



**Universitat de les  
Illes Balears**

Facultat de Ciències

**Memòria del Treball de Fi de Grau**

# **Los muestreos dependientes de pesquerías pueden causar sesgos en las estimas de crecimiento: el caso de *Scorpaena porcus***

Bernat Morro Cortès

**Grau de Biologia**

Any acadèmic 2013-14

DNI de l'alumne: 43152939V

Treball tutelat per Gabriel Moyà Niell (Departament d'ecologia), Miguel Palmer Vidal (IMEDEA) i Josep Alós Crespí (Department of Biology and Ecology of Fishes (Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries, Berlin))

S'autoritza la Universitat a incloure el meu treball en el Repositori Institucional per a la seva consulta en accés obert i difusió en línia, amb finalitats exclusivament acadèmiques i d'investigació

Paraules clau del treball:

Estimas de crecimiento, explotación sostenible, evolución inducida por pesca, gestión pesquera, pesca selectiva, *Scorpaena porcus*.



# Índice

<b>Resumen.....</b>	<b>1</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>1</b>
<b>1. Introducción.....</b>	<b>2</b>
<b>2. Material y métodos.....</b>	<b>7</b>
<b>2.1. Muestreo.....</b>	<b>7</b>
<b>2.2. Extracción de otolitos.....</b>	<b>7</b>
<b>2.3. Interpretación de las marcas de crecimiento.....</b>	<b>9</b>
<b>2.4. Modelo de crecimiento.....</b>	<b>10</b>
<b>2.5. Ajuste de los datos a los modelos de crecimiento.....</b>	<b>11</b>
<b>3. Resultados.....</b>	<b>12</b>
<b>4. Discusión.....</b>	<b>16</b>
<b>5. Agradecimientos.....</b>	<b>20</b>
<b>6. Referencias.....</b>	<b>20</b>
<b>Anexo.....</b>	<b>23</b>

## Resumen

La sobreestima de la resiliencia de un *stock* puede dar lugar a su sobrepesca, poniendo así en peligro a la población. Para encontrar el punto de equilibrio entre la prevención de la sobreexplotación y el beneficio económico del sector pesquero hace falta la obtención de predicciones precisas de la dinámica de la población y, por tanto, de la biomasa explotable. Las predicciones más fiables sobre la dinámica de la población dependen, entre otras cosas, de estimaciones precisas de los parámetros de crecimiento.

La aproximación convencional para estimar el crecimiento consiste en usar el modelo de crecimiento de von Bertalanffy con datos sobre la talla a la edad de captura (i.e. una sola observación por pez). Este método crea una sola curva de crecimiento para toda la población que ignora el desarrollo ontogénico de cada pez y la posible variabilidad entre individuos. Por este motivo, es posible que esta curva no se ajuste al crecimiento de ninguno de los peces de una población. En el caso de artes de pesca selectivos por talla el patrón predicho en un escenario de evolución inducida por pesca es que los peces con mayores tasas de crecimiento llegarán más pronto a la talla de captura específica de cada arte de pesca, por lo que los peces con una menor talla adulta vivirán más tiempo. Así, los análisis convencionales de muestras dependientes de pesquerías podrían causar sesgos en las estimas de crecimiento. Como alternativa, la talla de un pez concreto puede ser retrocalculada a diferentes edades a lo largo de su vida usando las marcas de crecimiento de sus otolitos. Esto permite ajustar una curva de crecimiento específica para cada individuo, posibilitando así la comprobación de la hipótesis de la existencia de una relación entre la tasa de crecimiento y la edad. Para testar esta hipótesis, 300 rascacios procedentes de un *stock* que no presenta signos de sobreexplotación fueron obtenidos de pescadores comerciales. El análisis de las tallas-a-la-edad retrocalculadas a partir de sus otolitos sugieren que la tasa de crecimiento varía entre clases de edad: los individuos más viejos presentan de forma sistemática menores tasas de crecimiento. Un proceso de mortalidad selectiva por talla en que los peces con menores tasas de crecimiento vivieran durante más tiempo podría explicar este patrón. En el caso de que las tasas de crecimiento sean determinadas genéticamente, la existencia de estas distintas presiones selectivas entre peces de diferente tamaño podrían desencadenar una evolución artificial inducida por pesca, que sería difícilmente reversible y que causaría cambios indeseados en la estructura de edades y de tallas y en la dinámica del *stock*.

## Abstract

The overestimation of the resilience of a stock may result in overfishing, thus putting the population in an endangered situation. To define the optimal tradeoff between preventing overexploitation and ensuring fisherman profit heavily depends on obtaining accurate predictions of population dynamics and, thus, of the allowable yield. Reliable predictions on population dynamics depend, among others, on accurate growth estimations.

The conventional approach for estimating growth consists in fitting the von Bertalanffy growth model to data about length at the age of capture (i.e., a single observation per fish). This method derives a single growth curve for all the population but ignores the ontogenetic

path of each fish, as well as the existence of possible variability between individuals. Therefore, it is possible that this curve does not correspond to any particular fish's growth. Specifically, in the case of size-selective fishing gears, the pattern predicted in an scenario of fisheries induced evolution is that fish with larger growth rate will reach earlier the selection threshold of the gear and, therefore, fish with smaller adult size will survive longer. Therefore, conventional analyses of fisheries-dependent samples may bias growth. Conversely, the size of a specific fish at different ages can be back-calculated from the growth marks laid at the otolith, which may allow the derivation of a growth curve for each fish, and explicitly tests the hypothesis of the existence of a relationship between growth rate and age. To test this hypothesis, 300 black scorpion fish coming from a stock that presents no sign of overexploitation were obtained from commercial fishermen. The analysis of the back-calculated size-at-age from the otolith growth marks suggests that the growth rate varies between age classes: older individuals systematically present lower growth rate. A size-selective process where fish with lower growth rates live longer would explain this pattern. In the case of genetically determined growth rate, the existence of such a differential selective pressure between fish of different size may lead to an irreversible, artificially-induced evolution that might cause undesirable changes in age- and size-structure, and in the dynamics of the stock.

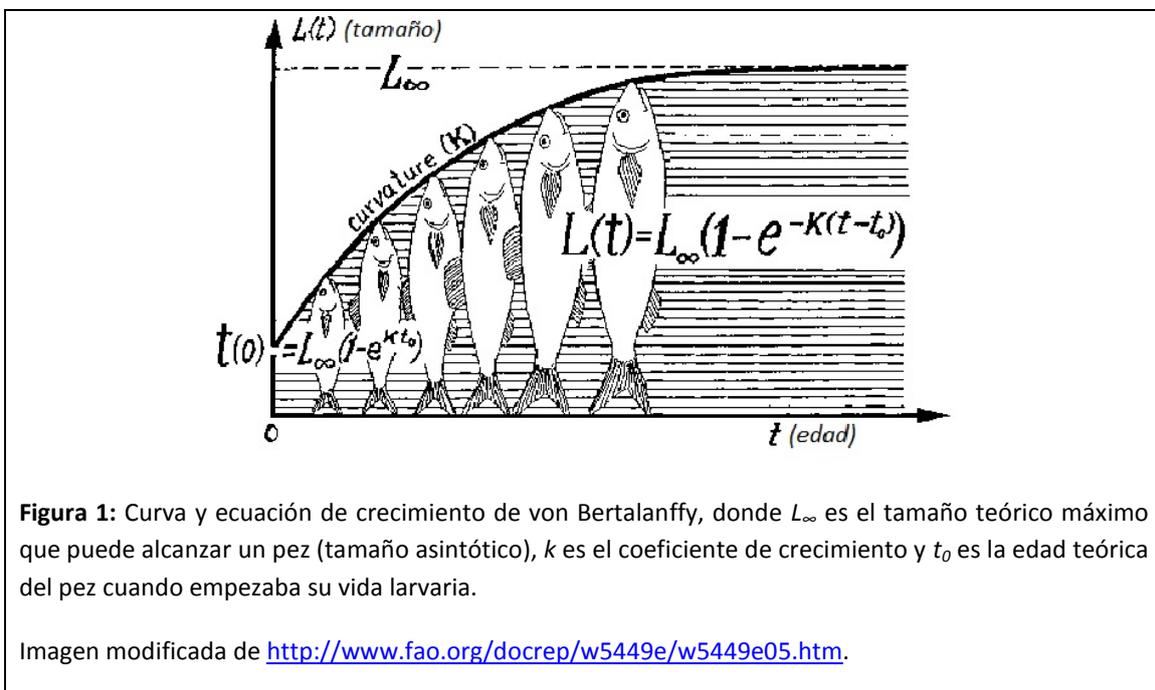
## 1. Introducción

La pesca es uno de los principales agentes antrópicos que participan en el cambio global a nivel marino, alterando las poblaciones de sus especies y modificando el ecosistema. Parte de los recursos marinos son explotados de manera no sostenible (Gutyader *et al.*, 2013), por lo que algunas poblaciones están en declive e incluso existen casos en los que la explotación ha dejado de ser económicamente rentable (Cury *et al.*, 2005) ya que la sobreestimación de la capacidad de resiliencia de una subpoblación (*stock*; Begg *et al.*, 1999) puede conducir a su sobreexplotación. Para hallar el punto de equilibrio entre la prevención de la sobreexplotación y el beneficio económico de los pescadores se usan las predicciones de la dinámica de la población (Quinn y Desiro, 1999). Los modelos más habituales para predecir la dinámica de un *stock* necesitan como *input* no solo variables como capturas, esfuerzo pesquero o estructura de edades y tallas. También, es imprescindible conocer la relación entre talla y edad.

El método convencional para describir la relación entre talla y edad, así como para describir otros rasgos de la historia vital (Williams y Shertzer, 2003), consiste en ajustar los datos a un modelo de crecimiento. El modelo más usado es el propuesto por von Bertalanffy, basado en una relación exponencial entre talla del individuo y edad (von Bertalanffy, 1957; Restrepo *et al.*, 1998) (Figura 1). La aproximación típica a este modelo es a nivel poblacional y se realiza con los datos de talla y edad de una muestra de peces al ser capturados (un solo dato de talla y edad por pez) (Grafen y Hails, 2002). El resultado es una sola curva de crecimiento para toda la población. La obtención de datos sobre la edad se realiza individualmente, gracias a la periodicidad anual observada en estructuras visibles en el otolito de cada individuo (Hart, 2005). Los otolitos son pequeñas estructuras libres, compactas y no

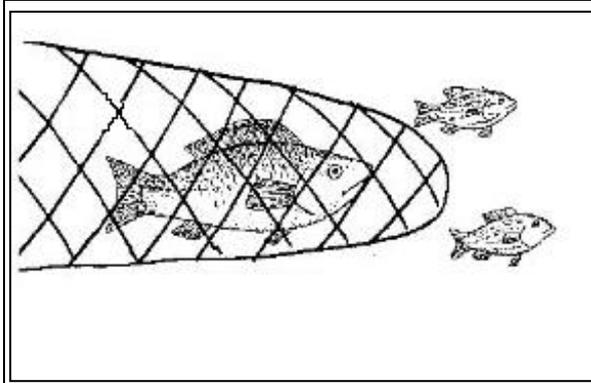
óseas compuestas por aragonito (la forma de cristalización más común del carbonato cálcico) depositado en una matriz proteica dentro del oído interno de los osteíctios. Participan en el sentido del oído y del equilibrio de estos peces (Popper y Lu, 2000). El crecimiento de los otolitos implica variaciones rítmicas en la deposición de la matriz orgánica y los cristales de carbonato que los forman, dando lugar a anillos opacos y translúcidos (Morales-Nin, 2000). Si se conocen estos ritmos de deposición se puede hallar la edad de un pez contando el número total de anillos.

Además, esta secuencia de anillos opacos y translúcidos permite el retrocálculo de las tallas-a-la-edad anteriores a la captura del individuo, siempre y cuando exista una buena relación entre la talla del otolito y la del individuo (Campana, 1999). Esta metodología permite reconstruir la trayectoria individual del organismo (una curva por individuo) y contemplar así el desarrollo diferencial ontogénico de los miembros del *stock*, respetando así la variabilidad entre individuos. Por este motivo es posible que la estimación del crecimiento de una población esté sesgada y no se ajuste al crecimiento real de ninguno de sus miembros, mientras que las curvas individuales ofrecen un visión mucho más realista del *stock* (Alós *et al.*, 2010). La existencia de este tipo de sesgos es especialmente evidente cuando el *stock* es explotado mediante artes de pesca selectivos por talla, como es el caso del trasmallo (Ricker, 1969). La estima de los parámetros individuales no es habitual debido a la escasez de información sobre el método. Sin embargo, con el desarrollo de nuevas técnicas de inferencia Bayesiana, el número de trabajos abordando el crecimiento a nivel individual ha aumentado notablemente en la última década.



La selectividad de los artes de pesca comerciales (especialmente en el caso de las redes) determina cuál es la talla a partir de la que se maximiza la probabilidad de que un pez sea capturado, por lo que es un parámetro clave para conseguir una gestión pesquera sostenible (Quinn y Desiro, 1999). Normalmente, los artes de pesca son positivamente talla-

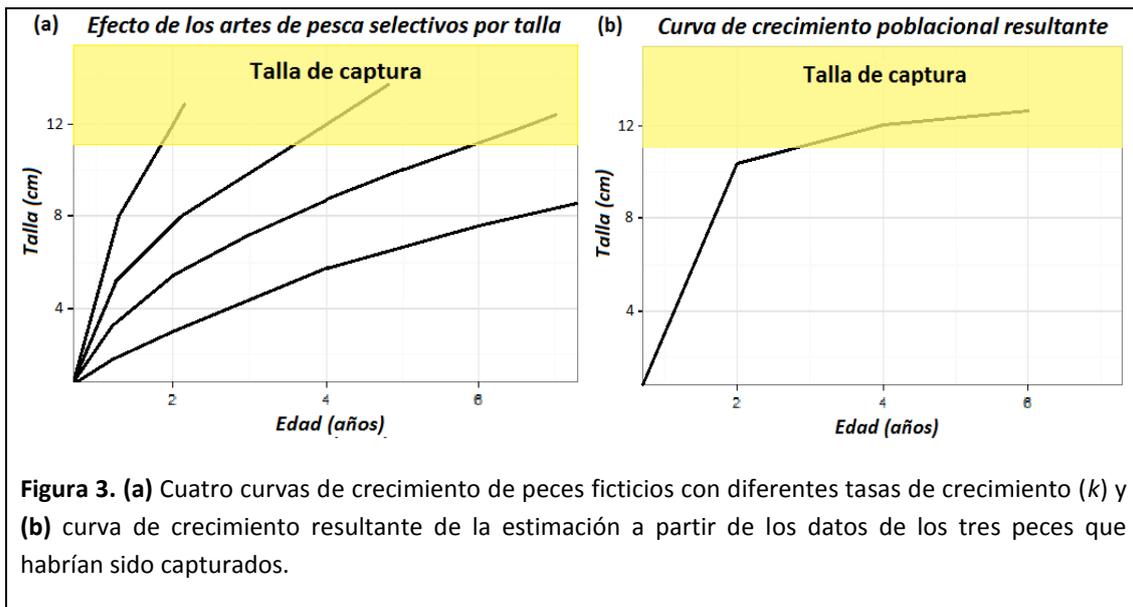
selectivos, es decir, son más eficaces frente a peces de talla grande (Figura 2). Por tanto los peces con una menor tasa de crecimiento ( $k$ , día<sup>-1</sup>) tardarán más tiempo en crecer hasta una talla vulnerable al arte. Esto generará un diferencial de selección a favor de los individuos con tasas de crecimiento más bajas (Williams, 2005), los cuales serán capturados más tarde y por tanto tendrán una mayor esperanza de vida.



**Figura 2.** Arte de pesca selectivo por talla. Como puede verse, solo se capturan las piezas de mayor tamaño, mientras que una fracción de la población escapa y no es muestreada.

En este trabajo se explora la hipótesis de que los modelos de crecimiento elaborados a partir de peces obtenidos mediante artes de pesca selectivos por talla pueden estar sesgados. Como se muestra en la Figura 3, esto es debido a que, a una edad determinada (e.g., 2 años), se capturaran preferentemente los peces que han alcanzado la talla vulnerable, y por tanto peces de crecimiento más rápido. Como consecuencia, se puede sobreestimar la tasa de crecimiento poblacional a edades tempranas, ya que se pescan (y muestrean) selectivamente los individuos de mayor tamaño (Ricker, 1969; Walker *et al.*, 1998).

### Hipótesis del trabajo:



La hipótesis de trabajo que se explora es que, con respecto a los individuos más jóvenes, se muestrean preferentemente aquellos que llegan rápidamente a la talla de captura (es decir, los que tienen una  $k$  alta). Por el contrario, con respecto a los individuos más longevos, habrán sobrevivido preferentemente los que han crecido más lentamente ( $k$  baja), ya que estos peces pueden escapar pasando a través de la luz de malla de, por ejemplo, el trasmallo, mientras no superen la talla de captura. Por tanto, las muestras obtenidas mediante este tipo de artes de pesca podrían sugerir que todos los peces crecen rápido cuando son jóvenes (sobreestimación de la  $k$  en edades tempranas) y que después, a medida que envejecen, parece que  $k$  disminuye drásticamente. Como consecuencia, la estima de la curva de crecimiento poblacional estaría sesgada.

Además, las consecuencias de una mortalidad talla-selectiva van más allá de ser un problema técnico relacionado con la precisión en las predicciones de la dinámica de población de un *stock* y una posible disminución de la productividad de la pesquería a corto plazo. La mortalidad talla-selectiva inducida por los artes de pesca puede desencadenar un proceso evolutivo inducido por la pesca (*FIS, Fisheries Induced Selection*; Law, 2000; Heino y Godø, 2002; Dieckmann y Heino, 2007; Kuparinen y Merila, 2007; Law, 2007; Kuparinen *et al.*, 2009). Mantener a largo plazo una mayor presión de pesca sobre los peces con mayor tasa de crecimiento puede implicar un proceso de selección genética artificial, ya que los peces más longevos (con tasas de crecimiento bajas) podrán reproducirse durante más años y por tanto tendrán mayor *fitness*. Con el paso de las generaciones, niveles altos de explotación pueden generar poblaciones con individuos de menor talla y una menor productividad debido a la heredabilidad de las tasas de crecimiento (Law, 2000), con implicaciones negativas para los pescadores y la sociedad en general (Jørgensen *et al.*, 2006). Aunque el debate sobre si lo que se conoce como evolución inducida por pesca tiene una base genética o es producto de la plasticidad fenotípica sigue abierto, diferentes aproximaciones teóricas y experimentos de

selección artificial en laboratorio demuestran su plausibilidad en poblaciones naturales. Por ejemplo, Conover y Munch (2002) consiguieron demostrar que la selección por talla puede causar evolución de los rasgos de la historia vital vinculados al crecimiento, la heredabilidad de los cuales generalmente se asume que es moderada en peces (Law, 2000; Law, 2007). Por tanto, detectar los efectos de la pesca selectiva es crucial para mantener los *stocks* explotados en niveles sostenibles (Kuparinen y Merilä, 2007).

El estudio de curvas de crecimiento a nivel individual ha abierto un nuevo paradigma en la detección de la *fisheries-induced evolution* y ofrece un nuevo campo teórico para el estudio de sus consecuencias en las poblaciones explotadas de peces salvajes. Establecer una relación entre selectividad y crecimiento es por tanto un aspecto fundamental para entender el cambio en la dinámica que la pesca ejerce sobre la distribución de tallas y edades de la población.

Este trabajo de fin de grado implementa una alternativa analítica para estimar la curva de crecimiento y para explorar el posible sesgo generado por la pesca selectiva a nivel individual. Se propone estimar una curva de crecimiento específica para cada pez a partir de las marcas de crecimiento periódicas de su otolito (Campana, 2001). Además, de acuerdo con el marco teórico presentado más arriba (Figura 3), se evalúa la hipótesis de que los parámetros de crecimiento de cada clase de edad sean dependientes de la edad del pez (i.e. los individuos capturados en edades jóvenes son de crecimiento rápido y los de edad avanzada crecen lentamente). Para ello se ha seleccionado la población de *Scorpaena porcus* de la bahía de Palma como caso de estudio.

*S. porcus* es una especie muy común de escorpaénido que se distribuye desde las islas Británicas hasta Marruecos, pasando por el Mediterráneo y el mar Negro (Hureau y Litvinenco, 1986). Se trata de un pez de crecimiento relativamente lento y vida corta, con una esperanza de vida máxima de once años (Jardas y Pallaoro, 1992). Es el caso de estudio ideal porque se trata de la cuarta especie más pescada con trasmallo en Mallorca (por detrás de *Sepia officinalis*, *Mullus surmuletus* y *Scorpaena scrofa*), representando unos 8.000 kg anuales y unos ingresos de unos 48.000 € anuales. Pese a ello, no presenta signos aparentes de sobreexplotación (Merino *et al.*, 2008). El trasmallo es un arte de pesca que presenta una selectividad en función de la talla en forma de campana (Huse *et al.*, 1999; Madsen *et al.*, 1999; Stergiou y Erzini, 2002). Los objetivos específicos del presente estudio son: (1) comparar los parámetros de la curva de crecimiento poblacional obtenidos mediante el método convencional de estimación (un solo dato de edad y talla para cada pez) con los parámetros obtenidos mediante el método de las curvas individuales, (2) evaluar la hipótesis de que la tasa de crecimiento  $k$  de los peces jóvenes es mayor que la de los peces de mayor edad y (3) discutir las consecuencias que los patrones descritos pueden tener, tanto a corto plazo (sostenibilidad) como a largo plazo (*fisheries induced evolution*).

## 2. Material y métodos

### 2.1. Muestreo

Se seleccionaron aleatoriamente 300 ejemplares de *S. porcus* a partir de las capturas desembarcadas en la lonja de Palma de Mallorca (*fisheries-dependent sampling*). En todos los casos, se trata de capturas de la flota artesanal y han sido capturados mediante trasmallo entre enero y diciembre del 2012. Se determinó la talla (LT, longitud total) de todos los ejemplares muestreados, como puede verse en la Figura 4.

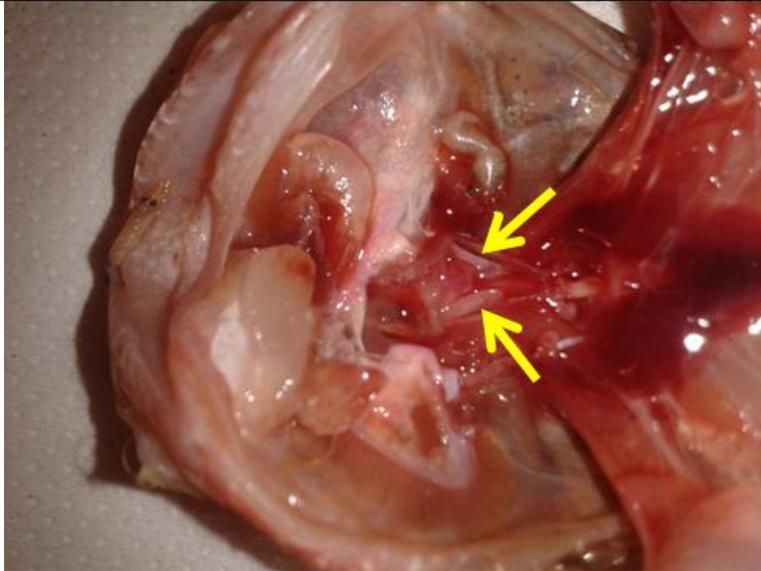


### 2.2. Extracción de otolitos

El oído interno de los peces está formado por tres canales semicirculares (dos están orientados verticalmente y el otro horizontalmente, recubiertos de epitelio escamoso y estructuras sensoriales llamadas *cristae ampullaris*) y tres cámaras u órganos otolíticos: el *utrículus*, el *sacculus* y el *lagena*. Cada uno de estos órganos contiene una *macula* o acumulación de células ciliadas que son estimuladas por una única estructura dura que es unas tres veces más densa que los huesos del pez, los otolitos. Hay tres tipos de otolito según el órgano que ocupan: el *lapillus* en el *utrículus*, el *asteriscus* en el *lagena* y el *sagita* en el *sacculus*. Este último es el que se usa en este estudio (Feist, 2009).

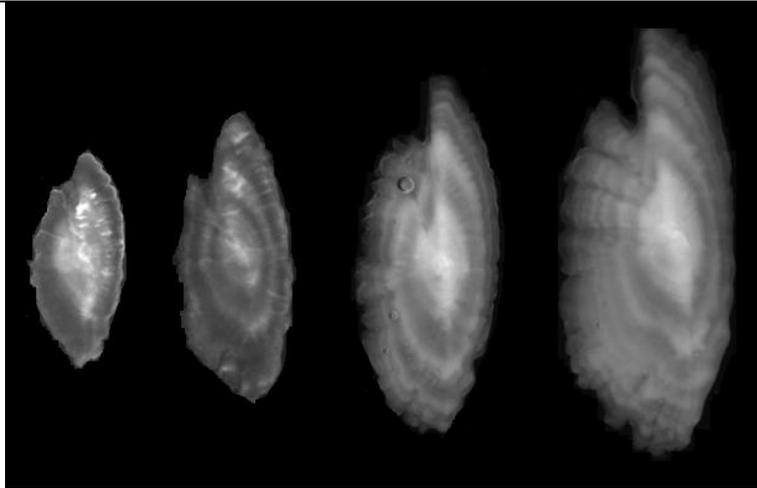
Son de gran utilidad en ictiología porque a partir de ellos se puede conocer la edad del pez. Aunque puede variar entre especies, los otolitos tienen diferente ritmo de crecimiento durante las distintas épocas del año. Esto implica la formación de bandas alternativamente opacas y translúcidas (Panella, 1971; Morales-Nin, 2000). En el caso de *S. porcus*, la periodicidad anual de las marcas de crecimiento del otolito ha sido validada mediante el análisis de sus incrementos marginales. La zona opaca se forma entre primavera y verano y la translúcida entre otoño e invierno (Morales-Nin, 2001). Sabiendo esto, se puede concluir que la combinación de una banda opaca y la translúcida contigua representan un año de vida, de forma similar a lo que pasa con los anillos del tronco de un árbol. Se pueden utilizar otras estructuras para determinar la edad de un pez, como sus escamas o vértebras, aunque el proceso es más laborioso y menos preciso (Campana, 2001).

Además de la edad, el grosor de cada banda anual es, en muchas especies, proporcional al crecimiento somático durante este tiempo. Esta proporcionalidad se fundamenta en la correlación frecuentemente observada entre la longitud del pez y la talla del otolito. Por tanto, a partir del grosor de las bandas anuales es posible estimar las variaciones de la talla del pez a lo largo de toda su vida. Esta aproximación se denomina retrocálculo (Campana, 1990; Morales-Nin, 2000).



**Figura 5.** Otolitos de *S. porcus* en su posición natural, una vez retirada la parte ventral del cráneo.

En este caso, para extraer los otolitos, primero se retiraron las branquias y el resto de órganos internos para exponer la parte inferior del cráneo. A continuación, con el pez en posición ventral, se limpió la zona aneja al cráneo y se diseccionó la unión entre éste y la primera vértebra. Acto seguido, con la ayuda de unas tijeras, se practicó un pequeño corte transversal en la parte posterior del cráneo, sin alcanzar a los otolitos para evitar dañarlos. A continuación, con la ayuda de unas pinzas resistentes, se procedió a separar el cráneo, lo que permite localizar los otolitos a cada lado de la cavidad cerebral, como puede verse en la Figura 5. Una vez localizados, los otolitos se extrajeron utilizando unas pinzas finas y se depositaron en una placa de Petri con agua destilada. Después, se procedió a eliminar los tejidos orgánicos adheridos y a su secado. Los otolitos limpios se conservaron en seco hasta el momento de llevar a cabo la interpretación de las marcas de crecimiento.

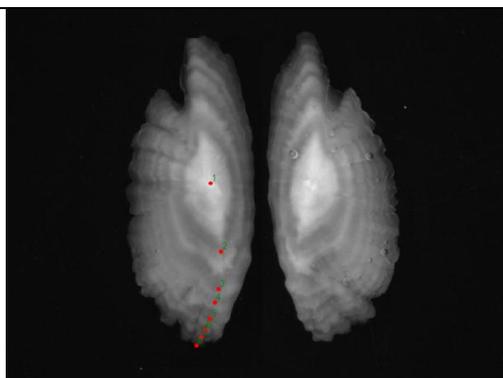


**Figura 6.** De izquierda a derecha, otolitos de *S. porcus* de 1, 2, 4 y 7 años.

### 2.3 Interpretación de las marcas de crecimiento

Para leer los otolitos, es decir, medir su radio total (crecimiento total) y la distancia entre sus bandas (crecimiento anual), se obtuvieron imágenes digitales mediante una cámara (Marlin) incorporada a una lupa de 12 aumentos (Leica M165C). En la Figura 6 se muestran algunos de las imágenes obtenidas. Estas imágenes fueron procesadas mediante el programa tpsDig2 (<http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html>). Este software permite marcar interactivamente el inicio de cada banda translúcida (Figura 7). El eje sobre los que se marcó el inicio de cada banda fue ortogonal a las bandas de crecimiento, de manera que el grosor de las bandas puede considerarse una buena aproximación del crecimiento del otolito.

El *output* de este primer paso consiste en las coordenadas xy de cada uno de los puntos marcados. A continuación, estos datos fueron procesados mediante una rutina *ad hoc* para determinar la distancia (en píxeles) entre puntos consecutivos y el radio total del otolito. Posteriormente, estas distancias se transformaron a milímetros.



**Figura 7:** Otolitos de un ejemplar de *S. porcus* de más de siete años. El otolito izquierdo ha sido leído mediante el programa tpsDig2. Los puntos se corresponden con el inicio de la banda translúcida de cada año. El grosor de cada banda es proporcional al incremento de talla del pez.

## 2.4 Modelo de crecimiento

De acuerdo con el objetivo del trabajo de fin de grado, en primer lugar se estimaron los parámetros de la curva de crecimiento convencional (un dato de talla y edad para cada pez).

El modelo de crecimiento fue:

$$L_i = L_{\infty}(1 - e^{-k(t_i - t_0)}) + \varepsilon_i \quad \text{ec. 1}$$

donde  $L_i$  es el radio del otolito del pez  $i$ , para el que se estima una edad  $t_i$ . El término de error  $\varepsilon_i$  se asume normalmente distribuido con media cero y desviación estándar  $\sigma$ . La interpretación biológica de los parámetros  $L_{\infty}$ ,  $k$  y  $t_0$  se detalla en la Figura 1.

Los parámetros de este modelo se compararon con los obtenidos a partir del ajuste para cada individuo según el modelo:

$$L_{i,j} = L_{\infty j}(1 - e^{-k_j(t_{i,j} - t_{0j})}) + \varepsilon_{i,j} \quad \text{ec. 2}$$

donde  $L_{i,j}$  es la distancia entre el centro del otolito y la banda de crecimiento  $j$ , que es la talla del otolito estimada para el pez  $i$  a la edad  $j$  ( $t_{i,j}$ ). Más concretamente, es la suma de la anchura de todas las bandas, desde el centro del otolito hasta la banda correspondiente a la edad  $j$ . El término de error  $\varepsilon_{i,j}$  se asume normalmente distribuido con media cero y desviación estándar  $\sigma$ . Es decir, implícitamente se asume que  $\sigma$  es edad-independiente y común para todos los peces.

Además para el valor de los parámetros de crecimiento para cada pez ( $L_{\infty i}$ ,  $k_i$  y  $t_{0i}$ ) se asume:

$$L_{\infty j} = \alpha_L + \beta_L \text{Age}_j + \varepsilon_j$$

donde el valor de  $L_{\infty}$  del pez  $j$  ( $L_{\infty j}$ ) es una función lineal de la edad del pez  $j$  en el momento de su captura ( $\text{Age}_j$ ), siendo  $\alpha_L$  y  $\beta_L$  los parámetros de la recta. El término de error  $\varepsilon_j$  se asume normalmente distribuido con media cero y desviación estándar  $\sigma_L$ .

De manera similar:

$$k_j = \alpha_k + \beta_k \text{Age}_j + \varepsilon_j$$

donde el valor de  $k$  del pez  $j$  ( $k_j$ ) es una función lineal de la edad del pez  $j$  en el momento de su captura ( $\text{Age}_j$ ), siendo  $\alpha_k$  y  $\beta_k$  los parámetros de la recta. El término de error  $\varepsilon_j$  se asume normalmente distribuido con media cero y desviación estándar  $\sigma_k$ .

Por el contrario, para el parámetro  $t_0$  se asumió que el valor para el pez  $j$  ( $t_{0j}$ ) estaba distribuido normalmente con media  $t_0$  y desviación estándar  $\sigma_{t_0}$ .

## 2.5 Ajuste de los datos a los dos modelos de crecimiento.

Los datos se ajustaron mediante una aproximación Bayesiana. Para el primer modelo se utilizaron la edad y la talla a la captura ( $n=300$  peces; una sola observación por pez). Para el segundo modelo (retrocálculo) se utilizaron las distancias de cada una de las marcas de crecimiento al centro. En este caso, solo se analizaron los individuos de 2 años o más y de 7 años o menos, para asegurar que el número de individuos analizados en cada caso de edad fuese suficientemente grande.

En ambos casos se utilizó una aproximación Bayesiana para estimar los parámetros de los modelos. Esta herramienta estadística sigue los siguientes pasos (Siegfried y Sansó, 2006):

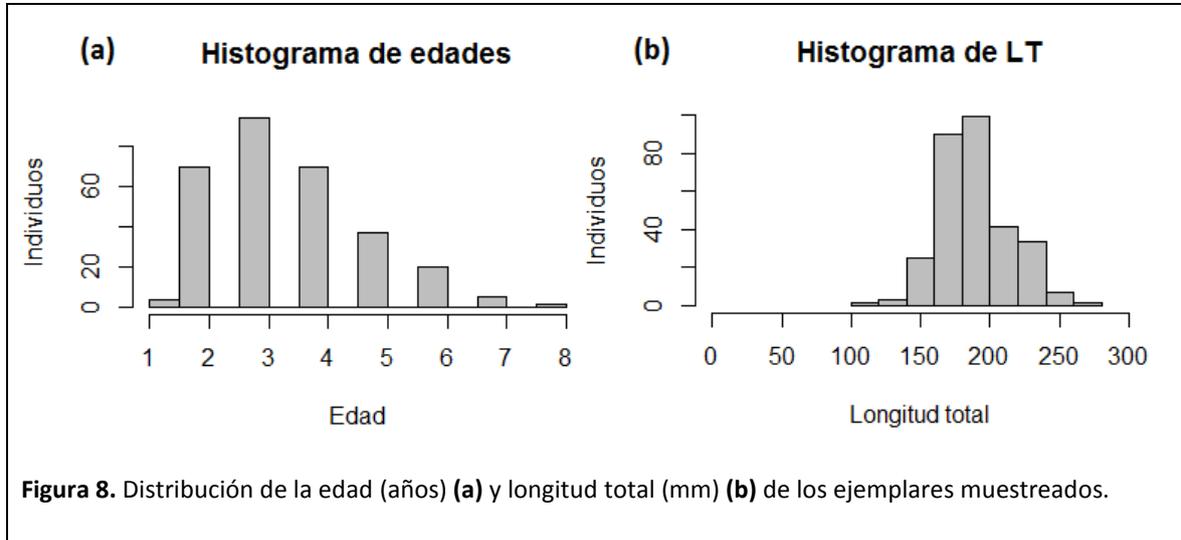
- (1) Determinación de la probabilidad de los datos
- (2) Establecimiento de *priors* (límites inferiores y superiores teóricos) para todos los parámetros
- (3) Obtención de la probabilidad condicional total de todos los parámetros
- (4) Uso del algoritmo de muestreo Metropolis Hastings o Gibbs para obtener la distribución *posterior* de cada parámetro (Gelman *et al.*, 2013)

Las especificaciones técnicas se detallan a continuación. Se utilizaron *priors* no informativos en todos los casos, excepto para  $k_j$  i  $L_{\infty j}$  (retrocálculo) para los que la distribución se limitó, respectivamente, al intervalo  $(-1,1)$  y  $(2,10)$ . En ambos casos la distribución de los *posteriors* fue mucho más estrecha que la de los *priors*. Para el resto de parámetros de ambos modelos se asumió una distribución normal con media cero y varianza muy elevada y, en el caso de las tolerancias (i.e.,  $1/\text{varianza}$ ) se asumió una distribución *gamma* con parámetros que aseguran *priors* no informativos. Se ejecutaron tres cadenas de Markov en paralelo con valores iniciales razonables. Después de eliminar las iteraciones del periodo inicial (*burning*) y de muestrear uno de cada 100 valores (*thinning*) para evitar posibles problemas de autocorrelación, los *posteriors* se calcularon con al menos 3.000 valores. Se aplicaron las herramientas convencionales para evaluar la convergencia.

Estos análisis se completaron con un código *ad hoc* que utiliza la librería *Rjags* (Plummer, 2011) del *R Package* (<http://cran.r-project.org/web/packages/rjags/index.html>). Esta librería llama al programa *JAGS* (<http://mcmc-jags.sourceforge.net/>) para completar las iteraciones.

### 3. Resultados

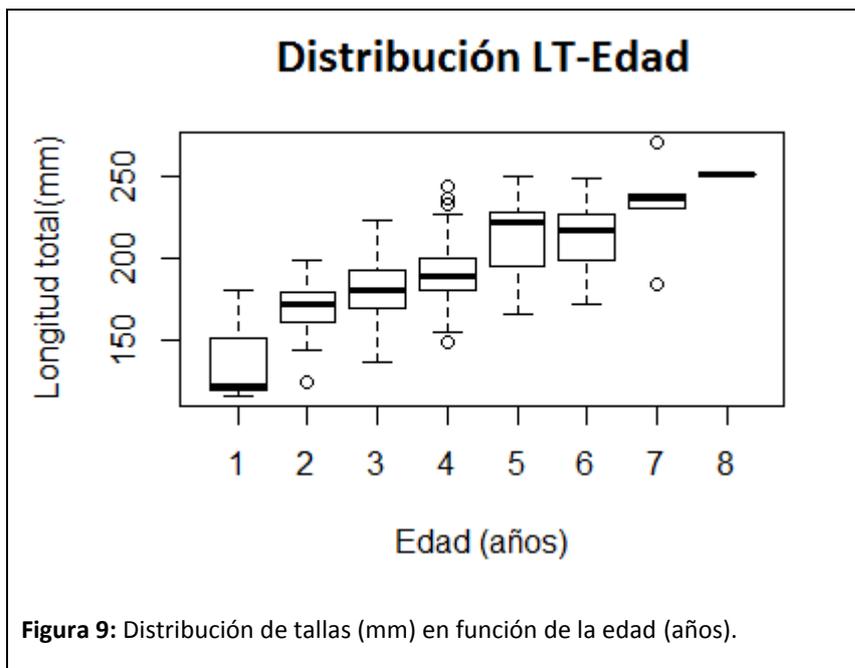
La talla de los 300 ejemplares muestreados de *S. porcus* varió entre 11.7 y 27.1 cm de longitud y edad entre 1 y 8 años (Figura 8). La distribución de las tallas presenta la forma de campana típica de las capturas por trasmallo.



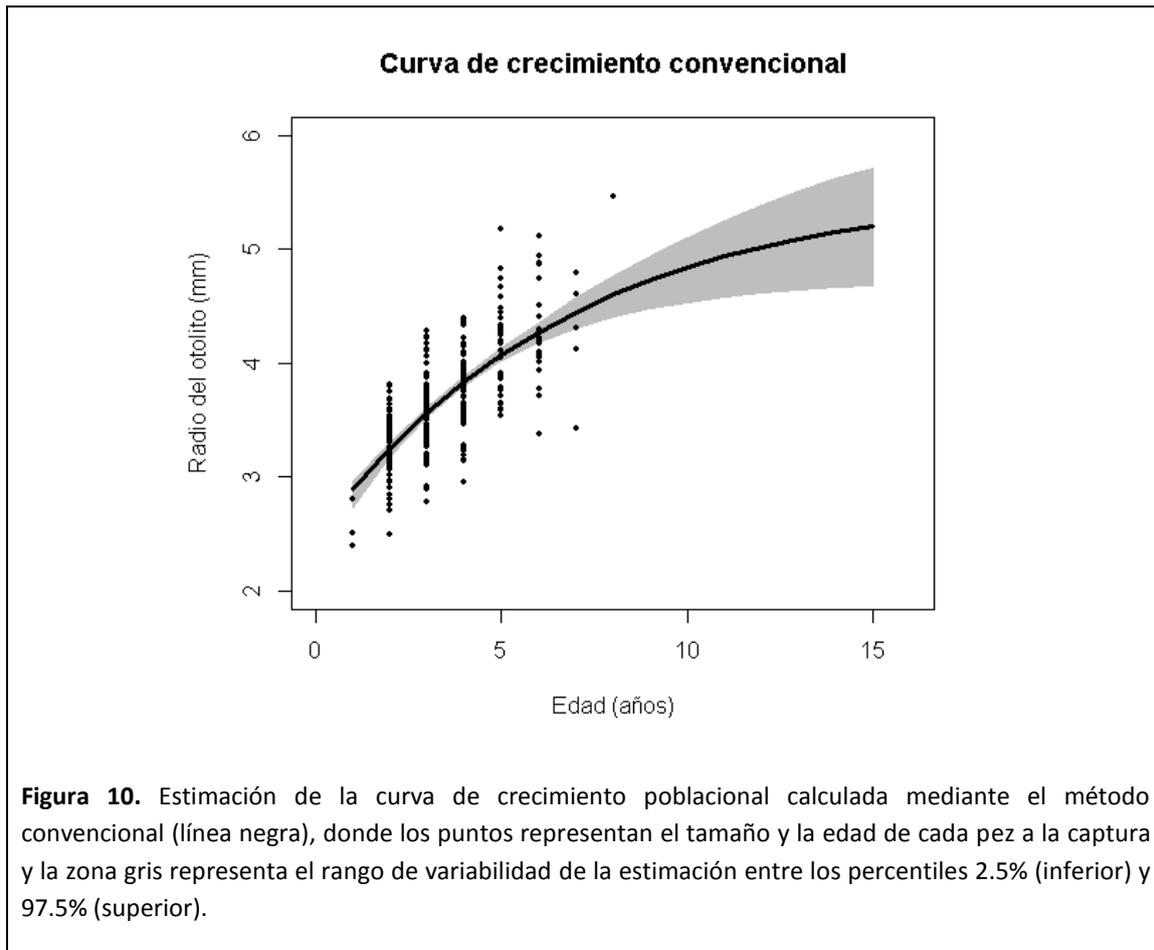
**Figura 8.** Distribución de la edad (años) **(a)** y longitud total (mm) **(b)** de los ejemplares muestreados.

La talla total y el radio de los otolitos están significativamente correlacionados ( $r^2=0.67$ ;  $P\text{-value} < 0.05$ ). Como se ha comentado anteriormente, en estos casos se justifica la utilización del retrocálculo.

La distribución de tallas por edad se muestra en la Figura 9 y sugiere que ajustar estos datos al modelo de crecimiento de von Bertalanffy es una opción razonable.



**Figura 9:** Distribución de tallas (mm) en función de la edad (años).



El ajuste de los datos a los dos modelos es bueno en ambos casos. En la figura 10 se muestra la curva de crecimiento correspondiente al modelo poblacional (ecuación 1) y en la Tabla 1 se detallan sus parámetros de crecimiento.

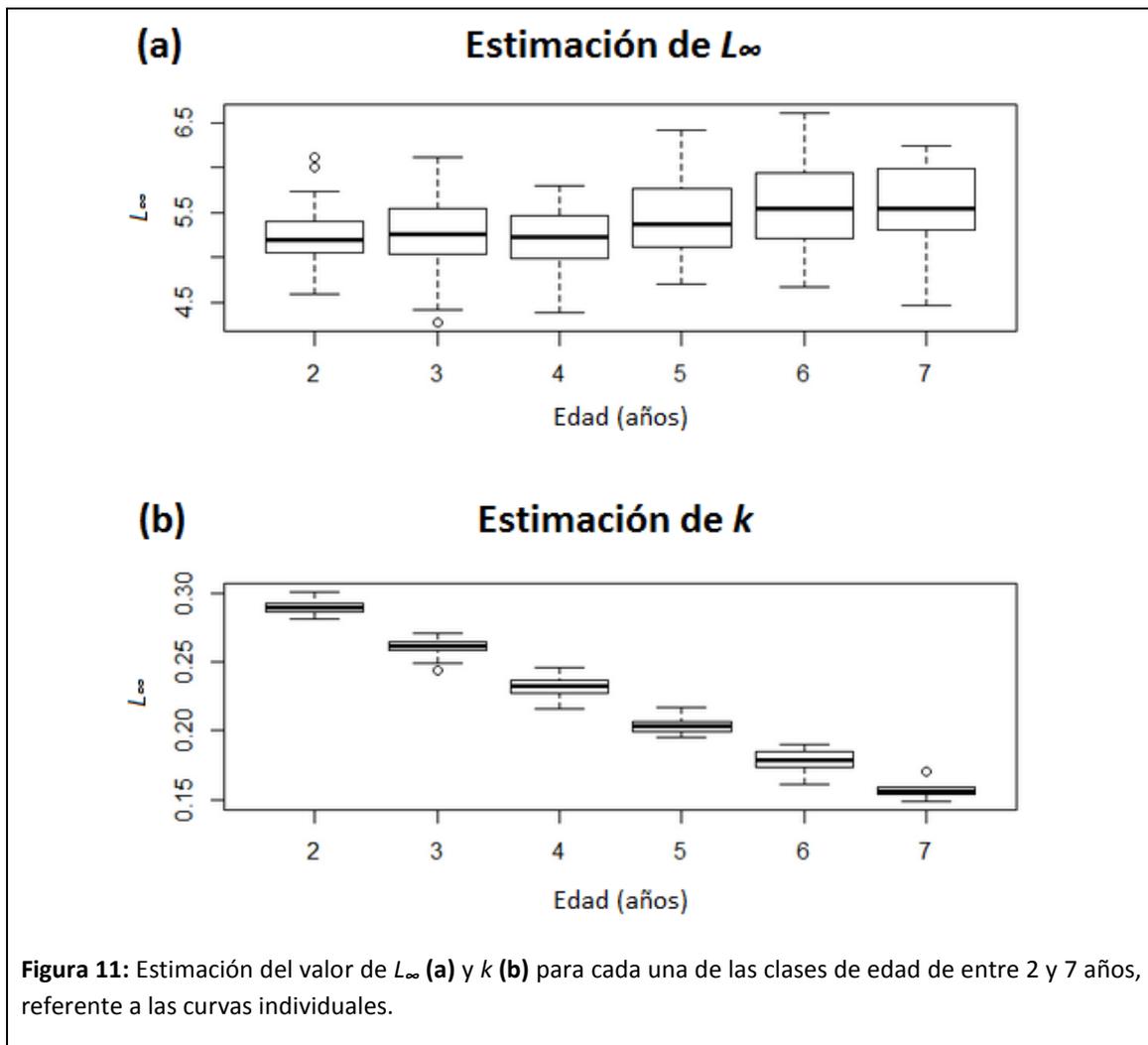
Parámetro	2.5% CI	Mediana	97.5% CI
$t_0$	-4.9	-2.7	-0.6
$k$	0.190	0.347	0.726
$L_\infty$	4.2	3.9	4.7

**Tabla 1:** Valores del percentil 2.5%, la mediana y el percentil 97.5% de los parámetros de crecimiento  $t_0$ ,  $k$ ,  $L_\infty$  de la curva de crecimiento poblacional.

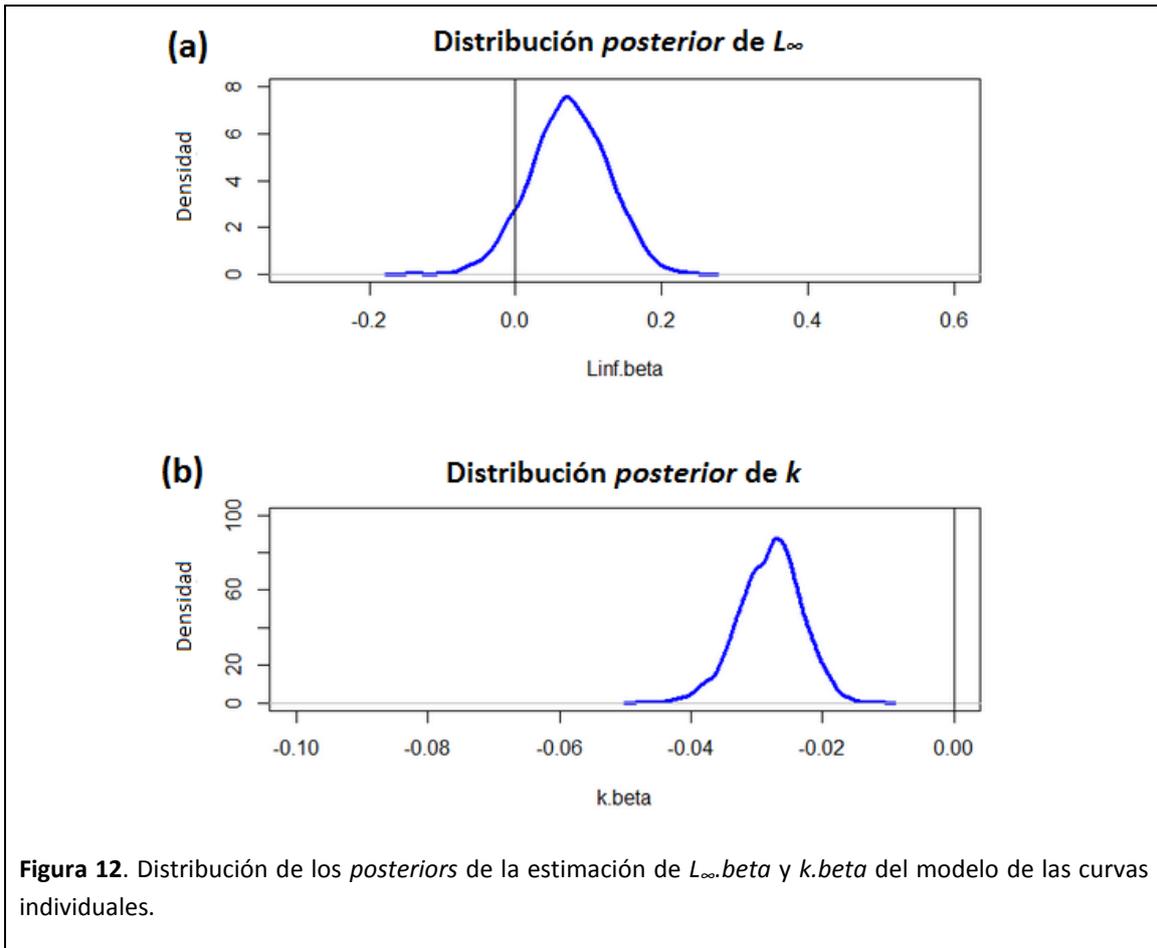
Para el modelo individual, se muestran las pendientes y el punto de intersección de la relación entre, respectivamente,  $L_{\infty}$ /edad de captura y  $k$ /edad de captura, además del valor de  $t_0$ , que se asume independiente de la edad de captura (Tabla 2).

Parámetro	2.5% CI	Mediana	97.5% CI
$t_0$	-0.7	-0.6	-0.5
$k.alpha$	0.289	0.344	0.407
$k.beta$	-0.038	-0.028	-0.019
$L_{\infty}.alpha$	4.463	5.041	5.687
$L_{\infty}.beta$	-0.034	0.073	0.176

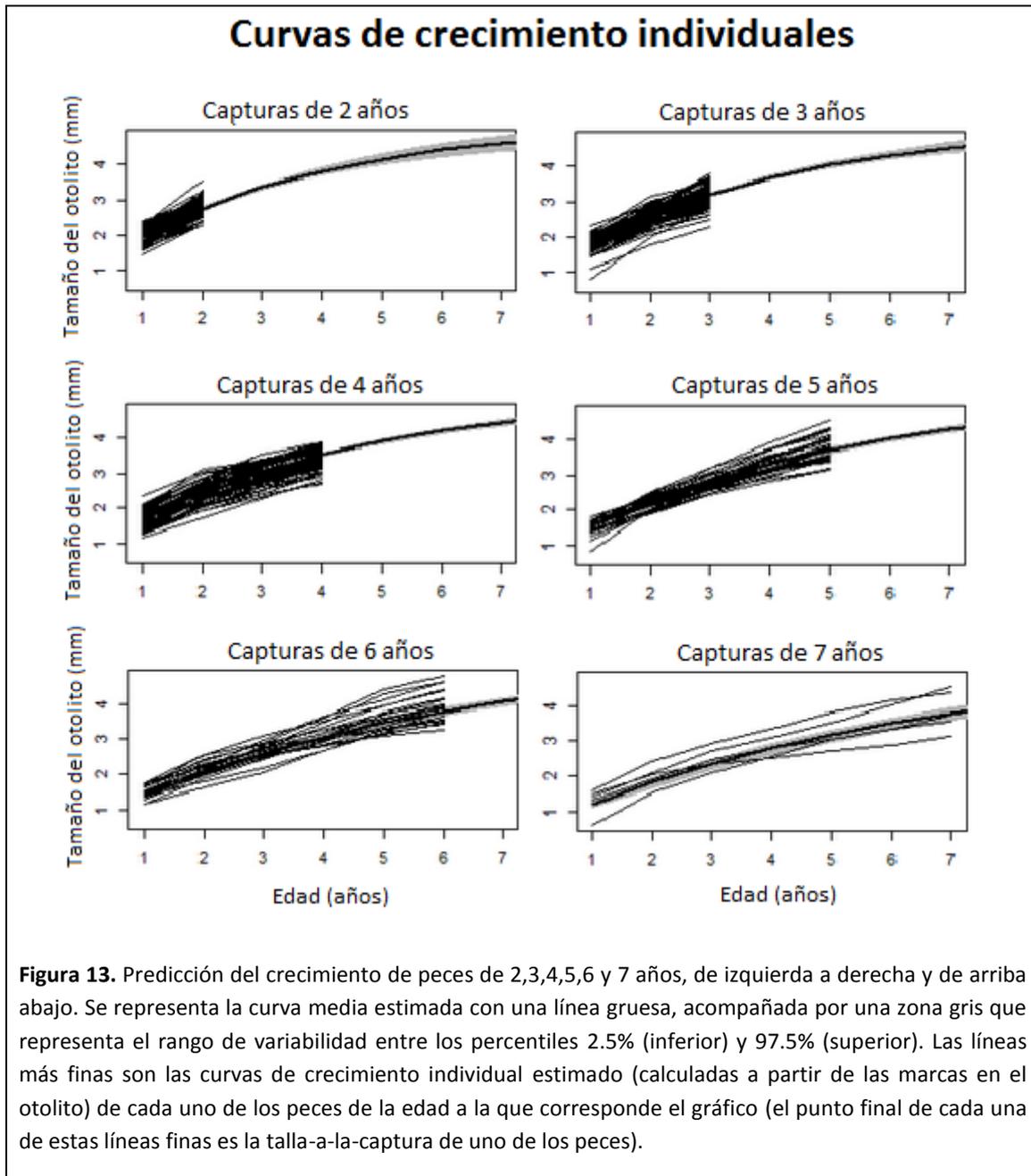
**Tabla 2:** Valores del percentil 2.5%, la mediana y el percentil 97.5% de los parámetros de crecimiento  $t_0$ ,  $k.alpha$ ,  $k.beta$ ,  $L_{\infty}.alpha$  y  $L_{\infty}.beta$  de las curvas de crecimiento individuales.



En el caso del modelo de retrocálculo, el patrón más relevante es que los valores de  $k$  están relacionados linealmente con la edad, de manera que al aumentar ésta, disminuye  $k$  (Figura 11). La pendiente de la recta es claramente diferente de cero (Figura 12 y Tabla 2). El valor estimado de  $k$  para un pez de 2 años al ser capturado es cercano a 0.3, mientras que se reduce a la mitad para individuos de 7 años. Por el contrario, a pesar de que se aprecia una cierta tendencia de  $L_{\infty}$  a aumentar con la edad de captura, esta relación no es relevante ya que el intervalo de credibilidad de la pendiente  $L_{\infty}.beta$  incluye claramente el cero (Figura 12 y Tabla 2).



Las consecuencias de la relación relevante entre  $k_j$  y edad a la captura se ponen claramente de manifiesto en la Figura 13, en la que se presentan las estimas de talla a edad para peces de diferentes clases de edad. En el caso de peces de 2 años, la estima de talla del otolito a la edad de 7 años es algo mayor de 4 mm, pero este valor va descendiendo progresivamente con la edad a la captura, hasta alcanzar valores cercanos a los 3 mm para peces de 7 años.



**Figura 13.** Predicción del crecimiento de peces de 2,3,4,5,6 y 7 años, de izquierda a derecha y de arriba abajo. Se representa la curva media estimada con una línea gruesa, acompañada por una zona gris que representa el rango de variabilidad entre los percentiles 2.5% (inferior) y 97.5% (superior). Las líneas más finas son las curvas de crecimiento individual estimado (calculadas a partir de las marcas en el otolito) de cada uno de los peces de la edad a la que corresponde el gráfico (el punto final de cada una de estas líneas finas es la talla-a-la-captura de uno de los peces).

#### 4. Discusión

En este trabajo de fin de grado se ha puesto claramente de manifiesto que la estimación de la curva de crecimiento poblacional mediante el método convencional (es decir, un solo valor por individuo de talla a la edad de captura) puede producir sesgos importantes en comparación con las estimas basadas en curvas individuales. Además, los datos aportados permiten sugerir por primera vez que la pesca de una de las especies más capturadas por la flota artesanal del Mediterráneo es selectiva en contra de los individuos de mayor talla y por tanto favorece a los individuos que presentan tasas de crecimiento bajas, por lo que  $k$  es edad-dependiente. Este tipo de explotación talla- y edad-dependiente mantenida durante años puede desencadenar un proceso evolutivo de disminución del tamaño de los adultos (*downsizing adults*, Alós *et al.*, 2014) que puede tener consecuencias no solo para el

ecosistema, sino además implicaciones negativas para los pescadores (menor rendimiento y menores tallas). Este trabajo de fin de grado, establece la base de las implicaciones potencialmente negativas de la pesca con trasmallo para *S. porcus*, además de evidenciar un sesgo al ajustar modelos de curvas poblacionales en muestras obtenidas con artes talla-selectivos.

Uno de los aspectos clave de este trabajo ha sido la implementación de una nueva metodología estadística para la estima de los parámetros individuales de crecimiento. En los últimos años, gracias al desarrollo de la inferencia Bayesiana, el número de trabajos testando hipótesis a nivel de curvas individuales ha crecido notablemente. En el modelo propuesto se ha adoptado la ecuación convencional de von Bertalanffy, basada en una relación exponencial entre la talla y la edad del pez. Aunque este es el modelo general de crecimiento, la aproximación propuesta es suficientemente flexible para incluir otros tipos de crecimiento (e.g. Lester *et al.*, 2005). Está basada en una estructura jerárquica, de *priors* a nivel individual e *hyper-priors* (para una población), que permite estimar los parámetros en una especie de esperanza de vida relativamente corta. Esto ofrece una nueva aproximación para multitud de especies de las cuales existen colecciones de otolitos que podrían ser usados para la estima de curvas de crecimiento en individuos muestreados años e incluso décadas atrás, de manera que permitiría estudiar si la pesca ha podido inducir cambios en sus tasas de crecimiento durante este tiempo y distinguirlos de los causados por factores ambientales. De hecho, recientemente se ha sugerido la idoneidad del estudio de curvas individuales de crecimiento obtenidas en otolitos para detectar *fisheries-induced evolution* (Kuparinen y Merila, 2007). El presente trabajo ofrece una contribución notable a este campo lo que realza el valor metodológico del estudio.

Una vez se ha desarrollado una metodología robusta para el estudio del crecimiento a nivel individual, la pregunta que se ha abordado en este trabajo es: ¿favorece el arte de pesca talla-selectivo a los individuos de crecimiento lento? Al ser el trasmallo un arte de pesca selectivo por talla (Huse *et al.*, 1999; Madsen *et al.*, 1999; Stergiou y Erzini, 2002), los peces no son pescados hasta que alcanzan la talla mínima de captura, a partir de la cual la probabilidad de escapar a través de la luz de malla disminuye a medida que el pez sigue creciendo. Como se ha demostrado, existe una gran variabilidad de tasas de crecimiento entre los ejemplares de *S. porcus* de una misma población, de modo que unos alcanzan la talla de captura a edades más tempranas que otros (Figura 13). La gran variabilidad que existe a nivel individual en cuanto a tasas de crecimiento se ha puesto de manifiesto en las últimas décadas gracias a la multitud de trabajos que han abordado diferentes implicaciones en la dinámica poblacional de *stocks* explotados. Estos trabajos han evidenciado que la estima poblacional puede estar sesgada y por tanto generar incertidumbre en la estima de la biomasa de un *stock*. De hecho, el problema de estimar curvas de crecimiento para llevar a cabo gestión pesquera es que solo se muestrean (han llegado a la talla de captura) los individuos jóvenes con una mayor tasa de crecimiento ( $k$ ), mientras que los únicos que sobreviven hasta una edad avanzada son los que han crecido lentamente. De este modo, mediante el modelo de crecimiento convencional (Figura 10 y Tabla 1), podría pensarse que todos los ejemplares jóvenes tienen una  $k$  elevada y que después, a medida que envejecen, disminuye, cuando en realidad, como se ha podido demostrar mediante el método de las curvas individuales (Figura 13 y Tabla 2), los individuos de mayor edad son precisamente los que tienen una  $k$  relativamente baja.

El estudio de las curvas individuales de crecimiento en individuos muestreados con un arte selectivo ha revelado un patrón escondido de selección favoreciendo los individuos de crecimiento lento, como demuestra la relación entre  $k$  y edad. Se ha demostrado que el principal rasgo que hace que un pez sea propenso a ser pescado por una red es presentar una circunferencia corporal suficientemente grande (Huse *et al.*, 1999, Jørgensen *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 2006) y la forma globosa de *S. porcus*, sumada a las grandes espinas que posee y a su textura rasposa, hacen que se trate de un pez muy vulnerable a la pesca con redes y en especial el trasmallo, que es un arte de pesca que también actúa de noche, cuando esta especie es más activa (Pashlov *et al.*, 1999), en aguas costeras, donde ésta habita (Hureau y Litvinenko, 1986). Sin embargo, este trabajo demuestra por primera vez que el mecanismo que puede estar detrás de esta selección por talla es la tasa de crecimiento. Es esperable que la presión pesquera mantenida a lo largo de generaciones haya favorecido individuos con menores  $k$ , ya que la contribución de su *fitness* individual a lo largo de su vida ha sido más alta. Por tanto, se puede concluir que la pesca artesanal de *S. porcus* genera diferenciales de selección en un parámetro clave de la historia vital como es la tasa de crecimiento.

Este sesgo por la edad, o un proceso selectivo en parámetros de crecimiento no fue evidente en la talla asintótica ( $L_{\infty}$ ). De hecho, los resultados indicaron que no existe una relación relevante entre la talla máxima teórica y la edad de captura. Este es un resultado de gran importancia que ayuda a entender el proceso selectivo en los parámetros de crecimiento y sus posteriores implicaciones para la población y su dinámica. Los resultados sugieren que la talla máxima es independiente de la edad lo que indica que para cualquier edad de muestreo no existe sesgo en la estima de la talla asintótica con artes de pesca talla-selectivos. Por tanto, los individuos viejos que son capturados no ofrecen un sesgo en la estima de la  $L_{\infty}$ , lo cual sugiere que el patrón de selección está focalizado solo en las tasas de adquisición de esa talla máxima ( $k$ ) común para la población. Por el contrario, otros estudios han demostrado que la talla asintótica es un importante predictor de la vulnerabilidad a los artes de pesca. Los individuos vulnerables son los que presentan mayores tallas asintóticas (Alós *et al.*, 2014). En el caso citado anteriormente, el comportamiento jugó un papel importante al tratarse de pesca recreativa en la que el individuo tiene que morder el anzuelo. Sin embargo, en *S. porcus* parece que el patrón de selección está causado puramente por el momento en que se adquiere un tamaño o una circunferencia corporal que le hace propenso a ser enmallado. Por tanto, este trabajo descarta un diferencial de selección que actuaría sobre la talla asintótica del individuo.

La consecuencia directa de la relación entre la tasa individual de crecimiento  $k$  y la edad de muestro (además de la implicación selectiva descrita anteriormente) es el sesgo que se genera al estimar una curva poblacional. Como se ha demostrado, la curva poblacional está sesgada respecto a las curvas individuales, ya que sobreestima la  $k$  de los peces jóvenes e infravalora la de los más viejos. Así, si se usara la curva poblacional para diseñar modelos de gestión pesquera se estaría partiendo de una base errónea, por lo que probablemente no se estaría fomentando una explotación sostenible de la población, con todas las consecuencias ecológicas, económicas y socio-culturales que implica (Cury *et al.*, 2005). Los machos de *S. porcus* alcanzan la madurez sexual a los dos años y las hembras a los tres (Bradai y Bouain, 1991; Çelik y Bircan, 2004), por lo que, suponiendo que este dato es independiente la tasa de crecimiento ( $k$ ), hay un número importante de ejemplares que son capturados sin haber

tenido la oportunidad de reproducirse ni una sola vez. De ser así, se deberían matizar los resultados obtenidos por Merino *et al.* (2008), que sugieren que la población de *S. porcus* en Mallorca no presenta síntomas de sobreexplotación.

Con los resultados obtenidos se aconseja la implementación de modelos de gestión pesquera que tengan en cuenta la variabilidad entre individuos en cuanto a su tasa de crecimiento mediante el método de las curvas individuales, como ya se ha sugerido previamente en alguna ocasión (Jennings *et al.*, 2001), aunque los datos de talla a la edad requeridos para realizarlos sean poco frecuentes y para obtenerlos se requiera un proceso mucho más laborioso que la medición de la talla a la captura, sobretodo en especies de vida larga (Siegfried y Sansó, 2006).

Si *S. porcus* sigue sufriendo los efectos de la selectividad por pesca actuales probablemente llegará un punto en que el fenotipo de crecimiento rápido será progresivamente más escaso. Además, el crecimiento rápido está relacionado con una mayor actividad y los peces más móviles son los más propensos a ser capturados por el trasmallo (Biro y Post, 2008). Así, los peces tardarán más en alcanzar el tamaño de captura y su comportamiento poco activo hará que su probabilidad de encontrarse con redes sea cada vez más baja, por lo que se espera que la dificultad de su pesca sea progresivamente mayor (Uusi-Heikkilä *et al.*, 2008) y que la rentabilidad económica de su explotación se vea negativamente afectada.

Por el momento, la interpretación que se ha llevado a cabo es la más simple y realista que se puede dar a partir de los datos obtenidos. Pese a ello, siempre queda la duda de si los individuos más grandes (de más de 25 cm) son tan escasos en los muestreos realizados (Figura 8) porque son igualmente escasos en la población, como se ha asumido, o porque no son propensos a ser pescados mediante el trasmallo, ya sea por la selectividad en forma de campana de éste (Huse *et al.*, 1999; Madsen *et al.*, 1999; Stergiou y Erzini, 2002), porque su comportamiento evita a este arte de pesca o porque emigran a otras zonas. En cualquier caso, la supervivencia de estos organismos de gran tamaño sería de gran importancia para la conservación de la especie, ya que éstos son los que tienen mayor fecundidad y participan en mayor medida en la reproducción y renovación de la población (Birkeland *et al.*, 2005).

En conclusión, se propone que el caso de la pesca con trasmallo de *S. porcus* es un ejemplo claro de selección inducida por pesquerías y que puede acabar dando lugar a una evolución inducida por pesca.

## 5. Agradecimientos

Doy las gracias a toda la gente que me ha ayudado, de un modo u otro, a realizar este trabajo de fin de grado. Agradezco especialmente la ayuda de mis dos tutores científicos, el Dr. Palmer y el Dr. Alós, que siempre han estado ahí para guiarme y sin los cuales este trabajo no habría sido posible. También estoy agradecido al resto del *Fish Ecology Group* del IMEDEA por haberme aceptado tan fácilmente en su grupo y haberme transmitido una infinidad de conocimientos, en especial a Carlos Díaz, que fue el primero en introducirme en el mundo de la ictiología y con el que he pasado grandes momentos. Y finalmente al resto de amigos que se han interesado por el tema y me han dado ánimos cuando los he necesitado.

## 6. Referencias

Alós, J., Palmer, M., Balle, S., Grau, A. M., & Morales-Nin, B. (2010). Individual growth pattern and variability in *Serranus scriba*: a Bayesian analysis. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 67(3), 502-512.

Alós, J., Palmer, M., Catalan, I. A., Alonso-Fernández, A., Basterretxea, G., Jordi, A., Buttai, L., Morales-Nin, B. & Arlinghaus, R. (2014). Selective exploitation of spatially structured coastal fish populations by recreational anglers may lead to evolutionary downsizing of adults. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 503, 219–233

Begg, G. A., & Waldman, J. R. (1999). An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries research*, 43(1), 35-44.

Birkeland, C., & Dayton, P. K. (2005). The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 356-358.

Biro, P. A., & Post, J. R. (2008). Rapid depletion of genotypes with fast growth and bold personality traits from harvested fish populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(8), 2919-2922.

Bradai, N. & A. Bouain. (1991). Reproduction de *Scorpaena porcus* (Linnaeus, 1758) et de *Scorpaena scrofa* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Scorpaenidae) du Golfe de Gabes. *Oebalia*, 17, 167-180.

Campana, S. E. (1990). How reliable are growth back-calculations based on otoliths?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(11), 2219-2227.

Campana, S. E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of fish biology*, 59(2), 197-242.

Campana, S. E. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series*, 188, 263-297.

Conover, D. O., & Munch, S. B. (2002). Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. *Science*, 297(5578), 94-96.

Cury, P. M., Mullon, C., Garcia, S. M., & Shannon, L. J. (2005). Viability theory for an ecosystem approach to fisheries. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 62(3), 577-584.

Çelik, E. (2004). Blood chemistry (electrolytes, lipoproteins and enzymes) values of black scorpion fish (*Scorpaena porcus* Linnaeus 1758) in the Dardanelles. *Turk J Biol Scie*, 4(6), 716-719.

- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S., Dunson, D. B., Vehtari, A., & Rubin, D. B. (2013). *Bayesian data analysis*. CRC press.
- Dieckmann, U., & Heino, M. (2007). Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths and limitations. *Mar Ecol Prog Ser* 335, 253–269
- Feist, S. W. (2009), Atlas of fish histology - Edited by F. Genten, E. Terwinghe and A. Danguy. *Journal of Fish Biology*, 75: 757–758. doi: 10.1111/j.1095-8649.2009.02318\_3.x
- Grafen, A., Hails, R., Hails, R., & Hails, R. (2002). *Modern statistics for the life sciences* (Vol. 123). Oxford: Oxford University Press.
- Guyader, O., Berthou, P., Koutsikopoulos, C., Alban, F., Demaneche, S., Gaspar, M. B., ... & Maynou, F. (2013). Small scale fisheries in Europe: A comparative analysis based on a selection of case studies. *Fisheries Research*, 140, 1-13.
- Hart, P. J. B. (2005), Manual of fish sclerochronology. Edited by J. Panfili, H. de Pontual, H. Troadec and P. J. Wright. 463 pp and DVD. Published by IFREMER-IRD, Brest, France, 2002. ISBN 2-7099-1490-5. *Journal of Fish Biology*, 66: 1756–1757. doi: 10.1111/j.0022-1112.2005.0751d.x
- Hastings, W. K. (1970). Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. *Biometrika*, 57(1), 97-109.
- Heino, M. & Godo, O. R. (2002). Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries. *Bulletin of Marine Science*, 70(2), 639-656.
- Hureau, J. & Litvinenko, N. (1986). Scorpaenidae. Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche (Révision 1). Méditerranée et mer Noire. *Zone de pêche* 37(2), 1211-1229
- Huse, I., C Gundersen, A., & H Nedreaas, K. (1999). Relative selectivity of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*, Walbaum) by trawls, longlines and gillnets. *Fisheries research*, 44(1), 75-93.
- Jardas, I., & Pallaoro, A. (1992). Age and growth of black scorpionfish, *Scorpaena porcus* L., 1758 in the Adriatic Sea. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit*, 33, 296.
- Jennings, S., Kaiser, M. J., & Reynolds, J. D. 2001. *Marine fisheries ecology*.
- Jørgensen, T., Ingólfsson, Ó. A., Graham, N., & Isaksen, B. (2006). Size selection of cod by rigid grids—Is anything gained compared to diamond mesh codends only?. *Fisheries research*, 79(3), 337-348.
- Kuparinen, A., Kuikka, S., & Merilä, J. (2009). Estimating fisheries-induced selection: traditional gear selectivity research meets fisheries-induced evolution. *Evolutionary Applications*, 2(2), 234-243.
- Kuparinen, A., & Merilä, J. (2007). Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(12), 652-659.
- Law, R. (2000). Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 57(3), 659-668.
- Law, R. (2007). Fisheries-induced evolution: present status and future directions. *Marine Ecology Progress Series*, 335, 271-277.

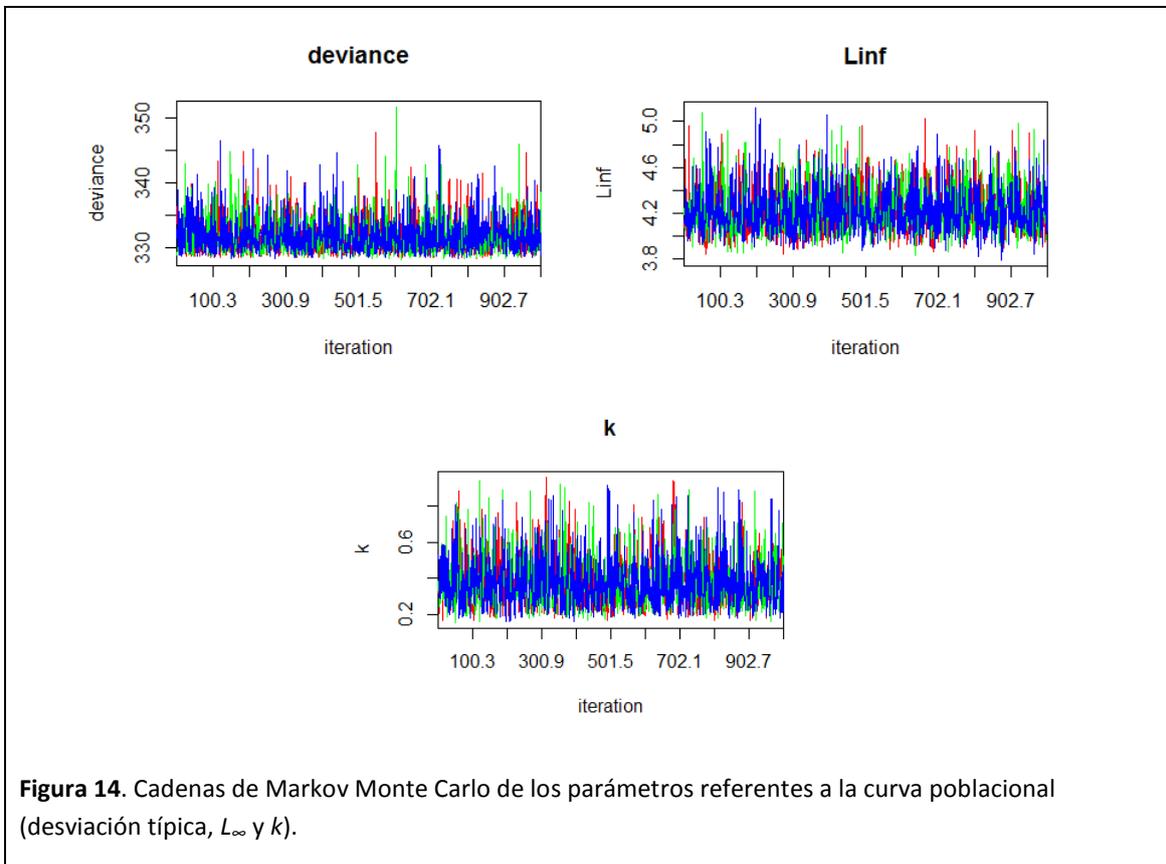
- Lester, J., Choudhury, T., Kern, N., Borriello, G., & Hannaford, B. (2005, July). A Hybrid Discriminative/Generative Approach for Modeling Human Activities. In *IJCAI* 5, 766-772).
- Madsen, N., Holst, R., Wileman, D., & Moth-Poulsen, T. (1999). Size selectivity of sole gill nets fished in the North Sea. *Fisheries research*, 44(1), 59-73.
- Merino, G., Morales-Nin, B., Maynou, F., & Grau, A. M. (2008). Assessment and bioeconomic analysis of the Majorca (NW Mediterranean) trammel net fishery. *Aquatic Living Resources*, 21(02), 99-107.
- Morales-Nin, B. (2000). Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fisheries Research*, 46(1), 53-67.
- Morales-Nin, B. (2001). Mediterranean deep-water fish age determination and age validation: the state of the art. *Fisheries research*, 51(2), 377-383.
- Pannella, G. (1971). Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science*, 173(4002), 1124-1127.
- Pashkov, A. N., Shevchenko, N. F., Oven, L. S., Giragosov, V. E., & Kruglov, M. V. (1999). Distribution, Numbers, and Principal Population Indexes of *Scorpaena porcus* under Anthropogenic Pollution of the Black Sea. *Journal of ichthyology*, 39(8), 634-641.
- Plummer, M. (2011). rjags: Bayesian graphical models using MCMC. *R package version*, 2(0).
- Popper, A. N., & Lu, Z. (2000). Structure–function relationships in fish otolith organs. *Fisheries research*, 46(1), 15-25.
- Quinn, T. J., & Deriso, R. B. (1999). *Quantitative fish dynamics*. Oxford University Press.
- Restrepo, V.R., Thompson, G.G., Mace, P.M., Gabriel, L.L., Wow, L.L., MacCall, A.D., Methot, R.D., Powers, J.E., Taylor, B.L., Wade, P.R., Witzig, J.F. (1998) Technical guidance on the use of precautionary approaches to implementing National Standard 1 of the Magnuson-Stevens Fishery Conservation and Management Act". US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service.
- Ricker, W.E. (1969). Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production, and yield. *Fish. Res. B Can.* 26, 479–541.
- Santos, M. N., Canas, A., Lino, P. G., & Monteiro, C. C. (2006). Length–girth relationships for 30 marine fish species. *Fisheries research*, 78(2), 368-373.
- Siegfried, K. I., & Sansó, B. (2006). Two Bayesian methods for estimating parameters of the von Bertalanffy growth equation. *Environmental biology of fishes*, 77(3-4), 301-308.
- Stergiou, K. I., & Erzini, K. (2002). Comparative fixed gear studies in the Cyclades (Aegean Sea): size selectivity of small-hook longlines and monofilament gill nets. *Fisheries Research*, 58(1), 25-40.
- Uusi-Heikkilä, S., Wolter, C., Klefoth, T., & Arlinghaus, R. (2008). A behavioral perspective on fishing-induced evolution. *Trends in ecology & evolution*, 23(8), 419-421.
- von Bertalanffy, L. (1957). Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Rev. Biol.* 32, 217–231.

Walker, T. I., Taylor, B. L., Hudson, R. J., & Cottier, J. P. (1998). The phenomenon of apparent change of growth rate in gummy shark (*Mustelus antarcticus*) harvested off southern Australia. *Fisheries Research*, 39(2), 139-163.

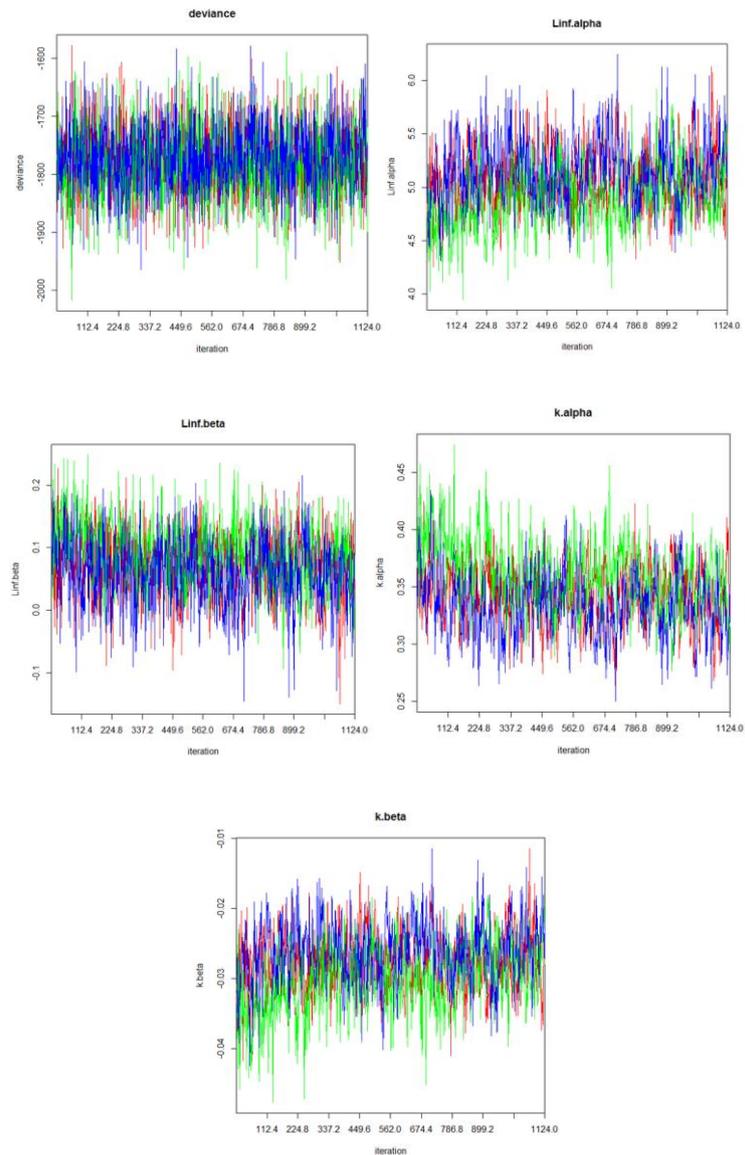
Williams, E. H., & Shertzer, K. W. (2005). Effects of fishing on growth traits: a simulation analysis. *Fishery bulletin*, 103(2), 392-403.

## Anexo

Como puede comprobarse en las Figuras 14 y 15, para la estimación de todos los parámetros las tres cadenas de Markov Monte Carlo se han entremezclado correctamente, son estables y no presentan síntomas de autocorrelación, por lo que se puede concluir que la convergencia de los datos es buena y la distribución de los *posteriors* es razonable, por tanto se confirma la validez de los resultados.



**Figura 14.** Cadenas de Markov Monte Carlo de los parámetros referentes a la curva poblacional (desviación típica,  $L_{\infty}$  y  $k$ ).



**Figura 15.** Cadenas de Markov Monte Carlo de los parámetros referentes a las curvas individuales (desviación típica,  $L_{\infty}.alpha$ ,  $L_{\infty}.beta$ ,  $k.alpha$  y  $k.beta$ ).