Estimation and prediction of the spatial occurrence of fish species using Bayesian latent Gaussian

models. Stoch. Environ. Res. Risk Assess. 27:1171–1180. https://doi.org/10.1007/s00477-012-0652-3

- Murúa-Aurizenea, H. 2006. Reproductive fundamentals for the estimation of egg production of the European hake, *Merluccius merluccius*, in the Bay of Biscay. Tesis doctoral, 198 p. Departamento de Zoología y Biología Celular Animal. Universidad del País Vasco. Lejona, Viscaya, España.
- Oceana 2019. Auditoría pesquera. Pescando a ciegas, 48 p. [Disponible en: OCEANA_Reporte_Auditoria-pesquera_web..pdf (auditoriapesquera.mx)]
- Ogle, D. 2016. Introductory Fisheries analyses with R. CRC Press, 1st ed. https://doi.org/10.1111/jfb.13153
- Osuna-Soto, J.E. 2019. Talla media de madurez del tiburón zorro *Alopias pelagicus* (Nakamura, 1935) en el Océano Pacífico mexicano. Tesis de maestría, 63 p. Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán, Sinaloa, México.
- Pacheco-Aguilar, R., Mazorra-Manzano, M.A., y Ramírez-Suárez, J.C. 2008. Functional properties of fish protein hydrolysates from Pacific whiting (*Merluccius productus*) muscle produced by a commercial protease. Food Chem. 109:782–789. <u>https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2008.01.047</u>
- Padilla-García, M.A. 1981. Biomasa de sardina (*Sardinops sagax*) y merluza (*Merluccius productus*). Febrero, 1977. Cienc. Pesq. 1:35–43.
- Pájaro, M., Macchi, G.J., y Martos, P. 2005. Reproductive pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). Fish. Res. 72:97–108. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.09.006
- Peiro-Alcantar, M.T., Funes-Rodríguez, R., González-Armas, R., Palomares-García, R., Nevárez-Martínez, M.O., y Shirasago-Germán, B. 2013. Influence of hydrographic conditions on larval fish assemblage structure in the northern Gulf of California. Rev. Biol. Mar. Oceanogr. 48:535–551. https://doi.org/10.4067/s0718-19572013000300011
- Pennington, M. 1985. Estimating the relative abundance of fish from a series of trawl surveys. Biomet. 41(1). 197–202. <u>http://www.jstor.org/stable/2530654</u>
- Pennington, M. 1996. Estimating the mean and variance from highly skewed marine data. Fish. Bull. 94:498–505.

- Pennino, M.G., Muñoz, F., Conesa, D., López-Quílez, A., y Bellido, J.M. 2013. Modeling sensitive elasmobranch habitats. J. Sea Res. 83:209–218. https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.03.005
- Pennino, M.G., Muñoz, F., Conesa, D., López-Quílez, A., y Bellido, J.M. 2014. Bayesian spatio-temporal discard model in a demersal trawl fishery. J. Sea. Res. 90:44–53. <u>https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.03.001</u>
- Pennino, M. G., Arcangeli, A., Prado Fonseca, V., Campana, I., Pierce, G.J., Rotta, A., y Bellido, J.M. 2017. A spatially explicit risk assessment approach: Cetaceans and marine traffic in the Pelagos Sanctuary (Mediterranean Sea). PLoS One 12. <u>https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179686</u>
- Pérez, M., Míguez, M.F., Matallanas, J., Lloris, D., y Presa, P. 2021. Phylogenetic prospecting for cryptic species of the genus Merluccius (Actinopterygii : Merlucciidae). Sci. Rep. 1–18. <u>https://doi.org/10.1038/s41598-021-85008-9</u>
- Pilling, G.M., Kirkwood, G.P., y Walker, S.G. 2002. An improved method for estimating individual growth variability in fish, and the correlation between von Bertalanffy growth parameters. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59:424–432. <u>https://doi.org/10.1139/f02-022</u>
- Piñeiro, C., y Saínza, M. 2003. Age estimation, growth and maturity of the European hake (*Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758)) from Iberian Atlantic waters. ICES J. Mar. Sci. 60:1086–1102. <u>https://academic.oup.com/icesjms/article/60/5/1086/766268</u>
- Pitcher, T.J., y Alheit, J. 1995. What makes a hake? A review of the critical biological features that sustain global hake fisheries. *En* Hake: Biology, fishieries and markets. (Alheit, J., y T.J. Pitcher, eds). p. 1–15. Chapman & Hall, Londres. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1300-7.
- Punt, A.E., Hobday, D.K., y Flint, R. 2006. Bayesian hierarchical modelling of maturity-atlength for rock lobsters, *Jasus edwardsii*, off Victoria, Australia. Mar. Freshw. Res. 57:503–511. <u>https://doi.org/10.1071/MF05261</u>
- Ramírez-Rodríguez, M. 1987. Abundancia relativa de peces demersales en el golfo de California durante 1979. Investig. Mar. CICIMAR 3 (2):31–52.
- Ramírez-Rodríguez, M. 2017. A Profitability Analysis of Catch Quotas for the Pacific Hake Fishery in the Gulf of California. North Am. J. Fish. Manag. 37:23–29. https://doi.org/10.1080/02755947.2016.1227400
- Ressler, P.H, J.A., Holmes, G.W., Fleischer, R.E, Thomas, K. C., Cooke. 2007. Pacific hake, *Merluccius productus*, autoecology: a timely review. Mar. Fish. Rev. 69(1–4): 1–24.

Ritz, C. y Streibig. J.C. 2008. Nonlinear regression with R, 144p. Springer, New York.

- Robles-Tamayo, C.M., Valdez-Holguín, J.E., García-Morales, R., Figueroa-Preciado, G., Herrera-Cervantes, H., López-Martínez, J., y Enríquez-Ocaña, L.F. 2018. Sea surface temperature (SST) variability of the eastern coastal zone of the gulf of California. Remote Sens. 10. <u>https://doi.org/10.3390/rs10091434</u>
- Rodrigues, K.A., Leonarduzzi, E., Macchi, G.J., y Militelli, M.I. 2018. Maternal condition, fecundity and oocyte quality of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*) from the Northern stock. Fish. Res. 197:105–112. <u>https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.09.005</u>
- Rodríguez de la Cruz, M.C. 1981. Aspectos pesqueros del camarón de alta mar en el Pacífico mexicano. Cienc. Pesq. 1(2):1–19.
- Romakkaniemi, A. (Ed.). 2015. Best practices for the provision of prior information for Bayesian stock assessment. ICES Cooperative Research Report No. 328. 93 pp.
- Roldán-Luna, M., y Fraire-Cervantes, J.A. 2017. Resultados económicos de la temporada de merluza 2017. [Disponible en: https://mexico.edf.org/sites/mexico.edf.org/files/reporte_merluza_2017_final.pdf].
- Rue, H., Martino, S., y Chopin, N. 2009. Approximate Bayesian Inference for Latent Gaussian Models Using Integrated Nested Laplace Approximations. J. R. Stat. Soc. B, 71:319–392.
- Rue, H., Riebler, A., Sørbye, S.H., Illian, J.B., Simpson, D.P., y Lindgren, F.K. 2017. Bayesian Computing with INLA: A Review. Annu. Rev. Stat. Its Appl. 4:395–421. <u>https://doi.org/10.1146/annurev-statistics-060116-054045</u>
- Rufener, M.C. 2016. Modelagem Bayesiana para predição espacial dos habitats essenciais do ariocó *Lutjanus synagris* na costa do Rio Grande do Norte. Tesis de maestria, 119 p. Programa de Pós-Graduação em Oceanografía Biológica, Universidade Federale Do Rio Grande. Rio Grande, RS, Brasil.
- Ruiz-Barreiro, T.M., Arreguín-Sánchez, F., González-Baheza, A., y Hernández-Padilla, J.C. 2019. Effects of environmental variability on abundance of commercial marine species in the northern gulf of California. Sci. Mar. 83:195–205. https://doi.org/10.3989/scimar.04883.11A
- Salinas-Mayoral, C.A. 2018. Dinámica poblacional de la merluza del Pacífico Merluccius productus (Ayres, 1855), en la costa occidental de BCS, México. Tesis de maestría, 71 p. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, México.

- Sánchez-Velasco, L., Lavín, M.F., Peguero-Icaza, M., León-Chávez, C.A., Contreras-Catala, F., Marinone, S.G., Gutiérrez-Palacios, I. V., y Godínez, V.M. 2009. Seasonal changes in larval fish assemblages in a semi-enclosed sea (Gulf of California). Cont. Shelf Res. 29:1697–1710. <u>https://doi.org/10.1016/j.csr.2009.06.001</u>
- Saunders, M.W., y Mcfarlane, G.A. 1997a. Observations on the spawning distribution and biology of offshore Pacific hake (*Merluccius productus*). CalCOFI Rep. 38:147–157
- Sevilla, M.J. 1993. Teoría de errores de observación. *En*: Física de la Tierra, Núm. 5, p 133– 166. Facultad de Ciencias y Matemáticas, Instituto de Astronomía, Universidad Complutense. Madrid, España.
- Silva-Segundo, C.A., Brito-Chavarría, M., Balart, E.F., de los Barriga-Sosa, I.A., Rojas-Esquivel, R., Roldán, M.I., Murugan, G., y García-De León, F.J. 2011. Clarifying the taxonomic status of Merluccius spp. in the northeastern Pacific: A combined morphological and molecular approach. Rev. Fish Biol. Fish. 21:259–282. https://doi.org/10.1007/s11160-010-9166-6
- Silva-Da Costa P.A., Da Costa-Braga, A., Monteiro-Da Silva Vieira, J., Martins, R.R.M., Bastos-De São Clemente, R.R. Roxo-Couto, B. 2018. Age estimation, growth and maturity of the Argentine hake (*Merluccius hubbsi* Marini, 1933) along the northernmost limit of its distribution in the south-western Atlantic. Mar. Biol. Res. 14:728–738. https://doi.org/10.1080/17451000.2018.1502885
- Smart, J.J., y Grammer, G.L. 2021. Modernising fish and shark growth curves with Bayesian length-at-age models. PLoS One (J. Mourier, ed.) 16:e0246734. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246734
- Smith, B.D., Saunders, M.W., y McFarlane, G.A. 1992. Use of a binomial–normal functional model to demonstrate that the sex and age composition of Pacific hake (*Merluccius productus*) aggregations affects estimates of mean lengths-at-age. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49:1657–1669. <u>https://doi.org/10.1139/f92-185</u>.
- Soto-Mardones, L., Marinone, S.G., y Parés-Sierra, A. 1999. Time and spatial variability of sea surface temperature in the Gulf of California. Ciencias Mar. 25:1–30. https://doi.org/10.7773/cm.v25i1.658
- Soykan, O., Ilkyaz, A.T., Metan, G., y Kinacigal, H.T. 2015. Age, growth and reproduction of European hake (Merluccius merluccius (Linn., 1758)) in the Central Aegean Sea, Turkey. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 95:829–837. https://doi.org/10.1017/S002531541400201X

- Sparre, P., y Venema, S. 1997. Selectividad de artes de pesca. En: Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales Parte 1: Manual, p.189–221. FAO, Documento Técnico de Pesca 306/1 Rev.2 FAO, Roma.
- Stepanenko, M.A. 1989. Distribution, size composition and abundance of the Pacific hake (*Merluccius productus*) along the Pacific coast of North America in 1985. *En* Effects of ocean variability on recruitment and an evaluation of parameters used in stock assessment models (R. J. Beamish y G. A. McFarlane, eds.), p. 81–-86. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 108. Dep. Fish. Oceans, Ottawa, Canada.
- Sumida, B.Y., y Moser, H.G. 1980. Food and feeding of Pacific hake larvae, Merluccius productus, off southern California and northern Baja California. CalCOFI Rep. 21:161–166.
- Thyng, K.M., Greene, C.A., Hetland, R.D., Zimmerle, H.M., y DiMarco, S.F. 2016. True colors of oceanography. Oceanography 29:9–13
- Tobler, W.R. 1970. A computer movie simulating urban growth in the Detriot Region. Econ. Geogr. 46:234–240. https://doi.org/10.2307/143141
- Venables, W.N., y Ripley, B.D. 2002. Modern Applied Statistics with S-plus, 4th ed. Springer-Verlag, New York, U.S.
- Vaz-Dos-Santos, A.M., Lúcia, C., y Rossi-Wongtschowski, D.B. 2007. Age and growth of the Argentine hake Merluccius hubbsi Marini, 1933 in the Brazilian South-Southeast Region during. 1996-2001. Neotrop. Ichthyol. 5:375–386. https://doi.org/10.1590/S1679-62252007000300017
- Villa-Diharce, E.R., Cisneros-Mata, M.A., Rodríguez-Félix, D., Ramírez-Félix, E.A., y Rodríguez-Domínguez, G. 2021. Molting and individual growth models of *Callinectes bellicosus*. Fish. Res. 239:105897. <u>https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.105897</u>
- Villalobos, H. y González-Rodríguez E. 2020. Satin: Visualisation and Analysis of ocean Data Derived from Satellites. R package version 1.0. <u>https://CRAN.R-project.org/package=satin</u>
- Vrooman, A.M., y Paloma, P.A. 1977. Dwarf hake off the coast of Baja California, Mexico. CalCOFI Rep. 19:67–72
- Walker, T.I., Taylor, B.L., Hudson, R.J., y Cottier, J.P. 1998. The phenomenon of apparent change of growth rate in gummy shark (*Mustelus antarcticus*) harvested off southern Australia. Fish. Res. 39:139–163. <u>https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00180-5</u>

- Watanabe, S. 2010. Equations of states in singular statistical estimation. Neural Networks 23:20–34. <u>https://doi.org/10.1016/j.neunet.2009.08.002</u>
- Zamora-García, O.G. 2015. Identificación de un punto de referencia para el cierre de temporada con base en la captura incidental de la pesquería industrial de camarón del Alto Golfo de California. Tesis de maestría, 121 p. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Zamora-García, O.G. 2016. Informe final del programa de técnicos a bordo de la pesquería de merluza en golfo de California en 2016, 35 p. Environmental Defense Fund de México, A. C.
- Zamora-García, O.G., Márquez-Farías, J.F., Stavrinaky-Suárez, A., Díaz-Avalos, C., Zamora-García, N.I., y Lara-Mendoza, R.E. 2020. Catch rate, length, and sex ratio of Pacific hake (*Merluccius productus*) in the northern Gulf of California. Fish. Bull. 118:365–379. <u>10.7755/FB.118.4.6</u>
- Zamora-García, O.G., Parra-Alaniz, J.C., y Stavrinaky-Suárez, A. 2017. Informe final del programa de técnicos a bordo de la pesquería de merluza en el golfo de California en 2017, 43 p. Environmental Defense Fund de México, A. C.
- Zamora-García O.G., y Stavrinaky-Suárez, A. 2018. Ficha Técnica: merluza del Pacífico Norte, 16 p. Environmental Defense Fund de México. [Disponible en: <u>https://mexico.edf.org/sites/mexico.edf.org/files/luchamerluza_final_sept_2018.pdf</u>]
- Zamora-García, O.G., Martínez-Servín, F., Araujo-Leyva, O.R., y Stavrinaky-Suárez, A. 2018. Informe final del programa de técnicos a bordo de la pesquería de merluza en el golfo de California en 2018, 50 p. Environmental Defense Fund de México, A. C.
- Zamora-García, O.G., y Stavrinaky-Suárez, A. 2019. Informe final del programa de técnicos a bordo de la pesquería de merluza en el golfo de California en 2019, 62 p. Environmental Defense Fund de México, A. C.
- Zamora-García, O.G., y Stavrinaky-Suárez, A. 2020. Informe final del programa de técnicos a bordo de la pesquería de merluza en el golfo de California en 2020, 44 p. Environmental Defense Fund de México, A. C.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistcal analysis, 4th ed., 663 p. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey, U.S.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., y Smith, G.M. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer. https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.06.001

IV. Anexos

Anexo 1. Matriz de correlación entre las variables probadas en el presente estudio. Logcpue=Logaritmo natural de los valores de CPUE, Month=Mes, Year=Año, Prof=Profundidad, TSM=Temperatura Superficial del Mar y Chla_a=Clorofila-a superficial.



Anexo 2.

Generalidades de los otolitos sagitta de la merluza norteña (*Merluccius productus*) del NGC. Descripción realizada por el Dr. Manuel Gallardo-Cabello[†], 2017.

El otolito *sagitta* ("la sagitta") se localiza dentro de un ensanchamiento de los canales semicirculares denominado sacculus, inmersa en un líquido denominado endolinfa (Lagler *et al.* 1962). La vibración del otolito dentro de esta cámara se transmite al cerebro a través del nervio craneal octavo que entra en el canal acústico a través de la mácula acústica (Mugiya 1964, 1966a y b). A través de esta mácula el otolito es nutrido por medio del depósito de una proteína de elevado peso molecular denominada otolina (Degens *et al.* 1969) y de cristales de carbonato cálcico en forma de aragonito (Hickling 1931, Sasaki y Miyata 1955, Carlstrom 1963, Gallardo-Cabello 1986).

Las funciones principales de la sagitta son la percepción del sonido y la aceleración angular y la percepción de la gravedad (Holst *et al.* 1950, Lowenstein 1957).

Descripción de la sagitta de Merluccius productus.

En las figuras 1 y 2 se muestran las caras externa e interna del otolito sagitta de la merluza *Merluccius productus*. El margen anterior de la sagitta muestra un *rostrum* prominente de forma alargada, sin mostrar una *excisura major* y, por lo tanto, un *antirostrum* presente en muchas otras familias y especies de peces. La sección posterior de la sagitta muestra un *postrostrum* sin *excisura minor* y, por lo tanto, sin *pararostrum*. El margen dorsal muestra irregularidades similares a dentículos que son más aparentes de la parte media del otolito hacia el *postrostrum*. El margen ventral presenta fuertes irregularidades como bordes aserrados que recorren dicho borde desde el *rostrum* al *postrostrum*. La cara externa de la sagitta es cóncava ligeramente más gruesa en la parte media de la sagitta que en el *rostrum*.

La cara interna de la sagitta es convexa y está recorrida en toda su extensión por el canal acústico que presenta una parte ancha en la parte anterior de la sagitta seguida de un adelgazamiento y un posterior ensanchamiento hacia el *postrostrum*.

En las figuras 3, 4, 5 y 6 se observan los cristales de carbonato cálcico dentro del canal acústico mostrando diferentes orientaciones que pueden estar relacionadas con la transmisión del impulso.



Fig. 1. Cara externa de la sagitta derecha de *Merluccius productus*, mostrando sus características principales



Fig. 2. Cara interna de la sagitta derecha de *Merluccius productus*, mostrando sus características principales



Fig. 3. Detalle de los cristales dentro del canal acústico de la sagitta de Merluccius productos



Fig. 4 Detalle de los cristales dentro del canal acústico de la sagitta de Merluccius productus



Fig. 5. Detalle de los cristales dentro del canal acústico de la sagitta de Merluccius productus



Fig. 6. Detalle de los cristales dentro del canal acústico de la sagitta de Merluccius productus

Referencias Anexo 2

- Carlström, D. 1963. A crystallographic study of vertebrate otoliths. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab, Woods Hole. 125: 441-463.
- Degens, E.T., W.G. Deuser, y R.L. Haedrich. 1969. Molecular structure and composition of fish otoliths. Mar. Biol. 2(2): 105-113.
- Gallardo-Cabello, M. 1986. Estudio de la ultraestructura del otolito *sagita* de la brótola *Phycis blennoides* (Brunnich, 1768) en el Mediterráneo occidental (Pisces: Gadidae). An. Inst. Cienc. del Mar. y Limnol. 13(2): 197-206.
- Hickling, C.F. 1931. The structure of the otolith of the hake. Q. Jl. Microsc. Sci. 74: 547-561.
- Holst, E., H. Kaiser, L. Schoen, G. Roebig y G. Göldner. 1950. Die Arbeitsweise de Statolithenapparates bei Fischen. Zeitschrift für verglaichende Physiologie 32: 60-120.
- Lagler, K.F., J.E. Bardach, y R.R. Miller. 1962. Ichthyology. The University of Michigan, John Wiley and Sons, USA
- Lowenstein, O. 1957. The sense organs, the acusticolateralis system, p. 155-186. *In* M.E. Brown (ed.). The physiology of fishes. Academic Press. N.Y. USA.
- Mugiya, Y. 1964. Calcification in fish and shell-fish Seasonal occurrence of a pre-albumin fraction in the otolith fluid of some fish corresponding to the period of opaque zone formation in their otoliths. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. 30: 445-467.

- Mugiya, Y. 1966a. Calcification in fish and shell-fish. A study on paper electophoretic patterns of the acid mucopolysaccharides and Pas-positive materials in the otolith fluid of some fish. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. 32: 117-129.
- Mugiya, Y. 1966b. Calcification in fish and shell-fish Seasonal change in calcium and magnesium concentration of the otolith fluid in some fish with special reference to the zone formation of their otolith. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. 32: 549-557.
- Sasaki, H. y J. Miyata. 1955. Experimentelle Studien über Otolithen. Zeitschr. Rhinol. Otol. 34: 740-748.